

## Филопатрия и дисперсия в популяции волка (*Canis lupus* L.)

В. В. КОЧЕТКОВ

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник  
172521, Тверская обл., Нелидовский р-н, п/о Заповедник  
E-mail: kvaldai@mail.ru

Статья поступила 25.08.2014

Принята к печати 10.10.2014

### АННОТАЦИЯ

Исследовано проявление филопатрии и дисперсии волка на уровне семьи, популяционной группировки (Центрально-Лесной заповедник) и популяции (Тверская обл.). Показано значение района логова для волка в формировании территориальной структуры. Проанализировано “филопатрическое” поведение 35 волков из семи семей в окладе из флагов: 32 особи (16 взрослых и 16 молодых из разных семей) пересекли флаги в сторону логова и только три выбрали иное направление. Такое поведение характерно для всей популяционной группировки волка, как для молодых особей, родившихся и выросших в этом месте, так и для взрослых волков (как для резидентных, так и для их детей, создавших здесь новые пары, а затем и семьи). Акцентировано внимание на роли волков-“дисперсантов” в 1972–1982 гг.: быстрый рост численности популяции обусловлен внутренними резервами за счет расселения молодых особей на небольшие расстояния. Анализ имеющихся полевых и литературных данных свидетельствует, что расселяющиеся особи “переносят” эколого-поведенческие и пространственно-функционально-структурные особенности семьи, т. е. являются носителями ее традиций.

**Ключевые слова:** филопатрия, дисперсия, волк, рост численности популяции, район логова.

Использование жизненного пространства видом изучено недостаточно, так как биологи не занимались глубоким исследованием этой проблемы, несмотря на то, что в физике проблема пространства, физического поля давно признана глубочайшей [Хайлов и др., 1998]. Пространственное размещение особей динамично как в сезонном, так и в многолетнем циклах, что определяется эколого-физиологическими и биологическими свойствами животных и средой обитания. Важное значение в топической организации вида имеют хоминг, филопатрия и дисперсия (рассе-

ление). В научной литературе хоминг и филопатрия в одних случаях имеют идентичные значения – верность дому, в других – под хомингом понимается верность участку обитания, а под филопатрией – верность месту рождения (мы придерживаемся данной трактовки). Дисперсия – перемещение особи от места, где она родилась, до места, где она будет размножаться или могла бы размножаться, или до места, где она может выжить и найти пару [Howard, 1960]. Выявлено, что хоминг присущ как мигрирующим, так и оседлым видам животных.

Установлено, что если в начале жизни молодые особи придерживаются семейного участка обитания, то затем оставляют его и “рассеиваются” (dispersal) по территории. Несмотря на то, что потери популяции при расселении могут составлять 40–70 % [Myers, Krebs, 1971], в результате дисперсии в пространстве происходит регулярное “перемешивание” особей, что ведет к обогащению генофонда через снижение уровня инбридинга, а также к формированию “периферии” популяции, выступающей в качестве популяционного резерва [Шилов, 2002].

Большинство исследователей оценивают дисперсию как один из основных механизмов, определяющих устойчивое существование популяций, но многие функции этого процесса еще не изучены даже на видовом уровне. Например, у пеночки-веснички показатели филопатрии и дисперсии для разных популяций могут существенно различаться [Соколов и др., 1996], но причины таких различий неизвестны.

Экспериментально на лабораторных волках доказано наличие хоминга у этого хищника [Henshaw, Stephenson, 1974], но проявление филопатрии фактически не изучено. Логово является центром биологической активности в территориальной структуре семей этого вида. Каждая семья занимает свою территорию, на которой взрослые особи не только выкармливают, воспитывают и обучают своих детей, но и, опираясь на современные исследования [Beschta, Ripple, 2009], определенным образом оказывают влияние на функционирование сообществ и экосистем. Несмотря на то, что исследования в этом направлении в последние годы продвинулись вперед, тем не менее многие вопросы этого аспекта остаются без ответа и сегодня. Неизвестна роль района логова и участка обитания (территории) семей волка не только в формировании различных элементов поведения (охотничьего, территориального, маркировочного, социального и, особенно, “филопатрического”) молодых особей, но и в процессах филопатрии и дисперсии.

По данным С. Г. Приклонского и И. В. Осмоловской [1975], П. И. Данилова с соавт. [1979], популяции волка в СССР в 1969–1973 гг. характеризовались малочисленностью и очаговым распределением по территории

обитания, а причина одновременного роста численности этого хищника в начале 1970-х гг. [Приклонский, Осмоловская, 1975] объяснялась, в первую очередь, снижением антропогенного давления [Павлов, 1982]. На примере Тверской области показана роль дисперсии в быстром увеличении популяции волка на фоне интенсивного антропогенного пресса.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в Центрально-Лесном биосферном заповеднике в период 1975–2010 гг. Ежегодно определяли число семей и численность популяционной группировки волка. В мае – июле регистрировали размеры (длина и ширина) следа правой передней стопы родительских пар семей [Кочетков, 2007]. Снято более 3000 промеров. Сначала регистрировали следы одиночных особей, затем, когда вместе с самцом принимала участие в охотах и самка, пар, и по направлению следов определяли возможное местонахождение выводка. Уточняли место логова, обследуя с разных сторон местность и уделяя внимание не только направлению следов, их размеру, но и наличию троп, экскрементов, поскребов. При определении местонахождения выводка и его количественного состава применяли также метод имитации воя волка. Подражали голосам полувзрослого, молодого и взрослого (самца и самки) волков, а также койоту. В отдельных случаях имитировали голос самца, вызывающего на ответный вой самку, и вой самки, подзывающей к себе волчат. За весь период наблюдений установлено местонахождение 42 логов у восьми семей.

