

Академия наук СССР

Институт
эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова

Научный совет
по проблемам биосферы

Мав

Советский комитет
по программе ЮНЕСКО
„Человек и биосфера“

Виды
фауны СССР
и сопредельных
стран

Волк



Издательство «Наука»

USSR Academy of Sciences

A. N. Severtzov Institute
of Evolutionary
Animal Morphology
and Ecology

Scientific Council
for Biosphere Problems



Soviet Committee
for the UNESCO Programme
«Man and Biosphere»

Species
of the Fauna of the USSR
and contiguous countries

The Wolf

*History, Systematics,
Morphology, Ecology*

Editor-in-volume
D. I. BIBIKOV



Nauka Publishers
Moscow 1985

Академия наук СССР

Институт
эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова
Научный совет
по проблемам биосферы



Советский комитет
по программе ЮНЕСКО
«Человек и биосфера»

Виды фауны СССР
и сопредельных стран

Волк

*Происхождение, систематика,
морфология, экология*

Ответственный редактор тома
доктор биологических наук
Д. И. БИБИЦОВ



Издательство «Наука»

Москва 1985

ВОЛК. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985.

В книге описаны и проанализированы таксономия, морфология, экология и положение в биоценозах волка всего ареала вида.

The Book is concerned with the taxonomy, morphology, ecology and position in the biocenoses of the wolf throughout its entire range

Редакционная коллегия серии:

СОКОЛОВ В. Е.

(отв. редактор)

БОЛЬШАКОВ В. Н.

ВОЛЬСКИС Р. С.

ГИЛЯРОВ М. С.

ГРОМОВ И. М.

ДАРЕВСКИЙ И. С.

ЗАЯНЧКАУСКАС П. А.

ИВАНОВ А. В.

ИЛЬИЧЕВ В. Д.

ЛЕБЕДКИНА Н. С.

ЛУКИН Е. И.

МАНТЕЙФЕЛЬ Б. П.

НЕРОНОВ В. М.

РАСС Т. С.

РЫЖИКОВ К. М.

СВЕТОВИДОВ А. Н.

СВЕШНИКОВ В. А.

СМИРНОВ Н. Н.

СТАРОВОГАТОВ Я. И.

СУХАНОВ В. Б.

СТЕПАНЯН Л. С.

ХАБЕРМАН Х. М.

ШАТУНОВСКИЙ М. И.

ЩЕРБАК Н. Н.

ЯВЛОКОВ А. В.

Рецензенты: А. Г. БЛАННИКОВ, А. А. НАСИМОВИЧ, В. Б. СУХАНОВ

Editorial Board:

SOKOLOV V. E.

(Editor-in-Chief)

BOLCHAKOV V. N.

VOLSKIS R. S.

GHILAROV M. S.

GROMOV I. M.

DAREVSKY I. S.

ZAJANCHKAUSKAS P. A.

IVANOV A. V.

ILYICHEV V. D.

LEBEDKINA N. S.

LUKIN E. I.

MANTEIFEL B. P.

NERONOV V. M.

RASS T. S.

RYZHNIKOV K. M.

SVETOVIDOV A. N.

SVESHNIKOV V. A.

SMIRNOV N. N.

STAROBOGATOV Ja. I.

SUKHANOV V. B.

STEPANYAN L. S.

KHABERMAN Kh. M.

SHATUNOVSKY M. I.

SCHERBAK N. N.

YABLOKOV A. V.

Предисловие

Задача серии «Виды фауны СССР и сопредельных стран» состоит в том, чтобы в каждом томе дать возможно более полное описание одного вида животных, показать его положение среди близких видов, характеризовать историю его становления, выявить видоспецифичность. Создание «видовых» монографий, безусловно, соответствует нуждам современного этапа освоения биосферы, поскольку в подобном издании суммируются и более полно осмысливаются накопленные знания об изменениях в распространении и структуре ареала вида, адаптивном характере строения различных систем органов, его экологии и поведении.

Естественно, что по каждому виду невозможно осуществить полную программу исследований и на высоком уровне характеризовать его видовую специфику в географической изменчивости, морфологии или поведении. Для одного вида оказывается лучше изученной морфология или экология, по другому виду, например, могут практически отсутствовать соответствующие уровню серии функционально-морфологические исследования.

Объект настоящего тома — волк — с полным основанием заслуживает серьезного внимания зоологов как вид, играющий важную и, как правило, негативную роль в народном хозяйстве и особенно в животноводстве. Сложнее оценить значение этого крупного и очень активного зверя в дикой природе, а также в биоценозах, слабо измененных деятельностью человека. Оно многогранно и не однозначно в разных регионах. Волк выполняет важнейшие регулирующие функции в экосистемах, поддерживая численность копытных — своих жертв на таком уровне, при котором не возникает катастрофического истощения пастбищ. Эволюция ряда видов копытных в течение тысячелетий происходила при участии и под контролем крупных хищников, и в первую очередь волка. Велико биоценотическое значение волка для существования ряда зверей и птиц — его конкурентов и «нахлебников», некоторые из которых оказались теперь в Красной книге редких исчезающих животных.

До 70-х годов основное внимание к волку определялось его ролью как вредителя животноводства и охотничьего хозяйства. Публикации по этому виду ограничивались данными по оценке хозяйственного ущерба от волка, по разработке и пропаганде эффективных приемов ограничения его численности. Продолжалось и изучение биологии хищника, его взаимоотношений с основными жертвами — копытными животными. Весьма ценные экологические исследования выполнены по отдельным регионам страны, изучения же морфологии почти не проводилось. В последнем десятилетии интерес к изучению волка в различных ландшафтах страны сильно возрос, в особенности в заповедниках. Накопилось много новых,

ценных наблюдений, требующих обобщения. Внимание к всестороннему исследованию волка оправдано необходимостью совершенствования программы управления численностью этого зверя, поскольку недостаток объективных знаний его экологии и поведения нередко ограничивает возможности поддержания его популяций на безопасном для народного хозяйства уровне.

В данной монографии, пожалуй, несколько полнее, чем в других томах серии, удалось выдержать соотношение морфологической и экологической частей. И все же в книге не рассмотрена морфология ряда важных систем органов, и в изложенных разделах недостаточно показана видоспецифичность охарактеризованных структур. В главах экологической части, по возможности, выдержан географический подход, поскольку роль и место волка в природе и народном хозяйстве сильно различаются в различных регионах такой огромной страны, как СССР. Региональный подход к управлению популяциями волка наиболее соответствует задаче жесткого сокращения численности вида там, где он приносит ощутимый вред хозяйству, и сохранения разнообразия географических форм этого вида.

Думается, что эта книга о волке, подготовленная большим коллективом квалифицированных специалистов, даст достаточно полную и разностороннюю характеристику одного из интереснейших и высокоорганизованных хищников фауны СССР. Монографический обзор современных знаний о волке, надеемся, составит научную основу для последовательного управления численностью его популяций.

Академик В. Е. Соколов

Введение

До недавнего времени не было оснований отнести волка к числу хорошо изученных видов фауны СССР. Несмотря на большой ущерб от этого хищника животноводству и периодически повторяющиеся подьемы его численности, вызывавших необходимость жестких государственных мер по ее ограничению, углубленного и систематического исследования волка не проводили. По существу, со времени публикации Л. П. Сабанеевым в 1877 г. сводки «Волк» не было по этому виду фундаментальных обобщений.

Конечно, каждая вспышка численности волков, следовавшая, как правило, за годами войн и разрухи, вызывала общественный резонанс и привлекала внимание зоологов. Постепенно накапливались сведения по биологии волка, его деятельности, как хищника, охотничьим повадкам, глубже и разносторонней стали исследовать причины изменения его численности. Особенно плодотворным в изучении волка оказался период 50—60-х годов, когда выполнены достаточно солидные региональные исследования в Литве (Я. А. Прусайте), на Южной Украине (И. Г. Гурский), в европейской тундре (В. П. Макридин), Белоруссии (В. Ф. Гаврин, С. С. Донауров), в средней полосе России (В. В. Козлов, П. А. Мертц, В. Д. Херувимов), на Кавказе (В. П. Теплов), в Казахстане (А. А. Слудский) и других местах. В. Г. Гептнер и Н. П. Наумов [1967] обобщили результаты исследования волка во II томе «Млекопитающие Советского Союза». Однако и в эти годы основную массу публикаций о волке составляли многотиражные брошюры и руководства по его истреблению, которые, как правило, отличались лишь фамилиями авторов, были однотипны в описании приемов борьбы и, как правило, не содержали оригинальных данных по биологии зверя.

Сокращение численности волков в СССР, которое было достигнуто в 60-х годах ценой больших усилий, и повсеместно резкое уменьшение ущерба от хищников сельскому хозяйству вызвали успокоенность охотничьих организаций, снижение интенсивности преследования волка. Руководство Главхотой РСФСР пришло к заключению, что «с вредоносным аспектом волчьей проблемы будет покончено к началу 80-х годов». Утрата остроты проблемы в СССР совпала с широким пересмотром вопроса о хищничестве в природе как биологического явления и общим поворотом человечества к глобальной задаче охраны природы. Проявилось это после Закона СССР «Об охране и использовании животного мира» (25 июня 1980 г.), в постановлениях по запрету или ограничению добычи крупных хищников — белого и бурого медведей, леопарда, снежного барса, тигра, рыси, а также в прекращении тотального уничтожения хищных птиц, которых ранее обвиняли в оскудении запасов дичи.

В русском переводе к этому времени вышли талантливо написанные Л. Крайслер и Ф. Моуэтом книги о североамериканских волках, в которых пашла отражение широкая кампания по реабилитации исчезающего на значительной части США и Западной Европы хищника. Надо заметить, что в основе распространившейся на западе кампании в защиту волка лежала не только реальная угроза полной утраты вида в ряде государств, но также, и это важно подчеркнуть, фундаментальные, многолетние исследования канадских и американских зоологов. Тщательно выполненные современными методами, включавшими радиотелеметрию, авианаблюдения, биохимические анализы и т. п., работы неоспоримо доказали необходимость для популяций копытных в малонарушенных ландшафтах роль волка.

Советские зоологи, продолжавшие исследовать экологию волка, также обратили внимание на весьма подвижные во времени и пространстве взаимоотношения волка и диких копытных — его жертв, подтвердившие полезную его роль в дикой природе. Однако главные заключения ученых состояли отнюдь не в защите волка, а в необходимости более глубокого изучения этого хищника у нас и в обязательности последовательного регулирования его численности, соответствующей организации и стратегии управления его популяциями.

Пути решения «волчьей» проблемы и раньше вызывали споры, но в 70-х годах они сильно обострились. Из-за недостатка объективных знаний экологии волка, его места в слабонарушенных и преобразованных человеком биоценозах в широко развернувшихся в прессе дискуссиях по этому вопросу возобладала эмоция, но не факты. Не зная толком проблемы, многие журналисты и телевидение некритично перенесли на страницы наших газет и журналов широко распространенные на западе идеи защиты волка. А тем временем, хорошо обеспеченный повсюду кормом, в условиях сократившегося преследования, волк начал наращивать свою численность. Организованная журналом «Охота и охотничье хозяйство» дискуссия о волке подтвердила единодушие ученых и специалистов охотничьего хозяйства в необходимости последовательного регулирования численности хищника. В СССР нет угрозы исчезновения волка, и основной задачей остается контроль численности его популяций, поскольку ущерб от него охотничьему хозяйству и животноводству сохраняется. Мнения специалистов разошлись в вопросе о том, как лучше управлять численностью волка и насколько необходимы исследования экологии волка для регулирования плотности его популяций. Некоторые утверждали, что на хищника нужно смотреть только «сквозь прорезь прицела», большинство же участников дискуссии настаивали на необходимости глубоких исследований для более эффективного управления этим видом. Обоснованию этой точки зрения посвящена недавно вышедшая книга о волке известного охотоведа М. П. Павлова [1982], написанная эмоционально и ярко. «Приводимые в книге факты, — пишет в предисловии к ней В. В. Дежкин [1982, с. 3] — ...об ущербе, наносимом серыми хищниками сельскому хозяйству, а особенно леденящие душу описания их нападения на людей... направлены на то, чтобы подчеркнуть неумест-

ность благодушного отношения общества к волку и необходимость постоянного регулирования его численности».

Первые попытки координации исследования волка в СССР осуществлены в начале 70-х годов, когда Международный союз охраны природы и природных ресурсов предложил нам участвовать в Рабочей группе этого Союза по волку. Отсюда возникла потребность основательной характеристики состояния популяций волка в нашей стране. Уже тогда были составлены методические рекомендации и типовая программа исследований экологии волка и его роли в различных ландшафтах страны. Это позволило координировать работы, начавшиеся в нескольких заповедниках и Центральной лаборатории охраны природы Минсельхоза СССР¹, и создало основу для систематического накопления материалов по волку, в том числе и авторами данной монографии.

Таким образом, когда в 1977 г. запланировали подготовку монографии по волку, исследования экологии этого вида уже осуществлялись в стране широко и в основном по единому плану. Что же касается морфологии, совершенно необходимой для книг этой серии, то подобных исследований не было. По предложению академика В. Е. Соколова морфологи Института зоологии АН Укр.ССР под руководством проф. С. Ф. Манзия и Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР взяли на себя труд проведения вне плана необходимых исследований.

Острая дискуссия в оценке роли волка в экосистемах неизбежно отразилась и на взглядах авторов книги. Подобные различия, когда они обоснованы научно достоверными фактами, закономерны и полезны для формирования объективных оценок. При подготовке книги редактору приходилось сокращать, и порой значительно, некоторые очерки по региональному распространению — это было необходимо во избежание повторов; отдельные исследования требовали специальной и единообразной обработки. Это относится к определению возраста зверей, выполненного В. С. Смирновым (Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР), гистологическим исследованиям генеративных органов, проведенным П. И. Даниловым (Карельский филиал АН СССР), географической изменчивости волка, — О. Л. Россолимо (Зоомузей МГУ).

Кроме упомянутых выше зоологических учреждений АН СССР в работе над монографией участвовали специалисты Зоологического института АН СССР, Институты зоологии АН Казахстана, Белоруссии, Литвы, Биологического института СО АН СССР, Института биологических проблем Севера, Бурятского филиала АН СССР, Института экономики АН СССР, Гельминтологической лаборатории АН СССР, Московского, Одесского и Ашхабадского университетов, Воронежского пединститута, ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР, ВНИИОЗ им. Б. М. Житкова и его отделений, Института природно-очаговых инфекций Минздрава РСФСР, ряда заповедников Главприроды МСХ СССР и Главохоты РСФСР, специалистов Управлений охотничьего хозяйства.

¹ Ныне ВНИИ охраны природы и заповедного дела Минсельхоза СССР. (Прим. ред.).

В сборе материалов для монографии авторам оказывали содействие руководители и специалисты краевых и областных Управлений охотничьего хозяйства, региональных отделений ВНИИОЗ им. Б. М. Житкова, руководство Главохоты РСФСР, УССР и других союзных республик, руководители Главприроды МСХ СССР. Пользуюсь возможностью выразить им нашу признательность.

В заключение от имени авторского коллектива мне приятно поблагодарить А. А. Насимовича за просмотр всей рукописи и ценные коррективы; В. Б. Суханова — за редакцию части глав по морфологии; А. Г. Банщикова, Л. М. Баскина, С. В. Кирикова, В. В. Кучерука и К. П. Филонова, прочитавших отдельные главы и высказавших полезные советы; Л. А. Бибикову и А. Н. Филимонова — за всестороннюю помощь при подготовке рукописи к печати.

Профессор Д. И. Бибиков

Фото на первой странице обложки — Р. В. Дормидонтова, на четвертой — Г. Р. Левенштейна.

Происхождение и история волка

Уже в эоцене Европы и Северной Америки, т. е. около 50 млн. лет назад, существовали представители семейства *Canidae* Gray [1821] с конечностями бегательного типа, пятипалые, но еще стопоходящие и полустопоходящие, с умеренно длинной лицевой частью черепа и с почти полным набором зубов остроконечной и трехконусной формы. Позднее, на протяжении олигоцена, миоцена и плиоцена, эволюция в семействе псовых происходила по пути адаптации к быстрому бегу и молниеносным движениям при схватывании добычи. Это сопровождалось развитием пальцехождения и нового — вторичного удлинения морды. На протяжении неогена вымерло полностью три подсемейства: *Amphicyoninae* Trouessart [1895] с 12 родами из олигоценовых и миоценовых слоев Евразии и Северной Америки; *Amphicyonodontinae* Simpson [1945] с 9 родами, включающих тяжело сложенные формы волчьего типа из эоцена — плиоцена Европы, Азии, Северной Америки; *Vorophaginae* Simpson [1945] с 8 родами из миоцена — плейстоцена Азии и Северной Америки.

К современности семейство оказалось представлено двумя подсемействами: *Caninae* Gill [1872] с 11 живущими родами и 14 вымершими и 1 *Otocyoninae* Trouessart [1885] (один род в Африке *Otocyon* Müller, [1836] — большеухая лисица).

Родословное древо. Представители рода *Canis* Linnaeus [1758], к которому принадлежат и современные серые волки, известны с олигоцена в Евразии, с плиоцена в Африке, с плейстоцена в Северной Америке, и с голоцена в Австралии. Еще Фрейденберг [Freidenberg, 1914], основываясь на европейских палеонтологических материалах, утверждал, что остатки мелких волков типа *Canis neschersensis* Croizet, *C. kronstadtensis* Thoula свойственны слоям позднего плиоцена, а остатки крупных волков группы *C. lupus* L. появляются лишь в слоях древнего плейстоцена и становятся вполне обычны в среднем и особенно в позднем плейстоцене.

Мнения современных палеонтологов о родословном древе волка разноречивы. Тениус и Гофер [Thenius, Hofer, 1960], Тениус [Thenius, 1972] ведут родословную волка с плиоцена, причем помещают его ветвь между гиеновой собакой (род *Lusaon*) Африки и красным волком (род *Cuon*) Евразии (рис. 1).

В своей работе Новак [Nowak, 1979] при обзоре четвертичных псовых Северной Америки ведет серого волка со среднего плейстоцена, считая, что этот зверь вселился из Старого Света в Новый в начале позднего (верхнего) плейстоцена. Геоисторическая шкала этапов четвертичного периода в Новом Свете соответствует голоцену, вюрму, риссу, минделю и гюнцу Европы (рис. 2).

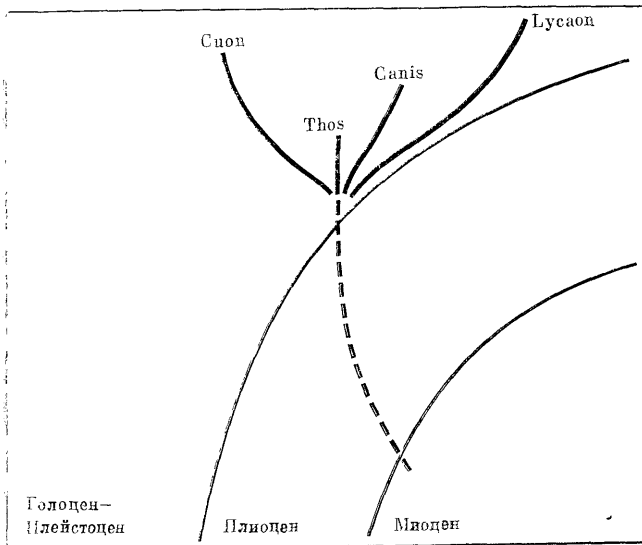
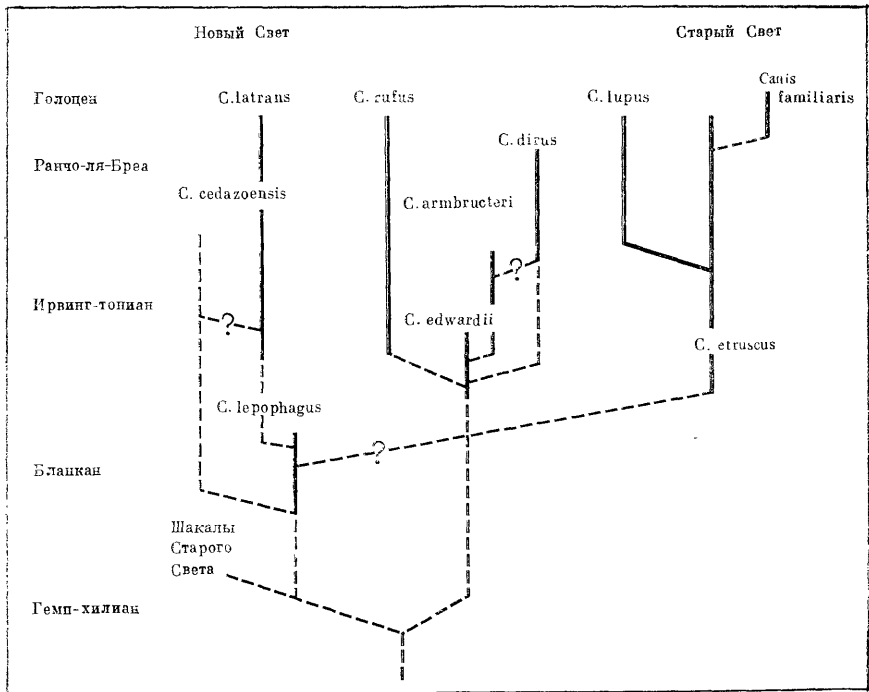


Рис. 1. Родословное древо крупных представителей Canidae [Thenius, 1972]

Рис. 2. Родословное древо волкообразных песчаных [Nowak, 1979]



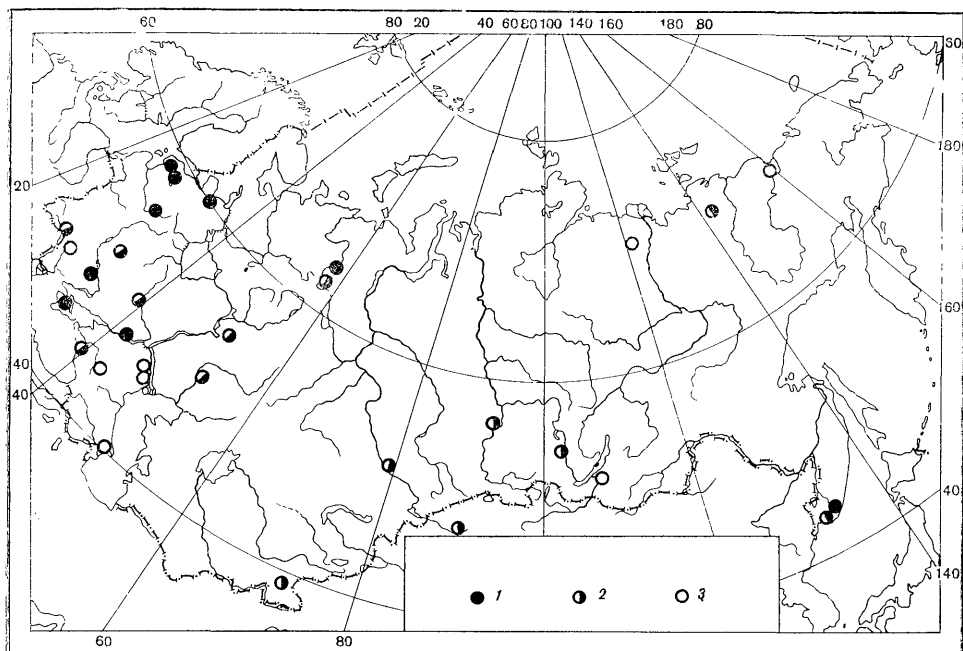


Рис. 3. Некоторые пункты находок ископаемых остатков волков в СССР

1 — голоцен и историческая эпоха; 2 — поздний плейстоцен; 3 — средний и ранний плейстоцен

В пределах Советского Союза костные остатки явно волчьего облика начинают появляться в позднеплиоценовых отложениях — в так называемом Хапrowsком фаунистическом комплексе, сопоставляемом по времени с существованием Акчагыльского моря. Обычно это либо изолированные зубы, либо фрагменты нижних челюстей и трудно определяемые до рода обломки трубчатых костей. Таковы, например, остатки из местонахождений по северному берегу Азовского моря у Левенцовки, Хапров и Таганрога. Восточнее, в Казахстане, сходные остатки прослежены в позднеплиоценовых слоях долины р. Или, а в Забайкалье по р. Селенга у Тологоя. Из более поздних слоев ашшеронского яруса на Таманском полуострове описан некрупный таманский волк *Canis tamanensis* N. Ver., 1953, вероятно, близкий к западноевропейским позднеплиоценовым формам.

В раннечетвертичное время волк современного типа был уже широко распространен в Евразии. В раннем плейстоцене, около 380–450 тыс. лет тому назад, кости волков захоронены вместе с костями лошадей, этрусских носорогов, большерогих и благородных оленей, бизонов, пещерных львов. Такие местонахождения были известны в северной Германии. В Молдавии, на Днестре у Тирасполя, фрагменты костей волков единичны, как и в близких по возрасту слоях северного Казахстана. На северо-

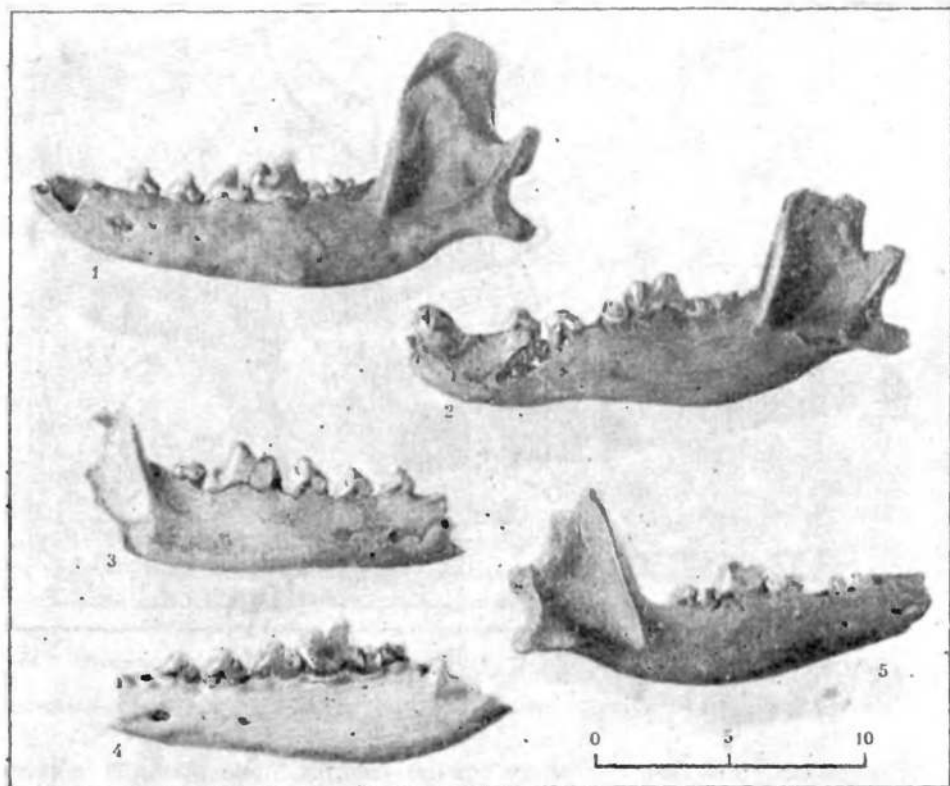


Рис. 4. Нижние челюсти ископаемых волков *Canis lupus (foss.) L.*

1 — крепость Саркел на Дону VIII—XIII вв. н. э.; 2 — р. Волга, аллювий, Черный Яр, средний плейстоцен; 3, 4 — р. Волга, аллювий, Черный Яр-Николаевское, средний — ранний плейстоцен (1—5 — ЗИН АН СССР) 5 — р. Оленек, аллювий, Хаастах

востоке Сибири они встречаются по р. Чукочьа в Якутии [Шер, 1974] (рис. 3).

Более обычны остатки особо крупных волков в слоях среднеплейстоценового возраста (130—380 тыс. лет назад) в так называемом Хазарском ярусе Среднего Поволжья. На Русской равнине кости этих волков встречались постоянно на затопленных ныне бечевниках рек Днестра, Днепра, Дона, Волги, Урала; в Закавказье они обычны в битумах Апшеронского полуострова, в южной Сибири, на пляжах берегов рек Иртыша, Оби, Енисея, Лены, Колымы в их среднем течении и их притоков: (рис. 4).

Остатки позднплейстоценовых волков встречаются постоянно, кроме аллювия рек и слоев лёссовидных суглинков в пещерных и открытых палеолитических стоянках, датироваемых от 10 до 130 тыс. лет до наших

дней. В Европе они обычны в слоях с культурой ашель, мустье, ориньяка, солютре, мадлена и азиля в Англии, Испании, Италии, Франции, ГДР, ФРГ, Польше, Венгрии, Чехословакии [Wolf, 1938—1939; Kurtén, 1968]. В СССР это слои нижне- и верхнепалеолитических стоянок Молдавии, Украины, Белоруссии, Крыма, Кавказа, аллювия долин рек Русской равнины — особенно на Десне, Доне, Волге, Каме, Урале. На палеолитических стоянках Елисеевичи, Мезин, Костёнки и в ряде других кости, даже целые скелеты волков залегают близ очагов и хижин из костей мамонтов, рогов оленей (табл. 1). Имеются такие данные о численности остатков волков в слоях четвертичного периода (табл. 1). По цифрам табл. 1 можно сделать несколько выводов. Волки были, по-видимому, относительно редки в раннем плейстоцене, но достигали высокой численности в среднем плейстоцене, когда особенно часто попадали в битумные (нефтяные) ловушки типа Бинагадов и Кармалок, составляя 14—18% от числа особей других зверей. Освоение волков первобытными охотниками ашельско-мустьерской стадии было невелико. Их остатки составляли 0,3—0,9% от числа костей промысловых видов. В позднем плейстоцене волки были особенно многочисленны и постоянно гибли в долинах рек от наводнений и попаданий в майны. Они совершенно регулярно добывались верхнепалеолитическими охотниками. Отношение количества их остатков к другим промысловым видам на открытых палеолитических стоянках оказалось немногим меньше, чем в асфальтовых ловушках.

В раннем и среднем голоцене мезолитические и неолитические охотники Восточной Прибалтики и Северо-Запада России волков добывали мало — 0,9—1,7% остатков от общего числа костей промысловых видов. Остатки волков накапливались наиболее часто в средних широтах — в зоне плейстоценовых степей и лесостепя. В интразональных угодьях типа древней тайги волков было мало.

В Северной Америке ископаемые остатки, относимые к данному виду, начинают встречаться с позднего ирвингтона, соответствующего европейскому рессу. Новак [Nowak, 1979, p. 98] приводит карту с 49 местонахождениями волчьих остатков на Аляске, в северо-восточной и южной Канаде и в большинстве штатов Северной Америки, за исключением Луизианы и Флориды. Большинство местонахождений отнесены к висконсину, т. е. позднему плейстоцену — вюрму Европы или даже к голоцену. Полностью отсутствуют находки остатков волков на территории северо-восточной Канады, перекрывавшейся ледником в плейстоцене.

Как и в Европе, североамериканские местонахождения волчьих остатков связаны преимущественно с пещерами, реже с речными наносами, с покровными суглинками на стоянках охотников за бизонами и с асфальтовыми кратерами (Калифорния). Наиболее древние находки, датированные илинойсом (риссом), сделаны в аллювии. Такие же находки, но датированные висконсином (вюрмом), связаны обычно со стоянками палеолитических охотников в долинах рек. В смоляных кратерах Ранчолья-Бреа скелеты и черепы серых волков встречаются вместе с скелетами гигантских плейстоценовых волков Северной Америки — *Canis dirus* Leidy, 1858.

Таблица 1. Относительное обилие костных остатков волков в разных тафономических типах захоронений на территории СССР

Геоисторическая шкала	Тафономический тип	Число		Процент волчьих костей (особей) от числа костей других видов
		промысловых видов	всех костей (особей) и волчьих (в скобках)	
Голоцен (Историческая эпоха)	<i>Городища и крепости</i>			
	Саркел на Дону, VIII—XIII вв. н. э.	18	2822 (515)	18,2
	Старая Ладога на Волхове (Цалкин, 1956), VII в. н. э.	11	512 (3)	0,6
Мезолит и неолит	<i>Свайные поселения</i>			
	Псковская область	18	1243 (12)	4,0
	Восточная Прибалтика (Паавер, 1965), VII—III тыс. лет до н. э., 3 поселения	21	1397 (17)	1,2
	II тыс. лет до н. э., 9 поселений	22	2255 (21)	0,9
	I тыс. лет до н. э., 3 поселения	19	442 (7)	1,7
	Пещеры Сучана в Приморье	22	1618 (85)	8,8
Плейстоцен поздний (палеолит)	<i>Аллювий рек</i>			
	Р. Урал, Уральск—Гурьев	23	472 (4)	0,8
	<i>Верхнепалеолитические открытые и пещерные стоянки</i>			
	Пещеры Северного Урала	22	+925 (22)	2,0
	Берелёх на севере Якутии	7	+31 (4)	13,0
	Елисеевичи на Десне	11	+404 (36)	9,0
	Костёнки I—XXI на Дону	24	+707 (75)	10,6
	Пещера Сакажиа в Грузии	19	+109 (3)	2,8
	Пещера Аман-Кутан в Узбекистане	19	+284 (2)	0,7
	Пещеры Сучана в Приморье	28	4949 (62)	1,3
	средний	<i>Битумы (асфальтовые кладбища)</i>		
Кармалки в Татарии		8	+16 (3)	18,7
Бинагады в Азербайджане		21	+856 (120)	14,0
<i>Нижнепалеолитические стоянки Закавказья</i>				
Пещера Ахштырская		13	3003 (9)	0,3
Пещеры Кударо I—III		21	2852 (27)	0,9
<i>Аллювий рек</i>				
Р. Кама: Чистополь—устье		22	516 (2)	0,4
ранний	<i>Аллювий рек</i>			
	Р. Днестр у Тирасполя	16	597 (1)	0,1

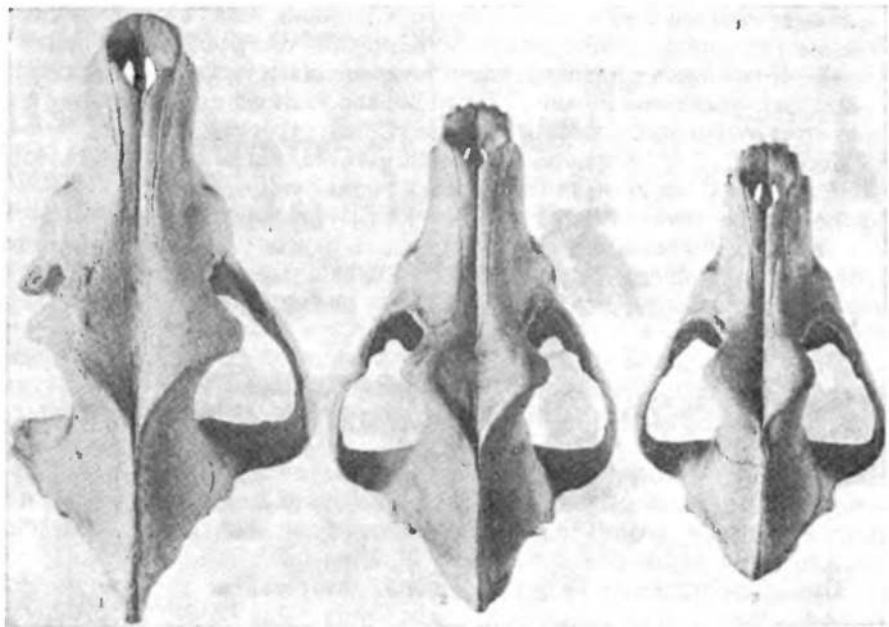
Примечание. + отмечено число особей.

Морфологическая эволюция волка на протяжении плейстоцена оказалась незначительной. Широкие географические связи популяций обусловили пивелировку появившихся отклонений, обязанных зональным условиям жизни. Тем не менее подмечена тенденция в развитии прогрессивного хищнического типа строения черепа и зубной системы. Так, у 33 черепов волков из бинагадинского асфальта (средний плейстоцен) M^3 присутствовал в двух случаях (6%), а среди 222 черепов современных волков с территории СССР M^3 встречен лишь один раз, т. е. в 0,9% случаев. Происходило также относительное укорочение ряда зубов за счет более тесной посадки предкоренных, сокращения длины мозговой капсулы и увеличения длины височного сужения [Верещагин, 1951].

Описанные плейстоценовые формы видовой, или чаще подвидовой, таксономической значимости являются большей частью результатом морфометрических упражнений палеонтологов на фрагментарном материале. Сказанное не отрицает, однако, реального существования палеогеографической изменчивости волчьих популяций на протяжении плейстоцена. Так, например, при наличии хорошей серии черепов из плейстоцена Бинагадов (Апшеронский полуостров) описан некрупный апшеронский волк *Canis lupus arscheronicus* N. Ver., 1951.

Среди ископаемых форм наиболее интересен и загадочен, пожалуй, североамериканский «ужасный» волк *Canis dirus* Leidy, 1858. Его хорошо изученные остатки особенно обильны в позднеплейстоценовой фауне, относящейся ко времени наибольшего похолодания (25—15 тыс. лет тому назад). По общим пропорциям его череп поразительно напоминает таковой гигантского экземпляра серого волка (рис. 5). Судя по диаграмме Новака [Nowak, 1979, p. 109], располагавшего 62 сравнимыми черепами этого зверя и 482 современного волка, череп этого зверя был в среднем на $\frac{1}{5}$ длиннее, с очень большим продольным диаметром верхнего хищнического зуба (28,7—35,3 мм!), с более широким небом и особенно широким лбом и надорбитальными отростками. Лоб был значительно ниже в области орбит, чем у серого. Распространение этого волка [Nowak, 1979, p. 111] ограничивалось юго-западом Канады, Соединенными Штатами (особенно во Флориде), Мексикой, Перу и, возможно, Аргентиной. Остатки встречены в аллювиях, пещерах, асфальтах. Вымирание произошло вслед за вымиранием крупных травоядных в конце висконсина (вюрма). История этого волка по отношению к серому поразительно напоминает таковую пещерного и бурого медведей в Евразии. Небольшие, казалось бы, различия в специализации, питании и — вид вымирает на рубеже послеледниковья.

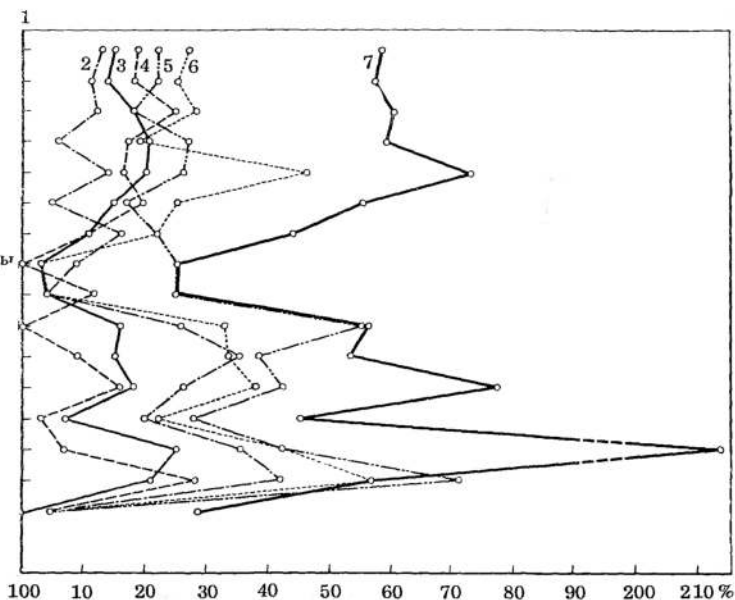
Морфоэкологические сопоставления с современными видами. По экстерьеру, строению черепа и экологии волк имеет значительное сходство с выделяемыми многими американскими зоологами: черным (рыжим) волком — *Canis niger* Bartram, 1971 = *C. rufus* Audubon and Brochman, 1851, койотом *C. latrans* Say Северной Америки и с шакалами Евразии и Африки — *C. aureus* L. и *C. lupaster* Hemprich and Ehrenberg, 1832. Многие черты сходства обнаруживаются



ДЛИНА

- Основная
- Кондилобазальная
- Твердое небо
- Лицевая часть
- Мозговая часть
- Верхний зубной ряд

- Рm⁴
- Большой диаметр глазницы
- Слуховая капсула
- ШИРИНА
- В клыках
- Рm⁴
- Скуловая
- Слуховая
- Межорбитальная
- Хоан
- Слуховая капсула



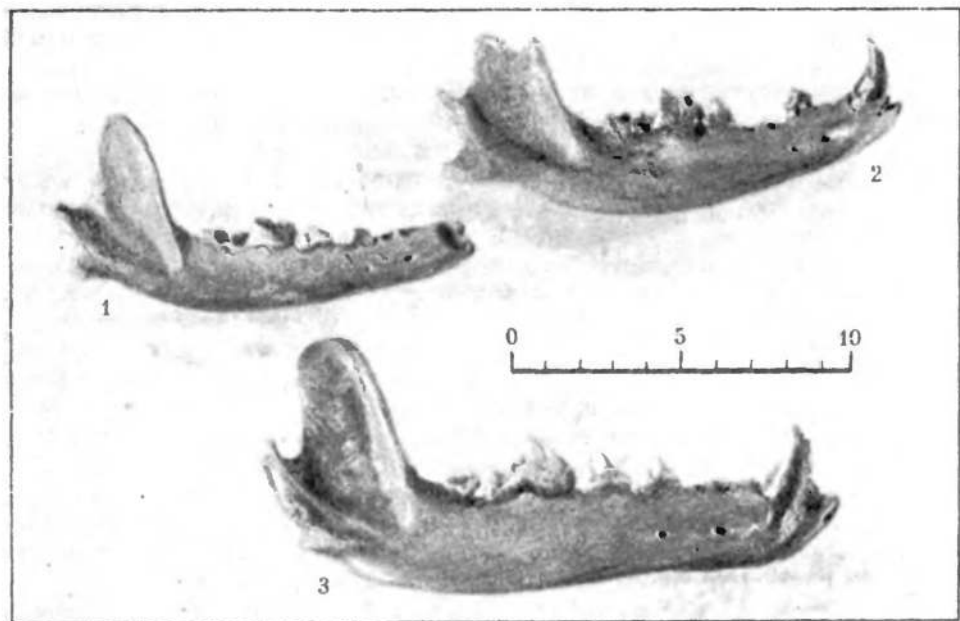


Рис. 7. Нижние челюсти собаки и волков (1—3 — ЗИН АН СССР)

1 — домашняя собака кн. Путятина *Canis familiaris putijati* Studer, Бологое, неолит; 2 — волжский волк *Canis vulgensis* M. Pawlowa, Волга, Красновидово, ранний голоцен; 3 — волк *Canis lupus* (foss.) L. Кама, аллювий, средний плейстоцен

и с красным волком — дholeм — *Cuon alpinus* Pallas, 1811 юго-восточной Азии, с гиеновой собакой — *Lycaon pictus* Temminck, 1820 Африки, а также с домашней и одичавшей собаками — *Canis familiaris* L., 1758 и *C. dingo* Blum., 1780. Подобно волку, все названные звери — неутомимые охотники на дичь мелких, средних и крупных размеров от мышевидных грызунов до лося.

Экологические и этологические черты хищных мелкопитающих отчетливее всего сопряжены с морфологическими в конструкции скелета и экстерьера, и в частности в конструкции черепа. Для выявления кранио-

←
Рис. 5. Черепа волков и собаки — зверовой лайки

1 — *Canis dirus* Leidy, поздний плейстоцен, асфальты Ранчо-ля-Бреа (Калифорния); 2 — *Canis lupus* L., соврем., Ленингр. обл. (ЗИН АН СССР); 3 — *Canis familiaris* L., Восточная Сибирь

Рис. 6. Абсолютные размеры осевых черепов современных крупных псовых (в % от размера черепа шакала)

1 — шакал; 2 — красный волк; 3 — динго; 4 — койот; 5 — гиеновая собака; 6 — зверовая лайка; 7 — волк

логических сходств и различий типичный волчий череп сравнивается здесь с черепами названных видов. В качестве сравнительной, исходной модели был выбран череп азиатского шакала, который несет обобщенные характерные черты рода в их первобытном, т. е. мало специализированном, выражении, и поэтому наиболее пригоден для названной цели.

Для морфометрического сравнения мы использовали промеры черепа, имеющие непосредственный функциональный смысл, т. е. отражающие силовые, скоростные, респираторные и рецепторные качества. Подробнее они обоснованы и использованы нами ранее для характеристики черепов кошек и медведей [Верещагин, 1958, 1959]. Индексы этих промеров, выраженные в процентах к подобным у шакалов, представлены на рис. 6.

Как оказалось, сильные стайные хищники — красный волк, гиеновая собака, а также зверовая лайка — обладают большим относительным сходством с волком в ряде широтных промеров — ширине в клыках, Pm^i , основания черепа, но далеко отстают от него по ширине в скулах и особенно по ширине лба. Оригинален серый волк и по длине мозговой части черепа. В этом отношении с ним сходен генетически наиболее близкий вид — зверовая лайка, графические данные который выглядят как бы уменьшенной волчьей копией. В первую очередь, это объясняется участием крови волка в формировании данной породы.

Центр происхождения вида устанавливается по древним ископаемым остаткам, наибольшей примитивности морфологических признаков в скелете, зубах, окраске у одной из живущих форм, обилию подвидов по периферии предполагаемого центра возникновения и расселения, высокой численности в зоне современного оптимума и т. д. [Arlt, 1919].

В применении к волку подобные оценки осложнены обширностью современного ареала зверя и его исключительной эвритопностью — способностью обитать во всех мыслимых ландшафтах и биотопах суши и, наконец, большой зависимостью плотности популяций от деятельности человека. Тем не менее при сопоставлении названных критериев и обзоре палеонтологических сведений есть основание считать, что родина четвертичных предков волка находилась в пределах юга Восточной Европы и Передней Азии. Дальнейшие этапы расселения прослеживаются плохо из-за ограниченного числа точек находок остатков. Более подробны сведения по позднему отрезку четвертичного периода (рис. 3, 7).

Так, например, в позднем плейстоцене — валдае волки были обычны в предгорьях северного Урала, что хорошо прослеживается по материалам раскопок Медвежьей пещеры в верховьях Печоры [Жузьмина, 1971]. Малоснежность, обилие разнообразных — лесных и степных — копытных создавали им здесь оптимальные кормовые условия. Однако в послеледниковье — голоцене волки почти исчезли в западном Приуралье (относительная численность их остатков в плейстоценовых слоях составила 2,3% к остаткам других видов, а в голоценовых — только 0,8%). Изменение ареала и численности в более позднее время происходило уже в значительной степени под влиянием деятельности человека.

Таксономическая структура рода *Canis*

Объем и состав рода *Canis* центрального таксона подсемейства *Caninae* до сих пор остаются весьма дискуссионными. Хотя большинство близких к этому роду надвидовых категорий *Caninae* представляются хорошо очерченными как морфологически, так и филогенетически, неоднократно подчеркивалась чрезвычайная близость к *Canis* (включая *Thos*) таких групп, как *Dusicyon*, *Vulpes*, *Alopex*, *Simenia*. Дело в том, что наравне с типичными представителями названных таксонов по существу в каждом из них есть промежуточные формы, которые не позволяют проводить четких границ между ними, постулировать их дискретность [Clutton-Brock et al., 1976]. Так, *Simenia* связан с *Canis* через *Thos*; *Vulpes* — через *Alopex*, с одной стороны, и *Dusicyon* — с другой. Среди видов последнего таксона одни явно тяготеют к *Canis*, другие к *Vulpes*, третьи являются промежуточными [Langguth, 1975; Gelder, 1978], хотя в целом группа *Dusicyon* филогенетически едина, что подчеркивается также и характером ее распространения [Clutton-Brock et al., 1976].

Видимо, в основном этими причинами и нужно объяснять разнообразие мнений о составе рода *Canis*. Согласно наиболее «объединительской» точке зрения все перечисленные надвидовые группы входят в один таксон *Canis s. lato*, который, таким образом, становится чуть ли не единственным родом подсемейства *Canidae* [Haltenorth, 1958; Gelder, 1977, 1978]. Противоположная, крайне «дробительская» позиция подразумевает выделение не только всех этих таксонов в самостоятельные роды, но и признание родовой обособленности полосатого шакала *C. adustus* [Brink, 1973].

В настоящее время в работах по надвидовой систематике *Caninae* преобладает точка зрения, наиболее последовательно выраженная в работе К्लаттон-Брока и соавторов [Clutton-Brock et al., 1976]. В род *Canis* включены только *Thos* (с синонимами) и *Simenia*, а за *Vulpes*, *Alopex* и *Dusicyon s. lato* сохранен родовой ранг.

Внутривидовые группировки в составе собственно рода *Canis* в указанном его объеме также трактуются неоднозначно. Наиболее бесспорно выделение в качестве отдельного подрода *Simenia* с единственным видом *C. (S.) simensis*. Об отчетливой обособленности этого таксона свидетельствует мнение авторов, которые включают *Thos* в *Canis*, а *Simenia* выделяют в отдельный род [например, Гентнер и др., 1967; Senglaub, 1978]. Таксономический ранг и число других группировок в роде *Canis* более спорны. Ранее обычно было принято выделение еще двух подродов — *Canis s. str.* с двумя — пятью современными видами (*lupus*, *latrans*, *familiaris*, *rufus*, *hodophilax*) и *Thos* с тремя — четырьмя видами (*augeus*, *mesomelas*, *lupaster*, *adustus*). Кроме того, некоторые виды шакалов так-

же выделяются в отдельные подроды *Lupulella*, *Schaeffia*. Однако в настоящее время более распространена точка зрения, согласно которой все перечисленные таксоны входят в один номинативный подрод *Canis* s. str. Представление о тесном родстве этих форм основано не только на сходстве морфологических признаков, но и на данных по межвидовой гибридизации [Fleischer, 1967; Mengel, 1971; Gelder, 1977; Senglaub, 1978].

Подрод *Canis* s. str. одни авторы считают таксономически однородным и не выделяют в его пределах группы видов [например, Гелтнер и др., 1967]. Другие различают в нем три равные по рангу и эволюционной обособленности надвидовые группы: «группу шакалов» со всеми видами, обычно входящими в *Thos*; «группу койотов» с одним современным видом *C. latrans*; «группу волков» с центральным видом *C. lupus* и тяготеющими к нему формами [Wortmann, 1971; Kurten, 1974]. Однако морфологически и филогенетически две последние группы связаны между собой более тесно, чем каждая из них с видами *Thos*, и, вероятно, более справедливым будет выделение в подроде *Canis* s. str. двух групп видов — «группы шакалов» и «группы волков» с включением в последнюю также и койотов.

Но и в таком виде схема содержит ряд нерешенных или спорных моментов. Например, остается невыясненным до конца положение некоторых ископаемых форм, из-за чего морфологические и таксономические границы групп видов недостаточно отчетливы. Так, мелкие представители *Canis* раннего плейстоцена Европы типа *arnensis*, ранее причислявшиеся к *Thos* [Torre, 1967], в действительности, видимо, ближе к койотам [Kurten, 1974]. Кроме того, известная сложность связана с проблемой статуса и родственных связей *C. familiaris*.

Представления о таксономических границах «группы волков» в объеме ее современных представителей у разных авторов достаточно сходны в том отношении, что в нее не пытались включать виды, заведомо далекие от занимающего центральное положение *C. lupus*. Тем не менее из-за различной оценки ранга близкородственных волку форм в составе этой группы принимают от двух до пяти современных видов. Пожалуй, только видовой статус койота *C. latrans* не вызывал сомнения у систематиков.

Одна из форм неясного ранга — субрецентный волк, обитавший на всех, кроме Хоккайдо, островах, принадлежащих Японии, — *C. hodophilax*. Имаидзуми [Imaizumi, 1970] считает его самостоятельным видом. Однако позже эта точка зрения не получила поддержки. Судя по литературным данным, форма *hodophilax* представляет собой хорошо дифференцированный подвид *C. lupus*, отличающийся как от северояпонского волка *hattai*, так и от ближайшей материковой формы *coreanus*.

Весьма сложную проблему представляет трактовка статуса и ранга так называемого «американского красного волка». Среди американских зоологов распространено представление, что вся современная популяция формы *rufus* имеет гибридное происхождение. Впервые на возможность гибридизации в природе *C. rufus* и *C. latrans* указали Янг и Голдмен [Young, Goldman, 1944]. Позднее возникло предположение, что гиб-

ридизация существовавшего некогда вида *C. rufus* с *C. latrans* послужила причиной постепенного поглощения красного волка койотом вплоть до почти полного исчезновения первого [Mc Carley, 1962; Paradiso, 1968]. Лоуренс и Боссерт [Lawrence, Bossert, 1967], обнаружившие, что по крапиволистическим признакам *C. rufus* заполняет хиатус между койотом и волком, пришли к выводу, что *C. rufus* как вид не существует: одни особи, причислявшиеся к этому виду, являются представителями *C. lupus*, другие — гибриды между волком и койотом. Парадизо [Paradiso, 1968] на большой выборке *Canis* из Техаса обнаружил полный переходный ряд от типичных *rufus* к типичным *latrans* и предположил интенсивную гибридизацию между ними. Исследования Новака [Nowak, 1970] также показали, что в Техасе, судя по всему, существует устойчивая гибридная популяция *C. rufus* × *C. latrans*. Иммунологические исследования, однако, показывают имеющиеся, хотя и незначительные, отличия каждого из трех видов: *C. lupus*, *C. rufus*, *C. latrans* [Seal, 1975].

В оценке таксономического положения современной популяции *C. rufus* большинство американских зоологов все же придерживаются мнения о ее видовой самостоятельности [Goldman, 1937; Young, Goldman, 1944; Hall, Kelson, 1959; Nowak, 1970; Atkins, Dillon, 1971; Paradiso, Nowak, 1971, 1972; Gipson et al., 1974; Jones et al., 1975]. Однако некоторые авторы относят форму *rufus* в качестве подвида к *C. lupus* [Lawrence, Bossert, 1967; Senglaub, 1978; Гейтнер и др., 1967; Соколов, 1979]. Очевидно, что с эволюционной точки зрения дальнейшее изучение статуса «красного волка» представляет значительный интерес. С таксономической точки зрения более предпочтительным представляется трактовка *C. rufus* как таксона видового ранга.

Еще одну до сих пор не решенную проблему составляет определение статуса домашней собаки *C. familiaris*. В обобщающем обсуждении этого вопроса Зенглауб [Senglaub, 1978] считает единственным предком собаки волка. Той же точки зрения придерживаются и другие авторы, а некоторые из них даже включают *C. familiaris* в состав *C. lupus* [Гейтнер и др., 1967]. Вместе с тем современные сведения о взаимоотношениях домашней собаки с другими видами подрода *Canis* s. str. не исключают возможности ее полифилетического происхождения. Так, например, ранее происхождение собаки от шакала считалось невозможным из-за хромосомных различий этих видов [Matthey, 1954; Воронцов, 1958]. Однако в настоящее время выяснилось, что кариотипы волка, койота, шакала и собаки идентичны [Soldatowic et al., 1970; Chiarelli, 1975]. Данные по гибридизации собаки с волком, шакалом и койотом — ее потенциальными предками — свидетельствуют о свободном скрещивании этих форм, жизнеспособности и плодовитости их потомков [Haltenthorn, 1958; Mengel, 1971; Gipson et al., 1974; Severinghaus, 1974; Senglaub, 1978]. Далее, при серологическом анализе, обнаружили, что собака ближе к койоту, чем к волку [Leone, Wiens, 1956]. Наконец, плейстоценовые находки представителей группы койотов в Палеарктике [Kurten, 1974] также делают допустимыми родственные связи собаки и койотов (в широком смысле). Таким образом, судя по всему, участие шакала и койота на

начальном этапе формирования собаки полностью исключать нет оснований¹.

Приведенные данные делают весьма сомнительной конспецифичность собаки и волка. Видимо, *C. familiaris* следует рассматривать, как таксон видового ранга в рамках «группы волков».

С учетом изложенных соображений таксономическую структуру рода *Canis* и место в ней вида *C. lupus* можно представить следующим образом:

Род <i>Canis</i>	4. <i>Canis</i> (s. str.) <i>aureus</i>
Подрод <i>Simenia</i>	Группа « <i>lupus</i> »
1. <i>Canis</i> (<i>Simenia</i>) <i>simensis</i>	5. <i>Canis</i> (s. str.) <i>latrans</i>
Подрод <i>Canis</i> s. str.	6. <i>Canis</i> (s. str.) <i>rufus</i>
Группа « <i>aureus</i> »	7. <i>Canis</i> (s. str.) <i>lupus</i>
2. <i>Canis</i> (s. str.) <i>adustus</i>	8. <i>Canis</i> (s. str.) <i>familiaris</i>
3. <i>Canis</i> (s. str.) <i>mesomelas</i>	

Видовой диагноз волка Canis (Canis) lupus Linnaeus, 1758².
Самый крупный представитель рода *Canis* и семейства *Canidae*. У взрослых самцов длина тела до 160 см (не менее 80 см), высота в плечах до 100 см, масса до 80 кг (не менее 23 кг), кондилобазальная длина черепа до 270 мм (не менее 180 мм). Телосложение мощное; голова крупная; хвост толстый, приблизительно равен половине длины тела; уши стоячие. Дистальный край каждой из носовых костей без внутреннего выступающего вперед угла, так что линия совместного переднего края носовых костей без срединного выступа. На основной затылочной кости у передне-внутренней стороны слухового барабана имеется вздутие в виде валика. Орбитальный угол небольшой, 40–45°. Слуховые барабаны более крупные и округлые, чем у сходных по размерам представителей *C. familiaris*. Лабиальный цингулюм M^1 узкий, слабо развит, сужается или с перерывом в средней части. В кариотипе $2N=78$, $FN=80$. Высоко «социален», с развитой иерархической структурой стаи.

¹ Н. К. Верещагин склонен принимать гипотезу происхождения собаки от особого вида некрупного волка *Canis volgensis* М. Pawlova, 1931, описанного впервые из четвертичных отложений Среднего Поволжья. Ряд находок нижних челюстей этой формы известен из плейстоценового аллювия Днепра, Волги, неолитической стоянки Западного Закавказья, раннего-среднего плейстоцена Якутии [Вангенгейм, 1961] и северного Китая [Pei, 1934]. Наиболее показательно в этих экземплярах отсутствие дегенеративного изгиба челюстей и размеры M_1 в пределах 20–24 мм длины по коронке. Именно эта волкообразная собака, по мнению Н. К. Верещагина, вероятно, и была общим предком первобытных пород домашних собак. Позднейшая гибридизация одомашненных волжских волков с серым волком была вполне вероятна уже на ранних стадиях, т. е. в эпоху неолита и бронзы.

² Составлен по нескольким источникам [Гелтнер и др.; 1967; Mech, 1974; Clutton-Brock et al., 1976].

Внутривидовая изменчивость

Половой диморфизм. Закономерности половых отличий окраски волосяного покрова и морфологических признаков волков до сих пор изучены недостаточно полно. Сложилось мнение, что различий между самками и самцами по цветовым особенностям волосяного покрова не существует [Гентнер и др., 1967].

Сведения о различии полов по размерам и массе тела немногочисленны и весьма фрагментарны. Самцы обычно крупнее самок; эти отличия значительнее в массе тела зверей и менее заметны в их размерах. Средняя масса самок составляет от 80% до 85% средней массы самцов, а общая длина тела самок от 87% до 98% длины тела самцов.

Половой диморфизм в размерах краниологических признаков исследован несколько подробнее. Различия между полами по размерам черепа достаточно отчетливы и составляют в среднем 4–7% [Jolicœur, 1959, 1975; Россолимо, Долгов, 1965]. У волков с территории СССР размеры признаков, характеризующих основные отделы черепа, в среднем составляют у самок от 92 до 97% тех же показателей у самцов (табл. 2). В Северной Америке соотношение размеров в основном того же набора признаков у самок и самцов выражается также в 92–97% (табл. 3).

Различия полов по пропорциям черепа также весьма отчетливы. У самок череп в целом несколько уже, чем у самцов; скуловая ширина, ширина черепа на уровне хищнического зуба, в межглазничной и заглазничной области относительно кондилобазальной длины у них меньше, чем у самцов. Относительно более длинная у самок лицевая часть черепа, а также костное небо и верхний зубной ряд. Они имеют также более короткий относительно длины верхнего ряда зубов хищнический зуб и меньший диаметр клыка.

Определенные различия между самцами и самками отмечаются в степени индивидуального варьирования размеров черепа. На материалах из европейской части Союза [Россолимо, Долгов, 1965] показано, что у самок череп менее изменчив. Коэффициенты вариации разных признаков у них обычно в 1,5–2 раза ниже, чем у самок. Заметнее всего эти отличия в изменчивости высоты клыка, коэффициенты вариации этого признака у самцов составляют 4,4, а у самок 8,7.

По материалам с территории нашей страны отличия полов обнаруживаются также в диапазоне географической изменчивости признаков. Пространственное варьирование размеров черепа, подобно индивидуальному, у самок всегда шире, чем у самцов. У первых диапазоны изменчивости разных признаков — отличия средних величин признаков в наиболее различающихся популяциях, отнесенные к максимальной средней величине, составляют 7,0–18,4% и у вторых — 5,9–15,1%. Одновременно у самцов и самок географически более или менее изменчивыми оказываются разные признаки. Например, у самок сильнее всего варьирует ширина черепа в заглазничной области, длина хищнического зуба и диаметр клыка, у самцов размеры двух последних признаков, напротив,

Т а б л и ц а 2. Половые различия в размерах черепа волков с территории СССР (размеры черепа самок в % к размерам черепа самцов)

Признаки черепа	Вологодская обл.		Ямало-Не- нецкий авт. округ		Пов Таймыр		Беловежская луща		Киевская обл.		Центр Европей- ской части СССР		Омская обл.		Воронеж- ская обл.		Кавказ		Приморский край		Среднее
	♀	♂	5♀	10♂	26♀	10♂	32♀	8♀	11♂	27♂	36♂	12♀	10♂	31♀	30♂	22♀	30♂	8♀	15♂		
Кондилобазальная длина	95	97	95	96	96	95	95	95	95	95	95	94	94	98	96	96	96	96	96	96	96
Длина неба	98	95	96	96	96	95	95	95	95	95	95	96	96	98	96	96	96	96	96	96	96
Ширина черепа над хищни- ческими зубами	98	91	94	97	97	92	92	92	92	92	93	96	96	97	96	96	96	96	96	96	95
Межглазничная ширина	88	91	92	97	97	85	97	97	85	93	93	94	94	97	97	97	97	97	100	93	93
Ширина за надглазничными отростками	94	98	94	99	99	92	99	99	92	95	95	95	95	99	99	99	99	99	99	96	96
Скуловая ширина	89	94	94	96	96	91	96	96	91	94	94	94	94	97	97	97	97	96	96	94	94
Ширина между заглазничными отростками	94	94	96	96	96	94	96	96	94	96	96	96	94	97	98	98	98	96	96	96	96
Длина верхнего ряда зубов	96	—	—	97	97	—	97	97	—	97	97	95	95	98	96	96	96	97	97	97	97
Высота клыка верхней че- люсти	91	—	—	94	94	—	94	94	—	89	89	95	95	95	91	91	91	92	92	92	92
Диаметр клыка верхней че- люсти	96	—	—	93	93	—	93	93	—	90	90	96	96	94	93	93	93	92	92	92	93
Длина хищнического зуба	95	—	—	98	98	—	98	98	—	95	95	95	95	97	94	94	94	95	95	95	96
Длина нижней челюсти	94	—	—	95	95	—	95	95	—	95	95	92	92	98	96	96	96	95	95	95	95
Высота нижней челюсти	92	—	—	95	95	—	95	95	—	94	94	93	93	96	96	96	96	94	94	94	94

Таблица 3. Половые различия в размерах черепа волков Непарктики (размеры черепа самок в % к размерам черепа самцов) [Joung, Goldman, 1944]

Географические пункты	Пол	n	Кондило- базаль- ная дли- на	Межглаз- ничья ширина	Заглаз- ничья ширина	Скуловая ширина
П-ов Аляска	♂+♀	5	94	87	90	90
		15				
Округ Маккензи	♂+♀	9	94	86	92	93
		17				
Провинции: Альберта, Британская Колумбия	♂+♀	27	93	89	111	91
		22				
Штаты: Колорадо, Юта	♂+♀	8	92	89	92	90
		13				
Архипелаг Александра	♂+♀	13	95	93	97	94
		9				
Штаты: Вашингтон, Орегон (Кас- кадные горы)	♂+♀	6	94	90	94	93
		11				
Штаты: Северная, Южная Дакота, Небраска, Канзас, Оклахома	♂+♀	13	94	90	94	94
		19				
Штат Нью-Мехико	♂+♀	9	95	92	99	93
		11				
Штат Техас	♂+♀	8	95	96	102	94
		7				
Провинции: Онтарио, Южный Кве- бек	♂+♀	12	96	92	91	94
		18				
Мексика (провинция Чиуауа)	♂+♀	7	95	99	107	95
		11				
	Среднее		94	92	97	93

весьма постоянны, а сильнее варьирует ширина черепа на уровне хищнических зубов и в межглазничной области.

Степень различий абсолютных и относительных размеров черепа самцов и самок подвержена географическим изменениям. Из 13 признаков, варьирование которых изучено на территории нашей страны, заметнее всего меняются в пределах ареала половые отличия в ширине черепа в межглазничной области и в скуловой ширине. Отношение размеров этих признаков у самок к их размерам у самцов меняется от выборки к выборке от 85—89 до 97—100% (табл. 2). На территории Северной Америки из четырех признаков — кондилобазальной длины, скуловой, межглазничной и заглазничной ширины — географическая изменчивость половых различий значительно шире для двух последних. Указанный индекс для них составляет 86—99 и 90—111%, а для кондилобазальной длины — 92—96 и скуловой ширины 90—95% (табл. 3). Географическая изменчивость степени полового диморфизма, как правило, не обнаруживает какой-либо закономерной направленности, и обычно для отдельных признаков территориально не совпадает.

Внутрипопуляционная изменчивость. Широкой индивидуальной изменчивости подвержена окраска волосяного покрова. В целом для вида обычно выделяются три «цветовые фазы». Нормальный тип окраски характеризуется смесью серо-бурых, охристо-ржавых и палевых тонов, различные сочетания которых определяют основные закономерности изменчивости окраски. Эта «серая фаза» преобладает в большинстве популяций. «Белая фаза» характеризуется преимущественным развитием белого или белесого оттенка. Волков чисто белой окраски, видимо, не бывает; даже у наиболее светлоокрашенных «белых волков» всегда имеются темные остевые волосы, более густо расположенные по средней линии спины, и довольно часто присутствует желтоватый оттенок. Звери «белой фазы» обычны для северных частей ареала в Новом Свете, изредка встречаются в западных и центральных областях США и на севере Евразии. «Черная фаза» отличается преобладанием буровато-черного или темнобурого тона, особенно на спине и боках тела. Чисто черных волков, как и чисто белых, не встречается. В Старом Свете волки «черной фазы» довольно обычны в горных местностях Центральной Азии и на Пиренейском полуострове; на территории СССР практически не встречаются. В Северной Америке звери «черной фазы» встречаются повсюду; более обычны они на юго-западе США и в некоторых местностях на северо-западе материка.

Сезонные различия в окраске выражены не слишком резко. Зимние волки несколько светлее, чем летние. Сезонные изменения волосяного покрова типичны. Зимний волосяной покров высокий, очень густой и пушистый, с хорошо развитой подпушью. Летний волосяной покров во всех широтах значительно ниже и реже зимнего, более грубый и жесткий, с менее развитой подпушью.

Значительная индивидуальная изменчивость свойственна размерам и массе тела. В пределах ареала общая длина тела взрослых особей колеблется от 82 до 160 см, длина хвоста от 29 до 52 см, длина задней ступни от 16 до 25 см, высота уха от 9 до 19 см. Масса тела от 19 до 80 кг.

Индивидуальная изменчивость размеров черепа также высока. У самцов средний для вида коэффициент вариации, вычисленный по совокупности признаков, равен 4,26. Коэффициент вариации отдельных признаков в разных выборках колеблется от 1,30 до 8,44. К числу наиболее изменчивых признаков относятся высота и диаметр основания коронки верхнего клыка, ширина черепа в межглазничной и заглазничной области, длина хищнического зуба; наименее изменчивые признаки — кондилобазальная длина черепа, длина твердого неба, верхнего зубного ряда и нижней челюсти.

Географическая изменчивость. Межпопуляционные различия окраски как в Старом, так и в Новом Свете весьма широки. Общий тон волосяного покрова отдельных рас обнаруживает широкую гамму цветов от почти белого на крайнем севере ареала до яркого серо-бурого в лесной зоне, тусклого буровато-палевого в степных и пустынных регионах и ярко-охристого у зверей из возвышенных районов Центральной Азии и субтропиков юго-запада Северной Америки.

Обычная окраска волков тундры и лесотундры Евразии светлая, серая. У взрослых зверей из европейской части она с рыжеватым оттенком, у прибывших более темная голубовато-серая [Макридис, 1959]. У волков сибирских тундр рыжеватый оттенок обычно не выражен, мех бледно-сероватого цвета. Темные остевые волосы образуют вдоль хребта довольно широкий черный ремень. В окраске волков крайнего северо-востока Сибири примешивается желтоватый оттенок. В отличие от этого звери из Мурманской области окрашены несколько темнее.

Окраска волков лесной зоны Европы [Россок, 1935; Гейтнер и др., 1967] довольно темная, серая, иногда более светлая, с примесью охристых и буровато-рыжеватых тонов. Общий темный тон определяется черными, идущими по всей шкуре остевыми волосами; они же вдоль хребта образуют темную полосу, расширяющуюся в передней части спины. На этой территории окраска волков не совсем однотипна. В среднем скандинавские и лапландские волки окрашены, видимо, несколько светлее — более серые с меньшей примесью буроватого тона, чем звери из Западной и Восточной Европы. Волки Пиренеев отличаются довольно глубокой темно-бурой окраской, у зверей из центра Пиренейского полуострова бурый оттенок выражен несколько слабее. Мелкий волк с юго-востока, описанный как *deitanus*, характеризуется смесью буровато-серых и черных тонов. На Пиренейском полуострове, кроме «нормально» окрашенных волков, сходных по расцветке с центральноевропейской расой, встречаются «серые» экземпляры с сильно выраженным черным налетом и почти без рыжеватых и бурых тонов; видимо, это звери «черной фазы» окраски. В Восточных Карпатах окраска волков рыжеватобурая со значительным почернением на спине, буроватые тона выражены слабее, нежели у волков Восточной Европы, но интенсивнее, чем у зверей из Скандинавии. На территории европейской части нашей страны звери Беловежской пуши, Московской обл. и окрестностей Мордовского заповедника несколько темнее и имеют в окраске больше рыжего цвета по сравнению с воронежскими волками — более серыми и светлыми.

Волки лесов Сибири светло-серого цвета, более темного по спине. Желтых и охристых тонов в окраске нет или они выражены слабо. Также окрашены волки с Камчатки. Звери, населяющие степи европейской части и Казахстана, относительно светлые, серые, на спине с отчетливым рыжеватосерым или буроватым оттенком и довольно сильной примесью черных остевых волос. Сходны с ними волки из Забайкалья, Уссурийского края, равнин Монголии — тусклого грязно-серого цвета с желтоватым или охристым оттенком и черноватым налетом на спине. Окраска волков Кавказа, Закавказья и, видимо, северных районов Турции и Ирана тусклая, грязно-серая или серо-охристая, затемненная черными остевыми волосами [Гейтнер и др., 1967].

Пустынные волки из Средней Азии, южного Казахстана, Афганистана и Ирана светлые, серо-песчаной или желтовато-серой окраски со слабым черноватым налетом, главным образом по хребту. Территорию Передней Азии — Аравийский п-в, Оман, Саудовскую Аравию, Иорданию, Кувейт, Ирак — населяют звери со светлой буровато-желтой тусклой окраской и

не резко выраженным буровато-серым ремнем на хребте [Harrison, 1968]. В окраске волков горных систем Средней и Центральной Азии весьма варьируют ржавые охристые и бурые тона. Обычно звери из более северных областей окрашены светлее и тусклее. У них зимний мех светлый белесый с буроватым оттенком на спине, летний рыжевато-буроватый. У зверей из северного Пакистана и Северо-Восточной Индии спина рыжевато-буроватая, у одного волка из Непала ржаво-охристая со слабым черным налетом; у другого рыжеватая; у зверя из Тибета тон спины охристо-бурый. Для всего этого региона весьма обычны встречи волков «черной фазы» окраски. Спина у таких экземпляров более или менее интенсивно серая, бурая или черная, рыжие, охристые и желтые оттенки отсутствуют. Волки Индостанской низменности — Пенджаба и Бенгала — имеют буровато-желтый тон окраски, с плоскогорья Декан — рыжевато-бурые [Рососк, 1941].

Населяющие Корею звери, описанные как *coreanus*, рыжевато-серые с более ярким красноватым оттенком на спине. Очень сходны с ним звери из Китая, также отличающиеся довольно ярким рыже-бурым общим тоном спины [Рососк, 1935; Allen, 1938].

В Новом Свете [Young, Goldman, 1944], от Гренландии на северо-востоке до Аляски на западе и зоны хвойных лесов Канады на юге включительно, обитают очень светлоокрашенные волки. Оттенки окраски в отдельных регионах этой территории несколько различны. Звери, северного побережья Аляски, Канады и полярных островов наиболее светлые, почти более со слабо выраженным черным налетом на спине. На материке встречаются экземпляры с буровато-желтым оттенком. Волки Гренландии серовато-белой окраски с черным ремнем вдоль хребта. На западном побережье Гудзонова залива звери желтоватые или светло-кремовые. Окраска волков с п-ва Лабрадор варьирует от почти белой до довольно темной, буровато-серой, на о-ве Ньюфаундленд они почти белые со слабым желтовато-серым оттенком на голове. Несколько более темные волки населяют в США Великие равнины и Скалистые горы. Общий тон меха образован сочетанием белого, серого и светло-буро-желтого оттенков с примесью черных остевых волос. Волки восточных районов США к югу от Великих Озер довольно темные; верх тела сероватый с хорошо выраженным черным оттенком. Британскую Колумбию и крайний северо-запад США населяют волки с довольно темным буровато-желтоватым или тускло-сероватым тоном окраски; на спинной стороне тела заметный черный налет. Окраска волков возвышенных равнин крайнего юга и юго-запада США и северо-востока Мексики — по преимуществу темная, широко варьирующая. Звери, распространенные в горных местностях на западе Мексики, также довольно темные; общий тон меха у них кремово-желтовато-бурый с довольно сильной примесью черного цвета.

На территории ареала в пределах Северной Америки нередки, а в некоторых регионах даже обычные волки, относящиеся по окраске к «черной фазе». Особенно многочисленны «меланомутанты» в популяции зверей с архипелага «Александра» и внутренней Аляски. В лесной зоне Канады, напротив, звери «черной фазы» окраски более редки. Террито-

риальные изменения размеров и массы тела волков в пределах обширного ареала вида (табл. 4) весьма велики и достаточно закономерны. Наиболее крупные звери как в Старом, так и в Новом Свете населяют север ареала — тундровую и таежную зоны. С продвижением на юг волки постепенно мельчают и самые мелкие представители вида населяют сухие степи, полупустыни и пустыни субтропиков и тропиков Азии и Северной Америки.

Волки тундровой и лесотундровой зон Старого Света — одни из наиболее крупных. В сериях волков из Ненецкого автономного округа, с Гыданского п-ва, Таймыра, из тундры Якутии и с Чукотки взрослые самцы имели среднюю длину тела 122,8—132,1 см и среднюю массу 39,5—44,5 кг. Отдельные экземпляры весили от 49 до 66 кг. Средняя длина тела самок 117,7—124,8 см и масса 34,0—37,8 кг. Северная часть лесной зоны также населена крупными волками. По размерам тела и массе они не уступают тундровым волкам и даже могут достигать более крупных размеров [Макридин, 1959]. Обычно считается, что масса самцов из этих мест составляет 40—45 кг, а максимальная достигает 60—80 кг. По материалам из Латвии, Белоруссии, из окрестностей Мордовского заповедника, а также из таежных районов Якутии средняя длина тела взрослых самцов составляет 126—145 см, а средняя масса — 40—45 кг. Наиболее крупные звери весили от 50 до 65 кг. Средняя длина тела самок 113,7—128,0 см и средняя масса 30—36 кг.

В более южных районах европейской части размеры волков постепенно уменьшаются. В Воронежской области взрослые самцы имеют среднюю длину тела 125 см и среднюю массу 40 кг. В серии с Украины и из Молдавии средняя длина тела самцов 121,6 см и масса 36,6 кг. Близки по размерам к волкам средней полосы европейской части звери с северо-восточного Алтая. На Северном Кавказе длина тела наиболее крупных волков до 164 см, их максимальная масса до 48 кг. У зверей, населяющих главный Кавказский хребет, Закавказье и, видимо, северные части Турции и Ирана, масса не достигает 50 кг.

Значительно мельче обитатели пустынь Средней Азии, южного Казахстана и, по-видимому, Ирана и Афганистана, масса зверей из этих регионов не превышает 35—40 кг. Средняя длина тела у самцов из юго-восточного Казахстана 115 см. Такие же мелкие волки населяют Забайкалье, Уссурийский край, степные и пустынные районы Монголии; самцы имеют среднюю длину тела 115 см и массу до 37 кг, в среднем 31,3 кг. Лишь немного крупнее двух предыдущих рас волков звери, населяющие горы Средней и Центральной Азии и возвышенные равнины Северного Китая. Масса этих зверей, по-видимому, не более 45 кг.

Самые мелкие волки обитают на Ближнем Востоке и Аравийском п-ве — длина тела взрослых самцов 82 см [Harrison, 1968]. Зверь из северных провинций Пакистана и северной Индии, Непала лишь незначительно крупнее, у них длина тела составляет от 89 до 98 см и масса крупных самцов до 24 кг. Такие же размеры — длину тела около 98 см — имеют волки из центрального Китая [Россов, 1935; Roberts, 1977].

Таблица 4. Масса и длина тела взрослых волков Палеарктики *

Подвиды	Пол	Масса тела, кг			Длина тела, см			Автор
		n	пределы	среднее	n	пределы	среднее	
<i>C. l. albus</i> Ямало-Ненецкий авт. округ	♂	23	— 49	40	23	118—137	—	Макридин [1959]
	♀	23	— 41	36,6	23	112—136	—	
Гыданский п-ов	♂	28	37,5—66	44,5	28	109—150	124,6	Цуванов
	♀	16	27,1—46	36,1	16	110—133	120,6	
П-ов Таймыр	♂	ок. 500	— 52	—	11	123—146	127,7	Гейтнер и др. [1967]
	♀	—	—	—	—	112—129	121,3	
Якутия (тундра)	♂	4	38,0—41,0	39,5	18	110—135	122,8	Вшивцев, Лабулин
	♀	3	31,0—40,0	34,0	17	108,5—134	117,7	
П-ов Чукотка	♂	9	31,0—57,5	43,5	9	121—140,5	132,1	Железнов
	♀	5	30,0—41,4	37,8	5	120—135	124,8	
<i>C. l. lupus</i> Латвия	♂	—	—60—65	45—50	—	—	135—146	Вульф
	♀	—	—	35—40	—	—	—	
Белоруссия	♂	22	—	42	22	—	130	Козло
	♀	7	—	36	7	—	128	
Беловежская пуца	♂	ок. 62	23,3—44,8	34,8	ок. 62	105—140	119	Гавриш, Донауров [1954]
	♀	ок. 58	21,0—36,0	29,2	ок. 58	97—124	111	
Украина, Молдавия	♂	25	28,0—50,3	36,3	25	116—130	121,6	Гурский
	♀	16	23,4—38,6	29,7	16	110—126	115,0	
Север Рязанской обл.	—	173	32—56,3	—	—	—	—	Козлов [1955]

Таблица 4 (продолжение)

Подвиды	Пол	Масса тела, кг			Длина тела, см			Автор
		n	пределы	среднее	n	пределы	среднее	
Мордовский заповедник	♂	65	40—49	—	—	—	—	Кожевников [1953]
	♀							
Алтайский край (северо-восток Алтая)	♂	32	26,2—47,5	37,9	28	112—137	126,7	Бондарев
	♀	31	23,5—43,3	32,7	26	111—128	119,0	
Якутия (тайга)	♂	40	31,0—50,0	40,7	15	92—145	126,4	Лабутин, Вшивцев
	♀	40	19,5—37,6	30,0	16	99—124	113,7	
<i>C. l. campestris</i>								
Воронежская обл.	♂	48	30	40,0	154	—	125	Мерц [1953]
	♀	31	31—42,4	36,0		—	122	
<i>C. l. sibirianensis</i>								
Азербайджан, заповедник Кзыл-Агач	♂	3	31,0—36,0	33,0	3	114—135,6	122,2	Литвинов
	♀	2	26,5—27,6	27,4	2	112—113	112,5	
<i>C. l. desertorum</i>								
Юго-восток равнинного Казахстана (Бетпак-Дала, Прибалхашье)	♂	20	23—37	29,7	20	102—130	115,4	Федосенко, Фадеев
	♀	20	21—27	26,4	20	99—113	109,4	
<i>C. l. pallipes, C. l. chanco</i>								
Аравийский п-ов	♂	—	—	—	—	—	82	Harrison, [1968]
	♀	—	—	—	—	—	—	
Пакистан, Пенджаб, Северная Индия, Непал	♂	—	—	—	—	—	—	Roscock [1935]
	♀	—	—	—	—	—	—	
Центральный Китай	♂	—	—	—	—	—	—	Roscock [1977]
	♀	—	—	—	—	—	—	
								Roscock [1935]

* По материалам авторов настоящей книги.

Наиболее крупные волки Нового Света (табл. 5) с длиной тела у самцов 140—150 см и у самок 120—150 см живут на Аляске и в лесах центральной Канады. Вся материковая часть северной и западной Канады и прилежащие к ней острова населены не такими крупными зверями. Длина тела самцов из этих мест 120—130 и самок 100—110 см. Масса двух самцов 35,4 и 45,8 кг. Самые мелкие из этих волков населяют побережье Гренландии. Несколько южнее, на юго-востоке Канады и крайнем востоке США звери мельче — длина тела самцов около 120 см и самок около 110 см. В Скалистых горах Британской Колумбии и на севере их в США живут довольно крупные звери (длина тела самцов и самок около 145 см). Самка из Айдахо имела длину тела 161 см. Масса самца из Монтаны 48 кг. На обширном пространстве Большого Бассейна, плато Колорадо и на юге Скалистых гор волки также довольно крупные, хотя по размерам несколько уступают предыдущим (длина тела самцов около 135, самок — около 130 см).

Волки с крайнего юго-запада США и из северной части Мексики, так же как и на юге Евразии, оказываются наиболее мелкими. Самцы «техасских» и «мексиканских» форм достигают в длину 100—120 см, масса 2 самцов 23,1 и 44,4 кг; длина тела самок около 100 см и масса 22,2—29,5 кг. Размах географической изменчивости размеров черепа в целом весьма велик. Для СССР отличия средних величин признаков в наиболее различающихся популяциях для самцов и самок составляют от 5,9 до 18,4% от средней величины признака в наиболее крупной популяции. Очевидно, что с включением в анализ самых мелких южноазиатских рас волков диапазон этих цифр еще увеличится. Так, например, те же отличия, вычисленные даже для сравнительно слабо изменчивого признака, — кондилобазальной длины черепа — на всем пространстве ареала в пределах Палеарктики значительно выше и составляют 21,2%.

Наименее изменчивы на территории СССР размеры кондилобазальной длины, длины твердого неба, длины нижней челюсти. Степень географической изменчивости этих признаков выражается в 7,0—10,0 у самок и 8,9—10,7% у самцов. У последних, кроме того, очень мало меняется еще и длина верхнего зубного ряда (5,9%). Наиболее изменчивы на территории у самок размеры клыка и хищнического зуба, а также ширина черепа в заглазничной области (15,2—18,3%) и у самцов ширина черепа на уровне хищнического зуба, в межглазничной и заглазничной областях (14,8—15,1%).

Размеры черепа волков в Северной Америке изменчивы географически примерно в той же степени, что и в Палеарктике. У самцов тот же индекс для четырех признаков составляет от 10,4 и 16,5%; причем, как и в Евразии, менее изменчива кондилобазальная длина черепа (13,1%) и скуловая ширина (10,4%), сильнее варьируют межглазничная и заглазничная ширина (16,5 и 15,5%).

В Старом Свете (табл. 6) самые крупные размеры черепа волков материковой тундры и лесотундры Евразии, темно-хвойной тайги Европы и, вероятно, Азии. В выборках из северной Швеции, а в пределах нашей страны из Вологодской области, Ненецкого авт. округа с Гыдан-

Таблица 5. Масса и длина [тела взрослых волков Неарктики [Young, Goldman, 1944].

Подвиды	Пол	n	Масса тела, кг	n	Длина тела, см
<i>C. l. arctos</i>					
О-в Элсмир	♂		—	1	120
О-в Баффинова Земля	♂ + ♀		—	2	115; 116
О-в Банкс	♂ + ♀		—	2	119; 150
	♂ + ♀		—	2	102; 120
Окр. Киватин	♀	2	35,4; 45,8	6	118—131
Восточная часть окр. Маккензи	♀		—	3	99—115
<i>C. l. occidentalis</i>					
П-ов Аляска	♂ + ♀		—	1	152
	♂ + ♀		—	1	146
Территория Юкон	♂ + ♀		—	2	132; 135
	♂ + ♀		—	1	128
Провинция Британская Колумбия	♂ + ♀		—	2	121; 123
<i>C. l. youngi</i>					
Штат Монтана	♂	1	48,0	2	142; 146
Штат Айдахо	♂ + ♀		—	1	149
	♂ + ♀		—	4	136—161
Штаты: Колорадо, Юта	♂ + ♀	1	56,7	2	133; 136
	♂	1	49,9	1	130
<i>C. l. fuscus</i>					
Архипелаг Александра	♂ + ♀	1	41,3	3	119—126
	♂ + ♀		—	4	109—115
Штат Орегон (Каскадные горы)	♂ + ♀		—	2	128; 133
	♂ + ♀		—	2	118; 122
<i>C. l. nubilis</i>					
Штаты Аризона, Нью-Мехико, Техас	♂		—	3	105—120
	♂ + ♀	2	22,2; 26,3	6	95—109
<i>C. l. lycaon</i> }					
Провинция Онтарио }	♂		—	2	118; 121
Южный Квебек	♂ + ♀		—	3	107—116
<i>C. l. baileji</i>					
Юг штата Аризона	♂	2	23,1; 44,4	1	112
Юг штата Нью-Мехико, Мексика	♂ + ♀	1	29,5		
	♂		—	1	116

ского п-ва, Таймыра средняя кондилобазальная длина составляет у самцов 246,6—248,4 и у самок 235,7—239,2 мм. Южнее, по всей лесной зоне СССР, звери имеют меньшие размеры черепа, причем на этой обширной территории различия между отдельными популяциями по этому признаку незначительны. У зверей из Беловежской пушчи, Киевской, Ивановской, Московской, Калужской, Тульской, Рязанской областей, далее с южного Урала, а в Сибири из Омской обл., окрестностей Красноярска и из Центральной Якутии средняя кондилобазальная длина черепа составляет у самцов 238,5—244,9, у самок 229,2—233,3 мм. Идентичны с ними по размерам черепа волки Западных Карпат [Hell, 1972]. Такие же размеры имели, видимо, и волки лесной зоны всей Центральной Европы — средняя кондилобазальная длина 242,4 мм [Mc Cullough, 1967]. Населяющие Камчатку волки по размерам черепа, вероятно, не отличаются от перечисленных выше, средняя кондилобазальная длина черепа самок из центральной части этого полуострова 231,6 мм.

Волки лесостепи и степи европейской части СССР и Казахстана по размерам черепа занимают промежуточное положение между более северными лесными зверями и обитателями пустынь и полупустынь Средней Азии. В выборках Воронежской и Саратовской обл. и из северного Казахстана средняя кондилобазальная длина черепа самцов 235,2—237,0, самок из Воронежской обл.— 229,5 мм. Судя по всему, такие же размеры у зверей из Северной Монголии. Череп пустынных волков еще мельче (229,7—233,9 мм).

Обширная территория возвышенной Центральной Азии населена, насколько можно судить по имеющимся в литературе фрагментарным данным, волками со сравнительно небольшими размерами черепа. У экземпляров из Кашмира, Непала, южной Монголии, северного Китая, восточной части центрального Китая (провинция Шэньси) кондилобазальная длина у самцов в среднем 220,5—222,0 мм. Такие же небольшие размеры имеют волки из Сихотэ-Алиня (у самцов 224,9, у самок 216,2 мм).

Череп зверей из Ирака, с Аравийского п-ва, из Пакистана и северо-восточной Индии — самые мелкие в Палеарктике. Три самца из Ирака имели кондилобазальную длину 211, 214 и 217 мм; у самцов из Индостанской низменности кондилобазальная длина составила в среднем 206 и у аравийских волков 198 мм. Таким образом, в Палеарктике достаточно отчетливо прослеживается общая тенденция постепенного уменьшения размеров черепа в направлении с севера на юг.

В Северной Америке (табл. 7) самые крупные размеры черепа свойственны волкам Аляски, горных тундр Маккензи и Скалистых гор и простирающихся к востоку хвойных лесов в центре материка. Здесь средние для выборки размеры кондилобазальной длины составляют у самцов 254,7—257,2 и у самок 236,2—247,0 мм. Южнее, у обитателей пустынь и полупустынь Скалистых гор, восточной части Большого Бассейна и плато Колорадо, размеры черепа несколько мельче (у самцов 236,4—243,3 и у самок 221,2—225,7 мм). Такую же среднюю кондилобазальную длину (у самцов 235,3—242,9 и у самок 225,0—230,0 мм) имеют хищники — обитатели крайних западных территорий от южного побережья зал. Аляска

Таблица 6. Кондилобазальная длина черепа взрослых волков Палеарктики

Подвиды	Самцы			Самки			Автор
	n	пределы	среднее	n	пределы	среднее	
<i>C. lupus albus</i>							
Северная Швеция	2	241, 255	—	2	232, 235	—	Россок [1935]
Вологодская обл.	5	239—259	248,4	9	220—242	235,7	Россолимо, Долгов [1965]
Гыданский п-ов	10	233—258	246,6	—	—	—	Собств. данные
П-ов Таймыр	16	238—271	248,0	—	—	—	То же
<i>C. l. lupus</i>							
Центральная Европа	6	—	242,4	—	—	214	Mc Callough, 1967 Россок [1935]
Испания (Севиля)	1	220	—	—	—	—	Тот же
Италия (Лигурия)	1	235	—	—	—	—	Тот же
Белоруссия	16	—	244	17	—	238	Козло*
Беловежская пуца —	32	225—252	239,5	26	217—241	229,5	Россолимо, Долгов [1965]
Киевская обл.	11	233—252	243,5	—	—	—	Собств. данные
Ивановская, Московская, Калужская, Тульская, Рязанская обл.	36	230—256	244,6	27	219—248	233,3	Россолимо, Долгов [1965]
Южный Урал	17	232—247	240,6	—	—	—	Собств. данные
Омская обл.	10	240—250	244,9	12	219—249	230,3	Россолимо, Долгов [1965]
Красноярский край (юг)	5	228—245	238,5	2	—	230,1	То же
Центральная Якутия	6	219—255	240,0	—	—	—	Попов [1977]
Якутия (тайга)	17	220—256	241,0	14	216—250	229,2	Ю. В. Лабутин, В. П. Вшивцев *
<i>C. l. campestris</i>							
Воронежская, Саратовская обл.	30	220—249	235,2	31	218—247	229,8	Россолимо, Долгов [1965]
Актюбинская обл.	16	228—243	237,0	—	—	—	Собств. данные
Северная Монголия	6	231—246	235,6	2	211—224	217,4	Россолимо, Долгов [1965]
<i>C. l. cubanensis</i>							
Северный Кавказ	30	220—250	235,7	22	206—246	225,8	Россолимо, Долгов [1965]
<i>C. l. desertorum</i>							
Бетпак-Дала	36	211—247	229,7	—	—	—	Собств. данные
Север Алма-Атинская обл.	14	233—234	233,9	—	—	—	Тот же
Южная Туркмения	2	231—234	232,6	3	215—224	218,8	Россолимо, Долгов [1965]
<i>C. l. pallipes</i>							
Аравийский п-ов	4	190—206	198,6	4	169—194	183,2	Harrison [1968]
Ирак	3	211—217	214,2	—	—	—	Harrison [1968] Россок [1935]
Северная Индия, Пакистан	6	182—218	202,8	3	192—208	200,3	Россок [1935, 1941]

Таблица 6 (окончание)

Подвиды	Самцы			Самки			Автор
	n	пределы	среднее	n	пределы	среднее	
<i>C. l. canco</i>							
Непал, сев.-зап. Индия	8	206—237	219,3	1	220	—	Тот же
Южная Монголия, северный Китай (провинция Шаньси)	5	219—228	222,2	—	—	—	Allen [1938], Rossok [1935]
Приморский край	15	210—239	224,9	8	200—222	216,2	Россолимо, Долгов [1965]

* По материалам авторов настоящей книги.

на севере до Каскадных гор на юге. Волки, населяющие равнины от Северной Дакоты до южного Техаса и северо-восточной Мексики, характеризуются еще меньшими размерами черепа. Средняя кондилобазальная длина у самцов — 229,9—236,7 и у самок — 212,0—226,0 мм. Самые южные участки ареала, сухие субтропики в западной части Северной Америки — юг штатов Калифорния, Аризона, Нью-Мексико и горы Западная Сьерра-Мадре — населены волками с наиболее мелкими размерами черепа (у самцов 214,5—225,0, у самок 211,7—214,0 мм).

В восточной в основном равнинной части материка географическая изменчивость размеров черепа крайне незначительна, хотя тенденция уменьшения размеров с севера на юг сохраняется и здесь (в сборах из округа Киватин и с севера п-ва Лабрадор средняя кондилобазальная длина у самцов 235,0—238,7 мм). Близки к ним по размерам черепа волки с побережья Гренландии и прилежащих островов, кондилобазальная длина самца с о-ва Элмира 237,0 мм и самки из Гренландии 227,0 мм. У зверей из смешанных и лиственных лесов юго-востока Канады и восточных территорий США размеры черепа несколько мельче (у самцов 230,5—232,9 и у самок 213,8—230,5 мм). Распространенные еще южнее, на крайнем юго-востоке ареала в субтропической зоне, волки, подобно зверям из южных и юго-западных областей, отличаются самыми мелкими размерами черепа (у самцов из штата Джорджия 224,5 мм). Таким образом, в пределах ареала вида в Северной Америке, так же как в Евразии, прослеживается постепенное уменьшение размеров черепа с севера на юг.

Подробный обзор изменений в пределах ареала окраски, массы и размеров тела и основных измерений черепа волка обнаружил достаточную сложность географической изменчивости этого вида. Высокая подвижность волков, которая, вероятно, еще усиливается нарушением популяционной структуры вида в связи с деятельностью человека, влечет за собой интенсивное перемешивание отдельных территориальных группировок. Это, с одной стороны, приводит к возрастанию индивидуальной изменчивости в каждой отдельной популяции, с другой нивелирует различия между ними, связанные с физико-географическими условиями обитания. В ре-

Таблица 7. Кондилобазальная длина черепа взрослых волков Неарктики [Young, Goldman, 1944]

Подвиды	Самцы			Самки		
	n	пределы	среднее	n	пределы	среднее
<i>C. l. arctos</i>						
О-ва Элсмир, Гренландия	1	237	—	1	227	—
Провинция Ньюфаундленд, север п-ова Лабрадор	4	227—243	235,0	2	223; 224	—
Окр. Киватин	5	233—241	238,7	1	229	—
<i>C. l. occidentalis</i>						
П-ов Аляска	16	245—268	257,2	9	240—263	247,0
Территория Юкон, окр. Маккензи	15	241—269	254,7	5	233—242	236,2
Провинции: Альберта, Британская Колумбия	9	244—268	256,1	8	235—246	241,1
<i>C. l. youngi</i>						
Штаты						
Монтана	11	235—258	242,6	10	219—238	225,5
Вайоминг	12	229—257	239,7	9	211—234	225,7
Айдахо	5	234—241	236,4	9	216—226	221,2
Колорадо, Юта	9	236—248	243,3	5	218—231	225,4
<i>C. l. fuscus</i>						
Архипелаг Александра	8	235—255	242,9	13	222—234	230,0
О-в Ванкувер	3	232—240	235,3	3	222—231	227,9
Штаты						
Вашингтон, Орегон (Каскадные горы)	10	233—249	239,4	6	218—235	225,0
<i>C. l. nubilus</i>						
Штаты						
Монтана, северо-восток				4	213—228	222,8
Северная Дакота, южная Дакота	4	234—240	236,7	3	210—229	221,0
Небраска, Канзас, Оклахома	9	224—233	229,9	3	211—213	212,0
Аризона				3	214—224	219,0
Нью-Мехико	13	227—237	233,0	7	218—231	223,3
Техас	5	232—244	236,7	6	217—231	226,0
<i>C. l. lusaon</i>						
Провинции: Онтарио, Южный Квебек	7	222—236	230,5	6	203—223	213,8
Штаты: Миннесота, Висконсин, Мичиган, Нью-Йорк, Пенсильвания	10	219—248	232,9	6	217—248	230,5
<i>C. l. baileyi</i>						
Юг штата Аризона	2	213—216	214,5	1	212	—
Юг штата Нью-Мехико	4	217—226	222,2	4	210—217	214,0
Мексика (провинция Чиуауа)	5	222—231	225,0	3	209—216	211,7

зультате географическая изменчивость морфологических признаков оказывается «размытой». Во многих случаях бывает трудно обозначить четкий морфологический hiatus между территориальными группировками волков из смежных ландшафтно-географических областей. Например, по окраске, размерам тела и черепа волки тундры очень слабо отличаются от волков северной тайги; волки южной полосы лесов — от степных и лесостепных волков. Не меньшие сложности возникают и при попытках дифференцировать территориальные группировки волков в горных районах, где природные условия мозаичны.

Вместе с тем, рассматривая в совокупности средние характеристики популяций волков из каждой природной зоны, можно говорить о существовании достаточно закономерных различий между ними, определяющих специфику географической изменчивости волка. Варьирование в пределах ареала окраски, размеров тела и черепа в общем носит довольно отчетливый клинальный характер. Как было показано, наиболее светлоокрашенные и одновременно очень крупные волки населяют тундру и северную часть лесной зоны (а в горах — наиболее высокие пояса). Более темные, интенсивно окрашенные в серые и буроватые тона волки средних размеров распространены на обширной территории лесной зоны. Тускло окрашенные сероватые мелкие звери обитают в открытых аридных ландшафтах равнин — степях и пустынях. Наконец, весьма яркие, преимущественно охристо-буроватые волки также мелких размеров приурочены к плоскогорным и горным территориям сухих субтропиков. По всей вероятности, такой характер географической изменчивости в большой степени определяется сопряженностью варьирования признаков с общей зональностью физико-географических условий.

