

УДК 599.742.11:591.524:591.58

ВОЛК (*Canis lupus* L.): ТЕРРИТОРИЯ ИЛИ УЧАСТОК ОБИТАНИЯ

© 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 10.08.2023 г.

Принята к публикации 13.08.2023 г.

Организация жизненного пространства популяций животных разнообразна, но в обобщенном варианте характеризуется двумя понятиями — “территория” и “участок обитания”. Первое предусматривает защиту “территории” одиночными особями, семейными парами, семьями, стаями с использованием акустических сигналов и ольфакторных меток для обозначения границ. Второе не предусматривает столь строгой защиты местообитания. Общеизвестно, что для семей волка характерен образ жизни по типу “территория”. Многолетние исследования экологии и поведения семей волка (1975–2022 гг.) в Центрально-Лесном биосферном заповеднике (ЦЛБЗ) не подтверждают этого мнения: представлены аргументированные сомнения в “территориальности” волков. Характер изменения размеров “территорий”, особенности расстановки меток, отсутствие конфликтных ситуаций позволяют предположить организацию жизненного пространства по типу “участок обитания”.

Ключевые слова: волк, популяционная группировка, семья, территориальность, участок обитания, ольфакторный сигнал, мочевые точки

DOI: 10.31857/S0042132423060066, **EDN:** QLIQFD

ВВЕДЕНИЕ

Общепризнанно, что каждая особь живет в определенных границах местообитания: индивидуально или в группе, например в составе пары, семьи, стаи, поселения. В зависимости от организации жизненного пространства поведение животных различается. В 1920 г. в опубликованной книге “Территория в жизни птиц” Э. Говард (по: Одум, 1986) впервые определил понятие территории как “охраняемый индивидуальный участок”. Если он не перекрывается с соседним местообитанием антагонистической особи, пары, семьи и активно охраняется, то его называют “территорией” (Одум, 1986). Последующие исследования этого феномена выявили способность особей к переходу от территориального к нетерриториальному образу жизни. При высокой обеспеченности кормами местообитания соседей малы и не перекрываются; антагонистические контакты редки. При низкой обеспеченности ресурсами — велики и перекрываются; количество территориальных конфликтов увеличивается. Неперекрывающиеся зоны предлагается считать “территориями”, а перекрывающиеся — “участками обитания” (Jenkins, 1961). Образ жизни по типу “территория” или “участок обитания” генетически закреплен в рамках жизненной стратегии вида (Панов, 1983).

Еще один характерный посыл авторов, исследующих особенности “территориальности” — наличие антагонизма между особями, семейными парами, семьями, стаями. Например, выселение молодых особей с родительской “территории” по достижении ими самостоятельности или половой зрелости связывают с переходом отношений родителей с отпрысками в антагонистическую фазу (Панов, 1983), но исключают из анализа второй вариант проявления жизненной стратегии: самостоятельный переход обученного молодняка к жизни вне семьи.

Исследователями не только предложены варианты и причины проявления стратегий “территория” и “участок обитания”, показаны значения среды обитания, визуальных, акустических и ольфакторных сигналов, но и указаны различные проявления той или иной формы использования местообитаний на видовом уровне. Предложена схема для углубленного исследования функциональной и поведенческой роли отдельных зон. Например, выделены поле активности, поле изоляции и поле агрессивности (Wasser, Wiley, 1979 по: Панов, 1983).

Основной вывод исследователей: размеры “территории” и “участка обитания” связаны с обеспеченностью кормовыми ресурсами. Если границы “участка обитания” лабильны, то при вхождении

популяции в фазу роста численности происходит ее уплотнение за счет уменьшения размеров “участков обитания”. Какие же механизмы обеспечивают рост численности популяции “территориальных” видов с постоянными границами? Этот вариант не рассматривался.

Волка относят к категории животных с “территориальным” образом жизни. В обоснование “территориальности” приводятся следующие аргументы: защита жизненного пространства семьи, постоянство границ и постановка пограничных знаков. Роль предупреждающих знаков выполняют вой и сигнальные биологические поля ольфакторных знаков: экскременты и мочевые метки. Принято считать, что предупреждающие метки ставятся по границам “территории” семьи, препятствуя вторжению других семей. В этом случае границы и размеры “территорий” должны быть постоянными и не перекрываться с соседними семьями. Но как в таком случае интерпретировать значение мочевых меток, которые наносятся в течение года семейными и одиночными особями не только по границам, но в других частях “территории”?