Методом тропления в зимний период определяли количественный (по лежкам, следам), половой (по характеру мочевых меток), возрастной – взрослый и молодой (по размеру следа, лежке и мочевым меткам) – и социальный (одиночные, пары и семьи (стаи)) составы семей и популяционной группировки волка. При картографическом анализе по крайним точкам зарегистрированных следов конкретной семьи определяли размеры ее территории.

В период 1981–1985 гг. в заповеднике, его охранной зоне и охотничьем хозяйстве проводился отстрел волков с использованием флагов. Во время охот одни члены стаи (се-

мьи) были убиты, а другие смогли уйти из оклада. С целью выявления закономерностей в выборе этими волками направления выхода из оклада учитывались возраст особей и место логова офлаженной семьи. Возраст добытых волков определяли по методикам И. Г. Гурского [1973] и В. С. Смирнова [1960]. Расстановкой стрелков и загонщиков руководил организатор охоты спонтанно, с учетом конкретной ситуации и наличия постоянных или временных переходов семьи. Для анализа включены все охоты на волка и поведение 35 особей.

Материал, отражающий состояние популяции волка на территории Тверской обл. за период 1972–1983 гг. (численность, количество элиминированных особей, число и величина стай, семей, возрастная и социальная структуры), собран автором с помощью охотоведов и охотников области, а также использованы архивные материалы областной государственной инспекции и областного общества охотников и рыболовов.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В районе исследований популяцию волка составляли стаи, пары (взрослые самец и самка без выводка) и одиночные особи. В состав стаи входили особи только одной семьи с одной половозрелой самкой. Только в 1981 г. зарегистрировано три случая (в Центрально-Лесном заповеднике, Оленинском и Кувшиновском районах Тверской обл.), когда в стае было несколько половозрелых самок. Семья – это родители и их потомство (в основном одновозрастные особи или, что наблюдалось крайне редко, разного возраста). Основу территориальной структуры семьи составляют семейно-гнездовой и охотничьи участки, сеть постоянных и временных путей передвижения. Отличительной особенностью территориальной структуры популяции является упорядоченное распределение семей, которое подчинено определенным закономерностям. Для популяции волка в целом характерно постоянство мест логов и семейно-гнездовых участков. Указывая на гнездовой консерватизм, специалисты отмечают, что расстояние между логовами обычно составляет 10–20 км и более, в редких случаях менее 10 км [Мертц, 1953; Козлов, 1966].

Расстояние между логовами связано с размером семейной территории волка. В районе Центрально-Лесного заповедника в начале 1970-х гг. площадь территории в среднем составляла не менее 1100–1200 км<sup>2</sup> (две семьи), зимой 1975–1976 гг. – 625–675 км<sup>2</sup> (четыре семьи) при плотности этого хищника около 8 особей на 1000 км<sup>2</sup>, а зимой 1978–1979 гг. – 135–500 км<sup>2</sup> (шесть семей) при плотности 15 особей на 1000 км<sup>2</sup>. Уменьшение размера территории происходило из-за уплотнения пространственной структуры, когда в районе исследований наряду с резидентными особями появились новые родительские пары. Расстояние между логовами за этот период сократилось с 18 (минимум) – 31 (максимум) до 12–24 км [Кочетков, 1988]. Следовательно, с увеличением количества семей уменьшилась семейная территория и расстояние между логовами.

Характерно, что все семьи постоянно меняли место логова, но размещение последующих логов являлось не спорадическим, а вписывалось в определенный район, который назван нами логовищным. Логова внутри логовищных районов находились на удалении от 0,5 до 8 км (рис. 1).

Годовой жизненный цикл семьи протекает по стандартной схеме: спаривание, выбор места логова, щенение самки, выкармливание и обучение выводка приемам охоты на домашних и диких животных, этикету жизни в природе и в популяции. Сначала формируется семейно-гнездовой участок, куда входят логово и близлежащие места охоты на диких и домашних животных. От логова к местам охоты взрослые особи уходят кратчайшей дорогой, используя удобные для перемещения участки местности, заметные ориентиры (просеки, ручьи, речки). От частого передвижения по одним и тем же маршрутам родители набивают заметные тропы. На близость логова указывают и часто встречающиеся на тропах экскременты взрослых волков, часть из них – с поскребами (рис. 2).

Многолетние наблюдения в районе исследований выявили наклонность разных семей к формированию “индивидуальных” семейно-гнездовых участков, отличающихся, например, по структуре троп, устройству логова, водопоя. Устинская семья устраивала логово среди зарастающих вырубков, используя для