Соответствие географической изменчивости волка глобальному градиенту природных факторов, видимо, служит причиной сходства ее проявлений в Евразии и Северной Америке. В этих обширных регионах степень географической изменчивости краниологических признаков приблизительно одинакова (несколько более высокая в Палеарктике, чем в Неарктике). Как в Старом, так и в Новом Свете последовательные изменения признаков прослеживаются в одном направлении с севера на юг. Характер клин в этих регионах также сходен: и в Евразии, и в Северной Америке клины представляют собой последовательную смену зон относительной стабилизации размеров тела и черепа или цветовых форм, которые приурочены к регионам с определенными ландшафтно-климатическими характеристиками.

Таксономическая структура вида *C. lupus*

Внутривидовая система *C. lupus* разработана еще неудовлетворительно. В полном объеме она представлена в работах лишь двух авторов — Покока [Рососк, 1935] и Мича [Mech, 1974]. В обзорной статье Р. Покока собраны все имевшиеся к тому времени весьма ограниченные сведения и материалы по географической изменчивости и подвидовой системе волка. Но из-за фрагментарности материалов принятая автором система во мно-

гих своих частях не отражает действительных внутривидовых отношений и требует доработки. Д. Мич в пределах Палеарктики опирается на обзор Покока, а для Неарктики принимает систему американских зоологов [например, Hall, Kelson, 1959]. В целом для всего ареала он указывает 32 подвида волка, что вряд ли соответствует истинной таксономической структуре этого вида.

Более обстоятельно внутривидовая систематика волка рассмотрена в региональных сводках [Miller, 1924; Petrov, 1928; Огнев, 1931; Allen, 1938; Росоцк, 1941; Young, Goldman, 1944; Новиков, 1956; Hall, Kelson, 1959; Ellermann, Morrison-Scott, 1966; Гептнер и др., 1967; Harrison, 1968, Corbet, 1978]. Однако трактуется она весьма противоречиво. Особенно велики расхождения в оценке палеарктических волков.

Для Северной Америки в работах последнего полувека всегда принимается более 20 подвидов. При этом расхождения в числе подвидов, принимаемых разными авторами, практически отсутствуют, поскольку все они почти без изменений воспроизводят систему, предложенную Голдменом в 1944 г. В работах по систематике волков Старого Света, которые можно отнести к современному периоду, выделяется до 12—15 подвидов. Самую дробную систему — 9 подвидов для территории СССР и еще, по крайней мере, 6 для других частей Палеарктики — принимают В. Г. Гептнер с соавторами [1967]. В сводке Эллерманна и Моррисон-Скотта [Ellerman, Morrison-Scott, 1966] для всей Палеарктики указано 12 подвидов. Принятые авторами подвиды по своему объему не всегда равноценны. Например, для Западной Европы указанные авторы принимают пять подвидов, а для территории СССР — только четыре. Впрочем, сходное число подвидов для СССР приводят и некоторые советские зоологи [Новиков, 1956; Громов и др., 1963]. Крайней «объединительской» точки зрения придерживается Корбет [Corbet, 1978], считающий, что из-за клинального характера изменчивости большинства диагностических признаков на территории Палеарктики дискретные подвиды выделены быть не могут.

Одна из сложностей построения внутривидовой системы волка состоит в том, что изменчивость окраски волосяного покрова, размеров тела и черепа в пределах ареала носит клинальный характер. С другой стороны, значительные затруднения связаны со скудостью морфологического материала из ряда обширных частей ареала (особенно Сибирь и Центральная Азия) и из тех местностей, где волки недавно были полностью или почти полностью истреблены. Зачастую из этих мест формы были описаны по единичным, иногда «уклоняющимся» экземплярам. Невозможность проверки на более репрезентативной выборке указанных в оригинальных описаниях особенностей таких форм не позволяет обоснованно судить о реальности их отличий от других подвидов.

В настоящем исследовании при разработке внутривидовой системы волка были учтены все характеристики, которые могли бы — при недостаточности морфологического материала и несопоставимости диагнозов отдельных подвидов — прояснить общую картину подвидовой дифференциации. Надежно сопоставимыми в пределах всего ареала диагностиче-

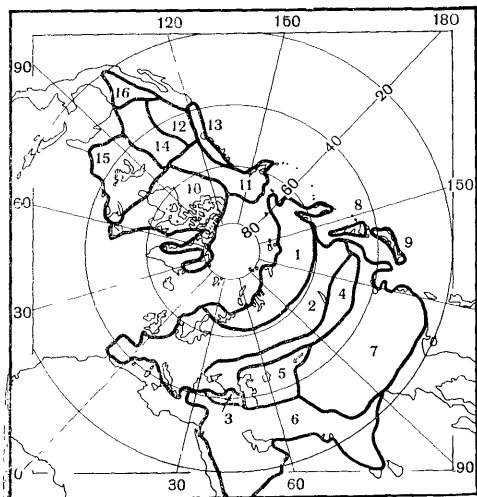


Рис. 8. Схема подвидового деления волка в пределах восстановленного ареала

1 — *C. l. albus*; 2 — *C. l. lupus*; 3 — *C. l. cubanensis*; 4 — *C. l. campestris*; 5 — *C. l. desertorum*; 6 — *C. l. pallipes*; 7 — *C. l. chanco*; 8 — *C. l. hattai*; 9 — *C. l. hodophilax*; 10 — *C. l. arctos*; 11 — *C. l. occidentalis*; 12 — *C. l. arctogii*; 13 — *C. l. fuscus*; 14 — *C. l. nubilus*; 15 — *C. l. lycaon*; 16 — *C. l. baileyi*

скими признаками могут быть кондиллобазальная длина черепа, которую, видимо, можно рассматривать как показатель его общих размеров, и тип окраски волосяного покрова. Ограничение числа диагностических признаков, вуальствующее другие содержащиеся в оригинальных описаниях различия между некоторыми подвидами, тем не менее на современном этапе изучения подвидовой системы волка имеет определенные преимущества. При такой системе диагностики различия между выделенными формами всегда эквивалентны, а характеристики отдельных подвидов из любого участка ареала сопоставимы. Территориальные изменения размеров и окраски у волков, судя по всему, весьма тесно скоррелированы с градиентом ландшафтно-климатических условий и, очевидно, носят адаптивный характер, отражая специфику адаптивной радиации его внутривидовых форм. Существование данной сопряженности в известной мере устраняет и затруднения территориального разграничения подвидов, связанные с клинальностью географической изменчивости. Вероятно, границы подвидов чаще всего следует совмещать с границами природных географических зон (рис. 8).

Canis lupus albus Kerr, 1798

1798. *Canis lupus albus* Kerr. Animal Kingdom, p. 137. Красноярский край, низовья Енисея.
1922. *Canis lupus* var. *kamtschaticus* Dybowski. Arch. Tovar. Naukow Lwowe, 4, p. 350. Камчатка. Nomen nudum.
1923. *Canis lupus turuchanensis* Ognev. Биол. изв., 1, с. 115. Туруханский (ныне Красноярский) край, правобережье нижнего Енисея.
1926. *Canis lupus dybowskii* Domaniewski. Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Nat., 5, p. 52. Камчатка, юго-западный берег, Кольгино.

Диагноз. Размеры крупные — средняя кондиллобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 246,6–248,4, у самок — 235,7 мм. Окраска светлая, преимущественно серая или серо-голубоватая, иногда с рыжеватым или желтоватым оттенком. Черные остевые волосы образуют вдоль хребта довольно широкий ремень.

Распространение. Материковая тундра и лесотундра Евразии, северная часть тайги Европы и Азии, Камчатка.

Примечание. Наиболее крупные волки Палеарктики уступают по размерам лишь североамериканскому подвиду *C.l. occidentalis*. В среднем несколько крупнее и светлее лесного волка Старого Света *C.l. lupus*. Немного темнее и заметно крупнее американского арктического волка *C.l. arctos*. От *C.l. occidentalis* отличается более мелкими размерами. Южная граница ареала подвида пестчатая — он широко интерградирует с *C.l. lupus*.

Canis lupus lupus Linnaeus, 1758

1758. *Canis lupus* Linnaeus. Syst. Nat., Ed. X, 1, p. 39. Швеция, Упсала.

1792. *Canis lupus flavus* Kerr. Animal Kingdom, p. 137. Франция и Германия.

1804. *Canis lupus niger* Hermann. Observ. Zool., 32. Эльзас, леса Хагенау. Нес *Canis niger*. Kerr, 1792.

1804. *Canis lupus communis* Dwigubski. Prodrum. Faunae Ross., p. 10. Россия.

1839. *Canis lupus* var. *canus* Sel.Longch. Etudes de Micromamm., p. 144, nomen nudum.

1839. *Canis lupus* var. *fulvus* Sel.Longch. Etudes de Micromamm., p. 44, nomen nudum.

1841. *Lupus orientalis* Wagner. Schreb. Säugeth., Suppl., 2, s. 367. Европа.

1863. *Canis lupus* var. *major* Ogérien. Hist. Nat. du Jura, 3, p. 64. Подножья гор Юры.

1863. *Canis lupus* var. *minor* Ogérien. Hist. Nat. du Jura, 3, p. 64. Верхний пояс гор Юры.

? 1907. *Canis lupus signatus* Cabrera. Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat., 7, p. 195. Испания, окрестн. Мадрида, Эскуриал.

? 1907. *Canis lupus deitanus* Cabrera. Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat., 7, p. 197. Испания, окрестн. Мурси, Мораталья.

1910. *Canis lupus lycæon* Trouessart. Faune Mamm. Europe, p. 90. Пиренеи. Нес *Canis lycæon* Schreber, 1775.

? 1911. *Lupus altaicus* Noack. Zool. Anz., 35, S. 465. Алтайский край, Алтай, Телецкое оз. и хребет Чулышман.

1921. *Canis lupus italicus* Altobello. Fauna Dell' Abruzzo del Molise, Mammiferi, 4, p. 41. Италия, Абруццо.

? 1922. *Canis lupus* var. *orientalis* Dybowski. Arch. Tovar. Naukow Lwowe, 1, p. 350. Леса Восточной Сибири. Nomen nudum. Нес *Canis orientalis* Wagner, 1841.

1925. *Canis l. kurjak* Bolkaý. Nov. Mus. Sarajevo, 1, p. 9. Югославия, Босния, Теслы.

Диагноз. Размеры от крупных до средних. Средняя кондидобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 238,5—244,9, у самок 214,0—233,3 мм. Окраска довольно темная, преобладающий тон беловато-серый с различной примесью охристого и рыжеватого оттенков. С запада на восток происходит постепенное ослабление рыжеватых и охристых тонов, так что волки Сибири более серые. На спине развит более или менее четкий продольный ремень.

Распространение. Западная Европа, южная часть Скандинавского полуострова, в СССР леса европейской части, средней и южной Сибири.

Примечание. Статус и состав этого подвида не ясны. В. Г. Гейтнер с соавторами [1967] считают отдельным подвидом сибирского лесного волка (*C.l. altaicus*) из-за особенностей его окраски — преимущественно светло-серой. Пиренейские волки также отличаются от европейских окраской — наибольшим развитием насыщенных буроватых тонов. Кроме того, они заметно мельче волков из Центральной и Восточной Европы. На се-

вере этот подвид широко интерградирует с *C.l. albus* на юге — с несколько более мелким *C.l. campestris*.

Canis lupus ?cubanensis Ognev, 1923

1923. *Canis lupus cubanensis* Ognev. Биол. изв., I, с. 144. Западный Кавказ, горы Майкопского округа.
1951. *Canis lupus hajastanicus* Dahl. Докл. АН Арм.ССР, т. 14, № 3, с. 91. Закавказье, окр. Еревана.

Диагноз. Размеры средние — кондиллобазальная длина черепа в среднем у самцов 235,7, у самок 225,8 мм. Окраска «грязная», тусклая серо-охристая, довольно темная.

Распространение. Горные леса Кавказа, Закавказья, северной Турции, северо-западного Ирана.

Примечание. Плохо изученная форма, таксономический статус неясен. Морфологически и филогенетически, вероятно, наиболее близка к европейским лесным популяциям *C. l. lupus*.

Canis lupus campestris Dwigubski, 1804

1804. *Canis lupus campestris* Dwigubski. Prodrum. Faunae Ross., p. 10. Предкавказские степи.
1922. *Canis lupus* var. *argunensis* Dybowski. Arch. Tovar. Naukow. Lwowe, 1, p. 350. Степи Даурии. Nomen nudum.
1936. *Canis lupus dorogostaiskii* Skalon. Изв. Гос. Противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, 4, с. 193. Вост. Забайкалье, Борзя.

Диагноз. Размеры средние — средняя кондиллобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 235,2—237,0, у самок 217,4—229,8 мм. Окраска относительно светлая, серая, на спине с рыжеватым оттенком особенно у зверей из восточной части ареала.

Распространение. Степи европейской части СССР, Казахстана, Забайкалья, севера МНР, Внутренней Монголии.

Примечание. Степной волк имеет более светлую, чем *C.l. lupus* и *C.l. chanco*, окраску с менее развитыми рыжеватыми или буроватыми тонами. По размерам мельче *C.l. lupus* и крупнее *C.l. chanco*. От *C.l. desertorum* отличается несколько менее тусклой окраской и немного большими размерами. Объединение монгольского и европейско-казахского степных волков в один подвид определяется их значительным морфологическим сходством. Волки степей Монголии и Забайкалья морфологически значительно более сходны с собственно *campestris*, чем с *chanco*, к которому их нередко причисляют.

Canis lupus desertorum Bogdanov, 1882

1882. *Canis lupus* var. *desertorum* Bogdanov. Очерки природы Хивинского оазиса и пустыни Кызылкумы, с. 30. Кызылкумы.
1929. *Canis lupus bactrianus* Lartev. Определитель млекопитающих Средней Азии, т. 1, с. 51. Сурхандарьинский р-н.

Диагноз. Размеры довольно мелкие — средняя кондиллобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 229,7—233,9, у самок — 218,8 мм. Окраска светлая, тусклая. На спине, главным образом вдоль хребта, редкие черные остевые волосы.

Распространение. Песчаные и глинисто-песчаные пустыни южного Казахстана, Средней Азии, северного Афганистана и, возможно, северо-восточного Ирана.

Примечание. Хорошо выраженная форма. По размерам мельче *C.l. sampestris*, но крупнее *C.l. chanco* и особенно *C.l. pallipes*. По окраске ближе всего к *C.l. pallipes*, но с несколько большим развитием серого тона. По сравнению с *C.l. sampestris* особенно *C.l. chanco* окрашен заметно бледнее и более тускло.

Canis lupus pallipes Sykes, 1831

1831. *Canis pallipes* Sykes. Proc. Zool. Soc. London, p. 101. Индия, плато Декан.

1934. *Canis lupus arabs* Росоцк. Ann. Mag. Nat. Hist., 14, p. 636. Саудовская Аравия, Айн.

Диагноз. Размеры мелкие — средняя кондиллобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 198,6—214,2, у самок 183,2—200,3 мм. Окраска тусклая, буровато-желтая, лишь на спине вдоль хребта образуются размытый серовато-бурый ремень.

Распространение. Равнинные и нагорные преимущественно плотнотрунтовые пустыни Передней Азии, Южного Афганистана, Пакистана, Индии.

Примечание. Наиболее мелкая морфологически хорошо выраженная форма. От *C.l. desertorum* и *C.l. chanco*, кроме размеров, отличается особенностями окраски — более тусклой, палевой по сравнению с *C.l. chanco* и несколько более насыщенной буроватыми тонами, чем у *C.l. desertorum*. Форма *C.l. arabs* обычно рассматривается как самостоятельный подвид. Судя по литературным данным, эта форма лишь незначительно отличается от *C.l. pallipes* размерами черепа. Однако эти отличия по своим масштабам уступают различиям *C.l. pallipes* s. lato с *C.l. desertorum* и *C.l. chanco*, что и послужило нам основанием для объединения *pallipes* и *arabs* в один подвид.

Canis lupus chanco Gray, 1863

1863. *Canis chanco* Gray. Proc. Zool. Soc. Lond., p. 94. «Китайская Татария», Тибет.

1847. *Lupus laniger* Hodgson. Calcutta J. Nat. Hist., 7, p. 474. Тибет. Nec *Canis laniger* H. Smith, 1840.

1874. *Canis niger* Sclater. Proc. Zool. Soc. Lond., p. 655. Nec *Lupus niger* Bartram, 1791, nec *Canis niger* Kerr., 1792. Кашмир, Ханле.

1907. *Lupus filchneri* Matschie. Wiss. Ergebn. Exped. Filchner nach China u. Tibet, 10, 1, p. 153. Китай, провинция Ганьсу, г. Синин к востоку от оз. Кукунор.

1907. *Lupus karanorensis* Matschie. Wiss. Ergebn. Exped. Filchner nach China u. Tibet, 10, 1, p. 159. Гоби, Халачи, западнее Сучжоу.

1907. *Lupus tschiliensis* Matschie. Wiss. Ergebn. Exped. Filchner nach China u. Tibet, 10, 1, p. 160. Шанхайгуань на побережье Ляодунского залива.

1923. *Canis lupus coreanus* Abe. Dobuts. Zasshi., 35, p. 383. Корея, провинция Кейкидо, Онпеймен в окрестн. Сеула.

Диагноз. Размеры мелкие, кондилобазальная длина черепа у самцов 219,3–224,9, у самок — 216,2 мм. Окраска темная, буроватая, рыжеватохристая, ржаво-бурая. Черноватый налет и темный ремень на спине выражены слабо.

Распространение. Равнины и горы Центральной Азии на западе от Паропамиза Гиндукуша, Гималаев на востоке до Сихотэ-Алиня, п-ва Корея, восточного побережья Китая.

Примечание. Плохо изученная форма. Имеющиеся в литературе сведения о волках этого региона крайне скудны. По размерам мельче *C. l. desertorum* и *C. l. campestris*, но крупнее *C. l. pallipes*. Окраска заметно темнее и ярче, чем у всех трех названных подвидов. Волки из Приморья и Кореи, которых В. Г. Гептнер и соавторы [1967] объединяют в один подвид с монгольскими степными волками, по размерам черепа и особенно по окраске ближе к *C. l. chanco*, чем к *C. l. campestris*. В списке синонимов этого подвида обычно приводится также название *Canis ekloni* Przewalski, 1883 [см. Ellerman, Morrison-Scott, 1966; Corbet 1978]. Однако по поводу названной формы Н. М. Пржевальский указывает следующее: «... корсак..., опять новый вид, который можно бы назвать ... — *Canis ekloni*» [цит. по: Пржевальский, 1948, с. 161]; и далее в подстрочной сноске: «При именовании экземпляра для определения вида был ошибочно назван *Canis corsac* в моей книге „Монголия и страна тангутов“» [Там же, с. 161]. Очевидно, указанное название должно быть исключено из списка синонимов.

+*Canis lupus hattai* Kishida, 1931

1931. *Canis lupus hattai* Kishida. *Lansania*, 3, N 25, p. 73. Япония, Хоккайдо, Саппоро.
1935. *Canis lupus rex* Pocock. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 659. Япония, Хоккайдо, Йезо.

Распространение. О-в Хоккайдо, Сахалин.

Примечание. См. характеристику следующего подвида.

+*Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839

1839. *Canis hodophilax* Temminck. *Tijdschr. Natuurl. Geschied. Physiol.*, 5, p. 284. Япония, Хондо.
? 1885. *Canis lupus japonicus* Nehring. *S. B. Ges. Nat. Fr. Berlin*, p. 141. *Nomen nudum*?

Распространение. Японские острова на юг от Хоккайдо.

Примечание. Две вымершие островные формы волка *C. l. hattai* и *C. l. hodophilax* известны по фрагментарным материалам [Zollitsch, 1969; Imaizumi, 1970], не дающим возможности составить представление об их таксономическом статусе.

Canis lupus arctos Pocock, 1935

1935. *Canis lupus arctos* Pocock. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 682. о-в Мелвилл.
1935. *Canis lupus orion* Pocock. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 683. Северо-западная Гренландия, берег Ваффинова залива, мыс Йорк.

1937. *Canis lupus labradorius* Goldman. J. Mammal., vol. 18, p. 38. Квебек, окрестн. Чимо.
 1937. *Canis lupus beothucus* G. Allen et Barbour. J. Mammal., vol. 18, p. 230. О-в Ньюфаундленд.
 1941. *Canis lupus hudsonicus* Goldman. Proc. Biol. Soc. Washington, 54, p. 112. Киватин, оз. Шульц.
 1943. *Canis lupus mackenzii* Anderson. J. Mammal., vol. 24, p. 388. Маккензи, Батерст-Инлет, Импаунит к западу от мыса Кейтер, 67°44'20" с. ш., 109°04'03" з. д.
 1943. *Canis lupus bernardi* Anderson. J. Mammal., vol. 24, p. 389. о-в Банкс, мыс Келлет.
 1943. *Canis lupus banksianus* Anderson. J. Mammal., vol. 24, p. 390. = *C. l. bernardi*. Nomen nudum.
 1943. *Canis lupus manningi* Anderson. J. Mammal., vol. 24, p. 392. западная часть о-ва Баффина Земля, восточная часть бассейна Фокс.

Диагноз. Размеры средние — средняя кондилобазальная длина черепа в разных популяциях: у самцов 235,0—238,7 мм, у отдельных экземпляров самок от 223 до 229 мм. Окраска наиболее светлая для вида — зимний мех от светло-буровато-серого до почти чисто белого, иногда с кремовым оттенком. Черный налет на спине развит очень слабо. Представители этого подвида по праву называются «белыми волками».

Распространение. Тундры и лесотундры материковой части Канады и островов Северного Ледовитого океана, О-в Ньюфаундленд, Гренландия.

Примечание. Хорошо очерченный подвид, заметно светлее, чем *C. l. occidentalis* и *C. l. lycan*; мельче первого и крупнее второго, Аналогов в Палеарктической части ареала нет. Форма *beothucus* с о-ва Ньюфаундленд вымерла.

Canis lupus occidentalis Richardson, 1829

1823. *Canis lupus-Griseus* Sabine. В кн.: Franklin. Narrative of a journey to the shores of the Polar Sea in 1819—1922, p. 654 (Appendix). Маккензи. Nec *Canis griseus* Boddaert, 1794.
 1823. *Canis lupus-Albus* Sabine. Op. cit., p. 655. Маккензи, Форт Энтерпрайз. Nec *Canis lupus albus* Kerr, 1798.
 1829. *Canis lupus occidentalis* Richardson. Fauna Boreali-Americana, vol. 1, p. 60. Маккензи, Форт Симпсон.
 1829. *Canis lupus occidentalis* var. *Lupus sticte* Richardson. Fauna Boreali-Americana, vol. 1, p. 68. Берега р. Маккензи.
 1829. *Canis lupus occidentalis* var. *Lupus ater* Richardson. Fauna Boreali-Americana, vol. 1, p. 70. Реки Маккензи и Саскачеван.
 1858. *Canis occidentalis* var. *griseo-albus* Baird. В кн.: Rept. Explor. Surv. ..., Mammals, 8, p. 1—104. Саскачеван.
 1905. *Canis rambasileus* Elliot. Proc. Biol. Soc. Washington, 18, p. 79. Аляска, окрестн. г. Мак-Кинли.
 1912. *Canis tundrarum* Miller. Smiths. Misc. Coll., vol. 59, N 15, p. 1. Аляска, мыс Барроу.
 1941. *Canis lupus alces* Goldman. Proc. Biol. Soc. Washington, 54, p. 109. Аляска, п-в Кенай, бухта Качемак.
 1941. *Canis lupus columbianus* Goldman. Proc. Biol. Soc. Washington, 54, p. 110. Британская Колумбия, сев. берег оз. Утсек, Вистэрия.
 1947. *Canis lupus knightii* Anderson. Bull. Nat. Mus. Canada, 102, p. 54. Саскачеван, Камберленд-Хаус.

Диагноз. Размеры очень крупные, средняя кондилобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 254,7—257,2, у самок 236,2—247,0 мм. Окраска довольно светлая, хотя и не бывает такой белой, как у *C. l. arctos*. Преобладающий ее тон белесоватый палево-рыжевато- или буроватого оттенка с примесью черного налета, часто сгущающегося в продольный ремень.

Распространение. Равнинные и горные тундры Аляски, горные тундры Маккензи и Скалистых гор, хвойные леса центральной Канады.

Примечание. Наиболее крупные волки. Морфологически этот подвид на востоке своего ареала широко интерградирует с *C. l. arctos*. Очень сходен с палеарктическим подвидом *C. l. albus*, несколько крупнее его.

Canis lupus youngi Goldman, 1937

1937. *Canis lupus youngi* Goldman. J. Mammal., vol. 18, p. 40. Юта, округ Сан-Жуан, северный макросклон Блу-Моунтин, 20 миль к северо-западу от Моуписелло, Харт Дроу.

1937. *Canis lupus irremotus* Goldman. J. Mammal., vol. 18, p. 41. Монтана, округ Карбон, Ред Лодж.

Диагноз. Размеры средние — средняя кондилобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 236,4—243,3, у самок 221,2—225,7 мм. Окраска светлая буровато-палево-серая или буровато-серая. Черный налет на спине выражен умеренно, хотя у некоторых особей сгущается вдоль хребта, образуя «ремень».

Распространение. На территории США, пустыни и полупустыни предгорий Скалистых гор, восточной части Большого Бассейна и плато Колорадо.

Примечание. Видимо, целиком вымерший подвид. Морфологически очерчен нечетко, тяготея, с одной стороны, к южным представителям группы *C. l. occidentalis* (прежде всего, к форме *columbianus*) и, с другой — к группе *C. l. nubilus* [Skeel, Carbyn, 1977]. Видимо, представляет собой переходную между ними форму. Мельче *C. l. occidentalis* и крупнее *C. l. nubilus*; окрашен несколько темнее, чем названные подвиды и значительно светлее *C. l. fuscus*. В Старом Свете аналогов, видимо, не имеет.

Canis lupus fuscus Richardson, 1839

1839. *Canis lupus* var. *fuscus* Richardson. В кн.: Beechey. The Zoology of Capt. Beechey's voy.— In: His Majesty's Blossom, p. 5. Колумбия между штатами Орегон и Вашингтон, по течению ниже г. Даллас.

1850. *Lupus gigas* Townsend. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 2, p. 75. Вашингтон, округ Кларк, окрестн. г. Ванкувер.

1932. *Canis occidentalis crassodon* Hall. Univ. California Publ. Zool., 38, p. 420. Бригапская Колумбия, о-в Ванкувер, проток Нутка, канал Тасис.

1937. *Canis lupus ligoni* Goldman. J. Mammal., vol. 18, p. 39. Аляска, о-ва Александр-о-в Курирянова, вершина протока Дункан.

Диагноз. Размеры средние — средняя кондилобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 235,3—242,9, у самок — 225,0—230,0 мм. Окраска темная, преимущественно буроватая, иногда с примесью грязновато-серого или палевого тона. Шина со значительным черным налетом.

Распространение. Западные прибрежные территории от южной части зал. Аляска на севере до Каскадных гор на юге, островов Александра, Ванкувер.

Примечание. Четко очерченный темный подвид волка. По размерам сходен с *C. l. youngi*, но значительно темнее. От *C. l. occidentalis* отличается более мелкими размерами и в среднем более темной окраской. Включение в один подвид островных и материковых форм, распространенных вдоль тихоокеанского побережья, требует дальнейшего обоснования. Морфологически они достаточно сходны и в разной степени отличимы от соседних подвидов *occidentalis* и *youngi*. При этом форма *fuscus* с крайнего юга ареала подвида и крайняя северная форма *ligoni* более сходны между собой, чем с формой *crassodon*.

Canis lupus nubilus Say, 1823

1823. *Canis nubilus* Say.— В кн.: Long. Account of an exped. to the Rocky Mts ..., 1, p. 169. Небраска, округ Вашингтон, Блэр.
1841. *Canis variabilis* Wied-Neuwied. Reise in das innere Nord-America in ... 1832—1834, 2, p. 95. Северная Дакота, округ Мерсер, Форт Кларк в окрестн. г. Стантон.
1937. *Canis lupus monstrabilis* Goldman. J. Mammal., v. 18, p. 42. Техас, окр. Алтон, 10 миль к югу от Рэнкин.
1937. *Canis lupus mogolonensis* Goldman. J. Mammal., v. 18, p. 43. Нью-Мехико, округ Кэтрон, 10 миль к северо-западу от Лэна.

Диагноз. Размеры от средних до относительно мелких — средняя кондилобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 229,9—236,7, у самок 212,0—226,0 мм. Окраска изменчива, в целом светлая. Общий тон варьирует от беловато-палевого или светло-палевого до буровато-палево-серого. Черный налет обычно хорошо развит, особенно у особей с юга восстановленного подвидового ареала.

Распространение. Степи, полупустыни и пустыни Великих равнин, гор Моголон, Мексиканского нагорья.

Примечание. На большей части ареала вымер, сохранился, возможно, лишь у южной границы подвида *C. l. occidentalis*. Поскольку отличие волков *nubilus* с севера ареала от южных представителей *occidentalis* невелики, возможно, зверей, встречающихся на севере Великих равнин, следует относить к *C. l. occidentalis*, а подвид *C. l. nubilus* считать целиком вымершим. В восстановленном виде форма *nubilus* отличается от *C. l. occidentalis* и *C. l. youngi* более мелкими размерами и в среднем более темной окраской; заметно крупнее и светлее, чем *C. l. lusaon* и *C. l. baileyi*. Из подвидов Старого Света аналогичен, видимо, степному волку *C. l. campestris*.

Canis lupus lycaon Schreber, 1775

1775. *Canis lycaon* Schreber. Die Säugetiere, Bd. 2, H. 13. Квебек, окрестности Квебека.
 1843. *Canis lupus canadensis* Blainville. Ostéographie ou description iconographique...,
 vol. 2, fasc. 13 (Atlas), Genre Canis, p. 45, pl. 7. Предположительно Канада.
 1940. *Canis tundrae ungavensis* Comeau. Ann. de l'Acfas, 6, p. 121. Квебек, 35 миль
 к северу от Годбука.

Диагноз. Размеры довольно мелкие — средняя кондилобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 230,5—232,9, у самок 213,8—230,5 мм. Окраска умеренно темная, с преобладающим серовато-пепельным оттенком. Черный налет и ремень хорошо выражены.

Распространение. Смешанные и лиственные леса Канады к югу от Гудзонова залива и на юге п-ва Лабрадор и восточных территорий США.

Примечание. В южной части восстановленного ареала в настоящее время истреблен. От формы *labradorius* и от *C. l. nubilus* отличается более темной серой окраской и в среднем более мелкими размерами черепа [Kolenosky, Standfield, 1975]. В пределах подвидового ареала отмечается некоторое уменьшение размеров зверей с севера на юг.

Canis lupus baileyi Nelson et Goldman, 1929

1929. *Canis nubilus baileyi* Nelson et Goldman. J. Mammal., vol. 10, p. 165. Чиуауа,
 60 миль к юго-западу от Касас Грандес, колония Гарсиа.

Диагноз. Мелкие волки Нового Света. Средняя кондилобазальная длина черепа в разных популяциях у самцов 214,5—225,0, у самок 211,7—214,0 мм. Окраска относительно темная, тусклая, буровато-палевая с добавлением серого тона и довольно сильным черным налетом на спине.

Распространение. Крайний юго-запад США, в Мексике горы Западная Сьерра-Мадре.

Примечание. Отличается от *C. l. nubilus* в среднем более мелкими размерами, более темной окраской. Заметно мельче и светлее *C. l. youngi*. Из палеарктических волков, видимо, аналогичен *C. l. chanco* — прежде всего формам, населяющим сухие нагорья Тибета.

К истории ареала во II тысячелетии нашей эры

Контур восстановленного ареала волка в СССР (рис. 9) охватывает весь Север, за исключением некоторых островов (Соловецких, Земли Франца-Иссифа, северной части Новой Земли, Северной Земли, о-ва Врангеля и других восточнее Новой Земли, где волки живут нерегулярно или куда только заходят по временам). На востоке Евразии волков нет лишь на островах Карагинском, Командорских, Курильских и Шантарских. Практически они отсутствуют на Сахалине, и, несмотря на литературные указания, едва ли они постоянно обитали там и ранее, во всяком случае в последние столетия: таежное глубокоснежье мало пригодно для жизни зверя, а в условиях уссурийской тайги и низовий Амура, откуда волк мог проникнуть и сейчас еще заходит на Сахалин, в прошлом он вовсе отсутствовал или был крайне редок. Уничтоженный на Хоккайдо «сахалинский волк» (*Canis lupus hattai Kishida*), возможно, обитал и севернее — на Сахалине, но В. Г. Гептнер и соавторы [1967] были правы, оставив этот вопрос открытым.

Для сравнительно недавнего исторического прошлого несколько странно выглядит контур восстановленного ареала волка в Гренландии. Он не совпадает с ареалом северного оленя, что мало вероятно. В период средневекового потепления, когда гренландские норманны занимались скотоводством, это было тем более так. Североамериканские волки в прошлом столетии проникли в Гренландию, видимо, повторно. Они распространялись вдоль восточного побережья с севера на юг острова вслед за появлением там овцебыков. К 1870 г. они достигли 74° , а в 1892 г. — 70° с. ш. Еще позже волки проникли дальше к югу, но из-за недостатка кормов не достигли заметной численности [None, 1934].

Очевидна невозможность существования зверя в Исландии — отдаленном острове, лишенном копытных зверей. Европейско-гренландский язык ареала волка (рис. 9) «обходит» Шпицберген, где обитают северные олени. Фактические данные о жизни волка в пределах этого полярного архипелага нам не известны, по историко-теоретическая реконструкция ареала может допускать вероятность обитания тут зверя в прошлом, во всяком случае во время средневекового климатического максимума.

На юге распространение волка повсюду выходит за пределы СССР, охватывая полностью внутрорическую Азию, за исключением южной части п-ва Индостана и Индокитая. За последние столетия сокращение ареала произошло только в Европе (рис. 10).

На рис. 11 нами сделана попытка реконструкции ареала волка в СССР на базе карт восстановленной растительности и животного мира. Принятые за основу условия могли существовать на территории нашей страны около 1000 лет назад. На карто-схеме учтено то обстоятельство, что



Рис. 9. Восстановленный видовой ареал волка [Гейгнер и др., 1967, с изменениями]
1 — граница ареала по В. Г. Гейгнеру; 2 — вероятная граница восстановленного ареала

долины рек всегда были путями не только человеческого общения, но и миграции диких животных. Реконструкция средней численности волков произведена на основе предположения, что волки в то время предпочитали тот же открытый, умеренно расчлененный ландшафт степи и лесостепи, что вообще наблюдается и сейчас. При этом, естественно, сделана поправка на процесс экологической дифференцировки популяций хищника в основном в сторону его синантропизации, происходившей особенно интенсивно в последние 300–500 лет. Существенные допущения сделаны в связи с историко-климатическими реконструкциями. Так, предполагается, что несколько больше был обводнен бассейн Каспийского моря, на юге и севере Сибири климат был мягче и суше, т. е. меньше была глубина снегового покрова.

Необходимо подчеркнуть, что как на рис. 11, так и на подобном ему рис. 13, распределение плотности населения волков показано в значительной мере условно.

Структурно-восстановленный ареал волка в пределах нашей страны рисуется следующим образом. На Кольском п-ве число волков было небольшим и снижалось с запада на восток в соответствии с вероятной численностью их жертв — северных оленей. Плотность населения тундровых волков была выше на юге тундровой зоны и в лесотундре. На севере Сибири можно предполагать два региона более высокой численности хищников — таймырский и верховьяно-колымский, где концентрировались северные олени и обитали снежные бараны. Волки, вероятно, заселяли Камчатку, но едва ли с большой плотностью. В горной Восточной Сибири звери жили в местах, где была их пища — копытные и зайцы-беляки, а также сурки. Проникали они и в район якутских аласов, где в те, отдаленные тысячелетием времена лишь появились курыкане — предки современных якутов. В дальневосточном Приморье волков, очевидно, было мало — глухая уссурийская тайга и относительное обилие тигров ограничивали их расселение.

Как и в недавнее время, волки были многочисленными в Забайкалье и Прибайкалье, где в островных лесостепях держалось много копытных и

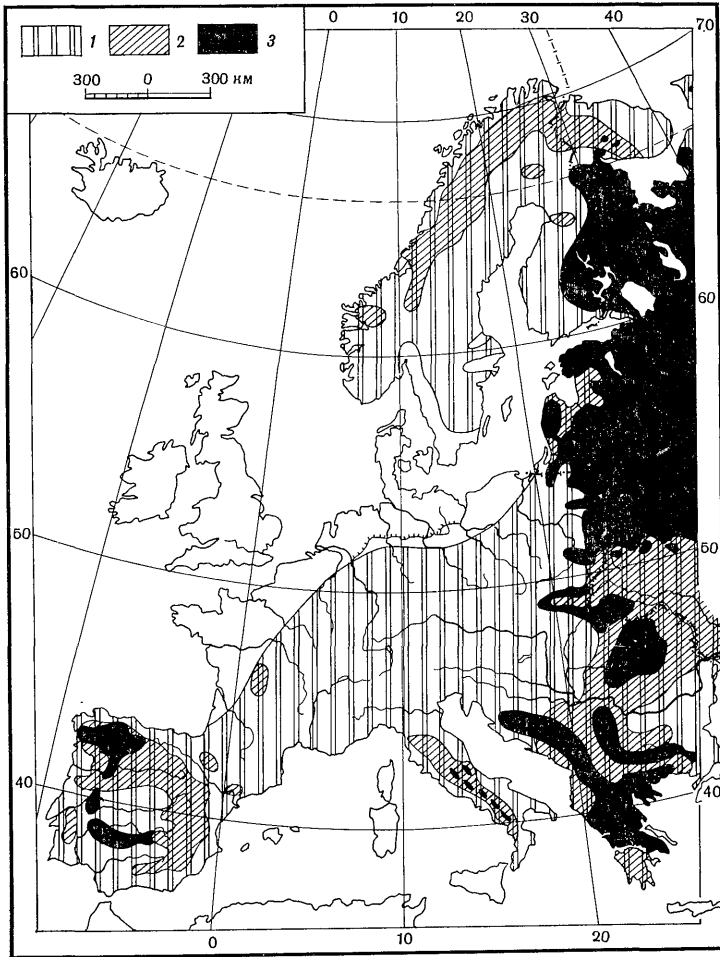


Рис. 10 Изменение ареала волка в Европе

1 — 1800 г.; 2 — 1950 г.; 3 — 1980 г., залитые малые контуры — присутствие волков в 1980 г. (Pimlott, 1975, с дополнениями)

жили племена скотоводов. То же касается площади современной Тувы. Помимо копытных существование волков летом поддерживали большие колонии сурков. Звери могли быть многочисленными в предгорьях и высокогорных сыртах Казахстана и Средней Азии. В пустынях же звери, вероятно, практически отсутствовали, составляя сравнительно плотное население в Прибалхашье, по долинам Чу и Таласа, в низовьях Амударьи и Сырдарьи и кое-где на юге Туркмении, в местах, богатых джейранами. Так же, как и теперь они концентрировались в ареале сайгака, который

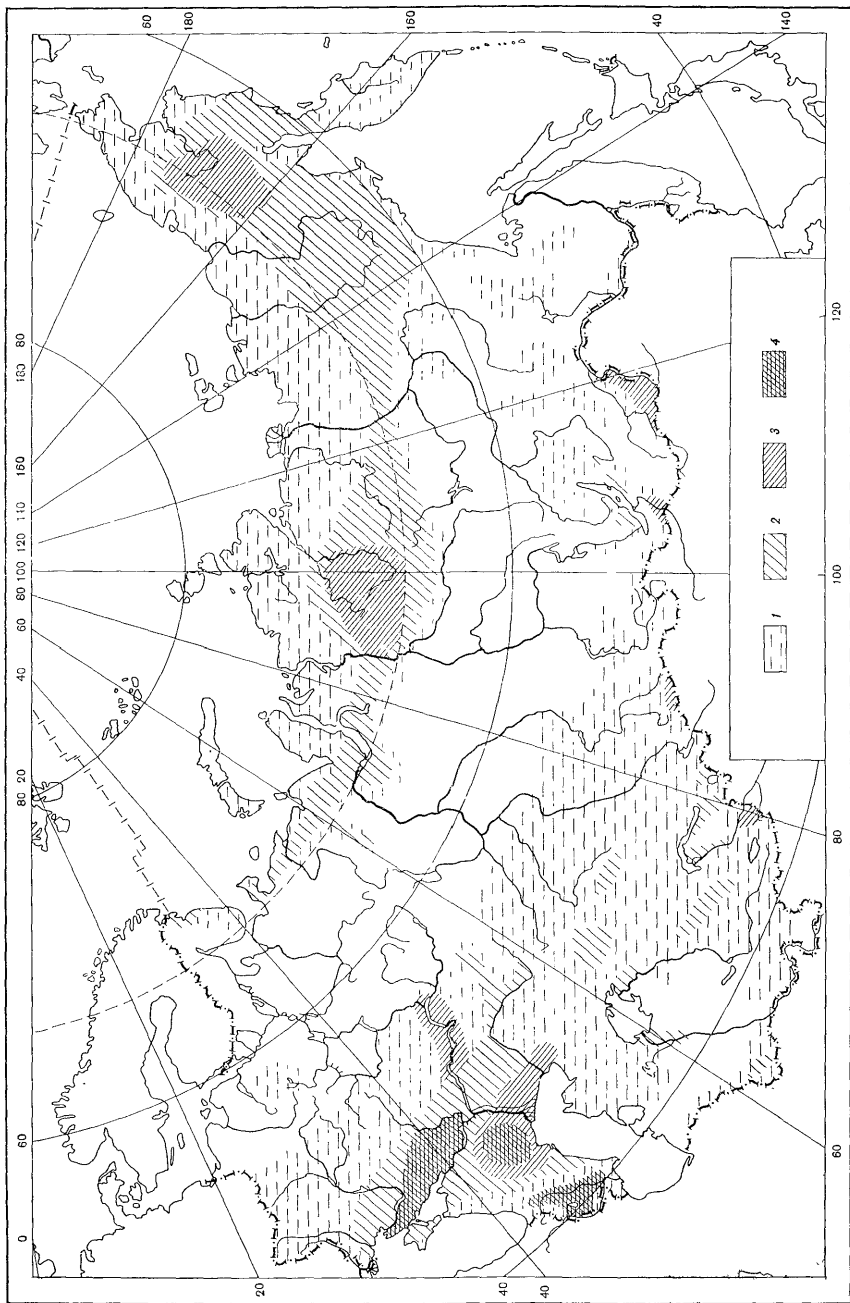


Рис. 11. Распространение волка около 1000 лет назад (теоретическая реконструкция). Ориентировочная численность зверей на 1000 км²; 1 — до 1; 2 — 1—5; 3 — 5—15; 4 — более 15

в то время был распространен шире и проникал западнее Днепра. Встречались они и в среднеазиатских оазисах, но едва ли в большом числе: возделываемые территории тут невелики, а густота человеческого населения, наоборот, высока. Хищников, вероятно, очень интенсивно преследовали.

Скорее всего, плотность населения волков была высокой и на южном Урале, в его лесостепной полосе. Очевидно, то же наблюдалось и на Средней Волге, в районах, сравнительно плотно населенных племенами, занимавшимися сельским хозяйством (булгарами и др.). Современные зона европейской лесостепи и полоса широколиственных лесов были заселены волками лишь спорадически. Тут находились большие участки глухих лесов и сравнительно мало крупных копытных. Это следует из того, что основные русские княжества существовали на юге — Киевское и на севере — Новгородское, Суздальское, Владимирское. Промежуток — южные окраины лесной полосы и лесостепь южнее Оки — был слабо населен, что, вероятно, соответствовало относительной бедности природных ресурсов.

Большие кормовые возможности для волка имелись в низовьях Волги, где концентрировались кочевые народы. Тут, как и в междуречье Днепра и Дона, водилось много диких степных копытных (на востоке — сайгаков, на западе — тарпанов). По южным окраинам лесостепи во множестве обитали европейские косули, лоси, кабаны, сурки. Вероятно, много было тут и волков. Среди кочевников были опытные охотники, умевшие подвывать волком [Кириков, 1966]. Одним из таких охотников был половецкий хан Боняк. В 1097 г., когда его войско расположилось на ночлег, хан ночью отъехал от ратного стана и стал выть по-волчьи, ему откликнулись волки [Ипатьевская летопись, цит. по: Кириков, 1979]. Во многих исторических актах отмечалось, что волки были прежде многочисленны как в лесостепи, так и в степной зоне. В 1389 г., например, когда митрополит Пимен начал свое путешествие и плыл по Дону, по берегам этой реки наблюдалось множество зверей, в том числе и волков. «Премного волков» водилось и в степях Запорожья незадолго до уничтожения Запорожской Сечи [См., например, Устное повествование запорожца Коржа. 1842. Цит. по: Кириков, 1966].

Характер европейской степи в реконструируемое время во многих местах резко отличался от современного. В нашем понимании, степь того времени (имеются в виду не сухие ее варианты, а лугостепи) значительно больше походила на лесостепь, так как по долинам рек, ручьев, многим сырым логам росла лесная и лесокустарниковая растительность. Степными были лишь плакоры, да и то кое-где они напоминали саванну, так как среди степей росли кустарники.

В европейско-сибирской тайге волков, очевидно, не было практически совсем. Звери могли проникать и селиться по долинам крупных рек, но реки того времени не имели широких луговых долин, расчищенных от леса человеком. Руслу рек сдавливали еловые чащи, густые заросли ольхи, непроходимые ивняки. Долины были сильно заболочены. Даже по северному берегу Оки в районе Серпухова — Каширы, где сейчас на

речных террасах сухо, находились непроходимые болота. Ныне от них, как памятники, остались лишь небольшие клюквенные болотца, а еще в XV в. тут прятались среди лесных болот люди, бежавшие от набегов татар. Без сомнения, волки жили на освоенном людьми побережье Балтийского моря, в том числе и в пределах запада советской Прибалтики. Восточнее ее, десять веков назад, росли глухие таежные леса. Северные склоны Кавказа с их глубокооснежным и сомкнутыми лесами едва ли были местом постоянного обитания волков. Однако сравнительно неширокая лесная полоса позволяла волкам проникать туда хотя бы частично летом. В горах Восточного Кавказа и особенно в Закавказье зверей, безусловно, было много, и земледельческие народы вели с ними многовековую борьбу.

Сделанная реконструкция позволяет заключить, что в пределах современной территории СССР и сопредельных стран в то время существовали три крупных, сравнительно изолированных региона волчьего населения: тундровый, европейско-степной (лесостепной) и центральноазиатский (у южных границ нашей страны и проникающий в горное лесостепье Южной Сибири, горные и зональные степи и пустыни Казахстана и Средней Азии). В каждом из регионов хищники были связаны с определенными группами жертв: тундровые — с северным оленем, частично со снежным бараном, лесостепные — с копытными этого ландшафта, центральноазиатские — в основном с полупустынными, пустынными и высокогорными копытными.

Допущения, принятые для составления карто-схемы структурно-восстановленного ареала волка, требуют дополнения в области естественных периодических смещений границ ареала, характерных практически для всех крупных животных с широкой областью распространения. Без особой натяжки можно принять, что в периоды ухудшения условий существования зверей их ареал сокращался в зонах минимальной численности. Однако периодичность таких сокращений и расширений указать довольно трудно, так как для волка нет достаточных данных даже для традиционно экологического анализа по зависящим и не зависящим от плотности населения зверя факторам.

Естественные изменения пространственного размещения волков зависят от многих факторов: обилия и доступности корма, погодно-климатических сдвигов, численности самих хищников и др. Еще сложнее будет ситуация при вмешательстве человека — положительном и отрицательном. Он может уничтожить волков и тем менять как их численность, так и характер распространения, размер участков обитания, интенсивность и формы биотических связей. Он может разводить домашних животных — объектов добычи волка, — меняя тем самым поведенческие стереотипы хищника и поддерживая его популяции в голодные годы. Он — человек — может самым решительным образом нарушать абиотическую и особенно биотическую среду жизни волка — от уничтожения его важнейших охотничьих объектов до распашки больших территорий, строительства населенных пунктов, дорог и т. п.

Зависимость ареала волка от такого большого набора неизвестных не поддается решению. Поэтому ограничимся графическим отображением пеких процессов, имеющих правильную цикличность и случайный характер в деталях нам неизвестных, но, очевидно, так или иначе связанных с благополучием волков (рис. 12). По горизонтали на рис. 12 отложены годы (следует учесть неравномерность употребленной шкалы времени, более растянутой для последнего периода), все остальные показатели на графике имеют «безразмерный» характер, так как важна не их абсолютная интенсивность, а само наличие или направленность процесса. Число волков также показано не в абсолютных числах, а в системе балльных оценок.

Для больших интервалов времени (столетий) на рис. 12 показаны 83,3-годовые максимумы солнечной активности (для XV—XVIII столетий — условными волнами). Начиная с середины XVIII в., на них наложены 11-летние циклы (следующие, как и 80-летние интервалы, с отклонениями на несколько лет в ту или другую сторону). Климатологические данные взяты из ряда сводок, в том числе Л. С. Берга [1938], Б. П. Алисова и Б. В. Полтаруса [1974], А. С. Мониной и Ю. А. Шишкова [1979], М. И. Будыко [1980] и коллективной монографии «Изменения климата» [1980]. Данные об экстремумах в XV—XVII вв. почерпнуты из статьи Е. П. Борисенкова и В. М. Пасецкого [1981].

На шкале помечены все более или менее крупные перестройки среды обитания волка, подобно тому как это было сделано одним из нас для лося [Реймерс, 1972]. На рис. 12 сведены материалы по некоторым копытным — жертвам волка [Гентнер, Наумов, 1964; Банников и др., 1964; Реймерс, 1972; Сыроечковский, 1975] и, по возможности, полно использованы данные, собранные С. В. Кириковым [1966] о прошлой численности хищника. При этом «леса» и «степи» означают лесную и степную (включая лесостепь) полосы европейской части СССР. Исторические материалы по волку крайне неполны. Для последнего времени они, по возможности, расширены за счет текущей литературы [Росолимо, 1968; Библиков, Филимонов, 1974; Формозов, Голов, 1975; Осмоловская, Приклонский, 1975; Павлов, 1982 и др.].

Анализ данных (рис. 12) следует начинать с левой его части и вести снизу вверх. Кривые солнечной активности и числа экстремумов, как видно из их сопоставления, довольно четко коррелируют, причем особо дождливые и исключительно засушливые периоды совпадают по частоте, имея в целом интервал повторяемости около 80 лет. Высокая частота суровых зим в среднем бывает реже. Особо экстремальные периоды вызывают частое повторение неурожайных лет, широкое распространение лесных пожаров (в засушливые годы). Наоборот, малая встречаемость экстремальных событий, давая благоприятные природные предпосылки, способствует интенсификации хозяйственных процессов — усилению вырубки лесов, расчистке земель, расцвету охоты и других промыслов.

Социальные события в человеческом обществе опосредованно связаны с природными процессами. Для популяций диких животных — копытных и крупных хищников — периоды общественных потрясений и войн были наиболее благоприятным временем: сокращалось преследование, увеличивались ресурсы кормов, расширялись возможности занять новые места обитания.

Положительные популяционные события начинаются у волка в лесополье — на юге лесной полосы. Затем они распространяются в пределы степей и глухой тайги. Это хорошо видно на схеме, отражающей численность волка. То же ранее было констатировано и обсуждено для лося [Реймерс, 1972]. В этом уже проявляются популяционные волны в «чистом виде». Усиленное преследование хищника быстро уменьшает его численность в степи, и его ареал вновь локализуется в лесополье — лесостепи, где вид имеет природный оптимум условий обитания, а природно-антропогенные процессы наиболее лабильны.

Данные, приведенные на рис. 12 и упомянутые в литературе, позволяют сделать следующие предварительные обобщения.

1. Очевидно имеется два типа цикличности в изменении численности крупных наземных животных — короткопериодическая и длительнопе-

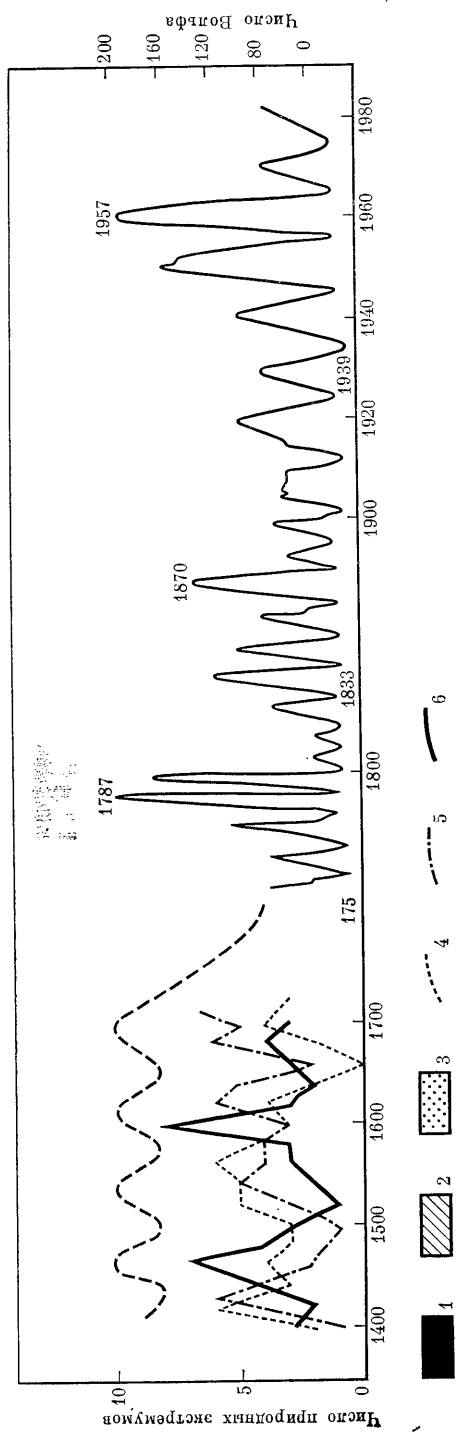
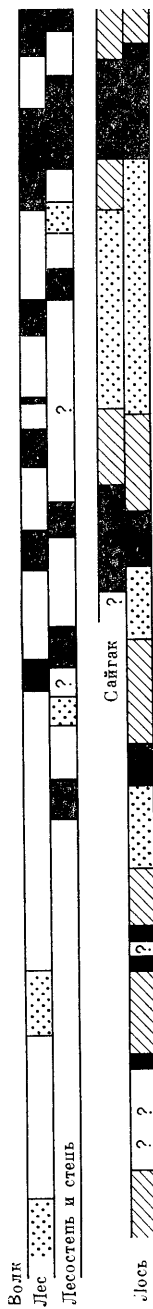


Рис. 12. Сопоставление изменений численности волков с глобальными и регионально-природными факторами, а также с численностью основных жертв

Численность животных-жертв: 1 — высокая (для лоса в лесах); 2 — средняя (для лоса в лесах, много — в лесостепи); низкая, 4 — особо дождливые периоды, 5 — особо засушливые годы, 6 — особо суровые зимы; числа у кривой солнечной активности — годы ее максимумов и минимумов

приодическая. Плотность населения волков изменяется по второму типу, т. е. соответствует циклам численности лося и многих других крупных животных. Длительнопериодическая цикличность обусловлена сложно переплетающимися естественными и антропогенными процессами, среди которых случайные факторы и популяционные волны, в отличие от короткопериодической цикличности, играют подчиненную роль.

2. Социальные процессы в человеческом обществе, в некоторых случаях прямо или косвенно связанные с природными (например, неурожай, вспышки заболеваний, даже отчасти набеги татар, следовавшие за годами засух в степи), в других — не имеющие с ними связи, воздействуют на степень антропогенных изменений природной среды и интенсивность преследования хищника.

3. Сложные сочетания разнообразных воздействий позволяют объяснить причины колебаний численности и границ ареала такого крупного и психически развитого млекопитающего, как волк. Попытки найти изолированный «определяющий» фактор едва ли можно признать достаточно обоснованными.

Ареал в XX в.

Современное положение намного сложнее, чем тысячу лет назад, из-за усилившихся антропогенных влияний на распространение хищника и возросших возможностей давления на его популяцию. Данные о распространении и численности населения волка даже в наше время весьма ненадежны, нередко преувеличены, получены разными исследователями и неодинаковыми методами (глава 8). Все это затрудняет анализ структуры ареала вида. И все же попытаемся представить изменения ареала волка, основываясь на имеющихся фрагментарных сведениях для начала века и более репрезентативных данных по второй его половине.

В XX в. влияние циклических природных факторов отошло на второй план, и динамика ареала волка уже в большей степени стала определяться деятельностью человека. Конкретные стороны этого воздействия на природную среду по-разному влияли на состояние популяций волка в СССР. Освоение новых земель, вырубка лесов, восстановление численности ряда видов диких копытных способствовали росту численности и расселению волка. С другой стороны, интенсификация борьбы с хищником, применение более эффективных методов, коренное изменение условий содержания скота в общественном животноводстве, наоборот, ограничивали рост популяций хищника. Перечисленными условиями, естественно, не исчерпывается многообразие проявлений антропогенного фактора — в числе важнейших должно быть упомянуто еще отношение людей к волку, как к хищнику, которое перестраивается соответственно прогрессу знаний о волке, его роли в дикой природе и народном хозяйстве.

В дореволюционное время распространение волка в России характеризовалось непрерывностью в европейской ее части и малочисленностью в слабо измененной таежной зоне. В лесостепи и степи, освоенных сельским хозяйством, сохранялись хорошие защитные условия для волка, благодаря относительно высокой лесистости (до 30% в лесостепи, 2—3% в степи); при экстенсивном животноводстве он был вполне обеспечен кормом. В течение нескольких дореволюционных десятилетий численность зверей находилась здесь под неусыпным контролем охотников. Культ охоты на волка с борзыми, а также ружейной с гончими, был очень высок. В каж-

дой из губерний средней и южной полосы имелись десятки волкогонных стай, активно действовали общества охоты, которые содержали сотни квалифицированных специалистов-волчатников, отлично знавших не только охоту на зверя и размещение выводков на своей территории, но следивших за численностью волка на огромной территории европейской части России.

Затянувшаяся гражданская война и сопровождавшая ее хозяйственная разруха, засуха и недороды в 20-х и в начале 30-х годов обусловили сильную вспышку численности волка. На борьбу с волками направили значительные силы и в течение десятилетия, к середине 30-х годов, вспышку удалось ликвидировать, но при этом сокращения ареала зверя в стране не произошло. Более того, уже в годы, предшествовавшие второй мировой войне, развивались тенденции расширения ареала волка в таежной зоне и в азиатской части СССР по мере роста там людских поселений и увеличения лесозаготовок.

Вторая мировая война (1939—1945) сопровождалась новым и еще более сильным ростом численности волка и невиданным до того его расселением. Послевоенную вспышку численности волка удалось подавить лишь в конце 50-х годов, а к середине 60-х годов впервые примерно на 1/3 сократился ареал волка в густонаселенных и малолесных областях европейской части страны. Волка практически полностью уничтожили в десятках областей центральной России, Белоруссии, Украины, на Южном Урале. Существенной редукции ареала волка за пределами рассматриваемой территории (на Кавказе, в Средней Азии и Сибири) не произошло, если не считать Кольского полуострова и европейской тундры, где зверей почти не стало.

Вместе с тем, по данным Д. И. Бибикова и А. Н. Филимонова [1974], к началу 70-х годов в европейской части страны сохранилось более 30 локальных очагов повышенной плотности (более 10 волков на 1 тыс. км²), приуроченных к трудно доступным и бездорожным территориям по границам областей. В первую очередь, именно эти очаги обеспечили расселение зверей и восстановление ареала волка в 70-х годах.

Обсуждая изменение ареала в СССР в послевоенном периоде, необходимо в общих чертах рассмотреть антропогенные изменения природы, на фоне которых спонтанно был поставлен грандиозный и дорогостоящий эксперимент (всего истреблено более 1 млн. волков). В этот период восстановления народного хозяйства с каждым годом нарастало использование природных ресурсов: площади вырубаемых лесов, освоенных целинных земель, мелиорированных пустынь и болот в лесной зоне; прокладывались дороги и создавались селения в безлюдных до этого местах. Преобразование природы большого масштаба в целом благоприятствовало волку. Невиданный ранее рост численности лося, расселение на восток и север кабана, восстановление популяций сайгака обеспечили хищнику неограниченные кормовые возможности. Продвижение поселений человека в тайгу и на просторы целинных земель создало хищнику возможности безбедного существования на огромных территориях.

Благоприятные для волка антропогенные изменения ландшафта происходили в условиях ожесточенного преследования хищника, и пет сомнений в том, что значительная часть зверей в этот период мигрировала не только в упоминавшиеся ранее локальные очаги переживания, но

и на далекое расстояние: в Карелию, на европейский и западно-сибирский север, в горы Кавказа, Алтая, Южной Сибири. Описанный С. А. Постниковым и В. П. Тепловым [1960] процесс образования популяций «лесных» волков в 50–60-е годы значительно усилился. Отлично адаптирующийся к преследованию, волк нашел выход, а именно: получил временное спасение в тайге и горах (весьма вероятно, что часть тундровых волков мигрировали в эти годы в лесотундру и северную тайгу). Следует еще раз напомнить, что расширявшаяся в этот период сеть дорог, в том числе и лесовозных, облегчала проникновение волков в тайгу, где они нашли достаточно обильную пищу — лосей, местами и кабанов. Именно в послевоенный период, благодаря расселению волков, сомкнулись ареалы тундрового и лесного подвидов на севере Архангельской области [Руковский, Куприянов, 1972], а также, видимо, и в Карелии [Русаков и др., глава 8].

Достигнутое к 70-м годам сокращение ареала волка оказалось недолгим (глава 8 — СССР). Он снова восстановился, как за счет расширения площади очагов переживания, так и вследствие миграции из тайги и с гор выселявшихся туда ранее зверей. К сожалению, процесс восстановления популяций волка в 70-х годах специально не изучали и анализ его хода отсутствует. Имеются лишь фрагментарные наблюдения, не позволяющие выявить значение дальней миграции в этом процессе. И все же для Карелии, ряда областей средней полосы России (Московская, Владимирская), Западной Сибири (Курганская, Новосибирская) и Алтайского края такие наблюдения есть. Пожалуй, наиболее отчетливо подток мигрантов наблюдали А. Я. Бондарев и Г. Г. Собанский (глава 8).

Сопоставляя предполагаемый ареал волка тысячелетней давности (рис. 11) с более документированной, но все же весьма приближенной карто-схемой современного его распространения (рис. 13), следует выделить протекавшие в разное время и с разной интенсивностью процессы: 1) синантропизации зверя, его приспособления к жизни за счет домашних животных, 2) проникновения вслед за человеком и восстановившимися копытными в лесные регионы, 3) вытеснения хищника из области европейской и западно-сибирской степи, 4) перемещения в связи с этими процессами зон повышенной численности зверя из южных районов в более северные, а из равнинных — в горные.

В ходе этих явлений возникли области высокой численности волка там, где ранее хищник, вероятно, практически отсутствовал, — в Карпатах, у истоков Волги, на территории Полесья, в вятских лесах. Вместе с тем сохранилась тенденция к повышению числа зверей в благоприятные периоды для жизни вида в «традиционных» районах его обитания — в европейском лесостепье, на Южном Урале, в Казахстане и лесостепи Западной Сибири.

В Средней Азии волк сохранил исторические тенденции расселения, которые в последние десятилетия обеспечиваются обводнением пустынь, но ограничиваются интенсивной борьбой и падением численности диких копытных. В Сибири его ареал расширился. В тундре и лесотундре,

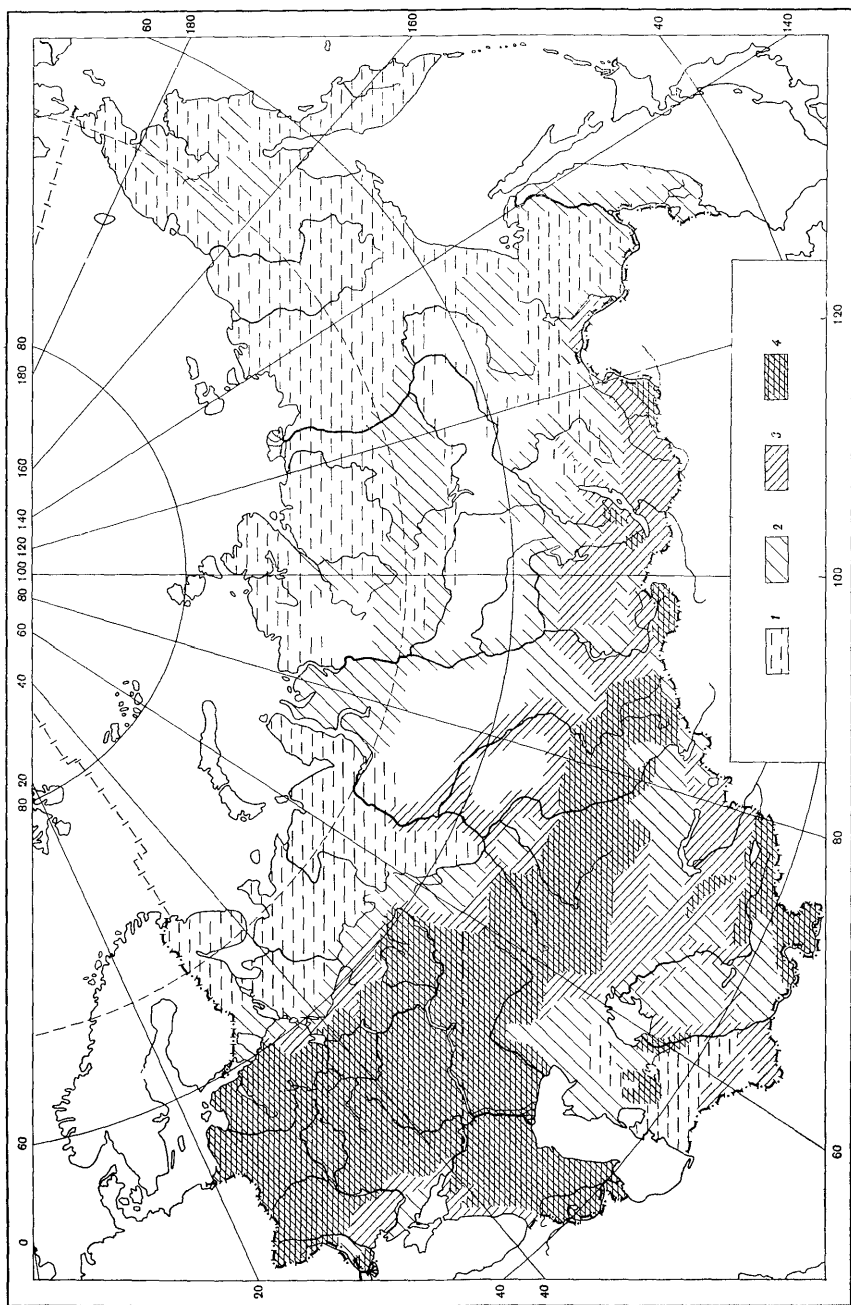


Рис. 13. Распространение волка в период максимальной численности (40-е годы XX в.)
Условные обозначения — см. рис. 11

вероятно, существует приблизительно та же ситуация, что и 1000 лет назад, но теперь плотность популяции и распространение волка человек легко контролирует с помощью авиации. На Дальнем Востоке можно предполагать ту же картину, за исключением его юга, где волки вслед за людьми на фоне уменьшения численности тигров заселяют все более широкие территории, а плотность их населения возрастает по мере вырубки лесов и обживания новых земель, особенно в Амурской обл. В таежной Сибири ареал в целом расширяется, но кое-где наблюдается его сокращение. Так, видимо, волк еще недавно был шире распространен по Нижней Тунгуске, особенно в ее верхнем течении, где до 50-х годов нашего века существовала ямщицкая почта.

Зато во многих местах хищники по рекам и вдоль дорог проникли глубоко в тайгу. Практически свободными от них остались сильно заболоченные территории Западной Сибири, горнотаежные регионы Средней Сибири и некоторые глухие места на юге Якутии и севере Прибайкалья. Распространению зверя тут препятствуют глубокие снега, низкая численность копытных, нередко заболоченность, а в целом несоответствие крайне суровых условий существования возможностям его адаптации.

Современные антропогенные влияния на природу таковы, что следует ожидать некоторой трансформации структуры ареала волка. Есть основания предполагать, что при четкой организации контроля численности волка его распространение удастся сохранить на уровне 60—70-х годов. Тем более что сооставление степени распашки территории с контуром ареала 60—70-х годов показывает, что волки легко могут быть уничтожены в районах с распашкой свыше 60% всей территории. Вместе с тем таежные районы с расширяющимися очагами освоения привлекают хищника. Хотя в перспективе ареал волка в основном будет определяться деятельностью человека, климатические особенности настоящего периода не следует совсем сбрасывать со счета, а они на ближайшие десятилетия увеличивают вероятность широких миграций и заходов зверя в места, где он пока еще постоянно не обитает.

Внешний вид и движение

Волк — самый крупный представитель семейства собачьих. Он имеет пропорциональное телосложение универсального типа, приспособленное к длительному следованию за добычей на большие расстояния. Этот тип телосложения доведен у волка до большого совершенства (рис. 14).

Спина его почти прямая, круп слегка опущен, ноги высокие, стройные, с пропорционально развитыми отделами. По сравнению с собакой в ногах волка, особенно передних, хорошо заметно сильное развитие пясти и пальцев. Грудная клетка длинная, широкая, но в передней части сжатая с боков, так что, когда зверь выносит вперед передние конечности, его грудь кажется очень узкой, а следы обеих передних лап располагаются почти по одной прямой линии. Свой пушистый хвост зверь держит либо опущенным вниз, либо отнесенным назад до уровня спины, либо весь хвост опущен, а приподнят только копец его.

Голова у волка крупная, с подвижными ушами треугольной формы, которые стоят и направлены вперед. Шея сильная, морда вытянута, так что зверь, опустивший голову к земле, почти касается ее кончиком носа. Обычно волк держит шею горизонтально, и голова лишь немного приподнята над уровнем спины. Глаза слегка раскосые, со светлой радужной: ее цвет варьирует от светло-желтого до желто-коричневого, но чаще всего желтый. Черты взрослого зверя формируются постепенно (рис. 14—18).

Зимний мех волка пышный и густой, хорошо заметны удлинненные волосы на хребте, особенно на холке; на шее и на щеках они образуют густой «воротник» и «баки». Летний мех короткий, поэтому зверь кажется очень худым, что особенно заметно у южных пустынных форм. Окраска варьирует, но общий тип ее примерно одинаков на территории СССР. Наиболее контрастна окраска меха на голове и шее. Нижняя часть морды и шеи очень светлые, почти белые; на верхней стороне головы и вокруг глаз преобладают охристые тона, образующие вокруг них светлые кольца; эти охристые кольца окружены более темными, серыми пятнами. Темные полосы идут от наружных углов глаз по верхнему краю белого поля на щеках, иногда это белое поле бывает перерезано еще одним «язычком» серой шерсти. На боках тела и на лапах преобладают рыжевато-охристые тона, переходящие на спине в черновато-серые. Граница рыжей и серой шерсти иногда бывает очень резкой, особенно позади холки, и рисунок тогда имеет вид темного седла или черпака. На передней поверхности лап бывают черные полосы, порой очень резкие. На верхней стороне шеи около головы и на тыльной стороне ушей заметна рыже-бурая шерсть. При сохранении общего характера рисунка и распределения цветов окраска варьирует от очень светлой, почти белой (на

севере Сибири) до интенсивно грязновато-серой. Обычные в Северной Америке темные особи среди наших волков редки.

Наиболее характерна для волка размашистая рысь, которая отличается от собачьей более спокойным темпом и очень сильными движениями (рис. 19, 20). Длинные пясти и пальцы усиливают толчок и дают возможность зверю преодолевать небольшие препятствия, не меняя темпа движения. Часто волк передвигается также особым неторопливым галопом, далеко выбрасывая вперед передние лапы (рис. 21). Спина при этом аллюре прогибается мало, в отличие от резкого галопа, обычного при преследовании добычи (рис. 22). Преследуемый или преследующий добычу волк развивает скорость 40–50 км/ч, а при рывках на коротких дистанциях она может достигать 60–65 км/ч [Павлов, 1982]. При движении волк очень расчетливо пользуется особенностями местности, разного рода естественными укрытиями. Не меняя темпа движения, зверь даже на открытых местах использует малейшую возможность укрыться — небольшие понижения, куртины высокотравья. Там, где волка постоянно преследуют, он хорошо знает возможности охотников и, уходя от погони, умело выбирает пути движения, темп и дистанцию бегства.

Особенности характера и ритма движения волка заметны и в поведении волчат. В их движениях, даже в игре, нет щенячьей суетливости, свойственной детенышам собак. Волчата в игре выглядят более сосредоточенными, а их движения более размеренными. Это помогает, например, лучшему использованию инерции броска. Удары и толчки всей тяжестью тела весьма типичны в играх волчат, когда они нападают с хода или из засады.

Для волка характерна большая подвижность лицевой мускулатуры, поэтому его мимика богата и выразительна. В сочетании с положением тела, головы, конечностей и хвоста все это образует сложную гамму выразительных движений, отражающих то или иное состояние животного. Приведенные зарисовки движений волков при общении, не претендуя на полноту, создают некоторое представление об эмоциональ-



Рис. 14. Вятский волк — характерный представитель вида



Рис. 15. Недельные волчата

Рис. В. М. Смирин

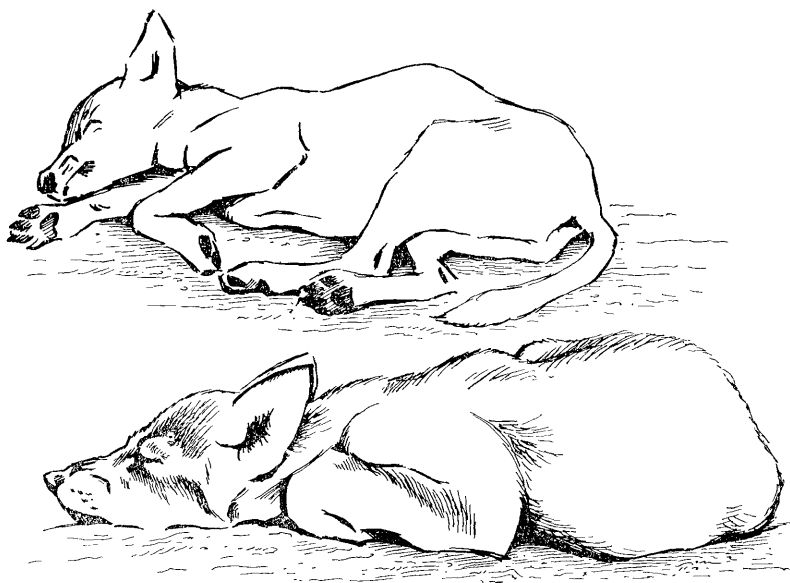


Рис. 16. Двухмесячные волчата

Рис. В. М. Смирин

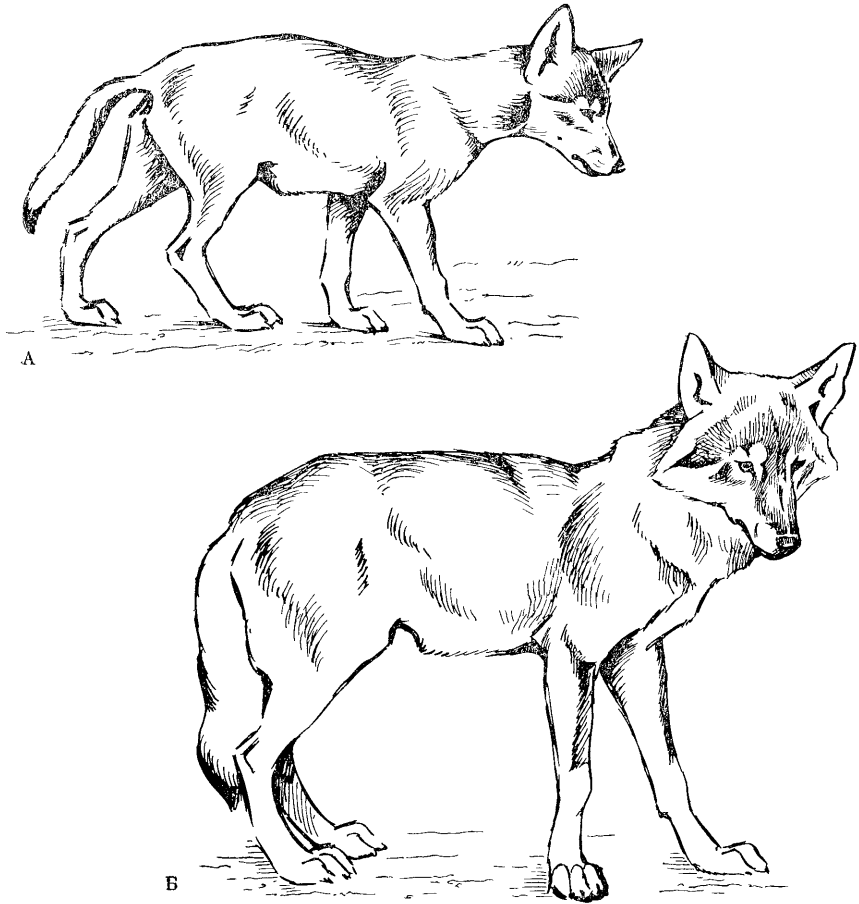


Рис. 17. Волчица двух (А) и шести (Б) месяцев

Рис. В. М. Смирина

ном состоянии зверя. Следует заметить, что, поскольку эти зарисовки сделаны на основе наблюдений за одной группой волков, они далеки от универсальной схемы. Но с другой стороны, при сложности форм общения у волков эти индивидуальные особенности имеют существенное значение для любой группы.

Кожный покров

Исследованы пробы кожи с загривка, груди, крестца, век, корня хвоста, препуция (или влагалища), анальной области у следующих волков (*Canis lupus*): самки (1 ♀ juv.) в возрасте 14 дней, длина тела 37 см (Алтайский край, июнь 1977 г.); самца (2 ♂ juv.) того же возраста, длина тела 36,5 см, место и дата те же; самки (3 ♀ juv.), в возрасте 36—40 дней, длина тела 54 см (Алтайский край, май 1981 г.); самца (4 ♂ juv.) того же возраста, длина тела 56 см (место и дата те же); сам-

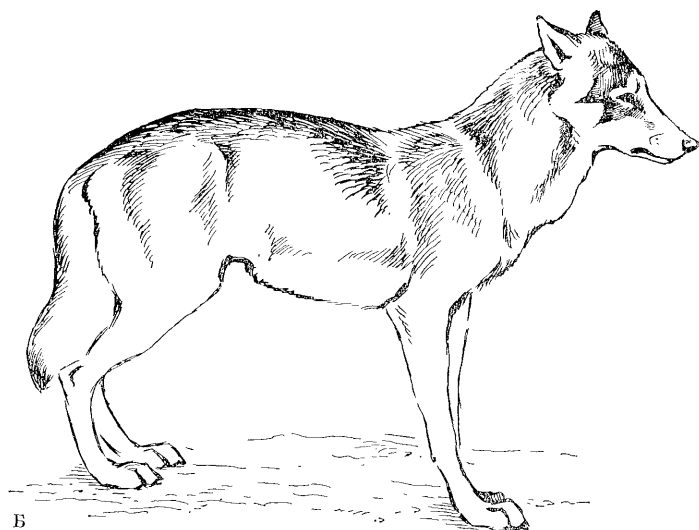
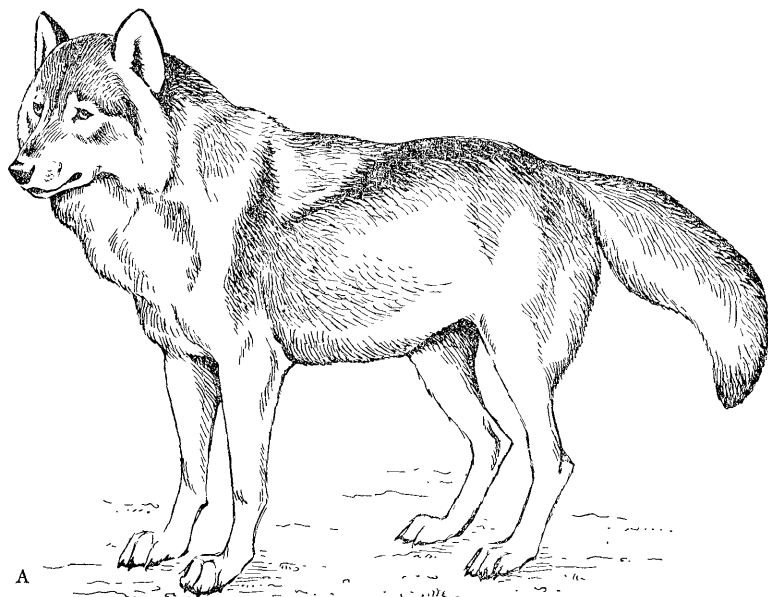


Рис. 18. Волк в зимнем мехе (А) и волчица в летнем (В)
Рис. В. М. Смирин

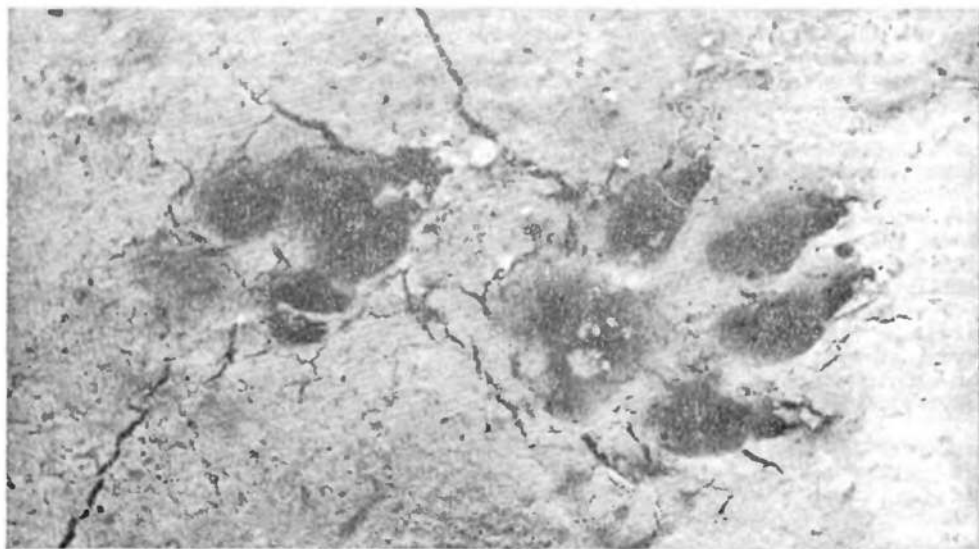


Рис. 19. Следы передней и задней лап на берегу водоема

Фото Ю. Н. Вишневого

ца (5 ♂ *sad.*)¹ в возрасте одного года, длина тела 116 см (место и дата те же); самки (6 ♀ *ad.*)¹, промеров нет (Смоленская обл., февраль 1980 г.); самки (7 ♀ *ad.*), промеров нет (место и дата те же); самца (8 ♂ *ad.*)¹, промеров нет (место и дата те же); самца (9 ♂ *ad.*)¹, длина тела 130 см (Архангельская обл., март 1978 г.); самки (10 ♀ *ad.*) длина тела 113 см и самца (11 ♂ *ad.*) длина тела 121 см (оба зверя содержались в Уголке Дурова и в возрасте 12 лет были умерщвлены в августе 1976 г.); самца (12 ♂ *ad.*) тундрового волка (*Canis lalbus*), длина тела 140 см (под Норильском, май, 1980 г.). Кроме волка исследована кожа койота (*Canis latrans*) — взрослой самки, длина тела 77 см: загривок, грудь, крестец, веки глаз, угол рта, влагалище, анальная область (Мексика, сентябрь 1979 г.) и шакала (*Canis aureus*) — молодого самца, длина тела 93 см: загривок, грудь, крестец, веки глаз, угол рта, корень хвоста, препуций, анальная область (Зообазы в Планерной, июнь 1979 г.).

Пробы кожи брались во всю толщину, но в большинстве случаев без подкожной клетчатки; фиксировали 4% -ным нейтральным формалином и заливали в парафин; срезы окрашивали гематоксилин-эозином. В табл. 8 сведены средние данные 10 измерений каждой структуры. Установление густоты волосяных фолликулов проведено по методике Н. А. Диомидовой и сотрудников [1960].

Строение кожного покрова туловища волков

Кожный покров туловища волков, загривок, грудь, крестец имеет обычное для млекопитающих строение, подразделяется на тонкий эпидермис, дерму и подкожную клетчатку. В эпидермисе выделяется однорядный базальный и пилосый слой,

¹ Взятые топографически неполные пробы.

состоящий из 2—3 слоев, а также наружный роговой, представленный пластинами ороговевших клеток. Зернистый и блестящий слои эпидермиса отсутствуют. Эпидермис кожи туловища волков слабо пигментирован: встречаются отдельные пигментные клетки, а также наблюдается содержание незначительного количества пигмента в цитоплазме клеток мальпигиева слоя эпидермиса.

Под эпидермисом находится дерма (рис. 23), подразделяющаяся на сосочковый слой, прилегающий к эпидермису, и сетчатый, расположенный глубже. Граница между этими слоями проходит на уровне волосяных луковиц или нижних отделов потовых желез. Дерма образована сплетением пучков коллагеновых волокон. В верхних отделах сосочкового слоя пучки коллагеновых волокон располагаются преимущественно параллельно поверхности кожи, в средних и нижних отделах — перпендикулярно волосяным сумкам или под острым углом к ним. Средний диаметр пучков коллагеновых волокон здесь 10—15 мкм. В сетчатом слое дермы пучки

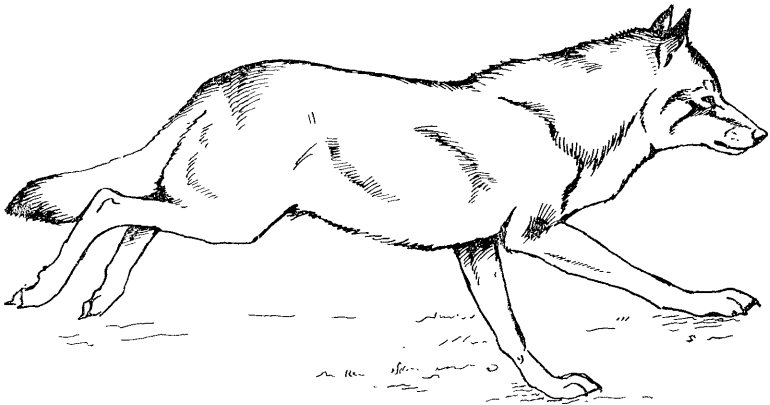


Рис. 20. Движение неторопливым галопом

Рис. В. М. Смирина

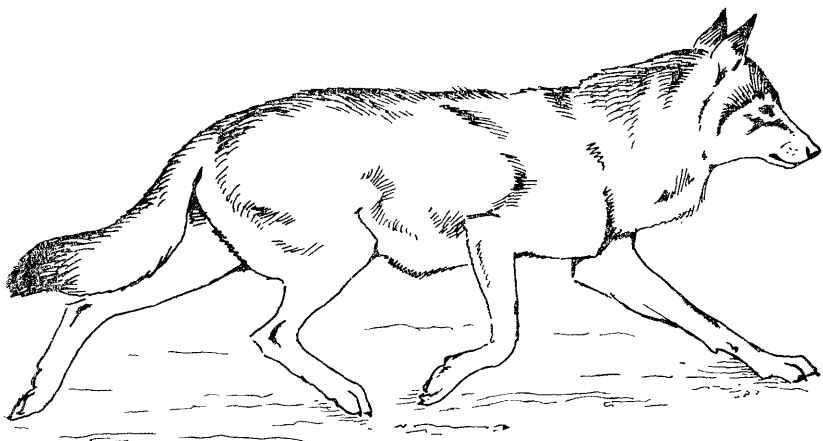


Рис. 21. Движение рысью

Рис. В. М. Смирина

располагаются более рыхло, параллельно поверхности кожи. Средний их диаметр 10 мкм.

В глубоких отделах сосочкового и далее в сетчатом слое дермы располагаются группы жировых клеток, концентрируясь в основном вокруг волосяных луковиц. В глубоких отделах сетчатого слоя параллельно поверхности кожи проходит плотный пласт пучков коллагеновых волокон. Под ним располагается рыхлая соединительная ткань, ниже которой залегает слой жировых клеток подкожной клетчатки. Средний размер округлых клеток: 110×100 , 90×90 мкм. Кровеносных сосудов в коже туловища волков мало.

Волосы в коже туловища волков подразделяются на направляющие, остевые и пуховые. Волосы растут пучками, которые, в свою очередь, образуют сложные группы из трех пучков. В центральном пучке выделяется направляющий волос или крупный остевой волос I порядка, в двух других пучках, располагающихся по бокам от первого, — по 1—2 остевых волоса. В каждом пучке растет в коже загривка — 8—14, крестца 10—15 пуховых волос, в коже груди — 6—12 пуховых волос (у взрослых особей). Пуховые волосы в пучках всегда располагаются каудальнее остевых. Волосяные фолликулы располагаются в коже туловища наклонно. В волосяные влагалища спереди и сзади каждого пучка волос в группе впадают короткие протоки многодольчатых сальных желез.

Глубоко в дерме кожи туловища волков залегают слабо извитые секреторные отделы потовых желез. Изнутри трубки выстланы однослойным призматическим секреторным эпителием. Ядра занимают базальное положение в клетках. Снаружи тела потовых желез покрывают узкие миоэпителиальные клетки. Протоки потовых желез более узкие, нежели их секреторные отделы, открываются в волосяные влагалища пучков волос выше места впадения сальных желез. В коже туловища имеются пучки гладких мышечных волокон, образующие мускул, поднимающий волос, отходящий под острым углом от боковой поверхности волосяного влагалища под сальной железой.

Строение кожного покрова туловища волчат и молодого волка. Наибольшая толщина кожи наблюдается в области загривка, наименьшая — в области груди (табл. 8). У годовалого волка сохраняется такое же соотношение толщины кожи различных участков тела.

Эпидермис кожи тонкий. У двухнедельных волчат он составляет на загривке 1—3% толщины кожи, крестце — 2—3, на груди — 4. У месячных волчат эпидермис тоньше, составляет в области загривка 1% толщины кожи, на груди — 1—3. У годовалого волка толщина эпидермиса на загривке равна 1% от общей толщины кожи, в области крестца — 3.

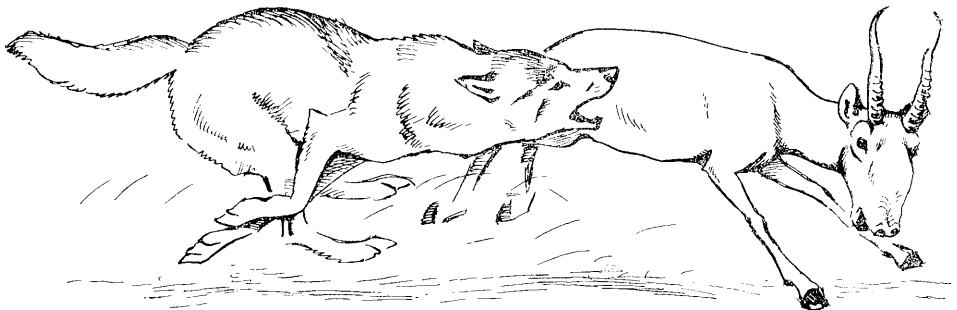


Рис. 22. Движение в заключительном броске

Рис. В. М. Смирин

Таблица 8 (продолжение)

Номера волков, пол и возраст	Проба	Толщина мышеч- ного материала во- лос, мкм		Жировые клетки, мкм		Промеры салыных желез, мкм				Промеры лотовых желез, мкм		
		размер, макс. п. п.	толщина слоя в дерме	размер желез	число желез, пик	размер долей	уровень протока в волосине	уровень влагалище	диаметр центрального отдела	высота кате- гон эпителии	уровень волосине в волосине	
1. ♀ juv.	Загрявок Крестец	70×60 90×50	1250 875	272×67 269×115	2-3 2	— 140×77	405 435	49	10	300		
	Грудь	80×30 40×20	625	187×36	1	—	462	46	10	365		
2. ♂ juv.	Загрявок	80×35 70×30	750	211×74	3	103×50	370	43	10	400		
	Крестец	70×30	625	230×70	2	115×45	353	40	10	250		
	Грудь	60×30 50×30	—	140×50	1	—	325	36	10	250		
3. ♀ juv.	Крестец	60×40 50×40	550	291×114	3	130×57	475	45	10	300		
	Грудь	30×30 40×40	—	202×81	2	94×52	450	51	10	385		
4. ♂ juv.	Загрявок	90×70 60×50	1250	314×152	5	153×53	1000	53	10	875		
	Грудь	60×50 40×40	—	275×150	3	145×45	637	61	12	525		
5. ♂ subad.	Загрявок	110×100 80×50	1125	337×132	5	175×45	725	52	10	600		
	Крестец	35×20 20×20	250	183×60	3	135×45	362	36	8	265		
6. ♀ ad.	Грудь	50×40 40×30	—	310×108	3	233×47	320	54	12	—		
8. ♂ ad.	Загрявок	60×50 40×20	—	307×89	2	250×50	450	50	15	—		
9. ♂ ad.	Крестец	50×40 40×20	—	400×157	6	183×50	1062	36	12	—		
	Загрявок	80×40 50×40	1650	288×130	4-5	157×50	675	54	15	—		
10. ♀ ad.	Крестец	80×60 60×40	500	217×110	7	167×79	739	55	10	350		
	Грудь	30×40 40×30	—	312×92	4-5	174×67	629	46	10	600		
	Загрявок	60×60 70×50	1760	317×146	3	325×65	562	38	10	500		
	Крестец	70×30 40×30	1000	391×122	5-7	245×68	643	57	10	587		
	Грудь	70×30 40×30	—	450×110	4-5	177×84	617	51	10	500		
11. ♂ ad.	Загрявок	100×60 70×30	779	279×124	3-4	171×41	880	65	10	687		
	Крестец	50×30 40×20	—	450×143	7	209×50	550	44	14	—		
12. ♂ ad.	Загрявок	50×25 40×40	—	281×161	5	152×54	675	52	12	—		
	Крестец	50×30 35×20	—	230×107	3	184×45	583	58	15	—		
	Грудь	100×50 50×30	375	213×47	1	—	500	52	10	—		
Шкал ♂ ad.	Загрявок	100×80 70×50	415	250×89	2-3	147×61	400	48	10	—		
	Крестец	100×60 70×50	350	193×50	1	—	600	40	10	—		
	Грудь	—	—	—	—	—	450	40	10	—		

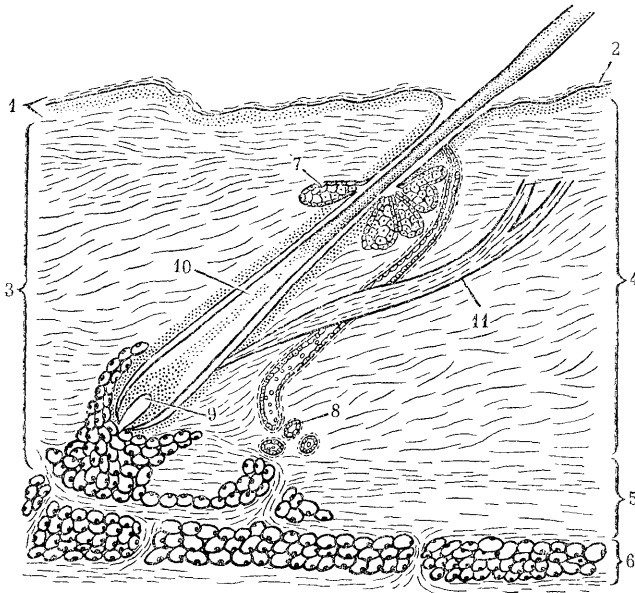


Рис. 23. Строение кожи туловища волка

- 1 — эпидермис кожи;
- 2 — роговой слой эпидермиса;
- 3 — дерма;
- 4 — сосочковый слой дермы;
- 5 — сетчатый слой дермы;
- 6 — подкожная жировая клетчатка;
- 7 — сальная железа;
- 8 — потовая железа;
- 9 — волосяная луковица;
- 10 — корень волоса;
- 11 — мышца, поднимающая волос

Толщина дермы также неодинакова в разных участках тела (табл. 8). Сосочковый слой дермы кожи всех рассматриваемых участков тела волчат толще сетчатого и представлен более плотной вязью коллагеновых волокон. В области загривка и крестца уже в средних отделах сосочкового слоя появляются жировые клетки, число которых с глубиной возрастает. Сетчатый слой, таким образом, представлен здесь лишь незначительным числом пучков коллагеновых волокон с большими скоплениями жировых клеток. Размер жировых клеток: 90×50 , 50×30 мкм у двухнедельных волчат, 90×70 , 30×30 мкм — у месячных, 110×100 , 40×40 мкм — у годовалого волка. Наиболее крупных размеров жировые клетки достигают в глубоких отделах сетчатого слоя. И лишь в коже груди жировые клетки немногочисленны, тонкими тяжами располагаются они вдоль волосяных луковиц. Такое увеличение числа жировых клеток в дерме кожи волчат, возможно, связано с интенсивным здесь ростом волос.