Многолетние наблюдения ученых за радиомечеными особями выявили непостоянство границ и размеров семейных “территорий”. Характерно, что флуктуации происходили ежегодно в национальном парке Денали на Аляске (Denali National Park and Preserve, USA) с 1986 по 1993 гг. (Mech et al., 1998), в Подразделении охотничьего хозяйства GMU 13 (Game Management Unit 13, USA) в южно-центральной части Аляски с 1976 по 1982 гг. (Ballard et al., 1987), в Зоне исследований Бервилля BSA (Bearville Study Area, USA) в северо-центральной части Миннесоты (Fuller, 1989) и в национальном парке Айл-Ройал (Isle Royale National Park, USA) с 1993 по 2014 гг. (Vucetich, Peterson, 2013).

Исследователи не рассматривали наличие взаимосвязи между “территориальностью” и фазами популяционного цикла волка, которые являются определяющими в динамике численности популяций этого хищника.

Цель настоящей работы — рассмотреть особенности организации и использования жизненного пространства семьями волка в ЦЛБЗ; выявить факторы, определяющие флуктуации размера местообитания семей и их границ; определить значение маркировочных меток; установить, по какому типу, “территория” или “участок обитания”, организована пространственная структура семей волка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в период с 1975 по 2022 гг. на контрольной территории в 1000 км² в ЦЛБЗ: заповедное ядро, его охранный зона и прилегающие к нему угодья охотничьих хозяйств.

Основные методы сбора полевого материала — маршрутный и тропление следов. С 1975 г. по 1981 г. по маршрутам было пройдено около 10000 км (пешком, на лошади, на велосипеде и на снегоходе), по следам волка — около 1000 км.

С 1975 г. по 1981 г. основное внимание было уделено “территориям” семей волка. В летне-осенний сезон месторасположение логова устанавливали методом подвывки и по направлению постоянных переходов взрослых особей на кольцевых маршрутах. Родителей семей различали по размеру отпечатка правой передней стопы на грунте, а по удаленности от логова обнаруженных следов семейной пары — размер “территории”. С отпечатка следа делали гипсовый слепок, а по нему уже снимали точные промеры длины и ширины следа (Кочетков, 2007). Уточняли наличие семьи на конкретной “территории” по следам молодых особей. Каждой семье было присвоено индивидуальное имя.

Количественный, возрастной и половой состав семьи в снежный период устанавливался по следам, лежкам и мочевым меткам (молодая до 1 года и взрослая особь). С использованием снегохода в марте при образовании наста после пороши в течение нескольких дней по следам проводились учеты семей, пар и одиночных особей. Полученные данные наносили на карту и определяли размеры “территории” семьи.

При регистрации мест обнаружения мочевых меток отмечали их расположение на местности (с максимально точной привязкой), объект мечения и наличие поскребов (царапаний) возле метки.

Для выявления реакции семей волка на мочевые метки незнакомых им волков в обработанные пробирки собирались ледышки мочевых меток в феврале 1980 г. от Белейкинской семьи и в марте — от Могилицкой.

При троплениях следов волка использовали планшеты из миллиметровой бумаги, а с внедрением в практику исследований навигаторов — Garmin GPSmap 60 и 62s. Созданы базы данных в программах Excel и MapInfo. При анализе жизнедеятельности волка только за период 1975–1981 гг. использованы данные: по мочевым меткам — 441 точка, по размерам следа — 224 точки (не считая многочисленных промеров, которые не заносились в дневник, когда было понятно, какой особи принадлежит этот след).

В процессе полевых исследований обнаружено в разных местах пять елей с маркировочными знаками от когтей и клыков. По прилипшим к смоле волоскам идентифицирована их принадлежность медведю, волку и кабану.

При статистическом анализе данных использовался коэффициент корреляции (R^2) в программе Excel.



Рис. 1. Картограмма территориального размещения семей волка зимой 1974/75 гг. 1 – Черноверховская, 2 – Горбуновская, 3 – Белейкинская.