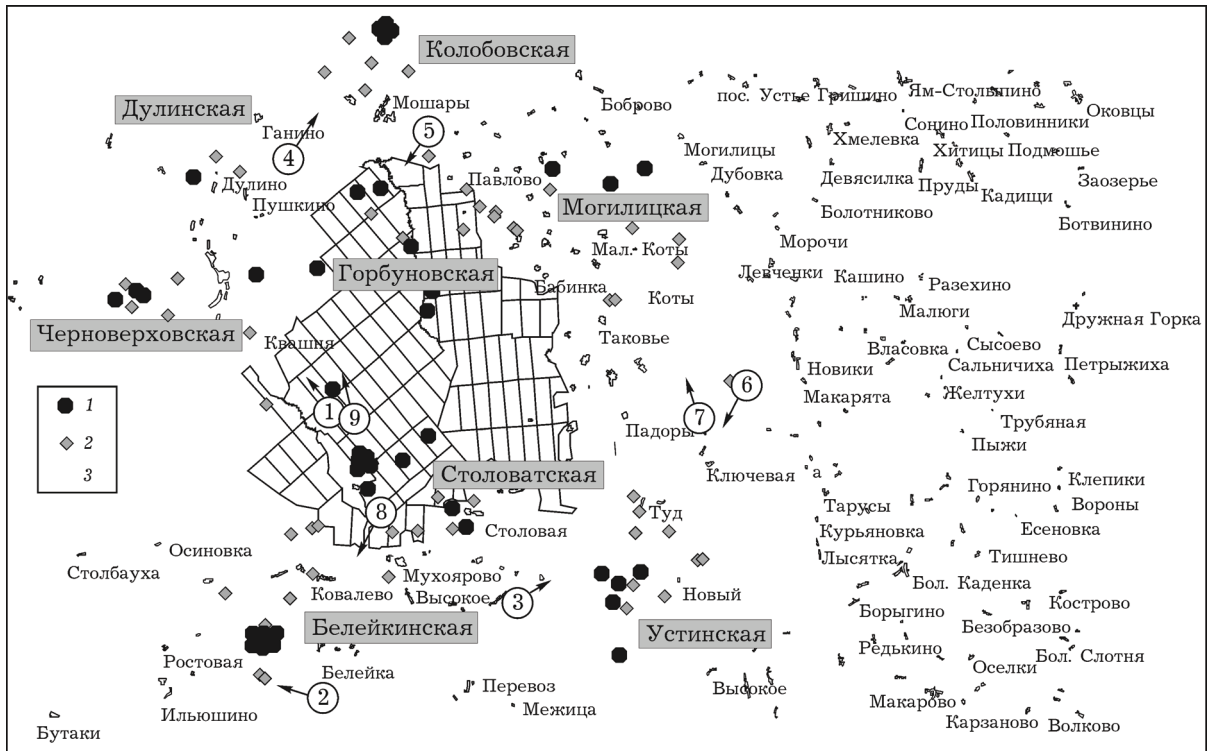


Рис. 1. Территориальное размещение логов семей волка. 1 – логово, 2 – место регистрации передвижения выводка в летний период, 3 – места охот на волков с флагами и направление выхода волков из оклада (подробная схема на рис. 3)

водопоя дренажные каналы, Горбуновская и Столоватская семьи – под ветровальными елями, сохранившими зеленую хвою, используя для водопоя ручей или моховое болото. Исследуя шире консервативное поведение

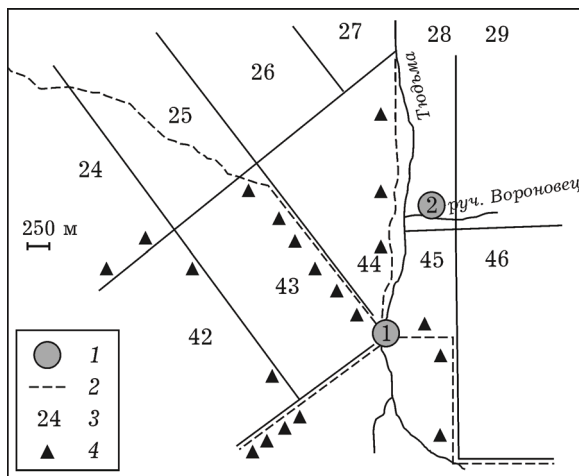


Рис. 2. Картограмма размещения логова и троп Горбуновской семьи в июле 1976 г. 1 – место логова (1 – в 1976 г., 2 – в 1957 г.), 2 – тропа волков, 3 – номер квартала заповедника, 4 – экскремент

волка, следует обратить внимание и на избирательность в выборе объекта для охоты. В районе Центрально-Лесного заповедника с 1972 г. отмечали успешные нападения волков на кабанов. В Дарвинском заповеднике кабан появился в 1968 г., но в рационе волка его не оказалось, хотя наблюдалось несколько безуспешных попыток этого хищника напасть на них [Вишневецкий, 1982]. В Жигулевском заповеднике волки игнорировали кабана как объект охоты. Более того, в зимний период кабаны часто передвигались за стаей и поедали остатки убитого волками лося [Белянин, 1979]. Значит, не только у отдельных семей, но и у отдельных семейных группировок волка могут наблюдаться эколого-поведенческие наклонности семей, которые передаются детям.

Молодые волки приучаются к территориально-пространственной организации семьи, где центром территории служит логово, и вокруг которого располагаются охотничьи участки. В весенне-летний период родители добывают животных для подрастающих волчат на площади около 65 км<sup>2</sup> [Кочетков, 1988].

Затем территория семьи увеличивается за счет присоединения новых охотничьих участков. На этой территории молодые особи обучаются приемам охот на диких и домашних животных, маркировочному поведению, формированию пространственно-территориальной структуры семьи.