Для волосяного покрова двухнедельных волчат характерны большая густота, чем у месячных щенков и годовалого волка (табл. 8). В центральном пучке крупный волос у двухнедельных щенков выделяется направляющий, или крупный остовой, волос I порядка и 1—2 пуховых волоса, в боковых пучках — остевые волосы и по 2—3 пуховых волоса (рис. 24, а). Направляющие и остевые волосы хорошо пигментированы. Общее количество волос на 1 см^2 может достигать 5980—8333, причем наиболее густым оказывается волосяной покров кожи крестца. У месячных щенков количество волос на единицу поверхности кожи уменьшается, волосяные пучки располагаются реже, хотя число пуховых волос в пучках увеличивается до 3—4. У годовалого волка количество пуховых

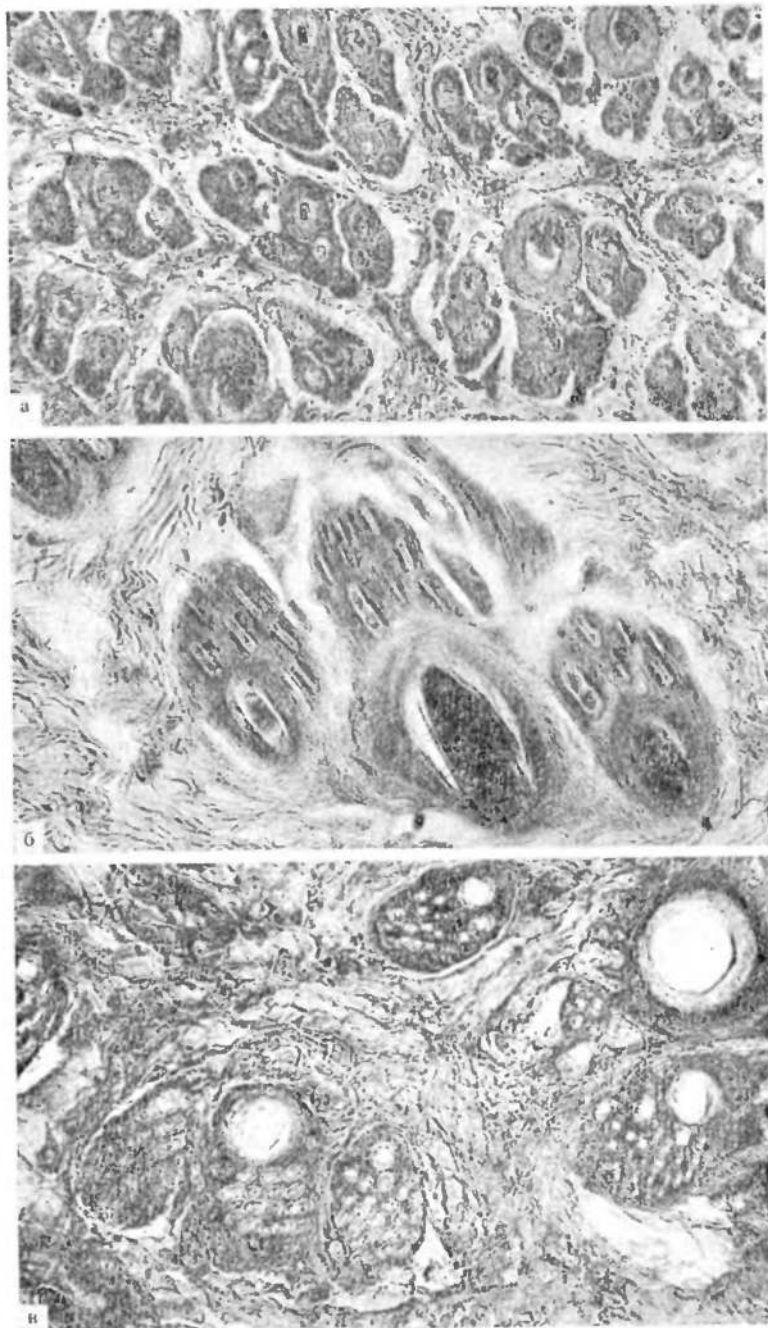


Рис. 24. Расположение волос в коже загрызка

а — волка 1 ♀ juv.; б — волка 10 ♀ ad; в — волка 12 ♂ ad. Ув. об. 10, ок. 8

волос в пучках возрастает до 8—10, но общее количество волос на 1 см^2 уменьшается до 4216.

Длина и диаметр волосяного влагалища пучка волос (измеряется по остевому волосу) меняются на разных участках тела. Наиболее крупные волосы растут в коже крестца (табл. 8). В волосяные влагалища спереди и сзади каждого пучка волос в группе открываются короткие протоки дольчатых сальных желез. У двухнедельных и месячных волчат количество долек в них невелико и зависит от расположения на том или ином участке тела. Так, в коже загривка у двухнедельных волчат число долек сальных желез 2—3, в коже крестца — 2; в коже груди сальные железы представляют собой простые мешотчатые образования, прижатые к волосяным влагалищам. Общие размеры сальных желез и их долек меняются в таком же соотношении (табл. 8). У месячных щенков количество долек сальных желез в коже загривка может достигать 5, крестца — 3, груди — 2. Такое же количество долек наблюдается в сальных железах годовалого волка при более крупных общих размерах желез. Клетки, образующие дольки сальных желез в коже туловища двухнедельных волчат, мелких размеров, слабо функционирующие. К месячному возрасту клетки сальных желез становятся более крупными, с ясно выраженной мелкой зернистостью цитоплазмы. У годовалого волка сальные железы в коже туловища представляют собой активно секреторирующие образования.

В волосяные влагалища выше места впадения сальных желез открываются узкие протоки потовых желез, которые опускаются в дерме кожи, почти не извиваясь, до уровня луковиц волос и чуть ниже. Диаметр секреторных отделов потовых желез в коже туловища увеличивается с возрастом волчат (табл. 8). Отличий в степени развития и функционирования этих желез в зависимости от залегания в коже определенных участков тела не обнаружено.

Толщина мышц, поднимающих волосы, в коже туловища волчат увеличивается с развитием волосяных фолликулов, причем наибольшая толщина, как и размер фолликулов, с которыми они связаны, оказывается в области крестца (табл. 8).

Строение кожного покрова туловища взрослых волков. В коже туловища взрослых волков, так же как и у молодых особей, толщина кожи загривка превышает таковую в области крестца и груди. К сожалению, полное число проб кожи было взято не у всех особей, но подобную закономерность все же можно проследить на материале проб кожи туловища волка 9 ad., добытого в зимний период, и волков 10 и 11 ad., добытых летом.

У взрослых волков, добытых зимой (6, 8, 9 и 12), эпидермис кожи туловища слегка утолщен, составляя 2—3% толщины кожи, в то время как у волков, добытых летом, этот показатель не превышает 1% во всех изученных пробах кожи. В эпидермисе кожи «зимних» волков в сравнении с «летними» более сильно выражен роговой слой, составляющий здесь половину или более толщины эпидермиса, за исключением волка 8 ad., у которого роговой слой достигает только 43% толщины эпидермиса, т. е.

величины, характерной для «летних» волков. У волка 9 ad. роговой слой исключительно выражен, плотен, составляет 70—78% толщины эпидермиса кожи.

В свою очередь дерма туловища взрослых волков, добытых зимой, составляет 97—98% толщины кожи, а у летних особей — 99% во всех пробах кожи. Сосочковый слой дермы в коже загривка, груди и крестца у всех взрослых волков превышает по толщине сетчатый слой. Строение сосочкового слоя дермы кожи туловища различных волков не имеет заметных различий от общего плана строения, описанного выше. Но в коже разных участков тела толщина сосочкового слоя дермы различна. Так, при сравнении проб туловища волков 9, 10 и 11 ad. заметно, что в области загривка сосочковый слой тоньше, чем в дерме кожи крестца и груди. И наоборот, сетчатый слой дермы наибольшей толщины достигает в коже загривка.

Жировые клетки в коже волков, добытых в зимний период, немногочисленны и концентрируются в основном вокруг волосяных лукович. Размеры округлых жировых клеток в среднем 60×50 , 40×20 мкм (загривок, крестец) — у волка 9 ad.; 50×40 , 40×30 мкм (грудь) — у волка 8 ad.; 35×20 , 20×20 мкм (грудь) — у волка 6 ad.

У тундрового волка (12 ad.), являющегося отдельным подвидом, не выявлено отличий в строении кожного покрова туловища по сравнению с другими волками, добытыми зимой, кроме обилия жировых клеток в дерме кожи загривка. Жировые клетки образуют сплошной пласт толщиной 1250 мкм, залегающий в нижних отделах сосочкового слоя и заполняющий весь сетчатый слой. Размеры жировых клеток увеличиваются с глубиной, составляя в среднем 50×40 , 120×80 мкм. Такое большое число жировых клеток в дерме кожи тундрового волка является, по-видимому, адаптацией к малоснежной, но с пронизывающими ветрами затяжной зиме в тундре.

У волков 10 и 11 ad., взятых из Уголка Дурова, также обнаружено много жировых клеток в дерме кожи загривка (у обоих зверей) и в дерме кожи крестца (у самца), что, вероятно, связано с содержанием их в течение длительного срока в неволе. В дерме кожи груди у обеих особей жировые клетки малочисленны, представлены отдельными тяжами.

Волосы в коже волков, добытых в зимнее время, нерастущие, и размеры волосяных влагалищ сравнительно невелики (табл. 8). То же относится и к тундровому волку. При сопоставлении различных участков тела (9 ad.) заметно, что наиболее крупные влагалища располагаются в области крестца. Такое же соотношение характерно и для волков «летних». Длина волосяных влагалищ в коже крестца больше, чем в коже холки и груди. У самца (11 ad.) длина влагалищ волос крупнее, чем у самки (10 ad.) (табл. 8). Количество волос на 1 см^2 поверхности кожи у «летних» волков до 3235 на загривке, 5490 — на крестце, 2549 — в коже груди (11 ad.). Это связано с меньшим количеством пуховых волос в пучках на груди — всего в среднем 6, в то время как на загривке — 8, а на крестце их число достигает 14—15 (рис. 24, б). У зверей, добытых в зимний период (6 и 8 ad., 9 ad.), количество пуховых волос в коже груди

возрастает до 12—14 в каждом пучке, на загривке — до 14—18, соответственно, и общее количество волос на 1 см² поверхности кожи увеличится (табл. 8). В коже загривка тундрового волка (12 ad.) в каждом пучке может насчитываться до 20—24 пуховых волоса (рис. 24, в) и общее количество волос достигает 10392 на 1 см² поверхности кожи.

Сальные железы в коже туловища взрослых волков относительно крупные, многодольчатые. У волка 9 ad., добытого в зимний период, размер сальных желез в коже загривка больше, в сравнении с кожей крестца. Количество долек, размер их также оказывается большим у сальных желез кожи загривка, нежели в коже крестца. В коже груди волков 6 ad. и 8 ad. число долек желез невелико (2—3), хотя общие их размеры (233×47, 250×50 мкм) крупнее, чем у волка 9 ad. в области загривка и крестца (183×50, 157×50 мкм). У тундрового волка (12 ad.) сальные железы в коже загривка менее крупные, нежели у других, добытых также в зимнее время (табл. 8).

У волков 10 ad. и 11 ad., добытых в летнее время, сальные железы оказались более развитыми в области груди по сравнению с кожей крестца и загривка (табл. 8). Клетки сальных желез кожи туловища округлой формы, средние размеры их 24×16, 20×16, 16×12 мкм. Ядра крупные — 6—8 мкм — занимают центральное положение в цитоплазме, заполненной мелкими гранулами секрета.

Потовые железы в коже туловища волков 6 ad., 8 ad., 9 ad., добытых зимой, хорошо развиты. Диаметр секреторных отделов потовых желез в коже крестца (9 ad.), груди (6 ad. и 8 ad.) в среднем составляют 50—54 мкм. Но в коже загривка у волка 9 ad. секреция потовых желез снижена, здесь диаметр секреторных отделов равен всего 36 мкм. Высота клеточек секреторирующего эпителия потовых желез равна в среднем 12—15 мкм. Ядра (4—6 мкм) занимают базальное положение в клетках. В коже загривка тундрового волка секреция потовых желез снижена. Диаметр секреторных отделов составляет здесь в среднем 44 мкм.

В коже туловища волков 10 ad. и 11 ad., забитых летом, наблюдается активная секреция потовых желез. Диаметр секреторного отдела потовых желез достигает в коже загривка у самки 55 мкм, а в коже груди у самца — 67 мкм. Высота однорядного секреторного эпителия потовых желез составляет 10 мкм. Заметна активная апикальная секреция клеток.

Толщина мышц, поднимающих волосы, невелика у волков 6 и 8, достигая в области груди 20 мкм. У волка 9 ad. в коже крестца, где волосяные влагалища крупнее, толщина этих мышц достигает 62 мкм. У тундрового волка этот мускул хорошо развит, в области загривка его толщина составляет 56 мкм. У волков 10 ad. и 11 ad., добытых летом, мышцы — подниматели волос — также хорошо развиты, и их размер оказывается большим в коже крестца, где расположены более крупные волосяные влагалища.

Общий план строения кожного покрова туловища койота такой же, как и у волка, хотя и имеются некоторые отличия. Так, у койота большая толщина кожи наблюдается в области крестца, а не на загривке (табл. 8). Но на груди толщина кожи наименьшая, как и у волков. Эпи-

дермисе кожи тонкий, его толщина составляет 1% толщины кожи туловища. Мальпигиев слой состоит из 2—3 слоев клеток, слабо пигментирован за счет встречающихся здесь меланоцитов, а также диффузно рассеянных в цитоплазме клеток гранул пигмента. Зернистый и блестящий слой здесь также отсутствуют. В дерме сосочковый слой также заметно превышает по толщине сетчатый слой во всех пробах кожи. Вязь пучков коллагеновых волокон плотная. И в сосочковом и сетчатом слоях дермы пучки коллагеновых волокон диаметром 10 мкм располагаются преимущественно параллельно поверхности кожи или под небольшим углом к ней (в средних отделах сосочкового слоя). Жировые клетки немногочисленные, размером в среднем 50×30 , 35×20 мкм, располагаются в сетчатом слое узкими тяжами возле волосяных луковиц, не образуя больших скоплений.

Волосяные фолликулы в коже загривка располагаются почти перпендикулярно поверхности кожи, в коже крестца и особенно груди волосяные фолликулы располагаются наклонно. Строение волосяных пучков сходно с таковым у волка. Они собраны в коже туловища группами по три пучка. В центральном пучке выделяется направляющий волос и 10—12 пуховых волос (в коже груди — 6—8 пуховых волос), а в боковых пучках — 1—2 остевых и 12—15 пуховых волос (в коже груди — 8—10 пуховых волос). У направляющих и остевых волос хорошо развита сердцевина; на загривке и крестце эти волосы сильно пигментированы. Наиболее крупные волосяные влагалища обнаружены в коже крестца.

Сальные железы многодольчатые, хорошо развитые, особенно в коже загривка и крестца, где они крупнее, чем в коже груди, и представлены большим количеством железистых долей (табл. 8). Потовые железы с наиболее крупными секреторными отделами располагаются в коже крестца, но и в коже загривка и груди эти железы достаточно активно функционируют (табл. 8).

У шакала, так же как и у койота, кожа на крестце более толстая, чем на загривке и груди (табл. 8). Толщина эпидермиса кожи во всех рассматриваемых участках составляет 2% толщины кожи. Мальпигиев слой состоит из 2—3 слоев клеток, не пигментирован. Роговой слой рыхлый.

В сосочковом и сетчатом слоях дермы пучки коллагеновых волокон проходят преимущественно в горизонтальном направлении, но в сосочковом слое есть пучки, располагающиеся под различными углами к поверхности кожи. Сетчатый слой дермы меньше сосочкового. Здесь наблюдается много групп жировых клеток размером 100×50 , 70×50 мкм, окружающих волосяные сумки и образующих в нижних отделах сетчатого слоя пластины в 350 — 375 мкм, спускающиеся в глубь кожи до подкожной клетчатки и разъединенные с ней лишь слоем рыхлой соединительной ткани.

Волосы в коже туловища шакала растут пучками, объединенными, как и у волков, в группы по три пучка. В коже загривка в центральном пучке выделяется направляющий волос и до 10 пуховых волос (в крестце — 8 пуховых волос, в груди — 3), а в боковых пучках — 1—2 остевых и 14 пуховых волос (в крестце — 10 пуховых волос, в груди — 5). В корнях направляющих и остевых волос хорошо развита сердцевина, в крест-

це они пигментированы. Наиболее крупные волосяные влагалища, как и у волков, отмечены в коже крестца (табл. 8).

Сальные железы большей частью однодольчатые, лишь в коже крестца количество долек увеличивается до 2—3 при увеличении и общих размеров желез (табл. 8). Потовые железы встречаются редко. Их секреторные трубочатые отделы диаметром до 40 мкм слабо извиваются вдоль волосяных фолликулов.

Строение специфических и неспецифических кожных желез волка

Мейбомиевы железы располагаются по краю верхнего и нижнего века. У волков эти железы можно классифицировать как сложные, не связанные с волосами альвеолярные железы с неразветвленным протоком. Тип секреции — голокриновый. На срезе тело Мейбомиевых желез представляет собой сильно вытянутый овал и, соответственно, размер желез дается нами по длинной оси и в поперечнике (табл. 9, 10). У всех возрастных групп железы верхнего века крупнее желез нижнего века. С возрастом увеличение Мейбомиевых желез происходит лишь незначительно.

Каждая Мейбомиева железа века состоит из многочисленных альвеол (долек) (рис. 25), число долек на продольном разрезе в железах верхнего века достигает 20—25, в железах нижнего века — 16—23. В каждой отдельной дольке различается слой периферических мелких округлых клеток размером 16×12 , 12×12 мкм. Ядро округлое, размером 6 мкм, располагается центрально в мелкозернистой цитоплазме клетки. Клетки, по мере накопления секрета, увеличиваются в размерах, достигая 24×20 , 20×16 мкм. Это слой собственно сальных клеток, накапливающих липиды. Клетки здесь округлые или овальные, ядра уплощаются, дают более светлую окраску гематоксилином и далее, у выхода дольки в центральную полость железы ядра исчезают совсем, клетки разрушаются, и оксифильный секрет вместе с остатками клеток оказывается в образующейся в центре железы полости, а затем поступает в выводной проток, открывающийся на краю века у основания ресницы. Но Мейбомиевы железы не связаны с их влагалищами. Длина выводных протоков Мейбомиевых желез варьирует от 135 до 361 мкм (табл. 9 и 10). Выводные протоки имеют сравнительно толстые пигментированные стенки. Причем толщина эпителия стенки протока, обращенной к главному яблоку, заметно меньше, чем толщина противоположной стенки. Это характерно для желез как верхнего, так и нижнего века и для особей всех возрастных групп. При сравнении же толщины эпидермиса кожи века, обращенной к главному яблоку, и противоположной стороны прослеживается обратное соотношение. Толщина эпидермиса кожи века, обращенной к главному яблоку, больше. Более того, здесь часто наблюдаются эпидермальные сосочки, достигающие высоты 70—100 мкм и вдающиеся в толщу дермы кожи века. Толщина эпидермиса противоположной стороны (внешней от Мейбомиевой железы) меньше и становится еще меньше по мере удаления от края века (табл. 9 и 10). Мальпигиев слой эпидермиса многоярный.

Таблица 9. Промеры Мейбомиевых желез верхнего века

Номер волчков, пол и возраст	Размер железы, мкм	Число долек,	Размер, мкм		Диаметр про-света, мкм	Проток железы, мкм		Толщина, мкм			
			доек	клеток, max-min		Диаметр (внутрен-ний) полости	Длина	стенки протока	внутренней (обращенной к главному яблочку)	внешней	эпидермиса века
1. ♀ juv.	1587×500	25	316×163	20×16	100	37	275	35	23	50	52
4. ♀ juv.	1955×465	29	408×124	24×16	80	70	135	52	31	39	60
5. ♂ sad.	2355×719	22	343×144	24×16	274	86	361	60	29	72	96
6. ♀ ad.	2244×611	25	365×127	24×16	113	84	295	53	31	55	61
10. ♀ ad.	2040×655	25	337×158	28×20	106	30	250	37	29	50	54
11. ♂ ad.	1665×660	25	302×138	24×16	131	73	227	33	14	44	77
12. ♂ ad.	2062×373	25	306×118	20×12	97	85	350	43	32	45	55
Койот	1525×458	20	279×138	24×16	142	70	242	50	30	48	77
Шакал	2015×561	25	240×117	20×16	226	119	235	41	24	40	70

Таблица 10. Промеры Мейбомиевых желез нижнего века

Номер волчков, пол и возраст	Размер железы, мкм	Число долек,	Размер, мкм		Диаметр про-света, мкм	Проток железы, мкм		Толщина, мкм			
			доек	клеток, max-min		Диаметр (внутрен-ний) полости	Длина	стенки протока	внутренней (обращенной к главному яблочку)	внешней	эпидермиса века
1. ♀ juv.	1119×417	23	271×84	20×16	83	57	135	25	13	57	65
4. ♀ juv.	1630×365	24	328×111	20×16	87	42	145	44	27	47	46
5. ♂ sad.	2036×444	21	337×100	24×16	172	87	317	49	34	81	97
6. ♂ ad.	2048×483	23	390×110	20×20	168	80	298	52	39	59	64
10. ♀ ad.	1630×720	20	264×123	24×20	140	50	350	47	28	54	84
11. ♂ ad.	1583×692	18	300×130	24×20	140	60	240	40	24	45	65
12. ♂ ad.	2055×375	23	332×109	20×12	86	57	228	36	26	34	36
Койот	1480×417	21	242×113	28×16	127	75	212	40	23	46	57
Шакал	1425×490	20	254×105	20×16	161	123	213	36	23	30	53

Таблица 11. Промеры элементов кожи угла рта

Номер волка, пол и возраст	Толщина, мкм									Размер волосяного влагалища, мкм	
	кожи	эпидермиса	в % к толщине кожи	рогового слоя	в % к толщине эпидермиса	дермы	сосочкового слоя	в % к толщине дермы	сетчатого слоя	длина	диаметр
1. ♀ juv.	1290	79	6	27	34	1211	1133	93	78	1191	81
2. ♂ juv.	1755	74	4	36	48	1681	1588	94	93	1532	141
3. ♀ juv.	1422	80	5	33	41	1342	1146	86	196	1425	107
4. ♂ juv.	1239	66	5	22	33	1173	1084	84	189	1184	109
5. ♂ subad.	2208	50	2	17	34	2148	1873	87	275	1887	164
6. ♀ ad.	2512	40	1	20	50	2472	2088	85	384	1869	187
10. ♀ ad.	3450	57	1	12	21	3394	2244	67	1150	2092	179
11. ♂ ad.	2625	38	1	12	31	2587	1712	67	875	1735	170
12. ♂ ad.	2627	35	1	17	48	2592	2242	87	350	2297	167
Койот ♀ ad.	2122	42	1	13	30	2080	1578	76	502	1507	122
Шакал ♂ ad.	1633	60	3	15	25	1573	1286	82	287	1179	133

Наружная поверхность гладкая, неороговевающая. Эпидермис кожи век пигментирован.

Крупные размеры Мейбомиевых желез у особей всех возрастных групп и более выраженную у желез верхнего века. При сравнении Мейбомиевых желез у койота, шакала и волка не обнаружено каких-либо значимых различий, что позволяет заключить, что параметры, изученные нами у этих трех видов, не видоспецифичны.

В углу рта толщина кожи увеличивается с возрастом особей (табл. 11). Относительная толщина эпидермиса кожи с возрастом уменьшается: у щенков она составляет в среднем 5% толщины кожи, у годовалого волка — 2, у взрослых особей — 1. Мальпигиев слой эпидермиса многослойный, пигментирован за счет содержания меланина в эпидермальных клетках, а также наличия специализированных пигментных кле-

Сальные железы, мкм					Потовые железы, мкм			
размер желез	число долек, макс	размер долек	размер клеточек	уровень впадения протока в волосяное влагалище	диаметр потовой железы	диаметр протока	высота клеток эпителия	уровень впадения протока в волосяное влагалище
451×192	5	200×73	20×16 16×12	550	49	25	12	400
512×165	6	166×82	20×16 16×12	729	59	30	12	425
486×240	8	219×56	24×12 12×12	556	58	25	15	400
420×194	7	194×67	24×16 16×16	550	60	25	15	400
700×227	10	335×62	20×16 20×12	900	64	20	10	500
555×227	10	244×75	16×12 12×12	1000	61	20	10	600
600×168	10	437×90	24×12 16×12	500	69	20	12	400
420×200	10	294×89	20×16 12×12	600	79	20	12	400
747×275	8	205×83	24×16 16×16	1084	52	15	12	600
591×261	10	300×60	24×16 16×16	837	59	20	15	520
446×174	8	194×66	20×20 16×16	625	60	20	15	—

ток. Наружная и внутренняя поверхности эпидермиса кожи угла рта извилистые. В неоволосенной части угла рта внутренняя поверхность эпидермиса образует выросты в дерму высотой в среднем 100 мкм. В этом участке кожи угла рта нет возможности выделить границу между сосочковым и сетчатым слоями дермы. В оволосенной части кожи угла рта эти слои легко выделяются. Сосочковый слой толще сетчатого, и у щенков он составляет в среднем 94% толщины дермы кожи, а у взрослых особей — 67. Пучки коллагеновых волокон диаметром 10 мкм образуют в дерме кожи угла рта плотную вязь, располагаясь в сосочковом слое в различных направлениях, а в сетчатом слое кожи преимущественно параллельно поверхности.

В коже угла рта волосы растут одиночными пучками: в пучке выделяется острый волос и 4–6 пушковых волос. Размеры волосяных влагалищ с возрастом увеличиваются (табл. 11). Мышцы-подниматели волос —

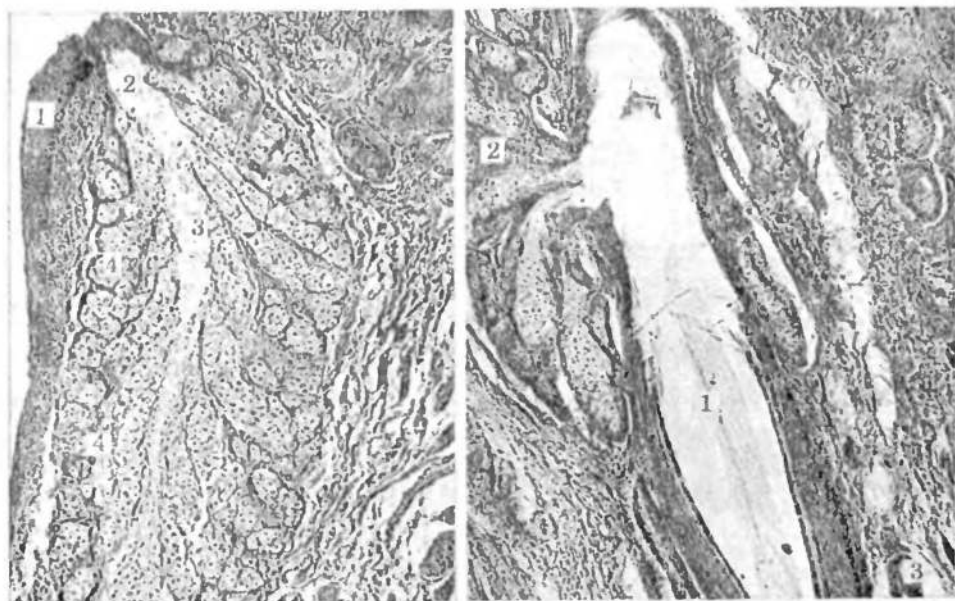


Рис. 25. Мейбомиева железа верхнего века волка I[♀] juv.

Ув. 80

1 — эпидермис кожи века; 2 — протока Мейбомиевой железы; 3 — внутренняя полость железы; 4 — железистые доли

Ув. об. 10 ок. 8

Рис. 26. Кожа угла рта волка 5 ♂ sad (ув. 100)

1 — волосяной фолликул; 2 — многодольчатая сальная железа; 3 — потовая железа

в коже угла рта отсутствуют. В волосяные влагалища (на продольном срезе — спереди и сзади) впадают протоки крупных сальных желез, которые можно классифицировать как сложные альвеолярные с неразветвленным протоком (рис. 26). Число альвеол (долек) с возрастом увеличивается от 5—7 у щенков до 10 у взрослых особей. Дольки состоят из округлых клеток размером 24×20 , 20×16 , 16×12 мкм. Ядра (6 мкм) располагаются центрально в цитоплазме клеток, заполненной мельчайшими гранулами секрета.

Чуть выше уровня впадения сальных желез в волосяные влагалища открываются выводные протоки потовых желез. Диаметр протока в среднем равен 20—25 мкм. Трубочатые секреторные отделы потовых желез, сильно извиваясь, образуя клубочки, достигают уровня залегания луковиц волос. Диаметр секретирующей трубки у молодых особей колеблется в среднем от 50 до 60 мкм, у взрослых особей он составляет 70 мкм (табл. 11). Высота секретирующего эпителия, выстилающего трубку, 12—15 мкм. В базальной части клеток располагаются ядра (4—6 мкм).

Наблюдается апикальная секреция. Снаружи тела желез покрывают узкие миоэпителиальные клетки. У тундрового волка, так же как у лесного, заметно увеличение сальных и потовых желез по сравнению с кожей туловища (табл. 11).

В коже угла рта койота сальные железы также достигают большей величины, чем в коже туловища, и представлены они здесь большим количеством долек (до 10). Диаметр потовых желез кожи угла рта незначительно увеличен в сравнении с кожей туловища (табл. 11). У шакала в коже угла рта также представлены хорошо развитые многодольчатые (до 8) сальные железы и увеличенные потовые железы (табл. 11). Итак, сальные и потовые железы в коже угла рта волков достигают сравнительно крупных размеров, что свидетельствует об увеличении голокриновой и апокриновой секреции в этой области.

На верхней стороне хвоста волков, вблизи его корня, располагается «фиалковая» железа. Внешне место расположения этой железы у волков очень трудно выделить, так как здесь имеется только незначительное утолщение кожи. У шакала найти «фиалковую» железу легче, так как у него в этом месте растут очень жесткие волосы, а поверхность кожи у основания стержней волос покрыта серо-желтым секретом.

Эпидермис в коже «фиалковой» железы составляет у щенков 2% толщины кожи, у годовалого волка и взрослой самки, добытой в летний период, — всего 1%. Роговой слой достигает сравнительно большей толщины у молодых волков (относительно эпидермиса кожи) и уменьшается с возрастом. Мальпигиев слой состоит из 2—3 слоев клеток. Эпидермис кожи хвоста в области «фиалковой» железы пигментирован: здесь встречаются меланоциты, а также диффузно рассеянные в клетках эпидермиса гранулы пигмента.

Толщина дермы составляет 98—99% толщины кожи. Сосочковый слой толще сетчатого и составляет 77—86% толщины дермы. В сосочковом слое пучки коллагеновых волокон образуют более плотную вязь в сравнении с сетчатым слоем дермы, причем преобладают пучки коллагеновых волокон, идущие в горизонтальном направлении, по много пучков, расположенных и под различными углами к поверхности кожи. В сетчатом слое пучки коллагеновых волокон залегают параллельно поверхности кожи. В глубоких отделах сосочкового слоя и далее в сетчатом слое располагаются группы жировых кеток размером 80×50 , 40×30 мкм.

В коже хвоста волосы растут пучками, группируясь как и в коже туловища, по 3 пучка. В центральном пучке выделяется крупный направляющий волос с сильной пигментацией, в боковых пучках — по 1—2 остевых волоса. В каждом пучке группы находится по 2—3 пуховых волоса. В корне остевых волос хорошо развита сердцевина. Длина волосяных влагалищ увеличивается с возрастом от 1975 мкм (новорожденный щенок) до 2775 мкм (взрослая самка).

В волосяные влагалища открываются протоки крупных древовидно разветвленных сальных желез размером: 238×96 , 415×119 мкм (двухнедельные щенки) и 1027×308 мкм (взрослая самка). Строение этих желез усложняется с возрастом. Если у щенков эти железы можно оха-



Рис. 27. Увеличенная слюнная железа «фиалковой железы» хвоста волка 10 ♀ *ad* (ув. 63)

1 — древовидно-разветвленный проток железы; 2 — железистые доли; 3 — мышца, поднимающая волос
Об. 4, ок. 16

рактизовать как сложные альвеолярные с неразветвленным протоком (размеры желез и железистых долек даны в табл. 12), то уже у годовалого волка в области кожи «фиалковой» железы слюнные железы становятся сложными полиальвеолярными с разветвленным протоком. От первичного протока диаметром 97 мкм у годовалого волка и 100 мкм у взрослой особи отходят вторичные протоки диаметром 50–60 мкм. У старой самки можно выделить даже третичные протоки диаметром 30 мкм. В эти протоки изливают свой секрет железистые дольки (промеры их даны в табл. 12). Размер клеток периферического слоя: 16×16 , 12×8 мкм, собственно слюнных клеток: 20×20 , 20×16 мкм. Древовидно разветвленные протоки слюнной железы не полые, а заполнены клетками вытянутой формы. Внутри этих протоков по системе межклеточных щелей движется секрет, вырабатываемый железистыми дольками (рис. 27), представляющий собой аморфную массу оксифильного характера. В таком виде он попадает в волосяное влагалище. Обычно такие сильно развитые слюнные железы открываются в волосяные влагалища сзади. Спереди волосяных влагалищ располагаются связанные с ними обычные небольшие однодольчатые слюнные железы, размеры которых с возрастом практически не меняются (табл. 12).

Т а б л и ц а 12. «Финалковая» железа хвоста

Номер волка, пол и возраст	Толщина, мкм										Размер волосяного влагалища, мкм		Толщина мышц, поднима- ющих волос, мкм	Размер жировых клеток, мкм
	кожи	эндермиса	в % к толщине кожи	рогового слоя	в % к толщине эндермиса	кермы	босочного слоя	в % к толщине кермы	срчатого слоя	длина	диаметр			
1. ♀ juv.	1720	46	2	22	47	1764	1404	84	270	1795	144	34	80×50 30×30	
2. ♂ juv.	1490	41	2	19	46	1449	1199	83	250	2005	154	24	70×40 40×40	
4. ♂ juv.	2842	69	2	23	33	2773	2298	83	475	2544	159	33	60×40 30×30	
5. ♂ sad.	2400	43	1	21	48	2357	2007	86	350	2887	210	75	80×60 40×30	
10. ♀ ad.	2825	30	1	8	26	2795	2150	77	645	2775	145	79	60×40 40×30	
Шакал ♂ ad.	2265	34	1	16	47	2231	1536	69	695	1850	198	79	30×16 20×16	

Таблица 12 (продолжение)

Номер волка, пол и возраст	Размер желез, мм	число долек, мах	Увеличенные салыные железы				Осынные салыные железы		Штовые железы, мм					
			размер, мм		диаметр вывод- ного протока, мм	высота выпячен- ия в подмышеч- ной ямке	Размер, мм	желез	клеток	диаметр сектор- ного отдела	высота клеток эпителии	диаметр выводного протока	высота выпячен- ия в подмышеч- ной ямке	
			долек	клеток										I
1. ♀ juv.	238×96	4	100×67	20×12 12×12	44	—	—	422	110×40	12×8 8×8	47	15	20	333
2. ♂ juv.	445×119	5	142×73	12×12 12×8	45	—	—	394	100×40	10×8	47	12	20	225
4. ♂ juv.	393×197	8	167×74	24×8 12×12	49	—	—	587	114×44	20×20 20×10	57	15	20	383
5. ♂ sad.	840×382	15	57×74	20×16 16×10	97	55	—	586	—	—	48	12	20	370
10. ♀ ad.	1027×308	15	205×91	16×16 12×8	100	55	30	708	100×50	20×12 16×12	100	12	20	392
Шкал ♂ ad.	727×324	15	174×63	12×10 10×8	100	60	45	731	167×73	24×20 20×20	60	10	20	400

В волосяные влагалища также изливается базофильный белковый секрет потовых желез, хорошо развитых в коже этой области хвоста у взрослого волка. Трубочатые секреторные отделы потовых желез, умеренно извиваясь, залегают в дерме на уровне волосяных луковиц. Диаметр секреторных отделов потовых желез у волчат (47—57 мкм) почти не превышает таковой в коже туловища. У взрослого волка диаметр потовых желез достигает 100 мкм. Секреторный эпителий однослойный, призматический, с высотой клеток до 12 мкм. Ядра (4—6 мкм) занимают базальное положение в клетках. Наблюдается апикальная секреция. Есть откладка из узких миоэпителиальных клеток. Проток потовой железы открывается в волосяное влагалище выше места впадения сальной железы.

Между железами располагается соединительная ткань и мышцы — подниматели волос. Толщина этих мышц даже у волчат больше, чем в коже туловища (табл. 8 и 12). Сильное развитие мышц может быть связано не только с функцией поднятия волос, но и с возможной функцией сжатия желез, способствующего опорожнению их протоков.

У шакала «фиалковая» железа развита сильно. Строение кожи шакала в этой области такое же, как у волков. Сальные железы достигают очень крупных размеров в сравнении с кожей туловища (табл. 12) и имеют сложное строение. Первичные протоки диаметром 100 мкм подразделяются на вторичные протоки диаметром до 60 мкм, которые в свою очередь могут ветвиться, образуя третичные протоки диаметром 40—50 мкм. Железистые дольки крупных размеров (174×63 мкм). Потовые железы имеют развитые секреторные отделы диаметром 60 мкм. Выводные протоки потовых желез (диаметром 20 мкм) открываются в волосяные влагалища выше места впадения сальных желез. Имеются также однодольчатые обычные сальные железы. Толщина мышц поднимателей волос также увеличена (табл. 12). Таким образом, «фиалковая» железа волков и шакала представляет собой железистое поле, где встречаются сильно развитые древовидно-разветвленные сальные железы, обычные сальные железы, а также увеличенные потовые железы.

В коже преуция располагаются крупные сальные и потовые железы. Сальные железы по своему строению — увеличенные полиальвеолярные железы с неразветвленным протоком (рис. 28, *Б*). Тип секреции — голокриновый. Эти железы — несвободные. Их выводные протоки открываются в волосяные влагалища крупных одиночных остевых волос с хорошо развитой сердцевинной. Размеры волосяных влагалищ с возрастом увеличиваются (табл. 13). Выводные протоки сальных желез широкие, у волчат их диаметр составляет 79—81, у взрослых особей — 100 мкм. Число долек с возрастом увеличивается, так же как и их общие размеры (табл. 13).

Чуть выше места впадения в волосяные влагалища сальных желез открываются протоки потовых желез, также хорошо развитых (рис. 28, *А*). Диаметр секреторных отделов достигает даже у волчат сравнительно больших размеров — до 75 мкм. Высота секреторного эпителия у волчат составляет 15—20, у взрослых особей — 10—12 мкм. Сильно



Рис. 28. Потовая (А) и многодольчатая слюнная (Б) железы в коже препуция волка 4 ♂ juv (ув. 100) На рис. А слева — основание железы, справа — проток

Ув. Об. 10, ок. 10

извиваясь, секреторные отделы потовых желез образуют вытянутые вдоль волосяных влагалищ клубки размером 815×250 , 829×310 мкм у щенков и 1378×575 , 1550×180 мкм у взрослых особей. У тулдрового волка потовые железы также образуют клубки сравнительно крупных размеров: 1022×158 мкм, но увеличение диаметра секреторного отдела потовых желез незначительно (48 мкм) по сравнению с кожей туловища (44 мкм).

Эпидермис кожи преуция достигает большей толщины по сравнению с кожей туловища (табл. 13). На границе эпидермиса и дермы кожи преуция имеются многочисленные дермальные сосочки. Наружная поверхность эпидермиса волнистая. Мальпигиев слой состоит из 3—4 слоев клеток. Эпидермис слабо пигментирован за счет диффузно расположенных в клетках базального слоя зерен пигмента. В дерме пучки коллагеновых волокон толщиной в среднем 10 мкм, сплетаясь в различных направлениях, образуют очень плотную вязь. Луковицы волос, а также клубки потовых желез окружают группы жировых клеток размером в среднем: 80×60 , 50×30 мкм.

В коже преуция шакала залегают сальные и потовые железы сходного строения с железами преуция волков (табл. 13). В коже влагалища самок волков в волосяные влагалища открываются увеличенные многодольчатые сальные железы и увеличенные потовые железы (рис. 29, А, В).

Сальные железы — полиальвеолярные с неразветвленным протоком. Количество долек на продольном разрезе растет с возрастом от 10 у щенков до 20 у половозрелой взрослой особи и вновь уменьшается до 10 у старой особи. Размеры желез изменяются в этом же порядке: от 508×231 мкм у двухнедельного волчонка до 840×330 , 628×272 мкм у взрослых половозрелых самок и уменьшаются до 450×250 мкм у старой самки. Так же изменяются и размеры железистых долек (табл. 14). Размер клеток периферического слоя: 16×16 , 12×12 , ядро — 6—8 мкм. Собственно сальные клетки достигают размера 24×16 , 20×16 мкм. Широкие протоки сальных желез открываются в волосяные влагалища крупных остевых волос.

Выше этого уровня открываются протоки потовых желез (диаметр протока 20—30 мкм). Диаметр секреторных отделов потовых желез кожи влагалища увеличен по сравнению с кожей туловища и увеличивается с возрастом (табл. 14), достигает 72—84 мкм у взрослых половозрелых самок, и даже 220 мкм в цистернообразных расширениях трубок потовых желез у них. Высота однорядного призматического эпителия достигает 10—15, величина ядра — 4—6 мкм, у расширенных трубок высота секреторного эпителия уменьшается до 8 мкм. Трубочатые секреторные отделы потовых желез, сильно извиваясь, образуют клубки достаточно больших размеров: у взрослых особей 1094×345 , 1194×202 мкм; они уменьшены: у двухнедельного щенка 600×202 и у старой особи 850×300 мкм.

Эпидермис кожи влагалища самок волков достигает толщины в среднем 60 мкм у молодых и 40—54 мкм у взрослых особей. Мальпигиев слой 2—3-слойный. Эпидермис слабо пигментирован за счет встречающихся здесь меланоцитов. Роговой слой достигает 3—5% толщины эпидерми-

Таблица 13. Кожа преуция

Номер волка, пол и возраст	Толщина, мкм			Размер, мкм			Сальные	
	эпидер- миса	рогово- го слоя	в % к толщине эпидер- миса	жировых клеток	волосяного влагалища		размер желез	число долек, штук
					длина	диа- метр		
2. ♂ juv.	88	46	52	70×50 50×30	3150	193	580×220	10
4. ♂ juv.	95	23	24	70×50 40×30	2629	157	660×255	10
5. ♂ sad.	44	10	22	80×60 50×50	3060	148	781×434	12
8. ♂ ad.	92	19	20	70×40 50×50	5333	186	1165×375	20
9. ♂ ad.	57	38	66	80×50 40×30	4322	224	460×194	10
11. ♂ ad.	40	16	40	70×50 50×40	4637	244	812×537	20
12. ♂ ad.	30	14	46	90×70 50×50	4767	250	753×296	20
Шакал ♂ ad.	43	14	32	80×70 60×50	3500	193	630×196	10

са. В дерме пучки коллагеновых волокон толщиной 10 мкм, располагаясь в разных направлениях, образуют очень плотную вязь. В глубоких отделах дермы кожи влагалища вокруг луковиц волос и клубков потовых желез располагаются группы жировых клеток размером 50×40, 30×20 мкм у щенков и 70×40, 40×40 у взрослых особей. Мышцы-подниматели волос в коже влагалища отсутствуют.

Таким образом, в коже влагалища самок волков залегают развитые сальные и потовые железы, что свидетельствует об увеличенной голокриновой и апокриновой секреции в этой области, более выраженной у взрослых половозрелых самок.

Строение сальных желез и потовых желез в коже влагалища самки койота такое же, как и у взрослых самок волка (табл. 14).

Анальное отверстие у волков окружено кольцом почти голой кожи. На поперечном срезе под эпидермисом в толще дермы обнаруживается пласт, состоящий главным образом из циркуманальных дольчатых желез (рис. 30, 31).

Кожа в циркуманальной зоне анальной области утолщена (табл. 15). Эпидермис составляет 2—3% толщины кожи у волчат и 1% толщины кожи у взрослых особей. Мальпигиев слой состоит из 3—4 слоев клеток. Наблюдается диффузная пигментация клеток эпидермиса. В дерме сопочковый слой гораздо толще сетчатого и составляет в среднем 79—84% толщины дермы. Здесь залегают циркуманальные железы, отделенные

Железы, мкм				Потовые железы, мкм				
размер долек	размер клеток	диаметр протока	уровень впадения в волосяное влагалище	диаметр секреторного отдела	высота клеток эпителии	размер клубков	диаметр протока	уровень впадения в волосяное влагалище
158×85	24×20 16×12	79	1372	63	20	829×310	30	1000
256×67	20×16 16×12	81	1042	75	20	815×250	25	1000
217×73	20×16 16×12	101	1254	101	10	1460×550	25	625
269×90	24×12 12×12	92	2417	80	10	1378×575	20	875
213×100	24×12 20×12	100	—	59	10	1150×179	20	—
415×135	28×16 16×12	100	1175	70	12	1550×180	20	1000
263×64	24×16 20×12	82	2250	48	12	1022×158	20	—
400×124	20×16 16×20	77	1667	52	10	941×196	25	1000

друг от друга соединительнотканными прослойками и мышцами, но в совокупности образующие целостный железистый пласт, окружающий анальное отверстие.

Циркуманальные железы состоят из бесчисленного множества тесно примыкающих друг к другу мелких и крупных долек. Общие размеры циркуманальных желез увеличиваются с возрастом (табл. 15). Строение желез с возрастом также усложняется. У щенков циркуманальные железы представляют собой крупные сложные полиальвеолярные железы с разветвленным протоком (рис. 32). Диаметр первичного выводного протока равен в среднем 44–47 мкм, проток имеет протяженность в 700–1000 мкм. От него ответвляются по мере погружения в дерму кожи вторичные протоки диаметром 20–30 мкм, в которые изливают секрет 4–8 железистых долек. Клетки, образующие дольки, имеют размеры: 20×16, 16×12, 12×12, ядро — 6 мкм — располагается центрально в сильно красящейся эозином зернистой цитоплазме клеток. С возрастом размер циркуманальных желез увеличивается, число долек растет, железы приобретают более компактный вид, и четкого разветвления протоков не наблюдается уже у годовалого волка. При общей компактности строения видны лишь просветы в долях — межклеточные секреторные трубочки, которые представлены округлыми пустотами среди клеток диаметром до 35–65 мкм. По системе щелей и трубочек базофильный, по-видимому жидкий, секрет попадает в короткие выводные протоки, от-

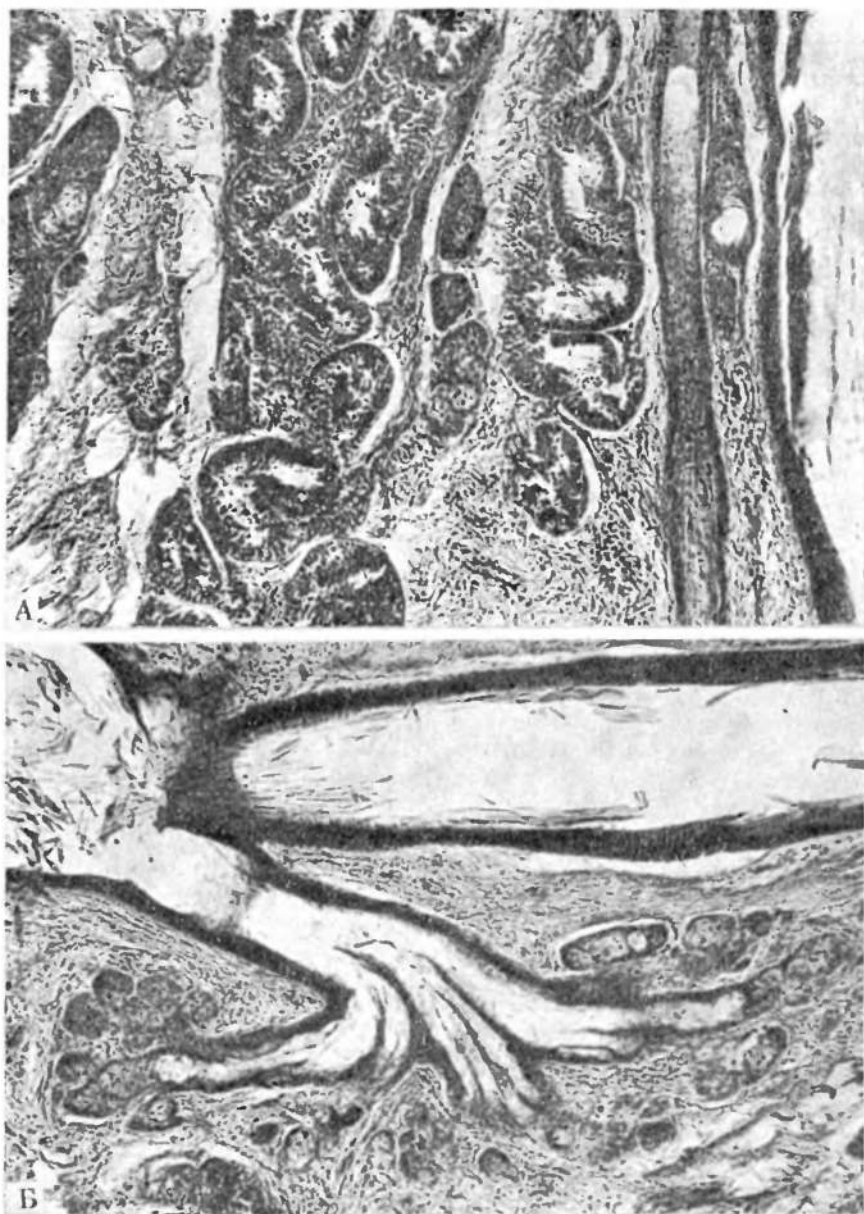


Рис. 29. Потовая (А) и многодольчатая слюнная (Б) железы в коже влагаллица волка 7 ♀ ad. На рис. Б слева — основание железы

Ув. Об. 10, ок. 8

крявающиеся в волосяные влагалища остевого и четырех пуховых волос. Размеры волосяных влагалищ приведены в табл. 15.

На окрашенных эозин-гематоксилином препаратах циркуманальные железы резко выделяются своей более сильной окраской в сравнении со светлыми, слабо красящимися обычными салными железами, которые здесь также залегают и впадают в волосяные влагалища чуть выше циркуманальных желез. Это обычные многодольчатые салные железы.

Рис. 30. Продольный разрез ануса волка

1 — отверстие протока анальной сумки; 2 — циркуманальные железы; 3 — кожноанальная линия; 4 — аноректальная линия; 5 — наружный сфинктер; 6 — прямая кишка

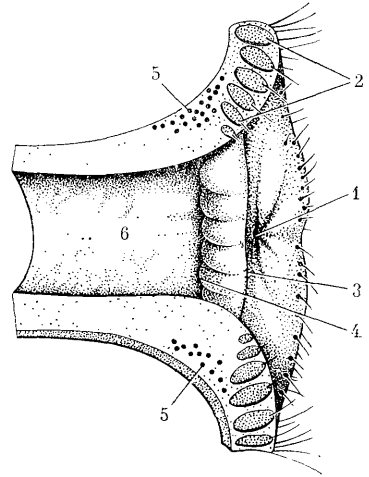


Рис. 31. Схема расположения желез в коже анальной области волка по Шафферу (Schaffer, 1940, с нашими дополнениями)

1 — прямая кишка; 2 — промежуточная зона ануса; 3 — внутренняя кожная зона ануса; 4 — наружная кожная зона ануса; 5 — салные железы волос; 6 — циркуманальные железы; 7 — свободные салные железы; 8 — проктодеальные железы; 9 — салные железы протока анальной сумки; 10 — потовые железы; а — анальная сумка; вс — внутренний сфинктер; нс — наружный сфинктер; 11 — аноректальная линия; 12 — кожноанальная линия

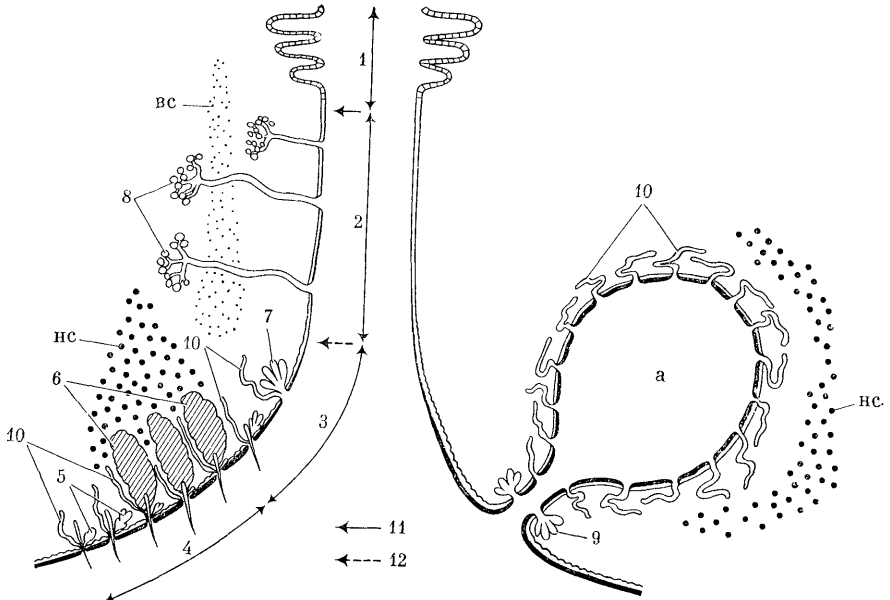


Таблица 14. Кожа влагалища

Номер волна, пол и возраст	Толщина, мкм			Размер жировых клеток, мкм,	Размер воло- сяного вла- галища, мкм		Сальные	
	эпидер- миса	рогово- го слоя	в % к толщине кожи		длина	диаметр	размер- желез	число долек, штук
1. ♀ juv.	60	20	33	50×40 30×20	—	—	508×231	10
3. ♀ juv.	60	10	16	50×30 20×20	1950	128	820×269	15
6. ♀ ad.	40	18	45	60×40 50×50	2333	113	840×330	15
7. ♀ ad.	54	26	48	70×40 40×40	4143	243	628×272	20
10. ♀ ad.	30	10	33	60×50 60×40	2412	209	450×250	10
Койот ♀ ad.	52	20	38	70×50 30×30	2850	122	659×271	8

Число долек растет от 2—3 у щенков до 5—7 у взрослых особей. Размеры клеток, составляющих железистые дольки, 20×16, 16×12, ядро — 6 мкм.

В волосяные влагалища выше сальных желез открываются выводные протоки потовых желез с поперечником 20 мкм. Диаметр трубки секреторного отдела в среднем составляет 42—48 мкм у щенков и 68—69 мкм у взрослых особей. Высота однорядного призматического эпителия до 15 мкм. Строение кожи циркуманальной зоны анальной области койота и шакала однотипно с волками (табл. 15). Вблизи анального отверстия волосы уже не встречаются, и находящиеся здесь крупные сальные железы свободно открываются на поверхности кожи (рис. 33). По строению эти железы можно охарактеризовать как сложные полиальвеолярные с разветвленным протоком. Широкий выводной проток — до 100 мкм у щенков и 138—142 мкм у взрослых особей — разветвляется на вторичные протоки диаметром 59—63 мкм (волчата) и 73—105 мкм (взрослые волки). В эти протоки изливают свой секрет многочисленные железистые дольки, число которых с возрастом увеличивается от 5—7 у волчат до 20—25 у взрослых волков. Величина же их практически не изменяется. Размер клеток 24×16, 16×12 мкм. Ядро (6 мкм) округлой формы располагается в клетках центрально.

Вместе со свободными сальными железами на поверхность кожи открываются и протоки потовых желез. Диаметр протока в среднем составляет 20—27 мкм. Диаметр секреторных отделов желез немного увеличен по сравнению с кожей туловища (табл. 16). Высота однослойного призматического эпителия достигает 20 мкм.

железы, мкм					Потовые железы, мкм			
размер долек	размер клеток,	диаметр протока	высота впадения в волосяное влагалище	размер клубков	диаметр секреторного отдела	высота клеток эпителия	протока	высота впадения в волосяное влагалище
170×53	20×12 16×12	80	—	600×202	57	15	25	—
296×69	20×16 16×16	107	958	1110×412	81	12	30	—
212×51	20×12 16×12	100	1150	1094×345	84	8	25	—
242×61	20×16 16×12	80	1625	1194×202	72	15	25	—
203×67	20×16 16×12	70	1025	850×300	61	16	20	750
309×94	24×16 16×12	83	1335	787×371	65	12	30	—

Такое взаимное расположение указывает, что их свободное состояние есть явление вторичное. Возможно, ветвление протоков сальных желез является лишь следствием объединения обычных многодольчатых желез в результате исчезновения волоса.

Эпидермис кожи в этой области сравнительно плотен у волчат, толщина его уменьшается с возрастом (табл. 16). Мальпигиев слой многослойный, пигментирован диффузно. Роговой слой сравнительно тонкий, а по мере продвижения к анальному отверстию и совсем исчезает, в зоне проктодеума, вплоть до прямой кишки, наблюдается выстилка из неороговевающего эпителия. У койота и шакала отличий от волков в строении кожи этой области не выявлено (табл. 16).

В зоне проктодеума, граничащей с прямой кишкой, на неороговевающей поверхности кожи открываются многочисленными протоками проктодеальные железы. Эти железы здесь располагаются между мышечными пучками наружного сфинктера, вплоть до внутреннего сфинктера, охватывающего прямую кишку, до уровня появления кишечных крипт. По строению их можно классифицировать как сложные полиальвеолярно-многотрубчатые железы с разветвленным протоком. Выводной проток, являющийся первичным, разветвляется на вторичные протоки (рис. 34, 1-2). Здесь начинается секреторирующая часть желез. Трубка выстлана секреторирующим эпителием высотой 8-12 мкм, а далее она подразделяется на мелкие округлые дольки размером в среднем 60×50, 36×30 мкм. Часто ветвление идет дальше, и появляются третичные протоки (рис. 34, 3), а затем эти трубчатые части желез также заканчива-

Таблица 15. Железы циркуманальной зоны анальной области

Номер волака, пол и возраст	Толщина, мкм								Волосное влагалище, мкм		
	кожи	эпидермиса	% к толщине кожи	рогового слоя	% к толщине эпидермиса	дермы	сосочкового слоя	% к толщине дермы	сетчатого слоя	длина	диаметр
2. ♂ juv.	2356	89	3	37	41	2265	1770	79	495	1696	52
3. ♀ juv.	2750	60	2	40	16	2690	2190	82	500	1917	107
4. ♂ juv.	2500	67	2	15	22	2433	1908	78	425	1650	110
5. ♂ ad.	4000	44	1	15	34	3960	2960	75	1000	1625	90
6. ♀ ad.	3600	50	1	15	30	3550	2950	84	600	1600	200
7. ♀ ad.	4125	70	1	20	28	4055	3024	75	1031	2525	170
10. ♀ ad.	3750	38	1	12	31	3712	2962	80	750	1625	147
11. ♂ ad.	4000	40	1	10	25	3960	3160	80	800	1700	180
12. ♂ ad.	2875	30	1	6	23	2845	2345	83	500	1875	230
Койот ♀ ad.	4000	35	1	7	20	3965	2990	76	975	1800	125
Шакал ♂ ad.	4500	45	1	15	33	3500	2500	72	1000	1462	110

Номер волка, пол и размер	Ширкуманалыгы железы, мм				Салыны железы, мм				Потыны железы, мм				
	размер жезе	размер долек	размер кие-тона	уровень впадения в волосное влагалище	размер жезе	число долек	размер долек	размер кие-тона	уровень впадения в волосное влагалище	диаметр сепараторного отверстия	высота кие-тон эпителии	диаметр протона	уровень впадения в волосное влагалище
2. ♂ juv.	814×303	145×88	20×16 16×12	700	147×65	—	—	20×16 16×12	7	42	12	15	350
3. ♀ juv.	867×373	167×73	16×12 12×12	—	—	—	—	—	—	48	12	20	—
4. ♂ juv.	944×264	240×106	16×12 12×12	1000	162×52	—	—	20×16 16×12	—	51	12	20	—
5. ♂ sad.	1450×450	200×130	12×12 12×10	—	300×150	4	150×50	24×20 20×16	—	40	12	20	—
6. ♀ ad.	1675×645	240×137	20×12 12×12	—	350×175	5	203×47	24×12 16×16	—	68	15	20	—
7. ♀ ad.	1637×417	217×104	12×12 8×8	1325	300×120	5	178×54	20×12 20×8	—	60	15	20	700
10. ♀ ad.	1600×367	150×85	16×10 12×12	950	270×120	7	150×50	12×10 12×8	—	60	12	20	—
11. ♂ ad.	1700×450	150×60	12×10 10×8	567	250×85	7	133×48	20×16 16×10	450	69	10	25	400
12. ♂ ad.	1137×300	250×102	16×12 12×10	—	300×125	5	183×40	20×16 16×12	—	46	15	20	—
Койот ♀ ad.	1505×325	200×85	20×10 16×10	—	250×90	5	120×40	16×10 12×10	—	47	10	20	—
Шакал ♂ ad.	1869×483	252×143	16×12 10×8	550	360×100	4	159×52	20×16 16×12	—	50	10	20	—

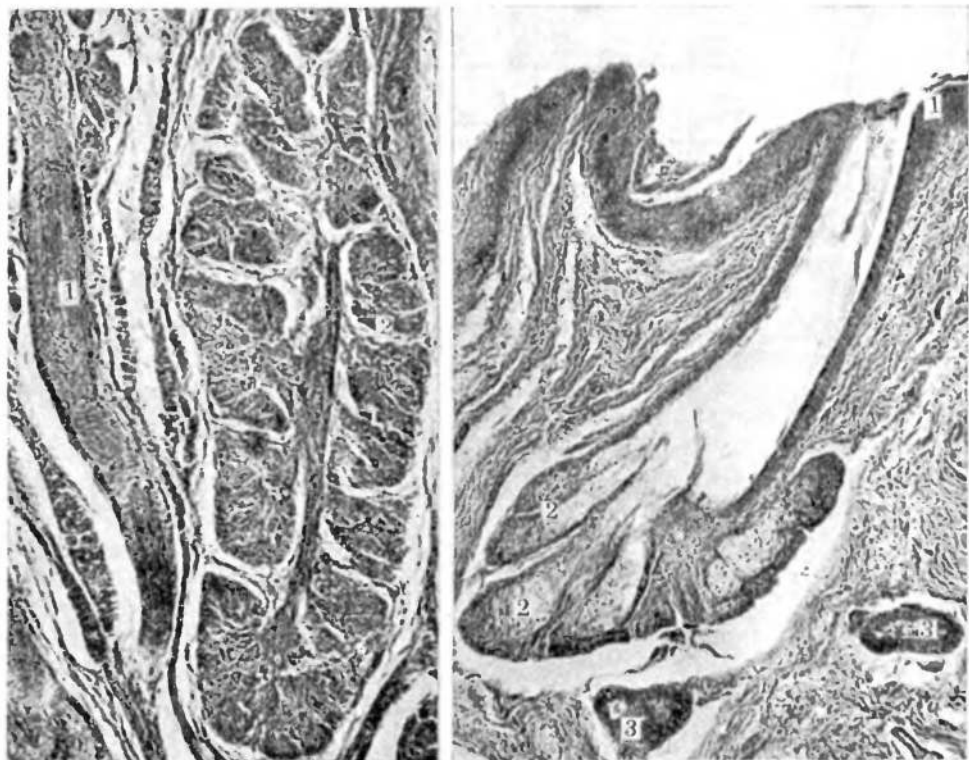


Рис. 32. Кожа циркуманальной (наружной кожной) зоны анальной области волка 3 ♂ juv

1 — волосяной фолликул; 2 — циркуманальная железа
Ув. об. 10, ок. 8

Рис. 33. Кожа в зоне свободных сальных желез (внутренняя кожная зона) анальной области волка 10 ♀ ad

1 — эпидермис кожи; 2 — железистые доли сальной железы; 3 — потовая железа

ются гроздью мельчайших долек (рис. 34, 4). Размеры представлены в табл. 17.

Мышечные элементы в стенках трубок отсутствуют. Секреторная часть проктодеальных желез имеет гораздо меньшие размеры, чем система их выводных протоков, часто расширенных в виде цистерн. В этих протоках скапливается секрет (на препаратах он виден в виде базофильных глыбок или в виде слизеподобной массы, порой полностью заполняющей просвет протока). Проток в данном случае служит резервуаром секрета, выделение которого, вероятно, облегчает прохождение каловых масс, что происходит у волков не чаще 1–2 раза в сутки. При

Т а б л и ц а 16. Кожа апальной области в зоне свободных салыных желез

Номер волка, пол и воз- раст	Толщина, мм			Свободные салыные железы, мм						Потовые железы, мм				
	эндермиса	рогового слоя	в % к тол- щине эпидер- миса	размер желез	число долей	размер долей	размер клеток		диаметр I протока	диаметр II протока	диаметр серповидного отдела	высота клетки эпителии	диаметр выходного протока	
							max	min						
2. ♂ juv.	80	20	25	394×315	7	181×77	24×16	16×12	100	383	63	44	10	20
3. ♀ juv.	83	18	21	630×450	7	281×67	24×16	16×12	98	433	—	53	12	20
4. ♂ juv.	70	40	14	503×374	7	271×55	24×16	20×16	100	250	59	43	12	22
5. ♂ subad.	60	12	20	580×470	15	287×60	20×16	16×12	189	417	102	60	12	20
6. ♀ ad.	40	10	25	560×354	15	199×62	24×12	20×16	100	300	—	53	10	25
7. ♀ ad.	39	12	30	492×317	25	201×47	24×12	20×16	104	471	73	44	10	20
10. ♀ ad.	48	12	25	600×383	20	216×101	20×20	16×12	142	—	105	63	18	25
11. ♂ ad.	38	12	31	508×255	25	224×74	20×20	16×12	138	375	79	60	20	30
12. ♂ ad.	24	8	33	367×267	20	204×51	20×16	16×12	114	317	66	51	17	20
Койот ♀ ad.	29	8	27	450×400	15	280×83	20×12	16×12	150	450	60	61	12	25
Шкал ♂ ad.	43	13	30	667×472	15	222×81	24×20	20×16	136	480	81	56	10	20



Рис. 34. Проктодеальная железа анальной области волка 10 ♀ ad

1 — первичный проток железы; 2 — вторичный проток; 3 — третичный проток; 4 — грозди железистых долек

наличии подобных резервуаров даже сравнительно небольшие по размерам секреторные части желез производят достаточное количество секрета. Опорожнение желез, по-видимому, связано с работой мышц сфинктеров, в толще которых располагаются проктодеальные железы, сами лишённые мышечных элементов.

Анальные сумки у волков представлены в виде овоидных пузырей, размеры которых увеличиваются с возрастом (табл. 18), хотя в пределах каждой возрастной группы на размер анальных сумок влияет степень их наполнения секретом. Промеры анальных сумок производились на фиксированном в 4%-ном растворе нейтрального формалина материале.

Анальные сумки снаружи окружает гладкая и поперечно-полосатая мускулатура, а далее кнутри оболочку составляет рыхлая соединительная ткань. Гладкую выстилку анальной сумки изнутри составляет многослойный плоский эпителий. Мальпигиев слой эпидермиса представлен 3—4 слоями клеток. Отчетливо виден зернистый слой. Роговой слой легко сдвигается в полость сумки. Эпидермис анальной сумки пигментирован за счет огромного числа меланоцитов, рассеянных почти по всей толще эпидермиса.

В соединительнотканной стенке анальной сумки располагаются многочисленные сильно извитые и плотно прижатые друг к другу потовые трубчатые железы. Эти железы открываются в анальную сумку. Эпителий трубок однослойный, призматический, с высотой клеток до 15 мкм.

Таблица 17. Проктодеальные железы анальной области

Номер волка, пол и возраст	Секреторная часть желез, мкм		Протоки, мкм							
	размер желез (секреторной части)	размер желез долек	диаметр внутреннего протока	толщина стенок	диаметр внутреннего протока	толщина стенок	толщина стенок	диаметр внутреннего протока	толщина стенок	диаметр внутреннего протока
2. ♂ juv.	679×166	51×44	117	20	до 400	12	50	10	33	15
3. ♀ juv.	644×181	37×30	111	20	» 400	10	63	10	25	10
4. ♂ juv.	577×202	40×35	80	25	» 500	10	37	12	18	10
5. ♂ subad.	662×221	60×50	250	20	» 650	5	70	15	40	10
6. ♀ ad.	558×219	44×37	205	10	» 400	6	67	10	24	8
7. ♀ ad.	510×157	35×30	200	20	» 400	8	47	12	15	8
10. ♀ ad.	725×175	30×20	86	15	» 400	8	30	10	12	8
11. ♂ ad.	720×310	30×20	175	20	» 600	8	59	10	31	8
12. ♂ ad.	550×250	35×20	113	15	» 800	12	50	10	30	8
Койот ♀ ad.	567×168	44×32	170	17	» 300	10	43	8	20	6
Шкал ♂ ad.	679×221	43×30	250	15	» 400	10	90	10	32	8

Таблица 18. Авальная сумка и ее проток

Номер волка, пол и возраст	Авальная сумка, мм														
	Толщина, мм				Протоковые железы						Авальная сумка, мм				
	размер сум- ки, мм	внутренняя	порового слоя	%	диаметр сен- терного отверстия	высота кле- ток эпителии	диаметр чис- терн	толщина стенки	размер же- лез	число долек, штук	размер долек	размер кле- ток	длина прото- ка	диаметр про- тока	
2. ♂ juv.	9×7	65	15	23	53	13	100	10	325×300	5	163×58	20×12 16×12	250	85	
3. ♀ juv.	14×8	60	16	26	64	12	300	8	—	—	—	—	—	—	
4. ♂ juv.	14×7	76	14	18	64	15	300	8	—	—	—	—	—	—	
5. ♂ subad.	18×10	38	9	23	86	12	150	10	—	—	—	—	—	—	
6. ♀ ad.	20×12	60	23	38	78	15	230	8	—	—	—	—	—	—	
7. ♀ ad.	23×10	54	34	62	66	20	—	—	—	—	—	—	—	—	
10. ♀ ad.	18×10	36	10	27	126	12	200	8	—	—	—	—	—	—	
11. ♂ ad.	21×15	42	9	21	130	15	300	8	—	—	—	—	—	—	
12. ♂ ad.	21×12	41	17	41	74	15	—	—	—	—	—	—	—	—	
Койот ♀ ad.	18×12	38	14	36	95	17	—	—	—	—	—	—	—	—	
Шкал ♂ ad.	24×14	66	21	31	102	17	200	8	—	—	—	—	—	—	

Прогон анальной сумки

Номер волка, пол и возраст	Толщина, мм		потовые железы, мм		сальные железы, мм							
	эпидермиса	рогового слоя	в % к тол- щине эпидер- миса	диаметр сен- торного отдела	высота кле- ток эпителия	размер	число долек, max	размер долек	размер кле- ток	диаметр I протока	длина про- тока	диаметр II протока
2. ♂ juv.	85	25	29	51	15	417×300	7	190×125	20×12 16×12	96	350	70
3. ♀ juv.	60	14	23	54	15	617×367	10	302×59	20×16 16×16	162	450	100
4. ♂ juv.	59	8	13	58	15	408×317	10	219×71	20×12 16×12	122	325	67
5. ♂ subad.	50	16	31	94	12	400×325	15	274×58	20×16 16×12	—	—	—
6. ♀ ad.	51	15	29	50	10	450×270	15	183×47	16×16 16×12	—	—	—
7. ♀ ad.	84	38	45	52	10	375×250	10	208×48	16×12 16×16	70	400	—
10. ♀ ad.	52	15	28	90	10	350×170	5	189×56	16×12 12×12	60	250	—
11. ♂ ad.	47	8	17	85	10	450×120	7	150×60	20×12 16×16	100	300	70
12. ♂ ad.	28	15	53	74,0	15	450×250	10	115×35	20×12 16×12	—	—	—
Койот ♀ ad.	35	11	31	50	10	453×287	10	230×65	20×16 16×12	100	450	—
Шкал ♂ ad.	55	10	18	87	17	475×350	7	247×70	20×16 16×12	175	—	75

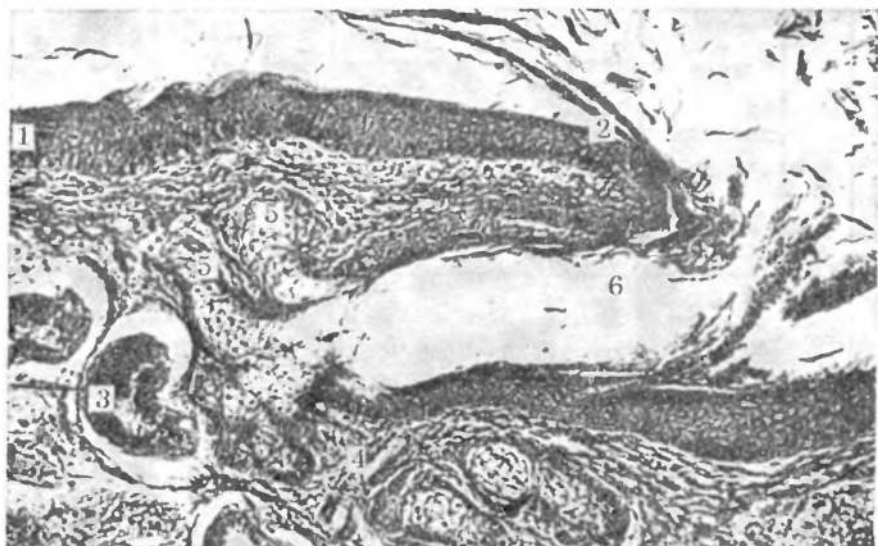


Рис. 35. Стенка анальной сумки волка 2 ♂ juv

1 — мальпигиев слой эпидермиса; 2 — слущивающийся роговой слой эпидермиса; 3 — потовая железа; 4 — выводной проток потовой железы; 5 — железистые доли сальной железы; 6 — выводной проток сальной железы

Ув. об. 10, ок. 12

Ядро (4—6 мкм) располагается в базальной части эпителиальной клетки. Встречаются также отдельные трубки, выстланные совершенно плоским эпителием, где высота клеток не превышает 8 мкм. Это наблюдается в цистернообразно расширенных трубках, диаметр которых достигает 300 мкм, в то время как средняя величина диаметра трубок потовых желез у волчат составляет 53—64 мкм, у взрослых особей — до 126—130 мкм. Трубки с высокопризматическим эпителием обнаруживают ясно различимую апикальную секрецию клеток. Трубки снабжены мышечными элементами. Толщина мышечной обкладки 6—8 мкм в зависимости от размеров трубки: у расширенных трубок она меньше.

Вместе с потовыми железами в анальную сумку волков открываются протоки крайне редко залегающих сальных желез (рис. 35). Это многодольчатые железы (число долек до 5) с неразветвленным протоком. Наблюдались они на препаратах анальной сумки волчонка 2 ♂ juv. Размер железы 325×300, размер долек 163×58 мкм. Размер округлых клеток: 20×16, 16×12 мкм. Ядро (4—6 мкм) располагается в клетке центрально.

Выводной проток анальной сумки выстлан многослойным эпителием. Мальпигиев слой многослойный, слабее пигментирован, чем в анальной сумке. Проток окружен мощным пластом лимфо-ретикулиновой ткани.

На всем пути от сумки к выходу на поверхность кожи у края анального отверстия протоки сопровождаются впадающими в него потовые трубчатые железы, диаметр трубок которых равен у волчат в среднем 51—54 мкм, у взрослых особей 85—90 мкм. У самого выхода протока анальной сумки на поверхность в его полость открываются сальные железы, сходные в строении со свободными сальными железами кожи анальной области. Многодольчатость желез часто сопровождается разветвлением их широких протоков. Промеры даны в табл. 18.

Таким образом, секрет анальных сумок волков складывается из выделений крупных потовых желез, находящихся в стенке сумки, примешивающихся к ним пластинок отторгнутого рогового слоя эпителия сумки, а также из секрета потовых и сальных желез, открывающихся в выводные протоки сумок. У койота и шакала строение анальных сумок и их выводных протоков сходно с волками (табл. 18).

* * *

Волосной покров изучен у взрослых волков, добытых: в Смоленской обл. в феврале (самка 6 ad. и самец 8 ad.), в Архангельской обл. в марте (самец 9 ad.), близ Норильска в мае (самец 12 ad.). Пробы волос также были взяты в августе у взрослых волков (самки 10 и самца 11) из Уголка Дурова и в мае у двухнедельной самки 1. Для сравнения изучены волосы шакала, забитого в июне на Зообазе в Планерной.

Пробы брали с загривка, груди (между лапами) и запястья. Волосы разбирали по категориям и порядкам. Отбирали по 10 волос каждого порядка, наклеивали их на фотопластинку и измеряли. В табл. 19 представлены средние цифры этих измерений. Рассматривали следующие признаки: длину и ширину волоса, строение кутикулы, тип сердцевинки, форму поперечного среза волоса, а также подвергали действию щелочи 15%-ного едкого натрия. Строение кутикулы изучали по отпечаткам на желатине при помощи светового микроскопа NU-2, а также с помощью электронного сканирующего микроскопа JSM-50 A.

Загривок. У всех волков волосной покров на загривке представлен тремя категориями волос: направляющими, остевыми и пуховыми. У шакала направляющие волосы редки и промеры их даны в табл. 19 по 4 волосам.

Направляющие волосы. Стержень направляющих волос прямой. В верхней трети стержня имеется очень слабо выраженная грань. В поперечном сечении стержни имеют правильную овальную форму (рис. 36).

Сердцевина развита хорошо на всем протяжении стержня, за исключением прикорневой части, где она прерывиста или совсем отсутствует. Щелочному гидролизу направляющие волосы подвергаются с трудом. Коровый слой очень прочный, особенно в пигментированных местах. Сердцевина имеет губчатое (ячеистое) строение — одинаковое на поперечных и продольных срезах (рис. 37, а, б). От коркового слоя внутрь сердцевинки выдаются выросты, которые и образуют стенки прилегающих к корковому слою ячеек различного размера. Попадают очень маленькие и превышающие их по диаметру в 20 раз. Форма ячеек преимущественно округлая или овальная. По строению сердцевинки направляющих волос шакала практически не отличается от волков.

Рисунки кутикулы в прикорневой зоне, а также в области грани у изученных волков схожи между собой. В прикорневой зоне чешуйки кутикулы сильно вытянуты по ширине, которая превышает высоту в 5—9 раз. Край чешуй относительно ровные. Поперек стержня расположено 1,5—2 чешуи (рис. 38, а). В области грани чешуи также вытянуты поперек стержня: их ширина превышает высоту в 5—6 раз. Край чешуй волнистые с мелкими выемками. Границы всех чешуй в этой части волоса у большинства волков проходят в общем параллельно друг дру-

Таблица 19. Промеры волос (средние данные; $n = 10$) волков и шакала (длина в мм, наибольшая толщина в мкм, толщина сердцевинных гранны — в % к толщине волоса)

Вид	Номер, пол и возраст	месяц добычи	Категория								
			направляющие			I			II		
			длина	толщина	сердцевина	длина	толщина	сердцевина	длина	толщина	сердцевина
Canis lupus	10. ♀ ad.	VIII	67,7	130	76	61	112	77	37,7	90	74
	11. ♂ ad.	VIII	93,2	138	65	54,8	100	77	50,2	100	75
	9. ♂ ad.	III	76	110	70	65,8	52	57	61,3	75	69
	12. ♂ ad.	V	117,8	125	71	111,3	108	68	77,8	51	64
	1. ♀ juv.	V	27,4	49	48	27,2	45	50	23,4	31	47
Canis aureus	♂ ad.	VI	77,1	98	51	59,2	64	64	54,7	60	59

Загривок

Canis lupus	10. ♀ ad.	VIII	67,7	130	76	61	112	77	37,7	90	74
	11. ♂ ad.	VIII	93,2	138	65	54,8	100	77	50,2	100	75
	9. ♂ ad.	III	76	110	70	65,8	52	57	61,3	75	69
	12. ♂ ad.	V	117,8	125	71	111,3	108	68	77,8	51	64
	1. ♀ juv.	V	27,4	49	48	27,2	45	50	23,4	31	47
Canis aureus	♂ ad.	VI	77,1	98	51	59,2	64	64	54,7	60	59

Грудь

Canis lupus	10. ♀ ad.	VIII	36,9	110	54	31,2	98	61	25,8	90	66
	11. ♂ ad.	VIII	60,1	120	45	26,2	100	70	22,5	99	60
	6. ♀ ad.	II	105,6	90	55	56,9	89	44	51,9	90	66
	8. ♂ ad.	II	49,4	103	49	46,8	101	50	43,4	98	56
	1. ♀ juv.	V	17,1	35	48	18,9	40	50	17,2	39	45
Canis aureus	♂ ad.	VI	43,8	120	66	42,2	90	66	31,1	53	59

Запястье

Canis lupus	11. ♂ ad.	VIII	—	—	—	14,4	115	60	12	110	54
	6. ♀ ad.	II	36,8	80	37	17,7	109	—	16,5	90	—
	8. ♂ ad.	II	—	—	—	19,1	100	—	14,8	90	—

гу, образуя в горизонтальном направлении волнообразные линии с двумя впадинами (рис. 38, г). Промежуточная зона направляющих волос несколько отличается друг от друга. Так, у волка 10 из Уголка Дурова чешуйки кутикулы в этой зоне имеют вид неправильных многоугольников с закругленными вершинами. Ширина чешуй равна высоте или чуть больше ее. По ширине стержня располагается 2,5—3 чешуи (рис. 38, б). У волков 9 и 11 чешуйки вытянуты по ширине: их ширина превышает высоту в 2—4 раза. Края их слегка волнисты. По ширине стержня располагается 1,5—2,5 чешуи (рис. 38, в).

У тундрового волка 12 наблюдается несколько иной рисунок кутикулы. Форма и размеры ее чешуй по длине стержня более или менее одинаковы (рис. 38, д). Ширина их в 4—5 раз больше высоты. По ширине стержня волоса располагается

и порядки волос

остевые									пуховые								
III			IV			V			I			II			III		
длина	толщина	сердцевина	длина	толщина	сердцевина	длина	толщина	сердцевина	длина	толщина	сердцевина	длина	толщина	сердцевина	длина	толщина	сердцевина

Загривок

28,2	52	87	22,6	55	87	—	—	—	21,3	30	43	17,6	22	50	—	—	—
44,5	105	71	35,4	100	70	—	—	—	26,3	50	50	23,6	43	50	—	—	—
56,4	92	76	51,5	70	57	—	—	—	14,8	40	47	32,8	23	49	—	—	—
75,6	100	80	74,8	80	75	71,3	55	54	58,7	60	66	49,3	50	50	—	—	—
слабо дифференцируются									20,9	27	36	17	20	38	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	52,8	47,2	57	48,4	32	34	36,7	23	42

Грудь

20,9	55	67	17,6	70	57	—	—	—	13,3	35	51	11,2	35	34	—	—	—
19,8	95	57	14,8	85	58	—	—	—	9,2	33	30	6,8	33	28	—	—	—
45,2	80	62	31,9	60	58	—	—	—	26,3	30	33	23,2	30	33	—	—	—
38,6	80	62	33,4	70	57	—	—	—	26,3	30	66	21,1	35	71	—	—	—
14,2	35	57	12,9	30	49	—	—	—	11,2	25	39	8,4	24	37	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	32,5	40	50	28,3	25	40	19,8	22	40

Запястье

11,1	100	60	8,4	90	50	—	—	—	12,4	20	50	4,8	30	33	—	—	—
12,0	109	—	8,3	90	55	—	—	—	11,4	60	21	4,6	27	—	—	—	—
10,5	99	50	8,7	70	—	—	—	—	10,5	20	—	4,9	20	—	—	—	—

1,5—3 чешуйки. Края чешуй с многочисленными выемками и выступами. Линии краев чешуй идут под разными углами друг к другу и не образуют волнообразных изгибов в расширенной части стержня.

Направляющие волосы двухнедельного волчонка значительно короче и тоньше, чем у взрослых зверей (табл. 19). В остальном строение направляющих волос не отличается от взрослых зверей. Только распределение рисунка кутикулы по длине стержня имеет свои особенности. В прикорневой зоне ширина чешуй кутикулы равна их высоте и по ширине стержня располагается 1—1,5 чешуйки. Они имеют такую же форму неправильных 4—5 угольников с закругленными углами, как и в промежуточной зоне направляющих волос у волка 10. Свободные края их ровные и неплотно прилегают к корковому слою. Выше по стержню высота чешуй

постепенно уменьшается, углы сглаживаются и в середине стержня ширина чешуй в 2—3 раза превышает высоту. Свободные края слегка волнисты. Поперек волоса располагается 4—1,5 чешуйки. В наиболее расширенной части стержня высота чешуй незначительно уменьшается. Часто края чешуй идут поперек стержня параллельно друг другу. Некоторые из них имеют слабо волнистые или глубокие волнообразные края (рис. 38, *e*).

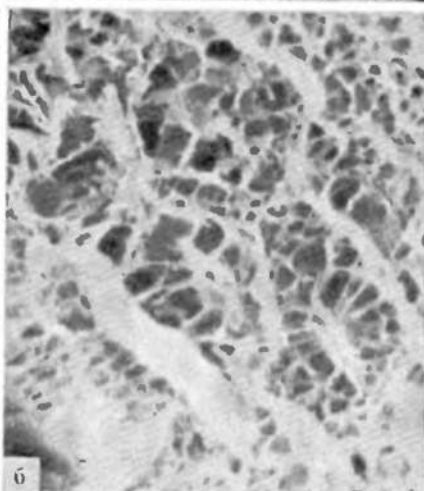
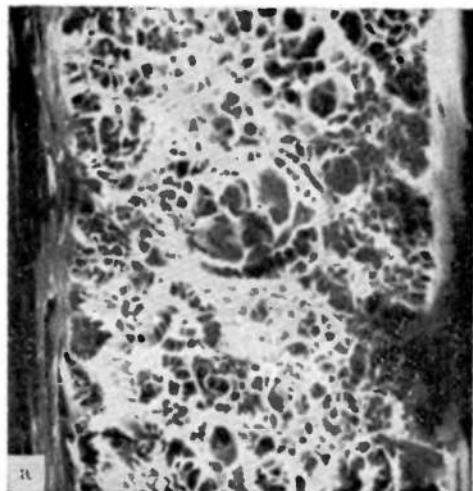
У шакала рисунок кутикулы несколько отличается от взрослых волков. В прикорневой зоне он представлен чешуйками, ширина которых превышает высоту в 2—3 раза. Края их слегка волнисты. По ширине стержня располагается 2—2,5 чешуи (рис. 39, *a*). Выше по стержню края чешуи волнисты с неглубокими выемками. Линии, образованные свободными краями чешуи, часто обрываются, не доходя до края стержня. Высота чешуй по длине стержня в этой части неодинакова. Есть чешуйки, у которых ширина превышает высоту в 1,5—2 раза, а иногда и в 4—5 раз. Перед гранной чешуйки принимают вид полуовала, закругленной вершиной направленного по длине стержня. Высота их примерно равна ширине или чуть меньше ее. По ширине стержня располагаются 2,5—3 чешуйки (рис. 39, *b*). В области грани чешуи вытягиваются по ширине, которая превышает высоту в 5—6 раз.

Рис. 36. Поперечный срез направляющего волоса волка в расширенной части стержня, $\times 1000$



Рис. 37. Сердцевина направляющего волоса загривка волка

a — продольный срез ($\times 1800$); *b* — поперечный срез ($\times 3000$)



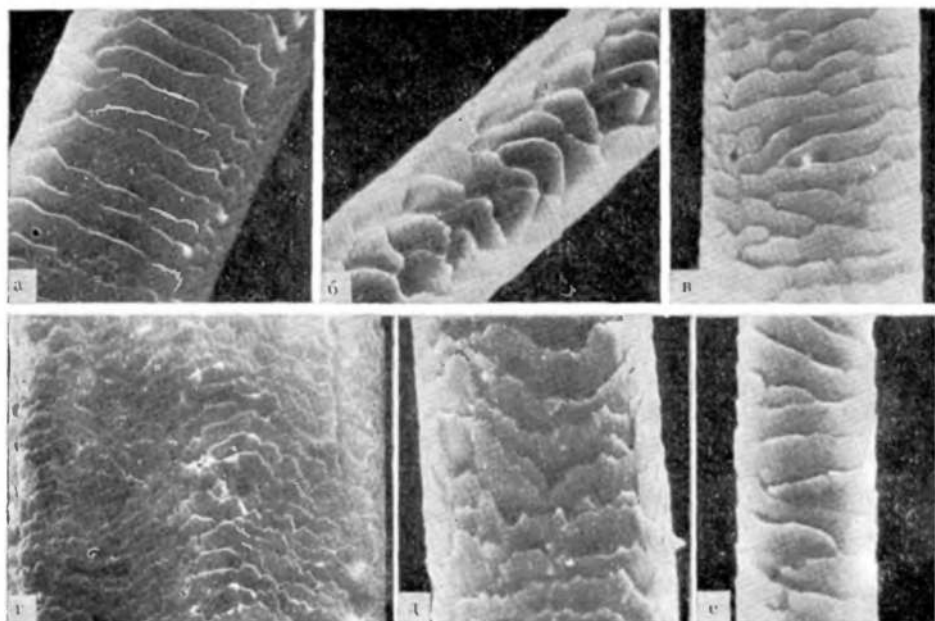


Рис. 38. Кутикула направляющего волоса загривка волка

а) — прикорневая зона; б — промежуточная зона стержня волка 10; в — промежуточная зона стержня волков 9 и 10; г — область грани волка 10; д — область грани волка 12; е — область грани волчка 1, $\times 1000$

Поперек стержня располагаются 1,5—2 чешуйки. Края их неровные и они идут поперек стержня (рис. 39, е).

Остевые волосы на загривке у взрослых волков хорошо дифференцируются на четыре порядка, а у тундрового волка на пять порядков. У шакала остевые волосы представлены двумя порядками. Все они слегка волнисты, короче и тоньше направляющих (табл. 19). В прикорневой зоне имеется «ножка», выше ее короткий утолщенный участок. Далее стержень сужается и имеет одинаковую толщину до хорошо выраженной непигментированной грани, примерно в верхней половине длины волоса.

Сердцевина у остевых волос всех порядков хорошо развита по всей длине стержня, особенно в области грани. В «ножке» она отсутствует. Сердцевина имеет такое же строение, как и у направляющих волос. При щелочном гидролизе с подогревом волос быстрее набухает, особенно в непигментированных частях, и корковый слой растворяется. Сердцевина распаду не подвергается, а после кипячения разделяется на отдельные звенья. Поперечные срезы в промежуточной зоне имеют округлую, а в области грани — овальную формы.

Для остевых волос характерна смена рисунка кутикулы по длине стержня. В «ножке» волоса кутикула плохо выражена. Далее, в небольшом расширенном участке волоса чешуйки низкие (ширина в 3—4 раза больше высоты). По ширине стержня располагаются 1,5—2 чешуйки. Края их относительно ровные. Рисунок кутикулы в этой зоне очень похож на рисунок кутикулы в промежуточной зоне у направляющих волос волков 9 и 11. После расширенного участка чешуйки постепенно становится уже и с противоположных сторон стержня имеют разные

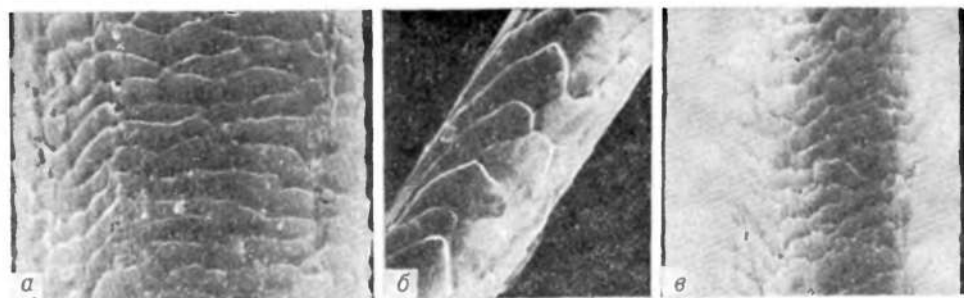


Рис. 39. Кутикула направляющего волоса загривка шакала

а — прикорневая зона; б — перед гранной; в — область гранны, $\times 1000$



Рис. 40 Кутикула остевого волоса загривка волка

а — промежуточная зона с внутренней стороны стержня, обращенной к телу ($\times 1200$); б — промежуточная зона с противоположной стороны стержня (наружной) ($\times 1200$); в — рисунок на границе этих двух сторон ($\times 1400$); г — область гранны ($\times 1000$)

узоры (рис. 40, в). С внутренней стороны стержня, обращенной к телу, чешуйки имеют вид полуovalов, высота которых постепенно возрастает по длине стержня. В середине волоса высота чешуй превышает ширину в 3—4 раза, а поперек стержня располагаются 3—5 чешуй. Слегка заостренные вершины направлены вдоль стержня, и их края неплотно прилегают к корковому слою (рис. 40, а). Чешуйки противоположной стороны значительно ниже: ширина в 2—3 раза превышает высоту. По ширине стержня в этой части располагаются в основном 1—1,5 чешуйки в виде неправильного полуovalа. Их наружная, направленная к вершине стержня сторона слегка волниста (рис. 40, б). Перед гранной высота чешуй с обеих сторон постепенно выравнивается и в области гранны они

сильно вытягиваются по ширине (ширина в 4—7 раз превышает высоту). Поперек в этом месте располагаются 1,5—2 чешуйки. Края их волнисты и плотно прилегают к стержню (рис. 40, *з*).

У волка 12 в промежуточной зоне у остей I и II порядков наблюдается несколько иной рисунок кутикулы. Чешуйки в этой зоне имеют вид неправильных многоугольников. Размеры их весьма разнообразны, но высота чешуй примерно равна их ширине. Поперек стержня укладываются 2—4 чешуи (рис. 41). У остей III и V порядков промежуточная зона имеет такой же рисунок кутикулы, как и у большинства волков с каудальной стороны стержня. У всех остей пяти порядков не наблюдается двойного узора кутикулы в промежуточных зонах. Ближе к гранне высота чешуй уменьшается. Края их неровные с многочисленными выемками. По ширине стержня располагаются 1—1,5 чешуйки.

Остевые волосы двухнедельного волчонка отличаются от остей взрослых зверей лишь размерами: они короче и тоньше. Разделение остевых волос по порядку весьма затруднительно. Удалось выделить лишь два порядка (табл. 19). Рисунок кутикулы по длине стержня практически такой же, как у взрослых волков — 9 и 11. Сердцевина несколько отличается по своему строению. В промежуточной зоне сердцевинный канал пересекают своеобразные пластинки, края которых прочно соединены с внутренней стенкой коркового слоя. В этой зоне они однорядные, а в гранне чаще двухрядные. Пластинки располагаются параллельно друг другу и перпендикулярно к корковому слою (рис. 42, *а*). Они пронизаны небольшим числом мелких отверстий. Поверхность пластин неровная (рис. 42, *б*). Расстояния между пластинками по длине стержня более или менее постоянны, и пространство между ними заполнено воздухом.

Промеры остей шакала указаны в табл. 19. Сердцевина имеет такое же строение, как и у волков. У шакала рисунки кутикулы остевых волос двух порядков отличаются друг от друга. У основания остей I порядка кутикула представлена невысокими чешуйками (ширина превышает высоту в 4—5 раз). Некоторые линии, образованные свободными краями чешуй, идут поперек стержня, не соединяясь друг с другом. Иногда они дихотомически ветвятся. Высота чешуй примерно одинакова по всей длине этой части стержня. Края чешуек неровные (рис. 43, *а*). В середине стержня чешуйки имеют вид полуовала (высота чешуй в 2 раза больше ширины). По ширине стержня располагаются 3—4 чешуйки. Ровные заостренные вершины чешуй направлены по длине стержня (рис. 43, *б*). В области грани чешуйки сильно вытянуты по ширине (ширина превышает высоту в 5—6 раз). Края их неровные. Поперек стержня располагаются 1—1,5 чешуйки. Для остевых волос II порядка характерна смена рисунка кутикулы по длине стержня. Он такой же, как и у большинства остевых волос волков.

Пуховые волосы на загривке представлены у всех изученных нами волков двумя порядками (табл. 19). Они относительно тонкие, волнистые по всей длине стержня. Толщина на протяжении длины стержня мало меняется. Сердцевина прерывиста и имеет такое же строение, как и в промежуточной зоне остевых волос у двухнедельного волчонка (рис. 44, *а*). Поперечные срезы пуха в основном округлой формы. Кутикула некольцевидного типа и рисунок мало меняется по длине стержня. Чешуйки вытянуты вдоль волоса в форме полуовала (рис. 44, *б*). Ровные края неплотно прилегают к корковому слою. Высота чешуй примерно равна их ширине. У двухнедельного волчонка пух такой же, как у взрослых зверей, только меньше по размерам. У шакала имеется три порядка пуховых волос. Строение их такое же, как у волков, лишь края чешуй более закруглены (рис. 45, *а*).