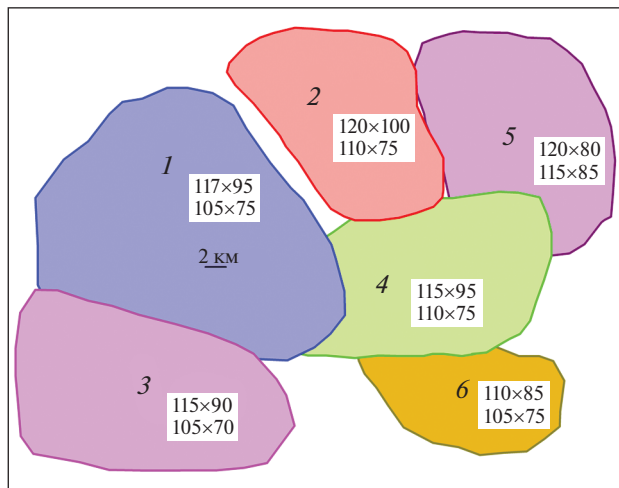


Рис. 2. Картограмма территориального размещения семей волка зимой 1979/80 г. 1 – Черноверховская, 2 – Горбуновская, 3 – Белейкинская, 4 – Столоватская, 5 – Могилицкая, 6 – Устинская; цифры в прямоугольниках – длина и ширина следа волка в мм: верхний ряд – самец, нижний – самка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Чтобы понять, какой тип организации жизненного пространства, “участок обитания” или “территория”, характерен для популяций волка, на примере ЦЛБЗ выявлены факторы, определяющие стабильность или вариабельность семейных “территорий”. При низкой численности волка в зимний период в начале 1970-х гг. размер “территории” в среднем составлял не менее 1100–1200 км² (две семьи), зимой 1974/75 гг. – 625–675 км² (три семьи), при плотности около 8 особей на 1000 км², а зимой 1978/79 гг. – 135–500 км²

(шесть семей) при плотности 15 особей на 1000 км² (Кочетков, 2007). Флуктуировали не только размеры, но и границы “территорий” (рис. 1, 2).

Аналогичные изменения наблюдались и в других популяциях волка (Ballard et al., 1987; Fuller, 1989; Mech et al., 1998; Vucetich, Peterson, 2013).

В 1970-х гг. большие размеры “территории” семей отмечались на фоне высокой численности лося, кабана, зайца-беляка, птиц семейства Тетеревиные. Только в совхозах и колхозах скот содержали на 30 фермах. В последние годы большие размеры “территории” (до 2500 км²) регистрировались при низкой численности диких, в первую очередь копытных (лось, кабан), и домашних животных. Наблюдалось снижение численности и количества семей в популяционной группировке волка (рис. 3).

Величина семейной “территории” волка взаимосвязана с его популяционной ячейкой: одиночка, пара и семья. В период 1975–1981 гг. “территории” пар были меньше, чем у семей, а у одиночек – 300–350 км². Размеры “территорий” семей представлены в табл. 1.

При статистическом анализе взаимосвязи между размером семьи и площадью “территории” $R^2 = 0.13$; между количеством семей и средним размером их территорий за период 1976/77–1980/81 гг. – $R^2 = 0.6$; $y = -0.0079x + 8.0496$, то есть чем больше семей, тем меньше средний размер семейной “территории”. Достоверность коэффициента корреляции взаимосвязи между размерами семьи и “территорией” для семей была следующей: Белейкинская – $R^2 = 0.3$, Горбуновская – $R^2 = 0.06$, Могилицкая – $R^2 = 0.5$, Столоватская – $R^2 = 0.74$, Устинская – $R^2 = 0.3$.

Для всех семей показатели среднего размера “территории” выглядели следующим образом: из трех особей – 403 км², из четырех – 218, из пяти – 428, из шести – 425, из семи – 575 км² ($R^2 = 0.5$; $y = 55.1x + 134.3$).