Логово играет важную роль не только в пространственном размещении, но и в поведении волка. В период рождения волчат логово — это точка, а в период выкармливания — это уже небольшой безопасный участок местности, на котором постоянно проживает выводок. Но играет ли какую-либо роль

логово в экстремальных ситуациях? С этой целью проанализировано поведение 35 волков из семи семей в окладе из флагов (см. рис. 1): Горбуновской (пара, 13 марта 1981 г., № 5), Черно-Верховской (четыре, 18 марта 1981 г., № 1), Белейкинской (три, 15 февраля 1983 г., № 2), Устинской (пять, 22 декабря 1983 г., № 6; пара, 1 января 1985 г., № 3), Дулинской (восемь + вновь образовавшаяся пара, 18 февраля 1984 г., № 9), Могилицкой (семь, 1 февраля 1985 г., № 7) и Колобовской (пара, 22 февраля 1985 г., № 4). При анализе охот учитывалось направление выхода волков из оклада (см. рис. 1, 3).

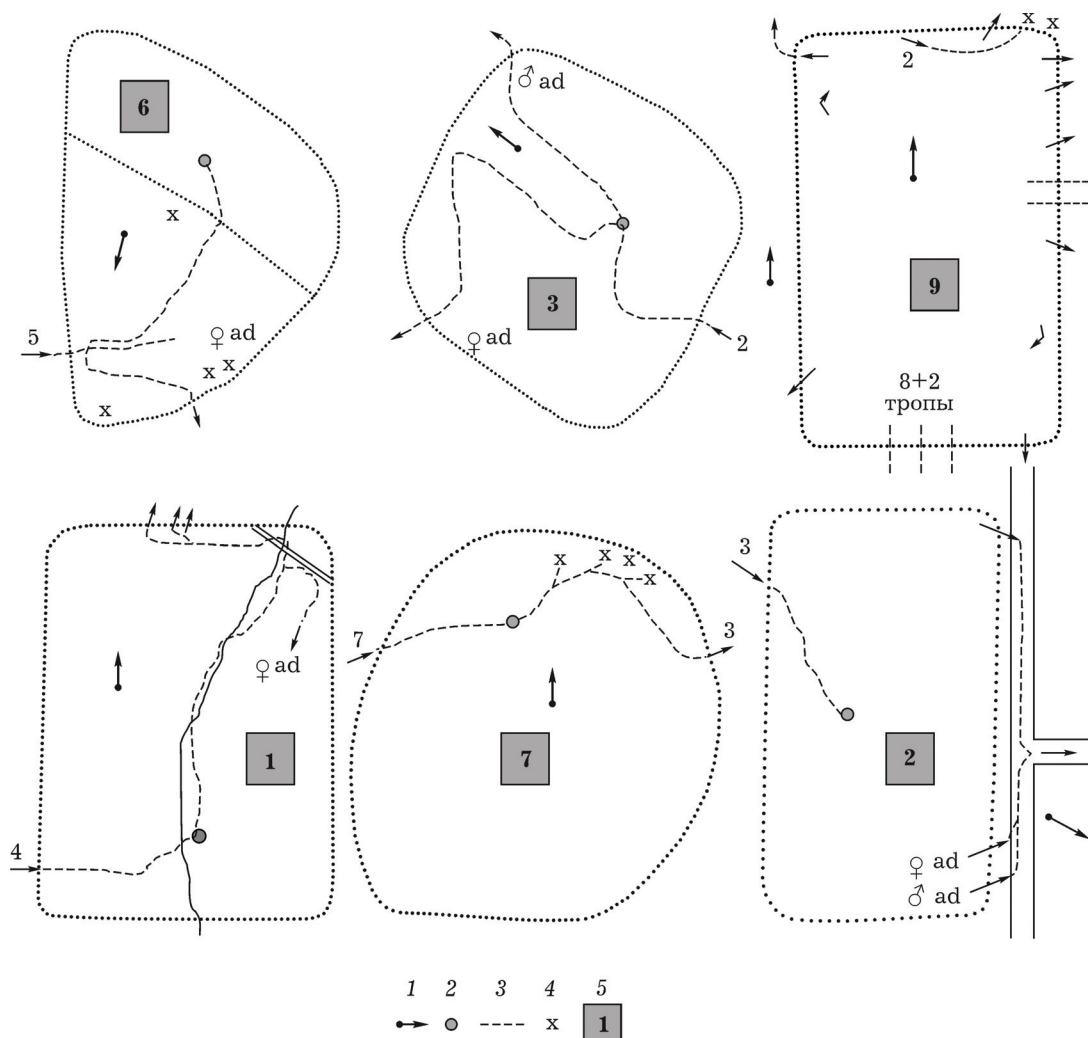


Рис. 3. Схема выхода волков из оклада. 1 — направление к месту логова данной семьи, 2 — место дневки, 3 — ход волков, 4 — волк убит охотником, 5 — номер оклада.

В окладе № 9 оказались вновь образовавшаяся пара и семья из восьми особей. В первый день подняли пару, а на второй — семью. Семья постаралась уйти в сторону логова, но после выстрелов молодые изменили направление и вышли из оклада в другом месте, но сразу же за окладом повернули в сторону логова, поэтому они учтены как особи, которые выбрали путь в сторону логова

Пересекли флаги в направлении логова 32 волка или 91 %, и только три особи выбрали иной путь. Характерно, что направление в сторону логова предпочитали, во-первых, как взрослые волки (16 особей), так и молодые (16 особей) в возрасте менее одного года, во-вторых, как в декабре, так и в марте, в-третьих, особи из разных семей. Следовательно, во время опасности у волков проявляется инстинкт дома и они стремятся уйти, когда у них есть выбор, в направлении безопасного для них места, роль которого играет логово. Такое поведение характерно для всей популяционной группировки волка, как для молодых особей, родившихся и выросших в этом месте, так и для взрослых волков (как для резидентных, так и их детей, создавших здесь новые пары, а затем и семьи), родивших и вырастивших здесь своих щенков, а статус логова как зоны безопасности формируется у молодых волков в раннем возрасте.