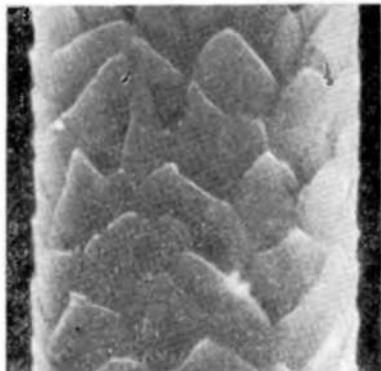


Рис. 41. Промежуточная зона остевого волоса загривка волка 12 ($\times 1000$)

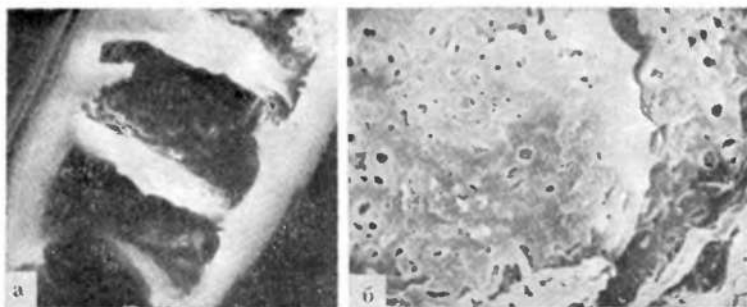


Рис. 42. Сердцевина остевого волоса загривка волчонка I

а — продольный срез стержня в промежуточной зоне ($\times 3000$); *б* — поперечный срез стержня в области гранны ($\times 7000$)

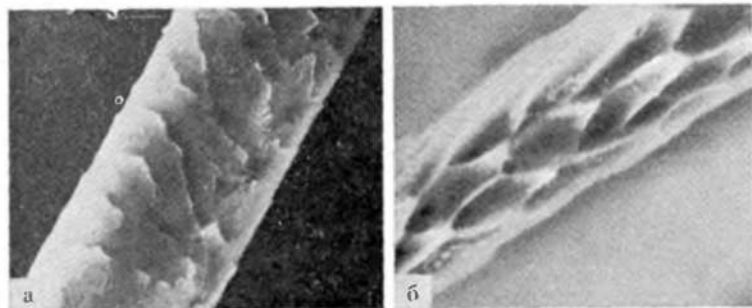


Рис. 43. Кутикула остевого волоса первого порядка загривка шакала

а — основание стержня ($\times 700$); *б* — промежуточная зона ($\times 700$)

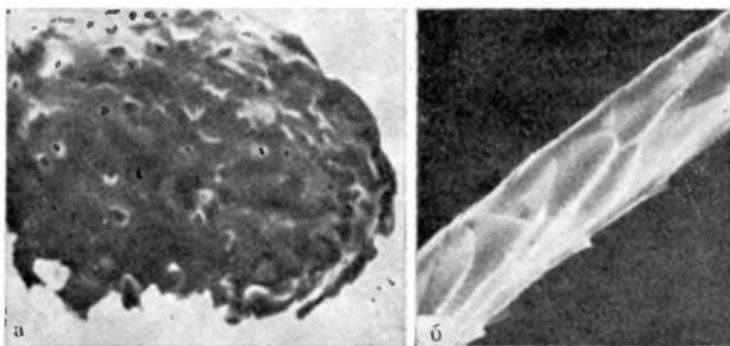


Рис. 44. Пуховый волос загривка волка 9

а — сердцевина ($\times 3000$); *б* — кутикула ($\times 700$)

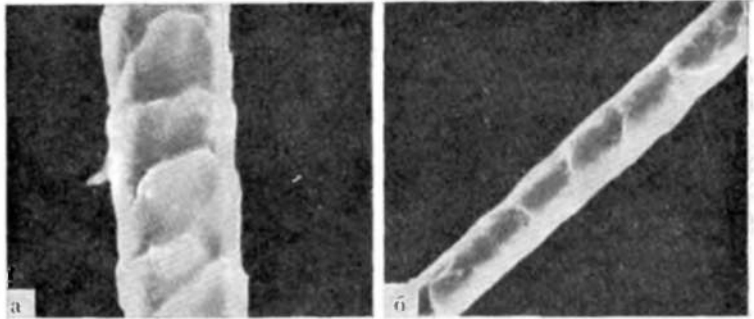


Рис. 45. Кутикула пухового волоса шакала

а — загравок ($\times 800$); б — грудь ($\times 1000$)

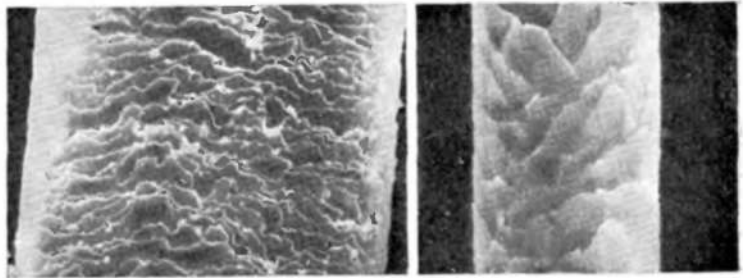


Рис. 46. Кутикула в расширенной части направляющего волоса груди шакала ($\times 800$)

Рис. 47. Кутикула прикорневой зоны остевых волос первого и второго порядка груди волка II, $\times 1000$

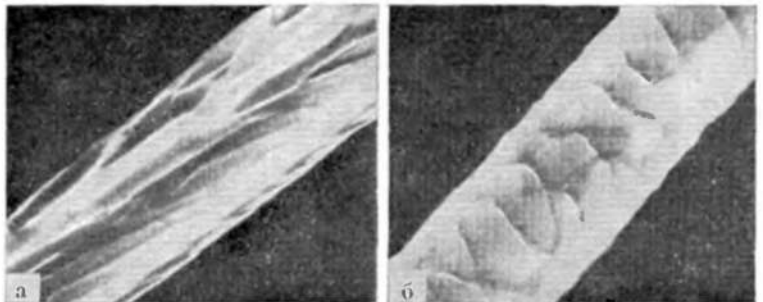


Рис. 48. Кутикула остевого волоса третьего порядка груди волка II, $\times 1000$

а — промежуточная зона; б — перед гранной

Грудь. Волосистой покров на груди у изученных нами волков и шакала представлены тремя категориями волос: направляющими, остевыми и пуховыми.

Направляющие волосы. Все направляющие волосы прямые и светлые. Они короче, чем на загривке, и немного топыше (табл. 19). От основания стержень постепенно расширяется и достигает наибольшей толщины в верхней его трети. Сердцевина развита хорошо по всей длине стержня, особенно в наиболее расширенной части. Строение сердцевинки практически мало чем отличается от структуры ее у направляющих волос загривка. Она имеет губчатое (ячеистое) строение. Размеры ячеек довольно разнообразны. Кorkовый слой менее прочный, чем на загривке. Он быстрее подвергается щелочному гидролизу, особенно у двухпедельного волчка.

Рисунок кутикулы у направляющих волос по длине стержня мало меняется. У основания волос чешуйки вытянуты по ширине стержня (ширина превышает высоту в 2—4 раза). Поперек волоса в этой части располагаются 1,5—2,5 чешуйки. Рисунок кутикулы в этой части похож на рисунок кутикулы у основания остевых волос загривка. Край их слабо волнисты и высота чешуй примерно одинакова. В наиболее расширенной части волоса ширина чешуй увеличивается: ширина превышает высоту в 4—6 раз. Край их также слабо волнисты.

У мартовского волка 9 наблюдается несколько иной рисунок кутикулы. В прикорневой зоне линии, образованные свободными краями чешуек, идут под различными углами по отношению к поперечной оси стержня. Некоторые из них обрываются, не доходя до края волоса. Ширина чешуй в 2—3 раза превышает высоту. Край их волнисты, с выемками. Выше по стержню высота чешуй постепенно уменьшается и в максимально расширенном месте у большинства из них она в 6—9 раз меньше ширины. Край их часто волнисты с неглубокими впадинами. Направляющие волосы двухпедельного волчка по строению ничем не отличаются от взрослых зверей, только они короче и топыше. У шакала они также не отличаются от направляющих волос на загривке, только кутикула в наиболее расширенном месте стержня состоит из чешуй с многочисленными выемками по краям (рис. 46).

Остевые волосы на груди подразделяются на четыре порядка у волков и на два порядка у шакала. У тундрового волка 12 волосистой покров груди не рассматривался. Остевые волосы I и II порядков прямые или слегка волнистые. Все они светлые. Чаще в прикорневой зоне у них есть слабо выраженный утолщенный участок, выше него стержень немного сужается. Далее стержень постепенно расширяется в слабо выраженную грану во второй своей половине. Поперечные срезы в области гранны имеют правильную овальную, а в промежуточной зоне — округлую формы.

Сердцевина развита по всей длине стержня, кроме прикорневой зоны, где она прерывиста или совсем отсутствует. Наиболее хорошо она развита в области гранны и имеет такое же строение, как и у описанных направляющих и остевых волос. Сердцевина остевых волос груди имеет такое же строение, что и на загривке у волос этой же категории. Кorkовый слой прочный и ведет себя так же при щелочном гидролизе, как у остей загривка.

Рисунок кутикулы у остевых волос I и II порядков несколько отличается от остевых волос III и IV. У остей I и II порядков рисунок кутикулы незначительно меняется по длине стержня. В прикорневой зоне высота чешуй равна их ширине или меньше ее в 2—3 раза (рис. 37). Неровные край чешуй идут под разными углами друг к другу. По ширине стержня волоса в этой части располагаются 1,5—2 чешуйки. Выше по стержню высота чешуй уменьшается: ширина превышает высоту в 3—4 раза. Поперек стержня располагаются 1—2 чешуи. Край слегка волнисты. В гранне, где стержень достигает наибольшей толщины, ширина чешуй превышает их высоту в 5—7 раз. Край неровные, с многочисленными выемками.

Для остей III и IV порядков характерна смена рисунка кутикулы по длине стержня. В прикорневой зоне, где наблюдается слабо выраженный утолщенный участок, чешуйки вытянуты по ширине стержня (1—1,5 чешуйки поперек стержня). Высота их по длине стержня в этой зоне примерно одинакова. Край относительно ровные. Выше этого участка высота чешуй резко возрастает, превышая ширину в 3—5 раз. По ширине стержня располагаются 5—6 чешуй. Они имеют неправильную овальную форму, сильно вытянутую по длине стержня. Их край

ровные (рис. 48, а). Перед граншой высота чешуек уменьшается, а их ширина увеличивается (ширина превышает высоту примерно в три раза). По ширине стержня располагаются 1,5—2 чешуи. Край их темного закруглен в сторону вершины стержня (рис. 48, б); они ровные или слегка волнистые. В области гранши чешуйки становятся еще шире: ширина в 6—8 раз превышает высоту, а по ширине стержня располагаются 1—1,5 чешуйки. Почти ровные свободные края идут поперек стержня.

Остевые волосы на груди у двухпедельного волчонка лучше дифференцируются по порядку, чем на загривке. Выделено четыре порядка. От остей взрослых зверей они отличаются лишь размерами: они короче и тоньше. Строение сердцевин остевых волос на загривке и груди сходно между собой. Кутикула такая же, как у взрослых волков. Промеры остей груди шакала указаны в табл. 19. Сердцевина имеет такое же строение, как и у взрослых волков. У шакала распределение рисунка кутикулы по длине стержня сходно с соответствующими порядками остевых волос на загривке.

Пуховые волосы. Пуховые волосы у изученных нами волков представлены двумя порядками. Все они светлые и волнистые по всей длине. Сердцевина чаще всего у взрослых волков развита относительно слабо (табл. 19). Она однородная, прерывистая. По строению сердцевина не отличается от сердцевин пуховых волос загривка. Поперечные срезы по всей длине стержня имеют округлую форму. Рисунок кутикулы практически не меняется по длине стержня, но он несколько отличается от пуховых волос загривка. Чешуйки вытянуты по ширине стержня: ширина превышает высоту в 3—6 раз (рис. 49). Ровные закругленные края их направлены к вершине стержня. Пух двухпедельного волчонка отличается от взрослых зверей лишь размерами.

У шакала пуховые волосы представлены так же, как и на загривке тремя порядками (табл. 19). Рисунок кутикулы пуха несколько отличается от волков. Чешуйки более вытянуты по длине стержня (высота их темного больше ширины). Край чешуй слегка волнист и плотно прилегал к корковому слою (рис. 45, б).

Запястье. Волосяной покров на запястье представлен тремя категориями волос: направляющими, остевыми и пуховыми. Единичные направляющие волосы были обнаружены только у волка б. У двухпедельного волчонка и у шакала волосяной покров на запястье не изучали.

Направляющие волосы. Стержень направляющих волос прямой. От основания он постепенно расширяется и достигает наибольшей толщины во второй своей половине. В поперечном сечении стержни имеют более вытянутую, чем на загривке и груди, правильную овальную форму. В прикорневой зоне стержня сердцевина отсутствует, а далее она развита по всей длине стержня. По строению сердцевина не отличается от сердцевин направляющих волос загривка и груди. Корковый слой прочный и щелочному гидролизу подвергается с большим трудом.

Рисунок кутикулы по длине стержня мало меняется. От направляющих волос загривка и груди кутикула отличается лишь размерами чешуй. У основания стержня чешуйки вытянуты по ширине стержня (ширина превышает высоту в 3—4 раза). По ширине стержня располагаются 1—1,5 чешуйки. Край их ровные. Выше по стержню края чешуй становятся неровными с неглубокими выемками. В наиболее расширенном месте стержня размеры чешуй остаются прежними, только по ширине стержня располагаются 2—3 шкурки. Границы всех чешуй в этой части волоса проходят в общем параллельно друг другу, образуя в горизонтальном направлении волнообразные линии с двумя впадинами. Край их также неровные.

Остевые волосы. Остевые волосы представлены четырьмя порядками. Они отличаются друг от друга промерами (табл. 19). Стержни их прямые по всей длине. От основания они постепенно расширяются и наибольшей толщины достигают в верхней половине. Сердцевина в прикорневой зоне отсутствует, а далее она развита до половины длины стержня. В верхней половине стержня сердцевина чаще всего отсутствует. По своему строению она не отличается от сердцевин остей загривка и груди. Поперечные срезы стержня имеют правильную, по более вытянутую овальную форму (рис. 50 а).

Рисунок кутикулы остей I и II порядков мало меняется по длине стержня. Он представлен широкими чешуйками (ширина превышает высоту в 2—4 раза). У основания стержня края чешуй слегка волнистые и поперек стержня в этом

месте располагаются 1,5—2 чешуйки. Выше по стержню края чешуй постепенно становятся неровными и в наиболее расширенном месте они имеют многочисленные выемки и зазубрины; ширина чешуй возрастает (ширина превышает высоту в 6—7 раз) и поперек волоса располагаются 2—2,5 чешуйки (рис. 50, б).

Для остей III и IV порядка характерна смена рисунка кутикулы по длине стержня. У основания стержня рисунок мало чем отличается от рисунка кутикулы остей I и второго порядков этой зоны. Выше, чешуйки принимают вид неправильных многоугольников с закругленными вершинами. Высота чешуй примерно равна ширине или чуть меньше ее. По ширине стержня располагаются 3—4 чешуйки. В наиболее расширенном месте волоса рисунок кутикулы практически ничем не отличается от рисунка кутикулы остей I и II порядка в этой же зоне.

Пуховые волосы на запястье представлены двумя порядками (табл. 19), волнистые, имеют одинаковую толщину по всей длине. Сердцевина в прикорневой зоне и у вершины стержня отсутствует, а в остальной части прерывистая. Сердцевина по структуре ничем не отличается от сердцевины пуховых волос на загривке и груди. Поперечные срезы имеют округлую форму.

Кутикула на протяжении всего стержня некольцевидного типа. Линии, образованные свободными краями чешуй, почти прямые с редкими неглубокими выемками. Чешуйки вытянуты по ширине стержня.

При сравнении кожного покрова туловища двухнедельных волчат со взрослыми животными бросается в глаза более толстый эпидермис, толщина которого в процентном отношении к

толщине кожи уменьшается с возрастом. В дерме кожи волчат имеются большие скопления жировых клеток, что связано с интенсивным ростом волос. У животных всех возрастов волосные группы состоят

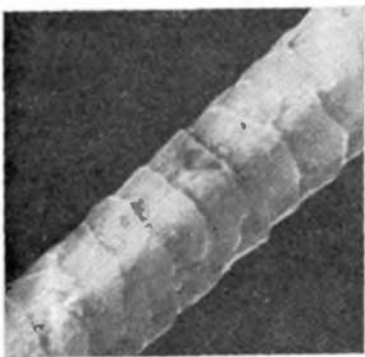
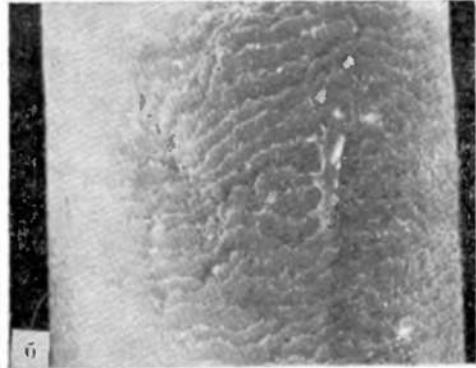
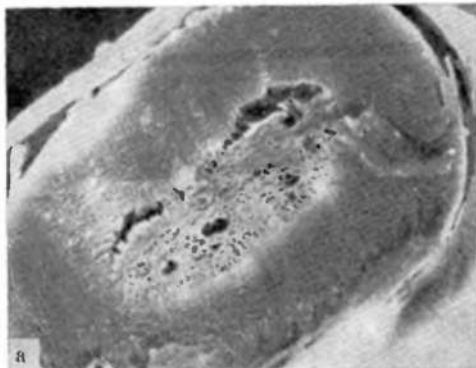


Рис. 49. Кутикула пухового волоса груди волка 10, $\times 1000$

Рис. 50. Остевого волос запястья волка 11

а — поперечный срез в расширенной части стержня; б — кутикула в расширенной части стержня, $\times 1000$



из трех пучков волос. У волчат волосяные пучки еще не развиты, содержат небольшое количество пуховых волос (2—3), у взрослых животных в среднем до 15, но общее количество волос на 1 см² поверхности кожи превышает таковое у взрослых особей. В коже туловища двухнедельных волчат имеются сальные железы. С возрастом происходит увеличение их размеров и числа долек. Потовые железы в коже туловища двухнедельных волчат уже сформированы, с возрастом происходит лишь незначительное увеличение диаметра секреторных отделов. Это свидетельствует о том, что потовые железы уже у двухнедельных детенышей выполняют свою (терморегуляторную?) функцию.

В структуре кожного покрова взрослых волков наблюдаются сезонные изменения. У волков, добытых в зимний период, утолщен эпидермис (в процентном отношении к толщине кожи) за счет хорошо развитого рогового слоя, обеспечивающего улучшение термоизоляции кожи. Дерма кожи более тонкая зимой. Волосы в коже «зимних» волков нерастущие, их корни располагаются в верхних частях дермы. В дерме кожи туловища зимой жировые клетки немногочисленны, исключение составляет тундровой волк, у которого обилие жировых клеток в коже может служить адаптивным признаком, улучшая термоизоляцию, а возможно он является просто хорошо упитанным животным. Отличий в степени функционирования сальных желез у волков, добытых в разные периоды года, не обнаружено. Но возможно, на функционировании этих желез у волков, добытых в летний период, сказалось их длительное содержание в неволе. Функционирование потовых желез в коже туловища «зимних» волков снижено, по сравнению с «летними» волками.

Каких-либо морфологических отличий (кроме разницы в размерах) в строении кожи туловища волка, койота и шакала нами не обнаружено. Полученные результаты согласуются с работами ряда авторов, дающих описание кожного покрова и его сезонных изменений у отдельных представителей семейства собачьих [Glaushen, 1933; Лещинская, 1952; Lovell, Getty 1957; Соколов, 1973; Замахаева, 1979].

Мейбомиевы железы, а также увеличенные многодольчатые сальные и потовые железы в углах рта, хорошо развиты уже у молодняка и их дальнейшее развитие с возрастом происходит лишь незначительно. Активная голокриновая и апокриновая секреция этих желез обеспечивает необходимое увлажнение и смазывание железистым секретом поверхности кожи век и углов рта.

На верхней стороне хвоста волков, вблизи его корня, располагается «фиалковая железа». Внешне место ее расположения у волков выделить труднее, чем у шакала. Форма этой железистой зоны овальная, такая же, как, например, у лисицы и песца [Toldt, 1907, цит. по: Schaffer 1940], койота [Hildebrand, 1952], собаки [Lovell, Getty, 1957] или удлинненной, узкой формы, занимающей большую часть дорсальной поверхности хвоста у серой лисицы — *Urocyon s. townsendi* [Hildebrand, 1952]. У ирландского терьера при тримминге (щипка остевых волос) на дорсальной поверхности хвоста обнажается почти голое овальное пятно размером 30×10 мм с редкими черными остевыми волосами; секрета на поверх-

ности кожи не наблюдается. Микроскопическое изучение кожи «фиалковой» железы волков позволило выделить некоторые характерные особенности. В области «фиалковой» железы наблюдается утолщение кожи по сравнению с близлежащими участками. Пучки волос здесь содержат всего по 2—3 пуховых волоса (на туловище — до 15 пуховых волос), а направляющие и остевые волосы «фиалковой» железы более крупные, жесткие, сильнее пигментированные. В описании этой железы собаки [Lovell, Getty, 1957] также упоминается явное отличие волосяного покрова в зоне ее расположения от близлежащих участков кожи. «Фиалковая» железа лисицы (*Vulpes vulpes*) образована крупными многодольчатыми сальными железами, у которых наблюдается наряду с голокриновой секрецией преимущественно мерокриновая, гепатоидная [Schaffer, 1940]. По нашим данным «фиалковая» железа волка представляет собой комплекс желез: увеличенные древовидно-разветвленные сальные, потовые и обычные сальные. Если все упомянутые нами железы встречались уже у молодняка в почти сформированном виде, и дальнейшее их развитие сводилось лишь к увеличению общих размеров, количества и размера долей, то увеличенные сальные железы этого комплекса изменяются с возрастом от альвеолярных с неразветвленным протоком желез до полиальвеолярных с разветвленным протоком, причем ветвление протоков с возрастом усложняется. Протоки желез не полые, они представляют собой сплошные клеточные тяжи, которые разветвляются соответственно числу долек. Такое же строение имеют и увеличенные сальные железы «фиалковой железы» шакала. В коже данной зоны хвоста волка и шакала имеются также увеличенные потовые и обычные сальные железы. Здесь наблюдается сильное развитие мышц-поднимателей волос, их сокращение способствует выведению секрета желез. Подобное строение «фиалковой железы» в виде своеобразного железисто-мышечного комплекса описано также у песца [Петской и др., 1971].

Биологическое значение «фиалковых желез» до конца еще не выяснено. Тольдт [Toldt, 1907; цит.: Schaffer, 1940] предполагал, что у лисиц их секреция связана с узнаванием представителей своего вида и для индивидуального опознавания. Шаффер [Schaffer, 1940] указывает, что эти железы у лисиц наиболее активно функционируют в период гона. По наблюдениям Звероводов, у серебристо-черных лисиц «фиалковая железа» наиболее заметна в январе [Корытин, 1979]. Н. А. Зворыкин [1943] писал, что запах этой железы свойственен лисицам в любой период года, поддерживает или усиливает чутье. Спят все собачья, свернувшись клубком, уткнув нос в корень хвоста, где и располагается «фиалковая железа». О такой возможности действия железистого секрета указывают С. А. Корытин [1979] и Б. Д. Клятис [1979]. По мнению последнего, секрет железы у голубых песцов обеспечивает смазкой кожу носа и усиливает запаховую информацию, воздействуя на обонятельные рецепторы. Сетон [Seton, 1953; цит. по: Корытин, 1979] связывает секрецию этих желез с эмоциональным возбуждением. Он заметил, что у лисиц, добывших крупную добычу, волосы на железистой зоне хвоста

поднимались торчком. Он же указывал, что у собак и волков в состоянии сильного возбуждения хвост всегда поднят высоко, и шерсть у корня хвоста ошетиливается, что позволяет запаху распространяться более интенсивно. Данные наших исследований показывают, что при этом происходит сокращение сильно развитых кожных мускулов и выведение новых порций железистого секрета на поверхность кожи. К сожалению, проследить сезонную динамику функционирования этих желез мы не смогли, так как не располагали достаточным материалом.

В коже препуция и влагалища у волка, койота и шакала располагаются связанные с волосами увеличенные сальные (сложные альвеолярные с перазветвленным протоком) и потовые железы, которые, сильно извиваясь, образуют крупные клубки. Степень развития этих желез, активность их секреции увеличивается с возрастом. Биологическое значение желез, учитывая их месторасположение, по-видимому, состоит в смазывании секретом поверхности кожи препуция и влагалища, а также в вероятном присоединении к моче секрета, что сообщает ей дополнительный запах.

Известно, что наиболее часто для территориального мечения волками, койотами и шакалами используется моча (Heimbürger, 1959; Rothman, Mech, 1979; Barrete, Messier, 1980; Bowen et al., 1980; Wellis, Bekoff, 1981]. Во всех указанных работах обращает на себя внимание преимущественное оставление мочевых меток самцами. Обнаруженная нами более выраженная апокриновая секреция потовых желез кожи препуция волков, может быть, связана с более активным маркировочным поведением самцов.

Анальная зона волков является средоточием большого числа разнообразных желез, секрет которых также связан с маркировочным поведением. Наружная кожная зона анального отверстия содержит крупные циркуманальные железы, размеры которых больше у самцов. Эти железы есть уже у двухнедельных волчат. У щенков они ясно идентифицируются как сложные полиальвеолярные железы с разветвленным протоком. Протоки здесь, как и в «фиалковой железе», не полые, а заполнены клеточным содержимым. На сходство в строении циркуманальных и увеличенных сальных желез «фиалки» липец указывал Шаффер [Schaffer, 1940]. С возрастом железы увеличиваются, приобретают компактный вид и разветвление протоков уже невозможно различить. В литературе встречаются данные о том, что циркуманальные железы являются неразвитыми сальными железами, залегающими в виде глобул глубже настоящих сальных желез и свободно открывающимися на поверхности кожи [Nielsen, 1953]. На отсутствие связи циркуманальных желез с волосами также указывают и другие авторы [Parks, 1965; цит. по: Baker, 1967; Baker, 1967]. Наши данные подтверждают присутствие здесь мерокриновой (гепатоидной) секреции и наличие системы межклеточных канальцев, проводящих аморфный железистый секрет, и описанных в работах ряда авторов [Schaffer, 1940; Krölling, Grau, 1960; Isitor, Weiman,

1979]. Этот секрет в итоге поступает в короткие выводные протоки, связанные с волосяными фолликулами как у щенков, так и у взрослых особей. Биологическая роль этих желез не ясна. Известно лишь указание, что в период половой активности функция этих желез повышена [Schaffer, 1940].

В коже, непосредственно примыкающей к анальному отверстию и лишенной волос, залегают свободные многодольчатые сальные железы и потовые железы, открывающиеся в общую воронку, оставшуюся после вероятного исчезновения зачатка волоса. Наши данные по строению проктодеальных желез анальной области волков как альвеолярно-трубчатых образований подтверждают их сходство у собаки, лисицы и шакала. Секрет этих желез смазывает заднепроходное отверстие, облегчая прохождение каловых масс.

У волков имеются парные анальные сумки, открывающиеся двумя мелкими устьями по краям анального отверстия. С возрастом размер анальных сумок увеличивается. В стенке анальных сумок залегают развитые уже у молодняка апокриновые потовые железы, степень функционирования которых также с возрастом увеличивается. Эти железы активно функционируют в течение всей жизни животного, и даже у старых особей не наблюдается признаков их деградации. К секрету анальных сумок, образуемому апокриновыми железами, примешиваются частицы отторгнутого рогового слоя эпителия стенок анальных сумок. В дерме выводного протока анальной сумки располагаются и открываются в него своими протоками свободные сальные многодольчатые железы и апокриновые железы. Все сказанное подтверждают данные работ по анальным сумкам собаки ряда авторов [Schaffer, 1940; Montagna, Parks, 1948; Nielsen, 1953; Krölling, Grau, 1960; Ortmann, 1960; Шабаташ, 1979].

Нами наблюдался редчайший случай залегания функционирующей сальной многодольчатой железы в стенке анальной сумки (волк 2♂ juv.). Такого рода наблюдения единичны [Disselhorst, 1904; Gerstenberger, 1919; цит. по: Schaffer, 1940] и подтверждают кожное происхождение анальных сумок путем инвагинации в процессе эмбриогенеза отдельных участков кожи анальной области для кошки [Krölling, 1926]. Образование желез анальной сумки происходит из волосяных закладок, которые становятся рудиментарными, в связи с этим сами железы оказываются свободными. То, что сальные железы в стенке анальной сумки волков все же изредка наблюдаются, указывает на то, что их отсутствие, являющееся нормой в строении анальных сумок волков, есть явление вторичное.

Гистохимическое изучение секрета анальных сумок собак позволило ряду исследователей установить, что он состоит на 88% из воды и на 12% из сухого вещества, причем на органические вещества приходится 96% сухого вещества и только 4% на неорганические. 13,2% всего органического материала составляют липиды [Bruggeman, Rathsfeld, 1937; цит. по: Montagna, Parks, 1948]. В золе обнаружены кальций, сода, поташ [Hebrant, 1899]; цит. по: Montagna, Parks, 1948]. Белки,

полисахариды, небольшое количество липидов и всю воду продуцируют апокриновые железы, составляющие основную массу паренхимы анальных сумок [Montagna, Parks, 1948; Шабаташ, 1979]. Суммарного белка много в основном за счет кислых белков, немного белка попадает в секрет за счет отшелушивающегося рогового слоя эпителия анальной сумки, в секрете присутствуют также мукополисахариды нейтральные и кислые (сиаломуцип, гиалурионовая кислота) [Шабаташ, 1979]. Бактериальная обработка белкового секрета в анальной сумке может способствовать образованию характерного неприятного запаха [Baker, 1962]. Присутствие какого-либо летучего компонента в секрете анальной сумки, характерного только для определенного пола животного, не выявлено [Preti, Muettler-ties, 1976].

Биологическое значение анальных сумок у собаки одни авторы видят в смазывании кожи анального отверстия и облегчении акта дефекации [Herbrant, 1899; цит. по: Montagna, Parks, 1948], другие придают им роль в привлечении разнополых животных во время гона [Donovan, 1967, 1969], а также для индивидуального опознавания, для обозначения границ территории [Baker, 1962]. Есть ряд исследований, авторы которых отрицают влияние запаха секрета анальных сумок самок собак даже в состоянии течки на привлечение самцов [Dotty, Dunbar, 1974a, b; Dunbar, 1977]. По их данным цвет, запах, количество секрета не меняется в зависимости от гормонального состояния животного, и наиболее длительную обонятельную реакцию самцов собак породы бигль вызывал не секрет анальных сумок самки, а запах ее мочи и выделений влагалища в период течки. Но в работах Донована [Donovan, 1967, 1969] показано, что секреция анальных сумок самок собак в течке имеет характерный тип введение (инъекция) стероидных гормонов ускоряло вхождение самки в течку и изменяло секрецию ее анальных сумок, а предъявление полученного подобным образом секрета самцам вызывало повышенное половое возбуждение у последних. В редких случаях при сильном испуге собака способна произвольно выделить некоторое количество секрета из анальных сумок [Baker, 1962; Donovan, 1969].

Необходимо учитывать вероятное участие секрета анальных сумок в маркировочном поведении. Секрет анальных сумок может добавиться к фекалиям. О такой возможности указывали Бейкер [1962] для собаки и Ленер [Lehner, 1978; цит. по: Barette, Messier, 1980] для койота. Учитывая расположение анальных сумок между наружными и внутренними анальными мышечными сфинктерами, легко представить, что опорожнение сумок, служащих резервуаром секрета, происходит при мышечном сжатии при акте дефекации. То есть секрет анальных сумок произвольно выделяется крайне редко (при сильнейшем испуге), и потому принимает участие в маркировке лишь с участием фекалий. Но подобная маркировка у волчьих встречается, как уже указывалось, реже. Прямую функцию маркирования территории у волков имеет моча. Непосредственного же маркирования секретом анальных сумок, как у кошачьих, куных, виверровых, у волчьих, не наблюдается.

Волосной покров волков до сих пор недостаточно изучен. Есть данные только по густоте волос в зависимости от региона [Огнев, 1947; Цереветинов, 1951; Замахова, 1979]. Детальному строению волос уделялось мало внимания. Размеры волос индивидуальны для каждой особи (табл. 19). По строению сердцевинки нельзя говорить о специфичности вида, так как у волка и шакала по структуре она схожа. Распределение рисунка кутикулы по длине стержня характерно для всех представителей семейства.

В зависимости от экологических и географических условий структура волосного покрова волка имеет ряд приспособительных черт. Тундровой волк, обитающий в более суровых климатических условиях, имеет больше порядков остевых волос, чем волки из средней полосы нашей страны. Волосы тундрового волка значительно длиннее и их сердцевина развита лучше по сравнению с другими изученными волками. Кутикула в промежуточных зонах у остей всех порядков тундрового волка состоит из чешуй, свободные края которых неплотно прилегают к корковому слою. Это, вероятно, создает дополнительную воздушную прослойку. У волков средней полосы наблюдается двойной рисунок кутикулы в промежуточных зонах остевых волос. Поверхность волоса, обращенная к телу, состоит из чешуек полуовальной формы, высота которых возрастает по длине стержня. Чешуйки противоположной стороны значительно меньше по высоте. Они имеют вид неправильных полуovalов. Свободные края чешуй слегка волнисты. Вероятно, это связано с внешними механическими воздействиями на шерстный покров.

У «зимних» волков пучки содержат большое количество пуховых волос. Особенно это выражено у тундрового волка, у которого число пуховых волос в пучке достигает 20—21. Тем самым обеспечивается большая густота меха, улучшаются его термоизоляционные свойства. Так как волосной покров подвержен различным механическим воздействиям, волосы обладают повышенной прочностью. Это обеспечивается прочным корковым слоем, тонкой бессердцевинной «ножкой». Существенное значение для предотвращения меха от истирания имеют бессердцевинные кончики волос. Особенно это выражено на запястье, где сердцевина практически отсутствует во второй дистальной половине стержня.

Возрастная изменчивость волосного покрова заключается в том, что у новорожденных волчат он слабо дифференцирован на порядки. Волосы значительно короче и тоньше, чем у взрослых зверей. По строению сердцевинки возрастная изменчивость выражена хорошо. У новорожденных тип сердцевинки совсем другой. Сердцевина состоит из своеобразных пластинок, которые пересекают сердцевинный канал. Пластинки располагаются параллельно друг другу и перпендикулярно к корковому слою. Они пронизаны небольшим числом мелких отверстий. Сезонная изменчивость волосного покрова волка выражена слабо. Она заключается лишь в изменении густоты покрова.

Структура волосного покрова шакала несколько отличается от волка. У шакала волосной покров представлен редкими направляющими, двумя порядками остевых волос и тремя порядками пуховых волос. Каж-

дый порядок остей, видимо, выполняет определенную функцию. Первый порядок (кроющий) в основном предохраняет кожный покров от различных механических воздействий. Второй порядок в большей степени играет термоизоляционную функцию.

Однако говорить о видовой специфике структуры волосяного покрова волка нельзя. Если рассматривать дифференциацию волосяного покрова на порядки, то имеется много других животных, у которых разделение такое же [Соколов, 1973]. Рисунок кутикулы, очевидно, связан с приспособлением к условиям среды.

Скелет

Большинство исследователей основное внимание уделяли изучению анатомии собаки как домашнего животного, а специальных анатомических работ, посвященных волку и другим канидам, очень мало [Pflitzner, 1890; Hildebrand, 1954; Ellenberger, Baum, 1981]. Некоторые сведения имеются в сравнительно-анатомических сводках по млекопитающим [Bleinwille, 1864; Sappey, 1888; Bronn, 1890; Росоок, 1914; Sisson, 1927; Versluys, 1927; Matthew, 1930; Cabrera 1931; 1940; Lubosch, 1938; Nauck, 1938; и мн. др.].

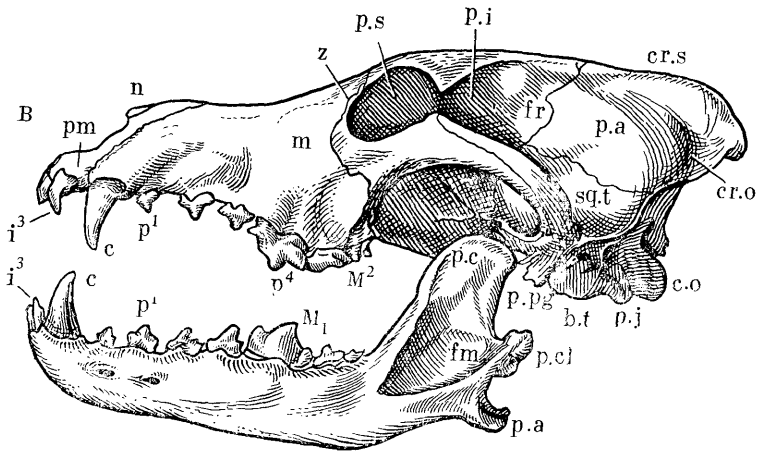
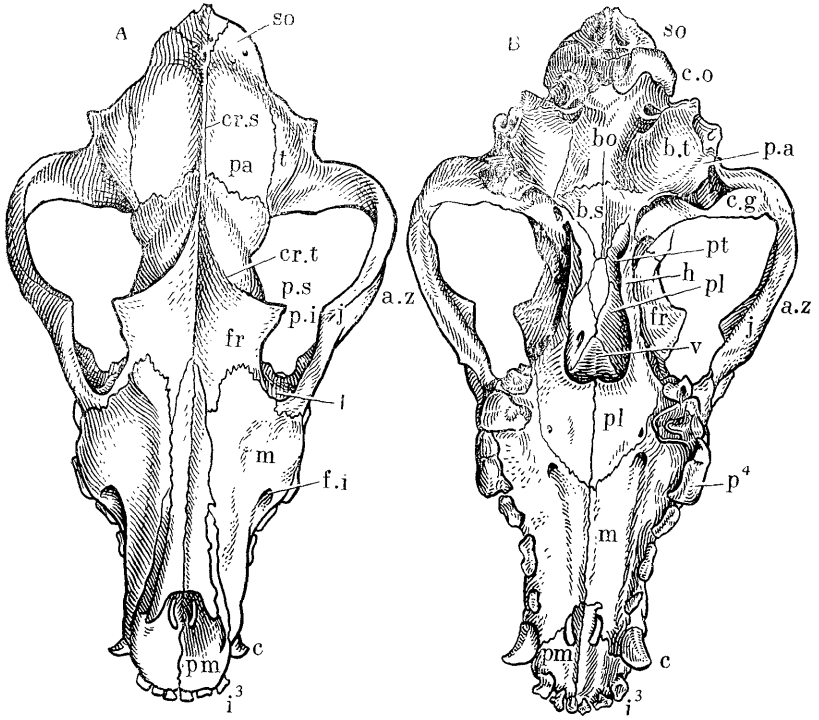
В этих сводках волк и собака, как правило, используются в качестве «эталона» хищников. В частности, это касается работ, посвященных локомоторному аппарату [Zimmerman, 1928; Steiner, 1942; Лесгафт, 1896, 1897; Dombowski, 1930; Касьяненко, 1948, 1958; Дружинин, 1936, 1951; Волковой, 1940; Мухамедгалиев, 1949; Джакашев, 1949; Hildebrand, 1952а, б; Манзий, 1957; Гамбарян, 1972; Роговский, 1973; Мельник, 1973, 1979; Пилищук, 1976, 1979]. Материалом для нашей работы послужили волки, отстрелянные в природе: 3 экз. из Грузии (кавказский подвид), 6 экз. из Белоруссии и Полесья и 2 экз. с Алтая (лесной подвид) и 1 экз.— из Норильска (тундровой подвид). Кроме того, использованы туши зверей из Киевского зоопарка и фондов Палеонтологического музея Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР.

Пользуемся случаем поблагодарить за помощь в получении материала Т. К. Бараташвили, Д. Д. Ставровского, А. Я. Бондарева и сотрудников Палеонтологического музея Института зоологии АН УССР.

Череп

Череп волка по внешнему виду и строению стоит ближе всего среди Canidae к черепу собаки.

Мозгоносовой череп, ограничивающий мозговую и носовую полости и образующий крышу рта, у волка больше, чем у собаки, вытянут в длину главным образом за счет лицевого отдела (рис. 51). Длина последнего составляет $62,6 \pm 0,1\%$ основной длины черепа или $168,5 \pm 2,9\%$ длины основания мозгового черепа. Линия вентральной поверхности мозгоносого черепа у волка почти прямая. Угол между плоскостью основа-



ния мозгового черепа, образованного телами затылочной и клиновидной костей и плоскостью костного неба, равен $169,5 \pm 0,9\%$. Изгиб происходит в основном в области пресфеноида.

Образующий мозговую капсулу отдел мозгоносового черепа, хотя и короче лицевого отдела, но также больше вытянут в длину, чем в ширину и высоту. Длина его основания составляет $37,2 \pm 0,3\%$ основной длины черепа. Наиболее широк он на уровне заднего края скулового отростка височной кости, чуть выше его основания. Здесь ширина составляет $87,6 \pm 1,4\%$ длины его основания и приблизительно равна его ширине между соседними отростками каменной кости ($86,9 \pm 1,3\%$).

Ростральное мозговое череп суживается, причем больше у основания, чем у крыши (рис. 51, 52). Его наименьшая ширина в области крыши черепа находится на уровне зрительного отверстия, составляя $51,3 \pm 1,2\%$. Вентрально, к месту расположения ушоянутого отверстия, она суживается до $22,7 \pm 0,7\%$. Высота рассматриваемого отдела черепа на уровне базисфеноида составляет $77,7 \pm 1,5\%$.

Лицевой отдел мозгоносового черепа массивней, чем у собаки. Наиболее широк он в области корней скуловых дуг, где его ширина составляет $61,2 \pm 0,8\%$ длины лицевого черепа или $103,1 \pm 0,9\%$. Отсюда он постепенно суживается в ростральном направлении, и на уровне клыка его ширина составляет только $32,9 \pm 0,5\%$ длины, или $55,4 \pm 0,7\%$. Суживается этот отдел черепа также дорсокаудально. Наименьшая ширина между внутренними краями орбит равна $31,2 \pm 0,9\%$ длины лицевого черепа, или $52,6 \pm 1,0\%$ (рис. 51). Высота лицевого отдела черепа, определяемая расстоянием *staphylion-nasion*, равна $47,1 \pm 1,2\%$ его длины, или $79,6 \pm 3,1\%$ домч¹.

Затылочная область черепа ограничена дорсально хорошо развитой выйной линией, продолжающейся вентролатерально в височный гребень, ограничивающий эту область дорсолатерально (рис. 51). Вентральная ее граница образована задним контуром затылочных мышечелков и расположенным между ними большим затылочным отверстием и яремными от-

¹ Здесь и далее домч — длина основания мозгового черепа.

←

Рис. 51. Череп волка

A — вид сверху;
 B — то же, снизу;
 B — то же, сбоку
so — supraoccipitale;
bo — basioccipitale;
c. o — condylus occipitalis;
pa — parietale;
cr. s. — crista sagittalis;
cr. o — crista occipitalis;
b. t — bulla tympanica;
p. a. — porus acusticus;
bs — basisphenoidale;
c. g — cavitas glenoidalis;

p. pg — proc. retro articularis
p. j — proc. jugularis;
t — temporale;
sq. t — squama temporalis;
fr — frontale;
cr. t — crista temporalis;
a. z — arcus zygomaticus;
j — jugale;
p. s. — proc. postorbitalis superior;
p. i. — proc. postorbitalis inferior;
i — lacrimale;
pl — palatinum;
pt — pterygoideum;
h — h mulu;
m — maxillare;
n — nasale;
f. i — foramen infraorbitale;
pm — praemaxillare;
p. c — proc. coronoides;
p. cl — proc. condyloideus;
p. a — proc. angularis;
f. m — fossa masseterica;
I — incisivi;
C — caninus;
P — praemolares;
M — molares

ростками. В основе затылочной области у волка лежат чешуя и боковые части затылочной кости. Последние латерально дополняются узкими полосками сосцевидной части каменистой кости (рис. 51). Характерно для волка, что мышелки затылочной кости выдаются каудальной плоскости ее чешуи, ограничивающей большое затылочное отверстие дорсально. Выше каждого мышелка располагается четко очерченная дорсальная мышелковая ямка, над которой открывается for. supracondylaris. Особо характерны для волка сильно развитые выйная линия и наружный затылочный выступ, значительно выдающиеся каудально. Затылочная область из-за этого в верхней половине приобретает ростральную вогнутость. Яремные отростки у волка выступают вентральной барабанного пузыря (рис. 51).

Дорсальная стенка мозгопосового черепа образует крышу мозговой и носовой полостей. Граница между ними располагается в сегментальной плоскости, проходящей касательно заднему краю верхушки скулового отростка лобной кости. Она совпадает с местом проекции на крышу черепа решетчатого отверстия. Следовательно, над мозговой полостью лежит больший участок лобной кости, чем над носовой полостью. Крыша мозговой полости простирается от выйной линии до указанной сегментальной плоскости. Ее образуют, располагаясь последовательно, узкая полоска теменной пластинки чешуи затылочной кости, теменные и лобные кости. Каудально между теменными костями лежит межтеменная косточка. Для этой части крыши черепа волка характерен сильно развитый наружный сагиттальный гребень, тянущийся от выйной линии до разветвления его на наружные лобные гребни. Место этого ветвления у волка, в отличие от собаки, находится постоянно в области лобных костей, хотя и не на одинаковом расстоянии от их каудального края у различных экземпляров. Наружные лобные гребни направляются ростролатерально к заднему краю скулового отростка лобной кости. Дорсальная поверхность мозгового черепа у волка относительно узкая. В пределах расположения сагиттального гребня она плавно переходит в боковую стенку черепа и, наоборот, резко отделяется от нее наружным лобным гребнем.

Спинку носа образуют: передний меньший участок лобных костей, носовые кости и прилежащие к последним участки верхнечелюстных костей и носовых отростков резцовых костей. В ростральной трети спинка носа немного выпукла. От глазницы рассматриваемая область четко отделяется орбитальным краем, но плавно переходит в щечную поверхность лица. Рострально спинка носа оканчивается каудально вогнутой дугой, образованной концами носовых костей, продолжающихся по бокам, в латеральные отростки (рис. 51).

Лагеральная поверхность черепа имеет сложный рельеф (рис. 51). Поверхностно на ней располагается скуловая дуга. Непосредственно на стенках черепа находятся: височная ямка, под ней — область уха, впереди, простираясь отчасти на лицевой череп, — орбита и ниже ее — клипонебная ямка. Остальную, рострально расположенную часть, обозначают боковой поверхностью лица. Скуловая дуга образована скуловым

отростком височной кости и височным отростком скуловой кости, косо соединяющихся между собой на протяжении средней трети дуги.

Каудальный конец дуги отходит от чешуи височной кости почти под прямым углом в латеральном направлении. Затем дуга заокругленно поворачивает рострально и, идя вначале с небольшим латеральным, а дальше медиальным отклонением, присоединяется к телу скуловой кости. Скуловая дуга на всем протяжении выпукла дорсально, причем степень ее изогнутости больше всего в средней части височного отростка скуловой кости. На этом же уровне на его верхнем крае возвышается небольшой лобный отросток. Он служит местом прикрепления *lig. orbitale*, тянущейся к *proc. zygomaticus ossis frontalis* и замыкающую каудально орбитальное кольцо. Вентрально на скуловом отростке височной кости расположена вытянутая в ширину слегка вогнутая в продольном направлении суставная поверхность. Ее медиальная половина каудально переходит на мощный и длинный вендорострально изогнутый позадисуставной отросток.

Височная ямка (*fossa temporalis*), служащая местом прикрепления височного мускула, располагается у волка, как и у других хищных, не только на боковой, но захватывает и дорсальную стенку мозговой капсулы. Ее ограничивают: вентрально основание скулового отростка височной кости и примыкающий каудально к телу участок височного гребня, каудовентрально-височный гребень, продолжающийся выше в выйную линию, дорсально — наружный сагиттальный гребень и наружный лобный гребень до скулового отростка лобной кости (рис. 51). Ростровентрально височная ямка у волка широко сообщается с орбитой. Их можно разделить условной линией, тянущейся от переднего края основания скулового отростка височной кости к основанию скулового отростка лобной кости. В основе височной ямки лежат: полностью теменная кость, прилегающая к ней сзади узкая полоска теменного отдела чешуи затылочной кости, чешуя височной кости, отдел лобной кости, ограниченный сверху наружным сагиттальным и наружным лобными гребнями и верхний отдел височного крыла базисфеноида.

Ушная область лежит ниже височной ямки, отделяясь от нее височным гребнем (рис. 51). Рострально она примыкает к основаниям скулового и позадисуставного отростков, а вентральная ее граница проходит по соответствующему рельефу барабанного пузыря. Образована она в основном упомянутым пузырем, который у волка довольно обширный, несколько уплощен вендорострально и несет на вентральной поверхности округлый гребень, направляющийся от яремного отростка ростромедиально. Внешняя поверхность пузыря гладкая. Дорсально к пузырю примыкает сосцевидная часть каменной кости и маленький у волка *proc. reotrotympanicus*. Он выступает вентрально от нижнего края затылочного отростка чешуйчатой кости и ограничивает каудально барабанную вырезку.

В барабанной вырезке расположено широкое отверстие паружного слухового прохода, ограниченное вентрально несколько выступающей стенкой барабанного пузыря. Каудально от него, между барабанным

пузырем и сосцевидным отростком находится вытянутое в длину неправильно овальное наружное отверстие лицевого канала. Ростральпо от наружного слухового отверстия в чешуе височной кости лежит позадисуставное отверстие, ведущее в височный проход.

Костная глазница (*orbita*) у волка ростральпо ограничена незамкнутым дорсолатерально костным орбитальным кольцом. Оно образовано: дорсальноскуловым отростком лобной кости и ее орбитальным краем, продолжающимся ростровентральпо в орбитальный край слезной и затем вентральпо в этот же край скуловой кости. Вентральпо ее ограничивает височный отросток скуловой кости вместе с возвышающимся сзади на нем лобным отростком. Каудально орбитальное кольцо замыкается *lig. orbitale*, тянущейся от лобного отростка скуловой кости к скуловому отростку лобной кости.

Каудально от орбитального кольца орбита имеет лишь медиальную костную стенку треугольной формы, обращенную притупленной вершиной к глазничной щели и слегка вогнутой медиально (рис. 51). В основе этой стенки глазницы лежат: крыло пресфеноида и орбитальные части лобной, слезной и отчасти скуловой костей. Каудодорсально орбита граничит с височной ямкой, а от расположенной ниже крылонебной ямки отделена хорошо выраженным у старых животных гребешком. В верхушку глазницы, расположенную на крыле пресфеноида, открывается довольно большая, почти круглой формы глазничная щель. Дорсоростральпо, будучи отделенным от нее тонкой костной перемычкой, открывается значительно меньших размеров зрительное отверстие. У некоторых животных вентро-каудально от глазничной щели открывается сравнительно небольшое круглое отверстие. У большинства животных его снаружи не видно, поскольку оно открывается в крыловую канал.

Ростродорсально от глазничной щели, уже на орбитальной части лобной кости, находятся два маленьких лежащих одно над другим решетчатые отверстия. У орбитального края вверху на слезной кости располагается ямка слезного мешка, выше ее, на орбитальной части лобной кости, находится ямка для начала вентрального косо́го мускула глаза и еще выше, у основания скулового отростка лобной кости, — блоковая ямка.

Крылонебная область располагается ниже орбиты. Каудально она простирается до заднего обрамления рострального отверстия крылового канала, гранича здесь с подвисочной ямкой. Ростральный ее конец располагается в крылонебной ямке. В основе этой области лежат: крыловидный отросток базисфеноида, крыловидная кость и перпендикулярная пластинка небной кости, которая образует и медиальную стенку крылонебной ямки. Латеральную и вентральную стенки этой ямки образует верхняя челюсть, в частности верхнечелюстной бугор. Поверхность этой области шероховата, на ней находятся легкие возвышения в виде гребешков и бугорков — следы прикрепления крыловидных мускулов. Каудально в эту область открывается крыловой канал, внутрь которого, вблизи его растрального отверстия, у некоторых животных открывается круглое отверстие. В передней стенке крылонебной ямки находятся три отверстия: верхнечелюстное, ведущее в подглазничный канал, самое большое,

расположено дорсолатерально в ямке. В ограничивающей это отверстие медиально небной кости находится непостоянное у волка щелеобразное отверстие, сообщающееся с носовой полостью; вентролатерально в ямке на небной кости находятся два, лежащие друг над другом отверстия, разделенные узенькой костной перемычкой. Дорсальное из них клино-небное ведет в носовую полость, а вентральное — каудальное небное отверстие ведет в большой небный канал.

Боковая поверхность лица у волка образована в основном верхне-челюстной костью. Каудально к ней примыкает узенькая полоска лицевой поверхности слезной кости и ниже тело скуловой кости, разветвляющееся на верхний — больший и нижний — меньший отростки. Рострально к ней прилегают носовой отросток и тело резцовой кости.

Лицевая поверхность в основном гладкая. Она слегка выпукла в прилежащей к спинке носа части и позади подглазничного отверстия, но плоско углублена впереди этого отверстия. На прилежащей к альвеолярному отростку части тела верхней челюсти видны пологие альвеолярные валики. Особенно выделяется валик, выпячиваемый корнем клыка (рис. 54).

Вентральная поверхность черепа. Эту поверхность можно разделить на четыре отдела: каудальную часть основания черепа, подвисочные ямки, межкрыловидную ямку и костное небо. Область каудальной части основания черепа (*pars caudalis basis cranii*) простирается от большого затылочного отверстия до линии, соединяющей корни крыловидных отростков. Эта линия разделяет базисфеноид на почти равные половины, точнее в рассматриваемой области лежит $45,3 \pm \pm 1,3\%$ его длины. Длина этой области составляет $43,6 \pm 0,7\%$ длины основания мозгового черепа. Латерально каудальная часть основания черепа граничит с яремными отростками, барабанным пузырьем и крыльями базисфеноида. В этой области располагаются: вентральная поверхность затылочных мышцелков, вентральная мышцелковая ямка, тело затылочной кости и задний участок базисфеноида (рис. 54). Вентральная мышцелковая ямка расположена между мышцелком затылочной кости и яремным отростком. У ее медиального края находится небольшое наружное отверстие канала подъязычного нерва, а ростролатерально от него лежит большое, овальной формы яремное отверстие. Вентральная поверхность основной затылочной кости несет ясный мышечный рельеф, наиболее выраженная часть которого представлена мышечными бугорками, частично распространяющимися и на прилежащий конец базисфеноида.

Парная подвисочная ямка (*fossa infratemporalis*) лежит между телом базисфеноида и скуловым отростком височной кости. Каудально она примыкает к барабанному пузырю, а рострально ограничена подвисочным гребнем и располагается на каудомедиальной части крыла базисфеноида. В эту ямку открывается каудально мышечнотрубный канал, над которым расположен небольшой мышечный отросток и расположен рядом медиально от него наружное отверстие сонного канала. Рострально от этих отверстий находится большое овальное отверстие (*for ovale*), медиально от которого у волка открывается маленькое не-

постоянное остистое отверстие (*for. spinosum*). У большинства животных оно представлено медиальной вырезкой в овальном отверстии. Почти посредине височной ямки лежит каудальное крыловое отверстие, ведущее в крыловую канал. Межкрыловидная ямка (*fossa mesopterygoidea*), которую обозначают также *fossa nasopharingea* или *choane* представляет собой вентрально открытый желоб, простирающийся от хоан до прикрепления каудального края крыловидной кости к базисфеноиду (рис. 51). Под хоанами понимаем отверстие, у волка на скелете непарное, ведущее из межкрыловидной ямки в носоглоточный канал (*meatus nasopharyngeus*). Расположено это отверстие в плоскости, проведенной перпендикулярно к твердому небу через середину его каудального края к верхней стенке мезоптеригонидной ямки. У волка хоаны, а следовательно и передний конец мезоптеригонидной ямки, располагаются чуть роstralной уровня верхнечелюстного бугра, впереди роstralного конца пресфеноида на $58,8 \pm 3,5\%$ его длины или $18,0 \pm 0,9\%$ длины основания мозгового черепа. У волка межкрыловидная ямка сильно вытянута в длину, но сравнительно узкая к тому же суживающаяся каудально. Ее длина составляет $66,9 \pm 2,2\%$ длины основания мозгового черепа, ширина у твердого неба $24,7 \pm 1,1\%$ домч, а на уровне *hamulus* $18,3 \pm 0,8\%$ этой длины. Глубина этой ямки у хоан составляет $13,4 \pm 0,3\%$ длины омч¹.

Межкрыловидную ямку у волка латерально ограничивают: крыловидная кость в ее каудальных $50,1 \pm 1,5\%$ длины этой ямки и роstralно от нее перпендикулярная пластинка небной кости. Линия соединения этих костей сильно извилиста и вариабельна по форме у различных экземпляров. Дорсальную стенку этой ямки образуют: передняя половина базисфеноида (точнее $52,9 \pm 1,5\%$ его длины), пресфеноид и крылья сошника (*alae vomeris*). Латерально к пресфеноиду и сошнику примыкает клинорешетчатая пластинка небной кости.

Костное небо. Этот отдел основания черепа представляет дно (вентральную стенку) носовой полости и костную крышу рта. Оно немного короче, чем лицевой отдел черепа в целом, составляя $87,3 \pm 1,1\%$ его длины. В образовании костного неба участвуют: горизонтальные пластинки небных костей, небные отростки верхних челюстей и небная поверхность тел резцовых костей с небными отростками (рис. 51). Горизонтальные пластинки небных костей дугообразно вдаются между верхними челюстями и располагаются в каудальном отделе костного неба, составляющем по срединной линии $34,9 \pm 0,4\%$ длины всего костного неба (рис. 51). Небные пластинки верхних челюстей срастаются по срединной линии на протяжении, составляющем $33,8 \pm 0,8\%$ длины костного неба. Резцовые кости лежат роstralно на небе, образуя $31,3 \pm 0,6\%$ его длины. Шире всего небо в области заднего края PM_4 , где его ширина равна $49,3 \pm 1,1\%$ его длины или $72,4 \pm 1,8\%$ длины омч. На уровне середины PM_4 на небном отростке верхней челюсти или чаще на шве между ним и небной костью располагается выходное отверстие большого небного канала — большое небное отверстие, от которого в роstralном направ-

¹ Здесь и далее омч — отдел мозгового черепа.

лении по небному отростку верхней челюсти вблизи ее альвеолярного отростка тянется плоский небный желоб (рис. 51). Каудально от этого отверстия на небной кости находятся одно или несколько отверстий, которыми открываются малые небные каналы. Наибольшие из этих отверстий и наиболее постоянное по расположению лежит обычно на уровне переднего края M_1 . Рострально на небе, по бокам от небных отростков резцовых костей, располагается парная, в форме вытянутого в длину овала, небная щель (*fissura palatina*). На шве между телами резцовых костей вблизи альвеолярного края открывается маленьким отверстием межрезцовый канал (*canalis interincisivus*).

На суженном ростральном конце черепа располагается вход в носовую полость. Он ограничен вверху телом резцовой кости латерально ее носовыми отростками и дорсально дугообразно вогнутым краем носовых костей. Вход в носовую полость яйцевидной формы с тупым концом, обращенным к телу резцовой кости. Его плоскость поставлена несколько косо дорсокаудально, так что высота входа составляет $69,0 \pm 0,9\%$ длины его овала.

Нижняя челюсть (mandibula) образована парными нижнечелюстными костями, сращение которых окостеневаает у волка, по-видимому, очень поздно. Каждая нижнечелюстная кость характеризуется относительно длинным телом (*corpus mandibulae*), но короткой и широкой ветвью (*ramus mandibulae*) (рис. 51). Высота ветви составляет $38,0\%$ длины всей нижней челюсти. Вентральный закругленный край кости характерен пологой выпуклостью, особо выраженной в пределах моляров. Каудально он вытягивается в значительной длины угловой отросток. Сосудистая вырезка на вентральном крае кости, обозначающая у млекопитающих границу между телом и ветвью кости, у волка отсутствует. Рострально щечная часть тела кости переходит в толстую, горизонтально поставленную, вентрально выпуклую резцовую часть. Альвеолярный край тела кости впереди несет три альвеолы для резцов, к которым сзади тесно примыкает широкая и глубокая альвеола для клыка. Каудально, отделяясь коротенькой диастемой, располагаются 7 альвеол для коренных зубов. У рострального конца внешней поверхности щечной части тела располагается два-три подбородочных отверстия. Переднее и самое крупное из них лежит на уровне промежутка между PM_1 и PM_2 .

Задний край ветви нижней челюсти переходит в низкий мышцелковый отросток, несущий на своем конце, обращенном дорсокаудально, почти поперечно поставленный выпуклый валик. Его передний край очень мелкой вырезкой отделяется от заднего края длинного и широкого венечного отростка. Передний край венечного отростка расширен и шероховат. Латерально на отростке лежит обширная и глубокая ямка большого жевательного мускула, ограниченная высокими передним и задним гребнями. Медиально на венежном отростке расположена слегка углубленная шероховатая мышечная площадка, а ниже ее на ветви нижней челюсти — отверстие, ведущее в нижнечелюстной канал.

Тело подъязычной кости волка (*basihyoideum*) довольно мощное, слегка сжатое и искривленное дорсовентрально. От его латерального

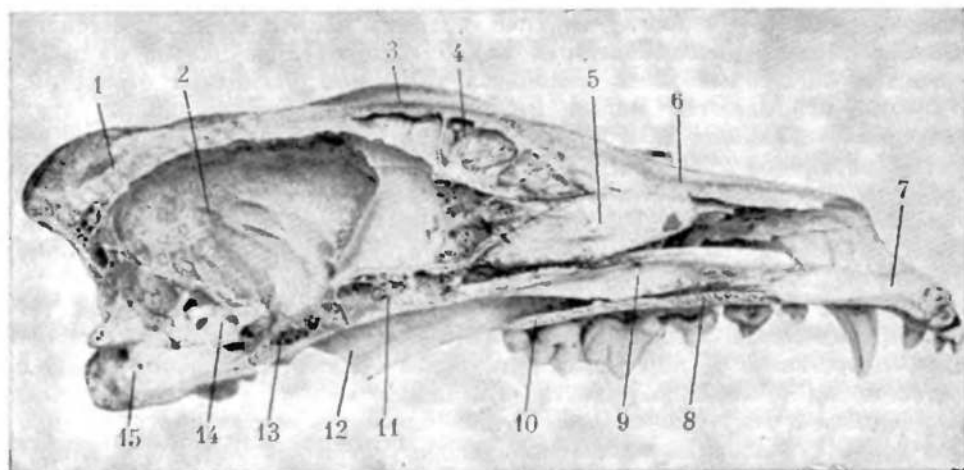


Рис. 52. Парамедиальный разрез черепа волка

- | | | |
|----------------------|--------------------|-----------------------|
| 1 — interparietale; | 6 — nasale; | 11 — praesphenoidale; |
| 2 — parietale; | 7 — praemaxillare; | 12 — pterygoideum; |
| 3 — frontale; | 8 — maxilla; | 13 — basisphenoidale; |
| 4 — sinus frontalis; | 9 — vomer; | 14 — petrosium; |
| 5 — ethmoidale; | 10 — palatinum; | 15 — occipitale |

конца с каждой стороны отходит в дорсокаудальном направлении слегка выпуклый латерально тиреогиоид, свободный конец которого остается хрящевым. Рострально от этого же участка тела отходит гиоидный рог, состоящий из четырех члеников. Прикрепляющийся суставом к телу кератогиоид, направляющийся рострально, более чем в два раза короче тиреогиоида. К его концу причленяется своим коротеньким хрящевым участком эпигиоид, направляющийся дорсокаудально, почти параллельно тиреогиоиду. Он чуть длиннее последнего. За ним следует в этом же направлении и почти равной длины стилогиоид, немного изогнутый в средней части. Прилежащий к эпигиоиду его коротенький участок остается хрящевым. Полностью хрящевой тимпаногиоид, сравнительно короткий (около половины длины эпигиоида), присоединяется к сосцевидному отростку.

Полости черепа. В черепе различают черепную полость (cavum cranii), носовую полость (cavum nasi) и околоносовые полости (sinus paranasales). Черепная полость у волка четко разделяется на два отдела: передний обширный, заключающий в себе большой мозг, и задний гораздо меньших размеров, служащий вместилищем ромбовидного мозга. Их разграничивают: дорсокаудально костный мозжечковый намет, вентролатеральный каменистый гребень и вентрально — спинка турецкого седла (рис. 52).

Отдел, заключающий большой мозг, наиболее широк на уровне расположения каменистой кости. Отсюда он постепенно суживается в рост-

ральном направлении, причем особенно резко в области пресфеноида. Здесь же происходит и постепенное опускание дорсальной стенки черепной полости вследствие расхождения внешней и внутренней пластинок лобной кости. Рассматриваемый отдел черепной полости каудодорсально, выше костного мозжечкового намета, ограничивают чешуя затылочной кости и межтеменная кость. Дорсальную и прилежащие к ней области боковых стенок с каждой стороны образуют теменная и лобная кости, а ниже — чешуя височной кости и крылья клиновидной кости. Обращенные в мозговую полость поверхности этих костей покрыты отпечатками извилин большого мозга, между которыми извиваются низкие гребешки и проходят ветвящиеся сосудистые желобки. Внутренний сагиттальный гребень у волка мало заметен, но хорошо выражены сопровождающие его по бокам сосудистые желобки, открывающиеся каудально в поперечный канал височного прохода. Этот канал прободает поперек костный мозжечковый намет и продолжается латерально в хорошо заметную боковую ножку канала, выходящую на вентральную поверхность черепа позади суставным отверстием (рис. 52).

На передней стенке черепной полости находится глубокая, непарная у волка решетчатая ямка. Обширный вход в нее, ограниченный лобной костью и пресфеноидом с его крылом, располагается на уровне переднего конца пресфеноида. На латеральной его стенке открывается решетчатое отверстие, которое часто бывает двойным. Стенки этой ямки образованы парной продырявленной пластинкой решетчатой кости. Петуший гребень (*crista galli*) мало заметен.

Нижнюю стенку рассматриваемой полости образуют базисфеноид и пресфеноид. Часть полости, расположенную над пресфеноидом, обозначают ростральной мозговой ямкой. Она простирается каудально до *crista orbitosphenoidalis*. Эта ямка ниже, уже и короче, чем лежащая позади нее средняя мозговая ямка. Под орбитосфеноидальным гребнем лежит желоб перекреста, из которого начинающийся канал ведет в зрительное отверстие. На дорсальной поверхности базисфеноида находится турецкое седло, спинка которого отделяет среднюю ямку черепа от задней. Латеральнее по базальной стенке средней черепной ямки тянутся два нервных желобка для ветвей тройничного нерва. Медиальный из них ведет в глазничную щель, а латеральный — в круглое отверстие. Каудолатерально от них располагается крупное у волка овальное отверстие. В большинстве отсутствующее остистое отверстие заменено вырезкой на внешнем крае овального отверстия. Сбоку от нервных желобов лежит довольно глубокая грушевидная ямка (рис. 52).

Задняя черепная ямка каудально широко сообщается большим затылочным отверстием с позвоночным каналом. В ее основе лежит тело и боковые части затылочной кости и каменистая кость. На дорсальной поверхности тела впереди находится поперечное углубление — мостовое вдавление, к которому сзади примыкает продольно лежащее вдавление продолговатого мозга. Дорсомедиально на внутренней поверхности каждого затылочного мыщелка лежит вход в мыщелковый канал, оральное отверстие которого открывается сзади в яремное отверстие. Медиально

и чуть вперед от входа в мышечковый канал располагается маленькое внутреннее отверстие канала подъязычного нерва. Почти в центре обращенной в мозговую полость поверхности каменистой кости лежит внутреннее слуховое отверстие. Впереди от него, пронизывая основание каменистого гребня, располагается отверстие для прохода тройничного нерва, а ростромедиально от этого отверстия, у переднего конца каменистой кости открывается внутреннее отверстие сонного канала. Выше внутреннего слухового отверстия лежит отверстие соединительного хода к латеральной ножке височного хода. У заднего края каменистой кости располагается два щелевидных отверстия: выше наружное отверстие водопровода преддверия и под ним наружное отверстие водопровода улитки.

Носовая полость занимает лицевую часть мозгоносового черепа. Хрящевой носовой перегородкой, переходящей каудально в костную перпендикулярную пластинку решетчатой кости, она делится на правую и левую полости. Дорсально хрящевая носовая перегородка прикрепляется к хорошо развитому у волка перегородочному отростку носовой кости, а нижний край ее лежит в перегородочной бороздке сошника. В каудальной части носовые полости у волка разделяются крыльями сошника и поперечной пластинкой решетчатой кости на собственно носовую полость и лежащий под ней носоглоточный ход, ведущий в хоаны. Собственно носовая полость каудально оканчивается слепо, упираясь в дно носовой полости, образованное продырявленной пластинкой решетчатой кости. Эта полость плотно заполнена у волка хорошо развитыми раковинными костями, образующими вместе с покрывающей их слизистой оболочкой носовые раковины (рис. 52).

Различают раковинные кости, являющиеся частью решетчатой кости, и самостоятельную, не связанную с последней верхнечелюстную раковинную кость (*maxilloturbinalia*). Раковины решетчатой кости (*ethmoturbinalia*) представляют собой спирально закрученные костные пластинки, прикрепляющиеся сзади к продырявленной пластинке решетчатой кости. Сбоку они крепятся к латеральной пластинке этой же кости, а у волка (некоторые из них) еще к дорсальной и прилежащей к последней в верхнем участке медиальной ее пластинке. У волка они характерны усаживающими их вторичными и третичными пластиночками, значительно увеличивающими площадь покрывающего их обонятельного эпителия.

Раковины решетчатой кости делят на внутренние, более крупные (*endoturbinalia*) обладающие у волка особенно большими размерами и более мелкие наружные раковины (*ectoturbinalia*). Внутренних раковин у волка 4. Наиболее крупная из них дорсальная, она тянется почти до входа в носовую полость и фиксируется к гребню, проходящему по внутренней поверхности носовой кости и называется потому еще носовой раковиной. Очень далеко вперед простираются у волка также и лежащие ниже вторая и третья внутренние раковины. Наружные раковины гораздо короче. Они не выходят за пределы решетчатой кости. Располагаются они у волка, как и у собаки, в один ряд, по 6 штук, но сложно

закручиваются, разделяясь в основном на две в разные стороны заворачивающиеся пластинки.

Верхнечелюстная раковина, или нижняя носовая раковина, прикрепляющаяся к раковинному гребню верхнечелюстной кости, у волка сравнительно очень короткая. Ее основная пластинка разделяется на верхний и нижний завиток со сложным внешним рельефом. Между носовой раковиной и крышей носовой полости, образованной носовой костью и передним отделом внутренней пластинки лобной кости, расположен дорсальный носовой ход, распадающийся у раковин решетчатой кости на большое число ее ходов (*meatus ethmoidales*). Между дорсальной и вентральной раковинами проходит средний носовой ход, идущий тоже ко дну носовой полости, а между нижней раковиной и стенкой носовой полости, образованной костным небом, проходит вентральный носовой ход. Между раковинами и носовой перегородкой тянется щелеобразный общий носовой ход.

Околоносовые полости (*sinus paranasales*) представлены у волка двумя небольшими пазухами — верхнечелюстной и лобной. Первая расположена в заднем отделе верхней челюсти. Лобная парная пазуха лежит в передних $2/3$ лобной кости между ее внешней и внутренними пластинками и разделяется на медиальный, латеральный и роstralный отделы.

Позвоночный столб

Позвоночный столб волка, как и других млекопитающих, — это сложное, полифункциональное образование — он и основа внутреннего скелета, иместилище для спинного мозга, и место подвески внутренних органов, и «мост», соединяющий грудные и тазовые конечности в единый локомоторный аппарат. Всем этим требованиям он удовлетворяет потому, что с точки зрения биомеханики представляет собой сложную биомеханическую, упругоэластическую и несущую конструкцию тела. Статодинамическую характеристику позвоночного столба волка создают жесткие, эластические и сократительные его компоненты. Форма и назначение этих компонентов принципиально не отличаются у волка от таковых других собачьих и даже млекопитающих в целом.

В настоящем разделе мы не стремимся дать подробного анатомического описания отдельных частей скелета позвоночника волка, оно выполнено в виде иллюстративного материала с подробными комментариями (рис. 53—55). Рассмотрим лишь некоторые, наиболее существенные отличительные особенности скелета позвоночника волков различных популяций и других канид.

Позвоноковая формула для исследованных нами волков такова:

$$C_7 - Th_{13} - L_7 - Sc_3 - Ca_{20-22}$$

Шейные позвонки (*vertebrae cervicales*) (рис. 53). Популяционные различия заключаются лишь в топографии отверстий. У волка, как и у собаки домашней и лисицы, суставная поверхность мыщелков затылочной кости не является эллипсовидной выпуклостью, а состоит из дорсокау-

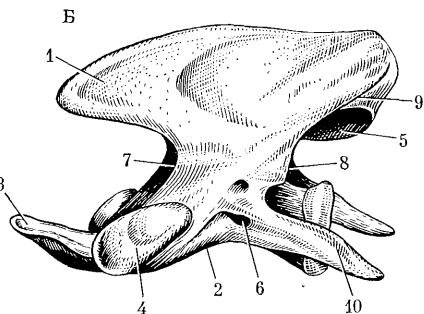
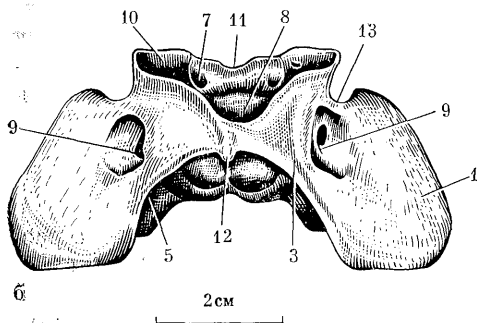
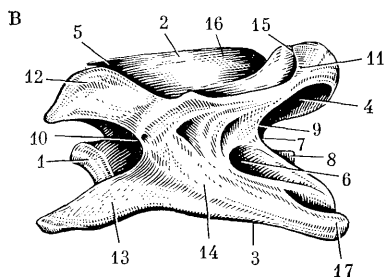
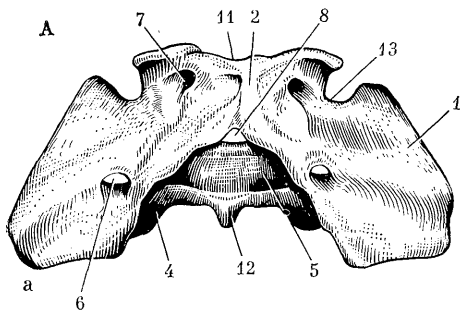
дального и вентрокаудального покатов, сходящихся под углом. В силу этого движение головы в атланта-затылочном суставе вокруг поперечной оси ограничено, а вокруг вертикальной — свободно.

Грудной отдел (pars thoracalis) рис. 54) представлен 13 позвонками.

Рис. 53. Шейные позвонки волка

- A** — первый шейный позвонок (atlas), вид сверху (а) и снизу (б)
 1 — ala atlantis,
 2 — arcus dorsalis,
 3 — arcus ventralis,
 4 — facies articularis caudalis,
 5 — facies articularis cranialis s. fovea dentis,
 6 — foramen transversarium,
 7 — foramen intervertebrale s. for. vertebrale laterale,
 8 — foramen vertebrale,
 9 — fossa atlantis,
 10 — fovea articularis cranialis
 11 — incisura cranialis arcus dorsae,
 12 — tuberculum ventrale,
 13 — incisura alaris
Б — второй шейный позвонок волка (epistropheus s. axis) с левой стороны:

- 1 — crista epistrophei,
 2 — crista ventralis,
 3 — dens epistrophei,
 4 — facies articularis cranialis,
 5 — facies articularis caudalis,
 6 — foramen transversarium,
 7 — incisura vertebrale cranialis,
 8 — incisura vertebrale caudalis,
 9 — processus articularis caudalis;
 10 — processus transversus
В — третий шейный позвонок волка (с левой стороны):
 1 — caput vertebrae,
 2 — crista dorsalis,
 3 — crista ventralis,
 4 — facies articularis caudalis,
 5 — facies articularis cranialis,
 6 — foramen transversarium,
 7 — foramen vertebrale,
 8 — fossa vertebrae s. facies terminalis caudalis,
 9 — incisura vertebrale caudalis,
 10 — incisura vertebrale cranialis,
 11 — processus articularis caudalis,
 12 — processus articularis cranialis;
 13 — processus costarius, s. tuberculum ventrale, s. cuspis cranialis processu transversi,
 14 — processus costotransversarium,
 15 — processus mammillaris;
 16 — processus spinosus,
 17 — processus transversus, s. tuberculum dorsale, s. cuspis caudalis processu transversi

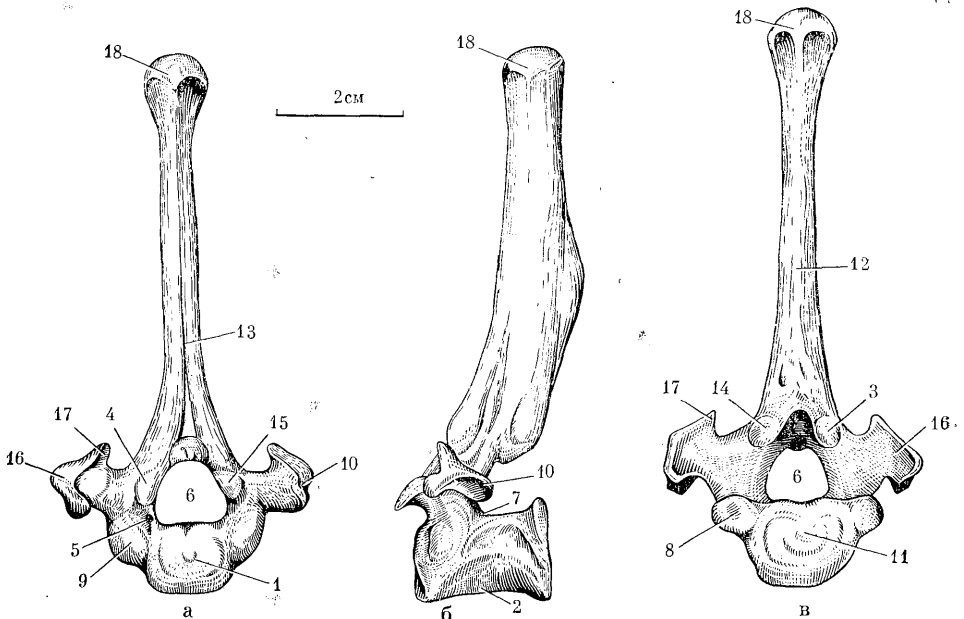


В области холки у волка на первых шести грудных позвонках остистые отростки очень длинные и расположены вертикально, последующие отростки укорачиваются и наклонены каудально, вплоть до 11-го позвонка, у которого остистый отросток вновь направлен вертикально (антикраниальный позвонок). Дорсальные концы остистых отростков первых грудных позвонков несколько расширены, а последующих — заострены. Самый длинный из них — остистый отросток 3-го грудного позвонка у волка, 4-й у собаки, шакала и лисицы.

Поясничный отдел (*pars lumbalis*) состоит из семи позвонков (рис. 55). Наибольшее разнообразие у различных волков демонстрируют отростки поясничных позвонков. Так, поперечные отростки у кавказского волка наиболее массивные, пластинчатые и на концах раздваиваются; у лесного и тундрового волков эти отростки с закругленными концами. У кавказского волка эти отростки наклонены вперед и вниз сильнее, чем у других.

Рис. 54. Третий грудной позвонок волка

- | | | |
|---|--|---|
| <i>a</i> — вид спереди; | 7 — <i>tinc.sura vertebralis caudalis</i> | 14 — <i>processus articularis caudalis</i> , |
| <i>б</i> — то же, с левой стороны; | 8 — <i>fovea costalis caudalis</i> , | 15 — <i>processus articularis cranialis</i> , |
| <i>в</i> — то же, сзади: | 9 — <i>fovea costalis transversalis</i> , | 16 — <i>processus costotransversarius</i> , |
| 1 — <i>caput vertebrae</i> , | 10 — <i>fovea costalis transversalis</i> , | 17 — <i>processus mammillaris</i> , |
| 2 — <i>crista ventralis</i> , | 11 — <i>fossa vertebrae</i> , | 18 — <i>tuber processu spinosi</i> |
| 3 — <i>facies articularis caudalis</i> , | 12 — <i>processus spinosus</i> , | |
| 4 — <i>facies articularis cranialis</i> , | 13 — <i>margo cranialis processu spinosi</i> , | |
| 5 — <i>foramen transversarium</i> , | | |
| 6 — <i>foramen vertebrale</i> , | | |



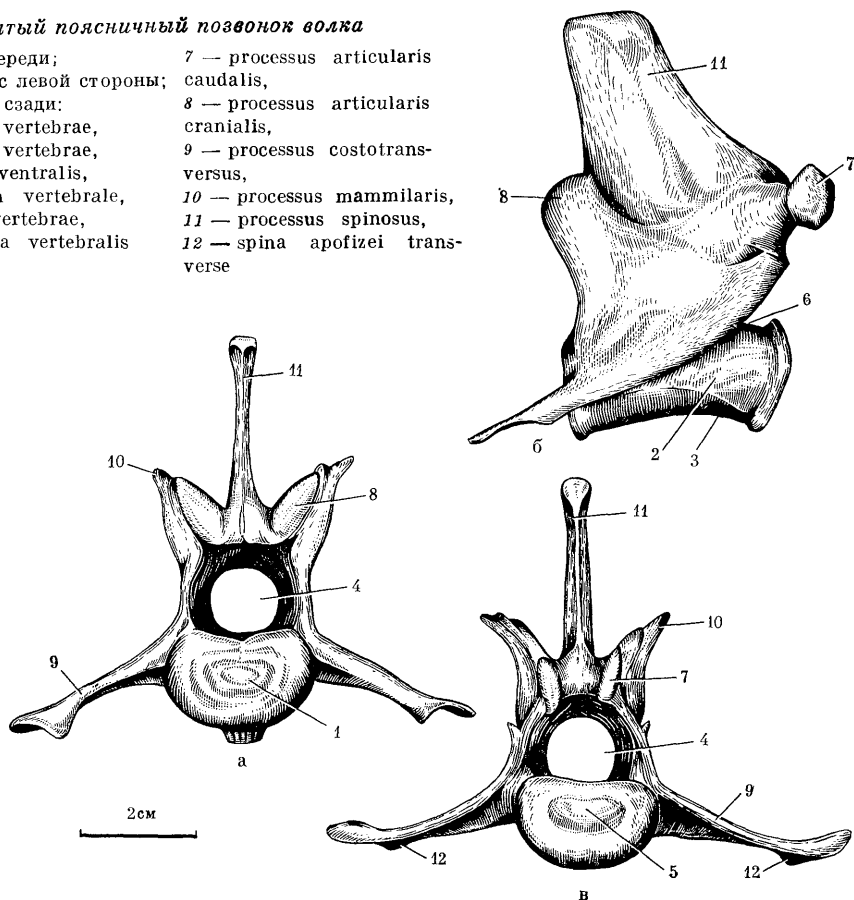
волков. Особый интерес представляют смещения поперечных отростков поясничных позвонков на тела этих позвонков. У лесного волка из Полесья поперечные отростки последнего поясничного позвонка укорачиваются и сужаются. У тундрового волка на вентральном гребне тела 3-го позвонка имеется бугорок. Подобное образование наблюдалось нами и у обыкновенной лисицы, а также у льва (из семейства кошачьих).

Крестцовая кость (os sacrum) (рис. 56). Самым высоким является то первый (тундровый волк), то второй (кавказский и лесной) остистые отростки. Тела сросшихся позвонков у разных волков отличаются друг от друга межпозвоночными отверстиями: вентральными и дорсальными.

Хвостовых позвонков (vertebrae caudalis) у волка 20—22. Дуги и остистые отростки имеются на первых 5—6 позвонках, а на последних исчезли и сохраняются только тела и рудименты дуг — парные бугорки. На вентральной поверхности тел всех позвонков есть рудименты гемальных дуг.

Рис. 55. Пятый поясничный позвонок волка

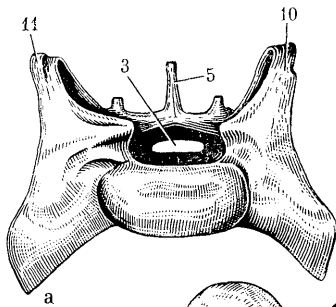
- а — вид спереди; 7 — processus articularis caudalis,
 б — то же, с левой стороны; 8 — processus articularis cranialis,
 в — то же, сзади: 9 — processus costotransversus,
 1 — caput vertebrae, 10 — processus mammillaris,
 2 — corpus vertebrae, 11 — processus spinosus,
 3 — crista ventralis, 12 — spina apofizei transverse,
 4 — foramen vertebrale, 5 — fossa vertebrae,
 6 — incisura vertebralis audalis,



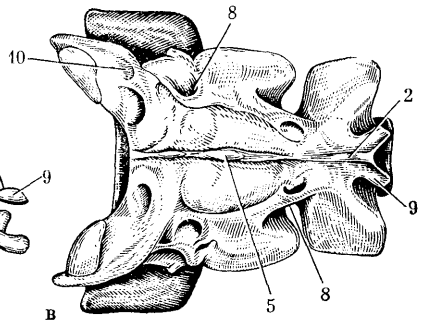
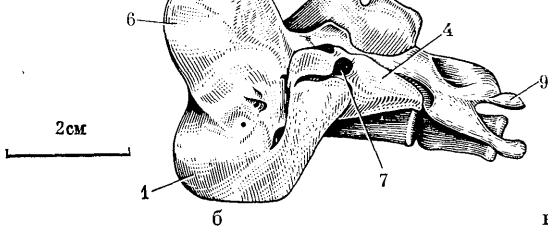
Относительные размеры отделов позвоночного столба. Для понимания функциональной специфики позвоночного столба и различных волоков определялась абсолютная и относительная длина каждого отдела позвоночника (табл. 20). Ввиду небольшого числа исследованных животных приводим только средние арифметические данные. Оказалось, что самая короткая шея — у кавказского волка (23,4%), у тундрового она составляет 26,0% и самая длинная — у лесного волка из Березинского заповедника — 29,8%. Исследования, проведенные нами на других хищниках, показали, что, чем массивнее голова, тем относительно короче шейный отдел. Уменьшение длины шеи наблюдается и у животных, передвигающихся преимущественно прыжками. Инерционные силы, как бы насаживая голову на шею, компрессируют ее и создают большую компактность переднего отдела позвоночника.

При поступательной локомоции частотно-амплитудные характеристики размаха движений позвоночного столба зависят, прежде всего, от длины

Рис. 56. Крестец волка



- | | |
|--|---|
| <i>a</i> — вид спереди; | 5 — <i>crista sacralis media</i> , |
| <i>б</i> — то же, с левой стороны | 6 — <i>facies auricularis</i> , |
| <i>в</i> — то же, сзади: | 7 — <i>foramen interarcuale</i> , |
| 1 — <i>ala sacralis</i> , | 8 — <i>foramen sacrale dorsale</i> , |
| 2 — <i>apex ossis sacri</i> , | 9 — <i>processus articularis caudalis</i> , |
| 3 — <i>canalis sacralis</i> , | 10 — <i>processus articularis cranialis</i> , |
| 4 — <i>crista sacralis lateralis</i> , | 11 — <i>processus mammillaris</i> |
| s. <i>articularis</i> , | |



2см

грудного и поясничного отделов, связывающих передние и задние конечности в единый локомоторный аппарат. Поскольку грудной отдел не обладает большой подвижностью, то основное значение в разбросе передних и задних конечностей при беге принадлежит поясничному отделу. Из табл. 20 видно, что более длинная поясница у тундрового волка (30,0%) и лесного из Киевской обл. (30,2%). У кавказского волка поясница несколько короче (26,9%).

Короткая крестцовая кость создает благоприятные условия для быстрой балансировки тела относительно подвздошно-крестцового сочленения. При этом расположенные впереди и позади сочленения отделы

Таблица 20. Абсолютные (в см) и относительные (в %) показатели длины отделов позвоночника

Вид животного	n	Длина отделов								Общая длина
		шейного		грудного		поясничного		крестцового		
		см	%	см	%	см	%	см	%	
Волк тундровой	1	25,0	26,0	34,0	35,4	29,0	30,0	8,0	8,3	96,0
Волк кавказский	3	20,0	23,4	35,0	40,9	23,0	26,9	7,5	8,5	85,5
Волк лесной (Белоруссия)	5	27,0	29,8	32,0	35,3	25,0	27,6	6,5	7,2	90,5
Волк лесной (Полесье)	3	23,0	28,9	28,0	35,1	24,0	30,2	4,6	5,8	79,5
Динго	1	24,2	28,8	28,0	38,2	21,7	29,6	4,7	6,2	73,2
Шакал	1	18,0	28,6	23,0	36,5	18,0	28,6	4,0	6,3	63,0
Собака	3	20,0	27,8	26,0	36,1	21,0	29,2	5,0	6,9	72,0
Енотовидная со- бака	1	12,2	26,7	17,2	37,8	13,5	29,7	3,5	6,0	45,5
Лисица	2	14,5	27,9	19,0	36,5	16,0	30,8	2,5	4,8	52,0
Песец	1	10,0	24,3	15,5	38,0	13,0	31,7	2,5	6,2	41,0

позвоночника выступают в роли рычагов, из которых передний обременен тяжестью тела, а задний — противодействующей этому силой мышц. От соотношения длины плеч этих рычагов зависит преобладание выигрыша в силе или скорости. Перемещение тела задними конечностями будет совершаться тем легче и с меньшей затратой мышечной энергии, чем длиннее отдел позвоночника, расположенный позади крестцово-подвздошного сочленения и наоборот. Наши данные показывают, что длинный крестец более свойственен кавказскому (8,5%) и тундровому (8,3%) волкам, средний — у лесного березинского волка и самый короткий — у волка из украинского Полесья (5,8%). У других канид межвидовые различия в длине крестца не превышают 1%. Самый же короткий крестец из всех хищников у лисицы (4,8%).

В биомеханике локомоции хищных грудной отдел является своеобразным рычагом для приложения силы эпаксиальной мускулатуры, разгибающей позвоночник, и мускулатуры подвешивающего пояса передней конечности. Длинный грудной отдел обеспечивает этим мускулам выигрыш в силе, а не в скорости действия, а короткий — наоборот. Данные наших исследований показывают, что самый длинный этот отдел у кавказского волка (40,9%).

Суммарная длина поясничного и грудного отделов у волков составляет от 70 до 80% общей длины позвоночного столба, причем длинной пояснице соответствует короткий грудной отдел и наоборот. Среди исследованных по этому признаку животных можно выделить три типа. К первому относится кавказский волк, который обладает очень коротким шейным и поясничным отделами и длинными грудным и крестцовым.

В связи с этим локомоторная роль позвоночника у него выражена слабее, чем у других, — в нем преобладает жесткость. Кю второму типу принадлежит тундровой волк, а к третьему — с самой большой подвижностью позвоночника — лесной волк из Белоруссии и Украинского Полесья.

Сами позвонки изучались анатомически (в общем они оказались сходными с собачьими) и морфометрически по схемам В. П. Алексеева [1966] и Дюрста [Duerst, 1926]. В шейном отделе тела позвонков вытянуты в длину и имеют в разной степени выраженную опистоцельность. Кроме этого, у некоторых шейных позвонков (III—VI) головки и ямки тел расположены не в параллельных плоскостях, а под углом в 30° , что связано с изгибами шейного отдела. Краниальная и каудальная высоты тел (головки и ямок) позвонков у исследуемых волков возрастают от C_3 до C_7 . Ширина и длина тел шейных позвонков уменьшается в каудальном направлении. Последний шейный позвонок самый короткий, а третий — самый длинный. Характер сочетания показателей длины, ширины и высоты тел шейных позвонков у волков разных популяций различный, но никогда ни высота, ни ширина тел шейных позвонков не превосходят их длину. Головки некоторых позвонков на сегментальном сечении имеют преимущественно форму параллелепипеда (четыреугольника) с закругленными углами, а ямки — круглую, поперечновытянутого овала или же форму закругленного треугольника.

Горизонтально-овальная форма сечения головок и ямок тел шейных позвонков (преимущественно VI и VII) обеспечивает большую подвижность этого участка шеи в сагиттальной плоскости. Казалось бы, что круглая форма головок и ямок тел шейных позвонков должна обеспечивать равноценное движение в разных плоскостях. Однако, в отличие от других отделов позвоночника, здесь первостепенное значение имеет степень опистоцельности — степень искривленности головки и ямки. Сильная опистоцельность шейного отдела делает его более подвижным, чем грудной и даже поясничный.

Анатомических вариаций в шейных отделах волков мало. Можно лишь отметить, что у разных популяций волков несколько варьируют топография и диаметр отверстий в атланте, образующих систему желобов и капалов, где проходят спинномозговая артерия и 1-й спинномозговой нерв.

Тела грудных позвонков у исследованных волков слабо опистоцельны и не имеют выраженных перехватов («талией»), как у шейных позвонков. Длина тел грудных позвонков почти одинакова от 1-го до антиклинального позвонка, а дальше увеличивается. Лишь у волка лесного европейского и енотовидной собаки высота меньше ширины и длины тел позвонков. У других же волков эти промеры приблизительно равны. Форма головок и ямок грудных позвонков на сегментальном сечении не одинакова: в виде закругленного параллелепипеда у двух первых и круглая у последних восьми позвонков. Головки же последних грудных позвонков снова приобретают форму закругленного параллелепипеда, а ямки — поперечновытянутого овала.

Длина тел поясничных позвонков возрастает от 1-го до 4-го у всех без исключения волков. Последний же поясничный позвонок самый

короткий. Ни ширина, ни высота не превосходят длину тел. Форма сегментальных сечений головок и ямок по длине поясницы меняется от закрученного параллелепипеда (первые два поясничные позвонка) до поперечновытянутого овала. Как правило, самыми крупными являются позвонки каудальной части поясницы. Форма тел поясничных позвонков является близкой к трехгранной призме. Такая форма позволяет наилучшим образом сочетать значительную подвижность с достаточной сопротивляемостью прогибаниям позвоночника. Только тела последних позвонков имеют форму дорсо-вентрально-сжатого цилиндра. Такая форма обеспечивает лучшую подвижность в сагиттальной плоскости.

От степени развития, формы, величины и направленности их суставных фасеток зависит размах подвижности соединений позвонков и направленность этих движений. Степень выраженности суставных отростков у исследованных нами популяций волка в целом имеет тенденцию к увеличению в каудальном направлении, хотя в каждом отделе по-своему. Так, в шейном отделе эти отростки весьма сходны у 3, 4, 5 и 6-го позвонков. Здесь они мощные, несут на себе плоские фасетки, иногда несколько изогнутые в сагиттальной плоскости. Суставные фасетки краниальных суставных отростков ориентированы дорсально, а каудальных — вентрально. Иногда на 4-м и 5-м позвонках сочленовные фасетки вместо горизонтального занимают косое, конвергирующее к середине под углом 45° направление, что ограничивает боковую подвижность шеи.

Правые и левые суставные отростки 1-го и 2-го грудных позвонков волка широко расставлены, а их значительные по площади суставные поверхности направлены: краниальные — дорсомедиально, каудальные — вентролатерально. По мере приближения к антиклинальному позвонку суставные отростки слабо развиты и далее исчезают, а их фасетки перемещаются на невральную дугу позвонка, они плоские, горизонтальные. Начиная с антиклинального позвонка, суставные площадки увеличиваются в размерах, а фасетки меняют свое положение с горизонтального на сагиттальное. Поэтому движение между позвонками, лежащими впереди от антиклинального, происходит преимущественно в горизонтальной плоскости, а позадилежащих — в сагиттальной. Таким образом, у исследованных нами волков (как и у других хищников) в грудном отделе есть два типа межпозвоночных суставов: горизонтальные (или близкие к ним) в преантиклинальном и сагиттальные — в постантиклинальном отделах. Локомоторная роль этих суставов увеличивается кзади, достигая своего максимума на последнем грудном позвонке.

Правые и левые суставные отростки поясничных позвонков у волков сближены, а их суставные поверхности близки к сагиттальным, что благоприятствует подвижности поясницы в сагиттальной плоскости. Широко расставленные суставные отростки последних поясничных позвонков, особенно на границе с крестцом, у всех волков, безусловно, обеспечивают им большую площадь опоры, необходимую при передаче толчков, исходящих от задних конечностей. Значительная локомоторная сагиттальная гибкость поясничного отдела волка определяется именно большей подвижностью в межпозвоночных суставах.

Остистые отростки. Слабо развитые шейные остистые отростки волка не препятствуют подвижности головы относительно шеи и головы вместе с шеей относительно туловища. Эту подвижность осуществляют мышцы, идущие сюда от остистых отростков грудных позвонков (холки) и от головы. Однако удержание головы только мышцами было бы утомительно, и у волка от остистых отростков шейного отдела и черепа к холке отходит мощная эластическая выйная связка. Может быть, поэтому холка у волков (как и у копытных) довольно высокая и длинная. Остистые отростки холки длинные, расположены то вертикально, то наклонены каудально. Но холка является и конструкцией, «тушащей» реактивные силы, исходящие от передних конечностей в момент приземления животного. Длинные остистые отростки являются важным условием жесткости грудного отдела позвоночника.

В шейном отделе самым длинным остистым отростком наделен 7-й позвонок. Этот отросток имеет вид трехгранной пирамиды и направлен вертикально. Самый длинный этот отросток у тундрового волка, затем идет лесной волк из Белоруссии и Полесья и самый малый у кавказского волка. Длина остистых отростков грудных позвонков всех без исключения волков уменьшается в каудальном направлении, вплоть до антиклинального позвонка, а далее идут остистые отростки одинаковой длины. Грудные позвонки с самыми длинными остистыми отростками у различных волков одинаковы по счету — это 4-й и 5-й. Их длина хорошо согласуется со степенью наклона в каудальную сторону. Это позволяет им справиться с функцией амортизации толчков и сотрясений, испытываемых позвоночником при движении животного.

Межпозвоночные диски. Благодаря своей упругой деформации они являются самыми мощными демпферами. Каждый из них играет роль полусустава: он обеспечивает определенную подвижность тела одного позвонка относительно другого и выполняет роль амортизатора, «гасящего» толчки, исходящие от конечностей животного во время локомоции. Францезини [Franceschini, 1960] с полным основанием считает, что межпозвоночные диски играют ведущую роль в биомеханике позвоночника, являются его «душой».

Исходя из того, что толщина дисков дает довольно полное представление о реальных и потенциальных возможностях позвоночника к демпфированию, мы определяли суммарную толщину дисков у волков разных популяций и у других собачьих. Установлено большое различие этой толщины как в различных отделах позвоночника одного и того же животного, так и в соответствующих отделах разных животных (табл. 21).

Для правильной оценки этого показателя необходимо учитывать различное число дисков в каждом отделе. Из табл. 21 видно, что самая низкая удельная толщина дисков — в шейном, самая высокая — в поясничном отделах, хотя число этих дисков в разных отделах одинаковое. Низкие показатели доли хрящевой части в длине шейного отдела характеризуют не низкую подвижность этого отдела, а только более низкие, чем в других отделах, напряжения по длиннику (давления и толчки). Степень же подвижности шейного отдела лишь частично зависит от тол-

Таблица 21. Пропорции между суммарной толщиной межпозвонковых дисков и суммарной длиной тел позвонков у представителей собакых

Вид животного	n	Шейный отдел				Грудной отдел				Поясничный отдел			
		I *	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Волк тундровой	1	25,0	4,15	1:6,0	16,6	34,0	9,75	1:3,5	28,7	29,0	9,45	1:3,1	32,6
Волк кавказский	3	20,0	3,28	1:6,1	16,4	35,0	12,24	1:2,9	34,9	23,0	5,75	1:4,0	25,0
Волк лесной (березинский)	5	27,0	4,29	1:6,3	15,9	32,0	9,47	1:3,4	29,6	25,0	7,34	1:3,4	29,4
Волк лесной (Полесье)	3	23,0	3,17	1:7,3	13,8	28,0	9,29	1:3,0	33,2	24,0	7,30	1:3,3	30,4
Динго	1	21,2	3,59	1:5,9	16,9	28,0	6,55	1:4,3	23,4	21,7	8,30	1:2,6	38,2
Собака	4	20,0	3,08	1:5,3	15,4	26,0	6,74	1:3,8	25,9	21,0	7,53	1:2,8	25,8
Енотовидная собака	1	12,2	1,54	1:7,9	12,6	17,2	4,02	1:4,3	23,4	13,5	4,48	1:3,0	33,2
Шакал	1	18,0	2,72	1:6,6	15,1	23,0	6,85	1:3,4	29,8	18,0	4,32	1:4,1	34,0
Лисица	2	14,5	2,35	1:6,2	16,2	19,3	4,33	1:4,4	22,8	16,0	4,72	1:3,4	29,5

* I — общая длина отдела (в см); II — суммарная толщина дисков (в см); III — отношение хрящевой части к костной; IV — доли дисков в длине отдела (в %).

пцины дисков. Главное их назначение в этом принадлежит характеру строения межпозвонковых суставов и степени выраженности опистоцельности позвонков.