Для отдельных семей эти показатели были следующими: Устинская – средний размер семьи за 4 года составил 3.0 особи, а средний размер “территории” за эти же годы – 288 км², Столоватская – 3.2 особи (за 5 лет) и 347 км², Белейкинская – 3.8 особи (за 5 лет) и 358 км², Черноверховская – 5.0 особей (за 2 года) и 325 км², Могилицкая – 5.2 особи (за 5 лет) и 405 км², Горбуновская – 5.3 особи (за 6 лет) и 492 км². При статистическом анализе связи между средними размерами семей волка и усредненными размерами “территорий” $R^2 = 0.5$; $y = 47.774x + 166.13$.

Семейные “территории” не были постоянными как в сезонном, так и в многолетнем аспектах. В весенне-летний период их размеры составляли около 65 км². В течение 2–3 мес. размеры “терри-



Рис. 3. Численность популяционной группировки волка (экз./1000 км²), количество семей и одиночных особей.

тории” увеличивались до 120–150 км² и зимой достигали максимума за счет освоения новых местообитаний.

При высокой плотности популяционной группировки волка “территории” обитания в целом меньше, а при низкой – больше. Изменяются размеры, изменяются и их границы, но не вся пограничная линия, а лишь отдельные части. Границы “территории” перекрываются лишь частично. Характерно, что перекрывание наблюдалось не только зимой, но и в конце лета: зарегистрировано у Горбуновской, Столоватской, Могилицкой и Белейкинской семей. За весь период наблюдений (1975–2022 гг.) конфликтных ситуаций между семьями не отмечалось, чему способствовали выстав-

ляемые волками мочевые метки. На рис. 4 показано размещение этих меток на “территории” семьи.

Проанализируем размещение меток у семей при передвижении по “территории”.

А – с 14 января 1979 г. Могилицкая семья из пяти особей прошла в поисках добычи 46 км. Оставила 55 мочевых меток и лишь одна с поскребками, 34 экскремента. Отмечена одна неудачная охота на лося и три – на зайца-беляка (одна удачная), 57 пересечений следов лося и четыре – кабана. Были на месте удачной охоты на лося. Ели яблоки в четырех заброшенных деревнях, грызли череп собаки.

Б – с 15 февраля 1979 г. пара волков (Столоватская семья) прошла в южной части заповедного ядра 67 км в западном направлении, затем верну-

Таблица 1. Величина семей и размеры “территорий”

Семьи	Зимы					
	1975/76	1976/77	1977/78	1978/79	1979/80	1980/81
Белейкинская	3 ≥625	6 >525	нет	5 ≥450	3 >350	2 >200
Горбуновская	5	5 >500	5 >575	7 ≥500	5 >300	5 >400
Могилицкая	нет	7 ≥650	3 ≥325	5 400	6 >400	5 >250
Столоватская	нет	3 ≥500	3 400	4 135	3 400	3 >300
Устинская	нет	нет	5 300	2 275	3 >325	2 >250
Черновеховская	нет	нет	нет	нет	6 >350	4 >300