Такая закономерность характерна, вероятно, не для всех семей популяции. Если в районе заповедника выводки придерживались логова в течение лета, то в Лесном районе Тверской обл. родители покидают логово и начинают перемещаться по территории вместе с выводком, как только щенки “станут на ноги”, т. е. привязанности к логову и оседлости в данном случае мы не наблюдаем. Возможно, что такой образ жизни связан с низкой плотностью сельского населения и незначительным фактором беспокойства. Как здесь отреагируют волки в окладе из флагов при выборе направления?

Согласно данным радиомечения, молодые особи после распада семьи расселяются недалеко от логова (16–24 км), но некоторые перемещаются на значительные расстояния (до 917 км), создают там новые семьи или входят в состав других стай, или ведут одиночный образ жизни и не возвращаются к месту своего рождения [Fritts, 1983; Mech et al., 1998].

Покинуть стаю и совершить дальнейшее перемещение могут не только полувзрослые и молодые [Kuyp, 1962], но и взрослые особи (отмечались случаи, когда из стаи изгонялись взрослые животные низшего иерархического ранга [Peterson, 1979], которые могли покинуть территорию стаи). Несмотря на то, что

эмигрировать могут и молодые, и взрослые особи, основной костяк мигрантов составляют полувзрослые особи.

В районе заповедника распад семей (стай) происходит в основном в апреле, частично в мае. Основная часть молодых волков в этот период оставляет родительскую территорию. Случаев естественной дисперсии молодых из семейного участка до периода распада семей не отмечалось даже в критической для семьи ситуации (например, в 1976 г. осенью, когда в Белейкинской семье погибла самка-родитель и выводок распался, молодые особи не покинули семейную территорию, а находились в ее пределах). Стаи размером более двух особей в апреле наблюдали неоднократно, в мае отмечали очень редко. Примеры, подтверждающие указанные выше сроки дисперсии, приводят также охотники, охотоведы и егеря Тверской обл. Например, в конце апреля 1976 г. три молодых волка из Могилицкой семьи были протроплены мной до дер. Устье (11 км), а далее, на протяжении 35 км, егерем А. М. Успенским. Волки перешли по весеннему льду р. Волгу, и продолжать тропление стало невозможным.

Рост численности волка в Тверской обл. начался с 1971 г. На эти же годы приходится увеличение популяций волка в СССР, РСФСР, в Украине и Казахстане [Павлов, 1982]. До этого года количество этого хищника в Средней полосе и Северо-Западе РСФСР было минимальным, но в последующие годы наблюдалось интенсивное увеличение численности во всех областях РСФСР как по данным зимних маршрутных учетов, так и по заготовкам шкур волка [Бибиков и др., 1985]. Следовательно, рост численности в регионах определялся внутривидовыми механизмами, а не иммиграцией из соседних популяций.

Территориальное размещение этого хищника в Тверской обл. в зиму 1969–1970 гг. выглядело следующим образом: постоянное присутствие, по неполным данным, отмечено в 12 районах из 36, в других отмечались случайные заходы или полное их отсутствие. Минимальная плотность в местах его обитания составила 0,6, а максимальная – 8 особей на 1000 км<sup>2</sup>. Увеличение численности в последующие годы происходило неравномерно во всех районах области и носило очаговый характер. В 1975 г. только в одном адми-