Заслуживают внимания значительные видовые различия толщины межпозвонковых дисков шейного отдела в пределах канид и даже различия этой толщины у волков разных популяций. Эти диски тоньше у лесного волка из Полесья, чем у других подвидов. Различия касаются не только толщины дисков, но и относительного развития в них фиброзного кольца и пульпозного ядра.

Из табл. 21 видно, что среди исследованных волков самая большая относительная толщина дисков поясницы — у тундрового волка, меньше у лесных и самая низкая — у кавказского, отчего поясница последнего становится самой жесткой. Толщина межпозвонковых дисков грудного отдела показывает популяционные различия в пределах семейства (10%). Эта толщина меняется по длине отдела: в краниальном участке диски более тонкие, чем в каудальном, причем толщина последних межпозвонковых дисков почти в два раза больше, чем в краниальном. Если к этому добавить, что каудальные грудные позвонки, как правило, почти лишены поперечнореберных отростков и другие отростки развиты слабо, то станет понятно, почему этот участок грудного отдела столь подвижный. К тому же и масса задних грудных позвонков меньше, чем в других отделах. Все это свидетельствует о том, что поясничный и каудальный участок

Таблица 22. Показатели механических свойств грудных и поясных позвонков волка (масса 36 кг)

Поз- вонки	Общая прочность (P , кг)	Предел прочности (σ , кг/см ²)	Площадь поперечного сечения, см ²	Поз- вонки	Общая прочность (P , кг)	Предел прочности (σ , кг/см ²)	Площадь поперечного сечения, см ²
<i>Грудной отдел</i>				<i>Грудной отдел</i>			
1	450	87,3	5,5	11	560	135,6	4,1
2	420	97,7	4,3	12	860	205,0	4,2
3	320	71,1	4,5	13	900	187,6	4,3
4	380	84,4	4,5	<i>Поясничный отдел</i>			
5	350	77,7	4,5	1	1140	251,2	4,8
6	340	94,4	3,6	2	1200	307,7	3,9
7	300	85,7	3,5	3	1210	288,1	4,2
8	460	104,6	4,4	4	1230	256,2	4,8
9	520	127,0	4,1	5	1080	204,0	5,3
10	596	137,2	4,3	6	1070	261,0	4,1
				7	952	202,6	4,7

грудного отдела у волка, как и у многих других млекопитающих, играет основную роль в локомоторных движениях позвоночника.

Механическая прочность грудных и поясничных позвонков волка на сжатие. Для лучшего понимания биомеханики позвоночника мы изучили общую прочность (P) и предел прочности (σ) грудных и поясничных позвонков волка. Под общей прочностью мы понимаем сопротивление целого позвонка действию максимальной нагрузки (при которой он разрушается). Предел прочности — это показатель общей прочности (P), отнесенный к единице площади поперечного сечения тела позвонка в среднем участке (S). Данные этих исследований представлены в табл. 22. Из данных таблицы видно, что общая прочность позвонков по длине позвоночного столба колеблется в пределах от 300 до 900 кг в грудном отделе и от 952 до 1230 кг — в поясничном. Характерно то, что общая прочность по длине грудного отдела в целом снижается от 1-го до 7-го грудного позвонка, а затем возрастает, и прочность каудальных позвонков выше краниальных в два раза. Самой большой прочностью наделен последний (13-й) грудной позвонок — 900 кг. Более низкая общая прочность краниальных грудных позвонков волка по сравнению с каудальными и поясничными объясняется наличием грудной клетки, которая посредством ребер распределяет часть нагрузки, испытываемой грудным участком позвоночника. Самой большой общей прочностью у волка обладает 4-й, поясничный позвонок.

Данные о пределе прочности позвонков краниального участка грудного отдела приблизительно одинаковы. Очевидно, эти позвонки в статике и динамике животного испытывают одинаковое действие сжимающей силы и изгибающего момента. И только 12-й и 13-й грудные и 2, 3 и

4-й поясничные позвонки обладают самым высоким пределом прочности.

В целом установлено, что в краниальном грудного и каудальном участке поясничного отдела прочность позвонков ниже, чем в центральном участке позвоночного столба. Это проливает свет на роль каждого из этих участков в поглощении кинетической энергии и о различной уязвимости их к механическим повреждениям.

*Грудная клетка*¹ волка — это прочная эластично-упругая коробка, состоящая из костей, хрящей, мышц и мембран и сочетающая в себе жесткость и эластическую подвижность. Ее форма в первом приближении представляет собой усеченный конус, основанием обращенный каудально. Все стенки этого конуса дугообразно выгибаются наружу. Передний вход — *apertura thoracis cranialis* билатерально сжат и обрамлен сверху позвоночником, по бокам — первой парой ребер и снизу — рукояткой грудины. По мере удаления в каудальную сторону стенки конуса постепенно закругляются. Основание конуса также усечено косой плоскостью в силу того, что самой длинной является дорсальная стенка, образованная 13 позвонками и 13 парами ребер, а самой короткой — вентральная, образованная грудиной и 9 парами истинных ребер. Запирает конус со стороны скошенного основания диафрагма.

Все стенки грудной клетки волка по-разному подвижны: более всего — диафрагма, несколько меньше — реберная и меньше всего — позвоночная. Респираторный объем полости изменяется примерно в два раза.

Мы не обнаружили в грудной клетке волка переднего статического и заднего респираторного отделов, выделенных Ш. Джакашевым [1949] у собаки и других животных. Все ребра при респирации смещаются одновременно, только каждое по-иному: передние 2 пары — только вперед-назад, примерно на 6—7 см, а последующие, кроме того, еще и вокруг своей продольной оси. В связи с этим выделение стернального и астернального отделов грудной клетки [Мухамедгалиев, 1949] и наделение их независимыми функциями нам кажется необоснованным. Респираторный акт следует рассматривать как интегральную функцию всех компонентов грудной клетки: позвоночного столба, ребер, межреберных мышц, грудной кости и диафрагмы, объединяемых суставами, связками, хрящами, фасциями воедино. Все стернальные ребра принимают участие в подвешивании туловища к грудным конечностям, однако доля такого участия постепенно снижается в каудальном направлении.

Тела грудных позвонков и межпозвоночные диски волка составляют наименее деформируемую стенку грудины — стержень, к которому крепятся ребра, а через них и грудная кость.

Ребер у волка 13 пар: 9 стернальных и 4 астернальных. Реберные хрящи составляют в среднем 30% общей длины ребер. Дистальная и средняя трети ребер уплощены, расширены, а проксимальная сужена, но утолщена. Проксимальные концы ребер круто изгибаются внутрь и вперед, и поэтому суставы головки и бугорка оказываются почти в одной парасагиттальной плоскости. Шейка ребер самая длинная и рельефная

¹ В этом разделе использованы материалы И. М. Ковалевой.

на 4—10 ребрах. Также довольно крутой изгиб вниз — внутрь и вперед делают хрящи истинных ребер.

Длина ребер неодинаковая: 1-е ребро — 14,5, 2-е — 17,0, 3-е — 21,0, 4-е — 25,5, 5-е — 30,0, 6-е — 33,0, 7-е — 35,0, 8-е — 38,0, 9-е — 41,0, 10-е — 38,5, 11-е — 35,0, 12-е — 30,0, 13-е — 17,5 см. Все ребра, кроме последнего, сочленяются с позвоночником суставами головки и бугорка. М. Ф. Волковой [1940] и Ш. Джакашев [1949] показали, что движения ребер осуществляются вокруг оси, проходящей через центры головки и бугорка. Однако следует добавить, что оси движений каждого ребра в позвоночно-реберных соединениях, будучи расположенными в одной парасагитальной плоскости, имеют каждая иное передне-заднее наклонение: в 1-м ребре ось вертикальная, а чем дальше назад, тем больше она отклоняется нижним концом краниоventрально и на последних двух ребрах приближается к горизонтальному положению (рис. 57). Благодаря этому,

Рис. 57. Сегментальный распил позвоночника волка на уровне межпозвоночного хряща

а — arcus neuralis; в — corpus vertebrae; д — tuberculum costae;
б — canalis spinalis; з — capitulum costae; е — lig. conjugale costarum

Рис. 58. Общий вид грудной кости волка

а — manubrium sterni; в — proc. xiphoides;
б — sternbrae; з — cartilagine costarum I—IX

Рис. 59. Сегментальный распил грудины волка на уровне межстернального соединения

а — межстернальный хрящ на в — стернальные концы ребер-разрезах;
б — суставная фасетка; ных хрящей

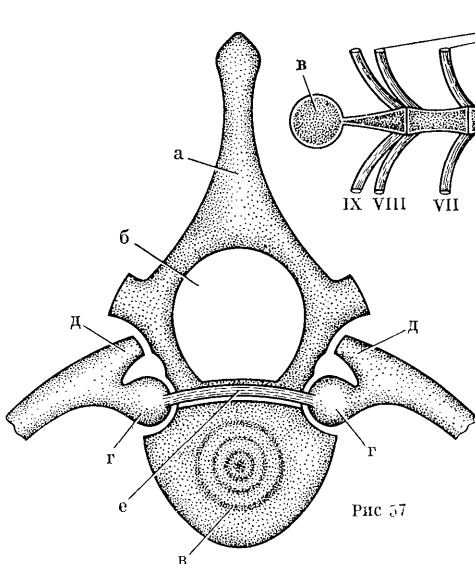


Рис 57

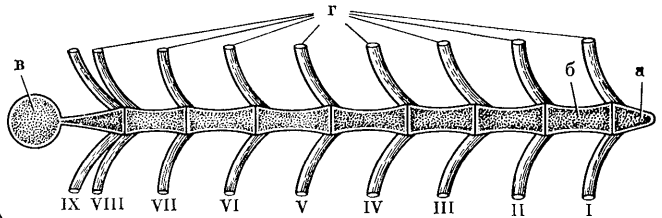


Рис 58

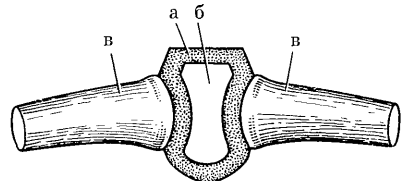


Рис 59

каждое ребро имеет свою траекторию смещения в позвоночно-реберном соединении.

Позвоночно-реберные суставы, за исключением двух последних, довольно тугие. Это обусловлено краткостью связок бугорка, головки и шейки, а начиная со 2-го и до 11-го ребра, еще и весьма прочной связкой, проходящей горизонтально в канале между телами смежных позвонков и соединяющей головки одноименных ребер — *ligamentum conjugalia costarum* (рис. 57, е). Главная функция этих связок — возвращение ребер после вдоха в исходное положение. Эта связка отсутствует между теми ребрами, которые не вращаются вокруг продольной оси при вдохе (1-, 2-, 12 и 13-я пары). Вместо них здесь имеются самостоятельные правая и левая внутрисуставные связки, укрепляющие головки к телам позвонков и межпозвонковым дискам.

Соединения костных и хрящевых отделов всех ребер — синхондрозы. Первые 9 ребер сочленяются с грудной костью, сгибаясь перед этим в крутую дугу. Хрящи первой пары ребер сочленяются с рукояткой, 8-й и 9-й пар — с грудной костью общим суставом, а хрящи 2—7-го ребер — каждый своим суставом. В грудинно-реберных сочленениях ребра формируют суставные выпуклости, а грудина — вогнутости различной формы, но в общем реберные хрящи — вертикально-овальные головки, а грудина — соответствующие ямки. Суставные углубления для 2—8 реберных хрящей формируют каждое двумя смежными стернебрами.

Подобно позвоночно-реберным соединениям, соединения ребер и грудины характеризуются неодинаковым наклоном осей движения, благодаря чему смещения ребер, связанные со вдохом, встречают нарастающее сопротивление деформирующихся реберных хрящей, а движения выдоха — свободные.

Грудная кость — *os sternum* волка (рис. 58) в целом цилиндрическая и довольно длинная: от 37 до 41 см. Состоит из хорошо развитой рукоятки, мечевидного отростка и тела, включающего 6 стернебр, соединенных между собой тугими плоскими суставами. *Manubrium sterni* длинная, трехгранно-призматическая, обращенная вершиной вперед и одной гранью вентрально. С ней сочленяется 1-я пара ребер, а сама она соединяется с 1-й стернеброй посредством синхондроза. Относительная длина рукоятки у волка равна 17—18%, что на 1—2% меньше, чем у других канид, в том числе и у собаки. Относительная длина мечевидного отростка волка — 18,5—19,1%. Это самый малый показатель среди канид. Относительная длина тела грудины у волка самая большая среди канид — в среднем 63—65%, тогда как у енотовидной собаки она составляет 55%, у собаки — 59—60%. Мы определяли ряд индексов величины и формы грудины у различных канид. Из них, нам кажется, заслуживает внимания индекс отношения высоты к длине тела грудины. У волка этот индекс в среднем равен 0,08, тогда как у домашней собаки — 0,1, а у лисицы 0,05. Особенно различен этот индекс для рукоятки (волк — 0,3, лисица — 0,17, енотовидная собака — 0,19, собака — 0,31) и для мечевидного отростка (волк — 0,17, лисица — 0,08, енотовидная собака — 0,09, собака — 0,13).

Индекс отношения ширины к длине тела грудины у волка равен 0,07, собаки — 0,11, енотовидной собаки — 0,13 и у лисицы — 0,08. Грудная кость волка и других канид утолщается в местах соединений стернебр. Это указывает на то, что эта кость испытывает воздействие силовых импульсов, идущих по длине кости, и изгибающих моментов, и оказывает сопротивление этим воздействиям.

При рассмотрении грудной кости в профиль видно, что она дугообразно выгибается вентрально. Если боковые сгибания грудины ограничены, но возможны, то сгибания — разгибания в сагиттальной плоскости самые ничтожные. Зато смещаемость ее вверх — вниз вместе с реберными хрящами довольно существенна, особенно в заднем и среднем отделах. Велико значение этой подвижности не только для респираторного увеличения глубины грудной полости, но и для демпфирования при беге животного и приземлении его на передние конечности: пружиня под действием толчков конечностей о почву, грудина поглощает кинетическую энергию (рис. 59).

Моторика грудной клетки направлена на обеспечение легочного дыхания. Мы считаем также важной ее функцией гемолимфодинамическую: воздействие на органы средостения, особенно на коллекторы лимфы — грудной проток (*ductus thoracicus*) и лимфатическую цистерну (*cysterna chily*) и коллекторы венозной крови — полые вены (*vv. cavae cran. et caudalis*). При вдохе происходит наполнение этих коллекторов трофическими жидкостями, а при выдохе — проталкивание этих жидкостей в направлении к сердцу, так как в другом направлении путь для них перекрыт клапанами.

Важнейшим свойством грудной клетки при любом режиме моторики является изменение ее объема за счет изменений длины, ширины и глубины (высоты). Длина ее изменяется за счет смены формы купола диафрагмы, направленного вершиной вперед, на форму плоского пласта (вдох) и наоборот (выдох). Здесь активной является только фаза вдоха. Частично изменяется длина грудной клетки волка за счет переднезадних смещений грудной кости вместе с дистальными концами ребер на 5—7 см. Переднее смещение — акт активный, а возврат — пассивный. Переднее смещение вызывает лестничный мускул — скаленус, имеющий у волка фиксацию на передних 9 ребрах, частично широчайшая мышца спины и передний дорсальный зубчатый мускул.

Расширение грудной клетки волка происходит исключительно за счет поворота ребер вокруг продольной оси на 20—25°. Они осуществляются межреберными мускулами, скаленусом и дорсальными косыми мускулами. Только инспираторное вращение ребер является силовым, а возврат в исходное положение — пассивный.

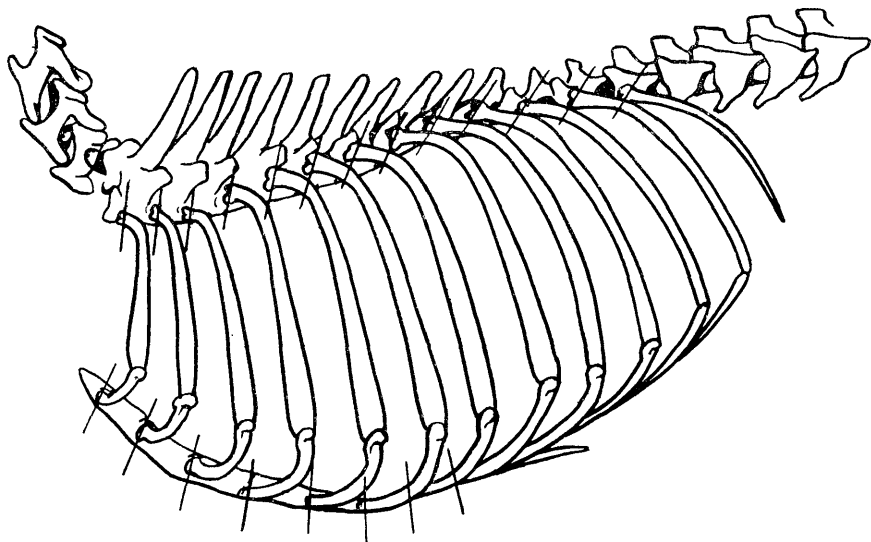
Следует отметить одну деталь. Смещения ребер в позвоночно-реберных соединениях в силу характера наклона осей этих движений (рис. 60) непременно сопровождаются одновременным смещением их дистальных концов вниз и несколько вперед, и это является вспомогательным фактором смещения грудины вперед — назад, вниз — вверх. Почти не участ-

вует в изменении объема грудной полости позвоночная стенка, а в реберной стенке — первые две пары ребер. Они служат той «неподвижной» базой, относительно которой изменяют свое положение все другие отделы стенки полости.

Изменения глубины грудной клетки происходят исключительно за счет дорсовентральных экскурсий грудной кости и нижних концов ребер. Область 1-го и 2-го грудинно-реберных соединений почти неподвижна и является той базой, относительно которой движутся средний и особенно задний отделы грудины. Эта подвижность возможна только благодаря эластичности реберных хрящей, а осуществляется она мускулатурой. Эта мускулатура может быть разделена на две сипергии: подниматели грудины — поверхностный и глубокий межреберные мускулы и депрессоры грудины — поперечная грудная мышца (*m. transversus thoracis*) и эластическая *fascia endothoracica*.

Итак, мы видим, что только расширение грудной клетки — силовой акт, и осуществляется он всей респираторной мускулатурой. Спадение стенок грудной клетки (выдох) — акт пассивный. Он осуществляется эластичностью позвоночно-реберных связок и реберных хрящей. Респираторная мускулатура, расширяя грудную клетку, растягивает все связки, деформирует хрящи. Запасенная энергия деформации связок и хрящей и возвращает грудные стенки в исходное положение.

Рис. 60. Общий вид скелета грудной клетки волка (показаны оси респираторной подвижности ребер относительно позвоночника и грудной кости)



Скелет конечностей

Анатомия скелета конечностей волка, динго и собаки в основном сходна, поэтому анатомические образования скелета волка показаны на рисунках (рис. 64—68). При анализе полученных нами оригинальных данных по морфологии скелета конечностей различных популяций волка, динго и собаки мы обращали внимание на морфологические адаптации, обусловленные особенностями их экологии. Системная анатомия собаки подробно описана Б. М. Хромовым с соавторами [1972].

Наряду с анатомическим описанием и рентгенологическим изучением внутренней структуры скелета конечностей проводили остеометрию, определяли массу скелетных элементов и прочностные характеристики костной ткани. Оценка линейных размеров проведена по результатам измерений плечевой, лучевой, локтевой, 3-й пястной, бедренной, большеберцовой, малоберцовой и 3-й плюсневой костей. На скелете пальцев измеряли суммарную длину проксимальной, средней и дистальной фаланг 3-го пальца. Число исследованных скелетов животных различных популяций волка неодинаково, поэтому в таблицах приведены средние показатели по каждой изученной популяции.

Анализ продольных размеров скелета свободной конечности (передней и задней) показал, что относительная длина тазовой конечности волка больше грудной. Так, по отношению к длине груднопоясничного отдела позвоночного столба длина скелета тазовой конечности лесного волка из Белоруссии составляет 127,7, тундрового — 120,0 и кавказского — 108,8%. Относительная длина грудной конечности соответственно равна: 112,4, 108,9 и 98,9%. Следовательно, кавказский волк относительно «коротконогий» среди сравниваемых подвидов.

Особенности локомоции, как известно, связаны не только с длиной конечности, но и с относительным развитием звеньев конечности. Длинные пропорции звеньев конечностей волка характеризуются сходной относительной величиной проксимального и среднего звеньев и незначительным уменьшением длины автоподия. Лишь у тундрового волка длина автоподия и стилоподия практически одинаковы. У собаки и динго по сравнению с волком относительно укорочены кисть и стопа вследствие уменьшения длины пальцев (табл. 23).

Сравнение массы скелета передней и задней конечностей волка, динго и собаки показывает, что масса скелета передней конечности меньше или равна массе скелета задней конечности. По отношению к массе задней конечности, передняя конечность составляет у лесного волка 88,9%, кавказского — 92,8, тундрового — 99,5, динго — 93,8 и собаки — 84,4%.

Анализ данных табл. 24 свидетельствует о том, что дистально по длине конечности относительная масса звеньев уменьшается. При этом различия в массе проксимальных и средних звеньев конечности менее выражены, чем между массой дистальных и средних. Эта общая закономерность неодинаково проявляется у различных популяций волка, собаки и динго. Так, у лесного волка по сравнению с тундровым скелет предплечья более массивный, а плечевая кость и кисть — облегчены. У динго масса

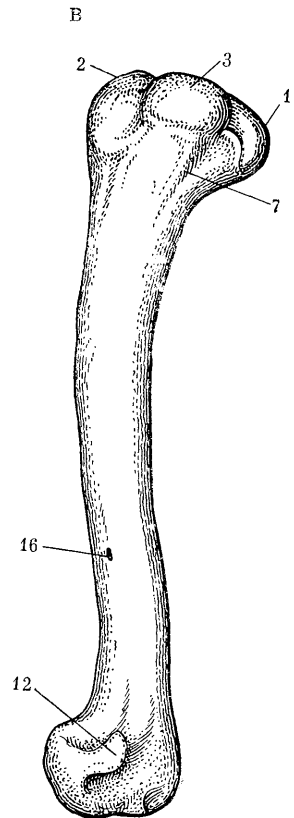
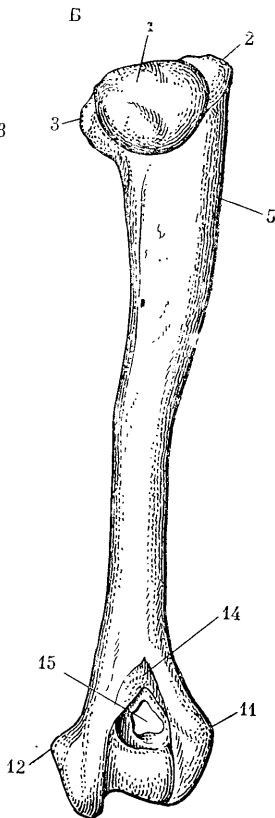
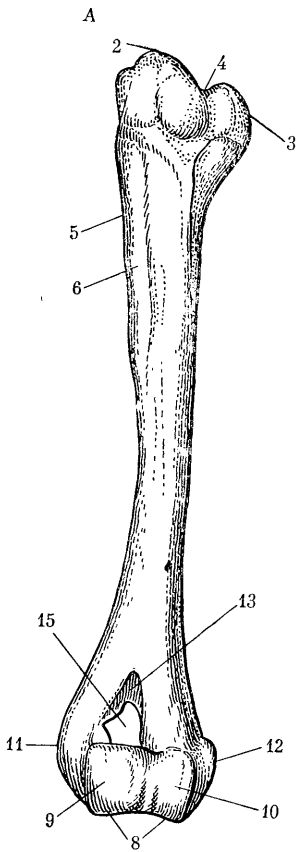
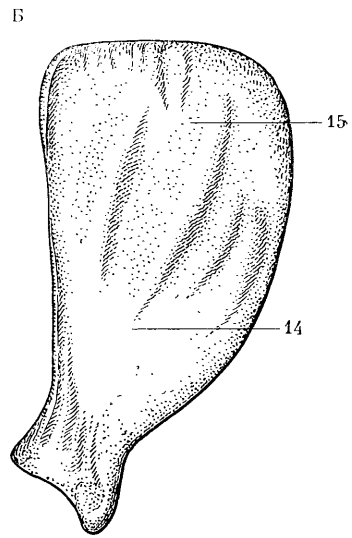
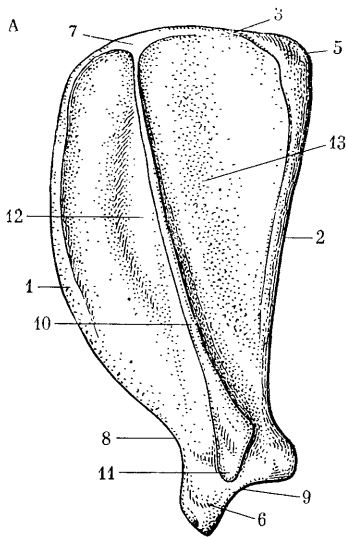


Рис. 61. Лопатка

Поверхности:

- А — латеральная,
 Б — медиальная,
 В — каудальная;
 1 — margo cranialis,
 2 — margo caudalis,
 3 — margo vertebralis,

- 4 — angulus cranialis,
 5 — angulus caudalis,
 6 — angulus articularis,
 7 — cartilago scapulae,
 8 — collum scapulae,
 9 — cavitas glenoidalis,

- 10 — spina scapulae,
 11 — acromion;
 12 — fossa supraspinata,
 13 — fossa infraspinata,
 14 — fossa subscapularis,
 15 — facies serrata

Рис. 62. Плечевая кость

Поверхности:

- А — краниальная,
 Б — каудальная,
 В — латеральная;
 1 — caput humeri,
 2 — tuberculum majus,
 3 — tuberculum minus,

- 4 — sulcus intertubercularis,
 5 — crista tuberculi majoris,
 6 — tuberositas deltoidea,
 7 — crista tuberculi minoris,
 8 — trochlea humeri;
 9, 10 — condylus lateralis et
 medialis,

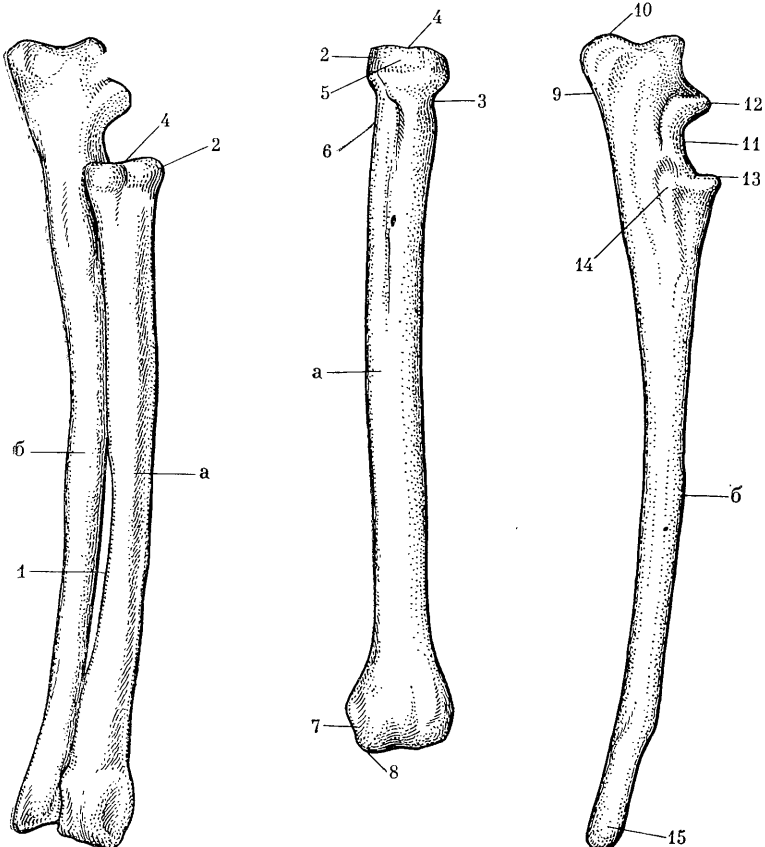
- 11 — epicondylus lateralis,
 12 — epicondylus medialis,
 13 — fossa supratrochlearis,
 14 — fossa olecrani,
 15 — foramen supratrochleare,
 16 — foramen nutritium

Рис. 63. Кости предплечья (правые)

- а — radius;
 б — ulna;
 1 — spatium interosseum;
 2 — caput radii;
 3 — collum radii;
 4 — fovea capitis radii;

- 5 — circumferentia articularis;
 6 — tuberositas radii;
 7 — incisura ulnaris;
 8 — processus styloideus radii;
 9 — olecranon;
 10 — tuber olecrani;

- 11 — incisura trochlearis;
 12 — processus anconeus;
 13 — processus coronoideus;
 14 — incisura radialis;
 15 — processus styloideus



Т а б л и ц а 23. Относительная длина звеньев скелета конечностей волка

Подвид	n	Кости конечностей в % к суммарной длине конечностей					
		передней			задней		
		плечевая	лучевая	кисть	бедренная	большеберцовая	стопа
Волк							
лесной	7	33,8	34,3	31,8	34,1	33,9	32,0
кавказский	4	34,4	34,6	31,0	33,4	34,1	32,5
тундровой	4	32,8	34,0	33,2	33,3	34,0	32,7
Динго	2	34,5	35,9	29,6	34,8	35,0	30,2
Собака	10	33,5	35,5	30,1	34,2	33,8	32,0

Т а б л и ц а 24. Относительная масса трубчатых костей конечностей

Подвид	n	В % к суммарной массе костей конечностей							
		передней				задней			
		плече- вая	луче- вая	локте- вая	кисть	бедрен- ная	больше- берцовая	мало- берцовая	стопа
Волк									
лесной	7	43,2	19,1	18,8	18,9	39,3	33,1	1,8	25,8
кавказский	4	43,5	18,7	17,5	20,3	39,2	34,3	1,9	24,5
тундровой	4	41,1	19,5	17,1	22,3	40,5	31,4	1,9	26,2
Динго	2	45,2	17,8	16,7	20,3	40,8	31,3	1,7	26,2
Собака	10	45,4	19,0	14,1	21,5	40,3	32,1	1,2	26,4

скелета кисти несколько выше, чем у лесного и сходна с таковой кавказского волка. Причем, у этих животных уже возрастает масса скелета не среднего, а проксимального звена. Влиянием domestikации и снижением функциональных нагрузок следует, очевидно, объяснить и относительное уменьшение у собаки массы скелета предплечья вследствие более выраженной редукции локтевой кости. Масса кисти и плечевой кости при этом даже несколько возрастают. Относительная масса звеньев скелета тазовой конечности у различных популяций волка, динго и собаки близки по значению. Лишь у кавказского волка наблюдается тенденция к увеличению массы скелета зейгоподия и уменьшению автоподия.

Отмеченные особенности длинниковых размеров и массы скелетных элементов, в известной мере, отражают особенности экологии, с одной стороны, тундрового волка как животного открытых пространств и кавказского волка как животного, экология которого связана с горными биотопами.

Одной из характеристик кости как органа и элемента конечности является развитие основных структур скелетных элементов — губчатого и компактного вещества. В литературе имеются единичные работы, посвященные рентгенологическому изучению скелета собаки [Измайлова, 1935; Майкова-Строганова, 1939; Воккен, 1951; Тарасов, 1959]. Подобных работ о волке мы не нашли и даем оригинальные данные.

Плечевая кость. Стенки диафиза плечевой кости относительно тонкие. При этом медиальная и латеральная утолщены в средней трети и постепенно истончаются к суставным концам, а дорсальная и волярная стенки лучше выражены в дистальной трети диафиза.

Лучевая кость. Дорсальная и волярная стенки тоньше боковых и лучше развиты в проксимальной половине диафиза. Медиальная стенка наиболее утолщена у проксимального метафиза и затем постепенно истончается к дистальному краю кости. Изменение толщины латеральной стенки по длине диафиза имеет противоположный характер. Губчатое вещество выражено лишь в эпифизах (мелкоячеистого типа) и в области метафизов (пластинчатого типа).

Локтевая кость. Толщина стенок диафиза умеренная и равномерна по длине кости, лишь волярная стенка значительно утолщена в проксимальной трети, до середины полулунной вырезки, а дорсальная — у ее основания. В области апофиза локтевого отростка, пристеночной зоны полулунной вырезки и шиловидного отростка губчатое вещество характеризуется мелкоячеистым типом строения, а в пристеночных зонах локтевого отростка и дистального метафиза — пластинчатым. Крупнопетлистая спонгиоза развита в центральной зоне локтевого отростка до основания полулунной вырезки.

Кисть. Стенки пястных костей утолщены в проксимальной половине диафиза и дистально толщина их постепенно уменьшается. Диафизы проксимальной и средней фаланг пальцев более толстостенны, чем пястных костей, и толщина стенок нарастает в дистальном направлении. Свободные концы дистальных фаланг овально округлены. Губчатое вещество мелкоячеистого типа заполняет лишь суставные концы пястных костей и фаланг пальцев. Проксимальные концы пястных костей (кроме первой) усилены единичными поперечными костными балками. Дистальные фаланги состоят из губчатого вещества пластинчатого типа.

Бедренная кость. По периметру диафиза стенки кости развиты относительно равномерно и постепенно истончаются к суставным концам. Губчатое вещество, кроме апо-, эпифизарных образований (мелкоячеистый тип строения) развито лишь в области метафизов бедренной кости. В пристеночных зонах шейки бедра развита спонгиоза пластинчатого типа с продольно ориентированными (вдоль длинной оси шейки) балками губчатого вещества. Таково же строение губчатого вещества и основания большого вертела и дистального метафиза. В межвертельной зоне спонгиоза разрежена и образует крупнопетлистую сеть.

Большеберцовая кость. Плантарная и особенно дорсальная стенки кости значительно толще латеральной и медиальной. Толщина стенок возрастает к средней трети диафиза кости. Губчатое вещество в

Рис. 64. Скелет кисти (дорсальная поверхность)

- 1 — os carpi intermedioradiale; 8—12 — ossa metacarpalia
 2 — os carpi ulnare; I—V;
 3 — os carpi accessorium; 13 — phalanx proximalis;
 4—7 — ossa carpi I—IV—V; 14 — phalanx media;
 15 — phalanx distalis

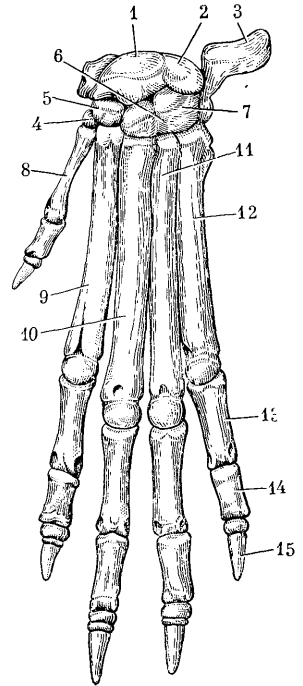
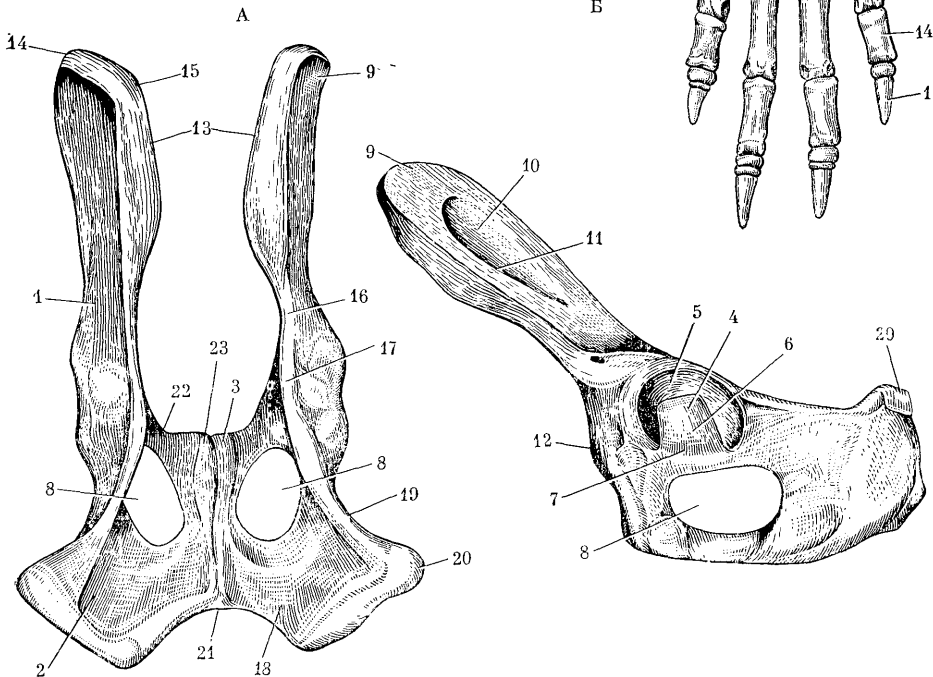


Рис. 65. Кости тазового пояса

- А — вид сверху; 12 — crista ilio-pectinea,
 Б — то же, с латеральной 13 — crista iliaca,
 стороны: 14 — tuber coxae,
 1 — os ilium; 15 — tuber sacrale,
 2 — os ischii, 16 — incisura ischiadica
 3 — os pubis, major,
 4 — acetabulum, 17 — spina ischiadica,
 5 — facies lunata, 18 — os ischii,
 6 — fossa acetabuli, 19 — incisura ischiadica
 7 — incisura acetabuli, minor,
 8 — foramen obturatum, 20 — tuber ischiadicum,
 9 — ala ossis ilii, 21 — arcus ischiadicum,
 10 — facies glutea, 22 — corpus ossis pubis,
 11 — linea glutea, 23 — symphysis pelvis



зоне эпифизов мелкоячеистого типа. Проксимальный метафиз характеризуется наличием трех основных пучков балок спонгиозы: вдоль гребня большеберцовой кости к основанию эпифиза, от плантарной стенки (на уровне середины большеберцового гребня) дугообразно к большеберцовой бугристости и вдоль длинной оси кости к метаэпифизарной зоне. В области дистального метафиза ограниченно развита спонгиоза пластинчатого типа. Единичные перекладины губчатого вещества выражены вдоль всего диафиза кости.

Рис. 66. Бедренная кость

А — дорсальная,

Б — плантарная,

В — медиальная поверхности:

1 — caput ossis femoris,

2 — fovea capitis,

3 — collum ossis femoris,

4 — trochanter major,

5 — trochanter minor,

6 — tuberositas glutea,

7 — fossa intertrochanterica,

8 — crista intertrochanterica,

9, 10 — labium laterale et mediale,

11, 12 — condylus lateralis et

medialis,

13, 14 — epicondylus lateralis et medialis,

15 — fossa intercondylaris,

16 — fossa m. poplitei,

17 — fossa m. extensoria,

18 — trochlea patellaris,

19 — facies poplitea

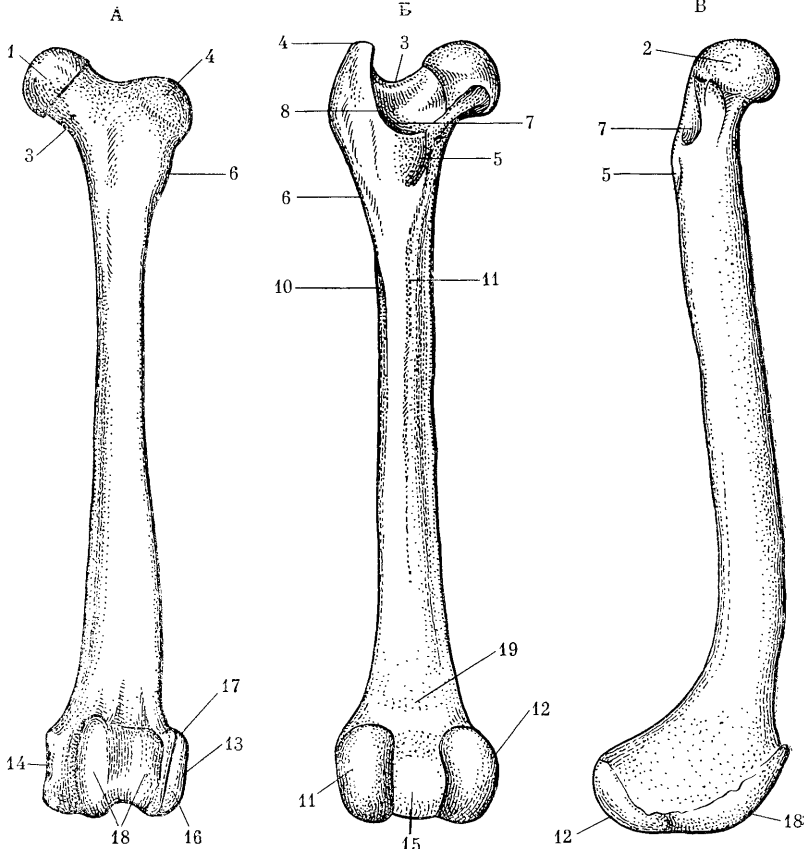


Рис. 67. Скелет голени

А — дорсальная,
 Б — плантарная,
 В — медиальная поверхности:

1 — tibia,
 2 — fibula,

3 — condylus medialis,
 4 — condylus lateralis,
 5 — eminentia intercondylaris,
 6 — incisura poplitea,
 7 — facies articularis fibularis,

8 — crista tibiae,
 9 — tuberositas tibiae,
 10 — trochlea tibiae,
 11 — malleolus medialis,
 12 — malleolus lateralis

Рис. 68. Скелет плюсны (с дорсальной стороны)

1 — calcaneus;
 2 — tuber calcanei;
 3 — talus;

4 — trochlea tali;
 5 — os tarsi centrale;
 6 — 9 — ossa tarsi;

10 — 13 — ossa metatarsalia;
 14 — phalanx proximalis;
 15 — phalanx media;
 16 — phalanx distalis

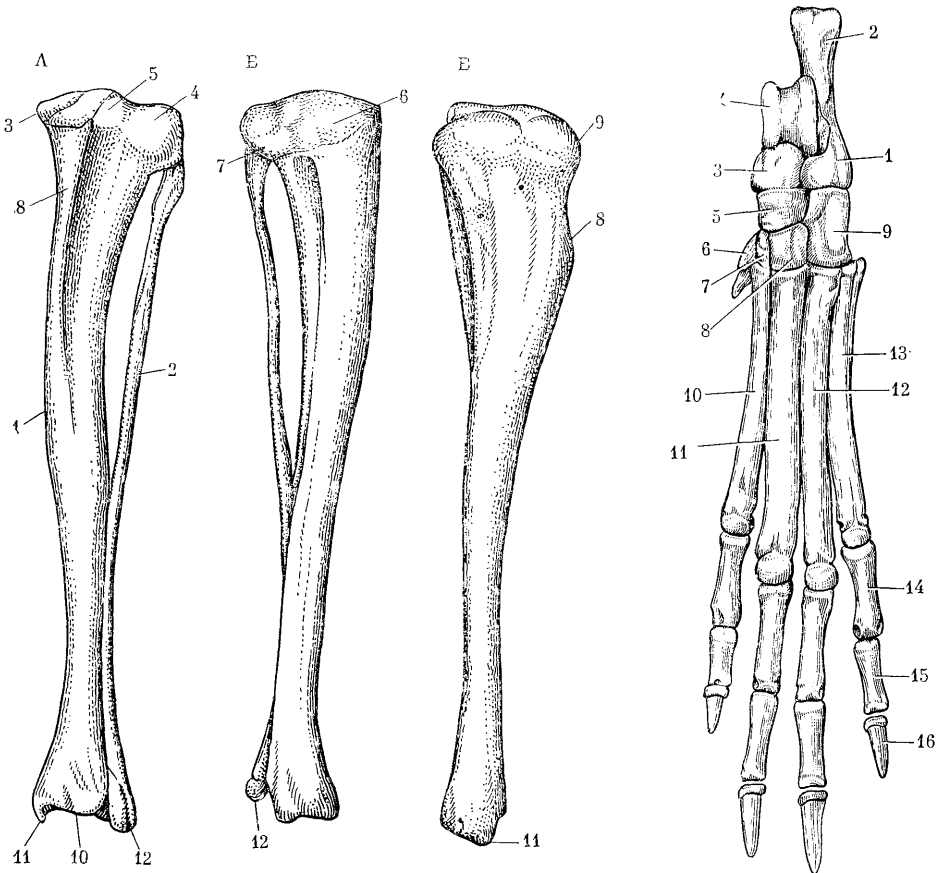


Таблица 25. Относительная толщина стенок (К) в среднем поперечном сечении трубчатых костей

Подвид	n	Кости конечностей					
		плечевая	лучевая	пястная (M _c III)	бедренная	большеберцовая	плюсневая (M _t III)
Волк							
лесной	7	0,58	0,71	0,79	0,56	0,70	0,72
кавказский	4	0,55	0,66	0,68	0,53	0,71	0,70
тундровой	4	0,48	0,59	0,67	0,55	0,64	0,63
Динго	2	0,52	0,65	0,70	0,48	0,65	0,68
Собака	10	0,50	0,68	0,71	0,49	0,64	0,71

С т о п а. Развитие и распределение компактного и губчатого вещества в скелетных элементах стопы сходно с таковым кисти.

Различия в рентгеновской картине скелета конечностей волков различных популяций касаются главным образом развития губчатого вещества. В скелетных элементах тундрового волка губчатое вещество является формообразующим в области эпифизов и ограничено развито, по сравнению с лесным подвидом, в зоне метафизов. Зона распространения губчатого вещества более четко ограничена и спонгиоза не распространяется на диафизы костей. Структура губчатого вещества в метафизарных зонах характеризуется укрупнением трабекул, а также перекладин типа контрфорсов. Некоторые сходные черты в строении губчатого вещества описаны у копытных [Мельник, 1968]. Для скелета конечностей лесного и кавказского волков свойственно расширение зон распространения спонгиозы на диафизарную область трубчатых костей, прилежащую к метафизам.

Таким образом, на основе анализа особенностей развития губчатого вещества скелетных элементов можно сделать заключение о более выраженной адаптации конечностей к длительному бегу у тундрового волка по сравнению с лесным и кавказским.

Об изменении толщины стенок скелетных элементов по длине конечности дают представления абсолютные размеры, а также вычисленные по результатам измерений относительные показатели, в частности, индекс компактного вещества — К (отношение площади стенок к площади кости в одном и том же поперечном сечении).

Из данных табл. 25 следует, что относительная толщина стенок возрастает от проксимальных звеньев конечности к дистальным. Указанная зависимость характерна для большинства наземных млекопитающих [Мельник, 1979]. При этом величина индекса лучевой и большеберцовой костей значительно превышает индекс компактного вещества плечевой кости и бедренной. Относительная толщина стенок пястных костей несколько больше толщины стенок лучевой кости, а плюсневых сходна с толщиной большеберцовой кости. Можно говорить об относительно мень-

Т а б л и ц а 26. Прочность трубчатых костей конечностей волка

Подвид	n	Кости конечностей							
		плече- вая	луче- вая	лок- тевая	пяст- ные	бедрен- ная	большо- берцовая	мало- берцовая	плюсне- вые
<i>Разрушающая нагрузка, кг</i>									
Лесной	10	2300	1840	708	2272	2140	2350	180	2680
Кавказский	4	2000	1330	860	2460	1800	2180	140	2550
Тундровой	3	1880	1520	680	2120	1920	2160	150	2260
<i>Предел прочности, кг/см²</i>									
Лесной	10	16,5	15,8	15,9	17,6	15,8	17,0	14,6	17,8
Кавказский	4	14,8	16,0	14,2	18,1	15,6	18,2	14,0	19,0
Тундровой	3	13,9	15,2	13,5	16,6	14,4	15,7	13,2	16,3

шей толщине стенок трубчатых костей тундрового волка и большей — лесного.

Данных о механических свойствах костной ткани волка в литературе чрезвычайно мало [Мельник, 1973; Risenfeld, 1978]. Изучению прочности скелета собаки как лабораторного животного, уделялось больше внимания [Рыбакова, 1966; Semb, 1966; Saha', Martin, Phillips, 1975]. Мы провели исследование прочности трубчатых костей волка различных популяций. Была определена общая разрушающая нагрузка, т. е. усилие, необходимое для разрушения образца при сжатии, и вычислена относительная прочность — усилие, приходящееся на единицу площади образца костной ткани при его разрушении (табл. 26). Из данных таблицы видно, что скелетные элементы предплечья способны выдержать несколько большую нагрузку (на 10—17%) по сравнению с плечевой костью. Прочность пястных костей сходна (лесной волк) или больше (кавказский и тундровой подвиды) прочности проксимального звена. На тазовой конечности хорошо выражено увеличение прочности скелетных элементов дистально по длине конечности.

Относительная прочность компактного вещества также имеет тенденцию к росту дистально по длине конечностей. При этом относительная прочность гомодинамных звеньев грудных и тазовых конечностей близка по величине, зависит от положения звена в конечности и величины напряжений, возникающих при локомоции животного.

По данным литературы [Янсон, 1975] физиологические напряжения в костной ткани при движении не превышают 5 кг/мм². Таким образом, костная ткань обладает не менее чем 3-кратным «запасом прочности», что обеспечивает высокую биомеханическую надежность функционирования локомоторного аппарата животного.

Сравнение прочности трубчатых костей конечностей волков различных

популяций показывает относительно меньшую прочность костной ткани тундрового волка. Установлена положительная корреляция между пределом прочности и модулем упругости костной ткани. Поэтому паряду со снижением прочности наблюдается уменьшение упругости. Демпферность при этом возрастает, что имеет немаловажное значение в механизме гашения напряжений при длительном передвижении. Можно полагать, что этот механизм лучше развит у тундрового волка.

Существенных различий в механических свойствах костной ткани скелетных элементов волка, динго и собаки нами не установлено. В процессе domestikации собак, естественно, снизились функциональные нагрузки на локомоторный аппарат, и адаптация скелета шла в направлении изменения геометрии кости — распределения компактного и губчатого вещества в сечении и по длине кости как органа и конечности как кинематической цепи.

Суставы конечностей

Плечевой сустав (articulatio humeri) волка образуется суставной ямкой лопатки и головкой плечевой кости. Поверхность ямки гладкая, двояковогнутая, овальная по контуру, в краниолатеральной части имеет суженный выступ (рис. 69). Центральная область поверхности характеризуется наименьшим сагиттальным радиусом кривизны. От нее в обе стороны переднезаднего направления радиусы плавно возрастают, достигая на выступе максимальных значений. В целом поверхность ямки больше искривлена в краниокаудальном направлении ($R=17\pm 1,5$ мм)¹, чем в медиолатеральном ($R=26\pm 3$ мм). Головка плечевой кости имеет каплеобразную форму, расширенную краниально. Сагиттальная плоскость пересекает ее по кривой *BC*, которая характеризуется плавным увеличением радиуса кривизны от каудального края до краниального (рис. 70). Длина дуги *BC* составляет 61 ± 4 мм, а отношение к ней длины такой же дуги суставной впадины лопатки равно 0,49. Область реальных значений (в мм) радиуса кривизны поверхности находится в интервале $12\leq R\leq 45$. Приведенные цифры на рис. 70, *a* — это характерные значения радиусов кривизны суставной поверхности головки плечевой кости. [Schegger et al., 1979]. Видно, что наиболее нагруженные области суставной поверхности головки (рис. 70, *1*) характеризуются наибольшими радиусами кривизны. Следовательно, передача силы через плечевой сустав обычно проходит через области суставных поверхностей с минимальной кривизной. Это совпадает с результатом, полученным для локтевого сустава копытных [Клыков, 1978]. Грубо оценивая кинематику сустава, можно сказать, что он допускает два независимых вращательных движения — сгибание — разгибание и отведение — приведение, т. е. имеет две степени свободы. Его геометрической моделью должен быть выбран эллипсоид, и по числу степеней свободы плечевой сустав волка следует классифицировать как биокинематическую пару II рода. Необходимо

¹ Здесь и ниже $n=5-7$; $P=0,95$.

иметь в виду, что реализация двух основных движений в суставе сопровождается изменением величины жесткости геометрических связей суставных поверхностей, позволяющим еще и третье движение — типа верчения. Это движение малой амплитуды, величина которой функционально связана с относительной позицией суставных поверхностей — при крайней флексии в суставе она принимает максимальное значение, уменьшаясь затем до нуля в процессе разгибания в суставе.

Локтевой сустав (articulatio cubiti) у волка сложный: в его образовании участвуют три взаимоподвижные кости: плечевая, лучевая и локтевая. Суставной блок плечевой кости разделен желобком на две геометрически неравноценные части: медиальную губу 1, с резко выраженной

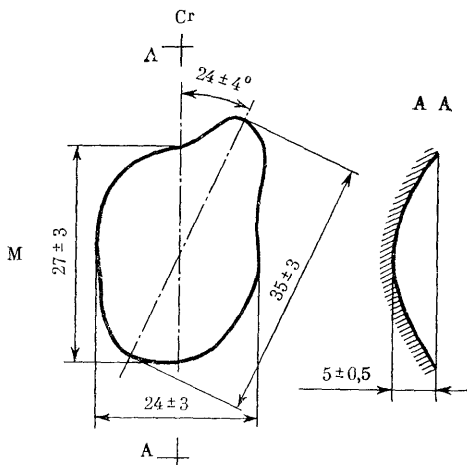
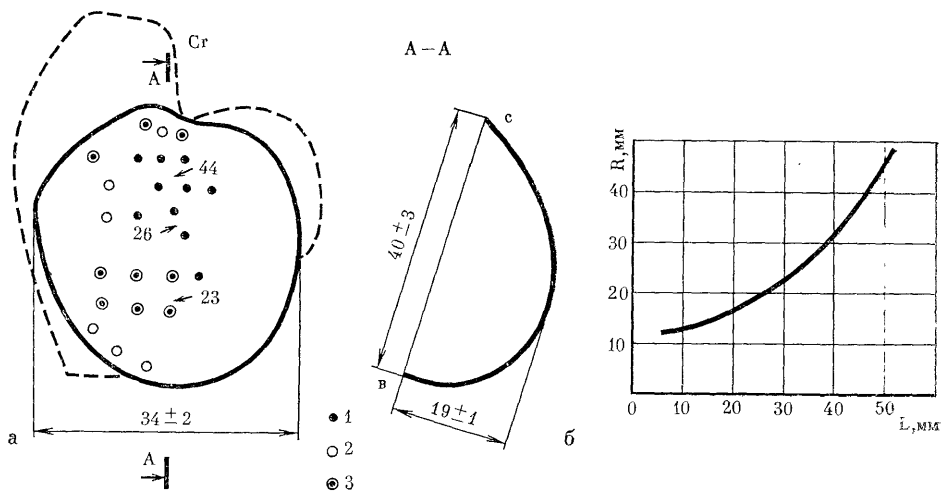


Рис. 69*. Суставная поверхность лопатки (снизу)

* На рис. 69—75 и табл. 28—30 стрелки (около букв, без цифр) обозначены горизонтальной линией по направлению к вертикальной (+) — *Ред.*

Рис. 70. Головка плечевой кости

a — схема контакта головки с суставной поверхностью лопатки при локомоции собаки шагом; места контактов при опоре (1), переносе (2), опоре и переносе (3); *б* — изменение радиуса кривизны головки в каудокраниальном направлении в центральной ее части



конусностью, и латеральный мыщелок 2, напоминающий сектор цилиндра (рис. 71). Характерные сагиттальные радиусы кривизны для поверхности блока заключены в интервале $9,5 \leq R \leq 15$ мм: меньшее значение характерно для желоба, большее — для медиальной губы блока; в середине латерального мыщелка оно равно 11 ± 1 мм. Протяженность поверхности по желобу составляет 42 ± 3 мм, в средней части латерального мыщелка в переднезаднем направлении — 29 ± 3 мм. Суставная поверхность локтевой кости (рис. 72, А) является как бы отпечатком желоба и медиальной губы, а суставная поверхность лучевой кости (рис. 72, В, В) — отпечатком латерального мыщелка блока плечевой кости. Лучевая и локтевая кости подвижно соединены между собой цилиндрическими суставными фасетками, причем фасетка лучевой кости длиннее локтевой в

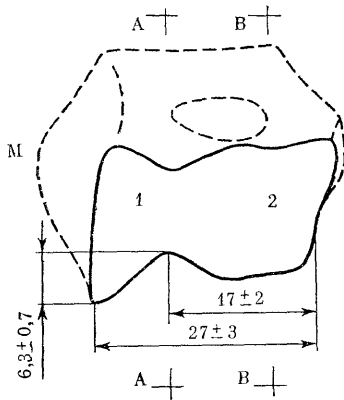


Рис. 71. Блок плечевой кости

1 — медиальная губа; 2 — латеральный мыщелок

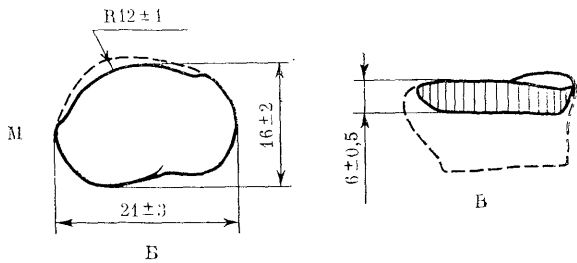
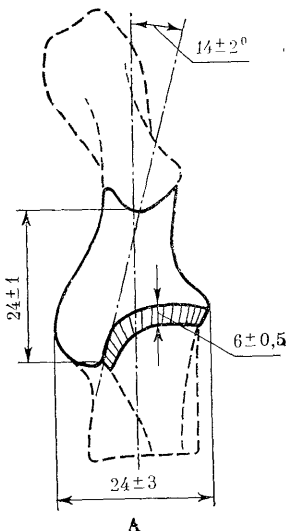
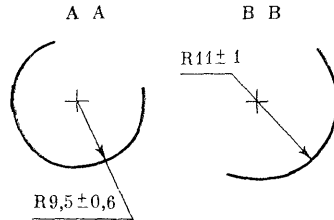


Рис. 72. Проксимальные составные поверхности костей предплечья

А — поверхность локтевой кости (спереди); В, В — поверхность лучевой кости (сверху и сзади соответственно)

1,25 раза (запас на взаимное смещение костей). Обращает на себя внимание крутизна (по отношению к поперечной оси блока) медиальной губы и сопряженной с ней суставной поверхности локтевой кости, а также угловое отклонение на $14 \pm 2^\circ$ плоскости полулуночной вырезки от продольной оси костей предплечья. Это содействует боковой устойчивости локтевого сустава волка и его противостоянию изгибающим моментам, действующим на конечность во фронтальной плоскости и стремящихся прогнуть ее наружу. Факторы, порождающие такие моменты, следующие: поступательное движение животного, прыжки с приземлением на передние конечности, изменение направления движения (повороты), действие сопротивления почвы при рытье и другие пелокомоторные акты, связанные с использованием передних конечностей как механических орудий. Действие фронтальных моментов порождает два основных очага упругого контакта суставных поверхностей — один в дистомедиальном отделе сустава, другой — в проксимальном, в области латеральной фасетки суставной поверхности крючковидного отростка. В результате создается пара реактивных сил упругости, противостоящая внешним механическим воздействиям на сустав во фронтальной плоскости и тем сохраняющая его боковую устойчивость. Механизм боковой устойчивости сустава формируется суставным рельефом блока плечевой кости — его медиальной губой и латеральным участком суставной поверхности локтевой ямки и суставной поверхностью локтевой кости — ее медиальным участком и латеральной фасеткой суставной поверхности крючковидного отростка. Роль суставной поверхности лучевой кости в данном механизме несущественна. В целом механизм передачи силы через локтевой сустав таков, что лучевая кость воспринимает ее в направлении продольной оси предплечья, а локтевая — перпендикулярно к нему.

Дистальные концы костей предплечья соединены небольшим суставом — локтевая кость несет на себе выпуклую и вытянутую вдоль кости суставную фасетку размером 10×5 мм, а лучевая — отвечающую ей вогнутость, 11×5 мм. Через это соединение проходит продольная ось вращения лучевой кости относительно локтевой (супинация — пронация).

Локтевой сустав волка допускает два независимых вращательных движения: сгибание — разгибание; это доминирующее движение происходит вокруг поперечной оси блока плечевой кости, и супинация — пронация лучевой кости с одновременным верчением ее на латеральном мыщелке блока плечевой кости. Исходя из этого, его следует отнести к сложным биошарнирам II рода.

Запястный сустав (articulatio carpea) у волка по своей структуре и функциям является одним из наиболее сложных суставов. В его строении принимает участие 14 костей, расположенных в четырех горизонтальных рядах: 2 кости предплечья, 3 кости проксимального и 4 дистального ряда запястья и 5 костей пястья. В силу этого вместо единой суставной полости в нем их 3, именуемые самостоятельными суставами: предплечье-запястный, межзапястный и запястно-пястный. Каждая полость имеет ряд вертикальных щелей, заходящих между костями. Важной функцией сустава является демпфирование толчков, испытываемых конечностью со

стороны почвы при движении. Чтобы понять механизм этого демпфирования, отметим, что кости каждого этажа расположены по выпуклым вперед дугам и соединены в волярном отделе крепкими связками. Чтобы изменить кривизну дуги, необходимо приложить усилие на ее вершину. Такие усилия порождают толчки, и под их действием дуги запястья функционируют как вязкоупругие диссипативные структуры. Суставной рельеф этажей представлен рядом гребней и желобов. Каждый гребень вклинивается в желоб, образованный двумя костями, и раздвигает их в стороны настолько, насколько позволяет межкостная связка, выступающая в роли демпфера. Поскольку таких связок в суставе много, его демпферные свойства в целом весьма велики.

Основательный морфофункциональный анализ запястья представителей хищных провел С. Ф. Манзий [1959]. Он показал, что генеральным направлением эволюции кисти хищных было увеличение прочности ее как органа опоры и приобретение ряда пружинных приспособлений. Действительно, анализируя характер (в первую очередь, жесткость) структурных связей в запястье, можно сказать, что запястье волчьих вместе с метакарпальными костями следует рассматривать как один комплекс, интегрирующий элементарные нагрузки пальцев в единый силовой поток и передающий его на кости предплечья. Механический центр давления комплекса во фронтальной плоскости локализуется на уровне соединения M_{c_3} и M_{c_4} с C_3 и C_4 и определяется общей фронтальной кривизной суставных поверхностей лучевой и локтевой костей запястья. Радиус этой кривизны для волка составляет 29 ± 4 мм.

Показано также [Манзий, 1961], что у волка и собаки запястный сустав уже играет в механизме статики конечности роль «замка». Это делает статику животного менее утомительной и более экономной с точки зрения расходования мышечной энергии. В первом приближении можно считать, что запястье допускает одно независимое вращательное движение — это сгибание — разгибание конечности в предплечье-запястном суставе. Моделью его суставных поверхностей (рис. 73 и 74) может служить поверхность эллипсоида, причем движения должны происходить вокруг его длинной оси, располагающейся медиолатерально. На этом основании сам предплечье-запястный сустав следует отнести к суставам I рода.

Пястно-фаланговые суставы образуются головками пястных костей, основаниями проксимальных фаланг и сесамовидными костями. Каждая головка несет на себе суставную поверхность, которую условно можно разделить на две части — переднюю, двояковыпуклую (характеризуется размерами R_1 , R_2 , a) (табл. 27) для сочленения с вогнутой суставной поверхностью основания проксимальной фаланги (табл. 28) и дистальную — выпукловогнутую поверхность с сагиттальным валиком в середине (характеризуется размерами R_2 , B) для сочленения с сесамовидными костями (табл. 28). Моделью пястно-фалангового сустава является эллиптический цилиндр, несущий на себе валик. Такая поверхность допускает одно вращательное движение — сгибание — разгибание, и все пястно-фаланговые суставы надо отнести к биопшарнирам I рода.

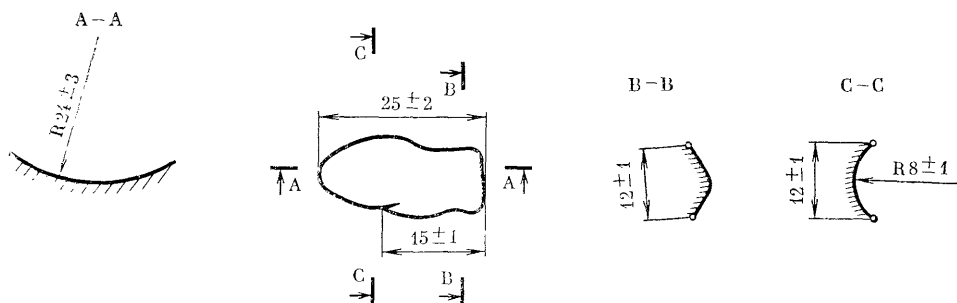


Рис. 73. Дистальная суставная поверхность лучевой кости предплечья (снизу)

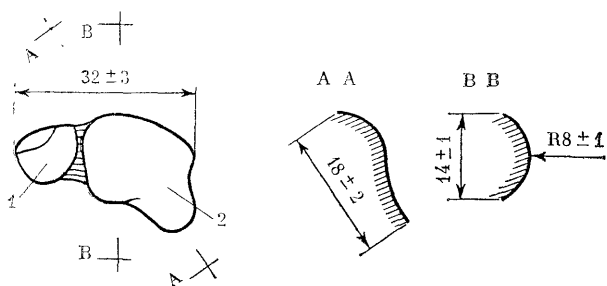


Рис. 74. Суставной рельеф верхнего ряда костей запястья (сверху)

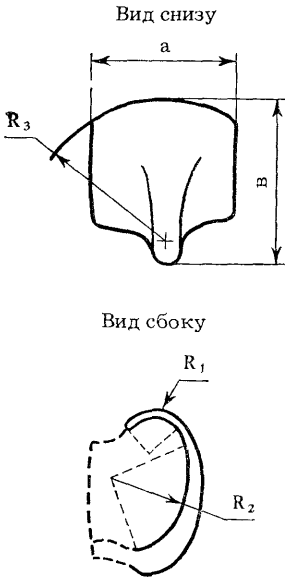
1 — локтевая и 2 — лучевая кости

Межфаланговые суставы. Суставы средних фаланг образуются головками проксимальных и основаниями средних фаланг. Каждая головка имеет форму блока с двумя валиками по бокам и желобом в середине (табл. 29). Средняя фаланга несет на себе вогнутую поверхность, адекватную суставной поверхности головки, с которой она соприкасается (табл. 30).

Суставы дистальных фаланг образуются головками средних и основаниями когтевых фаланг. На когтевой фаланге имеется седлообразная суставная поверхность, вогнутая в сагиттальной плоскости и выпуклая во фронтальной (табл. 31). Каждая головка средней фаланги имеет форму блока с центральным пологим желобом, но без валиков по краям.

Кинематической моделью межфалангового сустава может служить цилиндр, на поверхности которого имеется либо циркулярный желоб, либо желоб и два валика. Такая модель допускает одно вращательное движение в плоскости расположения желоба и валиков. Поэтому все межфаланговые суставы в первом приближении надо отнести к биошарнирам I рода. При более строгом рассмотрении во всех суставах акроподия, исключая суставы между проксимальными и средними фалангами, можно обнаружить боковые движения малой амплитуды. Что касается межфаланговых суставов первого пальца, то их суставные поверхности значительно уменьшены в размерах и имеют иную форму. Это связано с полной потерей первым пальцем опорной функции и частичным сохранением манипуляторной.

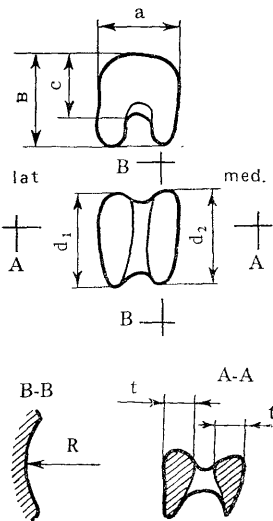
Таблица 27. Суставная поверхность головки пястной и плюсневой костей



Размер, мм	Палець			
	2-й	3-й	4-й	5-й
<i>a</i>	$10,5 \pm 1,1$ *	$11,0 \pm 1,1$	$11,0 \pm 1,0$	$11,8 \pm 1,6$
	$11,1 \pm 1,1$	$11,2 \pm 1,1$	$10,7 \pm 0,8$	$10,5 \pm 0,6$
<i>b</i>	$11,5 \pm 1,0$	$13,2 \pm 1,0$	$13,7 \pm 1,0$	$12,3 \pm 1,2$
	$11,5 \pm 0,6$	$13,1 \pm 0,8$	$13,0 \pm 0,8$	$11,3 \pm 0,8$
<i>R₁</i>	$4,3 \pm 0,4$	$4,6 \pm 0,4$	$4,6 \pm 0,3$	$4,1 \pm 0,5$
	$4,0 \pm 0,3$	$4,5 \pm 0,5$	$4,4 \pm 0,3$	$4,0 \pm 0,4$
<i>R₂</i>	$5,4 \pm 0,5$	$6,5 \pm 0,6$	$6,1 \pm 0,6$	$5,4 \pm 0,9$
	$5,4 \pm 0,8$	$6,7 \pm 1,0$	$6,3 \pm 0,9$	$5,7 \pm 0,8$
<i>R₃</i>	$6,5 \pm 0,8$	$9,8 \pm 1,8$	$8,9 \pm 1,3$	$5,3 \pm 0,7$
	$5,7 \pm 0,9$	$9,1 \pm 1,5$	$7,9 \pm 1,2$	$4,4 \pm 0,3$

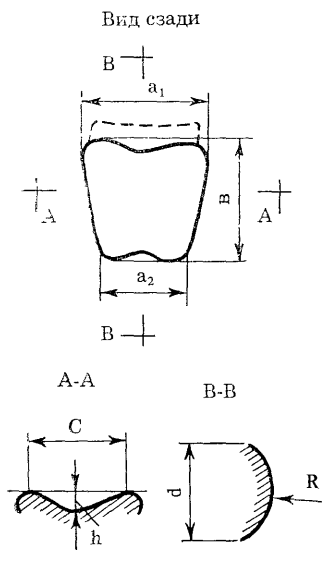
* В табл. 27—31 в числителе дроби — значение для элементов передней, а в знаменателе — задней конечности.

Таблица 28. Суставные поверхности основания проксимальных фаланг и сесамовидных костей



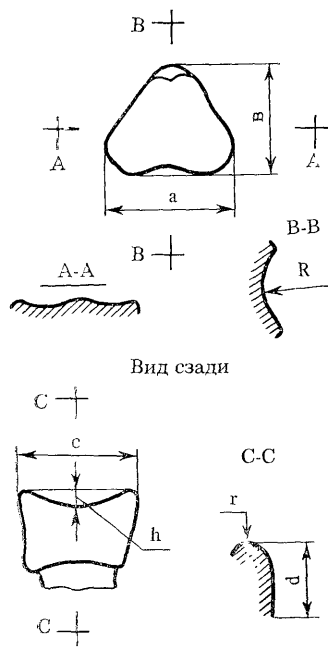
Размер, мм	Пальцы			
	2-й	3-й	4-й	5-й
<i>a</i>	$10,2 \pm 1,6$	$10,9 \pm 0,9$	$11,2 \pm 1,0$	$10,2 \pm 1,2$
	$11,0 \pm 1,3$	$11,3 \pm 1,2$	$11,3 \pm 2,0$	$10,4 \pm 1,4$
<i>b</i>	$9,3 \pm 0,9$	$10,2 \pm 1,0$	$9,7 \pm 0,9$	$9,5 \pm 0,6$
	$9,6 \pm 0,8$	$10,6 \pm 1,0$	$10,0 \pm 1,4$	$8,8 \pm 0,4$
<i>c</i>	$7,3 \pm 0,9$	$7,6 \pm 0,5$	$7,6 \pm 0,5$	$6,9 \pm 1,0$
	$7,0 \pm 0,9$	$7,5 \pm 0,6$	$7,1 \pm 1,4$	$6,7 \pm 0,8$
<i>d₁</i>	$9,5$	$11,0$	$10,0$	$8,0$
	$10,0$	$11,0$	$8,5$	$6,7$
<i>d₂</i>	$7,5$	$10,0$	$11,0$	$10,0$
	$7,0$	$9,4$	$10,2$	$8,3$
<i>R</i>	$6,0$	$6,2$	$6,5$	$6,0$
	$7,2$	$7,5$	$6,9$	$6,4$
<i>t</i>	$5,3$	$5,8$	$5,2$	$5,5$
	$5,0$	$4,7$	$4,5$	$4,0$

Таблица 29. Суставная поверхность головки проксимальной фаланги



Размер, мм	Пальцы			
	2-й	3-й	4-й	5-й
a_1	$9,1 \pm 1,0$	$9,5 \pm 0,7$	$9,6 \pm 0,5$	$9,5 \pm 0,5$
	$9,1 \pm 0,5$	$9,6 \pm 1,0$	$9,5 \pm 0,6$	$8,7 \pm 0,7$
a_2	$6,1 \pm 0,9$	$7,0 \pm 0,7$	$7,3 \pm 0,9$	$6,1 \pm 1,2$
	$5,5 \pm 0,4$	$6,9 \pm 0,3$	$6,8 \pm 1,4$	$5,0 \pm 1,0$
b	$8,6 \pm 0,7$	$8,7 \pm 0,8$	$8,7 \pm 0,6$	$8,0 \pm 1,0$
	$8,3 \pm 0,7$	$8,6 \pm 0,7$	$8,0 \pm 0,6$	$8,0 \pm 0,4$
c	$6,8 \pm 0,8$	$7,0 \pm 0,3$	$7,1 \pm 0,9$	$6,8 \pm 0,7$
	$7,0 \pm 0,9$	$7,2 \pm 1,0$	$7,1 \pm 0,8$	$6,4 \pm 0,8$
d	$6,7 \pm 0,7$	$7,2 \pm 0,4$	$7,2 \pm 0,3$	$6,7 \pm 0,4$
	$6,4 \pm 0,5$	$7,0 \pm 0,4$	$6,8 \pm 0,7$	$6,1 \pm 0,3$
h	$1,2 \pm 0,3$	$1,1 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,2$
	$1,1 \pm 0,2$	$1,0 \pm 0,2$	$1,0 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,1$
R	$3,9 \pm 0,3$	$3,9 \pm 0,3$	$4,1 \pm 0,2$	$3,9 \pm 0,3$
	$3,7 \pm 0,2$	$3,8 \pm 0,3$	$3,7 \pm 0,3$	$3,6 \pm 0,1$

Таблица 30. Суставные поверхности основания (вверху) и головки (внизу) средней фаланги



Размер, мм	Пальцы			
	2-й	3-й	4-й	5-й
a	$9,7 \pm 1,4$	$10,0 \pm 1,2$	$10,1 \pm 0,7$	$9,5 \pm 1,4$
	9,0 *	9,2	9,2	9,0
b	$8,3 \pm 0,7$	$8,6 \pm 1,1$	$8,5 \pm 1,0$	$8,3 \pm 0,6$
	8,0	8,7	8,5	7,8
R	$4,6 \pm 1,0$	$4,4 \pm 0,7$	$4,7 \pm 0,6$	$4,5 \pm 0,6$
	4,0	3,9	3,8	3,9
c	$9,7 \pm 1,4$	$10,1 \pm 0,9$	$10,1 \pm 0,6$	$9,5 \pm 1,1$
	8,8	9,5	9,5	8,3
d	$6,0 \pm 0,8$	$6,5 \pm 0,6$	$6,8 \pm 0,7$	$6,3 \pm 0,3$
	6,0	6,0	6,2	5,5
h	$0,9 \pm 0,2$	$1,0 \pm 0,2$	$1,0 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,1$
	0,9	1,0	1,0	0,8
r	$2,4 \pm 0,4$	$2,3 \pm 0,5$	$2,5 \pm 0,3$	$2,4 \pm 0,3$
	2,1	2,1	2,0	2,0

* В знаменателе дроби — среднее арифметическое для $n=3$.

Таблица 31. Суставные поверхности дистальных фаланг

Размер, мм	Пальцы				Эскиз
	2-й	3-й	4-й	5-й	
<i>a</i>	$\frac{8,2}{8,0}$	$\frac{8,0}{7,9}$	$\frac{8,2}{7,8}$	$\frac{8,2}{7,5}$	
<i>b</i>	$\frac{8,3}{8,7}$	$\frac{7,7}{8,5}$	$\frac{7,5}{7,7}$	$\frac{6,8}{7,2}$	
<i>R</i>	$\frac{4,5}{4,0}$	$\frac{4,0}{3,8}$	$\frac{3,9}{3,7}$	$\frac{5,5}{3,5}$	

Тазобедренный сустав (articulatio coxae) образован безымянной костью и головкой бедренной кости. Безымянная кость несет на себе суставную поверхность, являющуюся частью сферической впадины, радиус которой оценивается 13 мм, и выглядит вогнутой полосой, длиной по средней линии 55 мм и шириной 9 мм в ее середине с расширением до 15 мм в области краниального и каудального участков. Суставная поверхность головки бедра также сферическая, по величине занимает несколько больше полусферы с характерным радиусом кривизны $R=13\pm 1$ мм. Целостность суставной поверхности нарушается в дистомедиальной ее части местом крепления внутрисуставной круглой связки, отчего поверхность выглядит в виде полосы шириной 18 ± 2 мм в проксимальной части головки, 19 ± 2 мм — в каудальной и $17\pm 1,5$ мм — в краниальной. В связи с тем что суставная впадина на безымянной кости расположена вентролатерально и головка бедра входит в нее снизу и сбоку, при опоре возникает момент абдукции бедра. Это движение ограничивается внутрисуставной круглой связкой.

Модель суставной поверхности головки бедра и тазобедренного сустава волка можно считать шар. Поскольку шарообразная поверхность допускает три независимых вращательных движения, что мы и наблюдаем действительно на реальном объекте, то тазобедренный сустав волчьих следует классифицировать как биошарнир III рода.

Коленный сустав (articulatio genus) образуется дистальным эпифизом бедра, проксимальным эпифизом большеберцовой кости и коленной чашечкой. Коленный сустав как кинематическое соединение определяется структурной связью между суставными поверхностями бедренной и большеберцовой костей, между которыми имеется промежуточное звено — латеральный и медиальный мениски. Последние фиксируются связками

на мыщелках большеберцовой кости и способствуют более равномерному распределению давлений между звеньями.

Суставной рельеф дистального конца бедренной кости (рис. 75) представлен тремя дискретными частями: поверхностью медиального мыщелка 1, латерального 2 и суставной поверхностью в виде желоба для коленной чашечки 3. Медиальный мыщелок характеризуется плавным изменением радиуса кривизны от заднего к переднему краю: вначале радиус уменьшается с 12 до 8,5, затем увеличивается до 20 мм. Несколько иной характер изменения радиуса кривизны латерального мыщелка, его

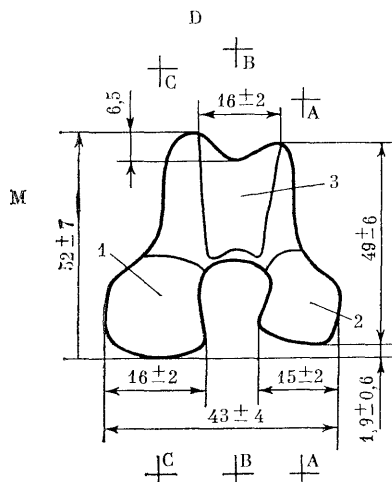
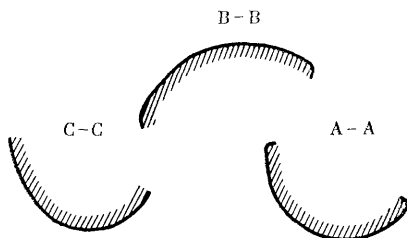


Рис. 75. Дистальный эпифиз бедренной кости (сверху)

1 — суставная поверхность медиального мыщелка; 2 — то же, латерального мыщелка; 3 — поверхность для коленной чашечки



значение постепенно возрастает от 11 до 15 мм на всем протяжении от заднего до переднего края. Ширина каждого мыщелка составляет в среднем 15–16 мм. Суставная поверхность для коленной чашечки выглядит как желоб блока, шириной 16 мм. Радиус кривизны по желобу плавно возрастает от дистального к проксимальному участку с 18 до 22 мм (рис. 75, B–B).

Суставной рельеф большеберцовой кости состоит из выпуклой в сагиттальной проекции поверхности медиального мыщелка 1 и выпукловогнутой (седлообразной) поверхности латерального мыщелка 2. Фронтальная вогнутость латерального мыщелка в центре оценивается радиусом кривизны $R = 17 \pm 5$, а сагиттальная выпуклость — 23 ± 7 мм.

Основное движение в коленном суставе происходит вокруг фронтальной оси, которая меняет свое местоположение в зависимости от изменения межзвонного угла сустава в силу изменения радиусов кривизны мыщелков. Голень может также вращаться вокруг ее продольной оси наружу и внутрь. Амплитуда этого движения нарастает при сгибании в коленном суставе и уменьшается до нуля по мере разгибания. Объясняется это особыми условиями структурной связи мыщелков бедра и голени: жесткость связи в медиальном отделе сустава в течение сгибательно-

разгибательного движения остается примерно постоянной, а в латеральном отделе она меняется, достигая наименьшего значения при полной флексии в суставе, и наибольшего — при полной экстензии. С этим, очевидно, связана разноразность мышечков бедра волка, среднее значение которой достигает 2 мм. Учитывая то, что пронаторно-супинаторные движения функционально связаны с основным сгибательно-разгибательным движением, коленный сустав волка в первом приближении следует рассматривать как кинематическую пару I рода.

Бедрочашечный отдел сустава функционирует как блок скольжения. Его назначение состоит в изменении направления тяги четырехглавой мышцы бедра при создании ею разгибающего силового момента в коленном суставе.

Заплюсневый сустав (articulatio tarsi) по числу входящих в него костей и характеру их внутрисуставных соединений, которое проявляется в различной пространственной ориентации множества сочленяющихся фасеток разной формы, является сложным соединением. Он состоит из комплекса более простых суставов. Движения большой амплитуды в нем совершаются за счет соединения костей голени с таранной. Блок таранной кости состоит из двух циркулярных валиков: латерального 1 и медиального 2, разделенных желобом 3, который расположен ближе к медиальному валику (рис. 76). Среднее значение радиуса сагиттальной кривизны в желобе составляет 9, а на валиках 12 мм. Медиальный валик имеет более крутой скат. Дистальные концы костей голени жестко соединены между собой и несут общую суставную ямку в виде вилки, плотно охватывающей блок таранной кости. Сустав допускает одно вращательное движение, которое происходит вокруг фронтальной оси, и поэтому его следует классифицировать как сустав I рода.

Несмотря на то, что нижние этажи плюсневого сустава по своей топографии и числу элементов сходны с таковыми запястного, с функциональной точки зрения они отличаются от последних — в них значительно уменьшены движения малой амплитуды, а сохраняются только тугие установочные смещения.

Плюсне-фаланговые и межфаланговые суставы. Морфологические характеристики этих соединений даны в табл. 27—31. Анализ показывает, что качественных отличий в структуре между ними и аналогичными суставами передней конечности нет. Все они классифицированы как биокинематические пары I рода.

Кинематические схемы грудной и тазовой конечностей

Принципиальные кинематические схемы конечностей волка приведены на рис. 77. Для их составления использовали принятые в технической механике условные обозначения кинематических пар и звеньев, а также накопленный опыт по составлению кинематических схем животных.

Для вычисления числа степеней свободы конечностей волка используем формулу Малышева:

$$W = 6(n - 1) - 5P_1 - 4P_2 - 3P_3 - 2P_4 - P_5,$$

где n — число подвижных звеньев системы; P_1, P_2, P_3, P_4, P_5 — число кинематических пар I–V родов.

Для передней конечности: $n=19$ (туловище, лопатка, плечо, предплечье, запястье с пястными костями как один комплекс, 14 костей акроподия), суставов I рода — 15 (запястный, 5 пястно-фаланговых, 9 межфаланговых), II рода — 2 (плечевой и локтевой), III рода — один (соединение лопатки с туловищем). Относительно туловища число степеней

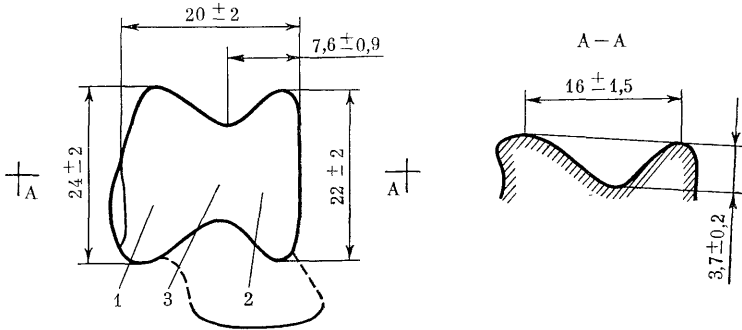


Рис. 76. Блок трапеиной кости (сверху)

1 — латеральный и 2 — медиальный валики; 3 — желоб блока

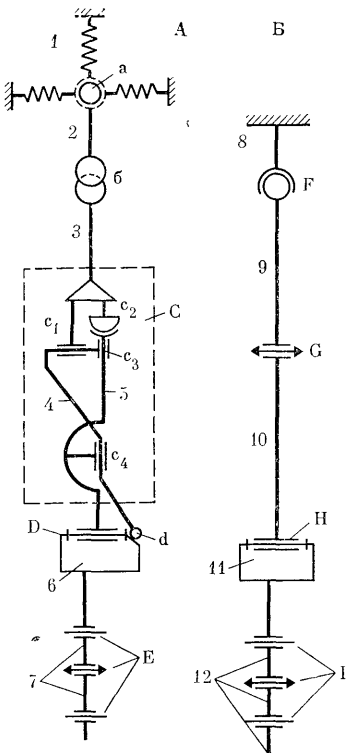


Рис. 77. Кинематические схемы передней (А) и задней (Б) конечностей волка

- 1 — туловище;
- 2 — лопатка;
- 3, 4, 5 — плечевая, локтевая и лучевая кости соответственно;
- 6 — запястье с пястными костями;
- 7, 12 — фаланги пальцев;
- 8 — таз;
- 9 — бедренная кость;
- 10 — кости голени;
- 11 — заплюсна с плюсневыми костями;
- а — соединение лопатки с туловищем;
- б — плечевой сустав;
- с — локтевой сустав;
- (с₁ — соединение плечевой кости с локтевой и с₂ — с лучевой костью, с₃ — проксимальное и с₄ — дистальное соединение костей предплечья);
- Д — запястный сустав (d — соединение локтевой кости предплечья с одной из костей запястья);
- е, j — суставы пальцев;
- f — тазобедренный сустав;
- g — коленный сустав;
- Н — заплюсневый сустав

свободы передней конечности определится:

$$W = 6(19 - 1) - 5 \cdot 15 - 4 \cdot 2 - 3 \cdot 4 = 22.$$

Для задней конечности $n=16$ (таз, бедро, кости голени, заплюсна с плюсневыми костями как один механический комплекс, 12 костей акроподия). Суставов 1 рода — 14 (коленный, заплюсневый, 4 плюсне-фаланговых, 8 межфаланговых), 1 сустав III рода — тазобедренный. Относительно таза число степеней свободы задней конечности определится:

$$W = 6(16 - 1) - 5 \cdot 14 - 3 \cdot 4 = 17.$$

Принимая акроподий как одно звено, получим $W=9$ для передней конечности и $W=6$ для задней. Видно, что задняя конечность по сравнению с передней имеет меньшее число степеней свободы. Это связано со специализацией конечностей: для передней характерны манипуляторные, амортизационные и локомоторные функции, в равной степени выражены внешне, задней же конечности свойственна локомоторная (пропульсивная) функция. Последняя у нее ярко выражена, две другие — манипуляторная и амортизационная — мало.

Мускулатура

Принято считать, что довольно близкое к реальному представление о мускулатуре волка можно получить, зная миологию собак. Однако не только волк как вид, но и различные географические популяции его, обладают специфическими признаками, проливающими новый свет на вопросы адаптациогенеза, внутривидовой изменчивости и даже на эволюцию вида.

Учитывая то, что анатомия соматической мускулатуры канид, особенно близкого к волку вида — собаки, изучена и описана [Климов, 1955; Miller et al., 1965; Хромов и др., 1972], мы не даем ее детального описания, а обращаем внимание на морфологические и весовые различия мышц у различных канид, а также у волков различных географических популяций. Эти данные нами использованы при функциональном анализе мышц. Однако главное внимание уделялось анализу функции, особенно статолокомоторной мускулатуры с помощью электромиографии (ЭМГ). Именно эта методика позволила уточнить существовавшее представление о функции мышц конечностей. В частности, она показала нестабильность мышечных синергий в процессе изменения скоростей и аллюров движения и пролила новый свет на механизм дозирования мышечной энергии — на оптимальное регулирование количества одновременно сокращающихся мышц, а в каждой из них — количество нервномышечных групп. Цепными для понимания биомеханики локомоции конечностей в целом оказались синхронные подография шагания, механография суставов и ЭМГ.

Мускулатура головы

С описательной целью все мышцы головы можно разделить на четыре группы: 1) кожные, 2) лицевые, или мимические, ведающие движениями частей лица (кончик носа, губы, щеки, веки и ушные раковины), 3) жевательные, 4) мышцы отдельных органов чувств и органов головной кишки (мышцы глазного яблока, среднего уха, языка, глотки, гортани и др.).

Кожные мышцы головы у волка, как и у собаки, довольно хорошо развиты. Они заключены в поверхностную фасцию головы (*fascia carpit superficialis*), которая сращена с кожей гораздо прочнее, чем с глубже лежащими мышцами и фасциями. Вследствие этого поверхностная фасция с заключенными в ней мышцами обычно снимается вместе с кожей. Только очень осторожно проведя эту манипуляцию, можно сохранить их на голове. Кожные мышцы головы иннервируются поверхностной ветвью лицевого нерва и по существующим представлениям являются производными *m. sphincter colli primitivus*. У волка на голове расположены две кожные мышцы: поверхностный сжиматель шеи (*m. sphincter colli superficialis*), представляющий собой тоненький пласт мышечных волокон, лежащий поперечно в заднем отделе межжелудочного пространства; кожная мышца лица и губ (*m. cutaneus faciei et labiorum*), представляющая собой лицевую часть *Platisma*. Последняя берет начало от дорсальной срединной линии шеи, направляется широким конвергирующим пластом ростровентрально и переходит на боковую поверхность головы, покрывая снаружи массетер. Волокна дорсальной половины этой мышцы в области щеки, постепенно истончаясь, теряются в поверхностной фасции, а расположенные ниже идут к углу рта и прилежащим к нему участкам верхней и нижней губы.

Мышцы лица иннервируются ветвями лицевого нерва. К их числу принадлежат мышцы губ и щек. Круговая мышца рта (*m. orbicularis oris*) расположена в губах вокруг ротовой щели, прерываясь медианно на верхней и нижней губе. Мышца очень тесно связана с кожей. Внешний край мышцы на большом протяжении нераздельно сливается с щечной мышцей.

Верхняя резцовая мышца (*m. incisivus superior*) и нижняя резцовая мышца (*m. incisivus inferior*) лежат непосредственно под слизистой оболочкой соответствующей губы. Это тоненькие пластиночки мышечных волокон. Первая начинается на наружной поверхности резцовой кости вдоль альвеолярного края резцов вплоть до клыка, а нижняя — таким же образом на резцовой части нижней челюсти.

Скуловая мышца (*m. zygomaticus*) представлена у волка, подобно собаке, узкой и тонкой, но довольно длинной мышечной лентой, которая начинается на переднем крае щитка (*scutulum*) и тянется косо ростровентрально. Оканчивается она, вылетаясь в круговую мышцу рта, у переднего конца задней трети верхней губы. Сзади к описанной мышечной ленте примыкает у волка другая часть скуловой мышцы, начинающаяся на щитке каудально от описанной. Она идет вентрально, сильно расши-

рясь и распадаясь на обособленные пучки волокон в межчелюстное пространство, где и теряется.

Носогубной подниматель (*m. levator nasolabialis*) у волка развит сильнее, чем у собаки. Он представляет собой толстый и широкий мышечный пласт, покрывающий всю часть лица, лежащую роstralно от уровня глаза. Начинается эта мышца в трех пунктах. Средняя ее часть — от лобной фасции на уровне середины верхнего века. Дорсомедиально к ней примыкает часть, начинающаяся, соединяясь по срединной линии с антимером, в области задней $\frac{1}{4}$ спинки носа. Вентролатеральная часть этой мышцы составляющая около $\frac{3}{5}$ ее силы, начинается под круговым мускулом глаза у орбитального края верхнечелюстной и слезной костей. От места пачала мышца, дивергируя, направляется ростровентрально. На уровне середины PM_2 , вблизи нижнего края альвеолярного отростка верхней челюсти, она прободена клыковой мышцей. Оканчивается носогубный подниматель широким веером от латеральной стенки носа до угла рта.

Подниматель верхней губы (*m. levator labii superioris*) у волка — мощная мышца, имеющая вид компактного тяжа из крупных пучков мышечных волокон. На всем протяжении эта мышца извне покрыта носогубным поднимателем. Начинается она на всем протяжении каудального приподнятого края подглазничного отверстия и ниже его на неясном закругленном гребне. Направляясь ростродорсально, мышца на уровне верхней половины носового отростка резцовой кости становится сухожильной и, сливаясь с сухожилием носогубного поднимателя, идет к передней части верхней губы и боковой стенке носа.

Клыковая мышца (*m. caninus*) раза в четыре меньшей мощности, чем подниматель верхней губы. Начинается она широкой пластинкой на переднем участке (между PM_2 и PM_3) того же гребня верхней челюсти, что и предыдущая мышца. Направляясь роstralно, она прободает носогубный подниматель и вместе с его волокнами теряется в круговом мускуле рта на уровне клыка. Место прободания находится на уровне переднего края PM_2 .

Щечная мышца (*m. buccinator*) лежит в основе сравнительно короткой у волка щeki. Она у волка единая, со сложным ходом волокон и относительно топкая. Роstralно эта мышца без резкой границы сливается с круговой мышцей рта. В части щeki, лежащей впереди массетера, она образована двумя мышечными пластами — верхнечелюстным и нижнечелюстным. Первый начинается на верхней челюсти ростровентрально от подглазничного отверстия, сходясь с начинающимися здесь же поднимателем верхней губы и клыковой мышцей, и направляется каудовентрально в щeku. Второй начинается на нижней челюсти в области PM_2-PM_4 , идет, постепенно расширяясь, вначале прилегая вентрально к круговой мышце рта, затем позади угла рта, приобретает дорсокаудальное направление. Поверхностные волокна этих пластов соединяются на середине щeki на неясном продольном шве. Глубокий слой нижнечелюстного пласта пересекает извне этот же слой верхнечелюстного пласта и фиксируется на верхней челюсти частью впереди, частью под массетером.

Глубокий слой верхнечелюстного пласта, дугообразно изгибаясь, приобретает каудальное направление волокон и подкрепляется пучками мышечных волокон, отходящих от продольного шва. В виде широкого пласта с каудальным направлением волокон мышца лежит теперь под массетером и оканчивается, прикрепляясь вдоль альвеолярного края верхней и нижней челюсти. Волокна средней ее части простираются в область соединительнотканной мембраны, лежащей в основе боковой стенки языкоглотки [Гиммельрейх, 1977].

Подбородочная мышца (*m. mentalis*) представлена пучками мышечных волокон, отходящих от части нижней челюсти, лежащей в основе подбородка и внедряющихся в богатую жировыми отложениями соединительнотканную основу подбородка.

Вторую группу составляют экстраорбитальные мышцы глаза. Круговая мышца глаза (*m. orbicularis oculi*) широким поясом охватывает глазную щель, причем ее часть, лежащая в нижнем веке, развита лучше. В медиальном углу глаза пучки мышечных волокон прорываются, фиксируясь на сухожильном тяже, тянущемся от угла глаза. В латеральном углу также лежит сухожильная перемышка, к которой прикрепляется, однако, лишь часть волокон.

Мышца, опускающая нижнее веко (*m. palaris*), расположена поверхностно на переднем крае массетера и прилежащей части щеки до уровня угла рта. Она имеет вид тоненького мышечного пласта, постепенно истончающегося к переднему краю. Задняя более толстая его часть идет к нижнему веку, теряясь в круговой мышце глаза. Передняя ее часть в результате дивергенции превращается в пластинку из разобренных пучков волокон, которая простирается на внешнюю поверхность носогубного поднимателя и теряется здесь в фасциях.

Медиальный подниматель угла глаза (*m. levator anguli oculi medialis*) представлен пучками мышечных волокон, начинающихся из лобной фасции недалеко от края орбиты и вылетающих в круговую мышцу глаза в области медиальной части ее верхней половины.

Латеральный подниматель угла глаза (*m. levator anguli oculi lateralis*) плотный, но короткий мышечный тяж, начинающийся на глубокой височной фасции у скуловой дуги и направляющийся ретродорсально к латеральному углу глаза.

К мышцам ушной раковины относятся следующие.

Шейнощитковая мышца (*m. cervicoscutularis*) начинается на прилежащем к голове участке дорсальной срединной линии шеи и на наружном сагиттальном гребне в области межтеменной кости. Оканчивается мышца на каудомедиальном углу щитка. Шейнораковинная поверхностная мышца (*m. cervicoauricularis superficialis*) начинается на дорсальной срединной линии шеи каудально от предыдущей мышцы, с которой она сливается в единый широкий пласт. Направляясь к спинке ушной раковины, мышца делится на две ветви. Задняя из них оканчивается на дорсокаудальной поверхности спинки раковины, а передняя — на ретродорсальной ее части.

Теменнощитковая и теменнораковинная мышцы (*m. parieto — scutu-*

laris и *m. parietoauricularis*) полностью покрыты снаружи предыдущими мышцами. Начинаются они как единая плоская мышца на наружном сагиттальном гребне в области межтеменной кости. Направляясь к уху, она расщепляется на две ветви. Ростральная из них оканчивается на каудальном крае щитка. Это теменпощитковая мышца. Каудальная оканчивается на спинке раковины под шейнораковинной поверхностной мышцей. Это — теменнораковинная мышца.

Глубокая шейнораковинная большая мышца (*m. cervicoauricularis profundus major*) также большей частью покрыта шейнораковинной поверхностной мышцей. Начинается эта мышца на каудальном конце наружного сагиттального гребня и оканчивается на противокозелке. Глубокая шейнораковинная малая мышца (*m. cervicoauricularis profundus minor*) покрыта снаружи предыдущей мышцей. Начинается она на наружном затылочном выступе и идет под основанием ушной раковины к ее латеральному краю. Межщитковая мышца (*m. interscutularis*) представляет собой широкую, но тонкую мышечную пластинку, соединяющую медиальные края правого и левого щитков.