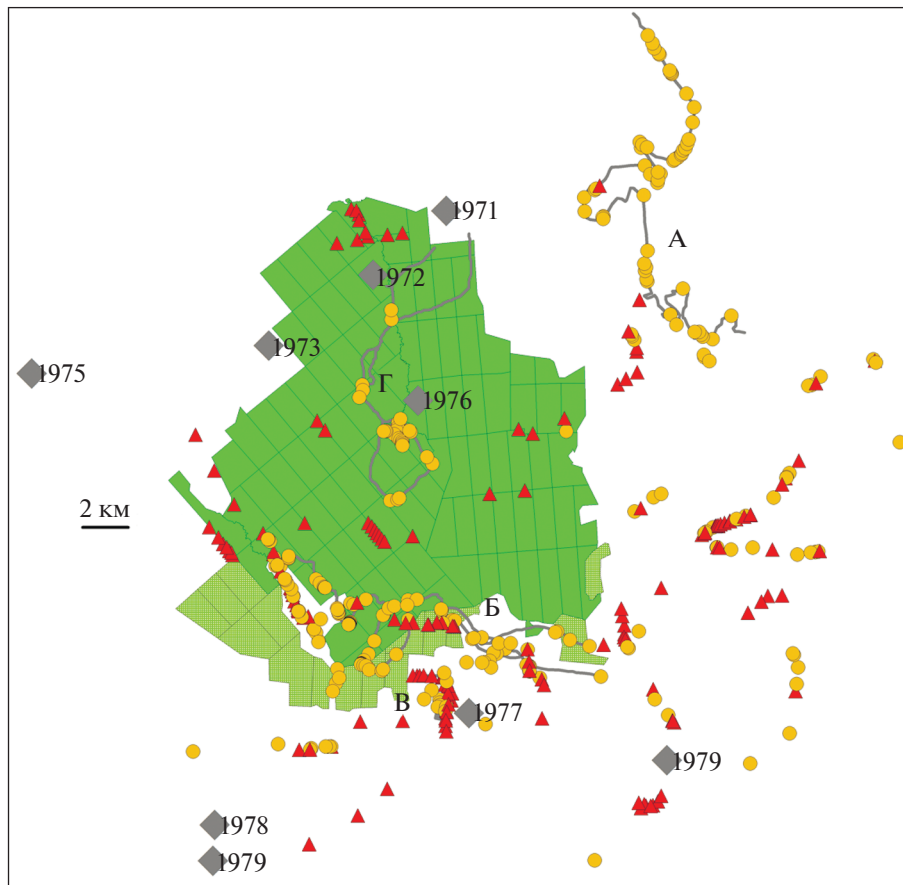


Рис. 4. Картограмма территориального размещения мочевых меток семей волка. $\blacklozenge$ — год и месторасположение логова семьи; $\bullet$ — мочевая метка ($n = 276$); $\blacktriangle$ — мочевая метка с поскребками ($n = 165$); А, Б, В и Г — перемещения семей волка (пояснения в тексте); квартальной сеткой выделено заповедное ядро.

лась и ушла в восточном направлении. Активно искали жертву. Оставили 72 мочевые метки.

В — 24 февраля 1976 г. пара волков (Столоватская семья) в поисках жертвы прошла по лесовозной дороге 9 км. 26 мочевых меток (19 с поскребками). При нападении на лося волк-самец получил травму внутренних органов от удара копытом. На лежке самца видны сгустки темной внутренней (при повреждении внутренних органов) крови. Несколько меток оставили на маршруте, покидая место неудачной охоты.

Г — 19 февраля 1980 г. Горбуновская семья из пяти особей преследовала самку лося 32 км. Оставила 28 мочевых меток.

Семья оставляла в среднем 1 метку на 1 км. Только у Столоватской пары в 1976 г. этот показатель равен 3 меткам на 1 км, и у нее высокая частота размещения меток с поскребками (73%), тогда как у других семей их не было (лишь у Могилицкой семьи одна метка с поскребком). В целом же, из 441 метки на долю с поскребками приходится 37%.

Волки оставляют мочевые метки в местах успешной охоты, что позволяет им точно находить

останки лося, кабана. Выходят к такой точке по прямолинейному маршруту (максимум за 500 м), а уже на месте ориентируются по оставленным ранее мочевым меткам. Посещение таких мест может быть неоднократным, и после каждого посещения они вновь оставляют метки. Например, на срезе выкопанной волком в снегу ямки к убою лося были видны четыре полосы от мочевых меток на разном удалении от почвы.

Мочевые метки волки ставят в двух вариантах — с поскребками (царапанье снега или почвы) и без. В зиму 2021/22 гг. отмечен новый вариант нанесения поскребов: не за мочевой меткой или до нее, как обычно, а вокруг метки, как это показано на примере Столоватской и Могилицкой семей на пограничных точках (рис. 5).

Если волки оставляют поскребки, значит это имеет какое-то значение. Некоторые исследователи полагают, что таким образом они разбрасывают метку для усиления запаха. Но волки царапают не саму мочевую метку, а грунт возле и даже на расстоянии от нее. На пограничных участках волки оставляют, наряду с заметными, и малозаметные



Рис. 5. 9 марта 2022 г. размещение поскребов возле мочевых меток Столоватской и Могилицкой (дальняя) семей.



Рис. 6. 19 февраля 2019 г. постоянные мочевые метки семейной пары и семьи, пять особей.