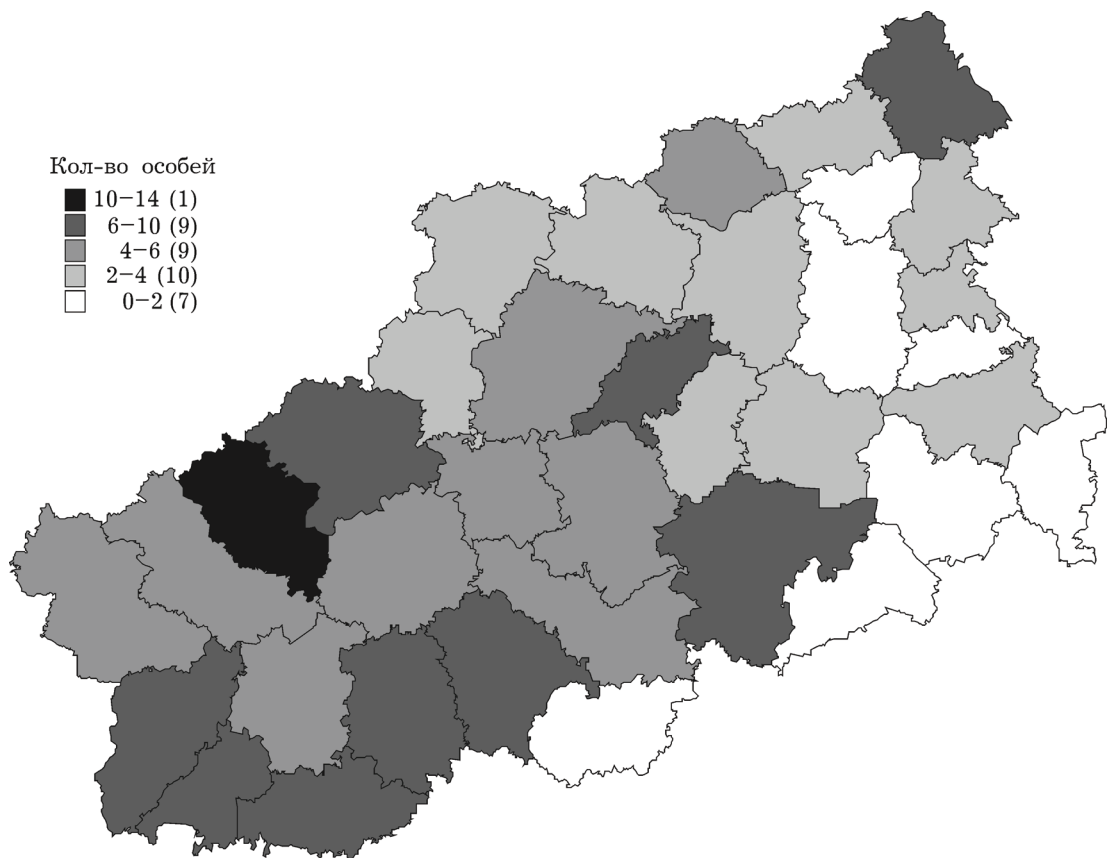


Рис. 4. Картограмма плотности волка (особей/1000 км<sup>2</sup>) в административных районах Тверской области в 1975 г.

административном районе западной части Тверской обл. плотность этого хищника составляла 14 особей на 1000 км<sup>2</sup> (рис. 4).

В 1976 г. уже в трех районах западной части области наблюдалась повышенная плотность (более 11 особей на 1000 км<sup>2</sup>), в 1977 г. – в шести, в 1980 г. – в 15 (рис. 5).

В период максимальной численности (1979–1980 гг.) присутствие этого хищника отмечалось уже во всех районах, но по-прежнему плотность волка оставалась более высокой в западной части области. Характерно, что наиболее высокая плотность регистрировалась здесь как в периоды низкой, так и в периоды пиковой численности. Значит, наиболее благоприятные условия для обитания волка сложились в западной части области, и в настоящее время эта территория является для него зоной сохранения популяции. Следует отметить, что в многолетнем цикле концентрация основной части популяции не постоянна. В довоенные годы наиболее высокая плотность отмечалась в восточной части об-

ласти, характеризующейся малой лесистостью и обилием домашнего скота, а в послевоенные годы – в западной части (высокий уровень лесистости и, соответственно, более высокая плотность диких копытных по сравнению с малолесистыми районами).

Анализ многолетних данных показал, что увеличение плотности в популяционных группировках волка наблюдалось вокруг административных районов, где численность этого хищника изначально являлась более высокой, благодаря образованию новых семей (см. таблицу).

Результаты наблюдений показали, что увеличение популяции происходило не только за счет образования новых семей на свободных участках, но и в результате уплотнения территориальной структуры за счет уменьшения участков обитания резидентных семей. В районе Центрально-Лесного заповедника в фазе стационарной численности на площади в 1000 км<sup>2</sup> регистрировали присутствие трех семей, а на пике высокой чис-