Лобнощитковая мышца (*m. frontoscutularis*) состоит у волка из скуловой и лобной частей. Первая, гораздо более мощная, представляет собой широкую и довольно толстую мышечную пластинку, начинающуюся на скуловом отростке лобной кости и прилежащем к нему конце орбитальной связки. Дивергируя, она направляется в общем каудально. Ее медиальный дугообразно выгнутый край в задних $\frac{3}{4}$ примыкает к лобной части этой же мышцы. Наиболее медиальная сравнительно узкая полоска ее волокон, фиксируясь по дороге к внешней поверхности щитка, продолжается в щитковораковинную поверхностную дорсальную мышцу. Основная ее часть перекрещивает изнутри скуловую мышцу, переходит под нею в широкий, но тонкий апоневроз, прикрепляющийся отчасти к щитку, отчасти продолжающийся в скулораковинную мышцу. Лобная часть рассматриваемой мышцы оканчивается на медиальном крае щитка.

Щитковораковинная поверхностная дорсальная мышца (*m. scutuloauricularis superficialis dorsalis*) представляет собой плоскую лентообразную мышцу, отщепляющуюся от внешней поверхности медиального края скуловой части лобнощитковой мышцы. Она направляется к переднему краю ушной раковины, где и оканчивается. Щитковораковинная поверхностная средняя мышца (*m. scutuloauricularis superficialis medius*) начинается на нижней поверхности щитка и идет к ости завитка.

Скулораковинная мышца (*m. zygomaticoauricularis*) начинается из нижнего отдела апоневроза скуловой части лобнощиткового мускула, направляется каудально и оканчивается у основания козелка.

Вентральная мышца ушной раковины (*m. auricularis ventralis*) начинается из фасции на вентральной поверхности шеи, поднимаясь краниодорсально, охватывает латерально основание ушной раковины и оканчивается на противокозелке.

Щитковораковинная глубокая большая мышца (*m. scutuloauricularis profundus major*) начинается у ростромедиального угла вентральной поверхности щитка и оканчивается на основании ушной раковины. Щитко-

вораковинная глубокая малая мышца (*m. scutuloauricularis profundus minor*) пачинается также на вентральной поверхности щитка, направляется к основанию ушной раковины, где и оканчивается.

Нижнечелюстнораковинный мускул (*m. mandibulo auricularis*) пачинается на заднем крае ветви нижней челюсти выше углового отростка, поднимается кверху по внешней поверхности хрящевого слухового прохода и оканчивается на внешней поверхности ости завитка.

Жевательные мышцы иннервируются нижнечелюстной ветвью тройничного нерва, только каудальное брюшко двубрюшной мышцы иннервируется лицевым нервом. К этой группе мышц головы относятся мышцы, поднимающие и опускающие нижнюю челюсть. Для волка характерен значительный размах и скорость движений нижней челюсти при полном отсутствии мелочных движений.

К мышцам, смыкающим челюсти, относят четыре мышцы: большую жевательную (*m. masseter*), височную (*m. temporalis*) и крыловидные медиальную и латеральную (*m. pterygoideus medialis et m. pterygoideus lateralis*). У волка, как и у собаки, следует различать также нечетко обособленный от височной мышцы и массетера *m. zygomaticomandibularis*. Опускает нижнюю челюсть двубрюшная мышца (*m. digastricus*). Вместе с жевательными мышцами обычно рассматривают и подъязычно-челюстную мышцу (*m. mylohyoideus*), поднимающую дно рта.

Среди мышц, приводящих нижнюю челюсть, у волка, по данным Шумахера [Schumacher, 1961], лучше всего развита височная мышца. Ее масса составляет 70,2% общей массы этих мышц, в то время как большой жевательной мышцы — 22,8, медиальной крыловидной — 6,4, а латеральной крыловидной — 0,6. Соотношение величины физиологического поперечника этих мышц, свидетельствующего о их силе, однако, несколько иное. У височной мышцы этот поперечник составляет 55,1% его суммарной величины, большой жевательной — 29,7, медиальной крыловидной — 12,2 и латеральной крыловидной — 3,0. Расхождение между относительной массой и физиологическим поперечником объясняется особенностями внутренней структуры мышц, что сказывается на длине мышечных волокон. Их средняя длина в височной мышце равна 48,9, в массетере — 29,6, в медиальной крыловидной — 22,6, а в латеральной крыловидной — 7,9 мм.

Большая жевательная мышца у волка, будучи латерально выпуклой, покрывает всю внешнюю поверхность ветви нижней челюсти и валикообразно выдается за ее нижний и прилежащий участок заднего края. Мышца эта обладает сложным строением. В ней различают три нечетко разделяющиеся части: поверхностную (*m. masseter superficialis*), среднюю (*m. masseter medius*) и глубокую (*m. masseter profundus*). Поверхностная часть наиболее мощная. Она начинается широким апоневрозом, покрывающим верхние $\frac{4}{5}$ мышцы, на челюстном бугре, заднем крае скуловой кости и нижнем крае передней половины скуловой дуги. Поверхностные волокна апоневроза связаны с глубокой фасцией. Направляясь вентрокаудально, ее поверхностные волокна огибают край ветви нижней челюсти, образуя *pars reflexa* мускула, и оканчива-

ются медиально на ее угловом отростке. Основная масса волокон сухожильно оканчивается на внешней поверхности углового отростка. Средняя часть мышцы развита намного меньше. Она начинается на скуловой дуге сзади и под поверхностной частью, направляется почти вертикально и оканчивается на гребне, ограничивающем снизу ямку массетера. Глубокая, более мощная часть массетера заполняет одноименную ямку на латеральной поверхности нижней челюсти. Начинается она сухожильно на задней половине скуловой дуги. Волокна ее направляются вентро-рострально и оканчиваются в упомянутой ямке. Рострально она довольно тесно соединяется с простирающейся сюда частью височной мышцы.

Височная мышца в виде мясистого бугра заполняет височную область, сильно расширяя голову в каудальном направлении. Задний край ее выступает валиком за выйный гребень. Снаружи эта мышца покрыта прочной и толстой глубокой височной фасцией, волокна которой ориентированы по ходу линий ее напряжения сокращающейся мышцей. Эта фасция служит местом начала поверхностного слоя мышцы. Волокна глубокого ее слоя начинаются от внешней поверхности костей височной области, ограниченной височным, выйным, наружным сагиттальным и наружным лобным гребнями. Большинство волокон этой мышцы оканчивается на внутреннем сухожилии, лежащем под ее поверхностным слоем. Широкое вначале, это сухожилие конвергирует ростровентрально, превращаясь в плотный сухожильный тяж, прикрепляющийся к верхнему выпуклому краю венечного отростка. Глубже лежащий слой мускула, начинающийся в переднем отделе височной области, идет более отвесно и прикрепляется на медиальной поверхности венечного отростка.

Под *m. zygomaticomandibularis* у волка следует понимать часть мышечной массы, начинающуюся на внутренней поверхности скуловой дуги, лежащей между массетером и височным мускулом и оканчивающейся на венечном отростке.

Медиальная крыловидная мышца начинается в крыло-небной области, направляясь вентрокаудально, к медиальной поверхности ветви нижней челюсти под нижнечелюстным отверстием. Латеральная крыловидная мышца расположена сзади и латерально от предыдущей. Она обладает двуперистой структурой из-за проходящего внутри ее сухожильного тяжа. Начинается эта мышца на крыловидном отростке базисфеноида, идет почти вертикально и оканчивается на ветви нижней челюсти возле мышцелкового отростка.

Двубрюшная мышца представлена, как и у собаки, единым довольно толстым, круглым мышечным тяжем, разделение которого на ростральное и каудальное брюшко лишь намечается неясной сухожильной полоской, лежащей в ее средней части. Начинается мышца частью мясисто, частью сухожильно на яремном отростке, направляется вперед медиально от углового отростка нижней челюсти и *pars reflexa* массетера и оканчивается на нижнем крае и прилежащих участках латеральной и медиальной поверхности нижней челюсти на протяжении от уровня *PM*₄ до *M*₃.

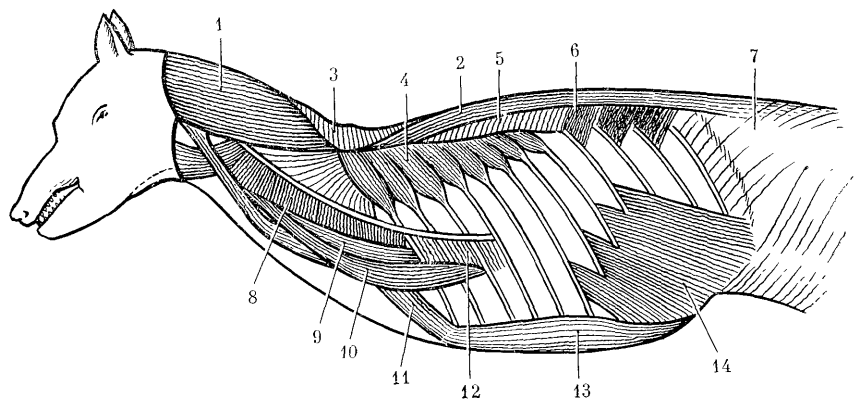


Рис. 78. Мышцы туловища волка после удаления грудной конечности

- | | | |
|------------------------------------|------------------------------|--------------------------|
| 1 — splenius; | 6 — serratus dorsalis expi- | 11 — rectus thoracis; |
| 2 — longissimus dorsi et ratorius; | 7 — obliquus abdominis in- | 12 — serratus ventralis; |
| cervicis; | ternus; | 13 — rectus abdominis; |
| 3 — semispinalis dorsi; | 8 — serratus ventralis; | 14 — obliquus externus |
| 4 — serratus dorsalis inspi- | 9 — scalenus medius; | abdominis |
| ratorius; | 10 — scalenus supracostalis; | |
| 5 — iliocostalis; | | |

Подъязычно-челюстная мышца представляет собой мышечную пластинку с поперечным направлением волокон, расположенную в межреберном пространстве. Деления ее на передний и задний отделы, как и у собаки, нет. Начинается эта мышца вдоль *linea mylohyoidea*. В области расположения подъязычной кости она медиально фиксируется к ее телу, а рострально непосредственно переходит в антимер.

Мускулатура туловища и шеи

Дорсальные мышцы туловища располагаются в желобе, образованном остистыми и поперечными отростками позвонков и дорсальными концами ребер. *M. splenius*, пластывидная мышца (рис. 78), плоская, широкая и толстая (мясистая), лежит на дорсальной и боковой поверхности шеи. Латерально прикрыта трапециевидной, ромбовидной и плечеголовной мышцами и частично — зубчатой вентральной мышцей. Сама мышца прикрывает полуостистую мышцу головы и длиннейшую мышцу шеи и головы. Начинается от остистопоперечной фасции (*fascia spinotransversalis*), натянутой между остистыми (с I по V) и поперечными (с I по VII) отростками грудных позвонков. Мышечно начинается на уровне 3-го грудного позвонка (у лисицы) и 4-го — у всех волков.

Волокна *m. splenius* направляются вперед и вниз, мускул особенно сильно утолщается у кавказского и тундрового волков. Головная часть (*m. splenius capiti*) этого мускула имеется у всех исследованных нами

животных и оканчивается на затылочном гребне и сосцевидном отростке. Шейная часть мышцы (*m. splenius cervicis*) у исследованных нами волков отсутствует. Таким образом, вариации в прикреплении *m. splenius* у разных волков не обнаружены. Однако развитие этого мускула у них неодинаково (табл. 32). Самый большой процент массы этого мускула среди волков в массе мышц всего комплекса свойственен тундровому (12,8%) и лесному березинскому (12,1%) волкам. Однако у лисицы масса этого мускула достигает 14,6%, больше, чем у волков, она у собаки (13,9%) и енотовидной собаки (13,6%). Функция: при одностороннем сокращении сгибает голову в свою сторону, при двустороннем действии — поднимает шею и голову.

M. iliocostalis, подвздошно-реберная мышца (рис. 78), располагается в спинном и поясничном отделах латерально и несколько вентрально от длиннейшей мышцы спины и составляет от 9 до 13% общей массы этой группы дорсальных мышц туловища. Мышца начинается от подвздошной кости и тянется до V (иногда IV) шейного позвонка; она состоит из трех частей: 1) подвздошно-реберная мышца поясницы (*m. iliocostalis lumborum*) начинается от подвздошного гребня подвздошной кости (*crista iliaca*) и от поперечно-реберных отростков поясничных позвонков и прикрепляется к последнему ребру. У волков эта мышца настолько срастается с длиннейшей мышцей спины и поясницы, что порой бывает трудно их разъединить. По объему она значительно уступает (в 3—4 раза) длиннейшей мышце; 2) подвздошно-реберная мышца спины (*m. iliocostalis dorsi*) представляет собой узкую мышцу, которая начинается отдельными мясистыми зубцами. Каждый зубец идет кранио-вентрально, ближе к концу переходит в сухожилие, крепящееся на соответствующем ребре. Зубцы расположены по медиальной поверхности длиннейшей мышцы и крепятся на краях ребер, пропуская два—четыре, иногда и больше, сегментов. Передний зубец прикрепляется на поперечном отростке 6-го шейного позвонка у волков и 7-го у лисицы; 3) Подвздошно-реберная мышца шеи (*m. iliocostalis cervicis*) начинается от поперечных отростков 1-го грудного и 7-го шейного позвонков и прикрепляется к поперечным отросткам IV и V шейных позвонков.

Самая большая относительная масса подвздошно-реберной мышцы отмечается у волка тундрового (13,6%), меньше она у волка украинского (10,6%) и значительно отличается от этих показателей у лесного белорусского (9,0%) и кавказского (8,7%). Функция ее — фиксирование позвоночника и обеспечение боковых его движений. *M. longissimus*, длиннейшая мышца (рис. 78), простирается от крестца и подвздошной кости до головы, прикрыта в шейной области пластывидной мышцей, далее назад дорсальным зубчатым инспириатором. Эта мышца подразделяется на три самостоятельных мышцы.

1) Длиннейшая мышца спины и поясницы (*m. longissimus dorsi et lumborum*) сильнее всего развита в поясничной области, где заполняет все пространство между остистыми и поперечно-реберными отростками. В области спины масса мышцы убывает в краниальном направлении,

Таблица 32. Абсолютная и относительная масса мышц шеи и туловища волков различных популяций и других канид

Мышцы	Волк кавказский		Волк тундровой		Волк лесной (Украина)		Волк лесной (Белоруссия)		Собака		Енотовидная собака		Лисица	
	а*	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
<i>Дорсальные мышцы позвоночника</i>														
Splenius	95	10,3	103	12,8	69	9,6	80	12,1	88	13,9	20	13,6	17	14,6
Iliocostalis	80	8,7	110	13,6	76	10,6	59	9,0	62	9,8	19	12,9	14	12,0
Longissimus dorsi et lumborum	375	41,0	324	40,2	320	44,5	293	44,5	254	40,1	54	36,7	40	27,2
Longissimus cervicis	195	13,7	75	9,3	53	7,4	67	10,1	63	10,1	17	11,5	17	14,5
Longissimus capitis et atlantis	78	8,5	77	9,6	57	7,9	58	8,8	53	8,4	12	8,1	10	8,5
Semispinalis capitis et dorsi	84	9,4	65	8,0	98	13,6	47	7,1	44	6,9	13	8,8	10	8,5
Spinalis cervicis	77	8,4	50	6,2	63	8,7	54	8,2	68	10,7	12	8,1	9	7,7
Всего	914	—	804	—	719	—	658	—	632	—	147	—	117	—
<i>Глубокие шейные мышцы</i>														
Obliquus capitis cranialis	12	45,1	7	7,9	5	7,7	7	11,1	4	8,5	3	8,0	1	6,6
Obliquus capitis caudalis	32	40,5	43	48,3	28	43,1	26	41,3	23	48,9	14	42,4	7	46,6
Rectus capitis dorsalis major	18	22,7	17	19,1	14	21,5	15	23,8	7	14,8	7	21,2	3	20,0
Rectus capitis dorsalis minor	5	6,3	8	9,0	6	9,2	5	7,9	3	6,4	2	6,1	2	13,3
Rectus capitis dorsalis medius	7	8,9	7	7,9	5	7,7	6	9,5	5	10,6	3	9,0	1	6,6
Rectus capitis lateralis	5	6,3	7	7,9	7	10,8	4	6,3	5	10,6	2	6,0	1	6,6
Всего	75	—	89	—	65	—	63	—	47	—	33	—	15	—
<i>Вентральные мышцы позвоночника</i>														
Longus colli	75	53,6	51	56,0	53	51,0	42	50,0	46	58,2	12	48,0	9	52,9
Longus capitis	38	27,0	27	29,7	34	32,7	28	33,3	22	27,8	7	28,0	5	29,4

Longus atlantis	27	19,3	13	14,9	17	16,3	14	16,6	41	13,9	6	24,0	3	17,6
Всего	140	—	91	—	104	—	84	—	79	—	25	—	17	—
<i>Мышцы грудной стенки</i>														
Serratus dorsalis inspiratorius	63	35,1	57	35,0	49	36,0	55	36,6	24	35,8	13	40,6	8	44,0
Serratus dorsalis expiratorius	38	21,2	35	21,4	31	22,7	32	21,3	18	26,7	8	25,0	4	22,0
Scalenus supracostalis	49	27,4	47	28,8	39	28,7	42	28,0	16	23,8	5	15,6	2	11,4
Scalenus medius	48	10,0	15	9,2	10	7,3	13	8,7	5	7,4	5	6,2	1	6,5
Rectus thoracis	41	6,1	9	5,5	7	5,1	8	5,3	4	6,0	4	12,5	3	16,6
Всего	179	—	163	—	136	—	150	—	67	—	32	—	18	—
<i>Мышцы брюшной стенки</i>														
Obliquus abdominis externus	235	31,7	215	31,7	185	41,8	197	34,2	145	44,7	96	51,3	43	49,4
Obliquus abdominis internus	145	19,6	158	20,4	76	17,2	86	14,9	43	13,7	25	14,0	12	13,8
Rectus abdominis	244	33,0	216	31,8	197	44,5	200	34,7	74	22,8	37	20,0	19	21,8
Transversus abdominis	115	15,6	110	16,2	84	19,0	93	16,4	62	19,1	29	15,5	13	14,9
Всего	739	—	678	—	442	—	576	—	324	—	187	—	87	—

* а — абсолютная масса (в г), б — в % к массе мышц комплекса.

сходя на нет к последнему шейному позвонку. Лежит она медиально от подздошно-реберной мышцы. Начинается от гребня подвздошной кости и от остистых отростков крестцовых, поясничных и последних 4—5-го грудных позвонков. Прикрепляется в разных областях: к поперечном-реберным отросткам поясничных позвонков, к наружным поверхностям ребер выше их углов, к поперечным отросткам последних шейных позвонков, к сосцевидным отросткам поясничных и грудных позвонков. Эта мышца составляет у лесных волков 44,0% от массы мышц комплекса, меньшая масса ее у собаки — 40,1%. В области поясницы описываемая мышца иногда полностью срастается с подвздошно-реберной, а также с остистой и полуостистой мышцами.

2) *M. longissimus cervicis* — длиннейшая мышца шеи (рис. 78) располагается краинальнее и дорсальнее от *m. longissimus dorsi* и латеральнее от *m. semispinalis* позади от *m. longissimus atlantis*. Начинается от сосцевидных отростков первых грудных позвонков (до 5-го) и прикрепляется к поперечно-реберным отросткам последних шейных позвонков (4—5-го). Среди исследованных волков наиболее мощно развит этот мускул у кавказского (13,7%) от массы комплекса мышц, и почти в два

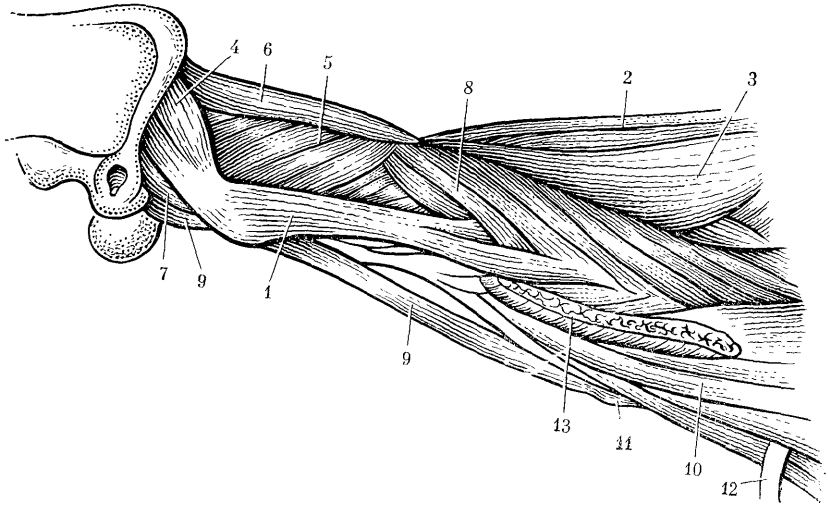


Рис. 79. Мышцы шеи волка сбоку

- | | | |
|--|------------------------------------|------------------------------|
| 1 — longissimus capitis et atlantis; | 5 — obliquus capitis caudalis | 9 — longus capitis; |
| 2 — ligamentum nuche; | 6 — rectus capitis dorsalis major; | 10 — scalenus supracostalis; |
| 3 — spinalis et semispinalis: dorsi et cervicis; | 7 — rectus capitis lateralis; | 11 — scalenus costae; |
| 4 — obliquus capitis cranialis; | 8 — multifidus cervicis; | 12 — longus atlantis; |
| | | 13 — serratus ventralis |

раза слабее развит он у лесного волка из Украинского Полесья (7,4%). Однако среди исследованных нами других хищников самый мощный этот мускул у лисицы (14,5%).

3) *M. longissimus capitis et atlantis* — длиннейшая мышца головы и атланта (рис. 79), начинается от сосцевидных отростков первых грудных и последних шейных позвонков и прикрепляется одной ветвью к крылу атланта, а другой — к сосцевидному отростку височной кости.

Обе последние мышцы в сумме составляют от 15,0 до 22,0% общего веса мышц данного комплекса. У кавказского волка — 22,0, у тундрового — 19,8, лесного березинского — 16,0% (табл. 32).

Таким образом, налицо общее усиление этих мышц у кавказского волка по сравнению с другими подвидами. Из таблицы также видно, что масса длиннейшей мышцы головы и атланта больше массы длиннейшей мышцы шеи; иногда наблюдаются обратные соотношения. Длиннейшая мышца шеи у кавказского волка почти вдвое тяжелее длиннейшей мышцы головы и атланта, у других же волков разница по массе между ними небольшая. Все это свидетельствует о незначительных видовых различиях мышц, связанных с шеей и головой у этих волков. В то же время обращает на себя внимание более сильное развитие длиннейшей мышцы шеи у кавказского волка (13,7% от массы мышц данного комплекса). *M. spinalis et semispinalis dorsi, cervicis et capitis* (рис. 79, 3) обнажается после удаления *m. splenius* и *m. longissimus capitis*.

У волка полуостистая мышца головы состоит из двух частей: а) дорсомедиальная сегментированная часть — двубрюшная мышца шеи (*m. biventer cervicis*) начинается от сосцевидных отростков с 4-го по 2-й грудной позвонок, затем от остистых отростков с 6-го по 2-й грудной позвонок, и наконец, от надостистой связки; б) вентролатеральная несегментированная часть мышцы (*m. complexus major*) — большая комплексная мышца начинается от суставных отростков с 1-го грудного до 3-го шейного позвонков. Обе части полуостистой мышцы оканчиваются на затылочной кости. Мышца эта мощная, она составляет от 8 до 14%. Самая большая масса ее у лесного волка из Украинского Полесья — 13,6% от массы мышц комплекса. Мышца эта перистая, волокна направляются краиниально и несколько дорсально. Функция ее — поднимает голову и шею при двустороннем сокращении, при одностороннем — поворачивает голову и шею.

M. spinalis dorsi et cervicis — остистая мышца спины и шеи (рис. 79) лежит на остистых отростках медиодорсально от длиннейшей мышцы спины, а в области шеи — медиально от полуостистой мышцы головы. Кстати, несколько сегментов последней мышцы, берущих начало от сосцевидных отростков, сливаются с остистой мышцей спины и шеи. Эта мышца начинается от остистых отростков всех поясничных, последних 5–6-го грудных позвонков и прикрепляется к остистым отросткам последних шейных и первых грудных позвонков. Функция ее — разгибает шейный и грудной отделы позвоночника. Масса мышцы варьирует у волков в среднем от 6,0 до 9,0% от общей массы мышц комплекса (см. табл. 32). Самая большая масса мышцы у собаки — 10,7%. Окопчание зубцов полуостистой мышцы спины расположено наиболее дорсально на остистых отростках 1-го и 2-го грудных позвонков (а идут эти зубцы от 4-го и 3-го грудных позвонков), где они проходят под выйной связкой, вплоть до основания отростка у 10-го грудного позвонка. Далее назад эти зубцы не прослеживаются.

M. multifidus — многораздельная мышца (рис. 79) состоит, как показывает само название, из мышечных пучков с самостоятельным началом и окончанием. Они лежат у основания остистых отростков. Эта мышца представляет собой множественные мышцы, которые начинаются от сосцевидных отростков, лежащих позади позвонков и прикрепляются к остистым отросткам, лежащим впереди позвонков. Условно эти мышцы подразделяются на шейную и спинную части (*m. multifidus cervicis et multifidus dorsi*). Спинная часть мышцы идет от крестца до последнего шейного позвонка, а шейная часть — от 1-го грудного позвонка до гребня эпистрофея. От каждого позвонка отходит по два пучка. Один из них короче, волокна его направлены более дорсально к заднему краю остистого отростка предшествующего позвонка (эти односегментные пучки носят название ротаторов — *m. rotatores brevis*). Второй пучок более длинный, его волокна направлены более краиниодорсально, они перебрасываются через один сегмент и крепятся на заднем крае следующего позвонка (*mm. rotatores longi*) — длинные ротаторы.

Ряд коротких дорсальных мускулов туловища располагается между остистыми отростками (*mm. interspinalii*, межостистые мышцы) и поперечными отростками (*mm. intertransversarii*, межпоперечные мышцы). Межостистые мышцы размещаются между остистыми отростками, состоят из мышечных пучков, широко и мясисто начинающихся на переднем (иногда заднем) крае остистого отростка, волокна которых идут вперед (или назад), сходятся в узкие сухожилия, кончающиеся соответственно на заднем или переднем крае смежного позвонка. Особенно сильно развиты эти мускулы в передней части грудной клетки, где остистые отростки особенно длинны. У волков, как и у других псовых, межостистые мышцы располагаются, кроме шеи, на грудных и поясничных позвонках.

Межпоперечные мышцы развиты только в поясничном и шейном отделах позвоночного столба. В поясничном отделе эти мышцы представлены слабыми мышечными пластинками, расположенными между поперечными реберными отростками. Дорсальные их волокна очень тесно связаны с вышележащими волокнами *m. longissimus dorsi*. Вентральная поверхность несет сухожильные зеркала. Шейная часть развита значительно сильнее и подразделяется на три группы мышц: а) межпоперечные дорсальные мышцы (*mm. intertransversarii dors.*) располагаются в области шеи и между суставными и поперечными отростками. Начинаются от поперечного отростка 1-го грудного позвонка, затем от каудальных суставных отростков 7-го — 3-го шейных позвонков. Оканчиваются на поперечных отростках впереди лежащих позвонков. У волка короткие пучки межпоперечных мышц идут через один, а длинные — через два позвонка; б) межпоперечные вентральные мышцы (*mm. intertransversarii ventrale*) на шейных позвонках лежат между реберными отростками; в) межпоперечные средние мышцы (*mm. intertransversarii medii*) лежат между поперечными отростками шейных позвонков. Сгибают позвоночник в сторону.

Глубокие короткие швейные мышцы. Эта группа из 6 мышц лежит в передней части шеи, связывая атлант и эпистрофей с черепом. *M. obliquus capitis caudalis*, косая каудальная мышца головы (см. рис. 79), наиболее мощная мышца этого комплекса, составляющая от 40 до 48% от его общей массы (табл. 32). Она начинается от гребня эпистрофея и прикрепляется к основанию яремного отростка. Самая мощная она у тундрового волка (48,3%) и собаки (48,9%).

M. obliquus capitis cranialis, косая краниальная мышца головы (рис. 79), сравнительно с предыдущей мышцей мала — около 7—15% от общей массы комплекса. Она идет от переднего края крыла атланта и прикрепляется к основанию яремного отростка. Лучшее развитие у волка кавказского (15,1%).

M. rectus capitis dorsalis major, прямая дорсальная большая мышца головы (рис. 79), начинается от гребня 2-го шейного позвонка и прикрепляется к чешуе затылочной кости. Эта мышца составляет у волков 19—24% от массы мышц комплекса.

M. rectus capitis dorsalis medius, прямая дорсальная средняя мышца

головы, лежит под предыдущей, начинается от крапильного гребня 2-го шейного позвонка и прикрепляется к затылочной кости.

M. rectus capitis dorsalis minor, прямая дорсальная малая мышца головы, начинается от дуги атланта и прикрепляется к затылочной кости. Она прикрыта *m. rectus capitis dorsalis medius* и покрывает атлanto-затылочный сустав. Действие ее — поднимает голову.

M. rectus capitis lateralis (рис. 79), прямая латеральная мышца головы, отходит от вентральной дужки и от крыловой ямки 1-го шейного позвонка и прикрепляется к яремному отростку, рядом с закреплением *m. longus capitis*. Эта мышца лучше всего развита у волка из Украинского Полесья (10,8% от общей массы мышц комплекса).

Выйная связка (*Ligamentum nuchae*) обнажается после удаления длиннейших мышц спины и шеи. У всех волков, лисицы и енотовидной собаки выйная связка представлена одной канатиковой частью, которая в виде парного эластического тяжа идет от остистого отростка 1-го грудного позвонка до каудального участка гребня эпистрофея. В связи со значительной подвижностью в области 1-го и 2-го шейного суставов эта связка у данных животных отсутствует в краниальном участке шейного отдела. Своей эластичностью выйная связка безусловно помогает мышцам, разгибающим шею, и является их статическим приспособлением.

Надостистая связка (*ligamentum supraspinalia*) у волков, как и у других псовых, развита слабо и имеет лептовидную форму. Ширина ее увеличивается к концу поясничного отдела, достигая 1 см. Толщина связки в целом равномерная (0,2 см), но на уровне межкостистых интервалов она несколько больше (0,4 см). В каудальном направлении надостистая связка уменьшается в размерах, а эластичные волокна постепенно замещаются фиброзными. Мало того, начиная с каудальных позвонков грудного отдела надостистая связка сливается с фасцией поясничного дорсального мускула. В функциональном отношении надостистая связка обслуживает грудной и поясничный отделы позвоночника, укрепляя связь отдельных позвонков и противодействуя расхождению в стороны остистых отростков.

Вентральные мышцы позвоночного столба лежат на вентральной поверхности тел позвонков. Они сгибают позвоночник, а совместно с дорсальными мышцами позвоночника — фиксируют его. *Mm. longus colli*, длинная мышца шеи, составляет у волков около 50,0% от массы мышц комплекса (без большой и малой поясничной, опускающей хвоста и квадратной поясничной). Эта мышца подразделена на две части, грудную и шейную, которые располагаются на вентральной поверхности соответствующих областей позвоночного столба и различаются как положением, так и направлением волокон. Грудная часть (*pars thoracalis*), волокна которой идут продольно, состоит из отдельных зубцов, которые начинаются на вентральных гребнях I—VI грудных позвонков и прикрепляются к телам грудных позвонков (на их вентральной поверхности), к поперечному VI—VII отростку и VI реберному отростку шейных позвонков. Шейная часть (*pars cervicalis*) состоит из

отдельных мышечных зубцов; последние начинаются от вентрального бугорка 1-го шейного позвонка и на вентральных гребнях 2—5-го шейного позвонков. Мышечные пучки идут каудолатерально и оканчиваются на вентральной поверхности тел 2—6-го шейных позвонков и на реберном отростке 6-го шейного позвонка. Направление волокон этой мышцы в шейной области не продольное, а медиокраниальное. Из всех волок лучше всего развита эта мышца у сибирского волка — 56,0% общей массы мышц комплекса, а самая большая масса этой мышцы свойственна собаке домашней (58,2%).

M. longus capitis, длинная мышца головы (рис. 79), — мощная мышца, по весу уступающая только предыдущей. Она составляет 27—29% у кавказского и тундрового волков, чуть больше у белорусского (33%) и украинского (32,7%) лесных волков. Эта мышца начинается от реберных отростков 2—6 шейных позвонков и прикрепляется к мышечному бугру затылочной кости. Функция этой мышцы — опускание головы.

M. longus atlantis, длинная мышца атланта (рис. 79), составляет в среднем 14—16% массы комплекса мышц для тундрового, белорусского и украинского лесных волков и только у кавказского масса этой мышцы увеличивается до 19,3%. Начинается она от вентрального бугорка 1-го шейного позвонка и прикрепляется сухожильно к телу затылочной кости.

M. quadratum lumborum, квадратная мышца поясницы, лежит на вентральной поверхности поперечно-реберных отростков поясничных позвонков, вентрально прикрыта большой поясничной мышцей. Начинается от позвоночных концов двух последних ребер и от поперечно-реберных отростков первых поясничных позвонков и прикрепляется к поперечно-реберным отросткам последних поясничных позвонков и на вентральной поверхности крыла подвздошной кости. Способствует боковому изгибу поясничного отдела. Состоит из отдельных мышечных зубцов. Масса ее у волка кавказского, например, равна 45 г.

M. sternohyoideus, грудинно-подъязычная мышца, начинается вместе с грудинно-щитовидной мышцей от рукоятки грудины медиальнее *m. sternothyreoideus*. Прикрепляется к телу подъязычной кости. Функция ее — оттягивание языка при глотании кзади.

M. sternothyreoideus, грудинно-щитовидная мышца, лентовидная мышца лежит на вентральной поверхности трахеи. Начинается на рукоятке грудной кости. Оканчивается на щитовидном хряще гортани.

M. omohyoideus, плече-подъязычная мышца, у волка отсутствует.

Мышцы грудной стенки в целом представляют респираторно-моторный аппарат, который обеспечивает дыхательную функцию грудной клетки.

M. serratus dorsalis inspiratorius (рис. 78), дорсальный зубчатый инспиратор, тонкая, пластинчатая мышца, лежит в краниальной половине грудной клетки между остистыми отростками и ребрами, покрывая подвздошно-реберную и длиннейшую мышцу спины. Латерально она покрыта мышцами: ромбовидной, зубчатой вентральной и широчайшей спины. Начинается от позвоночных концов ребер 8 зубцами от 2-го до 9-го реб-

ра и прикрепляется к остистым отросткам грудных позвонков. Пучки мышечных волокон идут от ребер в дорсокраниальном направлении. Мясистая часть мышцы переходит в обширное пластинчатое сухожилие. Среди мышц данного комплекса эта мышца самая мощная и масса ее у волков колеблется в пределах 35—36%, самая большая она у лисы — 44%. *M. serratus dorsalis expiratorius*, дорсальный зубчатый экспиратор (рис. 78). Это тонкая пластинчатая мышца в каудальной половине грудной клетки, между ребрами и остистыми отростками. Она прикрывает подвздошно-реберную и длиннейшую мышцу спины. Начинается мясистыми зубцами на каудальных краях ребер. Пучки мышечных волокон идут от ребер дорсокаудально. Мясистая часть мышцы продолжается в пластинчатое сухожилие, которое срастается с поясничной фасцией и прикрепляется к остистым отросткам. У всех карид эта мышца имеет 3 зубца, с 11-го по 13-е ребро. Масса ее почти в два раза меньше предыдущей мышцы и колеблется в пределах 21—22% от массы мышц комплекса. *Mm. scalenii*, лестничные мышцы (рис. 78, 79), лежат между реберными и шейными позвонками, подразделяются на две мышцы: лестничная и надреберная мышца (*m. scalenus supracostalis*) и лестничная средняя мышца (*m. scalenus medius*). Первая начинается двумя брюшками — одним от 3-го ребра, другим, более длинным, от 8-го ребра; оба брюшка, сливаясь вместе, прикрепляются к поперечнореберным отросткам 3—6-го шейных позвонков. У волков масса этой мышцы больше предыдущей (27—29%), однако она меньше у енотовидной собаки и лисы (см. табл. 32).

Лестничная средняя мышца начинается от 1 ребра и прикрепляется к поперечным отросткам 4—6-го шейных позвонков. Сгибает шею в свою сторону при одностороннем сокращении и опускает шею при двустороннем. Масса этой мышцы почти в три раза меньше массы надреберной лестничной мышцы.

M. rectus thoracis (рис. 78), прямая грудная мышца, начинается в виде сухожилия от II—IV реберных хрящей и переходит в сухожилия прямой брюшной мышцы. Она небольшая, лентовидная, лежит поверхностно на ребрах, вентрально от зубцов зубчатой вентральной мышцы. Латерально прикрыта глубокой грудной мышцей. Сама прикрывает межреберные мышцы. Масса этой мышцы составляет всего 5—6% от массы мышц данного комплекса.

Mm. levatores costarum, подниматели ребер, короткие мышцы, идущие от реберных бугорков и поперечных отростков грудных позвонков к переднему краю следующего ребра.

Mm. intercostales externi, паружные межреберные мышцы, располагаются между ребрами, будучи покрыты латерально дорсальной и вентральной зубчатыми мышцами, спинной широчайшей мышцей, лестничной надреберной, прямой грудной и наружной кривой брюшной мышцами. Начинаются на краниальных краях от 2 до 12-го ребра и прикрепляются к каудальным краям впередилежащих ребер; в тех местах, где находятся реберные хрящи, мышцы отсутствуют. Это — вдыхательные мышцы.

Mm. intercostales interni, внутренние межреберные мышцы, прикрыты предыдущими, лежат в межреберных пространствах и между реберными хрящами; начинаются от каудальных краев впередилежащих ребер и прикрепляются к крааниальным краям позадилежащих.

M. lumbocostalis, пояснично-реберная мышца, она небольшая, лежит медиально от поперечно-брюшной мышцы. Начинается от последнего ребра и прикрепляется к поперечно-реберным отросткам первых поясничных позвонков. Латерально прикрыта зубчатым дорсальным экспиратором и наружной косою брюшной мышцей. Сама прикрывает поперечную брюшную мышцу.

M. transversus thoracis, поперечная грудная мышца, пластинчатая, треугольной формы, лежит на внутренней (дорсальной) поверхности грудной кости и реберных хрящей; начинается от дорсальной связки грудины и прикрепляется в виде зубов к дорсальной поверхности хрящей истинных ребер. Пучки волокон идут в поперечном направлении.

Мышцы брюшных стенок. *M. obliquus abdominis externus*, наружная косая брюшная мышца (рис. 78), образует поверхностный слой брюшной стенки. Сверху она прикрыта большой подкожной мышцей, а сама покрывает снаружи внутреннюю косую брюшную мышцу. Начинается мясистыми зубцами на грудных концах ребер (с наружной поверхности строго по прямой линии), соединяющей дистальную треть 5—6-го ребра с дорсальной третью последнего ребра и параллельно реберно-хрящевой линии. Пучки мышечных волокон следуют косо в каудовентральном направлении и прикрепляются к наружному подвздошному бугру подвздошной кости (*tuber coxae*), а затем переходят в широкое плоское сухожилие, которое состоит из трех пластинок: брюшной, тазовой и бедренной. Масса этой мышцы данного комплекса самая большая у волка из Украинского Полесья (41,8%) от массы комплекса, у других волков она достигает 32—34%, самая же большая она у енотовидной собаки (51,3%).

M. obliquus abdominis internus, внутренняя косая брюшная мышца (рис. 78), образует средний пласт брюшной стенки. Начинается мясисто от наружного подвздошного бугра подвздошной кости и от пояснично-грудной фасции, затем веерообразно расходясь, прикрепляется к грудному концу последнего ребра и к реберной дуге с внутренней поверхности и также переходит в плоское сухожилие, которое покрывает наружную поверхность прямой мышцы живота. Вентральную тонкую часть составляют волокна с более косым направлением, с почти вертикальными волокнами сзади, которые переходят в широкий апоневроз, срастающийся с апоневрозом наружной косою мышцы живота и идущей к *linea alba*. Масса мышцы у волков колеблется в пределах 15—20%.

M. rectus abdominis, прямая брюшная мышца (рис. 78), длинная, пластинчатая, лежит в вентральной брюшной стенке и частично на грудной стенке. Снаружи прикрыта сухожилиями обеих косых брюшных мышц; вдоль белой линии граничит с одноименной мышцей другой стороны.

Мышца начинается сухожильно на хрящах 4—9-го ребер и на вентральной поверхности грудной кости. Оканчивается на лонном бугорке (*tuberculum pubicum*) и лонном гребне (*pecten ossis pubis*). У волка она пронизана сухожильными перемычками.

M. transversus abdominis, поперечная брюшная мышца, образует наиболее глубокий слой стенки живота. Масса этой мышцы, как и внутренней косой брюшной, составляет 15—19% от общей массы мышц. Ход волокон поперечный. Начинается от медиальной поверхности реберной дуги и от поперечнореберных отростков поясничных позвонков. Переходя в плоское сухожилие, заканчивается на белой линии живота, срастаясь с одноименной мышцей противоположной стороны. Мышечно кончается грубо прямой брюшной мышцей на латеральном крае мечевидного отростка грудины.

Мускулатура хвоста. Этот комплекс представлен двумя дорсальными мышцами, поднимающими хвост, межпоперечной мышцей хвоста и тремя другими вентральными мышцами, опускающими или загибающими хвост вентролатерально.

M. sacrococcygeus dorsalis medialis s. brevis, короткий подниматель хвоста, начинается от остистых отростков последних крестцовых и хвостовых позвонков и прикрепляется к соседним отросткам каудально лежащих хвостовых позвонков через позвонок.

M. sacrococcygeus dorsalis lateralis s. longus, длинный подниматель хвоста, образует мышечный тяж, расположенный латеральнее предыдущей мышцы и состоящий из отдельных мышечных зубцов со своими брюшками, переходящими в длинные конечные сухожилия. Начинается от соседних отростков двух последних поясничных, крестцовых и хвостовых позвонков, начиная с 5-го, пропуская несколько позвонков.

Mm. intertransversarii caudae, межпоперечные мышцы хвоста, располагаются между поперечными отростками первых девяти хвостовых позвонков, т. е. имеются 8 отдельных мышц. У енотовидной собаки таких мышц всего шесть (I—VII хвостовые позвонки).

M. sacrococcygeus ventralis lateralis, s. longus длинный опускатель хвоста, и *m. sacrococcygeus ventralis medialis s. brevis*, короткий опускатель хвоста, начинаются почти вместе от вентральной поверхности поперечнореберных отростков последних поясничных, крестцовых и первых пяти хвостовых позвонков. Оба мускула обособлены. Мышечные зубцы длинного опускателя хвоста идут через четыре (иногда пять) позвонков. Прикрепляются оба мускула к гемальным отросткам хвостовых позвонков.

M. coccygeus, хвостовая мышца, начинается от седалищной кости, прикрепляется к поперечным отросткам 3—4-го хвостовых позвонков.

Мышцы конечностей

Несмотря на то что роль задних конечностей при движении волка больше, чем передних, масса мышц первых не только не превышает массу вторых, но даже несколько меньше ее,—соотношение этих масс, как

Т а б л и ц а 33. Относительное развитие мышц передней конечности волка и собаки *

Мышцы	Волк						Собака	
	лесной		кавказский		тундровой			
	а *	б	а	б	а	б	а	б
<i>Мышцы плечевого пояса</i>								
Acromiotrapezius	2,15	4,43	1,3	2,7	1,08	2,41	1,85	3,66
Spinotrapezius	1,25	2,57	1,73	3,68	1,34	2,97	1,94	3,84
Cleidooccipitalis	1,35	2,78	1,52	3,27	1,34	2,97	2,09	4,45
Omotransversarius	2,13	4,39	2,0	4,25	2,08	4,61	1,78	3,53
Sternomastoideus	—	—	1,41	3,02	1,25	2,76	1,59	3,13
Sternooccipitalis	—	—	1,41	3,02	1,29	2,87	1,60	3,20
Cleidomastoideus	1,15	2,36	1,46	3,12	1,39	3,07	1,4	2,80
Rhomboideus	3,75	7,70	3,5	7,36	3,12	7,37	3,89	7,74
Latissimus dorsi	11,21	23,12	9,2	19,54	10,0	22,31	9,92	19,71
Serratus ventralis	10,00	20,39	9,12	19,44	8,66	19,14	8,99	17,84
Ectopectoralis	3,94	8,10	3,55	7,57	3,49	7,73	4,38	8,72
Endopectoralis	11,62	23,96	10,77	22,97	9,86	21,80	10,92	21,68
Итого	48,55	—	46,97	—	45,1	—	50,35	—
<i>Мышцы плечевого сустава</i>								
Acromiodeltoideus	0,79	3,95	0,91	4,31	1,02	5,05	1,4	6,51
Spinodeltoideus	1,15	5,67	1,2	5,67	1,22	6,08	2,19	10,13
Clavodeltoideus	1,75	8,61	1,77	8,39	1,57	7,8	1,77	8,20
Supraspinatus	5,98	29,56	6,5	30,61	6,26	30,96	5,12	23,64
Infraspinatus	4,21	20,85	4,85	22,90	4,45	22,48	4,39	20,27
Teres minor	0,25	1,26	0,3	1,36	0,23	1,15	0,28	1,33
Subscapularis	3,85	19,03	3,7	17,46	3,33	16,51	3,92	18,09
Coracobrachialis	0,25	1,26	0,2	0,91	0,2	1,03	0,26	1,21
Teres major	2,0	9,82	1,8	8,39	1,8	8,95	2,3	10,62
Итого	20,23	—	21,23	—	20,08	—	21,63	—
<i>Мышцы локтевого сустава</i>								
Anconeus longus	11,9	51,82	11,2	49,42	12,05	51,08	9,76	50,84
Anconeus lateralis	3,75	16,26	3,21	14,21	3,3	13,95	3,19	16,59
Anconeus medialis	1,6	6,97	1,9	8,27	1,94	8,25	1,52	7,88
Anconeus accessorius	1,25	5,45	1,2	5,30	1,34	5,70	1,25	6,53
Dorsoepitrochlearis	0,47	2,06	0,52	2,33	0,51	2,16	0,6	3,13
Epitrochleoanconeus	0,31	1,36	0,36	1,59	0,42	1,87	0,18	0,95
Biceps brachii	1,67	7,33	2,25	9,97	1,9	8,06	1,72	8,97
Brachialis	1,26	5,54	1,3	5,73	1,43	6,09	0,46	2,45
Supinator brevis	0,2	0,89	0,16	0,74	1,16	0,69	0,09	0,49
Pronator teres	0,25	1,07	0,31	1,38	0,27	1,18	0,15	0,82
Pronator quadratus	0,29	1,25	0,24	1,06	0,23	0,98	0,26	1,36
Итого	22,95	—	22,65	—	24,55	—	19,18	—

Т а б л и ц а 33 (окончание)

Мышцы	Волк						Собака	
	лесной		кавказский		тундровой		а	б
	а *	б	а	б	а	б		
<i>Мышцы предплечья и кисти</i>								
Ext. carpi radialis	1,58	19,16	1,27	13,88	1,64	15,99	1,04	11,73
Ext. digiti communis	0,57	6,88	0,72	7,86	0,77	7,25	0,41	4,69
Ext. digiti lateralis	0,2	2,46	0,2	2,1	0,23	2,13	0,26	2,93
Ext. d. secundi proprius	—	—	0,07	0,79	—	—	0,05	0,59
Ext. carpi ulnaris	0,45	5,41	0,62	6,81	0,65	6,4	0,41	4,69
Abductor pollicis longus	0,2	2,46	0,26	2,88	0,3	2,77	0,26	2,93
Fl. carpi radialis	0,36	4,42	0,34	3,77	0,45	4,26	0,49	5,57
Fl. carpi ulnaris (caput ulnare)	0,18	2,21	0,9	9,69	0,45	4,26	0,49	5,57
Fl. carpi ulnaris (caput humerale)	0,77	9,34	0,24	2,72	1,15	10,66	1,06	12,02
Fl. digitorum sublimis	1,15	13,76	1,12	12,31	1,94	17,92	1,46	16,42
Fl. digitorum prof. (caput humerale)	2,41	28,99	2,25	24,62	2,31	21,32	2,04	22,87
Fl. digitorum prof. (caput ulnare + radiale)	0,4	4,91	0,34	4,72	0,83	2,77	0,3	3,52
Interossei	—	—	0,72	7,86	0,45	4,26	0,57	6,45
И т о г о	8,27	—	9,14	—	11,17	—	8,84	—

* а — в % к общему весу; б — в % к весу мышц данного комплекса.

1:1,1. Это объясняется тем, что задние конечности соединяются с позвоночником суставом и синхондрозом, а передние — посредством мышечного пояса, масса которого составляет 50% массы всех мышц конечности (табл. 33).

Мышцы передней конечности. *M. trapezius* (рис. 80, 81) расположен поверхностно в области шеи и холки, состоит из передней (*acromiotrapezius*) и задней (*spinotrapezius*). Передняя часть дистальным концом фиксируется мышечно почти на всем протяжении ости лопатки, и отсюда направляется тонким веерообразным пластом вверх и вперед и фиксируется на *lig. suprascapulare* последних четырех шейных и первых двух грудных позвонков. В области краниального угла лопатки мышца переходит в апоневроз треугольной формы, обращенный основанием к надостистой связке, а вершиной — дистально. Проксимально передний край *m. acromiotrapezius* сливается с *m. cleidocervicalis s. clavotrapezius*, а дистально — с *m. omotransversarius s. atlantoacromialis*.

Задняя часть трапецевидной мышцы нижним концом сухожильно фиксируется на бугре ости лопатки и отсюда направляется веерообразно к надостистой связке 3—12-го грудных позвонков. Мышечные волокна

доходят только до остистых отростков 3-го — 6-го грудных позвонков, а с 7-го по 12-й идет апоневроз, переходящий затем в спинно-поясничную фасцию.

M. brachiocephalicus, плечеголовная мышца (рис. 80), включает в себя четыре мышцы: ключично-шейную, *m. cleidocervicalis* s. *clavotrapezius*, начинающуюся широким апоневрозом от затылочного гребня и срединного сухожильного шва шеи до уровня четвертого шейного позвонка. Она сливается с *m. cleidomastoideus* и оканчивается на поперечной сухожильной полоске — рудименте ключицы. *M. cleidomastoideus* лежит под *m. sternooccipitalis* и *m. cleidocervicalis*. Начинается на сосцевидном отростке височной кости и оканчивается на медиальной поверхности ключичной сухожильной полоски и на рудименте самой ключицы. От дистального края мускула отходит широкий апоневроз на подлопаточную мышцу. *M. sternooccipitalis* начинается широким апоневрозом на затылочной кости и сосцевидном отростке, задний край сливается с апоневрозом ключично-шейной мышцы, а передненижний — с грудино-сосцевидной

Рис. 80. Мускулатура передней конечности волка

- | | | |
|-----------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| 1 — <i>m. acromiotrapezius</i> ; | 5 — <i>m. sternomastoideus</i> ; | 9 — <i>m. serratus ventralis</i> |
| 1' — <i>m. spinotrapezius</i> ; | 6 — <i>m. omotransversarius</i> ; | d. cervicali; |
| 2 — <i>m. clavotrapezius</i> | 7 — <i>m. rhomboideus capitis</i> ; | 10 — <i>m. clavodeltoideus</i> ; |
| (<i>cleidocervicalis</i>); | 7' — <i>m. rhomboideus cervi-</i> | 11 — <i>m. spinodeltoideus</i> ; |
| 3 — <i>m. cleidomastoideus</i> ; | cis; | 11' — <i>m. acromiodeltoideus</i> ; |
| 4 — <i>m. sternooccipitalis</i> ; | 8 — <i>m. splenius</i> ; | 12 — <i>m. latissimus dorsi</i> ; |
| | | 13 — <i>m. anconeus longus</i> |

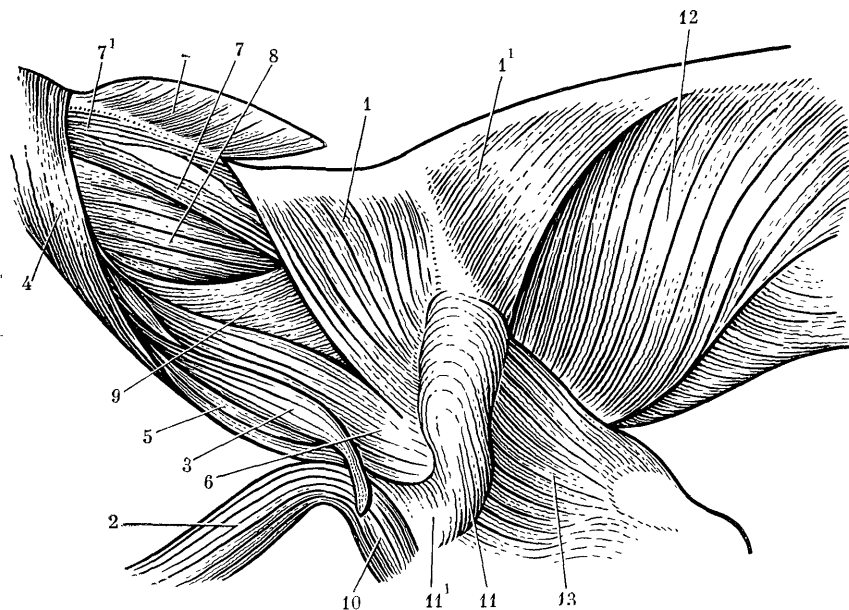
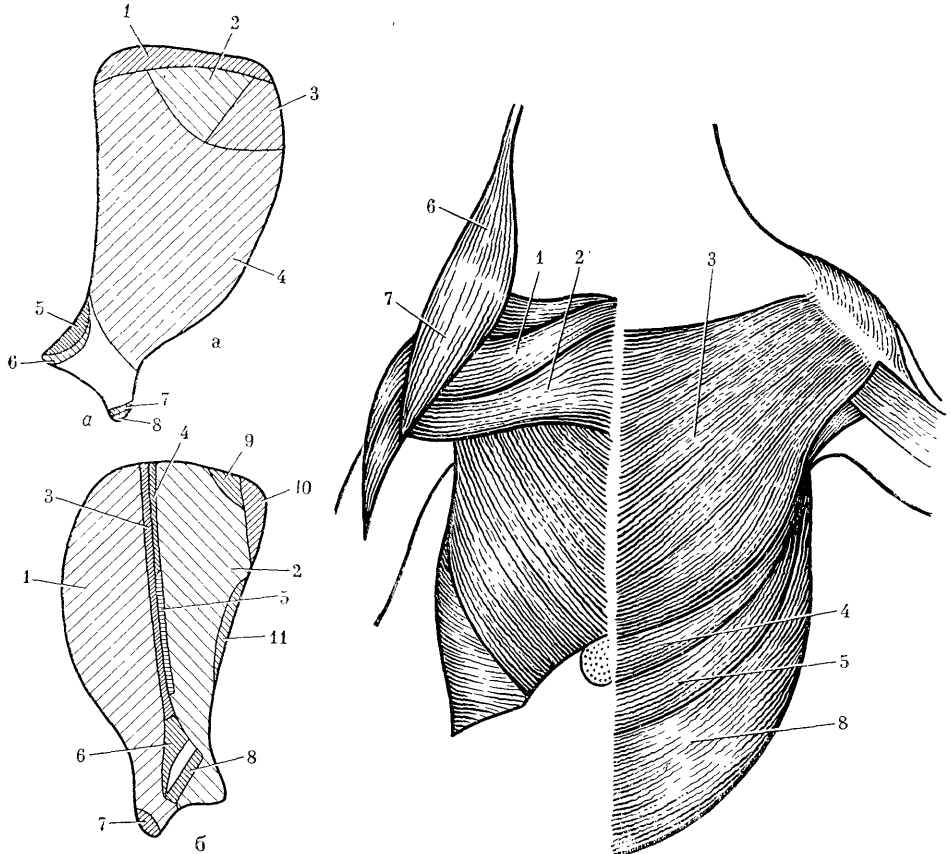


Рис. 81. Места прикрепления мышц на лопатке волка (левая конечность)

- | | | | |
|---------------------------------|--------------------------|-------------------------------|---------------------------|
| — медиальная сторона: | | 6 — m. anconeus longus p. me- | 4 — m. spinotrapezius, |
| 1 — m. rhomboideus, | | dialis, | 5 — m. spinodeltoideus, |
| 2 — m. serratus ventr., p. tho- | 7 — m. coracobrachialis; | | 6 — m. omotransversarius, |
| racalis, | 8 — m. endopectoralis; | | 7 — m. biceps brachii, |
| 3 — m. serratus ventr., p. cer- | 6 — латеральная сторона: | 8 — m. acromiodeltoideus, | 9 — m. rhomboideus, |
| vicalis, | 1 — m. supraspinatus, | 9 — m. rhomboideus, | 10 — m. teres major, |
| 4 — m. subscapularis, | 2 — m. infraspinatus, | | 11 — m. teres minor |
| 5 — m. anconeus longus p. la- | 3 — m. acromiotrapezius, | | |
| teralis, | | | |

Рис. 82. Грудные мышцы волка (вид снизу)

- | | | |
|--------------------------------|------------------------------|---------------------------|
| 1 — m. ectopectoralis claricu- | 3, 4, 5 — m. endopectoralis; | 7 — m. clavodeltoideus; |
| laris; | 6 — m. clavotrapezius; | 8 — m. obliquus abdominis |
| 2 — m. ectopectoralis pars | (cleidocervicalis); | externus |
| sternocostalis; | | |



мышцей. Представляет собой тонкий, широкий мышечный пласт. Является гомологом *m. sternomandibularis* копытных.

Четвертым компонентом плечеголовной мышцы является *m. sternomastoideus*, начинающаяся от сосцевидного отростка височной кости, срастаясь с апоневрозом *m. sternooccipitalis*, и оканчивается на грудной кости медиальнее *m. sternooccipitalis*.

Продолжением *m. cleidocervicalis* и *M. cleidomastoideus* является *m. clavodeltoideus* с окончанием на гребне большого бугра плечевой кости.

M. omotransversarius, s. atlantoacromialis (рис. 80, 81) лежит на боковой поверхности шеи, краниальные две трети ее прикрыты *m. clavotrapezius* и *m. sternooccipitalis*. Она начинается на крыле атланта и, расширяясь каудовентрально, оканчивается на акромионе и на дистальной части ости лопатки. Дистальный апоневроз оканчивается на переднем крае *m. spinodeltoideus*.

M. rhomboideus (рис. 80, 81) лежит под трапецевидным и состоит из трех частей: *m. rhomboideus capitis*, начинающийся на затылочном гребне, непосредственно под апоневрозом *m. sternooccipitalis* и частично прикрытая ключично-шейной мышцей; *m. rhomboideus cervicis*, начинающийся от срединного шва 1—7-го шейных позвонков и от первого и второго остистых отростков грудных позвонков. Волокна обеих частей идут каудально и оканчиваются на позвоночном крае лопатки с медиальной стороны. Третья часть ромбовидной мышцы — *M. rhomboideus thoracis* — тесно срастается с шейной частью, берет начало от остистых отростков 2—4-го грудных позвонков и оканчивается на латеральной стороне каудального угла лопатки.

M. latissimus dorsi (рис. 80, 84) — одна из самых массивных мышц грудного пояса (10—11%). Краниодорсальные волокна прикрывают каудальный угол лопатки и зубчатую дорсальную мышцу. Задневерхний край мышцы слабыми пучками фиксируется на наружной поверхности и заднем крае верхней половины двух последних ребер, а остальные мышечные волокна переходят в апоневроз и вливаются в спинно-поясничную фасцию. Мускул оканчивается на плечевой кости двумя фасциальными ножками. Первую ножку формирует верхняя половина мышцы. Это широкое сухожилие, которое на медиальной поверхности плечевой кости перекручивается по типу веревки на 180° и оканчивается на круглой шероховатости немного ниже и поверхностнее окончания *m. teres major*. Вторую сухожильную ножку формируют волокна нижней половины мышцы. Это широкий тонкий апоневроз, который вместе с апоневрозом подкожной и внутренней грудной мышц оканчивается на латеральном мышечном гребне плечевой кости.

M. serratus ventralis (рис. 81) состоит из шейной и грудной части. *Pars cervicalis* начинается от поперечно-реберных отростков последних пяти, а у кавказского волка даже от второго шейных позвонков. *Pars thoracalis* начинается зубцами на середине первых семи ребер, четыре первых зубца в дистальной части прикрыты лестничной мышцей. Обе части конвергируют к лопатке, срастаются между собой и оканчиваются на зубчатой поверхности лопатки.

M. ectopectoralis состоит (рис. 82) из поверхностной ключичной (*pars clavicularis*) и глубокой грудно-реберных (*pars sternocostalis*) частей. Плечевая часть начинается от рукоятки грудной кости и оканчивается апоневрозом на гребне большого бугра плечевой кости выше окончания *m. clavodeltoideus*. Грудно-реберная часть в два раза массивнее плечевой. Она начинается на рукоятке и первых трех сегментах грудины, в области плечевой кости передние мышечные волокна переходят в широкую фасцию, которая срастается с передним краем фасции *m. acromiodeltoideus*; средние мышечные волокна переходят в апоневроз, оканчивающийся на гребне большого бугра плечевой кости, немного выше окончания плечевой части, а самые задние мышечные волокна переходят на медиальную поверхность фасции предплечья. Волокна плечевой и предплечной частей перекрещиваются.

M. endopectoralis — внутренняя грудная мышца (рис. 82) — одна из самых мощных мышц плечевого пояса (более 20% всей массы). Она начинается мышечными зубцами с четвертого до последнего грудного сегмента и, конвергируя к области плечевого сустава, переходит в апоневрозы, которые оканчиваются на лопаточном бугре и кораконидном отростке лопатки, на большом бугре плеча под *m. supraspinalis* и на гребне этого бугра. У волка имеются еще две части глубокого мускула: одна из них располагается немного латеральнее основной, начинается от мечевидного отростка и оканчивается на гребне большого бугра, а вторая располагается еще латеральнее в виде узкого плоского брюшка, начинающегося от мечевидного хряща и фасции прямой брюшной мышцы, идущей вдоль латерального края предыдущей части, а затем подходит под нее и оканчивается апоневрозом на гребне большого бугра.

M. deltoideus — дельтовидная мышца (рис. 81, 83). Она состоит из акромиальной, лопаточной и ключичной частей. *M. acromiodeltoideus* начинается от акромиального и метаакромиального отростков лопатки и оканчивается на дельтовидной шероховатости плечевой кости. *M. spino-deltoides* начинается широким апоневрозом на всем протяжении лопаточной ости, прикрывая собой заостренную мышцу и мышечно — на дистальном конце ости. Конвергируя к плечевой кости, мышечные волокна переходят в широкое сухожилие, которое подходит под *m. acromiodeltoideus* и оканчивается на дельтовидной шероховатости. *M. clavodeltoideus*, s. *cleidobrachialis* является как бы продолжением *m. cleidocervicalis*, ниже от ключичной сухожильной полоски. Оканчивается *m. clavodeltoideus* на гребне большого бугра, не достигая 2 см до короновидной ямки.

M. supraspinatus (рис. 83, 84) — самая массивная из мышц плечевого сустава (29—30%), двуперистая. Начинается мышечно от всей поверхности предостной ямки и оканчивается на большом бугре плеча. Краниальными волокнами на уровне переднего края лопатки срастается с *m. subscapularis*.

M. infraspinatus — заостренная мышца (рис. 81, 83) — составляет 20—22% массы мышц плечевого сустава, двуперистая, прикрыта лопаточной частью дельтовидной мышцы. Начинается мышечно от всей поверхности заостренной ямки и оканчивается двумя ножками: мощной глубокой на ше-

роховатости большого бугра плечевой кости и тонкой поверхностной на капсуле плечевого сустава и на вершине большого бугра.

M. teres minor — малая круглая мышца (рис. 81, 83) тянется вдоль каудального края лопатки между *m. anconeus longus* и *m. infraspinatus*, прикрытая латерально *m. spinodeltoideus*. Начинается широким апоневрозом от дистальных $\frac{2}{3}$ каудального края лопатки латеральнее начала *m. anconeus longus* и оканчивается на шероховатости большого бугра дистальнее окончания *m. infraspinatus*.

M. subscapularis (рис. 84) располагается на медиальной поверхности лопатки, пятиперистая. Краниальная часть берет начало от переднего края лопатки, срастаясь с *m. supraspinatus*. Две последующие части начинаются от зубчатой линии, а пучки четвертой и пятой частей начинаются от каудального угла лопатки, срастаются с *m. teres major*. Единное мощное сухожилие фиксируется на медиальном бугре плечевой кости. По медиальной поверхности этого сухожилия проходит сухожилие *m. coracobrachialis*.

M. coracobrachialis — коракоидно-плечевая мышца (рис. 84) — начинается длинным узким сухожилием на коракоидном отростке лопатки, перебрасываясь через сухожилие *m. subscapularis*, идет по медиокаудальной поверхности плечевой кости, формирует мышечное брюшко и оканчивается на верхней и средней третях плечевой кости между медиальной и добавочной головками трехглавой мышцы плеча.

M. teres major — большая круглая мышца (рис. 85) — располагается вдоль каудального края лопатки, прикрытая латерально передней частью *m. latissimus dorsi* и *m. triceps brachii*. Начинается мышечно от каудального угла и от верхней трети каудального края лопатки, почти на всем протяжении срастается с *m. subscapularis* и с сухожилием *M. latissimus dorsi*, на плечевой кости переходит в плоское сухожилие и, сливаясь с сухожилием *m. latissimus dorsi*, оканчивается на округлой шероховатости.

M. anconeus s. triceps brachii — локтевые мышцы (рис. 86). Она составляет основную массу мышц локтевого сустава (77—80%) и является самой мощной мышцей грудной конечности (16%). Состоит из четырех головок. Самая массивная *m. anconeus longus* разделяется на две части: основную — более глубокую веретеновидную, начинающуюся мощным сухожилием от каудального края лопатки, у самого дистального ее конца, и широкую поверхностную, начинающуюся мышечно от нижних $\frac{2}{3}$ каудального края лопатки. На уровне середины плечевой кости мышечные волокна поверхностной части переходят в широкое сухожилие, которое дистально сливается с сухожилием глубокой части, и вместе оканчиваются на вершукше локтевого бугра.

M. anconeus lateralis начинается широким апоневрозом почти на всем протяжении гребня большого бугра и оканчивается сухожилие на латеральной поверхности олекранона, сливаясь с сухожилием длинной головки, и частично переходит на фасцию предплечья. *M. anconeus medialis* начинается длинным апоневрозом на медиальной поверхности плече-

вой кости каудальнее *tuberositas teres* под *m. biceps brachii* и оканчивается сухожилием на медиальной поверхности локтевого отростка.

M. anconeus accessorius начинается мышечно на каудолатеральной поверхности плечевой кости непосредственно ниже плечевой головки, а оканчивается длинным круглым сухожилием на верхушке локтевого бугра под сухожилием длинной головки.

Рис. 83. Мускулатура передней конечности волка (вид с латеральной стороны)

- | | | |
|---------------------------------|-------------------------------------|--|
| 1 — <i>supraspinatus</i> ; | 5 — <i>m. latissimus dorsi</i> ; | 9 — <i>m. ext. digit. communis</i> ; |
| 2 — <i>m. spinodeltoideus</i> ; | 6 — <i>m. anconeus longus</i> ; | 10 — <i>m. ext. digit. lateralis</i> ; |
| 3 — <i>acromiodeltoideus</i> ; | 7 — <i>m. anconeus lateralis</i> ; | 11 — <i>m. ext. carpi. ulnaris</i> ; |
| 4 — <i>m. teres major</i> ; | 8 — <i>m. ext. carpi radialis</i> ; | 12 — <i>m. fl. carpi ulnaris</i> |

Рис. 84. Мускулатура передней конечности волка (вид с медиальной стороны)

- | | | |
|--------------------------------------|---------------------------------------|---|
| 1 — <i>m. supraspinatus</i> ; | 5 — <i>m. anconeus longus, p. me-</i> | 9 — <i>m. extensor carpi radialis</i> ; |
| 2 — <i>m. subscapularis</i> ; | dialis; | 10 — <i>m. supinator brevis</i> ; |
| 3 — <i>m. coracobrachialis</i> ; | 6 — <i>m. anconeus accessorius</i> ; | 11 — <i>m. pronator teres</i> ; |
| 4 — <i>m. ancon. longus p. late-</i> | 7 — <i>m. anconeus medialis</i> ; | 12 — <i>m. fl. carpi radialis</i> ; |
| ralis; | 8 — <i>m. biceps brachii</i> ; | 13 — <i>m. fl. dig. superficialis</i> |

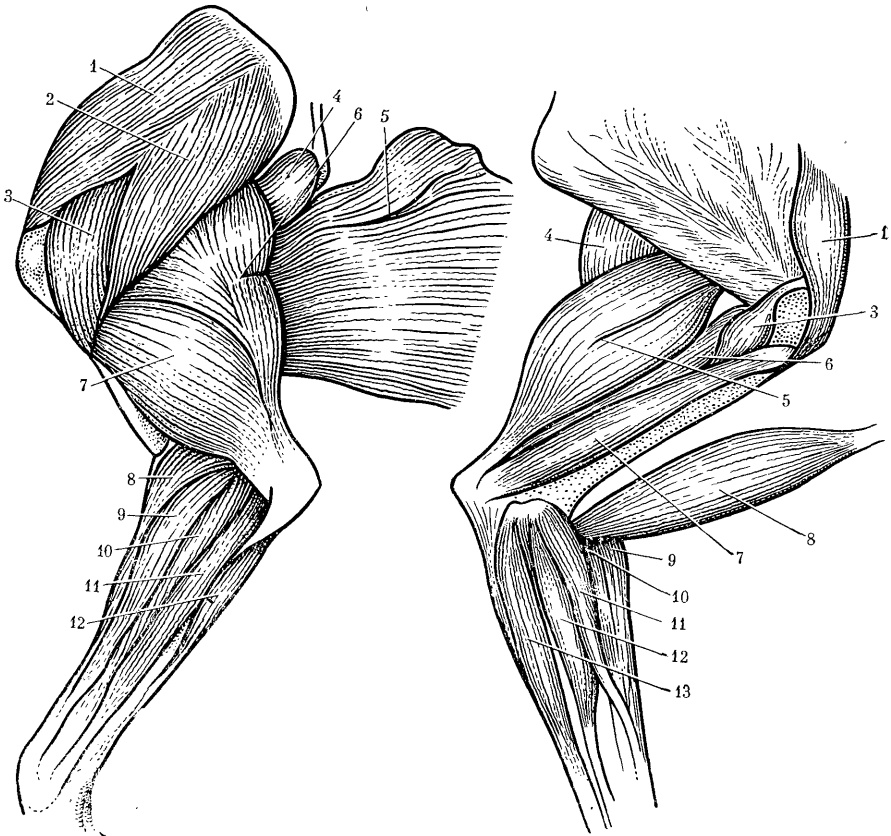


Рис. 85. Места прикрепления мышц на плечевой кости волка (правая конечность)

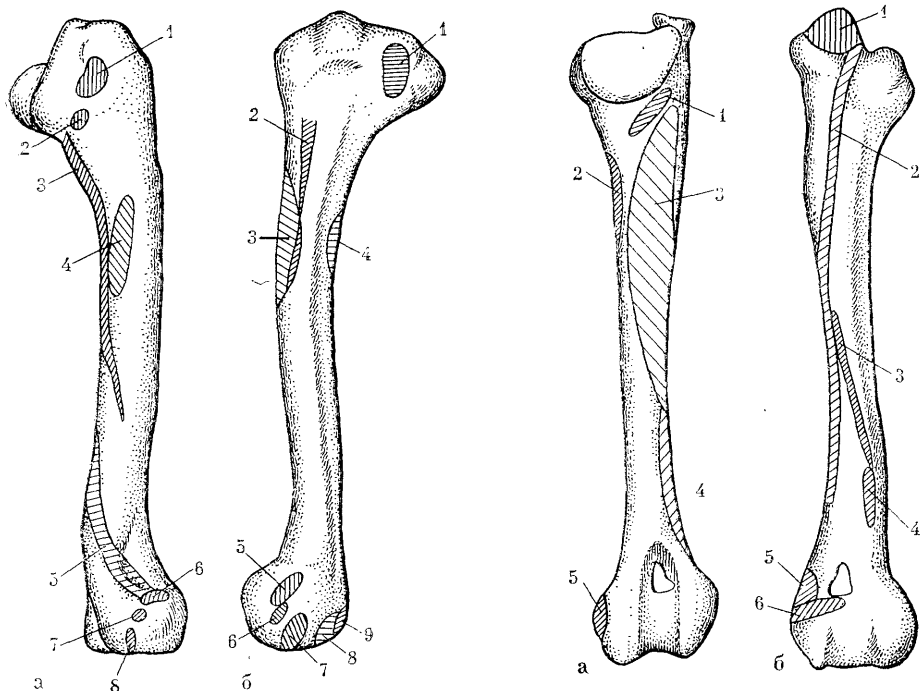
А — латеральная сторона: 7 — m. ext. digit. lateralis, 5 — m. pronator teres,
 1 — m. infraspinatus, 8 — m. ext. carpi ulnaris; 6 — m. flexor carpi radialis,
 2 — m. teres minor, 6 — медиальная поверхность: 7 — m. fl. digitorum profundus,
 3 — m. anconeus lateralis, 1 — m. subscapularis; 8 — m. fl. digit. superficialis,
 4 — m. acromio — et spino- 2 — m. anconeus medialis, 9 — m. fl. carpi ulnaris
 deltoideus; 3 — m. teres major + latissimus
 5 — m. ext. carpi radialis, dorsi,
 6 — m. ext. digit communis, 4 — coracobrachialis,

Рис. 86. Места прикрепления мышц на плечевой кости (правая конечность)

а — каудальная поверхность: 5 — m. fl. carpi ulnaris; 4 — m. clavodeltoideus,
 1 — anconeus accessorius, б — краниальная поверхность: 5 — m. ext. carpi radialis,
 2 — m. coracobrachialis, 1 — supraspinatus, 6 — m. extensor digitorum
 3 — m. brachialis; 2 — m. endopectoralis, communis
 4 — m. epitrochleoanconeus, 3 — m. ectopectoralis;

Рис. 87. Места прикрепления мышц на костях предплечья волка (правая конечность)

а — латеральная поверхность: б — медиальная поверхность: 4 — m. biceps brachii + brachi
 1 — m. epitrochleoanconeus, 1 — m. fl. carpi ulnaris, alis,
 2 — m. abductor pollicis longus, 2 — m. fl. digit. profundus 5 — m. pronator teres,
 3 — m. extensor digitorum se- carpi ulnaris, 6 — m. fl. dig. profundus caput
 cundi proprius, 3 — m. biceps brachii + m. bra-
 4 — m. supinator brevis; chialis radialis;



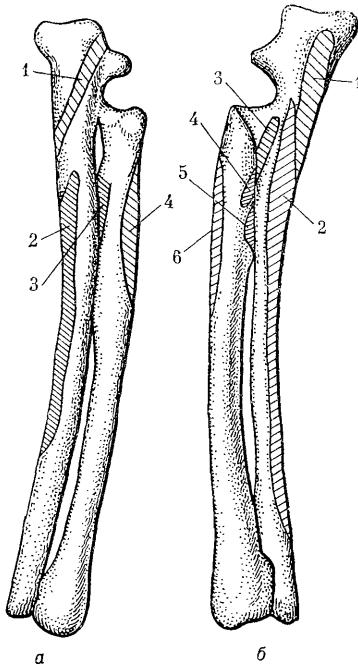
M. epitrochleoanconeus s. *anconeus* — локтевая мышца — располагается на латерокаудальной поверхности локтевого сустава, прикрытая латеральной головкой трицепса. Она начинается от латерокаудальной поверхности плечевой кости рядом с началом *m. ext. carpi radialis*, вдоль латерального края локтевой ямки и от каудальной поверхности дистального конца латерального мышцелка. Оканчивается локтевая мышца на латеральной поверхности локтевого отростка.

P. dorsoepitrochlearis s. *tensor fasciae antebrachii* — напрягатель фасции предплечья — тонкая лентовидной формы мышца, расположенная на медиальной поверхности *m. anconeus longus*. Проксимальным концом она срастается с сухожилием латеральной поверхности *m. latissimus dorsi*, а дистальный переходит на локтевой отросток и в фасцию предплечья.

M. biceps brachii (рис. 87) — веретеновидной формы, располагается на медиокраниальной поверхности плечевой кости под *m. clavodeltoideus* и грудными мышцами. Она начинается длинным сухожилием от лопаточного бугра, которое проходит в межбугорковом желобе плечевой кости. В области проксимального конца предплечья мышечное брюшко переходит в мощное короткое сухожилие, которое, разделяясь на две плоские широкие ножки, оканчивается: одна — на медиокраниальной поверхности локтевой кости, у самого проксимального ее конца, а вторая — на медиальной поверхности лучевой кости.

M. brachialis — плечевая мышца (рис. 85) — лежит непосредственно на

плечевой кости, прикрытая латеральной головкой трицепса. Начинается мышечно на латерокаудальной поверхности плечевой кости под добавочной головкой трицепса, вдоль гребней большого и малого бугров, между *m. coracobrachialis*, латеральной головкой трицепса и *m. deltoideus*. Начало каудальных пучков мышечных волокон доходит вниз по плечевой кости до начала *m. extensor carpi radialis*. В области проксимального конца предплечья мышечное брюшко переходит в сухожилие, которое оканчивается двумя ножками: более мощной, прободающей сухожилие *m. biceps brachii* на локтевой кости и более слабой на лучевой кости, ниже и краниальнее второй сухожильной ножки бицепса. К медиокраниальной поверхности мышцы прилежит тонкая мышца, начинающаяся от гребня латерального бугра плечевой кости ниже *tuberositas deltoidea*. Дистально мышца переходит в тонкое плоское сухожилие, которое сливается с основной сухожильной ножкой бицепса.



M. brachioradialis s. supinator longus — тонкий, лентовидной формы мускул — лежит на краниомедиальной поверхности лучевой разгибателя запястья. Начинается мышечно на гребне латерального мыщелка плечевой кости выше начала *m. ext. carpi radialis*. Оканчивается длинным апоневрозом на медиальной поверхности лучевой кости на границе средней и дистальной ее третей.

M. supinator brevis (рис. 86) — веерообразный, лежит косо на проксимальном конце краниальной поверхности лучевой кости под лучевым разгибателем запястья и общим разгибателем пальцев. Он начинается сухожилием на латеральном надмыщелке плечевой кости под латеральной связкой локтевого сустава. Оканчивается на краниомедиальной поверхности лучевой кости, проксимальнее от круглого супинатора.

M. pronator teres (рис. 87) начинается на медиальном надмыщелке плечевой кости краниальнее и выше начала лучевого сгибателя запястья, а оканчивается широким апоневрозом на краниомедиальной поверхности лучевой кости ниже короткого супинатора.

M. extensor carpi radialis — лучевой разгибатель запястья (рис. 86), который лежит на краниальной поверхности предплечья и состоит из двух частей. Поверхностная, более слабая часть (*m. ext. carpi radialis longus*) оканчивается на проксимальном конце второй пястной кости, а глубокая часть (*m. ext. carpi radialis brevis*) оканчивается на проксимальном конце третьей пястной кости. Проксимально обе части срастаются между собой, а также с *m. ext. digitorum communis*. Сухожилия обеих частей мускула в дистальной трети лучевой кости проходят под *m. abductor pollicis longus*, а еще дистальнее — в медиокраниальном желобке лучевой кости.

M. extensor digitorum communis располагается латеральнее *m. ext. carpi radialis* и состоит из четырех частей, начинающихся мышечно на лучевой ямке под предыдущим мускулом и частично на латеральном надмыщелке плечевой кости. На уровне середины лучевой кости каждое брюшко переходит в сухожилие, все они на дистальном конце лучевой кости подходят под поперечную косую связку запястья и оканчиваются на третьих фалангах 2, 3, 4 и 5-го пальцев.

M. extensor digitorum lateralis располагается между *m. ext. carpi radialis* и *m. ext. carpi ulnaris* и состоит из двух тесно сросшихся брюшек. Они начинаются сухожилие на краниолатеральной поверхности латерального надмыщелка плечевой кости и мышечно на латеральной связке локтевого сустава. Сухожилие переднего брюшка на уровне проксимального конца четвертой пястной кости раздваивается и, сливаясь с сухожилиями общего пальцевого разгибателя, оканчивается на 3-м и 4-м пальцах. Сухожилие более массивного заднего брюшка сливается с сухожилием общего пальцевого разгибателя, которое идет к 5-му пальцу. На дистальном конце предплечья сухожилия бокового разгибателя пальцев проходят в желобке между лучевой и локтевой костями под поперечной косой связкой.

M. ext. digiti secundii proprii — очень тонкое мышечное брюшко, располагающееся под сухожилиями общего и бокового пальцевых разгибате-

лей и, в свою очередь, частично прикрывает начало *m. abd. pollicis longus*. Начинается мышечно на проксимальной и средней трети латерального края локтевой кости. Дистально мускул переходит в сухожилие, которое лежит в краниомедиальном желобке лучевой кости вместе с сухожилиями общего пальцевого разгибателя, затем раздваивается и оканчивается одной, более слабой ветвью на апоневрозе 1-го пальца, второй, более мощной, сливается с сухожилием общего пальцевого разгибателя и оканчивается на 2-м пальце.

M. ext. carpi ulnaris — локтевой разгибатель запястья (рис. 85) — перистый, шнуровидной формы, тянется вдоль латерального края локтевой кости. Начинается на дистокаудальной поверхности латерального надмыщелка плечевой кости и оканчивается на проксимальном конце 5-й пястной кости. Каудальный край дистального конца сухожилия соединен апоневрозом с конечным сухожилием локтевой головки локтевого сгибателя запястья, гороховидной костью и фасцией предплечья.

M. abductor pollicis longus — длинный абдуктор большого пальца (рис. 87). Его двуперистое брюшко располагается на боковой поверхности предплечья между локтевой и лучевой костями под *m. ext digitorum lateralis* и *m. ext. carpi ulnaris*. Начинается мышечно почти на всем протяжении краниолатеральной поверхности локтевой кости и верхней трети латерокаудальной поверхности лучевой. На уровне нижней трети предплечья мышечное брюшко переходит в широкое плоское треугольной формы сухожилие, которое, постепенно суживаясь, переходит вначале на краниальную, а затем на краниомедиальную поверхность лучевой кости, на медиокраниальной поверхности дистального конца лучевой кости сухожилие проходит в желобке и оканчивается на первой пястной кости.

M. fl. carpi radialis — лучевой сгибатель запястья — располагается на медиокраниальной поверхности предплечья, прикрывая плечевые головки глубокого пальцевого сгибателя. Начинается на медиальном надмыщелке дистальнее круглого пронатора. Брюшко состоит из двух частей: более массивной, поверхностной и более слабой, глубокой. На уровне середины предплечья брюшки формируют общее сухожилие, которое в области проксимального конца пясти вновь раздваивается и оканчивается основным сухожилием на второй пястной, а более слабым — на третьей.

M. fl. carpi ulnaris — локтевой сгибатель запястья (рис. 85) — из двух головок: более слабой поверхностной (*caput ulnare*), начинающейся мышечно от медиальной и каудальной поверхности локтевого отростка, и более массивной, глубокой (*caput humerale*), начинающейся на медиальном надмыщелке плечевой кости непосредственно позади начала поверхностного пальцевого сгибателя. Мышечное брюшко локтевой головки на уровне середины, предплечья переходит в узкое плоское сухожилие, дистальнее подходит под мощное сухожилие плечевой головки и оканчивается вместе с ним на добавочной кости запястья. Проксимальный конец локтевой головки частично прикрывает поверхностный пальцевый сгибатель.

M. fl. digitorum superficialis — поверхностный сгибатель пальцев — лежит поверхностно на каудальной стороне предплечья. Он начинается

от медиального надмыщелка плечевой кости краниальнее плечевой головки локтевого сгибателя запястья. В области запястья мышечное брюшко переходит в мощное сухожилие, которое проходит под поперечной связкой запястья, затем в области пясти разделяется на четыре ветви, которые прободаются соответствующими сухожилиями глубокого пальцевого сгибателя и оканчиваются на вторых фалангах 2, 3, 4 и 5-го пальцев. От латерокраниальной поверхности сухожилия поверхностного пальцевого сгибателя, немного выше его разделения на ветви, отходит тонкое сухожилие, которое вместе с сухожилием глубокого сгибателя идет к 5-му пальцу.

M. fl. digitorum profundus лежит на медиокаудальной поверхности костей предплечья под *m. fl. carpi ulnaris*, *m. fl. digitorum superficialis*, *m. fl. carpi radialis* и состоит из плечевой, лучевой и локтевой головок. *Caput humerale*, в свою очередь, разделяется на три самостоятельные брюшка: два глубоких и одно поверхностное. Одно из глубоких (более каудальное), самое мощное, начинается от заднего края медиального надмыщелка плечевой кости под началом плечевой головки локтевого сгибателя запястья. Наличие двух сухожильных тяжей на мышечном брюшке (одного на проксимальном конце краниальной поверхности, а другого на дистальном конце каудальной поверхности) указывает на следы сросшихся трех брюшек вместе. Второе глубокое брюшко, намного слабее первого, начинается тонким сухожилием рядом с предыдущим, но более краниальнее. На уровне середины предплечья оно переходит в тонкое круглое сухожилие, которое на уровне нижней трети предплечья сливается с общим сухожилием глубокого пальцевого сгибателя. Поверхностное мышечное брюшко начинается на медиальном мыщелке плечевой кости между началом лучевого сгибателя запястья и поверхностного пальцевого сгибателя. В области дистального конца предплечья от поверхностного и глубокого каудального брюшек плечевой головки отходят два небольших мышечных пучка, которые затем сливаются в одно брюшко и оканчиваются на сухожилии поверхностного пальцевого сгибателя (*m. palmaris longus accessorius*).

Caput radiale m. fl. digitorum profundus — самая слабая из всех трех головок начинается мышечно на медиокраниальной поверхности лучевой кости немного ниже сухожильной ножки *m. brachialis* под *m. pronator teres*, затем переходит в длинное тонкое сухожилие и сливается с общим сухожилием глубокого пальцевого сгибателя.

Caput ulnare m. fl. digitorum profundus начинается мышечно от медиальной поверхности основания локтевого отростка и каудомедиальной поверхности локтевой кости до ее середины, лишь на самом дистальном конце предплечья мышечное брюшко переходит в сухожилие. В области запястья сухожилия всех мышечных головок глубокого пальцевого сгибателя сливаются в одно мощное плоское сухожилие, которое вначале лежит под сухожилием общего пальцевого сгибателя, а в области пясти распадается на четыре ветви, которые, прободая соответствующие сухожилия поверхностного сгибателя, оканчиваются на третьих фалангах 2, 3, 4 и 5-го пальцев. Сухожильная ветвь, идущая к 1-му пальцу, от-

ходит от общего сухожилия на несколько сантиметров выше его расщепления.

M. pronator quadratus располагается на каудальной поверхности предплечья под глубоким сгибателем пальцев. Косо идущие короткие мышечные волокна мускула, фиксируются на смежных поверхностях локтевой и лучевой костей почти на всем их протяжении.

M. interosseus представлен четырьмя хорошо развитыми брюшками, располагающимися на волярной поверхности пястных костей. Они начинаются от дистального ряда запястья и от проксимального конца пястных костей, а оканчиваются каждое двумя ветвями на сесамовидных костях соответствующих пястно-фаланговых суставов, а также отдают подкрепляющие сухожилия на дорсальную поверхность пальца к разгибателю пальца.

В основу функционального анализа мышц конечностей мы положили методику электромиографии — ЭМГ [Коток, 1976; Манзий, Мороз, 1978]. Так как морфологические исследования мышц конечностей волков разных популяций и собаки не выявили таких качественных или количественных различий, которые бы превосходили размеры вариантов (табл. 33), то это позволило считать, что и ЭМГ мышц собаки дает довольно близкую картину функции мышц волка.

ЭМГ мышц в статике показала, что наибольшую биоэлектрическую активность проявляет *m. serratus ventralis*. Более слабую активность проявляет поверхностный грудной мускул — *m. ectopectoralis*, поддерживающий грудную клетку. Большую нагрузку во время статики несут мышцы свободной конечности, особенно разгибатели плечевого и локтевого суставов, выдерживающих тяжесть тела при наличии открытых углов (*mm. supraspinatus, infraspinatus, triceps brachii*), а также сгибатели запястного и пальцевых суставов, *mm. flexor carpi ulnaris, flexor digitorum superficialis* и *flexor digitorum profundus*, действующие не только на запястный и пальцевые, но и на локтевой суставы. Значительную биоэлектрическую активность проявляет локтевой разгибатель запястья в результате того, что его дистальное сухожилие вместе с локтевым сгибателем запястья оканчивается на гороховидной кости и тем самым удерживает запястный сустав от чрезмерного переразгибания под действием тяжести тела. Слабую и непостоянную активность проявляет и *m. biceps brachii*.

Все перечисленные мышцы — это единая статическая синергия, работающая в уступающем режиме. То, что весовые соотношения отдельных мускулов и мышечных групп у волков, добытых на свободе, и из зоопарка и даже у собаки весьма сходны, позволяет предположить, что на развитие этих мышц и мышечных комплексов оказывают влияние не столько кратковременные экстремальные локомоторные нагрузки, сколько процесс стояния и обычные локомоторные движения, в которых фаза опоры (ФО) значительно преобладает над фазой переноса (ФП). То, что мускулы, принимающие участие в поддержании тела во время статики, составляют около 45% (табл. 33) всей массы мышц конечности, доказывает, что статика у волка — процесс очень энергоемкий.

Однако функция мышц при локомоции намного сложнее, чем при статике. Анализ активности мышц по фазам шага и аллюра показал, что одни и те же мышцы могут выступать по отношению к другим то как синергисты, то как антагонисты. Во время локомоции по мускулатуре протекает волна последовательного включения и выключения, что мы называем принципом передачи эстафеты. Для большинства мышц характерно наличие двух волн биоэлектрической активности при локомоции: основной, связанной с силовыми проталкиваниями тела, и дополнительной, связанной с торможением движения в суставах и координацией движений.

Большинство мышц проявляет биоэлектрическую активность в ФО. Особенно активны мышцы плечевого пояса: в это время активны не только статические (грудная часть зубчатого вентрального, спинная часть ромбовидного, наружный грудной), но и шейная часть зубчатого вентрального мускула, широчайшая мышца спины и внутренний грудной мускул, из которых два последних мускула являются главными протракторами туловища. По данным Токурики [Tokuriki, 1973], *m. serratus cervicalis* проявляет основную активность от середины ФП до конца ФО, в то время как *m. serratus thoracalis* на протяжении ФО и лишь незначительный всплеск биоэлектрической активности — в начале ФП (при отрыве конечности от почвы). Шейная и спинная части *serratus* в ФО работают таким образом, что с уменьшением амплитуды биоэлектрических потенциалов *m. serratus cervicalis* (первая половина ФО) увеличивается амплитуда спинной части (вторая половина ФО).

Задняя часть *m. latissimus dorsi*, фиксирующаяся на последних ребрах, проявляет биоэлектрическую активность на протяжении всей ФО, в то время как передняя часть проявляет активность между концом ФО и началом ФП, одновременно с *m. teres major*.

Шейная и спинная части *m. rhomboideus* весьма активны в ФО и слабее в ФП.

M. acromiotrapezius активен вместе с *m. spinotrapezius* в ФО.

M. brachiocephalicus проявляет активность только в момент отрыва конечности от почвы и функционирует в течение ФП, принимая участие в выносе конечности вперед. Следовательно, из мускулов плечевого пояса только *m. brachiocephalicus* и *m. omotransversarius* проявляют основную активность в ФП освобожденной конечности, а остальные функционируют в ФО.

M. supraspinatus и *m. deltoideus*, считающиеся антагонистами, в действительности функционируют как синергисты, проявляя основную биоэлектрическую активность в ФО, особенно в течение первой половины этой фазы, и меньшую — во второй половине ФО, причем *m. deltoideus* начинает проявлять активность на 50—80 мс раньше, чем *m. supraspinatus*, и примерно на столько же раньше прекращает ее. Предостная мышца начинает функционировать только в начале ФО и, по мере уменьшения активности *m. deltoideus* (во вторую половину ФО), увеличивает свою активность. Активность *m. infraspinatus* прекращается задолго до

конца ФО. Биоэлектрическая активность *m. teres major* проявляется на протяжении всей ФО.

M. subscapularis проявляет активность в ФО, оказывая стабилизирующее воздействие на плечевой сустав.

M. biceps и *m. triceps brachii*, считающиеся классическим примером мышц-антагонистов, в действительности большую половину ФО функционируют как синергисты. Однако наиболее активен трицепс в первой половине ФО и в конце ФП, тогда как двуглавая — во второй половине ФО и первой половине ФП, т. е. они работают в уступающем режиме. Самая высокая активность трицепса связана с обеспечением фиксации локтевого сустава опорной конечности. Далее, по мере перемещения конечности к середине ФО активность трицепса заметно снижается, а бицепса нарастает, достигая максимума в конце ФО.

Синхронная регистрация биоэлектрической активности длинной, латеральной и медиальной головок трицепса показала, что они включаются в работу последовательно — сперва длинная, а через 80—100 мс латеральная и медиальная головки. Максимум активности длинной головки совпадает с моментом опоры, а латеральная и медиальная в это время только начинают проявлять активность.

Биоэлектрическая активность *m. brachialis* проявляется в первую половину ФП. Во время сгибания запястного сустава его флексоры никакой биоэлектрической активности не проявляют, зато они активны в ФО.

M. extensor carpi ulnaris, как и *m. flexor carpi ulnaris* у волчьих проявляет основную активность в ФО, однако включается примерно на 40 мс раньше, чем *m. flexor carpi ulnaris*. Значение этого факта становится понятным, если учесть, что при опоре на землю первыми касаются земли латеральные пальцы. Переразгибаясь, они позволяют медиальным пальцам включиться в опору, амортизируя толчок. Однако в установившейся статике основная нагрузка падает на медиальные пальцы. При быстром беге в момент сгибания запястного сустава локтевой разгибатель запястья проявляет вторую вспышку активности, связанную с торможением инерционного сгибания запястного сустава.

M. extensor carpi radialis проявляет основную активность в конце ФП (перед постановкой конечности на почву) и дополнительную — в конце фазы сгибания. В ФО активность мышцы резко снижается.

ЭМГ показала, что так называемые сгибатели пальцев (поверхностный и глубокий) не участвуют в сгибании акроподия, а их активность проявляется только в ФО. Не подтвердилось мнение и о том, будто длинные пальцевые разгибатели принимают участие в сгибании локтевого сустава. Их активность проявляется только во второй половине ФП, когда разгибаются все суставы, в том числе и локтевой. В каждом локомоторном цикле первым включается в работу общий пальцевый разгибатель, а через 50 мс — боковой. Такая же последовательность включения в работу характерна и для сгибателей пальцев. По данным ЭМГ из мышц свободной конечности биоэлектрическую активность во время сгибания проявляют только плечевая и двуглавая мышцы плеча.

Остальные «флексоры» работают в ФО вместе с экстензорами, фиксируя суставы в неустойчивом равновесии и пропульсируя тело вперед.

Мышцы задней конечности. В тазобедренном суставе волка возможны сгибание — разгибание, приведение — отведение и ротация. Однако наиболее силовыми из них являются сгибание и разгибание, осуществляемые в сагиттальной плоскости. Им-то и принадлежит основная статолокомоторная роль. Самая мощная группа тазобедренного сустава — экстензоры — представлена ягодичной и заднебедренной группами мышц. К ягодичной группе относятся: поверхностная, средняя, глубокая и грушевидная мышцы. Все они односуставные. Заднебедренная группа состоит из двуглавой, полусухожильной, полуперепончатой, квадратной и стройной мышц.

Флексоры значительно слабее экстензоров (табл. 34) и расположены краниальнее тазобедренного сустава: подвздошно-поясничная мышца, напрягатель широкой фасции бедра, портняжная, гребешковая, а также прямая мышцы бедра. Еще слабее аддукторы, расположенные на медиальной поверхности бедра: стройная, приводящая и гребешковая мышцы. Супинаторами являются: наружная и внутренняя запирающие мышцы, двойничные и подвздошно-поясничная мышцы. «Чистых» пронаторов на существует. Попутно ими являются: поверхностная ягодичная полуперепончатая и полусухожильная.

Поверхностная ягодичная мышцы (*m. gluteus superficialis*) (рис. 88) — плоская, перистая — расположена непосредственно под кожей и впереди от проксимального конца двуглавой мышцы бедра; краниально срастается с каудальным краем напрягателя широкой фасции бедра. Начинается пластинчатым сухожилием от поперечных отростков последнего крестцового и первых хвостовых позвонков, а также от седалищно-крестцовой связки, огибает верхушку большого вертела и заканчивается сухожильно на его латерокаудальной поверхности. Функция — разгибатель тазобедренного сустава и, частично, абдуктор бедра.

Средняя ягодичная мышца (*m. gluteus medius*) (рис. 88) — самая мощная из ягодичного комплекса (табл. 34), прикрывает собой *m. gluteus profundus* и *m. piriformis*. Каудолатеральная часть мышцы прикрыта поверхностной ягодичной мышцей, остальная же — ягодичной фасцией (*fascia glutea*). Начинается мышца от дорсальной поверхности крыла подвздошной кости, крестцово-седалищной связки и от латеральной поверхности крестцовой кости. Брюшко имеет много продольных сухожильных тяжей, которые сходятся вместе и образуют общее сухожилие, оканчивающееся на большом вертеле бедра. Функция — разгибатель тазобедренного сустава и пронатор бедра.