метки, возле которых поскребов не наблюдалось. Следовательно, можно предположить, что поскребы с учетом острого обоняния волка увеличивают зону запахового (от лап) и визуального усиления сигнального поля, а также его статусность.

В местах соприкосновения границ отдельных зон разных семей не отмечалось случаев уничтожения чужих меток. У каждой семьи были свои точки, как постоянные, так и дополнительные (рис. 6).

В марте 1980 г. собранные мочевые метки от Могилицкой семьи были нанесены на “территории” Белейкинской, а от Белейкинской — на “территории” Горбуновской семьи. Границы этих семей не соприкасались друг с другом. Белейкинская семья отреагировала на искусственные метки: метила маршрут в 2–3 раза чаще, чем обычно, и с

поскребами. Метки Белейкинской семьи размыл тающий снег при затяжной оттепели.

Зафиксирован еще один вариант маркировочных меток на стволе дерева: медведем и волком — когтями, кабаном — клыками (рис. 7).

На рисунке видны следы потертостей на корнях от тел этих животных. Но значение этих объектов, так называемых реперных точек, в жизни волка, медведя и кабана еще непонятно. Такие точки характерны не только для нашего района исследований. Фотоловушки регистрируют их и в других заповедниках (например, в Рдейском заповеднике Новгородской обл.).

ОБСУЖДЕНИЕ

В районе ЦЛБЗ площадь “территории” семьи не зависела от размера семьи, $R^2 = 0.13$. Аналогично и в GMU 13, $R^2 = 0.42$ (Ballard et al., 1987). Такая закономерность продиктована особенностями процесса формирования семейной “территории”. В летне-осенний период размер “территории” в среднем составлял 34% от максимального в зимний период. Величина выводка на размер “территории” не влияла, так как формировали ее родители семей, то есть пара особей. В зимний сезон, в период максимального расширения “территории” обитания, мочевые метки информировали о присутствии хозяев и препятствовали возникновению конфликтных ситуаций. Поэтому каждая семья владела той “территорией”, которая была сформирована в силу определенных факторов. Такой алгоритм постепенного увеличения семейной “территории” (лето → зима) является проявлением генетически закрепленной жизненной стратегии вида в поведении волка и не изменяется.

Трофический акцент при формировании размера семейной “территории” не являлся главным аргументом для родительских пар. Зимой 1975/76 гг. в ЦЛБЗ обитали три семьи, а зимой 1979/80 гг. — шесть. Существенных изменений в кормовой базе волка за этот период не произошло. Видимо, при наличии достаточных для полноценного питания кормовых ресурсов “территории” большей площади им не требовалось.

Что послужило причиной увеличения числа семей к зиме 1979/80 г.? Если волку присущ образ жизни по типу “территория”, а не “участок обитания”, то изменений границ и, естественно, размеров жизненного пространства семей не должно было произойти. Есть две причины объяснения этому: для волка характерен вариант “участок обитания”, а не “территория”, или же это проявление внутривидовых механизмов саморегуляции, допускающих внедрение вновь сформированных семей на определенной фазе популяционного цикла.

В период 1971–1981 гг. популяция волка в Калининской обл. (с 1991 г. Тверской) и в других регионах СССР перешла в фазу роста: численность увеличилась от 110 до 1085 особей, количе-



Рис. 7. Ель — реперная маркировочная точка для волка, медведя и кабана.

ство пар — от 6 до 32, семей — от 10 до 157 (Кочетков, 2007). Уплотнение пространственной структуры популяционной группировки волка в ЦЛБЗ наблюдалось в период 1975–1981 гг. — от трех до семи семей. Это вызвало увеличение числа семейных “территорий”, но уменьшение их размеров, зональное изменение границ и увеличение секторов их перекрывания: площадь “территорий” отдельных семей сократилась в 1.2–3.7 раза (табл. 1). Если принять гипотезу, что в фазе роста включаются популяционные механизмы, способствующие уплотнению популяции за счет новых семей, то как объяснить динамику границ и размеров семейных “территорий” в остальных фазах популяционного цикла — снижение и стационарная численность, которая наблюдалась и в других популяциях волка (Ballard et al., 1987; Fuller, 1989; Mech et al., 1998; Vucetich, Peterson, 2013)? Следовательно, необходимо признать факт, что в популяциях волка жизненное пространство семей организовано по типу “участок обитания”, а не “территория”. Подтверждает это и определенная особенность размещения мочевых меток семей — как на границе “тер-

ритории”, так и внутри нее, которая расходится с общепризнанным мнением, что они исполняют роль пограничных знаков.