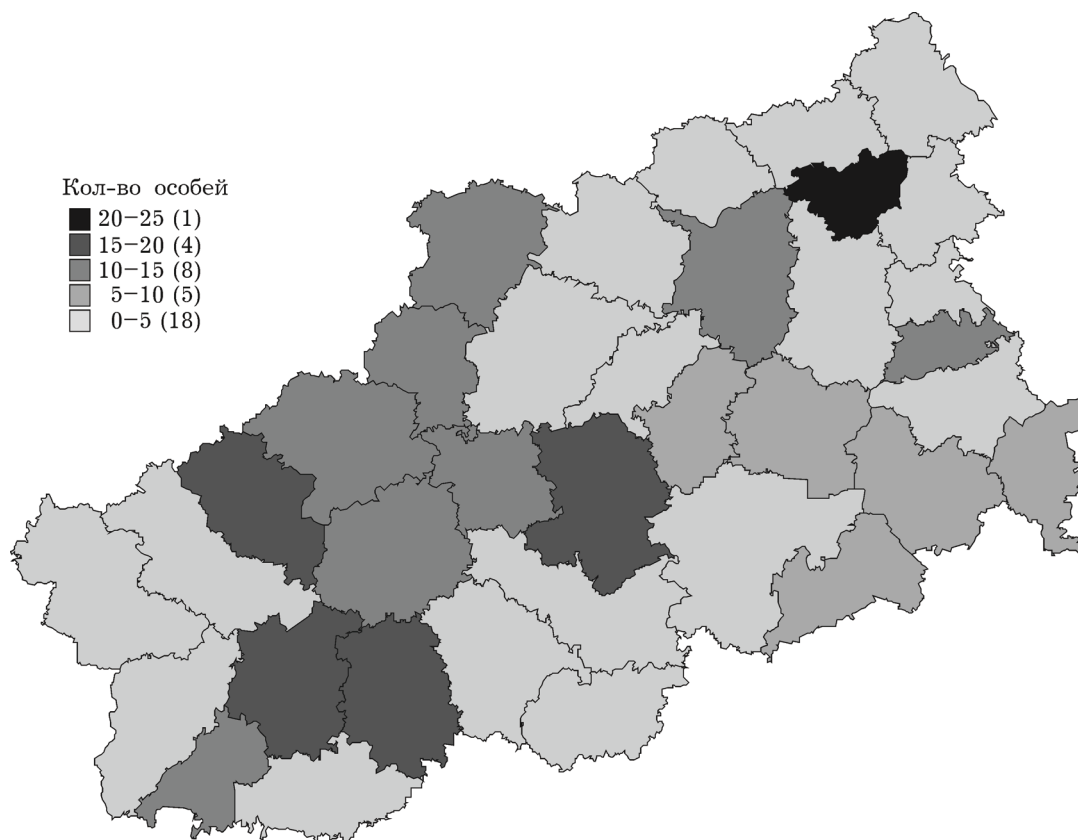


Рис. 5. Картограмма плотности волка (особей/1000 км<sup>2</sup>) в административных районах Тверской области в 1980 г.

**Динамика числа пар, семей, среднего размера выводка и величины изъятия волков из популяции на территории Тверской области**

Год	Число		Число особей			Общее число волков	% juvenis	Средний размер выводка	Изъято особей
	пар	семей	juvenis в семьях	adultus в семьях и парах	одиночек				
1969	10	8	34	36	5	75	45	4,3	48
1970	7	15	66	44	8	118	56	4,4	42
1971	6	10	55	32	6	93	59	5,5	50
1972	7	17	88	48	10	146	60	5,2	61
1973	13	27	165	80	17	262	63	6,1	52
1974	6	25	130	62	13	205	65	5,2	107
1975	11	44	238	110	24	372	64	5,4	112
1976	15	61	287	152	31	470	61	4,7	167
1977	24	96	595	240	61	896	66	6,2	358
1978	30	123	664	306	68	1038	64	5,4	502
1979	36	129	813	330	80	1223	66	6,3	631
1980	40	163	897	406	91	1394	64	5,5	507
1981	32	157	911	378	90	1379	66	5,8	429
1982	46	127	711	346	74	1131	63	5,6	450



ленности – семь. Размеры семейного участка обитания уменьшились с 1100–1200 до 135–500 км<sup>2</sup> [Кочетков, 1988]. Следовательно, в фазе роста численности в популяции волка происходили не только количественные, но и качественные изменения. Иначе невозможно объяснить тот факт, что резидентные семьи “добровольно” уступали часть своей территории новым родительским парам именно в фазе роста численности, фазе максимального заполнения емкости среды обитания. Экспериментально проверена реакция волков на искусственно созданные мочевые метки в фазе его высокой численности. В чистые пробирки с пробками помещали оледенелые фрагменты мочевых меток от разных семей, а затем, доведя их опять до жидкого состояния, искусственно помечали территории семей, границы которых не соприкасались с данной семьей. Предварительно учитывали количество мочевых меток, оставляемых резидентной семьей на данном маршруте. Резидентные семьи отреагировали на искусственные метки двукратным увеличением мочевых меток с поскребами и без них. Следовательно, они не собирались уступать часть своей территории неизвестной семье. Аналогичную реакцию, интенсивное мечение следов чужой стаи, отмечают и другие авторы [Peters, Mech, 1975; Гордиюк, 2002].

Наиболее интенсивное увеличение численности волка вокруг районов с изначально более высокой плотностью этого хищника определялось и выявленными закономерностями в дисперсии популяций. Наблюдениями за радиомечеными волками в Аляске и в Миннесоте установлено, что 61 % [Mech et al., 1998] и 77 % [Gese, Mech, 1991] особей, покинувших родительскую территорию, расселились на расстоянии до 100 км (41 и 60 % из них соответственно – до 50 км), а в фазах снижения стабильности и повышения численности основную часть расселяющихся животных составляли полувзрослые волки (в возрасте 1–2 года) – 70, 47 и 83 % из общего числа радиомеченых особей данного класса возраста. Доля расселяющихся молодых животных (в возрасте до одного года) значительна (35 %) в фазе роста. Значит, в период увеличения популяции дисперсия способствует повышению плотности, в основном в радиусе 50–100 км за счет полувзрослых и молодых волков. Если

учесть, что в Тверской обл. молодые особи покидают территорию семьи в апреле – мае, т. е. в возрасте 12–13 мес., готовые к самостоятельной жизни, то корректно выделять их в класс полувзрослых животных.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Быстрый рост численности популяции волка в период 1972–1982 гг. обусловлен внутренними резервами за счет расселения молодых особей на небольшие расстояния от родительской территории семьи и уплотнения их территорий.

Можно предположить, что район логова служит не только местом, где родители выкармливают щенков, закладывают в них навыки формирования семейно-гнездового участка и его инфраструктуры, но и является в понимании семьи безопасной зоной. После расселения и создания новой семьи молодые родители формируют аналогичную пространственно-территориальную структуру и сохраняют в памяти статус района логова.

Исследования показали, что пик дисперсии в популяции волка наблюдался в апреле. К этому времени родители завершают полный курс обучения молодых особей, и последние готовы к взрослой самостоятельной жизни.

Расселяющиеся особи не только способствуют передаче генов на значительные расстояния [Fritts, 1983; Mech et al., 1998; Щипанов и др., 2008], поддерживая тем самым богатство популяционного генофонда на высоком уровне, являются популяционным резервом и готовы войти в стаю, где возникла брешь, либо образовать пару-ядро новой стаи [Packard, Mech, 1980], формируют “периферию” популяции, выступающей в качестве популяционного резерва [Шилов, 2002], но и “переносят” эколого-поведенческие и пространственно-функционально-структурные особенности семьи, т. е. являются носителями ее традиций.