Глубокая ягодичная мышца (*m. gluteus profundus*) (рис. 89) расположена под средней ягодичной, непосредственно на подвздошной кости. Начинается мышечно-сухожильно на границе крыла и тела подвздошной кости и вдоль большой седалищной вырезки. Внутри мышцы проходят сухожильные тяжи, формирующие плоское сухожилие, которым мышца фиксируется на краниолатеральной поверхности большого

Таблица 34. Относительное развитие мышц задней конечности некоторых канид (в % к их суммарной массе)

Мышцы	Волк			Лисица	Енотовидная собака	Собака
	Украина	Белоруссия	Кавказ			
Gluteus superficialis	2,6	1,9	1,2	0,9	1,1	2,0
Gluteus medius	7,0	6,4	6,3	4,7	5,1	6,0
Gluteus profundus	0,6	0,8	0,8	0,7	1,1	0,4
Piriformis	0,5	0,4	0,6	0,4	0,6	0,6
Biceps femoris	13,4	14,7	13,7	13,7	10,8	14,4
Abd. cruris caudalis	0,5	0,1	0,3	0,4	0,1	0,3
Semitendinosus	4,6	4,6	4,7	4,5	4,6	5,6
Gracilis	4,7	5,6	4,8	4,2	5,7	5,3
Semimembranosus	9,4	9,0	7,9	10,9	8,3	8,9
Adductor femoris	10,8	11,6	11,9	11,6	9,4	9,6
Quadratus femoris	0,6	0,3	0,4	0,4	0,6	0,6
Psoas minor	1,7	1,8	1,5	2,2	1,9	1,7
Iliopsoas	3,5	3,5	3,5	2,7	3,2	3,3
Tensor fasciae latae	2,7	3,0	3,7	3,6	2,2	2,5
Sartorius	3,8	3,5	4,2	3,9	5,4	4,8
Pectineus	0,6	0,6	0,7	0,5	0,9	0,7
Obturatorius externus	0,7	0,9	1,0	0,7	0,9	1,0
Obturatorius internus	0,9	0,8	1,1	1,0	1,3	1,0
Gemelli	0,1	0,3	0,2	0,1	0,3	0,2
Articularis coxae	—	—	0,1	—	—	0,1
Popliteus	0,5	0,5	0,5	0,5	0,7	0,5
Rectus femoris	3,8	4,1	4,4	4,5	4,9	3,8
Vastus (lat.+ med.+ inter.)	14,1	13,7	13,6	13,4	14,0	12,1
Articularis genus	—	—	0,1	0,1	0,1	0,1
Gastrocnemius lateralis	1,9	1,6	1,9	2,6	4,0	1,8
Gastrocnemius medialis	2,0	1,7	2,2	2,4	3,1	1,7
Tibialis caudalis	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Fl. dig. superficialis	2,5	2,2	2,3	2,7	2,4	2,9
Fl. digiti I longus	0,4	0,3	0,3	0,4	0,5	0,3
Fl. digitorum longus	1,8	1,8	1,8	1,6	1,9	1,8
Tibialis cranialis	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	2,2
Ext. digitorum longus	1,4	1,3	1,2	1,2	1,0	1,8
Peroneus longus	0,5	0,5	0,5	0,5	0,6	0,5
Peroneus brevis	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1
Ext. digiti I longus	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1
Ext. digitorum brevis	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1
Quadratus plantae	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Lumbricales	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Interossei	0,6	0,7	0,9	0,9	0,8	0,5
Adductor digiti II	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Adductor digiti V	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1

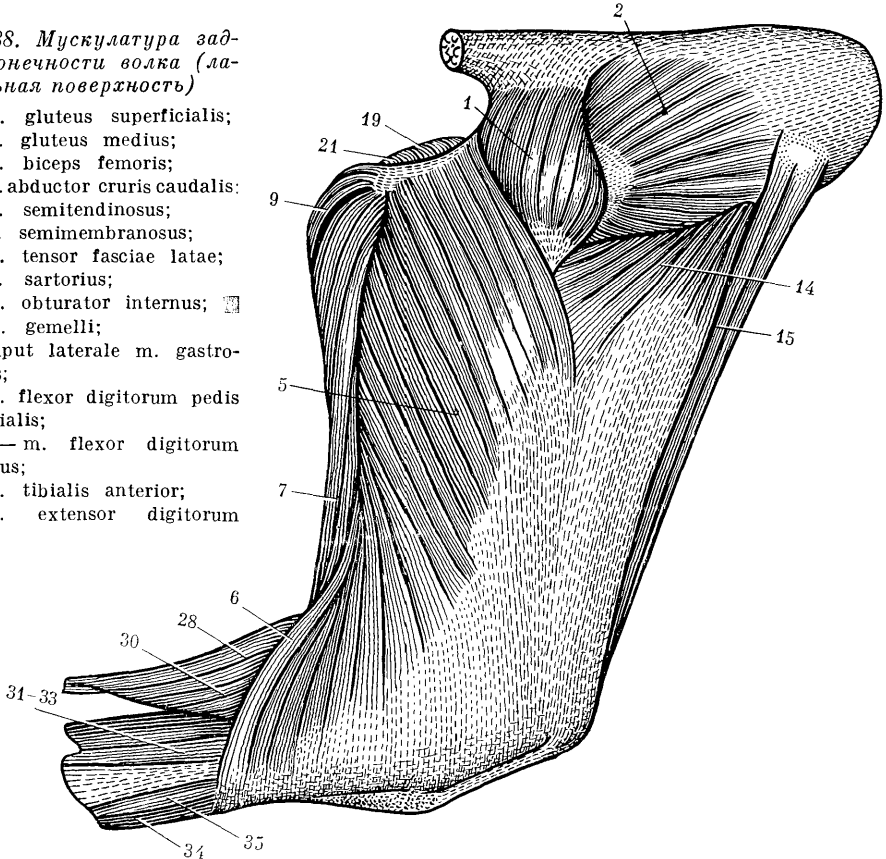
вертела. Функция — пронация и отведение бедра, разгибание тазобедренного сустава.

Грушевидная мышца (*m. piriformis*) у исследованных канид вполне самостоятельная, веерообразная, расположена каудомедиально от средней и глубокой седалищных мышц. Начинается от тел крестцовых и первых хвостовых позвонков; пересекает большую седалищную вырезку таза и заканчивается лентовидным сухожилием на большом вертеле. Функция — разгибатель тазобедренного сустава, пронатор и абдуктор бедра.

Двуглавая мышца бедра (*m. biceps femoris*) у канид состоит из двух неравноценных сросшихся головок: большей краниальной и меньшей каудальной. Краниальная — мощная, ее волокна расположены под углом 25–30° к продольной оси мышцы, начинается на латеральной поверхности седалищного бугра, седалищно-крестцовой связке и широкой фасции бедра. Дистально головка переходит в сухожилие, которым и закреп-

Рис. 88. Мускулатура задней конечности волка (латеральная поверхность)

- 1 — *m. gluteus superficialis*;
- 2 — *m. gluteus medius*;
- 5 — *m. biceps femoris*;
- 6 — *m. abductor cruris caudalis*;
- 7 — *m. semitendinosus*;
- 9 — *m. semimembranosus*;
- 14 — *m. tensor fasciae latae*;
- 15 — *m. sartorius*;
- 19 — *m. obturator internus*;
- 21 — *m. gemelli*;
- 28 — *caput laterale m. gastrocnemius*;
- 30 — *m. flexor digitorum pedis superficialis*;
- 31–33 — *m. flexor digitorum profundus*;
- 34 — *m. tibialis anterior*;
- 35 — *m. extensor digitorum longus*



ляется на латеральной поверхности коленного сустава, гребне большеберцовой кости и на фасции голени.

Каудальная головка треугольно-веерообразной формы, начинается тонким, плоским сухожилием на латеральной поверхности седалищного бугра, под началом краниальной головки. Дистально она переходит в плоское сухожилие, срастающееся с таковым краниальной головки и закрепляющееся на латеродорсальной поверхности проксимального конца голени.

От дистального конца мышцы, с ее медиальной стороны, обособляется сухожильный тяж, вливающийся в ахиллово сухожилие, превращая мышцу в трехсуставную. Функция — в фазе опоры (ФО) — разгибает тазобедренный, коленный и голеностопный суставы, а в фазе переноса (ФП) сгибает коленный сустав и отводит конечность.

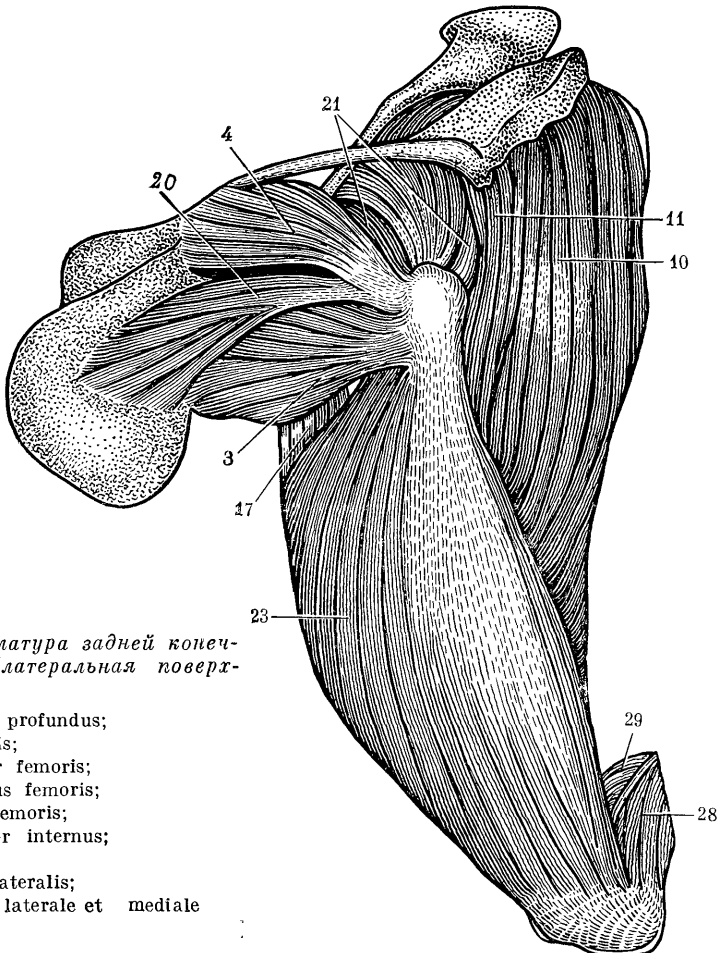


Рис. 89. Мускулатура задней конечности волка (латеральная поверхность)

- 3 — m. gluteus profundus;
- 4 — m. piriformis;
- 10 — m. adductor femoris;
- 11 — m. quadratus femoris;
- 17 — m. rectus femoris;
- 20 — m. obturator internus;
- 21 — m. gemelli;
- 23 — m. vastus lateralis;
- 28—29 — caput laterale et mediale
m. gastrocnemius

Каудальная отводящая мышца (*m. abductor curvis caudalis*) — лентовидная, продольноволокнистая расположена на медиальной поверхности двуглавой мышцы бедра. Начинается на крестцово-седалищной связке, а заканчивается плоским сухожилием на латеральной поверхности голени. Ее функция — отводить конечность; сгибает коленный сустав в ФП и разгибает в ФО; разгибает тазобедренный сустав.

Полусухожильная мышца (*m. semitendinosus*) (рис. 88, 90) продольноволокнистая, уплощенно-веретеновидной формы. Начинается мышечно-сухожильно на седалищном бугре, между началом двуглавой и полуперепончатой мышцами. Закрепляется на дистальном конце гребня большеберцовой кости при помощи лентовидного сухожильного тяжа. Дистальный конец мышцы отдает пластинчатое сухожилие в состав ахиллового сухожилия. Функция — в ФО — разгибает тазобедренный, коленный и голеностопный суставы, а в ФП разгибает тазобедренный и сгибает коленный; супинирует голень и приводит конечность.

Стройная мышца (*m. gracilis*) (рис. 90) расположена на медиальной поверхности бедра, плоская, продольноволокнистая, каудальный край утолщен. Начинается сухожильно вдоль лонного сращения, почти на всем его протяжении. Фиксируется пластинчатым сухожилием на медиальной поверхности проксимального конца большеберцовой кости, чуть ниже шероховатой бугристости. Функция — в ФО разгибает тазобедренный, коленный и голеностопный суставы, а в ФП разгибает тазобедренный и сгибает коленный суставы, приводит конечность и пронирует голень.

Полуперепончатая мышца (*m. semimembranosus*) расположена между полусухожильной и приводящей мышцами, состоит из двух, апоневротически сросшихся головок: краниальной и каудальной. Начинаются обе головки мышечно-сухожильно на седалищном бугре, а закрепляются: краниальная — на медиальном надмышелке бедра, а каудальная — под медиальной коллатеральной связкой проксимального конца большеберцовой кости и, частично, на медиальном мениске. Функция — в ФО разгибает тазобедренный и коленный суставы, а в ФП разгибает тазобедренный и сгибает коленный суставы; способствует приведению конечности.

Приводящая мышца бедра (*m. adductor femoris*) (рис. 89, 90) состоит из двух головок: краниальной и каудальной. Краниальная головка, именуемая в литературе то как *m. adductor minor*, то как *m. adductor longus*, начинается коротким сухожилием от краниального отдела симфиза и тела лонной кости, сзади от начала *m. rectineus*, а закрепляется в промежутке между большим и малым вертелами при помощи короткого пластинчатого сухожилия. Функция — приводит конечность и пронирует бедро.

Каудальная головка, включающая в себя *m. adductor magnus* и *m. adductor brevis*, начинается мышечно на седалищном бугре и, частично, на симфизе, а закрепляется на плантарной поверхности бедра, начиная от большого вертела. Функция — приводит бедро, в ФО — разгибает тазобедренный и коленный суставы.

Квадратная мышца бедра (*m. quadratus femoris*) расположена между *m. obturator externus* и краниальной головкой *m. adductor femoris*. На-

чинается мышечно на седалищном бугре, а заканчивается коротким сухожилием в промежутке между большим и малым вертелами и ниже fossa intertrochanterica. Функция — приводит бедро и разгибает тазобедренный сустав.

К флексорам тазобедренного сустава относятся: прямая мышца бедра, подвздошно-поясничная, портняжная, гребешковая мышцы и напрягатель широкой фасции бедра. Вместе с этой группой мы рассматривали часто по топографическому признаку малую поясничную мышцу, а также наружную и внутреннюю запирательные, двойничные и капсулярную, хотя они сушинуруют и фиксируют тазобедренный сустав. Подвздошно-поясничная мышца (m. iliopsoas) состоит из двух мышц подвздошной (m. iliacus) и большой поясничной (m. psoas major): m. iliacus расположена на краниоventральной поверхности крыла подвздошной кости и вентрально прикрыта сросшейся с ней большой поясничной мышцей; состоит из латеральной головки, отходящей от вентральной поверхности крыла подвздошной кости, и медиальной, отходящей от вентральной

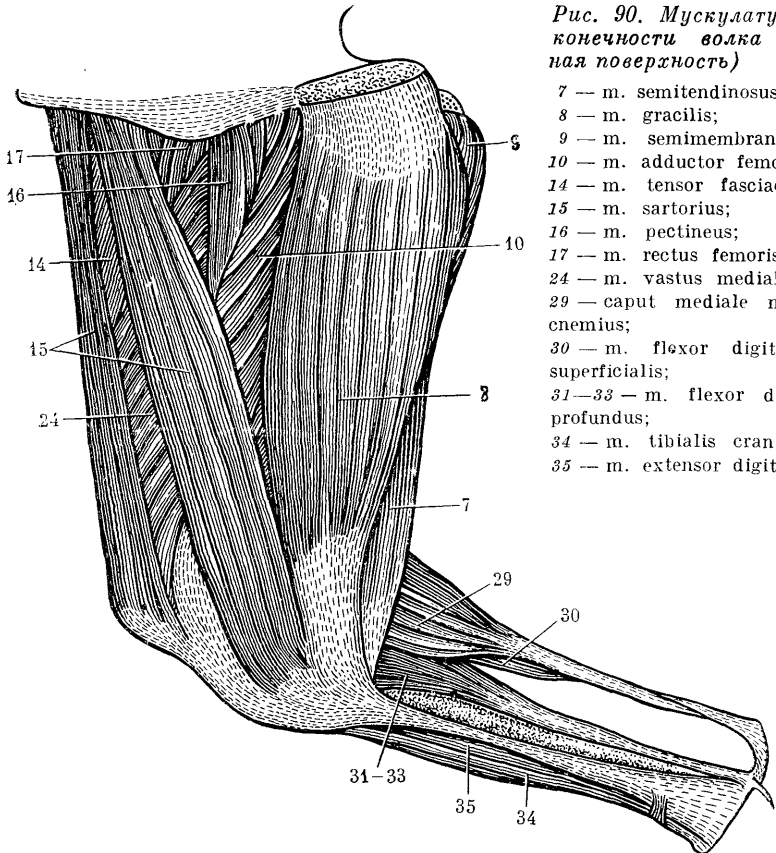


Рис. 90. Мускулатура задней конечности волка (медиальная поверхность)

- 7 — m. semitendinosus;
- 8 — m. gracilis;
- 9 — m. semimembranosus;
- 10 — m. adductor femoris;
- 14 — m. tensor fasciae latae;
- 15 — m. sartorius;
- 16 — m. pectineus;
- 17 — m. rectus femoris;
- 24 — m. vastus medialis;
- 29 — caput mediale m. gastrocnemius;
- 30 — m. flexor digitorum pedis superficialis;
- 31—33 — m. flexor digitorum profundus;
- 34 — m. tibialis cranialis;
- 35 — m. extensor digitorum longus

поверхности крыла крестцовой кости. Начало головок простирается на тела последнего поясничного и первого крестцового позвонков. Закрепляются головки мышечно-сухожильно на малом вертеле, пропуская между собой конечное сухожилие *m. psoas major*. Функция — сгибает тазобедренный сустав и проирирует бедро; *m. psoas major* — перистая начинается мышечно-сухожильно от апоневроза вентральной поверхности *m. quadratus lumborum*, а также от вентральной поверхности тел 4—7-го поясничных позвонков. Закрепляется пластинчатым сухожилием на малом вертеле, совместно с *m. iliacus*. Функция — сгибает тазобедренный сустав, проирирует бедро и сгибает поясничный отдел позвоночника.

Напрягатель широкой фасции бедра (*m. tensor fasciae latae*) (рис. 88, 90) треугольной формы, перистая, расположена краниально от тазобедренного сустава, ниже крыла подвздошной кости и кпереди от четырехглавой мышцы бедра; начинается от пояснично-спинной фасции и на крыле подвздошной кости — между началом *m. sartorius* и *m. gluteus medius*. Со середины бедра мышца переходит в сухожилие, которое вливается в широкую фасцию бедра. Часть мышцы, находящейся на латеральной поверхности бедра, простирается вплоть до дистального конца большого вертела. Функция — сгибает тазобедренный и разгибает коленные суставы, проирирует бедро.

Портняжная мышца (*m. sartorius*) лежит на краниомедиальной поверхности бедра и состоит из двух уплощенных головок: краниальной и каудальной. Краниальная головка начинается мышечно-сухожильно от латерального края крыла подвздошной кости, а закрепляется широким апоневрозом на медиокраниальной поверхности коленного сустава. Почти на всем своем протяжении она апоневротически срастается с каудальной и, частично, с *m. vastus medialis*. Каудальная же головка расположена каудальнее от предыдущей и спереди от *m. gracilis*, начинается мышечно-сухожильно от вентрокраниального края крыла подвздошной кости, а закрепляется плоским сухожилием на медиальной поверхности проксимального конца большеберцовой кости. Функция — в ФО разгибает коленный сустав; в ФП — сгибает тазобедренный и коленные суставы; в обе фазы локомоторного цикла приводит конечность.

Гребешковая мышца (*m. pectineus*) — веретеновидная, начинается мышечно-сухожильно на лонной кости, медиальнее подвздошно-лонного возвышения. В средней части бедра мышца переходит в уплощенное сухожилие и крепится на задне-внутренней поверхности бедренной кости, ниже окончания *m. adductor* и выше межмышцелковой вырезки и на медиальной надмышцелке бедра. Функция — приводит бедро, в ФП способствует сгибанию тазобедренного сустава, а в ФО — разгибанию коленного сустава.

Прямая мышца бедра (*m. rectus femori*) веретеновидная, многоперистая, лежит на краниальной поверхности бедренной кости, формируя передний контур бедра. Начинается коротким уплощенным сухожилием на теле подвздошной кости, спереди от суставной впадины; покрыта сухожильным зеркалом; прочно срастается в своей дистальной части с *m. vastus lateralis* и слабо (апоневротически) — с медиальной и глубокой

головками четырехглавого мускула. Закрепляется мышца плоским сухожильным тяжем на проксимальной поверхности коленной чашки. Функция — в ФП сгибает тазобедренный сустав, а в ФО — разгибает коленный сустав.

Малая поясничная мышца (*m. psoas minor*) расположена на вентральной поверхности поясничных позвонков, непосредственно у их срединной линии и медиальнее *m. psoas major*. Брюшко веретеновидное, мышечные волокна расположены под углом в 25–30° к продольной оси головки. Начинается мышца сухожильно от последних 2–3-го грудных и первых 4–5-го поясничных позвонков, а закрепляется лентовидным сухожилием на подвздошно-лонном возвышении (*eminentia ilio-pubica*).

Наружный запиратор (*m. obturator externus*) — веерообразной формы, перистый, расположен сзади от тазобедренного сустава. Начинается мышечно-сухожильно вокруг запертого отверстия (*for. obturatum*), от каудолатеральной поверхности лобковой и от каудовентральной поверхности седалищной кости. Закрепляется коротким лентовидным сухожилием в *fossa trochanterica*. Функция — супинирует бедро.

Внутренний запиратор (*m. obturator internus*) — плоская, веерообразная мышца, лежит на дне таза. Начинается мышечно-сухожильно вокруг запертого отверстия на лобковой и седалищной костях, проходит по *incisura ischiadica minor*, формируя крепкий сухожильный тяж, которым фиксируется в *fossa trochanterica*. Функция — супинирует конечность.

Двойничные мышцы (*m. gemilli*) (рис. 88, 89) слабые, уплощенные, сросшиеся между собой. И краниальная и каудальная мышцы начинаются мышечно-сухожильно на латеродорсальной поверхности седалищной кости, каудальнее *acetabulum* и непосредственно у края *incisura ischiadica minor*. Между мышцами проходит конечное сухожилие *m. obturator internus*, с которым они срастаются в единое сухожилие и закрепляются в *fossa trochanterica*. Функция — супинирует бедро, содействует его отведению.

Капсулярная мышца (*m. capsularis coxae*) — тонкая, плоская, срастается с латеральной поверхностью капсулы тазобедренного сустава. Начинается мышечно на латеральной поверхности тела подвздошной кости, рядом с началом *m. rectus femoris*, у самого края *acetabulum*. Идет косо в каудальном направлении и заканчивается на передней поверхности шейки бедренной кости. Функция — напрягает капсулу тазобедренного сустава.

Сложный по строению коленный сустав по характеру активных движений — одноосный, хотя сгибательно-разгибательные движения в нем происходят не маятникообразно, а по сложной траектории. Другие движения в этом суставе носят установочный характер. Мышцы же распределяются в две синергии: сгибатели и разгибатели.

Главными разгибателями являются: четырехглавая мышца бедра, напрягатель широкой фасции и краниальная головка портняжной мышцы. Основными сгибателями коленного сустава являются: каудальная часть двуглавой мышцы бедра, полусухожильная мышца и каудальная головка полуперепончатой мышцы. Вспомогательными мышцами являются: строй-

ная, икроножная мышцы, поверхностный сгибатель пальцев и каудальная головка портняжной мышцы. Ограничителями вращательных движений являются: подколенная, полусухожильная и двуглавая мышца бедра.

Четырехглавый мускул бедра является основным разгибателем коленного сустава, и у исследованных нами канид масса его составляет от 15,9 до 18,9% от общей массы мышц конечности (табл. 34). Прямая головка этого мускула как двусуставная нами рассмотрена в группе сгибателей тазобедренного сустава.

Латеральная головка (*m. vastus lateralis*) — широкая, плоская, перистая. Начинается на латеральной поверхности проксимального конца бедренной кости ниже большого вертела и простирается по всей длине латеральной губы. Тесно срастается с *m. vastus intermedius* и, частично с *m. rectus femoris*. Дистально мышца переходит в плоское сухожилие, которым и закрепляется на латеральной поверхности *os patellae*, *lig. patel. rectum* и *lig. collaterale laterale*. Функция — разгибает коленный сустав.

Медиальная головка (*m. vastus medialis*) лежит на медиодорсальной поверхности бедренной кости, прочно срастается с *m. vastus intermedius* по всей длине. Начинается мышечно-сухожильно от медиальной поверхности проксимального конца бедренной кости, а также по всей длине ее медиальной губы. Закрепляется уплотненным сухожилием на *lig. patellae rectum*, медиальной поверхности коленной чашки и, частично, на *lig. collaterale mediale*. Функция — разгибает коленный сустав.

Промежуточная головка (*m. vastus intermedius*) — лежит на дорсолатеральной поверхности бедренной кости и начинается от передней поверхности последней. Дистально мышца переходит в плоское сухожилие, которым закрепляется на коленной чашке и *lig. patellae rectum*. Функция — разгибает коленный сустав.

Другие разгибатели (*m. tensor fasciae latae*, *m. sartorius*), как двусуставные нами рассмотрены как флексоры тазобедренного сустава. Точно так же главные сгибатели коленного сустава *m. biceps*, *m. semitendinosus* и *m. semimembranosus*) нами рассмотрены выше как разгибатели тазобедренного сустава.

Мышца коленного сустава (*m. articularis genus*) (рис. 91) — плоская, состоит из нескольких мышечных пучков, перемежающихся с сухожильными волокнами, расположена на дорсальной поверхности дистального конца бедренной кости, у основания гребней блока коленной чашки. Функция — напрягает капсулу коленного сустава.

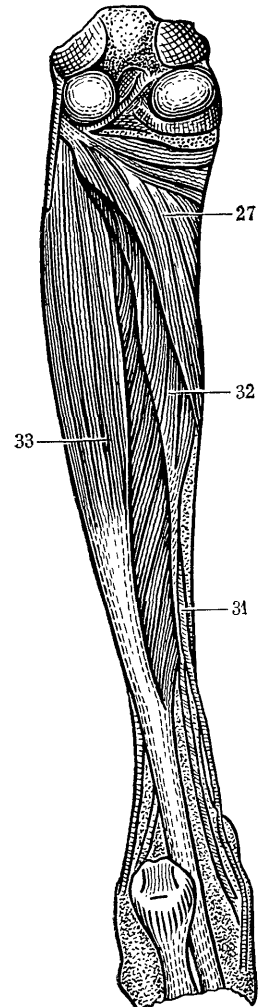
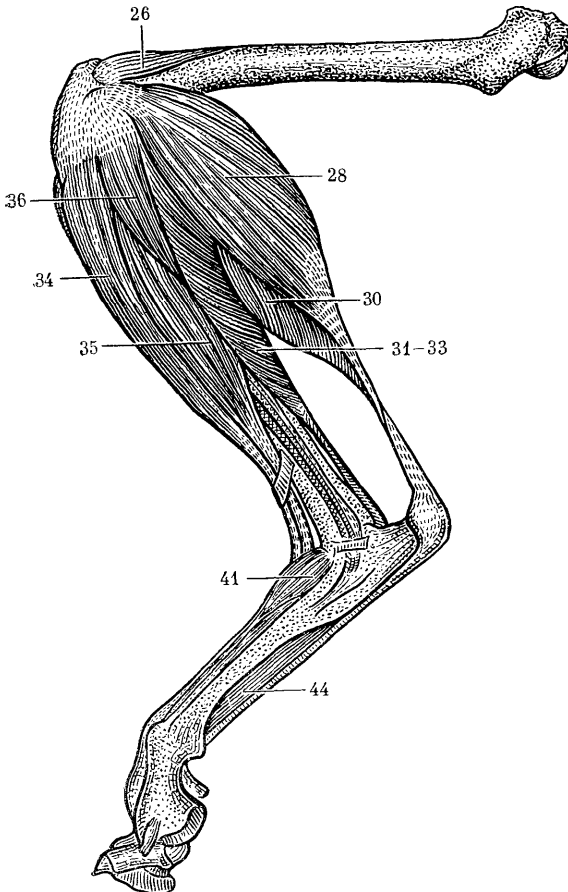
Подколенная мышца (*m. popliteus*) (рис. 92) — перистая, треугольной формы, расположена на плантарной поверхности проксимального конца голени. Начинается крепким плоским сухожилием в *fossa poplitea* латерального надмыщелка бедренной кости, которое образует ложный сустав на латеральном мыщелке большеберцовой кости и частично срастается с латеральной поверхностью *meniscus lateralis*. В сухожилии мышцы есть местное окостенение — сесамовидная косточка, покрытая гиалиновым хрящом. Мышечное брюшко закрепляется на медиоплантар-

Рис. 91. Мускулатура латеральной поверхности голени

26 — m. articularis genus; 31—33 — m. flexor digitorum 36 — m. peroneus longus;
 28 — caput laterale m. gastro- profundus; 41 — m. extensor digitorum
 cnemius; 34 — m. tibialis cranialis; brevis;
 30 — m. flexor digitorum pedis 35 — m. extensor digitorum 44 — m. interossei
 superficialis; longus;

Рис. 92. Мускулатура плантарной поверхности голени волка

27 — m. popliteus, 32 — m. flexor digiti longus;
 31 — m. tibialis caudalis; 33 — m. flexor digitorum pedis
 longus



ной стороне большеберцовой кости. Функция — пронирует голень и способствует сгибанию коленного сустава.

Главные разгибатели голеностопного сустава расположены на плантарной поверхности голени и своими дистальными сухожилиями фиксируются на пяточной кости: икроножная и каудальная большеберцовая мышцы. Вспомогательную роль играют: двуглавая мышца бедра, полусухожильная, поверхностный и глубокий сгибатели пальцев. Сгибатели голеностопного сустава расположены на дорсальной поверхности голени и своими дистальными сухожилиями фиксируются на передней поверхности компонентов автоподия ниже заплюсневого сустава: краниальная большеберцовая мышца, длинная, короткая и третья малоберцовые мышцы, длинный разгибатель пальцев и длинный разгибатель 1-го пальца.

Латеральная головка икроножной мышцы (*caput laterale m. gastrocnemii*) начинается обширно от плантарной и латеральной поверхностей коленного сустава и от *lig. patellae rectum*. Ее начальное сухожилие содержит сесамовидную косточку. Латеральная головка частично срастается с медиальной и прочно срастается с *m. flexor digitorum superficialis*. Дистально мышца переходит в уплощенное сухожилие, которое срастается с сухожилием медиальной головки и вместе с ним заканчивается на пяточном бугре. Функция — в ФО разгибает коленный и голеностопный суставы, а в ФП — сгибает коленный и разгибает голеностопный суставы.

Медиальная головка икроножной мышцы (*caput mediale m. gastrocnemii*) (рис. 90) расположена на медиоплантарной поверхности голени, апоневрозом срастается с *m. flexor digitorum pedis superficialis*. Начинается мышца сухожильно от плантарной поверхности медиального мыщелка бедренной кости, содержит сесамовидную кость. Дистальное сухожилие головки идет косо от медиальной, через плантарную и на латериальную поверхность голени, закрепляясь на пяточном бугре совместно с сухожилием латеральной головки. Функция аналогична функции латеральной головки.

Поверхностный сгибатель пальцев (*m. fl. digirotum pedis superficialis*) — мощная, перистая, уплощенная лежит между головками икроножной мышцы и под ними. Начинается мышечно-сухожильно рядом с латеральной икроножной мышцей на латеральном мыщелке бедра. На середине голени головка переходит в сухожилие, которое перебрасывается через пяточный бугор, частично закрепляясь на нем, и идет на подошву. В области плюсневых костей сухожилие делится на четыре ветви, идущих ко 2—5-м пальцам. На уровне плюсне-фаланговых суставов эти сухожилия пропускают через себя конечные сухожилия *m. fl. digitorum profundus*. Функция — разгибает голеностопный и плюсне-фаланговый суставы в ФО; разгибает голеностопный и сгибает плюсне-фаланговый суставы в ФП конечности.

Каудальная большеберцовая мышца (*m. tibialis caudalis*) (рис. 92) слабая, плоская, перистая, расположена между медиальной и латеральной головками *m. fl. digitorum profundus*. Начинается тонким сухожилием от медиоплантарной поверхности латерального мыщелка большеберцовой кости, направляется косо от проксимального конца малоберцовой кости

к медиальной поверхности большеберцовой кости. Дистальное ее сухожилие направляется к медиальной лодыжке (*malleolus medialis*), проходит в канале рядом с сухожилием *m. fl. hallucis longus*; огибает голеностопный сустав, соединяется с медиальной коллатеральной связкой и заканчивается на медиоплантарной поверхности *tarsus* и на проксимальном конце *os metatarsi secundi*. Функция — разгибает голеностопный сустав и пронирует стопу.

Длинный сгибатель 1-го пальца (*m. fl. hallucis longus*) является медиальной головкой глубокого сгибателя пальцев, прикрывает собой *m. tibialis caudalis* и срастается с *m. fl. digitorum longus*. Начинается на плантарной поверхности латерального мыщелка большеберцовой кости и частично на головке малоберцовой кости, переходит в сухожилие, направляющееся к плантарной поверхности медиальной лодыжки. Это сухожилие на плантарной поверхности стопы соединяется с сухожилием длинного сгибателя пальцев. Функция — способствует разгибанию голеностопного и пальцевых суставов.

Длинный сгибатель пальцев (*m. fl. digitorum pedis longus*) является латеральной головкой глубокого сгибателя пальцев. Начинается на проксимальном конце малоберцовой кости, рядом с *lig. collaterale laterale* коленного сустава, а также на плантарной поверхности большеберцовой кости и на межкостной мембране. Перед голеностопным суставом мышца переходит в мощное овального сечения сухожилие, которое на уровне дистального конца пяточной кости воспринимает в себя конечное сухожилие *m. fl. hallucis longus* и делится на четыре ветви, соответственно для 2—5-го пальцев, которые закрепляются на плантарной поверхности третьих фаланг. На уровне проксимального конца первых фаланг эти сухожилия прободают сухожилия *m. fl. digitorum pedis superficialis*. Функция — сгибает пальцы, разгибает голеностопный сустав.

Передняя большеберцовая мышца (*m. tibialis cranialis*) расположена на дорсальной поверхности большеберцовой кости и начинается сухожилие на ее проксимальном конце. Дистально мышца превращается в уплощенное сухожилие, которое проходит совместно с сухожилием *m. ext. digitorum longus* под *lig. transversum tarsi proximale* и идет на медиальную поверхность предплюсны, где и закрепляется. Функция — сгибает голеностопный сустав и сушит стопу.

Длинный разгибатель пальцев (*m. ext. digitorum longus*) расположен на наружной поверхности голени. Начинается сухожилие на передней наружной поверхности дистального конца бедренной кости, проходит в *sulcus muscularis* большеберцовой кости. У голеностопного сустава брюшко переходит в четыре сухожилия, направляющиеся к третьим фалангам 2—5-го пальцев, на которых и закрепляется, предварительно сливаясь с сухожилиями *m. ext. digitorum brevis*. Функция — разгибает пальцы и сгибает голеностопный сустав, а также участвует в разгибании коленного сустава.

Длинная малоберцовая мышца (*m. peroneus longus*) лежит на латеро-дорсальной поверхности малоберцовой кости и в межкостном пространстве голени. Начинается от латерального мыщелка большеберцовой кости,

головки малоберцовой кости и от дистального конца коллатеральной связки коленного сустава. В средней части голени мышца переходит в лентовидное сухожилие, которое направляется к латеральной лодыжке и проходит под *lig. collaterale tarsi laterale longum* впереди от сухожилия *m. peroneus brevis*, далее сухожилие идет на плантарную поверхность стопы и закрепляется на *os tarsi I*(2) и на проксимальном конце *mt II*. Функция — сгибает голеностопный сустав и пронирует стопу.

Короткая малоберцовая мышца (*m. peroneus brevis*) расположена на дорсолатеральной поверхности малоберцовой кости и в межкостном пространстве. Начинается на 6—10 см ниже проксимального конца большеберцовой кости, переходит на латеральную поверхность малоберцовой кости и у самого дистального конца голени превращается в сухожилие, которое проходит в желобе латеральной лодыжки под *lig. collaterale tarsi laterale longum* и направляется к верхнему концу, где и закрепляется. Функция — сгибает голеностопный сустав и пронирует стопу.

Боковой разгибатель пальцев (*m. ext. digitorum lateralis*) слабый, расположен на латеродорсальной поверхности голени, каудальнее от длинного разгибателя пальцев. Начинается мышечно-сухожильно от головки малоберцовой кости и дистального конца латеральной коллатеральной связки. В средней части голени переходит в сухожилие, которое направляется к дистальному концу малоберцовой кости и проходит под латеральной коллатеральной связкой голеностопного сустава совместно с сухожилием *m. peroneus brevis*. По латеродорсальной поверхности стопы сухожилие направляется к третьей фланге 5-го пальца. Функция — разгибает пятый палец и отводит его, способствует сгибанию голеностопного сустава.

Длинный разгибатель 1-го пальца (*m. ext. hallucis longus*) тонкий, лентовидный, начинается плотным сухожильным тяжем на межкостной мембране (*membrana interossea*) у проксимального конца малоберцовой кости. У дистального конца большеберцовой кости мышечное брюшко превращается в сухожилие, которое проходит под косой поперечной связкой (*lig. transversum distale*) и закрепляется на медиальной головке *m. ext. digitorum brevis*. Функция — супинирует стопу и сгибает голеностопный сустав.

Третья малоберцовая мышца (*m. peroneus tertium*) расположена на медиальной поверхности большеберцовой кости в виде уплощенного сухожильного тяжа. Начинается на бугристости большеберцовой кости и дистальном конце медиальной коллатеральной связки, направляется к медиальной лодыжке, где частично фиксируется на большеберцовой кости, *lig. cruris transversum* и *lig. tarsi transversum*, а главным образом на проксимальном конце *mt III*.

Короткий разгибатель пальцев (*m. ext. digitorum brevis*) (рис. 91) лежит на дорсальной поверхности стопы, состоит из 3—4 мышечных головок, начинающихся от дорсальной поверхности пяточной кости. Конечные сухожилия головок закрепляются на дорсолатеральной поверхности 2—5-го пальцев. Функция — разгибает и сводит пальцы стопы.

Квадратная мышца подошвы (*m. quadratus plantae*) (рис. 93) плоская,

идет косо от латерального к медиальному краю стопы. Начинается мышечно-сухожильно на латеральной поверхности голеностопного сустава, проходит под поперечной связкой к дистальному концу пяточной кости и вливается в сухожилие глубокого сгибателя пальца. Функция — усиливает глубокий сгибатель пальцев и не позволяет его сухожилиям смещаться медиально.

Червеобразные мышцы (*mm. lubricales*) тонкие, лентовидные, в количестве трех, располагаются на плантарной поверхности сухожилий *m. fl. digitorum profundus*. Начинаются тонкими сухожилиями от проксимального конца *mm. interossei* и направляются к первым фалангам 2—5-го пальцев. Функция — усиливает действие *m. fl. digitorum pedis profundus*.

Межкостные мышцы (*mm. interossei*) в количестве четырех расположены на плантарной поверхности плюсневых костей, начинаются мышечно-сухожильно от их проксимоплантарной поверхности. Закрепляются мышцы плоскими сухожилиями по бокам от соответствующих плюснефаланговых суставов, доходя до дорсальной поверхности II и III фаланг. Функция — в ФП сгибают стопу в плюснефаланговых суставах, а в ФО — противостоят разгибанию ее под тяжестью тела.

Аддуктор 2-го пальца (*m. adductor digiti II*) начинается между проксимальными концами межкостных мышц 2-го и 3-го пальцев, закрепляется тонким сухожилием на латеральной поверхности плюснефалангового сустава второго пальца. Функция — приводит и сгибает 2-палец.

Аддуктор 2-го пальца (*m. adductor digiti V*) начинается от общего сухожилия III и IV межкостных мускулов, а закрепляется на медиальной поверхности плюснефалангового сустава 5-го пальца. Функция — приводит 5-й палец и сгибает его.

Мы провели ЭМГ анализ мышц задней конечности собаки в статике и динамике. Эти исследования показали, что статика — процесс активный и сопровождается непрерывной или перемежающейся работой ряда мышц. Так, средняя ягодичная, коленная и берцовая ветви двуглавого мускула бедра, прямая и латеральная головки четырехглавого мускула,

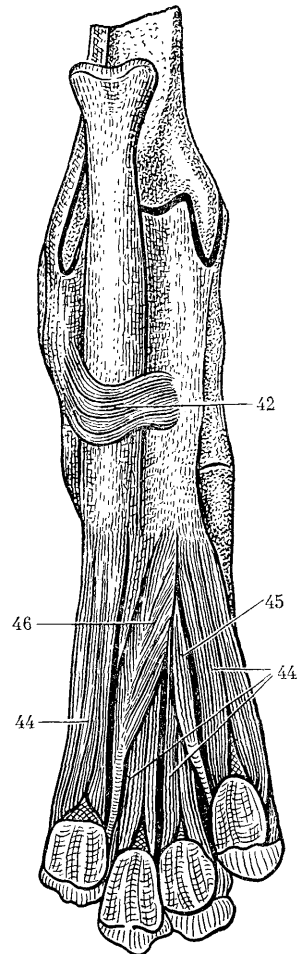


Рис. 93. Мускулатура плантарной поверхности стопы волка

42 — *m. interossei*; 45 — *m. adductor digiti*;
44 — *m. quadratus plantae*; 46 — *m. adductor digiti*

икроножная и подколенная мышцы проявляют непрерывную биоэлектрическую активность, а полусухожильная, полуперепончатая и передняя большеберцовая мышцы проявляют непостоянную активность. Устойчивую биоэлектрическую активность в данном случае проявляют те мышцы, которые отвечают за определенную величину статических углов в суставах, а импульсную — мышцы, которые корректируют позицию конечностей.

Анализ кинематики задних конечностей собаки мы проводили на основе экспериментальных данных по подографии, механографии и электромиографии, которые с функциональной точки зрения хорошо дополняют друг друга. Исследовав подограммы задних конечностей, мы убедились, что при увеличении скорости локомоции животного длина шага и частота локомоторных циклов изменяется пропорционально изменению скорости локомоции, а продолжительность локомоторного цикла, абсолютная продолжительность ФП и ФО и ритм работы конечности находятся в обратной зависимости от изменения скорости.

Механография (МГ) суставов конечностей показала, что изменение угла в голеностопном суставе практически повторяет изменение угла в коленном, только запаздывает на некоторое время; углы же в коленном и тазобедренном суставах изменяются поочередно: когда сильно изменяется угол в коленном суставе, то в тазобедренном он изменяется незначительно, и наоборот.

При локомоции животного ЭМГ мышц имеют чередующиеся фазы покоя и возбуждения, соотношение которых самое различное у разных мышц. Специфика ЭМГ мышц проявляется также и в величине амплитуды биопотенциалов, которая, однако, не является константой, а изменяется в значительных пределах в зависимости от степени сокращения мышц и является показателем силы их сокращения. Переход от покоя к возбуждению мышц и наоборот осуществляется плавно на протяжении нескольких миллисекунд, что является важным приспособлением, исключающим возможность рывковых сокращений и расслаблений их.

В начале ФО коленный и голеностопный суставы максимально выпрямляются и фиксируются, а тазобедренный продолжает разгибаться, перемещая тело вперед.

Перед постановкой конечности на опору угловая скорость в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах сведена до минимума силой мышц — разгибателей, а после постановки ноги на почву начинает увеличиваться; угловое же ускорение, в это время, уменьшается до нуля. Подтверждением этого является всплеск биоэлектрических сигналов мышц в предпорный период, за 50—80 мс до него.

В момент толчка о почву выставленной вперед и выпрямленной конечности ее суставы, под действием силы тяжести и инерции тела животного, слегка сгибаются и при этом активно работают, главным образом, разгибатели суставов. Подтверждением этому являются дополнительные всплески ЭМГ суставов в этот момент локомоторного цикла.

К моменту окончания ФО углы в суставах задней конечности максимально увеличиваются, в то время как угловые скорости в них уменьша-

ются до нуля, угловые ускорения достигают своего максимального значения. Наличие опережающей активности мышц, приуроченной к началу ФП, свидетельствует об уступающей работе последних в предотвращении переразгибания суставов и в обеспечении плавности перехода от разгибания к сгибанию в них.

При достижении минимального значения угла в коленном суставе, голень на какое-то время как бы застывает на месте, вслед за чем в суставе начинается разгибание. Движение голени в период разгибания сустава происходит под действием четырехглавого мускула бедра, который, однако, при скоростях локомоции 3 и 5 км/ч начинает функционировать почти в конце ФП, и только при 8 км/ч его активность проявляется почти одновременно с началом периода разгибания в суставе.

Если бы задняя конечность собаки была лишена механизма притормаживания движения голени в коленном суставе в конце ФП, то его связочный аппарат подвергался бы чрезмерным нагрузкам. В действительности же скорость движения голени к концу ФП снижается до нуля. Таким образом, мышцы являются не только источником движущих сил, но и корректорами движения голени на всем протяжении ее качания. К моменту постановки конечности на опору голень под действием силы тяжести опускается, вызывая незначительное сгибание в коленном суставе. В таком положении последний и начинает новый цикл движения.

В работе икроножной и передней большеберцовой мышц, при локомоции животного, наблюдается антагонистическое отношение и принцип «передачи эстафеты». Перед началом ФП в работу заблаговременно включается передняя большеберцовая мышца, биоэлектрическая активность которой постепенно убывает. Икроножная же мышца включается в работу лишь в конце ФП, т. е. еще тогда, когда первая мышца не прекратила своей функции. Основная же ее работа проявляется в ФО.

С изменением скорости локомоции животного биоэлектрическая активность исследованных мышц по амплитуде возрастает, а распределение периодов сокращения и расслабления на их ЭМГ по фазам локомоторного цикла остается почти неизменным.

Большинство исследованных мышц-экстензоров функционируют как синергисты в фазу опоры, что было также отмечено в работах Энгберга (Engberg, Lundberg, 1962), П. П. Гамбаряна и соавторов (1970) для кошки и Токурики (Tokuriki, 1973) — для собаки. То же самое можно сказать и о флексорах коленного сустава, которые активны в конце ФО и начале ФП.

Следовательно, мышцы-сгибатели действуют преимущественно в ФП и в направлении выигрыша скорости, а разгибатели функционируют на протяжении обеих фаз: в ФП как мышцы скорости, а в ФО как мышцы силы.

Каждая задняя конечность волка, как и у других млекопитающих, представляет собой кинематическую цепь, обладающую «избытком» кинематических пар и степеней свободы. Благодаря этой «избыточности» осуществляются все жизненно важные, реальные функции конечностей,

а кроме того имеется значительный резерв потенциальных функциональных возможностей их. Этот резерв используется животным при попадании в непредвиденные и нетипичные для него экстремальные условия.

Сердечно-сосудистая система

При изучении сердечно-сосудистой системы использовалась методика инъекции артерий рентгенконтрастной массой с последующей ангиографией, препарирование сосудов, а также гистологические методики. Для вычисления веса сердца относительно к весу тела (индекс сердца) использованы предоставленные в наше распоряжение данные из сборов В. П. Литвинова в Кызыл-Агачском заповеднике (Азербайджанская ССР). Кроме того, для сравнения приводим значения индекса сердца по таким близким видам, как лисица и шакал, также из сборов В. П. Литвинова.

Сердце. Сердце волка по деталям анатомического строения (рис. 94) сходно с таковым у крупных пород собак. Для различных пород собак масса сердца колеблется от 0,53 до 1,30% массы тела [Хромов и др., 1972]. В эти же пределы укладывается относительная масса сердца волков из различных популяций, а также лисицы и шакала. Так, у исследованных нами 11 волков (♀5, ♂6), а также по материалам из сборов В. П. Литвинова, относительная масса сердца (сердечный индекс) находилась в пределах 0,68 — 1,20%. При этом, у волков, добытых на территории Кызыл-Агачского заповедника, относительная масса сердца была несколько выше (1,0 — 1,20%), чем у добытых в Белоруссии или на территории Украины (0,68 — 0,90%). Максимальная относительная масса сердца зарегистрирована нами у самок. Это характерно для всех групп волков, а также лисицы и шакала. Например, у 25 самок шакала вес тела находился в пределах 8,0—12,4 кг (среднее — $10,4 \pm 0,2$ кг), вес сердца — 68,6 — 124,1 г ($93,9 \pm 2,5$ г), у 29 самцов вес тела — 9,2—14,1 кг ($11,8 \pm 0,2$ кг), вес сердца — 74,0 — 113,3 г ($97,8 \pm 2,9$ кг). Отсюда относительная масса сердца у самок равна 0,90, а у самцов — 0,83%. Последнее, по нашему мнению, не отражает каких-либо функциональных сдвигов, а является следствием того, что абсолютная масса тела у ♀ и ♂ различается больше, чем абсолютная масса сердца.

Ветвление аорты. У Canidae и, в частности у волка, восходящая часть аорты (рис. 94, 1) имеет среднюю (или несколько выше средней) протяженность. Левая подключичная артерия (a. subclavia sinistra) (2) отходит или на границе восходящей части дуги аорты или же непосредственно от дуги аорты. От дуги аорты, рядом с левой подключичной артерией отходит второй крупный артериальный ствол — плечеголовная артерия (a. brachiocephalica) (3). Плечеголовная артерия отдает левую и правую общую сонные артерии (a. carotis communis sinistra (6) et dextra (7)) и переходит в правую подключичную артерию (a. subclavia dextra) (2'). Правая и левая подключичные артерии отдают ряд крупных сосудов (a. intercostalis cranialis, a. vertebralis, a. cervicalis profunda, a. transversa colli, truncus omocervicalis, a. thoracica interna et externa), принимающих участие в

кровообращению мышц и других органов области шеи, спины, грудного пояса, а затем, соответственно, переходят в правую и левую подмышечные артерии (a. axillaris) (4). Последние, отдав подлопаточную артерию (a. subscapularis) (13), продолжают как плечевая артерия (a. brachialis) (5). Все эти взаимоотношения, как и ветвления плечевой артерии у волка, не несут каких-либо видоспецифических особенностей, и, в целом, сходны с таковым у собаки (рис. 95).

От грудной аорты (aortae thoracica) отходят 10—11 пар межреберных артерий (a. intercostalis), а также несколько (2—3) более мелких артерий к бронхам и пищеводу. Брюшная аорта (aortae abdominalis) отдает следующие основные артерии; чревную (a. coeliaca), кровоснабжающую желудок, печень, селезенку; крациальную брыжеечную (a. mesenterica cranialis) — для тонкого и толстого отделов кишечника (ее ветвления показаны на рис. 96), парные почечные (a. renalis) и надпочечные; парные внутренние семенные (a. spermatica interna); каудальную брыжеечную (a. mesenterica caudalis); окружную глубокую подвздошную артерию

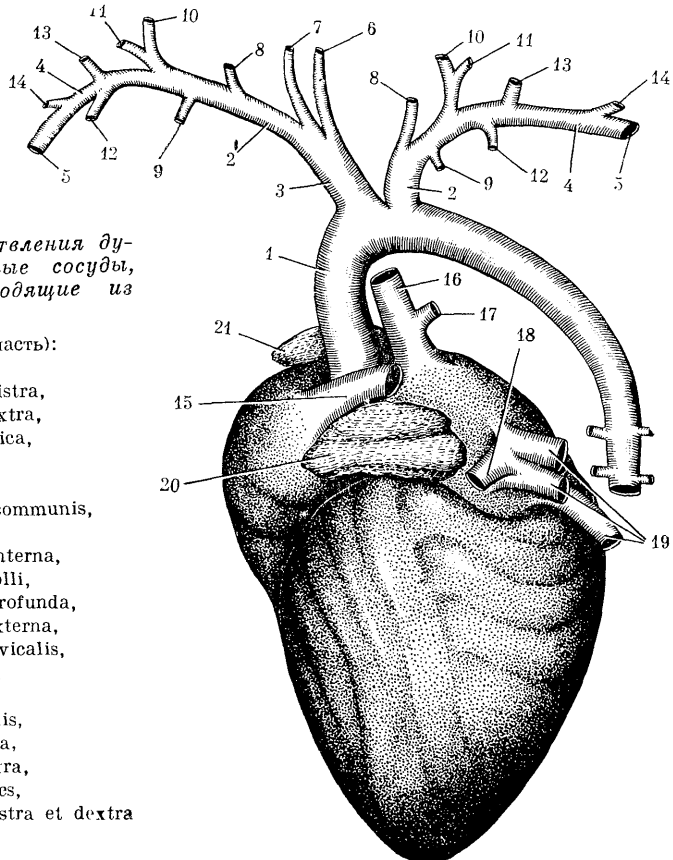


Рис. 94. Схема ветвления дуги аорты; основные сосуды, входящие и выходящие из сердца

аорта (восходящая часть):

- 1 — arcus aortae,
- 2 — a. subclavia sinistra,
- 2' — a. subclavia dextra,
- 3 — a. brachiocephalica,
- 4 — a. axillaris,
- 5 — a. brachialis,
- 6—7 — a. carotis communis,
- 8 — a. vertebralis,
- 9 — a. thoracica interna,
- 10 — a. transversa colli,
- 11 — a. cervicalis profunda,
- 12 — a. thoracica externa,
- 13 — truncus omocervicalis,
- 14 — a. subscapularis,
- 15 — a. pulmonalis,
- 16 — v. cava cranialis,
- 17 — v. azygos dextra,
- 18 — v. azygos sinistra,
- 19 — venae pulmonales,
- 20, 21 — auriculi sinistra et dextra

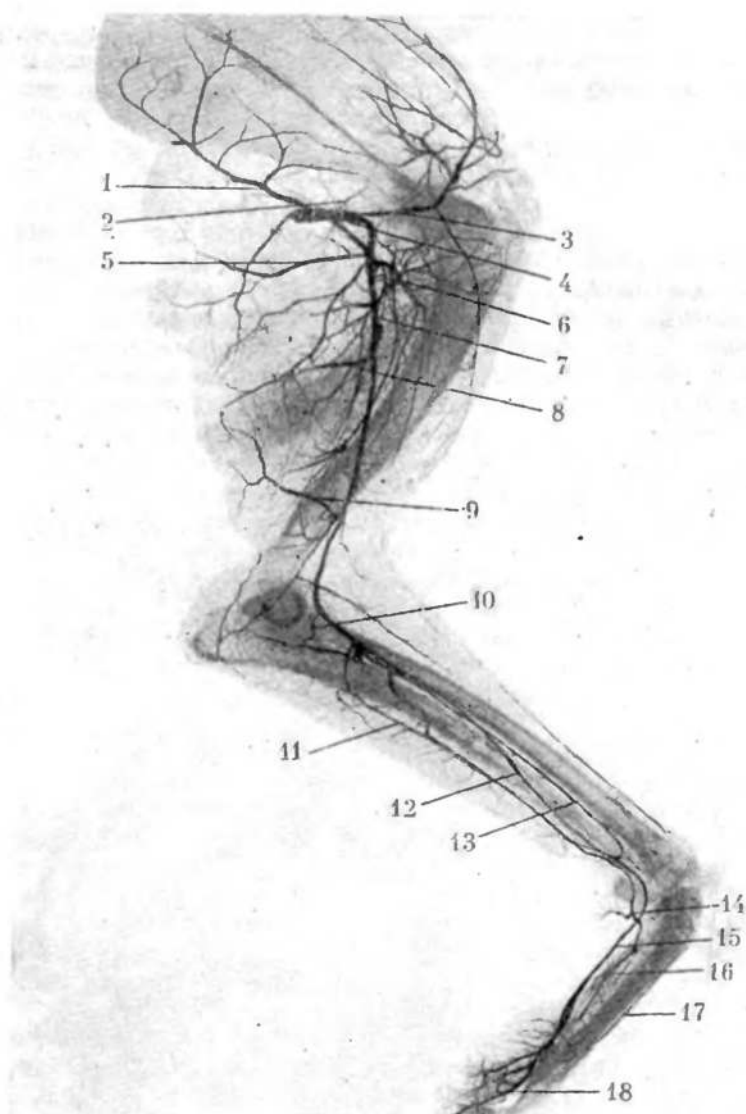


Рис. 95. Артерии передней конечности волка

- | | | |
|-------------------------------------|------------------------------------|--|
| 1 — a. subscapularis; | 8 — a. profunda brachii; | 15 — aa. metacarpeae palmares I—IV; |
| 2 — a. circumflexa scapulae; | 9 — a. collateralis ulnaris; | 16 — aa. metacarpeae palmares profunda I—IV; |
| 3 — a. thoracoacromialis; | 10 — a. collateralis radialis; | 17 — aa. metacarpeae dorsales I—IV; |
| 4 — a. axillaris; | 11 — a. ulnaris; | 18 — aa. digitales palmares communes I—IV; |
| 5 — a. thoracodorsalis; | 12 — a. mediana; | |
| 6 — a. circumflexa humeri caudalis; | 13 — a. interossea communis; | |
| 7 — a. brachialis; | 14 — arcus palmaris superficialis; | |

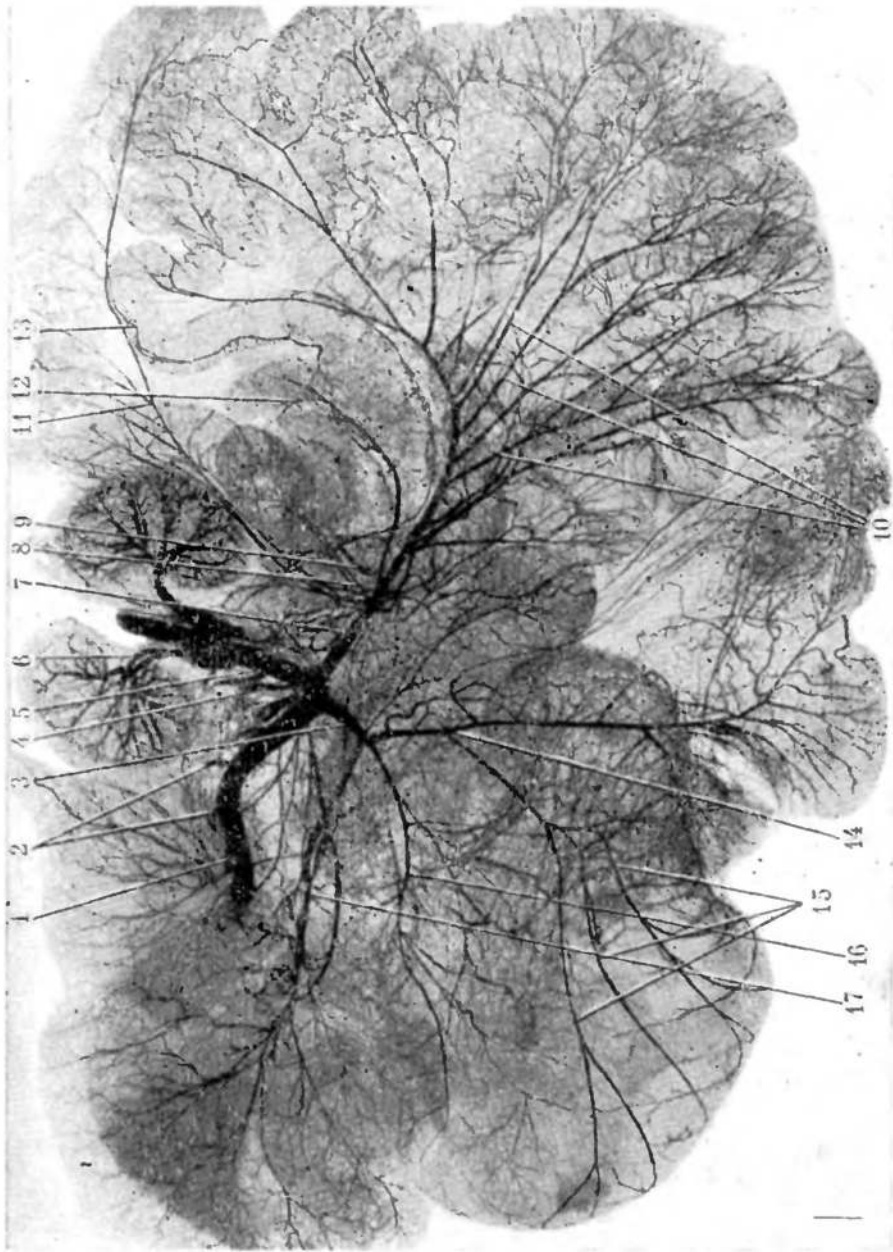


Рис. 96. Артерии органов брюшной полости

- | | | | |
|----------------------------|-------------------------------|-----------------------|---------------------------------|
| 1 — aorta thoracica; | 5 — aorta abdominalis; | 9 — a. ileocolica; | 13 — rami colici a. ileocolica; |
| 2 — a. intercostales; | 6 — aa. renales; | 10 — aa. jejunales; | 14 — a. linacis; |
| 3 — a. celiaca (coeliaca); | 7 — a. mesenterica cranialis; | 11 — a. colica media; | 15 — aa. gastricae breves; |
| 4 — aa. lumbales; | 8 — a. colica dextra; | 12 — a. cecalis; | 16 — a. gastrica sinistra |
| | | | 17 — a. hepatica |

(*a. circumflexa ilii profunda*); поясничные артерии (*aa. lumbales*) (в среднем 7 пар). После этого на уровне 4—5-го поясничных позвонков брюшная аорта отдает правую и левую наружные подвздошные артерии (*a. iliaca externa dextra et sinistra*), а на уровне 6-го поясничного позвонка — правую и левую внутренние подвздошные артерии (*a. a. iliaca interna dextra et sinistra*). Далее брюшная аорта продолжается как средняя крестцовая артерия (*a. sacralis media*), переходящая в хвостовую (*a. coccygea*).

Наружная подвздошная артерия представляет собой мощный сосуд, идущий в заднюю конечность. На уровне верхней трети бедра она становится бедренной (*a. femoralis*), а на уровне коленного сустава переходит в подколенную артерию (*a. poplitea*). Последняя, ветвясь, васкуляризирует мышцы голени и стопы (рис. 97). Внутренняя подвздошная артерия дает многочисленные ветви как в стенку таза, так и к органам тазовой полости и заканчивается она как каудальная ягодичная артерия, разветвляющаяся в мышцах заднебедренной группы.

Таким образом, мы не выявили каких-либо анатомических особенностей ветвления основных артериальных магистралей, которые отличались бы от хорошо исследованных в этом плане собак и которые бы можно было охарактеризовать как специфичные для *Canis lupus*. Однако некоторые различия проявляются в гистологическом строении стенки сосудов.

Материалом для исследования структурной и морфометрической характеристик кровеносных сосудов волка и других представителей семейства *Canidae* послужили артерии большого круга кровообращения, начиная от дуги аорты и кончая периферическими артериями конечностей, а также некоторые венозные сосуды. Сравнительная характеристика параметров сосудов и их структур приводится в табл. 35. Особое внимание обращалось на развитие мышечных, эластических и коллагеновых элементов в стенке артерий и вен (рис. 98—100).

Артерии (табл. 35). Из трех оболочек, составляющих стенку артерий дуги аорты, менее всего развита внутренняя оболочка — *tunica intima*, составляющая у исследованных канид до 3% толщины стенки. Мощнее наружная оболочка *t. adventitia* — от 7 до 34%. Основная масса стенки представлена хорошо развитой средней оболочкой *t. media*, составляющей 66—93% всей толщины стенки. Внутренняя оболочка состоит из эндотелиальных клеток, за которыми следуют малодифференцированные соединительнотканые элементы. Подэндотелиальный слой выражен нечетко.

Средняя оболочка артерий дуги аорты состоит из гладкомышечных волокон, сгруппированных в мышечные пучки толщиной до 50 мкм. Гладкомышечные клетки внутреннего и среднего слоев медины имеют преимущественно спиралевидную направленность, а в наружном — спиральную и циркулярную. Наибольшее количество рядов гладкомышечных клеток встречается в медины дуги аорты волков и домашней собаки — от 75 до 145, у енотовидной собаки, лисицы и песца — 26—44. Далее по ходу ветвления аорты количество рядов мышечных элементов заметно снижается. Так, в медины брюшной аорты волков и собаки их количество составляет уже 20—50, а в подключичной артерии — 14—35.

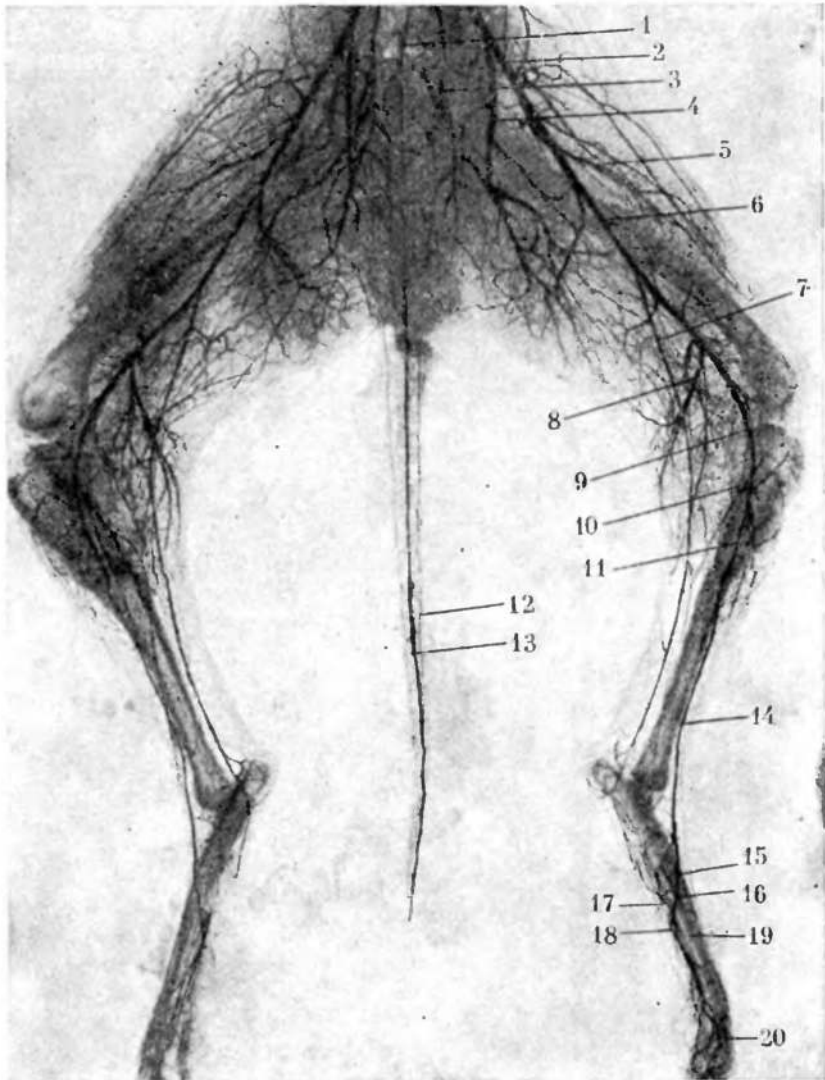
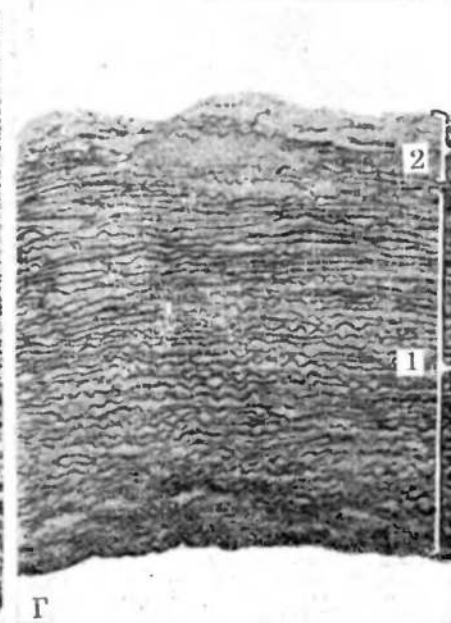
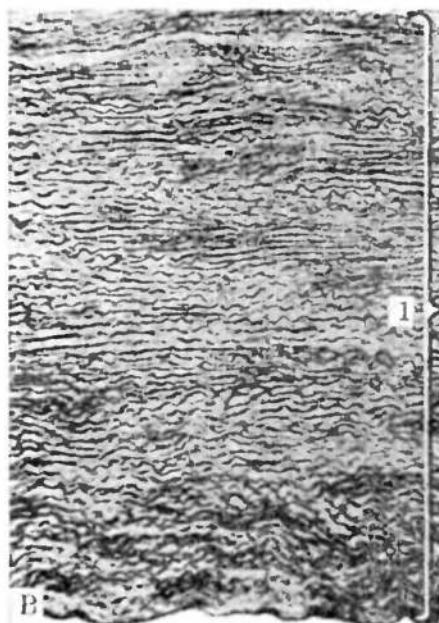
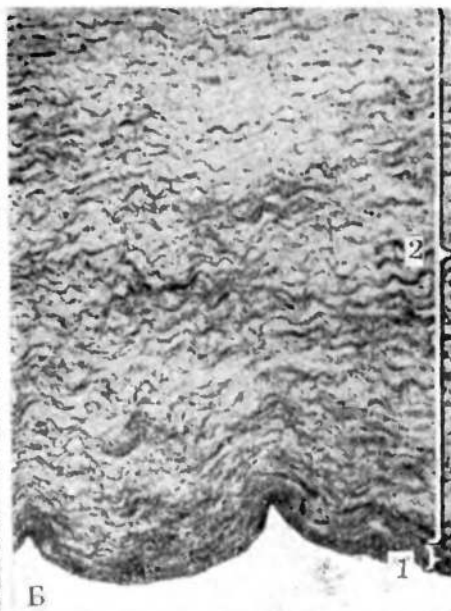
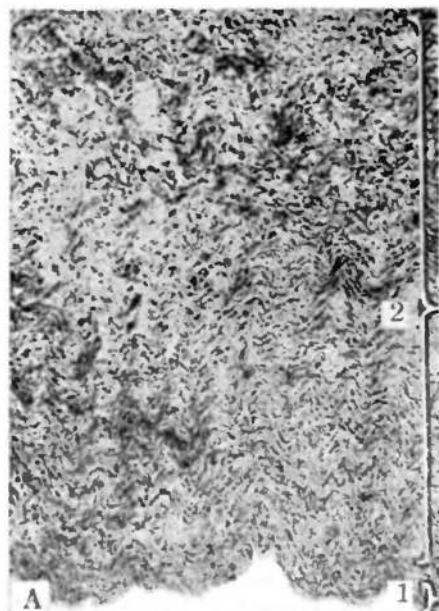


Рис. 97. Артерии задней конечности волка

- | | | |
|---------------------------|------------------------------|----------------------------------|
| 1 — a. sacralis mediana; | 10 — a. tibialis caudalis; | 16 — a. metatarsae perforans; |
| 2 — a. iliaca externa; | 11 — a. tibialis cranialis; | 17 — arcus plantaris proximalis; |
| 3 — a. iliaca interna; | 12 — a. caudalis (coccygea) | 18 — aa. metatarsae plantares |
| 4 — a. profunda femoris; | ventrolateralis; | II—IV; |
| 5 — a. cranialis femoris; | 13 — a. caudalis (coccygea) | 19 — aa. metatarsae plantares |
| 6 — a. femoralis; | mediana; | profundae II—IV; |
| 7 — a. saphena; | 14 — a. dorsalis pedis; | 20 — aa. digitales plantares |
| 8 — a. caudalis femoris; | 15 — aa. metatarsae dorsales | communes II—IV |
| 9 — a. poplitea; | II—IV; | |



Эластические элементы средней оболочки представлены мембранами и волокнами. Отчетливо выражена внутренняя эластическая мембрана и не во всех случаях — наружная. Наибольшая толщина присуща внутренней эластической мембране дуги аорты — от 2,0 мкм у волка из тундры до 3,5 мкм у кавказского волка. По мере ветвления артерии толщина этой мембраны уменьшается до 1,5—2,3 мкм. Промежуточные эластические мембраны связаны между собой короткими тонкими эластическими волокнами. Больше эластических мембран в меди дуги аорты — от 80 у волка из зоопарка до 150 у кавказского волка. По мере следования дуги аорты и ее ветвей количество эластических мембран значительно уменьшается. Например, в меди брюшной аорты число мембран составляет у собаки 33, у кавказского волка — 62; сонной артерии этого же волка — 20, а у волка из зоопарка их меньше, всего 8. Рядом с эластическими мембранами отмечается наличие и коллагеновых элементов (рис. 100).

Из оболочек стенки артерий передней конечности меди составляет $\frac{2}{3}$ и более всей ее толщины. Входящие в состав средней оболочки гладкомышечные клетки в большинстве своем имеют спиралевидное направление. Число их рядов различно: меньше всего в меди плечевой артерии — 8—10, несколько больше в подмышечной — 13—16, а больше всего — в артериях предплечья — 16—19 и пальцев — 29—35.

Внутренняя эластическая мембрана четко контурирована. Ее толщина в подмышечной артерии волков равна 1,6—2,4, у других волчьих — 0,7—1,4 мкм. Наружная эластическая мембрана не всегда ясно видна. Промежуточные эластические мембраны встречаются только в подмышечной и плечевой артериях. Рядом с эластическими мембранами находятся и коллагеновые элементы. Наибольшее количество эластических мембран в меди подмышечной артерии кавказского волка — 23—28, меньше их у волка из тундры — 18—23 и волка Украинского Полесья — 15—19, а у волка, выросшего в зоопарке, их всего 5. У собаки, епотовидной собаки и лисицы эластических мембран 6—9, у песца же их больше в два раза. В меди плечевой артерии собачьих количество эластических мембран уменьшается до 3—6. В средней оболочке артерий предплечья и пальцев обнаруживается только внутренняя эластическая мембрана. Не выявлено в меди промежуточных эластических мембран, а только отдельные короткие и тонкие эластические нити вокруг внутренней эластической мембраны. Здесь же встречаются и коллагеновые волокна.

В артериальных магистралях задней конечности (как и в других артериях) наиболее развита средняя оболочка. Меньше всего рядов гладко-

Рис. 98. Аорта кавказского волка

- | | | |
|--|--|--|
| А — дуга аорты: | 2 — средняя оболочка (функселин, об. 9, ок. 10); | Г — грудная аорта: |
| 1 — внутренняя, | | 1 — средняя оболочка (функселин, об. 9, ок. 7) |
| 2 — средняя оболочка (Ван-Гизон, об. 9, ок. 10); | В — брюшная аорта: | |
| Б — дуга аорты: | 1 — средняя, | |
| 1 — внутренняя, | 2 — наружная оболочка (функселин, об. 9, ок. 7); | |

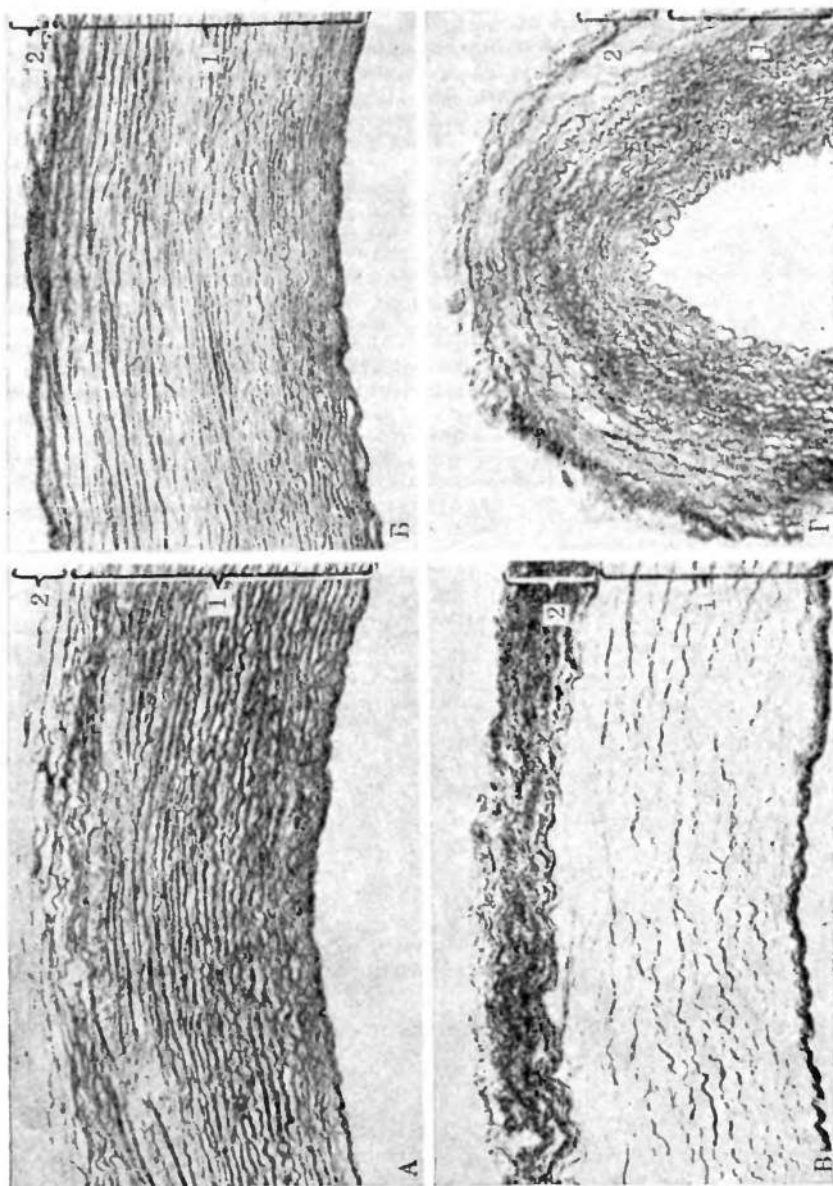


Рис. 99. Артерии казахского волка (А, Г) и волка из зоопарка (В, Д)

А, Б — плечеголовная артерия: 2 — наружная оболочка (Фукселин, об. 9, ок. 7); 1 — средняя, (Фукселин, об. 9, ок. 7);
 Г — подключичная артерия: 2 — наружная оболочка (Фукселин, об. 9, ок. 7); 1 — средняя, (Фукселин, об. 9, ок. 7);
 Д — плечеголовная артерия: 2 — наружная оболочка (Фукселин, об. 9, ок. 7); 1 — средняя, (Фукселин, об. 9, ок. 7).

Т а б л и ц а 35. Основные параметры артерий большого круга кровообращения волков различных популяций

Место-нахождение	Артерия	Диаметр просвета, мкм	Толщина, стенки, мкм	Отношение толщины стенки к диаметру просвета	Индекс Керпогана	Тип строения артерии
Кавказ	Дуга аорты	22 500	2808	1 : 8,0	1 : 9,0	Эластический
Тундра		40 500	1690	1 : 6,2	1 : 7,3	»
Украина		19 800	2648	1 : 7,5	1 : 8,3	»
Зоопарк		10 500	2811	1 : 3,7	1 : 4,1	»
Кавказ	Плечеголовная артерия	6 900	1108	1 : 6,2	1 : 7,7	»
Тундра		5 900	1011	1 : 5,8	1 : 7,1	»
Украина		4 450	648	1 : 6,9	1 : 8,3	»
Зоопарк		3 820	1076	1 : 3,5	1 : 4,1	»
Кавказ	Подключичная	5 200	847	1 : 6,1	1 : 7,2	»
Тундра		3 770	663	1 : 5,7	1 : 7,6	»
Украина		3 900	635	1 : 6,1	1 : 8,2	»
Зоопарк		2 472	734	1 : 3,4	1 : 4,1	»
Кавказ	Подмышечная	4 650	817	1 : 5,7	1 : 6,8	»
Тундра		3 100	558	1 : 5,5	1 : 7,4	»
Украина		3 264	591	1 : 5,5	1 : 8,2	»
Зоопарк		1 586	533	1 : 3,0	1 : 4,0	»
Кавказ	Плечевая	2 267	447	1 : 5,1	1 : 6,8	Мышечно-эластический
Тундра		2 100	497	1 : 4,2	1 : 7,4	То же
Украина		2 073	417	1 : 4,9	1 : 8,0	»
Зоопарк		1 097	408	1 : 2,7	1 : 3,8	»
Кавказ	Средняя	915	587	1 : 1,6	1 : 1,9	Мышечный
Тундра		1 450	483	1 : 3,0	1 : 4,4	»
Украина		1 405	463	1 : 3,0	1 : 4,0	»
Зоопарк		833	404	1 : 2,1	1 : 2,7	»
Кавказ	Вторая общая пальмарная пальцевая	425	292	1 : 1,5	1 : 1,7	»
Тундра		602	228	1 : 2,6	1 : 4,4	»
Украина		766	671	1 : 1,1	1 : 1,5	»
Зоопарк		480	441	1 : 1,1	1 : 1,3	»
Кавказ	Общая сонная	2 961	537	1 : 5,5	1 : 7,7	Эластический
Тундра		1 910	521	1 : 3,7	1 : 4,9	»
Украина		1 300	246	1 : 5,3	1 : 7,9	»
Зоопарк		1 617	571	1 : 2,8	1 : 4,0	Мышечно-эластический

Т а б л и ц а 35 (окончание)

Место-нахождение	Артерия	Диаметр просвета, мкм	Толщина, стенки, мкм	Отношение толщины стенки к диаметру просвета	Индекс Керно-гана	Тип строения артерии
Кавказ	Грудная аорта	13 600	1877	1 : 7,2	1 : 8,0	Эластический
Тундра		7 700	1238	1 : 6,2	1 : 7,2	»
Украина		8 050	1153	1 : 6,9	1 : 8,5	»
Зоопарк		6 928	2081	1 : 3,3	1 : 3,7	»
Кавказ	Брюшная аорта	9 200	1315	1 : 7,0	1 : 7,9	»
Тундра		3 900	651	1 : 5,9	1 : 7,5	»
Украина		6 100	878	1 : 6,9	1 : 8,8	»
Зоопарк		4 800	1447	1 : 3,3	1 : 3,7	»
Кавказ	Наружная под- вздошная арте- рия	3 850	651	1 : 5,9	1 : 7,6	Мышечно- эластический
Тундра		2 600	550	1 : 4,7	1 : 7,5	»
Украина		2 700	453	1 : 5,9	1 : 11,5	»
Зоопарк		1 841	608	1 : 3,0	1 : 3,7	Мышечный
Кавказ	Бедренная	2 600	546	1 : 4,8	1 : 6,7	Мышечно- эластический
Тундра		1 670	397	1 : 4,2	1 : 7,4	»
Украина		2 500	450	1 : 4,6	1 : 11,2	»
Зоопарк		1 401	494	1 : 2,2	1 : 3,4	Мышечный
Кавказ	Краниальная большеберцовая	2 112	763	1 : 2,8	1 : 3,6	»
Тундра		754	291	1 : 2,6	1 : 4,0	»
Украина		1 191	375	1 : 3,2	1 : 5,5	»
Зоопарк		882	538	1 : 1,6	1 : 2,6	»
Кавказ	Вторая дорсаль- ная плюсневая	470	270	1 : 1,7	1 : 2,4	»
Тундра		—	—	—	—	»
Украина		806	261	1 : 3,1	1 : 5,2	Мышечный
Зоопарк		502	493	1 : 1,02	1 : 1,4	»
Кавказ	Вторая плантар- ная плюсневая	572	653	1 : 0,9	1 : 1,04	»
Тундра		415	259	1 : 1,6	1 : 2,4	»
Украина		974	422	1 : 2,3	1 : 3,8	»
Зоопарк		527	515	1 : 1,02	1 : 1,3	»

мышечных клеток встречается в медии бедренной артерии (волк кавказский 16—23), несколько больше в наружной подвздошной артерии (27—32) и в краниальной большеберцовой (32—36), а еще больше гладкомышечных клеток имеется в медии второй плантарной плюсневой артерии (45—57).

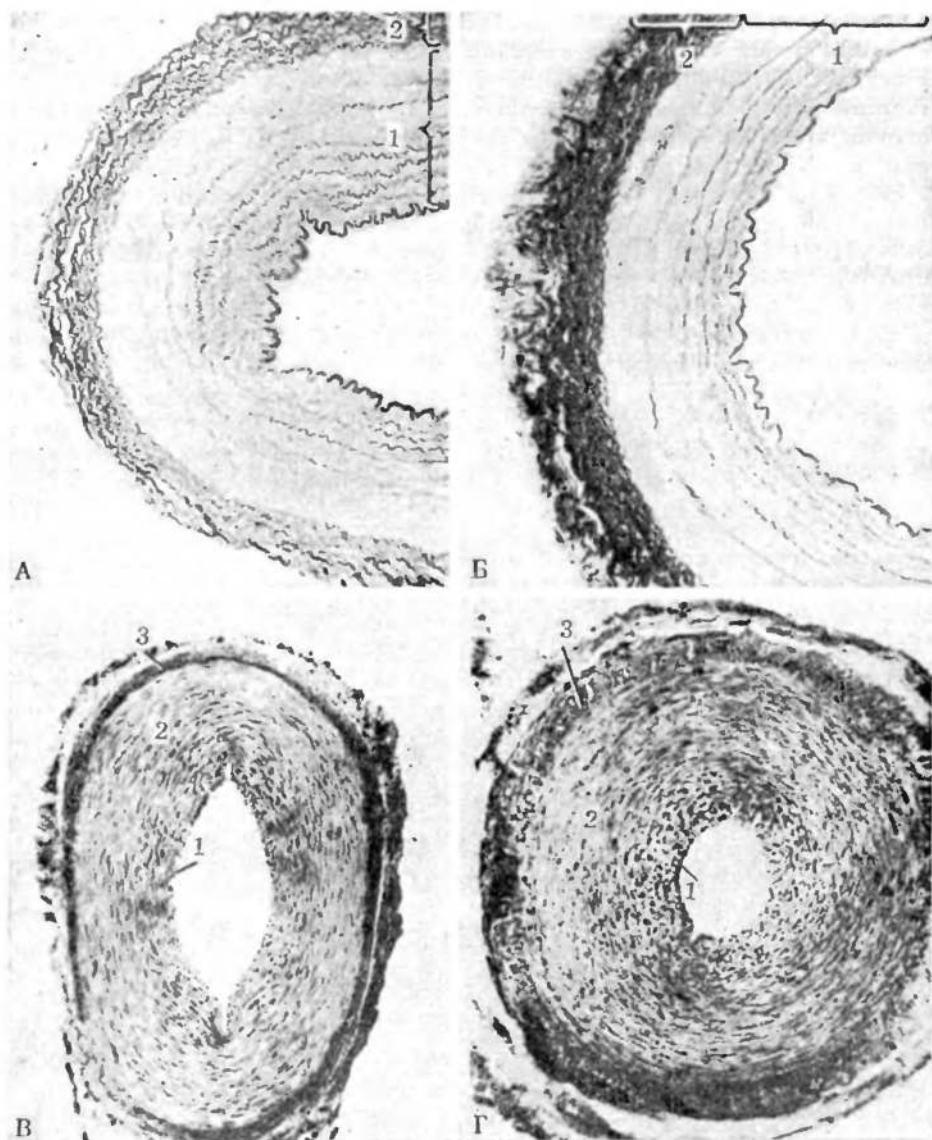


Рис. 100. Артерии кавказского волка (А, Б, В) и волка из зоопарка (Г)

А — плечевая артерия:	В — вторая общая пальмарная	Г — вторая шишусевая пла-
1 — средняя,	пальцевая артерия:	тарная артерия:
2 — наружная оболочка (фук-	1 — внутренняя,	1 — внутренняя,
селин, об. 9, ок. 7);	2 — средняя,	2 — средняя,
Б — бедренная артерия:	3 — наружная оболочки (Ван-	3 — наружная оболочка (Ван-
1 — средняя,	Гизон, об. 9, ок. 7);	Гизон, об. 9, ок. 7)
2 — наружная оболочка (фук-		
селин, об. 9, ок. 7);		

Внутренняя эластическая мембрана хорошо выражена. Наибольшая ее толщина в наружной подвздошной артерии — 1,6—1,9 мкм. Наружная эластическая мембрана выражена не во всех артериях. Эластических мембран, расположенных в толще меди наружной подвздошной и бедренной артерий, насчитывается до 4—8, а у других волчьих — 2—3. Рядом с эластическими мембранами находятся коллагеновые элементы. У волка из зоопарка, собаки и енотовидной собаки в меди этих артерий промежуточных эластических мембран вообще не выявлено. Отсутствуют они у всех канид в меди артерий дистальных отделов задней конечности. Эластические же волокна в виде тонких коротких нитей обнаруживаются во всех артериальных магистралах мышечного типа строения и концентрируются вокруг внутренней эластической мембраны, где также находятся коллагеновые волокна.

Наружная оболочка артерий состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, представленной коллагеновыми и эластическими элементами. Коллагеновые пронизывают всю толщину адвентиции артерий. Эластические же в дуге аорты и ее ветвях сосредоточены на границе с медией, а в артериях передней и задней конечностей они обнаруживаются по всей ее толщине. Клеточные элементы адвентиции представлены фибробластами и гистоцитами.

Вены. Наиболее толстостенными являются вены дистальных отделов конечностей. Так, внутренний диаметр венозной магистрали, идущей параллельно со второй общей пальмарной пальцевой артерией передней конечности волка из тундры в 10,9 раза больше толщины ее стенки, тогда, как у артерии — в 2,6 раза. Выше наблюдается значительное уменьшение относительной толщины стенки вен. Стенка плечевой вены у этого же волка составляет уже $\frac{1}{30}$ часть диаметра ее просвета. У других волчьих это отношение примерно такое же.

При сопоставлении относительной толщины стенки основных венозных магистралей передней и задней конечностей волка больших различий не обнаружено. Так, диаметр плечевой вены больше толщины ее стенки в 31,4 раза, а бедренной — в 33,3.

Наиболее тонкостенным венозным сосудом передней части тела волка является краниальная полая вена — толщина ее стенки составляет $\frac{1}{48}$ диаметра просвета. У других представителей этого семейства данная венозная магистраль более толстостенная. Так, например, у енотовидной собаки отношение толщины стенки краниальной поллой вены к ее просвету равно 1 : 41, а у лисицы — 1 : 31,7. Из трех оболочек, образующих стенку вены, лучше всего развита наружная оболочка. У собачьих она составляет от 53 до 73% толщины стенки. Средняя оболочка менее развита — 27—44%, а внутренняя составляет всего 1,5% толщины стенки вены. По мере следования крови от периферии к центру отмечается некоторое уменьшение относительной толщины адвентиции и увеличение меди. Что же касается интимы, то ее толщина остается почти неизменной. В венах не всегда четко выражены все три оболочки и это затрудняет деление их стенки на интиму, медию и адвентицию.

Внутренняя оболочка состоит из эндотелиальных клеток и волокон

соединительной ткани, а средняя из спиралевидно расположенных гладкомышечных клеток. Наименьшее количество их рядов отмечается в венах дистальных отделов конечностей. У канид в медиі второй общей пальмарной пальцевой вены их 2—3 ряда. В медиі плечевой и бедренной вен насчитывается от 3 до 6 рядов мышечных элементов. Несколько больше их в краниальной полой вене — до 9.

Между рядами гладкомышечных клеток в небольшом количестве встречаются элементы волокнистой соединительной ткани. Внутренняя эластическая мембрана очень тонкая и не во всех венах четко выражена. Ее можно наблюдать только в краниальной полой вене собак и в плечевой вене лисицы. В некоторых других венах ее заменяет густая сеть эластических волокон. В толще средней оболочки эластические волокна имеют продольную направленность, а отдельные короткие нити — спиралевидную.

В состав наиболее развитой соединительнотканной наружной оболочки входят в большом количестве коллагеновые волокна и в меньшем — эластические, которые обнаруживаются по всей толщине адвентиции, где встречаются фибробласты и гистиоциты.

Итак, у представителей семейства *Canidae* дуга аорты является относительно тонкостенным артериальным сосудом. По мере ее ветвления артерии становятся более толстостенными, а просвет их более узким. Уменьшение физической активности животных (волк, выросший в зоопарке, помесь собаки с волком и собака) ведет к относительному утолщению стенки артериальных сосудов и к сужению их просвета. У животных из природы артерии более тонкостенные и с большим просветом. По мере ветвления дуги аорты и ее ветвей происходит некоторое уменьшение относительной толщины средней оболочки и увеличение наружной. Это наблюдается до плечевой и бедренной артерий. Затем увеличивается относительная толщина медиі, а адвентиция уменьшается. Изменение толщины медиі сопровождается аналогичным изменением в содержании мышечных элементов. Относительная толщина интимы колеблется в небольших пределах.

У собак дуга аорты, грудная и брюшная аорта, плечеголовная артерия и ее ветви относятся к сосудам эластического типа строения, за исключением волка, выросшего в зоопарке, собаки и гибрида собаки с волком, общая сонная артерия которых мышечно-эластического типа. При переходе артерий в переднюю и заднюю конечности эластический тип строения уступает место мышечно-эластическому, а далее и мышечному.

В артериях эластического и мышечно-эластического типов строения эластические мембраны разделяют гладкомышечные волокна в мышечные пучки. Эластические элементы формируют эластический каркас, который придает сосудам эластичность и упругость, а коллагеновые предохраняют сосуд от перерастяжения и обеспечивают ему прочность. Следовательно, гладкомышечные волокна артерий эластического и мышечно-эластического типов строения, будучи заключенными в каркас соединительной ткани, сравнительно мало расходуют энергии при изменении просвета артерии. Такая гистеоархитектоника стенки содействует тому,

что толчкообразное течение крови сменяется равномерным ее потоком [Burton, 1954; Есипова, 1971]. В средней оболочке периферических артерий мышечного типа элементы соединительной ткани у собак представлены весьма слабо. В связи с этим, входящие в ее состав гладкомышечные волокна, по утверждению И. К. Есиповой (1971), активно участвуют в изменении толщины стенки и просвета артерии. Поэтому мышечный тип строения стенки артерии отражает условия сопротивления току крови [Пурина, Касьянов, 1980]. В связи с этим у канид артерии эластического и мышечно-эластического типов строения имеют относительно тонкую стенку и большой просвет и меньшее содержание мышечных элементов, а артерии мышечного типа строения — более толстую стенку и узкий просвет и большее содержание мышечных элементов.

По данным Ю. П. Антипчука и Т. А. Гибрадзе [1973], обитание в высокогорных местностях с пониженным содержанием кислорода ведет к структурным изменениям сосудов малого круга кровообращения. У млекопитающих, постоянно обитающих на больших высотах, артерии малого круга кровообращения тонкостенные, с большим просветом и поэтому относятся они к сосудам низкого сопротивления [Антипчук, 1967]. Наши исследования показали, что у кавказского волка основные центральные артериальные магистрали имеют относительно большой просвет и более тонкую стенку со значительным содержанием эластических элементов, т. е. являются сосудами более низкого сопротивления. Очевидно, отмеченная особенность в строении артериального русла кавказского волка является результатом адаптации его к обитанию в горах.

Известно, что для вен характерна тонкая стенка и большой просвет. По мере приближения к сердцу вены становятся более тонкостенными. В их стенке хорошо развита наружная оболочка. Лишь вблизи сердца относительное развитие наружной оболочки несколько уменьшается, а средней, наоборот, увеличивается. В отличие от артерий в медию вен имеется небольшое количество гладкомышечных волокон. Основным материалом, из которого построена венозная стенка, является волокнистая соединительная ткань и, в частности, коллагеновые элементы. Эластических же в ней значительно меньше.

Таким образом, отличия в строении сосудов центрального и периферического кровообращения состоят в различных структурных и морфометрических характеристиках артерий и вен, связанных со степенью физической активности животных.

Пищеварительная система

Детальное описание желудочно-кишечного тракта хищных млекопитающих отсутствует, за исключением описания А. Опшеля [Oppe], где дается анатомическое и микроскопическое строение желудка некоторых хищных млекопитающих, за исключением волка. По пищеварительной системе волка в литературе есть только морфометрические данные.

Благодаря своеобразию добывания и захвата пищи череп волка характеризуется массивностью и крупными размерами. Лицевые части черепа

в связи с сильным развитием зубов относительно длинны и массивны. Зубной ряд очень мощный, хищные зубы массивны, клыки сильные, относительно невысокие, но с широким основанием. Возрастная изменчивость черепа очень велика и идет, в основном, в направлении развития гребней, относительного увеличения лицевой части за счет развития зубов и смены их в период роста. Половые различия в черепе выражаются только в несколько меньших средних размерах черепов самок.

Поскольку размеры тела волков подвержены географической изменчивости и колеблются очень значительно, то и размеры кишечника также обладают в связи с этим изменчивостью. Длина кишечника взрослых среднерусских волков, определенная по двум экземплярам, равнялась 460 и 575 см; у прибылых в возрасте 7—8 месяцев, определенная по 3 особям, равнялась 390—420 см. Отношение длины кишечника к длине тела у взрослых составляет 4,13 и 4,62, а у прибылых — 3,64 и 3,86 [Гептнер и др., 1967]. Длина кишечника без слепой кишки двух взрослых самцов волка из тундр Архангельской обл. и Таймыра равнялась 693 и 490 см. Соответственно относительная длина кишечника составляла 5,3 и 4,0.

Широко бытовавшее мнение, что взрослый волк может одновременно съест 10—15 кг мяса, опровергнуто рядом исследователей. Из 115 воронежских волков, лишь один имел в желудке 2 кг мяса, а у остальных его было значительно меньше [Мертц, 1953]. Из 50 убитых волков в Саратовской обл. ни у одного не было больше 2 кг мяса в желудке (Гептнер и др., 1967).

Волк — хищник и принято считать, что основу его питания составляют средней и крупной величины млекопитающие. В настоящее время накоплены данные, показывающие, что волки в большом количестве поедают мышевидных грызунов, насекомоядных, охотятся на водоплавающих птиц, особенно во время их линьки, поедают лягушек, ящериц, насекомых, а также растительную пищу — ягоды рябины, ландыша, черники, голубики, брусники (в лесной зоне), паслена, плоды яблони и груши (на юге), летом поедают на бахчах арбузы, дыни. Взрослые волки кормят волчат сначала своей отрыжкой, а потом носят им корм и только после смены зубов, с осени прибылые начинают учиться охотиться в стае. П. А. Мертц [1953], подробно исследовавший добытых волков в Воронежской обл., показал, что уже в сентябре волчата поедали не только то, что принесли им родители, но и самостоятельно охотились вблизи логова, главным образом на мышевидных грызунов. Питание волков различается не только в зависимости от возраста, но и от сезона года, и в зависимости от района обитания в нем доминируют те или другие корма. Мертц указывает, что в годы большой численности мышевидных грызунов все убитые волки обладают хорошей упитанностью и приводит в подтверждение этого вес сальника: в декабре—январе от 1,5 до 2,5 кг, а в годы с низкой численностью грызунов — не более 300 г.

Питание волка в различные сезоны, даже в одном и том же регионе, отличается, что необходимо учитывать при исследовании морфологических особенностей, тем более сильно различия в разных регионах страны [Руковский, глава 6].

Таблица 36. Размеры желудка и кишечника среднерусского лесного волка (февраль 1980 г., Смоленская обл.)

Пол	Возраст	Длина, см					Кривизна желудка, см		Отношение длины кишечника к длине тела, %
		тела	кишечника				малая	большая	
			общая	топ-кого	слепого	толстого			
♀	subad.	120	374	317	17	40	13	55	3,11
♂	subad.	134	520	450	18	52	19	62	3,86
♂	ad.	135	411	349	13	49	17	60	3,04

Таблица 37. Размеры желудка и кишечника волков с Алтая (май 1981 г.)

Пол	Возраст, дни	Длина, см					Кривизна желудка, см		Отношение длины кишечника к длине тела, %
		тела	кишечника				малая	большая	
			общая	топ-кого	слепого	толстого			
♀	25	—	91,2	80,0	2,7	8,5	5,6	14,5	—
♂	14	—	116	102,0	2,0	12,0	4,1	11,5	—
♂	15	—	115	91,0	2,0	12,0	4,2	10,0	—
♂	36—40	156	219	185,0	4,0	25,0	6,5	22,0	3,73
♀	1 год	116	—	130,0	13,1	—	—	—	—

Исследованные нами три особи волка, отстрелянные в феврале, имели следующие размеры желудка и кишечника табл. 36.