Волки оставляют мочевые метки не только на лесных просеках и дорогах, которые могут указывать на границу семьи, так как именно здесь наиболее часто ставятся метки с поскребками, но и при перемещениях внутри семейной “территории”. По частоте и интенсивности мечения различий между метками на границе и внутри “территории” не обнаружено. Но отмечалось интенсивное мечение всеми членами семьи возле убоев лося. Снежный холмик походил на ледяную горку. Не фиксировалось присутствия соседних семей на чужих убоях лося, кабана. Периодически перемещения семей отклонялись от пограничных маршрутов на “территорию” соседней семьи, но и там члены семьи оставляли мочевые метки. В таких зонах семья-хозяин метила маршрут чаще, усиливая статус меток количеством и интенсивностью поскребов возле объекта мечения. Конфликтных ситуаций между семьями в пограничных зонах и в секторах вторжения не регистрировалось.

Следовательно, мочевые метки выполняют две функции — предупреждающего сигнала для других волков на пограничных участках и ориентирующего знака на семейной “территории”.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрим основные доводы в подтверждение организации жизненного пространства семей волка по типу “участок обитания”.

“Территория” семьи начинает формироваться с рождения волчат, постепенно увеличиваясь и достигая максимума зимой. С расширением “территории” изменяются и ее границы. Но непостоянство границ является одним из условий для организации жизненного пространства по типу “участок обитания”.

Размеры “территорий” и их границы изменялись на всех фазах популяционного цикла как в ЦЛБЗ, так и в других популяциях волка. Непременное условие для варианта “территория” — антагонистическое поведение соседних особей (семей) волка. Но конфликтных ситуаций между ними за весь период наблюдений не регистрировалось.

Маркировочные (мочевые) метки выполняют функцию сигнального биологического поля: на границе семей особи предупреждают других волков о своем присутствии, а внутри “территории” метки помогают при поиске жертвы и значимых точек в пространстве. Такой вариант понимания значения ольфакторных знаков в жизни волка характерен для “участка обитания”.

Таким образом, обобщая анализ влияния на организацию жизненного пространства семей волка фаз популяционного цикла, динамики размеров территорий обитания и их границ, значения мочевых меток и трофических условий можно констатиро-

вать, что для популяций волка характерен образ жизни по типу “участок обитания”, а не “территория”.

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 точность.

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

- 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.]
- Одум Ю.* Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Панов Е.Н.* Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 427 с.
- Ballard W.B., Whitman J.S., Gardner C.L.* Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska // Wildlife monographs. 1987. № 98. 54 p.
- Fuller T.K.* Population dynamics of wolves in north-central Minnesota // Wildlife monographs. 1989. № 105. 41 p.
- Jenkins D.* Social behaviour in the partridge *Perdix perdix* // Ibis. 1961. V. 103a. P. 155–186.
- Mech D., Adams L., Meier T. 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.isleroyale-wolf.org

Wolf (*Canis lupus* L.): Territory or Habitat

V. V. Kochetkov*

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

*e-mail: kvaldai@mail.ru

The organization of the living space of animal populations is diverse, but in the generalized variant it is characterized by two concepts – “territory” and “habitat area”. The first provides for the protection of the “territory” by single individuals, married couples, families, flocks using acoustic signals and olfactory labels to mark boundaries. The second does not provide for such strict habitat protection. It is generally recognized that wolf families are characterized by lifestyle according to the “territory” type. But long-term studies of the ecology and behavior of wolf families (1975–2022) in the Central Forest Biosphere Reserve do not confirm this opinion: reasoned doubts about the “territoriality” of wolves are presented. The nature of the change in the size of the “territories”, the features of the placement of labels, the absence of conflict situations suggest the organization of living space according to the type of “habitat”.

Keywords: wolf, population group, family, “territoriality”, “habitat area”, olfactory signal, urinary points