## ЛИТЕРАТУРА

- Белянин В. Н. Волки в Жигулях // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: мат.-лы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979. С. 86–87.
- Бибиков Д. И., Приклонский С. Г., Филимонов А. Н. Численность и особенности образа жизни по регионам // Волк. М.: Наука, 1985. С. 452–466.

- Вишнеvский Ю. Н. Некоторые черты зимней экологии волка Молого-Шекснинской низины // Экология, охрана и использование хищных млекопитающих в РСФСР: сб. науч. тр. М., 1982. С. 73–80.
- Гордиук Н. М. Взаимоотношения копытных животных и крупных хищников Южного Урала. Миасс: Изд-во “Геотур”, 2002. 476 с.
- Гурский И. Г. Определение возраста волка (*Canis lupus* L.) по черепу // Вестн. зоологии. 1973. № 3. С. 55–59.
- Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1979. С. 25–55.
- Козлов В. В. Волки лесостепей Сибири и их истребление. Красноярск: Кн. изд-во, 1966. 129 с.
- Кочетков В. В. Биология волка в Верхневолжье (на примере района Центрально-Лесного государственного заповедника): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 24 с.
- 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.
- Мертц П. А. Волк в Воронежской области // Преобразование фауны позвоночных нашей страны. М.: МОИП, 1953. С. 117–135.
- Павлов М. П. Волк. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 208 с.
- Приклонский С. Г., Осмоловская В. И. Еще раз об отношении к волку // Охота и охотничье хоз-во. 1975. № 9. С. 14–16.
- Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников // Тр. Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР. Свердловск. 1960. Т. 14. С. 97–112.
- Соколов Л. В., Паевский В. А., Марковец М. Ю., Морозов Ю. Г. Сравнительный анализ уровня филлопатрии, дисперсии и численности у двух видов пеночек (*Aves, Sylviidae*) – веснички *Phylloscopus trochilus* и трещетки *Phylloscopus sibilatrix* на Куршской косе // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 4. С. 565–578.
- Хайлов К. М., Юрченко Ю. Ю., Смолев Д. М., Празукин А. В. Геометрические условия заполнения гидробионтами пространств и поверхностей искусственных жилищ // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 118, вып. 5. С. 585–596.
- Шилов И. А. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1029–1047.
- Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Павлова С. В. Распределение обыкновенных буроzubок (*Sorex araneus* L.) двух хромосомных рас в зоне интеграции. Может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот? // Генетика. 2008. Т. 44, № 6. С. 734–745.
- Beschta R. L., Ripple W. J. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States // Biol. Conservation. 2009. Vol. 142, N 11. P. 2401–2414.
- Fritts S. H. Record dispersal by a wolf from Minnesota // J. Mammalogy. 1983. Vol. 64. P. 166–167.
- Gese E. M., Mech L. D. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989 // Can. Journ. Zool. 1991. Vol. 69. P. 2946–2955.
- Henshaw R. E., Stephenson R. O. Homing in the gray wolf (*Canis lupus*) // J. Mammalogy. 1974. Vol. 55, N 1. P. 234–237.
- Howard W. E. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates // American Midland Naturalist. 1960. Vol. 63. P. 152–161.
- Kuyt E. Movements of young wolves in the Northwest territories of Canada // J. Mammalogy. 1962. Vol. 43, N 2. P. 270–271.
- Mech L. D., Adams L. G., Meier T. J., Burch J. W., Dale B. W. The Wolves of Denali. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1998. 227 p.
- Myers J. H., Krebs C. J. Genetic, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster* // Ecol. Monogr. 1971. Vol. 41. P. 53–78.
- Packard J. M., Mech L. D. Population regulation in wolves // Biosocial mechanisms of population regulation / eds. M. N. Cohen, R. S. Malphasse, H. G. Klein. New Haven, Conn: Yale Univ. Press, 1980. P. 135–150.
- Peters R. P., Mech L. D. Scent-marking in wolves // Amer. Sci. 1975. Vol. 63, N 6. P. 628–637.
- Peterson R. O. Social rejection following mating of a subordinate wolf // J. Mammalogy. 1979. Vol. 60, N 1. P. 219–221.

## Philopatry and Dispersion in Wolf Populations (*Canis lupus* L.)

V. V. KOCHETKOV

Central Forest State Nature Biosphere Reserve  
172521, Tver region, Nelidovo district  
E-mail: kvaldai@mail.ru

The manifestations of philopatry and dispersion of wolves at the family level, population groups level (Central Forest Reserve) and population level (Tver region) were studied. The importance of the wolf's den location in territorial structure formation was shown. The phylopatric behaviour of 35 wolves from seven families was analyzed. In the course of the study 32 individuals (16 adults and 16 youngsters from different families), being encircled with flags, crossed the flag line towards the den and only 3 individuals chose a different direction. Such behavior was typical for all the population groups: for young individuals born and raised in the place and for adult wolves (both resident wolves and their children who had started new families here). The role of “dispersant” wolves in 1972–1982 was emphasized: the rapid increase in the population size was caused by young individuals who had traveled short distances. Analysis of the available field data and literature shows that dispersant wolves “transfer” ecological, behavioral, spatial-functional and structural features of their families, i. e. they are the bearers of family traditions.

**Key words:** philopatry, dispersion, wolf, den area, population growth, den location.