Из данных таблицы видно, что даже одновозрастные волки (переряжки) отличаются не только размерами тела и кишечника, но также и отношением длины кишечника к длине тела. Помимо материала, полученного из Смоленской области, нами была исследована пищеварительная система щенков и молодых особей, отловленных в Алтайском крае (табл. 37).

Для гистологических и гистохимических исследований брали кусочки тканей из следующих отделов: нижней части пищевода, кардиальной, донной пилорической области желудка. Также брались кусочки из всех отделов тонкого и толстого кишечника. Из 12-перстной кишки брали кусочки примыкающие друг к другу на расстоянии 10 см от пилоруса. Для получения обзорных препаратов применяли окраску гематоксилин-эозином. Гистохимические исследования кислых мукополисахаридов делали альциановым синим по Соудмену. Для выявления нейтральных мукополисахаридов препараты окрашивали реактивом Шифф-йодная кислота по Хочкиссу.

У волка, как и у собаки, губы тонкие, малоподвижные. Ротовая щель бо́льшая, угол рта находится на уровне 3—4-го коренного зуба. Нижняя губа крупнее верхней, близ угла рта край ее зубчатый. Слизистая оболочка пигментирована, слюнные железы залегают под слизистой оболоч-

кой. Слизистая оболочка щек часто пигментирована. Слюнный сосочек находится на уровне 3-го коренного зуба. Дорсальная серозно-слизистая щечная железа округлой формы, смещена в область орбиты, медиально от скуловой дуги, вследствие чего у собак она получила название скуловой железы. Эта железа имеет 4—5 мелких выводных протоков или один крупный. Вентральных щечных желез, как у собаки, у волка нет.

Околоушная слюнная железа волка треугольноокруглой формы с выемкой для ушной раковины, аналогичной, как у собаки, формы. Она довольно крупная и пересекает большую жевательную мышцу поперек. Коронка постоянных зубов у волка, как и у собаки, разделена на три зубца, из них средний — крупнее. Величина резцов от зацена к окрайку увеличивается. Клыки конические, корешные зубы сильно развиты. Первый нижний премоляр имеет маленькую коронку с одним зубцом и называется по аналогии с зубами собаки — волчьим зубом. Коренные зубы по направлению кзади увеличиваются: самые крупные из них на верхней челюсти — четвертый премоляр, а на нижней челюсти — первый моляр. Они называются секущими зубами. Подчелюстная железа у волка крупная, округлой формы светло-желтого цвета, лежит вентрально от околоушной железы. Подъязычная железа лежит на двубрюшной мышце и тесно срастается с подчелюстной слюнной железой.

Слизистая оболочка пищевода выстлана многослойным эпителием и собрана в продольные, легко расправляющиеся складки. Наличие складок обеспечивает расширение просвета пищевода при прохождении пищевого комка. Наши исследования показали, что в стенке пищевода, по всей его длине расположены крупные, гроздевидные слюнные железы, секрет которых очень хорошо окрашивается на кислые и нейтральные мукополисахариды. Слюнные железы доходят почти до самого начала стенки желудка.

В желудке корм задерживается и подвергается химической обработке в кислой среде. Простой железистый желудок волка, как и у многих собачьих, мешкообразный, с округлой кардиальной частью (рис. 101). Слизистая желудка образует складчатость, которая сильнее выражена в пилорической части. Особенностью пищеварительной системы волка является присутствие только 2—3 витков типичных кардиальных желез (рис. 102) в самом нижнем участке пищеводной трубки (анатомически около границы пищевода с желудком), которые как бы являются переходом между слизистой пищевода и фундальными железами слизистой желудка.

Слизистая всего желудка содержит железы двух типов — фундальные и пилорические. Вся ее поверхность покрыта однослойным цилиндрическим эпителием. Кардиальная часть желудка волка представлена типичными фундальными железами (рис. 103), зона распространения которых заходит по большой кривизне глубоко в пилорическую часть. Если у собаки в кардиальной области находятся кардиальные железы и фундальные, то у волка (поскольку кардиальные железы в самом желудке отсутствуют) вся кардиальная область представлена фундальными железами. Последние у взрослого волка по большой кривизне желудка

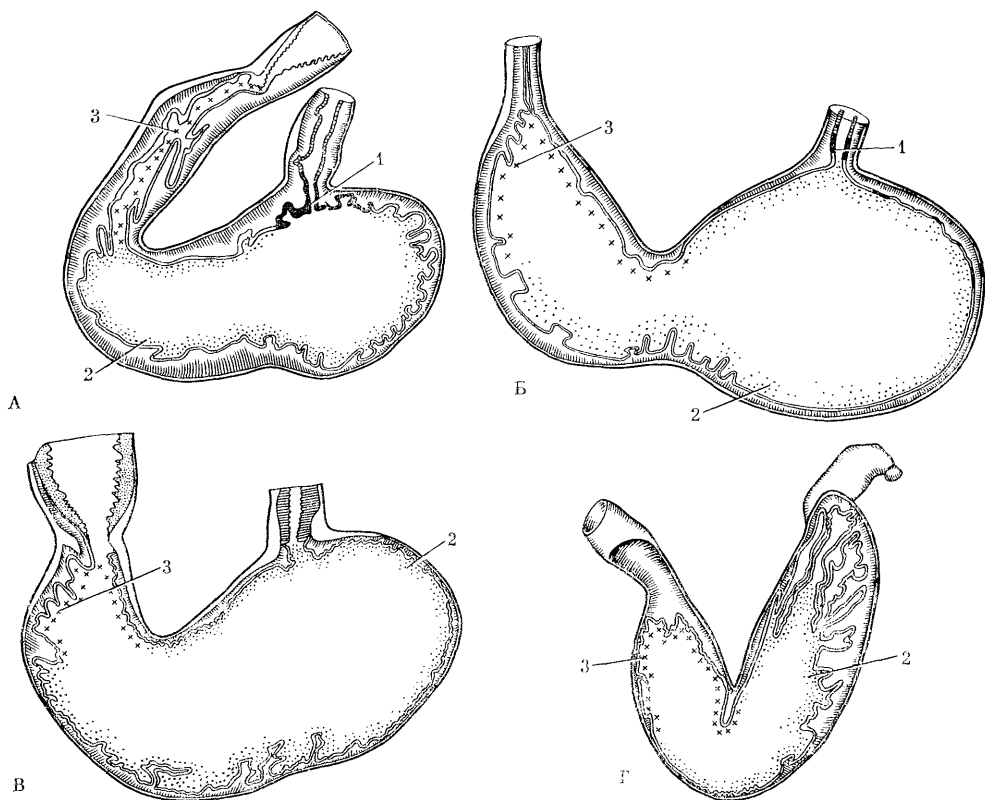


Рис. 101. Анатомическое строение желудка собаки (А), волка (Б), лисицы (В), барсука (Г) и зоны распределения желез в желудке: кардиальные (1), фундальные (2), пилорические (3)

доходят до середины пилорической части, а по малой кривизне — до перетяжки, разделяющей желудок (анатомически) на две части. Тогда как у собаки фундальные железы находятся только в кардиальной части желудка (рис. 101). У 2-недельных и 2 месячных волчат эти железы не доходят до пилоруса на 0,5 см.

У волка в области впадения пищевода в желудок длина фундальных желез незначительна (у них длинное тело и короткая шейка), но по мере продвижения к пилорической части (по большой кривизне) длина желез увеличивается, и при этом тело желез укорачивается. У волчат 2—3-недельного возраста длина шейки железы составляет $\frac{1}{4}$ всей ее длины. У более старших щенков (2 месяца) и взрослых волков длина шейки железы относительно больше и составляет $\frac{1}{3}$ от всей ее длины. Обкладочных клеток в этой области желудка меньше, чем главных, у волчат они сконцентрированы в области дна трубчатых желез, тогда как у взрослых особей они разбросаны по всей длине железы.

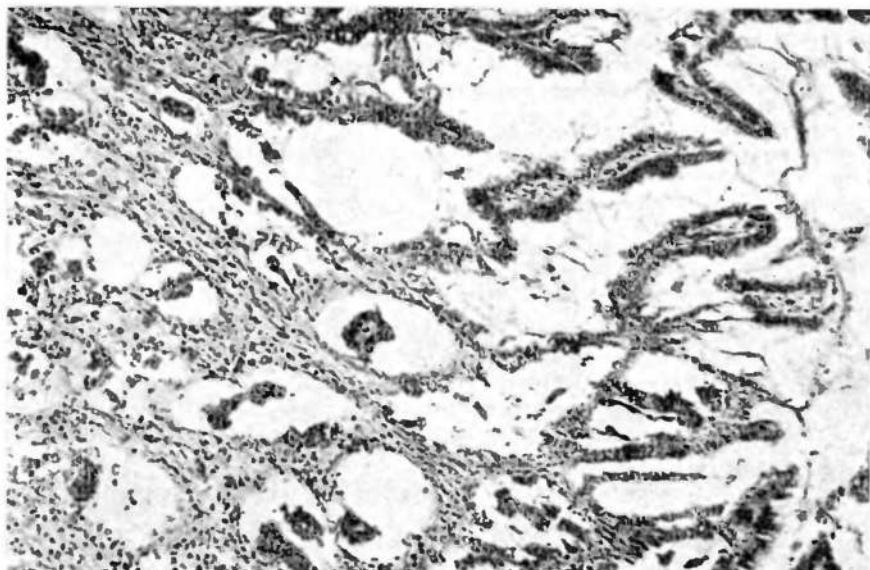
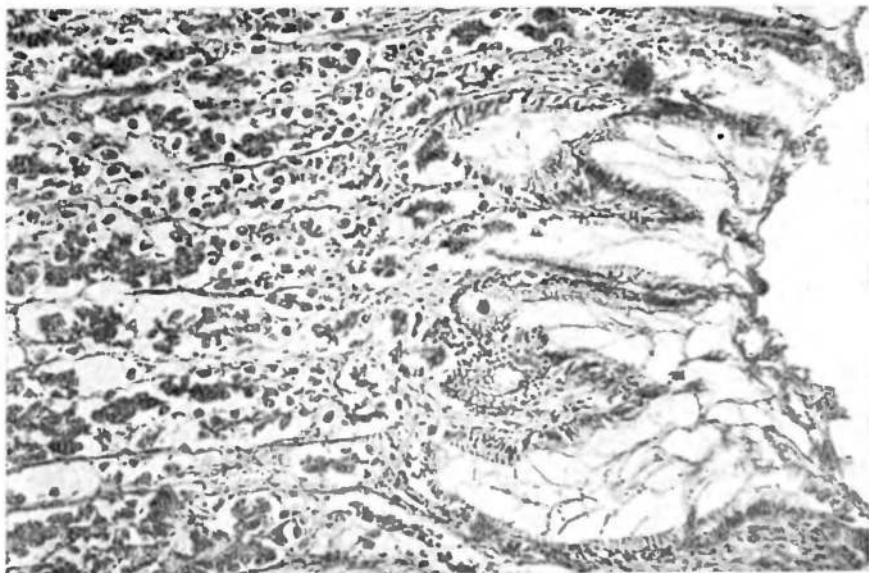


Рис. 102. Кардиальные железы желудка (гематоксилин-эозин)

Об. 12,5, ок. 7

Рис. 103. Фундальные железы дна желудка

Об. 12,5, ок. 8



На расстоянии 1,5 см от пищевода тело желез в основном представлено главными с одиночно встречающимися обкладочными клетками. Соотношение числа обкладочных и главных клеток равно 1 : 2. Ближе к донной области происходит плавное увеличение количества обкладочных клеток и уменьшение числа главных. В донной же области фундальные железы представлены соотношением обкладочных клеток к главным, как 2 : 1, и остаются в таком соотношении неизменными до перетяжки желудка.

У волчат железы слизистой, образующей складки в донной области, значительно короче, тогда как у взрослых зверей высота их желез постоянна. В донной области желудка взрослых волков тело желез удлиняется (при длинных шейках), тогда как у волчат шейки желез значительно короче при такой же длине тела железы. Слизистая оболочка дна желудка взрослых волков представлена длинными железами с большим количеством обкладочных клеток. Ближе к пилорусу, у взрослых особей и у волчат шейки желез удлиняются. При этом от перетяжки желудка количество обкладочных клеток у волчат уменьшается, а у взрослых волков соотношение главных и обкладочных клеток неизменно. По малой кривизне желудка железы везде у взрослых зверей равномерной длины.

В области перехода фундальных желез в пилорические главные клетки отсутствуют, количество обкладочных клеток уменьшается по высоте всех желез. У двухнедельных волчат одиночные обкладочные клетки встречаются на расстоянии 0,5 см от пилоруса, тогда как у двухмесячных — на расстоянии 1,2 см от пилоруса. Пилорические железы волка — типичные трубчатые железы с очень длинными шейками и коротким телом (рис. 104). Шейки желез имеют хорошо выраженные просветы, образованные цилиндрическим эпителием. Тело и дно каждой железы представлены слизистыми клетками.

Поверхность слизистой всего желудка покрыта высоким цилиндрическим эпителием. Мышечный слой желудка представлен двумя слоями. В кардиальной области высота этих слоев одинаковая, а в донной области желудка высота слоев различная: происходит уменьшение высоты внешнего слоя и увеличение внутреннего слоя в сторону пилорической части желудка. В пилорической же области внешний — кольцевой слой тянется тонкой нитью, тогда как внутренний — продольный слой — толстый и участвует в образовании сфинктера желудка.

Гистохимические исследования показали, что на малой кривизне желудка секрет верхней половины фундальных желез дает очень интенсивную ШИК-положительную реакцию (что указывает на присутствие нейтральных мукополисахаридов), тогда как кислые мукополисахариды выявлены только в апикальных частях клеток шеек желез. По большой кривизне секрет верхней половины фундальных желез также интенсивно окрашивается на нейтральные мукополисахариды, а кислые мукополисахариды выявляются только в верхней $\frac{1}{3}$ желез. В зоне перехода фундальных желез в пилорические, кислые мукополисахариды выявлены только в просвете желудочных ямок, где ШИК-положительная реакция увеличивается. Возможно, что такое преобладание нейтральных мукопо-

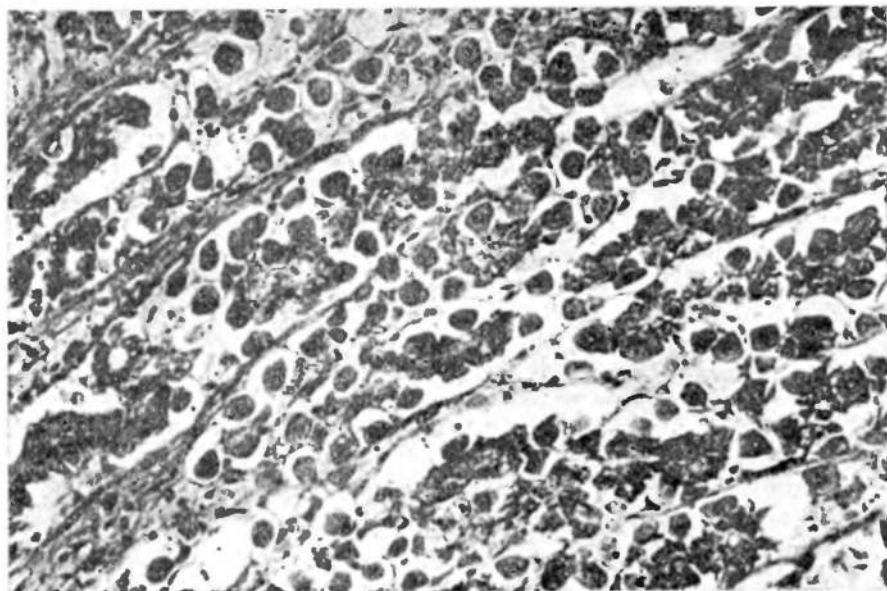
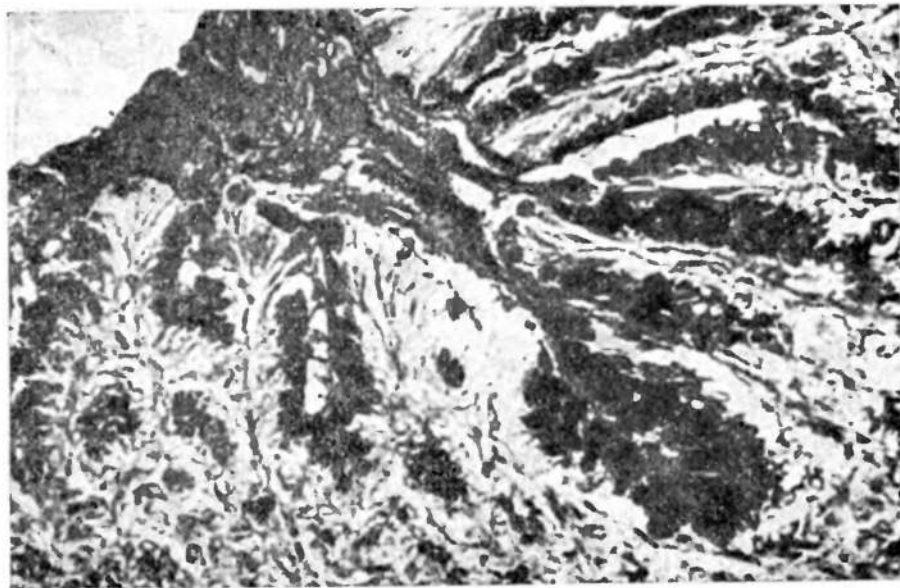


Рис. 104. Пилорические железы дна желудка

Об. 12,5, ок. 16

Рис. 105. ШИК-положительная реакция пилорических желез

Об. 12,5, ок. 16



лисахаридов является приспособлением к обычному для волков продолжительно-вынужденному голоданию.

У волчат двухнедельного возраста кислые мукополисахариды выявлены очень слабо (только в апикальных частях клеток шейки желез и в эпителиальных клетках). В некоторых участках желудка, вблизи впадения в него пищевода, они совсем отсутствуют. Нейтральные мукополисахариды расположены у волчат в апикальных частях клеток, находящихся по всей длине тела железы до ее дна. ШИК-положительная реакция у 24-дневных волчат слабее, и кислые мукополисахариды выявлены в большем количестве, чем у двухнедельных. У двухмесячных волчат кислые мукополисахариды выявлены так же, как у взрослых особей в верхней $\frac{1}{3}$ железы, а нейтральные — расположены в остальных $\frac{2}{3}$ железы. Железы в пилорической части желудка волков всех возрастов дают интенсиивную ШИК-положительную реакцию (рис. 105), а кислые мукополисахариды отсутствуют.

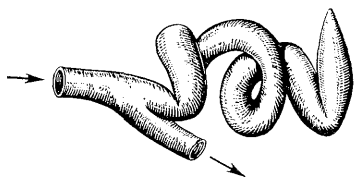


Рис. 106. Анатомическое строение слепой кишки

Общая длина кишечника у среднерусских волков колебалась от 374 до 520 см и в среднем составляла 410 см. Длина тонкого кишечника изменялась от 317 до 450 см, длина толстого кишечника, включая и длину слепой кишки — от 57 до 70 см. Отношение общей длины кишечника к длине тела колебалось от 3,04 до 3,86 (табл. 36) в зависимости от пола и возраста. У 40-дневного волчонка с Алтая отношение длины кишечника к длине тела — 3,74 (табл. 37). Если сравнить относительную длину кишечника среднерусских и сибирских волков с таковой волков из Архангельской обл. и Таймыра, то относительная длина кишечника волков северных рас примерно в 1,5 раза больше, чем у среднерусских и алтайских волков. К сожалению, эти данные статистически не достоверны.

Выход кишечника из желудка выражен слабо развитой ампулой двенадцатиперстной кишки. Толщина стенок всего тонкого кишечника не одинакова на своем протяжении. Место впадения подвздошной кишки в слепую выражено двумя толстыми валиками. Они расположены на одном уровне. Слепая кишка волка образует 2—3 изгиба (рис. 106). На расширенных участках слизистая слепой кишки складчатости не образует. Между расширенными участками слепой кишки, в местах ее изгибов, слизистая представлена плотными продольными складками. На слизистой слепой кишки разбросаны лимфоидные бляшки. По всей длине толстого кишечника слизистая образует плотные продольные складки.

Слизистая всего тонкого отдела кишечника образует на своей поверхности ворсинки и представлена глубокими кишечными криптами, содержащими бокаловидные клетки. Высота ворсинок слизистой тонкого кишечника увеличивается в дистальном направлении. В начале двенадцатиперстной кишки высота ворсинок составляет 300 мкм, тогда как ближе к тощей кишке высота их достигает 600—800 мк. Ближе к подвздошной кишке высота ворсинок начинает уменьшаться и уже слизистая

подвздошной кишки в некоторых участках образует ворсинки не более 200 мк. Ворсинки на всех участках тонкого кишечника имеют ланцетовидную форму.

В слизистую двенадцатиперстной кишки из желудка на расстоянии 0,4—1 см от начала кишечника заходят пилорические железы желудка, переходящие затем в слизистую кишечника, образованную крупными бокаловидными клетками. Сначала бокаловидные клетки появляются сверху над пилорическими железами, постепенно их глубина распределения увеличивается и на расстоянии 0,4 см от начала кишки у двухнедельных волчат, у двухмесячных и взрослых волков на расстоянии 1 см. появляются дуоденальные железы (рис. 107), примыкающие вплотную к пилорическим. Длина размещения дуоденальных желез составляет 2 см. Плотность распределения дуоденальных желез в кишечнике разных возрастных групп волка разная. Например, у взрослых и двухмесячных они расположены плотно (непрерывно) и по высоте заполняют весь подслизистый слой. У двухнедельных щенков они расположены с перерывами.

У всех исследованных волков кишечные железы в двенадцатиперстной кишке имеют наибольшую длину, чем в других отделах кишечника. Дуоденальные железы дают ШИК-положительную реакцию. Бокаловидные клетки ворсинок и кишечных желез дают положительную реакцию в двенадцатиперстной и тощей кишках на нейтральные и кислые мукополисахариды.

В подвздошной кишке ворсинки короче, чем в верхних отделах тонкого кишечника, и только у волчат они почти не отличаются. Ворсинки слизистой подвздошной кишки волчат выше, чем ворсинки у взрослых волков. У взрослых особей число ворсинок на единицу площади в подвздошной кишке меньше, чем их число в тощей кишке, и даже встречаются участки, где слизистая не образует ворсинок (вблизи впадения подвздошной кишки в слепую).

В подслизистой подвздошной кишки обнаружено большое скопление лимфоидных образований (рис. 108), имеющих в некоторых участках выход в просвет кишки между ворсинками. Толщина подслизистого слоя большая, и заполнена большим скоплением лимфоидных образований — Пейеровы бляшки, обрамленные тонкими мускульными тяжами. У взрослых волков Пейеровы бляшки расположены более плотно и заполняют всю подслизистую. У двухнедельных волчат лимфоидные бляшки слабо развиты. В ворсинках подвздошной кишки добавочных клеток больше, чем в других отделах тонкого кишечника и при выявлении нейтральных и кислых мукополисахаридов они прокрашиваются сплошным контуром вокруг ворсинок. Добавочные клетки по всей длине того отдела кишечника дают положительную реакцию на нейтральные и кислые мукополисахариды. Мускульный слой тонкого отдела кишечника представлен двумя слоями: внутренним — циркулярным и наружным — продольным, которые по мере удаления от желудка, по всей протяженности тонкого кишечника становятся все тоньше.

Толстый отдел кишечника волка, как и у всех хищников, относительно короткий. Слепая кишка волка короче, чем у собаки. Если сравнить

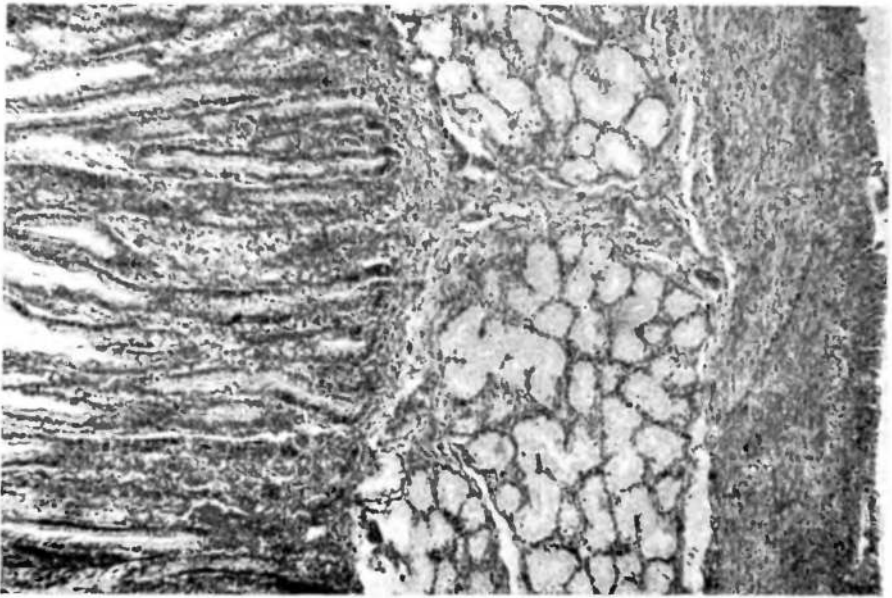
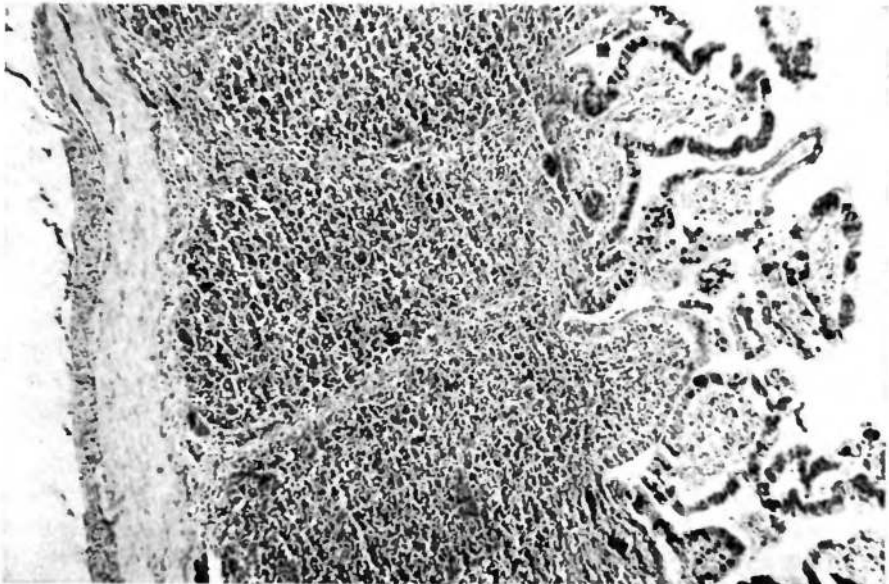


Рис. 107. Дуоденальные железы двенадцатиперстной кишки
Об. 12,5, ок. 16

Рис. 108. Гистологическое строение стенки подвздошной кишки
Об. 10, ок. 8



наши данные с данными по среднерусским волкам, относящимся к 50-м годам, то оказывается, что длина кишечника и индексы кишечника у исследованных нами волков значительно ниже приведенных в литературе [Гейтнер и др., 1967]. При сравнении длины толстого отдела кишечника волка и собаки такого же размера оказалось, что толстый кишечник волка длиннее, что, видимо, связано с тем, что волк постоянно поедает растительную пищу. Слизистая всего толстого отдела кишечника представлена длинными кишечными криптами, по всей поверхности которых встречаются бокаловидные клетки. В подслизистой и слизистой слепой кишки находятся крупные лимфоидные бляшки (рис. 109), отсутствовавшие только у волчат двухнедельного возраста. Подслизистая всего толстого отдела очень сильно развита, особенно в слепой и ободочной кишках и достигает толщины слизистого слоя. В слепой кишке подслизистая участвует в образовании складок. По всей высоте кишечных крипт всего толстого отдела кишечника взрослых волков бокаловидные клетки дают интенсивную реакцию на нейтральные и кислые мукополисахариды, а у волчат разного возраста эти реакции значительно слабее. У двухнедельных щенков муциновые гранулы бокаловидных клеток окрашиваются менее интенсивно, чем у двухмесячных.

В разных отделах толстого кишечника интенсивность реакции на нейтральные и кислые мукополисахариды разная: в ободочной кишке она слабее, чем в прямой, в железах последней прокрашиваются как бокаловидные клетки, так и поверхностный эпителий. Кислые и нейтральные мукополисахариды в слепой и ободочной кишках и наличие лимфоидных образований в слепой кишке указывает на присутствие в кишечнике волка микрофлоры. Известно, что микрофлора имеется в желудочно-кишечном тракте почти всех животных, но видовой состав ее различен и зависит от характера питания животного. Поэтому сезонная потребность волка в растительных кормах, таких, как арбузы, шиповник, ягоды, вероятно, связана с аминолитической микрофлорой, входящей в видовой состав симбионтов слепой и ободочной кишок.

Слизистая оболочка прямой кишки (рис. 110) пронизана глубоко уходящими в толщу стенки простыми кишечными железами, плотно прилегающими друг к другу. В прямой кишке мускульная оболочка тоньше, чем в верхних отделах толстого кишечника. Мощная мышечная оболочка всего толстого кишечника образована массивным внутренним кольцевым и наружным продольным слоями гладкой мышечной ткани.

Таким образом, в строении пищеварительной системы волка имеются ряд особенностей, отличающих его от других представителей хищных и даже наиболее близкого к нему представителя — собаки. Наличие у волка 2—3 витков кардиальных желез в пищеводной трубке на границе с желудком отличает его от собаки, у которой кардиальные железы расположены в виде пояса в кардиальной части желудка. Малая зона распространения кардиальных желез у волка указывает на то, что они своей функции почти не несут. Известно, что некоторые хищники, как лисица и барсук, вообще не имеют кардиальных желез. Вероятно, роль кардиальных желез — ослизнение пищевого кома — у волка осуществляют

слизистые железы пищевода. Надо отметить, что расположение фундальной и пилорических зон желудка у волка почти такое же, как у лисиды (рис. 101). Расширение зоны фундальных желез у волка по сравнению с собакой, казалось бы, должно указывать на интенсивное выделение кислых мукополисахаридов, но в действительности, по нашим данным, в них преобладают нейтральные мукополисахариды, что, видимо, является защитной реакцией организма от самопереваривания клеток слизистой при длительном голодании, особенно зимой [Гептнер и др., 1967].

Уменьшение ворсинок по количеству их и по высоте в подвздошной кишке указывает на уменьшение интенсивности всасывания в этих отделах. Поскольку у волчат уменьшение числа и длины ворсинок не происходит, видимо, процесс всасывания продолжается и в подвздошной кишке. Присутствие лимфоидных бляшек в подвздошной, слепой и ободочной кишках указывает на присутствие в них микрофлоры. О возможности волков поедать в большом количестве растительные корма сообщает устно А. В. Шубкина, когда при содержании волков в вольерах они осенью съедали по 3—4 кг яблок за день, не уменьшая количества поедаемого мясного корма.

Выявление по всей длине тонкого и толстого отделов кишечника в бокаловидных клетках кислых и нейтральных мукополисахаридов свидетельствует о том, что в слепой и подвздошной кишках, вероятно, происходит значительное всасывание продуктов пищеварения. Поедание волками растительных кормов нельзя рассматривать как случайность. Вероятно, такая необходимость в растительных кормах связана не только с потребностью организма взрослых особей в витаминах, макро- и микроэлементах, но и с нормальной жизнедеятельностью микрофлоры.

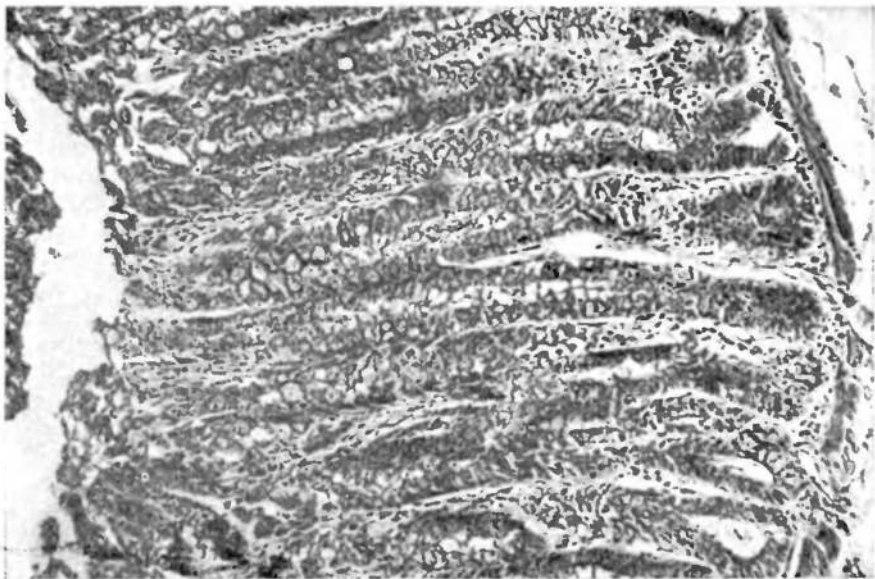
К сожалению, до сих пор питание волка изучается преимущественно путем исследования его экскрементов, хотя известны дефекты этого метода, или по остаткам его жертв, затрагивающих интересы человека, а морфология — по весовым промерам отдельных органов. В лучшем случае дается общая длина кишечника. Даже в Материалах Совещания по экологическим основам охраны и рационального использования хищных млекопитающих [см. «Экологические основы...», 1979], хотя волку посвящены 42 работы, но лишь в одной из них [Малофеев, Борискин, 1979] дана общая длина кишечника, а в пяти работах, где описано питание волка, растительные корма, найденные в желудках, относятся к «случайным» [Гатих, 1979] или «механическим примесям» [Громов, 1979] и лишь в одной работе [Кочетков, Соколов, 1979] приведен состав поедаемых растительных кормов (осоки, злаки, ягоды черники, рябины, яблоки) и дано примерное соотношение и периоды, когда поедался тот или иной вид корма.

В то же время наличие морфологических особенностей строения отделов кишечника, гистологических и гистохимических особенностей строения толстого кишечника говорит о стойких возможностях волка к питанию смешанной пищей (растительной и животной), как, видимо, это происходит в природе, но требует подробных исследований. Известно



Рис. 109. Гистологическое строение слепой кишки
Об. 10, ок. 8

Рис. 110. Кислые мукополисахариды в прямой кишке
Об. 12,5, ок. 8



[Семешов, 1979], что волки, добывая крупную добычу, наполнив желудок мясом, убегают на расстояние от 60 до 200 м в сторону и, подготовив в земле или снегу углубление, закапывают отгрызнутое мясо (до 2,5–3 кг за один раз) и делают это по нескольку раз. Так создавалось впечатление в способности небольшой стаи волков за один прием съесть целого лося, не говоря уже о северном олене. Новыми достоверными наблюдениями миф о необыкновенной прожорливости волка не подтверждается.

Время максимального поедания волком растительной пищи — сентябрь — октябрь — период созревания плодов и поздних ягод [Кочетков и Соколов, 1979]. Вероятно, прав Гатих [1979], отметивший, что летом количество поедаемых растительных кормов волками увеличивается, но остатки их в экскрементах отсутствуют из-за возможно полного всасывания легкоусвояемых углеводов, входящих в состав растительной пищи. Благодаря возможности пищеварительного тракта волка частично переваривать и усваивать растительные корма, он в последние десятилетия смог перейти на питание на свалках, вблизи городов и поселков, па что указывают В. И. Осмоловская и С. Г. Приклонский [1979] и А. О. Соломатин [1979].

Морфометрия внутренних органов

С помощью метода морфофизиологических индикаторов [Шварц, 1958; Шварц и др., 1968] сопоставлены весовые показатели (индексы) сердца, легких, печени, почек и селезенки волка из Белоруссии ($n=76$), Актыбинской обл. ($n=73$) и Алтайского края ($n=51$).

Данные по волку из Белоруссии разбиты на шесть возрастных групп: I — волчата (около 2 мес.), II — около 3 мес., III — 4–4,5 мес., IV — прибылые (7–10 мес.), V — переярки (18–23 мес.), VI — взрослые (3 года и старше). У волков из других мест обследовались не все внутренние органы или материал не был разделен по возрасту столь дробно, как белорусский. Масса тела волка закономерно увеличивается с возрастом (табл. 38).

Таблица 38 Масса тела волка (в кг)

Возрастная группа	Белоруссия		Актыбинская обл.	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Прибылые	31,2±1,03	28,0±0,79	23,6±1,30	21,9±0,95
Переярки	36,0±0,85	33,0±0,57	27,5±1,16	24,8±0,50
Взрослые	42,0±0,77	36,0±0,73	33,6±0,95	29,7±0,85
Среднее	36,1±0,88	31,8±0,70	29,0±0,89	24,1±0,67

Примечание. Средняя масса самцов из Алтайского края составила 31,2, самок — 36,3 кг.

Таблица 39. Абсолютные и относительные показатели внутренних органов волка (среднее по прибылым, перьяркам и взрослым)

Орган	Белоруссия		Актюбинская обл.		Алтайский край	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
<i>Абсолютный вес, г</i>						
Сердце	341±16,88	320±10,34	214	216	360±9,94	337±6,48
Легкие	452±24,78	398±23,06	—	—	—	—
Печень	872±46,88	769±27,35	813±201,6	—	830±29,54	798±39,39
Почки	231±10,17	202±12,21	144±4,64	129±3,77	219±9,20	192±7,30
Селезенка	85±8,04	79±5,56	—	—	95±5,38	83±4,40
<i>Относительный вес, ‰</i>						
Сердце	9,4±0,32	10,0±0,19	7,50	8,12	9,9±0,27	10,8±0,28
Легкие	12,8±0,49	13,1±0,92	—	—	—	—
Печень	24,0±0,82	24,9±0,86	23,9±4,49	—	22,8±0,84	25,1±1,26
Почки	6,6±0,19	6,2±0,23	5,40	5,50	5,9±0,19	6,1±0,26
Селезенка	2,4±0,09	2,5±0,09	—	—	2,2±0,12	2,6±0,12

Различия в массе тела между выделенными группами достоверны (t —критерий больше 3). Только по актюбинской популяции между прибылыми и перьярками t —критерий для самцов оказался равным 2,23, для самок — 2,70. Достоверны также отличия более крупных белорусских волков от зверей из Актюбинской обл. (для самцов t = 3,82, для самок t = 4,39). Волки Алтайского края по весу тела ближе стоят к белорусским.

Сердце. Размеры сердца являются хорошим показателем двигательной активности животных. У волка белорусской популяции абсолютный вес сердца равен (в скобках у самок): прибылые — 251±7,37 (271±10,38), перьярки — 326±11,36 (321±5,08), взрослые — 443±19,84 (369±17,92) г. Аналогично изменяется вес этого органа у волков актюбинской популяции: прибылые — 171±11,48 (165±9,55), перьярки — 207±10,03 (216±10,54), взрослые — 263±15,82 (265,9) г. У взрослых волков, по сравнению с прибылыми вес сердца увеличен у самцов в 1,8 и 1,5, у самок — в 1,4 и 1,6 раза. У волков белорусской и алтайской популяций сердце намного крупнее, чем у актюбинской, — соответственно на 62,7 и 59,4% у самцов и на 67,5 и 64,1% у самок (табл. 39). Эти различия существенны и, несомненно, статистически достоверны.

По данным исследований волка в Белоруссии, индексы сердца в период жизни волчат в логове снижаются почти в два раза (рис. 111, А). С переходом к подвижному образу жизни они нарастают. Так, у волчат из Алтайского края при весе тела от 0,7 до 3,5 кг индекс сердца составил 8,17±0,36, а при 4,5–6,5 кг — 9,44±0,15‰. Из сопоставления дан-

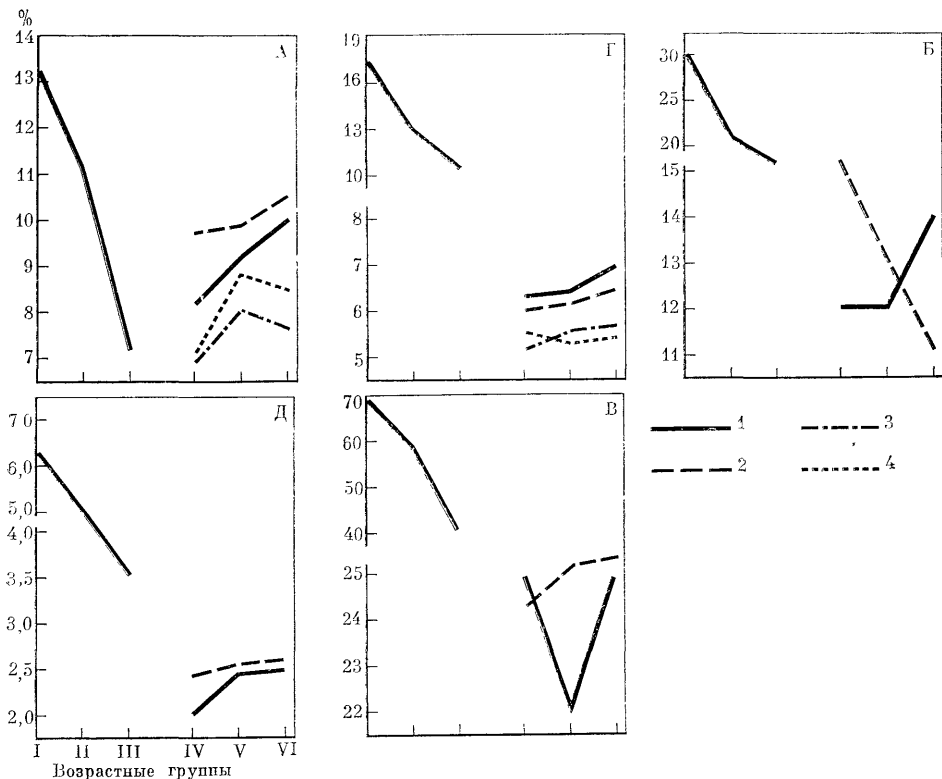


Рис. 111. Относительный вес (в %) некоторых внутренних органов у волков разного возраста

А — сердце; Б — легкие; В — печень; Г — почки; Д — селезенка: 1 — самцы, 2 — самки (Белоруссия), 3 — самцы, 4 — самки (Актюбинская обл.)

ных табл. 39 и рис. 111, А вытекает, что «правило рядов» Гесса об обратной зависимости между весом тела и относительным весом сердца не подтверждается. Это видно как из сравнения индексов сердца различных половозрастных групп внутри одной популяции, так и из межпопуляционных сравнений. Примечательно, что волки белорусской и алтайской популяций при значительно большем весе тела имеют и более высокие сердечные индексы в сравнении с волком актюбинской популяции.

Индивидуальная изменчивость относительных показателей сердца незначительна, что обуславливает и самый низкий коэффициент изменчивости — 6–12% у белорусских и до 14,6% у алтайских волков. Изменчивость абсолютного веса сердца у разных половозрастных групп волка белорусской популяции в большинстве случаев ниже (3,8–9,7%), чем относительных. Можно думать, что волк, ведущий типично хищнический образ жизни, должен обладать хорошо развитым и функционально без-

укоризненно работающим сердцем, обеспечивающим нормальное кровообращение, а поэтому любые дефекты, по-видимому, жестко отсекаются естественным отбором, а также в процессе добычи волка человеком. Так, у шести самцов, добытых в годы депрессии численности волка в Белоруссии, сердечный индекс был особенно высокий — 13,5%. Вероятно, при усиленном преследовании волка в его популяции сохранились наиболее здоровые и выносливые особи.

Легкие. Хотя сердце и легкие как органы кровообращения и газообмена находятся в тесной морфофункциональной связи, у волка высокого легочного индекса не обнаружено. Вероятно, интенсификация газообмена у волка достигается не увеличением массы легких, а путем совершенствования их анатомофункционального и гистофизиологического строения. При изучении легких волка обращает на себя внимание специфика их строения. Они имеют очень эластичную и тонкую хрящевую ткань и глубокое расчленение правой и левой долей на 3 и 4-ю лопасти. Можно предположить, что такое строение легких дало двойную выгоду — обеспечило интенсивный газообмен и уменьшило их вес.

Абсолютный вес легких у волка белорусской популяции изменяется следующим образом: прибылые $374 \pm 31,10$ ($386 \pm 32,79$), переежки $432 \pm 32,50$ ($415 \pm 46,50$), взрослые $551 \pm 22,30$ ($384 \pm 12,95$) г. Анализ возрастных изменений абсолютного веса легких позволяет прийти к заключению, что они достигают дефинитивных размеров на втором году жизни, по крайней мере у самок. Среди волчат индексы легких резко снижаются. У самцов (прибылых и переежков) величины индексов одинаковы — $11,9 \pm 0,46\%$, но у взрослых они заметно больше — $14,3 \pm 0,76\%$. Напротив, у самок с увеличением их возраста индексы легких неуклонно снижаются (рис. 111, В).

Коэффициенты вариации индексов относительных показателей веса легких в основном колеблются от 10 до 26%, т. е. они в 1,5–2 раза более изменчивы, чем индексы сердца. Следует заметить, что использование легких в качестве морфофизиологического показателя затруднительно из-за различной степени наполненности кровью и невозможности по этой причине точно определить их вес.

Печень. Волк обладает крупной печенью. Ее масса у выделенных половозрастных групп волка белорусской популяции существенно изменяется: I — 310, II — 385, III — 495, IV — $796 \pm 42,3$ ($676 \pm 42,0$), V — $800 \pm 56,8$ ($813 \pm 53,7$), VI — $1021 \pm 68,29$ ($815 \pm 29,58$) г. У прибылых зверей актуальной популяции в среднем для самцов и самок масса печени составила $606 \pm 33,1$ г, у взрослых самцов — $813 \pm 201,6$ г. В целом у исследуемых популяций волка весовые показатели печени мало различаются (табл. 39).

В логовищный период индексы печени очень высокие, но по мере роста щенков они резко снижаются (рис. 111, В). Это свидетельствует о повышенной функциональной значимости печени и депонирования в ней большого количества гликогена. Эндогенное поступление из печени в организм щенков питательных веществ подстраховывает их от гибели при перебоях в доставке пищи родителями. Это — важная адаптация, обеспечивающая развитие потомства.

У исследуемых популяций волка относительные показатели развития печени довольно сходны, причем у самцов они ниже, чем у самок (табл. 39). Интересно, что самец и самка, добытые в горах Алтая на высоте около 3000 м, имели наиболее высокие индексы печени — соответственно 35,5 и 37,2‰.

Почки. На многих видах позвоночных животных доказано, что размеры почек можно рассматривать в качестве индикатора популяционной напряженности процессов обмена. Почки волка характеризуются длительным периодом роста. Их масса у волка белорусской популяции составила: I — 74, II — 85, III — 135, IV — $182 \pm 9,57$ ($170 \pm 8,52$), V — $228 \pm 11,64$ ($201 \pm 10,00$), VI — $285 \pm 14,47$ ($234 \pm 10,12$) г. У волка актюбинской популяции размеры почек намного ниже: IV — $135 \pm 5,74$ ($128 \pm 6,95$), V — $150 \pm 6,47$ ($131 \pm 4,12$), VI — $184 \pm 13,34$ (195) г.

Индексы почек с возрастом изменяются следующим образом: у волчат наблюдается строгая обратная зависимость между массой тела и относительным весом почек, а начиная от прибылых и кончая взрослыми, индексы почек заметно возрастают (рис. 111, Г). При межпопуляционных сравнениях индексов почек оказалось, что у волков, обладающих большей массой тела (белорусский и алтайский), индексы выше, чем у более мелких актюбинских волков, т. е. индексы почек не подчиняются «правилу рядов» Гесса. На развитие почек, очевидно, влияют и условия обитания. Так, у пяти волков, добытых в горном Алтае, индексы почек оказались значительно выше ($6,74 \pm 0,26$) средних показателей.

Селезенка. Возрастные изменения массы селезенки, зависящие от интенсивности обмена веществ, таковы: I — 27, II — 32, III — 43, IV — $61 \pm 1,43$ ($68 \pm 5,24$), V — $90 \pm 5,32$ ($80 \pm 4,75$), VI — $104 \pm 6,27$ ($90 \pm 6,70$) г. Относительные показатели селезенки у волчат снижены почти в два раза. В дальнейшем они мало изменяются. Обратной зависимости между относительной массой селезенки и массой тела не установлено (рис. 111, Д). У волков белорусской и алтайской популяций средние показатели индексов селезенки для самцов и самок почти совпадают (табл. 39).

Анализ полученных данных показал, что в постнатальном развитии волка можно выделить два периода, характеризующиеся различными темпами развития основных внутренних органов. В первом, охватывающем малоподвижный логовищный период жизни волчат наблюдается строгая обратная зависимость между массой тела и относительным весом органов. Очевидно, основная причина этого — малая подвижность щенков при одновременном быстром росте и увеличении общей массы тела. Во втором периоде, когда волки ведут типично хищнический образ жизни, индексы органов уже не обнаруживают обратной коррелятивной связи с массой тела и, следовательно, их развитие не подчиняется «правилу рядов» Гесса [Козло, 1981]. Из этого можно заключить, что у взрослых волков интенсификация обмена веществ не связана с величиной поверхности тела, а определяется спецификой экологии вида, требующей повышенной двигательной активности, мобилизации физической силы и необычайной выносливости.

Сопоставление показателей развития внутренних органов волка из

разных участков его ареала выявило ряд значительных различий. Волки из Белоруссии и Алтайского края, по сравнению с волками из Актобинской области, характеризуются большей массой тела, абсолютными и относительными показателями сердца, печени и почек. Вероятно, выявленные различия в уровне развития внутренних органов волка обусловлены условиями обитания и отражают степень внутривидовой дифференциации этого вида.

Весовые особенности крови, скелета, костного мозга и мускулатуры

Сопоставление морфофизиологических данных волка с соответствующими показателями близких видов представляет интерес в проблеме одомашнивания диких животных и в понимании морфофункциональных особенностей этого хищника, отличающегося способностью к длительным перемещениям.

Исследованы сравнительно мелкие волки Дагестана и здесь же обитающие лисица, корсак, енотовидная и домашняя собаки. Эти виды собачьих различаются по образу жизни и активности, что связано с различиями в гемопоэтической системе, вырабатывающей эритроциты — носители гемоглобина. В организме всех представителей семейства концентрация гемоглобина и количество крови довольно высокие (14—19 г·%, масса крови 8,0—9,0% веса тела). Щенки обладают менее высокой концентрацией гемоглобина и меньшей массой крови. П. А. Коржуев [1959], П. А. Коржуев, И. С. Никольская [1960] выделили среди млекопитающих две группы — зрелорождающих и незрелорождающих животных. К первой отнесены копытные, детеныши которых обладают относительно большей массой крови и гемоглобина по сравнению с материнским организмом, тогда как у незрелорождающих (например, собачьих) щенки меньше обеспечены, чем материнский организм (табл. 40). Исключение составляют щенки лисицы, возможно из-за того, что их исследовали в возрасте 5—10 дней, когда картина крови была близка к показателям материнского организма, в то время как все остальные виды — в 17—23-дневном возрасте.

Известно, что щенки растут очень быстро. В частности, у волка за 4 месяца они увеличивают свою массу почти в 30 раз. При таком росте расход энергии колоссален, и для его обеспечения необходим обильный корм. Всегда ли его достаточно? Видимо, в какой-то определенный момент перехода на самостоятельное питание уровень гематологических показателей у них низкий, особенно во время пребывания в логове, когда отмечается наибольший отход молодняка. Совершенно очевидно, что период от рождения до начала самостоятельной охоты сопряжен с колоссальными изменениями и они пока еще мало изучены. В частности, основной очаг гемопоэза собачьих — скелет — у всех исследованных видов имеет относительный вес больше у новорожденных, чем у взрослых особей. То же можно сказать и о костномозговой фракции скелета. Для

Таблица 40. Сравнительные данные по крови и скелету у представителей семейства собачьих

Вид	Пол (<i>ad.</i>), возраст	<i>n</i>	Масса тела, кг	Гемоглобин, г. %	Масса крови к массе те- ла, %	Масса кост- ного мозга к массе те- ла, %
Волк	♂	3	41,0	18,2	9,2	4,6
	♀	1	32,73	19,0	9,0	4,3
	щенок	4	1,37	12,6	7,2	5,4
Собака	♂	3	6,56	15,3	8,9	3,0
	♀	2	6,58	12,5	8,6	3,6
	щенок	2	2,14	10,2	6,3	3,8
Шакал	♂	3	7,21	14,6	8,2	3,5
	♀	1	8,11	13,8	7,7	3,8
	щенок	3	1,09	11,3	6,0	4,0
Енотовидная собака	♂	3	6,60	16,8	6,6	3,0
	♀	4	5,34	15,2	5,6	3,4
	щенок	3	0,91	11,0	4,3	3,7
Лисица	♂	5	4,60	18,0	8,3	4,3
	♀	3	5,83	16,6	8,0	4,4
	щенок	8	0,51	13,4	9,1	4,8
Корсак	♂	2	3,91	16,2	7,3	4,0
	♀	2	4,06	15,4	8,0	4,2

зрелорождающих млекопитающих, например северного оленя, показана зависимость между массой крови и скелета [Коржуев, Никольская, 1960]. У взрослого северного оленя вес костного мозга составляет примерно 6% веса тела, тогда как у новорожденных — около 13%. У незрелорождающих собачьих картина иная, однако и в этом случае относительная масса костного мозга у детенышей больше, чем в материнском организме. Так, у взрослых волков масса костного мозга составляет 4,3—4,6% веса тела, а у щенков (в возрасте 15—20 дней) — 5,4%. Сходные данные получены и для беспородных собак [Коржуев и др., 1968], у которых масса костного мозга в среднем составила 3,2% веса тела ($n=5$).

Приведенные данные представляют интерес также с точки зрения проблемы одомашнивания животных, когда человек создавал для выбранных с этой целью животных практически новую среду обитания, которая, в свою очередь, оказывала влияние на природу формируемого организма. Справедливость требует отметить, что домашняя собака обладала, вероятно, большей свободой в процессе доместикации по сравнению с другими животными. Тем не менее экспериментальные данные свидетельствуют о серьезных различиях признаков, свойственных волку и собаке.

Если исходить из положения С. Н. Боголюбского [1959, с. 524] «...в умеренной и северной зонах Европы одомашнивались волки», т. е. что предком собак является волк, то экспериментальные данные об особенностях крови и скелета как очага гемопоэза свидетельствуют о значительных изменениях в организме собаки на протяжении двух десятков тысячелетий. Они выражаются в значительных различиях уровня основ-

ных компонентов крови, в костномозговой фракции скелета. В самом деле, у волка концентрация гемоглобина в крови достигает 18,0—19,0, а у собаки — 13,8—14,0 г.%, обеспеченность организма гемоглобином у волка равна 16,7—17,1 г/кг веса, тогда как у собаки она снижена до 11,2—11,9 г/кг веса. Эти весьма существенные различия обусловлены изменением образа жизни собаки. Однако режим прирученной собаки являлся достаточно свободным, и изменения структуры организма и функций этих структур у них не столь значительны, как, например, у овец, коз, коров или лошадей, образ жизни которых сильнее изменен в процессе одомашнивания.

В этом плане экспериментальные данные по особенностям животных в условиях domestikации имеют особо важное значение, ибо они дают представление не только о масштабах изменения природы организма при domestikации, но и о темпах его. Актуальность исследования этой проблемы состоит еще и в том, что пока еще существуют на нашей планете наряду с одомашненными животными их дикие сородичи. Еще сохранились дикие бараны, козлы, кабаны, однако уже исчезли с лица планеты предки домашних коров и лошадей.

Увеличение размеров одновозрастных волков в XX в.

Для выявления хронографической изменчивости размеров черепа волка рассмотрены изменения кондилобазальной длины черепа 102 волков Украины и Молдавии, рожденных в 1920—1976 гг., и 24 животных из Кировской обл. рождения 1948—1977 гг. (у 31 зверя сопоставлена длина нижней челюсти).

Возраст волков определен по методике, описанной в главе 7. Самцы и самки рассматривались отдельно. Волки северных и восточных областей Украины крупнее зверей, обитающих на юго-западе ее и в Молдавии [Гурский, 1969]. Поэтому Одесская обл. и МССР были названы первой территорией, а Ровенская, Киевская, Черниговская, Полтавская, Сумская, Харьковская, Ворошиловградская области — второй. Возможными географическими различиями волков Кировской обл. мы пренебрегли, считая, что они не могут быть значительными на сравнительно небольшой и примерно однородной территории, на которой добывались волки. Из-за интенсивного роста прибылые волки изучались с учетом месяца добычи.

Сравнение средних величин кондилобазальной длины одновозрастных волков Украины и Молдавии, добытых при различных фазах численности, показало увеличение размеров с годами. Для проверки существования этого эффекта в каждой однородной группе животных были подсчитаны значения коэффициента регрессии b . С точки зрения статистики мы получили право это сделать, приняв математические допущения, изложенные в книге Е. М. Четыркина [1977], как не противоречащие природе изучаемого процесса. Экспериментальные данные описывались уравнением $y = a + bx$, где x — год рождения волка, а y — кондилобазальная длина его черепа (в мм) (табл. 41 и 42).

Значение b можно рассматривать как среднюю величину изменения длины черепа одновозрастных зверей за год. Положительный знак коэффициента регрессии, как обычно, говорит о возможном увеличении черепа, отрицательный — об убывании. С какой-то погрешностью прибылые, добытые в один месяц, считаются одновозрастными. Наименьшее число животных в группе — два. Имеющиеся одиночные волки, не образующие половозрастной группы, входят в последнюю графу табл. 42, объединяющую всех волков старше года. Ввиду зависимости значений в этом столбце от предыдущих, в оценках значимости и величины процесса он не участвует.

Коэффициенты регрессии для каждой группы волков обычно недостоверно отличаются от нуля. Имея достаточно большое число групп животных (соответственно и значений коэффициента b), можно определять реальность увеличения длины черепа через воспроизводимость этого эффекта. В таблицах коэффициент регрессии 21 раз имеет знак «плюс» и 7 раз — «минус». Применение критерия знаков с оценкой относительного числа минусов [Гублер, Генкин, 1973] показывает: с вероятностью 0,99 можно говорить об увеличении кондиллобазальной длины черепа во времени у одновозрастных волков. В табл. 41 положительные значения b преобладают, начиная с декабря. Можно допустить, что до 9-месячного возраста различия в индивидуальных скоростях роста еще преобладают над эффектом года рождения. Поэтому рассмотрим выборку, образованную из значений b волков старше 9 месяцев. После отбрасывания чисел при проверке на однородность¹ оставшаяся часть имеет незначимые асимметрию и эксцесс. Поэтому среднее значение хорошо описывает ее центральную тенденцию и равно 0,334. Значит, в среднем кондиллобазальная длина черепа одновозрастных волков старше 9 месяцев увеличивается примерно на 0,334 мм в год.

Значения коэффициента регрессии кондиллобазальной длины черепа и длины нижней челюсти для волков Кировской обл. показаны в табл. 43 и 44. Использована та же система расположения данных, что и в табл. 41, 42. Для оценки воспроизводимости эффекта был применен критерий знаков и парный критерий Вилкоксона. Последний учитывает величину отрицательных b в виде суммы их рангов для ряда всех значений коэффициента регрессии, берущихся по абсолютной величине [Гублер, Генкин, 1973]. Согласно критерию знаков, только кондиллобазальная длина черепа значимо увеличивается во времени ($P=0,95$). Парный критерий Вилкоксона, использующий дополнительные сведения, позволяет сделать вывод о существовании увеличения как кондиллобазальной длины ($P>0,95$), так и длины нижней челюсти ($P=0,95$). Обращает на себя внимание меньшая выраженность увеличения длины нижней челюсти. Кроме того, выраженность эффекта резко уменьшается при объединении животных разного возраста без учета групповой специфики. Особенно хорошо это видно в последних столбцах табл. 43.

¹ При проверке выборки на однородность [Ежов, 1964; Крамер, 1975] значения коэффициентов регрессии «-35» и «-3,02» были последовательно исключены из анализа, как принадлежащие к выборке с вероятностью $P<0,05$.

Т а б л и ц а 41. Значения коэффициента регрессии одновозрастных прибылых волков Украины и Молдавии

Территория	Группа животных	Месяц добычи									
		IX	X	XI	XII	I	II	III			
Первая	Самцы	-	-	-2,68 1964-1970 n=3	+0,74 1962-1976 n=3	+0,35 1952-1966 n=6	+0,48 1951-1970 n=7	+0,22 1961-1964 n=2			
	Самки	-	+2,56* 1965-1969 n=2	-	-	+0,88 1952-1962 n=2	-0,31 1964-1970 n=3	-			
	Самцы	-4,4* 1950-1952 n=2	-0,438 1923-1949 n=2	-	-	-	+0,31 1928-1975 n=2	-			
	Самки	+31,66 1948-1949 n=3	-	-	+0,41 1921-1953 n=3	+0,22 1948-1965 n=2	+0,13 1957-1976 n=4	-			

Т а б л и ц а 42. Значения коэффициента регрессии одновозрастных волков старше года Украины и Молдавии

Территория	Группа животных	Возраст							
		1+	2+	3+	4+	5+	8+	старше года	
Первая	Самцы	+0,62 1951-1970 n=4	+1,14 1952-1973 n=3	-	-	-	-	-	+0,56 1946-1973 n=10
	Самки	+0,08 1950-1963 n=4	+0,94 1953-1964 n=2	-	-	-3,02 1957-1961 n=2	-	-	-0,39 1948-1964 n=11
	Самцы	+0,15 1926-1956 n=7	+0,39 1926-1952 n=7	-	+0,85 1933-1959 n=4	-0,17 1922-1948 n=3	-	-	+0,26 1922-1959 n=22
	Самки	-35 1927-1928 n=2	+0,42 1935-1964 n=4	+0,4 1972-1974 n=2	-	-	+0,02 1920-1945 n=2	+0,09 1920-1974 n=13	

* В табл. 41-44 верхняя строка - коэфф. регрессии (e); вторая - первый и последний год рождения волка данной группы; n - число зверей.

Таблица 43. Значения коэффициента регрессии кондилобазальной длины черепа волков Кировской обл.

Группа животных	0+, месяц добычи				1+	2+	3+	4+	Все старше года
	VIII	IX	I						
Самцы	-	-	-		+1,04 1962-1977 n=7	-0,92 1958-1964 n=2	+0,66 1963-1974 n=3	+9,9 1955-1956 n=2	+0,41 1955-1977 n=16
Самки	+1,44 1964-1971 n=3	+1,72 1959-1967 n=2	+1,62 1973-1977 n=2		+0,38 1948-1975 n=3	-	-	-	+0,005 1948-1975 n=5

Таблица 44. Значения коэффициента регрессии длины нижней челюсти волков Кировской обл.

Группа животных	0+, месяц добычи				1+	2+	3+	4+	Все старше года
	VIII	IX	I						
Самцы	-	-	-		+0,9 1962-1977 n=8	-0,23 1958-1974 n=4	+0,33 1963-1974 n=3	+7,8 1955-1956 n=2	+0,04 1955-1977 n=19
Самки	+1,07 1962-1971 n=4	+1,15 1959-1967 n=3	+2,55 1973-1977 n=2		+0,27 1948-1975 n=3	-	-1,84 1971-1975 n=2	-	+0,16 1948-1975 n=6

Объединение размеров черепов с учетом их групповой специфики служит основой для другого доказательства увеличения одновозрастных волков, может быть даже более убедительного. Результаты измерений одного и того же признака в однородных группах различаются средними значениями и вариабельностью; сами группы разнятся, в частности, средним временем рождения животных. Для того чтобы учесть различия, было проведено нормирование. Из каждого значения кондиллобазальной длины Z_{ij} вычиталось среднее для j -й группы и делилось на соответствующее σ_j :

$$y_{ij} = \frac{Z_{ij} - \bar{Z}_j}{\sigma_j}.$$

Аналогично из t_{ij} -года рождения особи вычитался средний год рождения j -й группы зверей:

$$x_{ij} = t_{ij} - \bar{t}_j.$$

Тем самым годы во всех группах были совмещены в одной нулевой точке — среднем годе рождения.

Для волков Украины и Молдавии связь размера черепа с годом рождения зверя показана на рис. 112. Каждая точка на нем есть преобразованное значение кондиллобазальной длины черепа животного с показанным в новом выражении годом рождения. Вытянутость эллипса рассеивания «направо—вверх» не вызывает сомнения. Коэффициент линейной корреляции r_{xy} равняется +0,36. Соответствующее значение $t=3,666$ позволяет установить факт увеличения длины черепа с вероятностью большей 0,999. Коэффициент регрессии +0,0356 указывает на то, что за каждый год череп увеличивается на 0,0356 σ .

Для того чтобы выразить в миллиметрах скорость увеличения, необходимо найти усредненную σ . Она подсчитывалась как:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^k (n_j - 1) \sigma_j^2}{\sum_{j=1}^k n_j - K}}$$

где n_j — число особей в j -й группе, K — число однородных групп. Усредненная σ оказалась равной 8,0217 мм. Умножение найденного значения коэффициента регрессии на σ дает среднюю скорость увеличения кондиллобазальной длины черепа одновозрастных волков, равную 0,286 мм/год.

Аналогично было оценено изменение размеров черепов в Кировской обл. Связь кондиллобазальной длины со временем изображена на рис. 113 и численно равна $r_{xy}=0,658$ ($n=24$). Поэтому с вероятностью, большей 0,999, можно говорить о существовании увеличения этого размера у одновозрастных животных $b=0,09848$; $\sigma=7,3333$ мм. Зависимость длины нижней челюсти от года рождения зверя определяется $r_{xy}=0,394$ ($n=31$). Это дает основание с вероятностью, большей 0,95, говорить о существовании связи $b=0,06379$; $\sigma=6,8$ мм. В результате таких расчетов оказа-

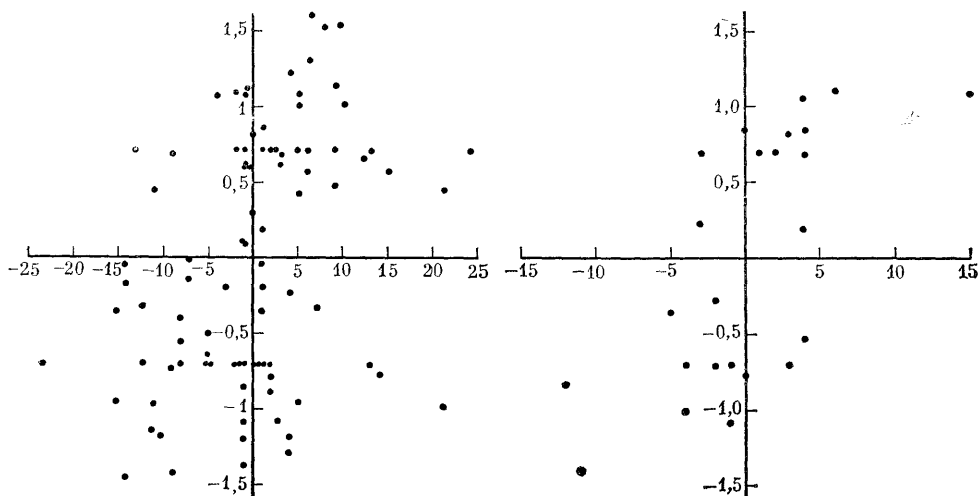


Рис. 112. Зависимость между годом рождения и кондиллобазальной длиной черепа волков Украины и Молдавии

Ось абсцисс — центрированные значения годов рождения зверей; ось ординат — стандартизированные значения длины черепа тех же особей

Рис. 113. Зависимость между годом рождения и кондиллобазальной длиной черепа волков Кировской обл.

Обозначения — см. рис. 112

лось, что кондиллобазальная длина черепа одновозрастных волков увеличивается на 0,72 мм/год, а длина нижней челюсти — на 0,43.

Специальный анализ показал, что выявленное увеличение черепов нельзя объяснить усыханием костной ткани при длительном хранении. Таким образом, достаточно уверенно можно говорить, что сходный процесс укрупнения животных имеет место на таких различных по климатическим условиям территориях, как Украина и северо-восток европейской части СССР.

Увеличение размеров волчьих черепов интересно сопоставить с правилом Копа—Денере, которое говорит о существовании тенденции к увеличению размеров животных в ходе филогенеза [Денере, 1915; Stanley, 1973; Рауп, Стэнли, 1974]. В этой связи упомянем наблюдения А. С. Рыковского [1978, 1980], который показал, что в последние годы на территориях активного уничтожения волков произошла своеобразная «этологическая акселерация» щенков — прибылые раньше начинают кочевать вместе с родителями, меньше времени связаны с логовом. Возможно, что в будущем будет обнаружена связь между этологической акселерацией и соматической, обсуждаемой нами.

Орган зрения

Сведения о строении и функционировании органа зрения у волка крайне скудны. Они ограничены наблюдениями при охоте на него [Зворыкин, 1931, 1935, 1939; Корнеев, 1950; Козлов, 1966; Allen, 1979]. Специальных морфологических данных мало [Никитенко, 1964; Walls, 1942; Bruckner, 1961]. Исследователи поведения волка в природе указывают на важную роль зрения в пицедобывающей деятельности хищника и при встрече его с человеком. Материалом исследования послужили одна голова и три пары глаз взрослых животных, обработанные по принятой нами гистологической методике [Андреев, 1973].

Особенности строения глаза. На крупной, удлинённой голове волка глаза поставлены довольно широко. Из-за сильно развитых надбровных дуг они кажутся сидящими глубоко и даже немного раскосыми. Положение глаз определяется размерами углов между оптическими осями в горизонтальной и вертикальной плоскости. В первом случае этот угол равен примерно 55° , во втором — 165° . В связи с таким положением а также с размерами угла монокулярного поля зрения (130°) и некоторыми другими особенностями (конфигурацией костей черепа, угловой протяженностью сетчатки и зрачка) величина бинокулярного поля зрения достаточно большая — около 70° , тогда как общее поле обзора сравнительно невелико (190°).

Абсолютные размеры глазного яблока у представителей семейства Canidae и некоторых других хищных невелики: диаметр глаза у шакала 22, волка — 25, овчарки — 23, песца — 17, лисицы — 16, бурого медведя — 17,5, белого медведя — 21, соболя — 11,5, норки — 10 мм, что значительно меньше, чем у ластоногих и копытных (30—45 мм). Напомним, что у человека в среднем диаметр глаза равен 24 мм. Таким образом, площади, занимаемые сетчаткой у человека, волка и собаки, отличаются мало, а глаз достаточно велик, чтобы на сетчатке могло создаваться большое изображение.

Роговица волка и других хищных: песец, лисица, медведь, соболь наминает эксцентричный овал (рис. 114); назальная ее часть расширена, а темпоральная несколько сужена, геометрический центр роговицы сдвинут темпорально. Толщина ее в центре и на периферии одинакова — 1,3 мм. Радиус кривизны роговицы 9,5 мм меньше такового склеры, из-за чего первая выглядит выпуклой. Угловая протяженность роговицы в горизонтальном направлении 110° .

Хрусталик довольно эластичен; вынутый из свежего глаза легко подвергается деформации. Его передняя поверхность более выпуклая, радиус кривизны 6,2 мм, чем задняя, радиус 8,0. Следует отметить, что обе поверхности хрусталика концентричны соответственно поверхности роговицы и поверхности сетчатки (рис. 115), что очень важно для правильной передачи изображения. Отношение длины оси хрусталика к его диаметру равно 0,7, т. е. хрусталик сравнительно плоский.

Один из способов аккомодации глаза осуществляется с помощью ресничной мышцы цилиарной зоны. Последняя представляет собой кольцо

со свисающими во внутреннюю камеру ресничными складками. Цинховы связки прикрепляют к ним хрусталиковую сумку, опи отходят от складок и края ресничной зоны, образуя хорошо выраженный перекрест.

Радужина волка светло-коричневого цвета. В ней присутствуют две мышцы: круговая, суживающая зрачок, и радиальная, расширяющая его. Обе мышцы развиты хорошо, их мышечные волокна образуют компактные пластины. Между отдельными пластинами нет мышечных пространств, заполненных соединительной тканью. Мышечные тяжи сфинктера располагаются концентрически по отношению к зрачковому краю, а диллятатора — радиально. У волка и шакала форма зрачка и в расширенном, и в сокращенном состоянии округлая. У лисицы же в сокращенном состоянии зрачок — вертикальный овал.

Ресничная мышца объединена в тесно прилегающие друг к другу тяжи. Соединительной ткани между отдельными тяжами нет. Мышца представляет собой кольцо шириной около 1 мм и толщиной 0,2—0,3 мм. Говоря в целом о ресничной зоне и радужине, можно отметить, что у волка составляющие этих отделов сосудистой оболочки отчетливо выражены, а ресничная мышца развита удовлетворительно.

Собственно сосудистая оболочка состоит из пяти слоев. Присутствие тапетума — характерная черта глаза хищных, ластоногих, копытных и китообразных. Специфичность этого слоя заключается в наличии рефлективных клеток, содержащих кристаллы гуанина. Чаще всего они расположены перпендикулярно оси фоторецепторов, что способствует максимальному отражению света. Как и у всех хищных, тапетум глаза волка клеточный. Клетки представляют собой эллипсоидальные диски длиной 70—80, шириной 20—30 и толщиной 6—8 мкм. Диски плотно прилегают друг к другу, образуя 15—18 рядов в центральной части отражательной оболочки и 5—6 на периферии. Следует заметить, что тапетум не полностью выстилает дно глаза (рис. 114). Он сдвинут в темпоральном направлении от центра и несколько вытянут по горизонтальному экватору. На свежих препаратах глаза отражательная оболочка выглядит серовато-зеленой, с незначительной примесью коричневого. Кроме рефлективных клеток в тапетуме хищных имеются клетки с гранулами темно-коричневого пигмента. Эти клетки находятся вблизи слоя сосудов, т. е. с внешней стороны от рефлективных, не экранируя их. Самым внутренним слоем сосудистой оболочки является стекловидная пластинка, интимно граничащая с пигментным эпителием сетчатки.

Сетчатка волка (рис. 116), выстилает дно, занимает около 190° по окружности глаза. Толщина ее максимальна в районе слепого пятна места выхода зрительного нерва — 225 мкм, к периферии она становится тоньше 160 мкм и сходит на нет около ресничной зоны. Однорядный пигментный эпителий сетчатки представлен шестигранными призматическими клетками, большая диагональ которых равна 16—18, малая — 12—14 мкм. Толщина такой клетки чуть больше 3 мкм. Присутствие гранул пигмента в пигментном эпителии связано с размещением тапетума [Андреев, 1973, 1979]. Пигмент имеется там, где нет рефлективных клеток, т. е. в вентральной части глазного дна и по периферии в дорсаль-

Рис. 114. Схема дна левого глаза (удален передний сегмент)

- 1 — дорсальная прямая мышца;
- 2 — вентральная косая мышца;
- 3 — склера;
- 4 — граница роговицы;
- 5 — тапетум;
- 6 — слепое пятно;
- 7 — центральное поле;
- 8 — кровеносные сосуды

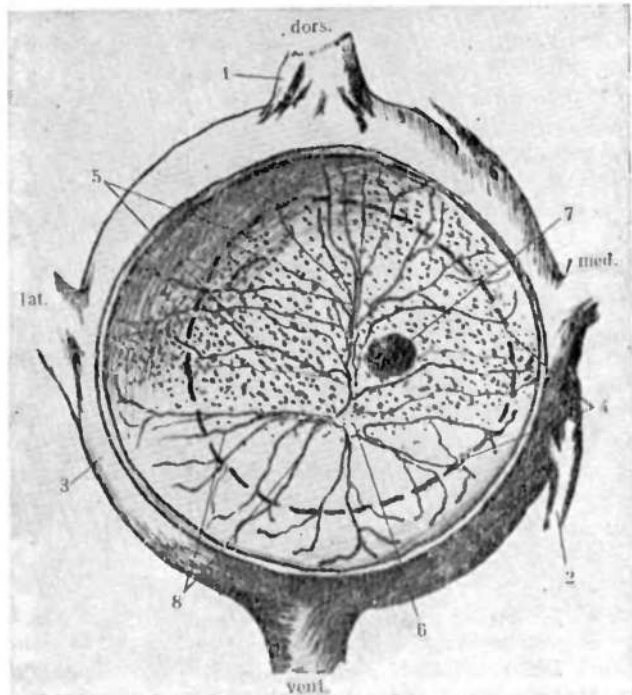
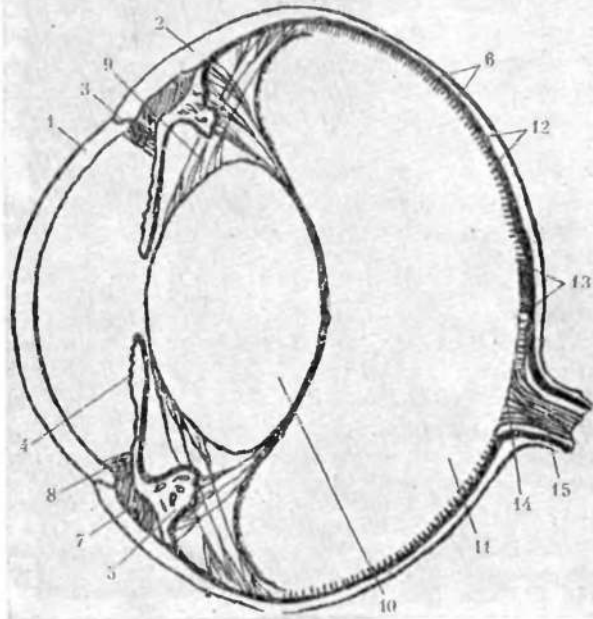


Рис. 115. Схема глазного яблока

- 1 — роговица;
- 2 — склера;
- 3 — лимб;
- 4 — радужина,
- 5 — ресничный отросток,
- 6 — сосудистая оболочка;
- 7 — ресничная мышца;
- 8 — трабекулярный остов;
- 9 — цинновые связки;
- 10 — хрусталик;
- 11 — стекловидное тело;
- 12 — сетчатка;
- 13 — центральное поле;
- 14 — слепое пятно;
- 15 — зрительный нерв



ной части. Обращенная к фоторецепторам поверхность пигментного эпителия образует многочисленные отростки, которые контактируют с наружными сегментами, проникая между ними.

Слой рецепторных клеток и их перикарионов наружный ядерный слой является самым широким по сравнению с другими слоями сетчатки. Фоторецепторы представлены главным образом тонкими, недлинными $1,5 \times 25$ мкм палочками. Их округлые перикарионы мелкие, диаметр 2,8 мкм, характеризуются интенсивной базофилией. Образуя основную массу наружного ядерного слоя, перикарионы палочек довольно плотно упакованы: 250 тыс/мм² в центре и 185 тыс/мм² на периферии. Уменьшение плотности распределения фоторецепторов на периферии по сравнению с центральными участками сетчатки связано с уменьшением числа рядов перикарионов: 10—12 в центральных отделах и 6—8 в периферических.

Другие элементы фоторецепторного слоя отличны от указанных выше. Длина наружных сегментов этих рецепторов около 8 мкм; они имеют вид конуса с вытянутой вершиной. Внутренний сегмент содержит плохо окрашиваемый эллипсоид, большей диаметр которого равен 7, а малый 4,5 мкм. Если тонкая соединительная ножка палочек может быть разной длины в зависимости от удаленности от наружной пограничной мембраны, то у этих фоторецепторов ножка короткая и толстая. Их перикарионы локализованы у наружной мембраны в первом, реже втором ряду. Хроматиновая сеть перикарионов, в отличие от палочковых, более рыхлая, концентрация глыбок хроматина в ядре невелика. По форме эти перикарионы овальные, более крупные, диаметром $5,3 \times 3,8$ мкм. Указанные особенности этих фоторецепторов позволяют с уверенностью отнести их к колбочкам. Наибольшая плотность распределения колбочек 45 тыс/мм² отмечена в одном месте, которое находится в 4,5 мм темпоральнее выхода оптического нерва. Но уже в радиусе 3,5—4 мм от этой зоны плотность колбочек резко падает до 3—5 тыс/мм². На крайней периферии сетчатки их нет совсем (рис. 117).

Наружный плексиформенный слой выделяется плохо; он довольно узок — 8—10 мкм. Изредка в нем располагаются смещенные палочковые перикарионы и биполярные клетки. Внутренний ядерный слой несколько уже наружного. Он состоит из четырех рядов нервных элементов в центральных отделах сетчатки и двух рядов на периферии. Плотность распределения клеток этого слоя меняется от 80 тыс/мм² в центре до 40 тыс/мм² на периферии (рис. 116, 118). Внутренний плексиформенный слой, образованный аксонами и дендритами биполярных, амакриновых и ганглиозных клеток, значительно шире наружного плексиформенного (около 18—20 мкм), очень хорошо выделяется и не содержит смещенных ядерных элементов (рис. 116).

Ганглиозный слой сетчатки на радиальных срезах повсюду однороден. На периферии ганглиозные клетки отделены значительными межнейронными промежутками. В центральных районах и особенно в том месте, где наблюдается наибольшая плотность колбочек, ганглиозные клетки расположены довольно тесно. Можно выделить крупные диаметром 35—40 мкм, мультиполярные клетки с хорошо окрашиваемыми 5—6 начальными отделами дендритов. Размеры ганглиозных клеток второго типа несколько меньше — 20—26 мкм. К третьему типу относятся мелкие округлые клетки диаметром 10,5 мкм (рис. 118, 119).

Рис. 116. Участок радиального среза сетчатки в районе центрального поля

- 1 — наружный ядерный слой
- 2 — наружный плексиформный слой;
- 3 — внутренний ядерный слой,
- 4 — внутренний плексиформный слой;
- 5 — ганглиозная клетка;
- 6 — гигантская ганглиозная клетка

Об. 40, ок. 10

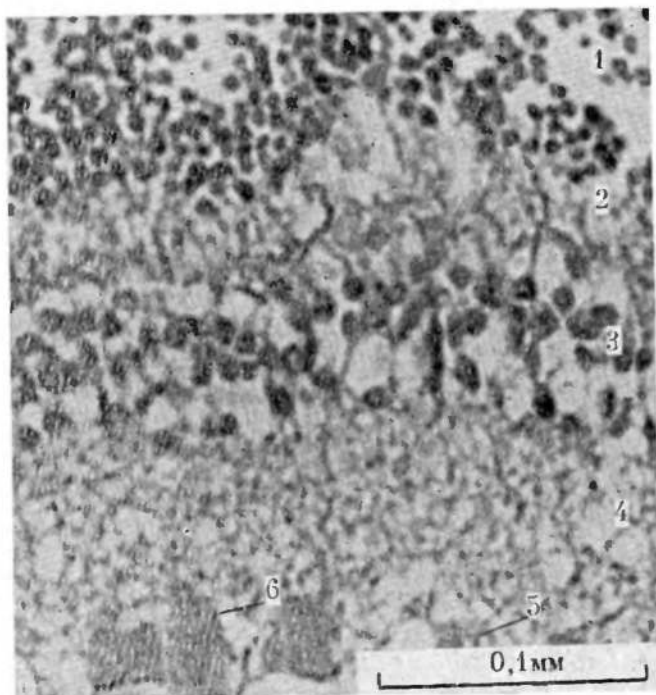
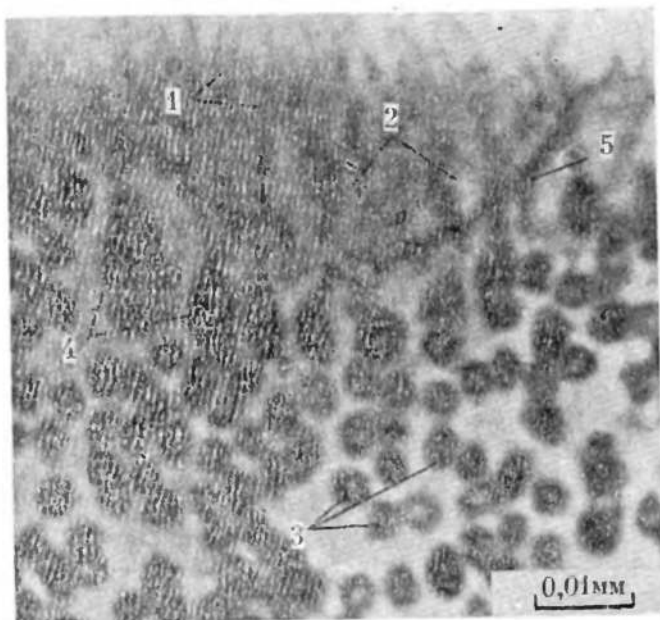


Рис. 117. Наружный ядерный слой и фоторецепторы в радиальном срезе сетчатки

- 1 — палочки;
- 2 — колбочки;
- 3 — перикарионы палочек;
- 4 — перикарионы колбочек;
- 5 — наружная пограничная мембрана

Об. 90, ок. 10



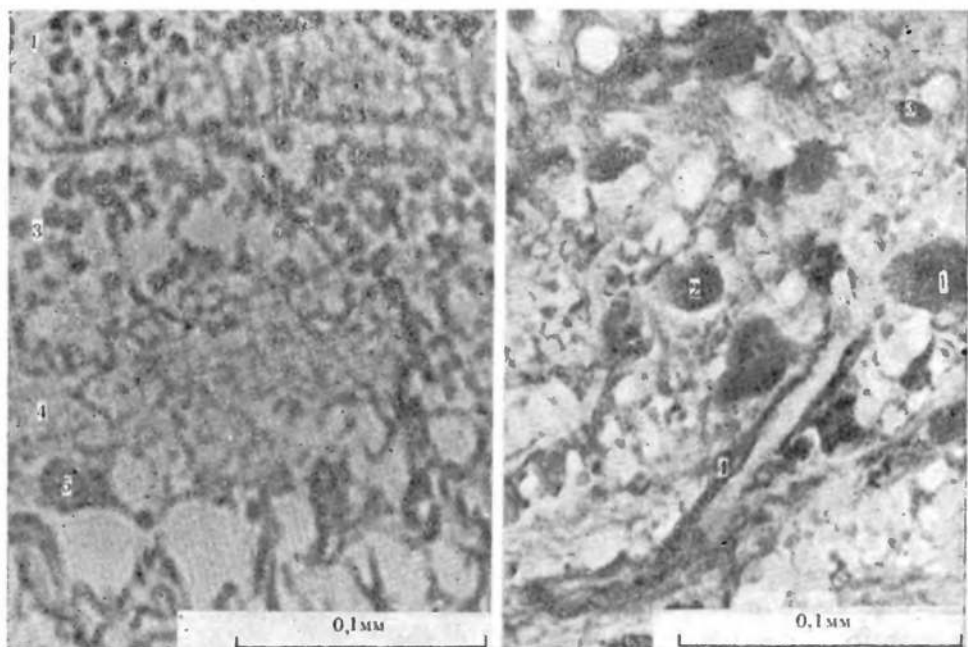


Рис. 118. Участок радиального среза сетчатки вне центрального поля

1 — наружный ядерный слой; 2 — наружный плексиформный слой; 3 — внутренний ядерный слой; 4 — внутренний плексиформный слой; 5 — ганглиозная клетка
Об. 40, ок. 10

Рис. 119. Участок тангенциального среза сетчатки в слое ганглиозных клеток

1 — гигантская ганглиозная клетка; 2 — ганглиозная клетка; 3 — мелкая ганглиозная клетка; 4 — кровеносный сосуд
Об. 40, ок. 10

В связи с тем, что в сетчатке глаза волка имеется область с повышенной плотностью распределения ганглиозных клеток (около $3,5 \text{ тыс./мм}^2$) и колбочек, можно говорить о наличии специализированного поля сетчатки — центральном поле (area centralis). В стороне от него ганглиозных клеток меньше, всего $0,5\text{--}0,7 \text{ тыс./мм}^2$. При этом соотношение ганглиозных клеток и фоторецепторов в специализированном участке равно $1:60\text{--}70$, а в остальных местах — $1:270\text{--}300$. Эти соотношения указывают на относительно высокую морфологическую степень суммации нейронных элементов сетчатки волка как в центре, так и на периферии.

Отметим некоторые специфические черты глаза волка. Размеры его достаточно велики, чтобы создавать на сетчатке большое изображение. Само глазное яблоко несколько сплюснуто по зрительной оси. Роговица — эксцентричный овал. Ресничное тело и мышца развиты хорошо. Наибольшей толщины тапетум достигает в области специализированного поля сетчатки. Колбочки составляют примерно 3% от общего числа фото-

рецепторов на периферии и около 15% в *area centralis*, причем последняя сдвинута в темпоральном направлении от центра глаза. Степень морфологической суммации в сетчатке относительно велика.

Некоторые особенности зрения. Положение глаз на голове и величина углов полей зрения связаны с экологией вида. Можно выделить два основных типа зрения: панорамное и стереоскопическое [Walls, 1942]. Панорамное зрение с большим полем позволяет потенциальным жертвам (сурки, суслики, зайцы, копытные и т. п.) вовремя заметить опасность. Оно достигает у грызунов 360°, у копытных 300—350°. С другой стороны, большие размеры бинокулярного поля, т. е. стереоскопическое зрение, позволяет приматам или белкам совершать тонкие координированные движения передними конечностями, прыжки, легко передвигаться по деревьям. Хищникам бинокулярное восприятие объектов охоты помогает правильно оценить расстояние до намеченной жертвы. Различная стратегия пищедобывания (кошки и отчасти медведи — неожиданные резкие прыжки из засады, волки — более или менее длительное преследование, куны — длительное и тщательное обследование охотничьего участка) в некоторой степени может быть связана и со стереоскопическим зрением. То есть, чем больше глаза смещены во фронтальную плоскость, тем легче обнаружить жертву и выбрать оптимальную траекторию нападения. У волков, койотов, лисиц, шакалов угол бинокулярного поля равен 65—75°, у кунных несколько меньше — 55—65°; у медведей, напротив, больше — 80—85°. Очень велико это поле у кошек. У них зрительные оси обоих глаз почти параллельны, и поле зрения двумя глазами достигает 130°.

У волка, кроме особенностей расположения глаз, поле бинокулярного зрения возрастает из-за назальной асимметрии глаза: роговица и зрачок несколько смещены от центральной оси к средней линии головы. Стереоскопическое зрение нашло отражение в строении сетчатки. Как и у других хищных (кошки, медведи) и приматов, форма зоны острого зрения у волка округлая. Но у хищных она к тому же смещена в темпоральную область, что еще более увеличивает шансы для фиксации.

При анализе строения сетчатки волка основное внимание было обращено на выявление качественно-количественных соотношений нейронных элементов. Известно, что для сетчатки глаза ночных животных характерно значительное преобладание палочек над колбочками и очень большая морфологическая степень суммации (количественное соотношение ганглиозных клеток и фоторецепторов). В сетчатке дневных, напротив, наблюдается преобладание колбочек, полное отсутствие палочек в зоне острого зрения (*area centralis*) и малая степень суммации [Detwiller, 1943; Prince, 1956]. Функционально зрение дневных характеризуется высокой остротой и относительно малой светочувствительностью, а ночных — высокой светочувствительностью и малой остротой зрения. Таким образом, морфофизиологические свойства органа зрения в пределах этих двух экологических групп прямо противоположны. Однако многие млекопитающие не имеют строгой суточной ритмики жизненных процессов, как это свойственно строго ночным или строго дневным животным. Они

могут быть активны в течение круглых суток, т. е. им свойственна круглосуточная форма активности и полифазный тип ее ритма [Соколов, Кузнецов, 1978]. В связи с этим зрение таких животных должно нормально функционировать в широких диапазонах световых режимов и сочетать высокую остроту с высокой светочувствительностью.

Рассматривая с этих позиций сетчатку волка, можно констатировать, что она адаптирована к условиям пониженной освещенности: малое число ганглиозных клеток, сравнительно большая плотность распределения палочек, малое количество колбочек, довольно высокая морфологическая степень суммации даже в пределах центральной зоны. Однако все эти признаки выражены значительно слабее, чем у ночных (летяга, крыса, соня-полчок, кошка), или обитающих в условиях с сильно пониженной освещенностью (ластоногие, дельфины) [Андреев, 1978]. В целом же сетчатка глаза волка характеризуется как сетчатка животного с круглосуточной формой активности.

Проанализируем с точки зрения формы активности некоторые другие структуры: роговицу, зрачок и отражательную оболочку. Для ночных животных характерны большая относительно склеры роговица, обеспечивающая доступ в глаз большого количества света, а для дневных — маленькая. У волка угловая протяженность роговицы равна 110° , и по этому признаку он должен быть включен в группу животных с круглосуточной формой активности.

Как уже отмечалось, рефлективные клетки тапетума способствуют отражению света, прошедшего через сетчатку, вновь на фоторецепторы, вследствие чего повышается светочувствительность глаза. Это образование имеется у ряда животных с ночным или полифазным ритмами суточной активности: у хищных, ластоногих, копытных и китообразных. Именно тапетум является причиной «свечения» глаза в темноте. Расположение его по дну глаза у разных животных неодинаково. У ночных видов он, как правило, выстилает все дно глаза, у животных с полифазным типом активности верхнюю и среднюю части глазного дна. У белого медведя [Андреев, 1973] и у волка конфигурация тапетума довольно своеобразна (рис. 114). Такое размещение рефлективных клеток усиливает главным образом центральные отделы сетчатки, функциональная значимость которых очень велика.

Очевидно, что сетчатка, обладающая довольно высокой светочувствительностью (большая морфологическая степень суммации, наличие тапетума), должна иметь механизмы, обеспечивающие ее защиту от избыточной освещенности. У большинства млекопитающих это достигается двумя способами: во-первых, сокращением зрачка, во-вторых, наличием подвижных или неподвижных образований по краю зрачка. У всех хищных регуляция количества светового потока осуществляется изменением размера зрачка. У волка при сильном свете зрачок — небольшое, диаметром 3–4 мм округлое отверстие. У строго же ночных животных (долгопят, шиншилла) зрачок очень маленький, менее 0,5 мм [Walls, 1942]. Таким образом, по реакции зрачка, угловой протяженности роговицы, особенностям размещения тапетума и строения сетчатки следует заключить, что

орган зрения волка может функционировать в широком диапазоне световых режимов.

Отметим некоторые оптические свойства глаза. Диоптрийное исчисление [Трон, 1953] показало, что преломляющая сила роговицы у волка равна $43,6 D$, хрусталика — $19,3 D$, а глаза — $63 D$ в состоянии аккомодационного покоя. У человека статическая рефракция равна в среднем $60 D$. Видно, что преломляющая сила глаза волка близка к таковой человека. Но, если у последнего динамическая рефракция (объем аккомодации) достигает $10 D$ [Дашевский, 1962], то у волка только $2,75 D$ [Duke-Elder, 1958]. Такая разница, несомненно, связана с лучшим развитием аккомодационного аппарата у приматов и, в частности, у человека. У них ресничная мышца относительно крупнее и состоит из трех порций: меридианальной, круговой и радиальной. У волка не удалось обнаружить круговой порции.

Глазу как оптическому прибору свойствен ряд несовершенств. Одной из таких аномалий является несоразмерность рефракции, возможная в виде близорукости и дальнозоркости. Исследования, проведенные К. Н. Кардо-Сысоевым [1935], показали, что глаза большинства изученных млекопитающих гиперметропичны. Например, у мышевидных грызунов, белок, лабораторных крыс дальнозоркость варьирует от 4 до $22 D$. У собак отмечается эмметропия или слабая дальнозоркость ($0,5 D$). Иногда наблюдаются и близорукие собаки. Видимо, для волков характерна эмметропия с небольшим отклонением в сторону дальнозоркости. По сравнению с человеческим глазом глаз волка немного ($+3 D$) гиперметропичен. Незначительный объем аккомодации, однако, не мешает различать мелкие предметы. Хорошо известно, что волки, собаки, лисицы ловят на лету докучливых мух, комаров и других двукрылых насекомых. С другой стороны, волк достаточно хорошо различает дальние предметы. Это положение подтверждается наблюдениями В. В. Козлова [1966], считающего, что «...зрение волка отличается дальнозоркостью. На большом расстоянии волки отличают подводу с охотниками и их амуницией (лыжи, ружья, флажки) от подвод колхозников» (с. 24–25). Н. А. Зворыкин [1939] также считает, что волк, лисица и некоторые другие животные обладают достаточной дальнозоркостью.

Одной из основных функциональных характеристик зрения является его острота. Условия, ее определяющие, зависят от ряда параметров, главным из которых у млекопитающих является строение сетчатки. Минимальная морфологическая степень суммации встречается у дневных грызунов из семейства беличьих и приматов. У них очень высокая острота зрения, меньше $1'$, причем каждый фоторецептор связан с одной ганглиозной клеткой. Это условие в сетчатке волка выполнить невозможно, поскольку даже в зоне острого зрения, как было выше отмечено, соотношение ганглиозных клеток и фоторецепторов довольно велико ($1:60-70$). Экспериментальных исследований по остроте зрения волка обнаружить не удалось. Из полевых наблюдений известно, что волк замечает незначительные нарушения поверхности, вызванные постановкой капкана, лыжным следом и т. п., даже если эти нарушения значительно

сглажены порошей или поземкой [Козлов, 1966]. Видимо, действительно, острота зрения волка хорошая, поскольку он способен заметить на большом расстоянии стволы ружья, т. е. отличить охотника от простого прохожего. Проведем несложный подсчет. Предположим, что расстояние от волка до человека 50 м, толщина двух стволов 12-калиберного ружья — 5 см. Угловой размер, под которым глазу виден тот или иной предмет, можно определить по формуле $\operatorname{tg} d = S/L$, где d — искомый угол, S — линейная величина предмета, L — расстояние предмета до глаза, откуда $d = 4$, т. е. на расстоянии 50 м размеры стволов чуть менее 4 угловых минут. И если волк способен их различить, то можно говорить о вполне удовлетворительной остроте его зрения. У собаки острота зрения в сумерках (37 лк) равна $4'50''$ [Neuhaus, Regenfuss, 1963]. Таким образом, острота зрения волка и собаки вполне сопоставимы. Это косвенно подтверждается строением сетчатки, вернее морфологической степенью суммации, которая у собаки в *area centralis* (1:70—75) почти такая же, как у волка.

Еще одной особенностью зрения является способность к восприятию движения, поскольку именно передвигающийся объект для всех животных является сигналом опасности, а для хищников и возможной пищи. Как при отыскании животных, служащих ему пищей, так и при опасности, волк реагирует на малейшее движение. Достаточно, например, охотнику, стоящему неподвижно в маскировочном халате, чуть-чуть повернуть голову или двинуть руку к спусковому крючку, как спокойно идущий на него и ничего до этого не замечавший волк резко бросается назад или в сторону [Козлов, 1966]. На это же свойство указывает Н. А. Зворыкин [1939, с. 17]: «И лисица, и волк прекрасно видят далеко летящую птицу, мелькающего вдали по снежной скатерти русака или собаку и силуэты людей на линии горизонта, но все эти предметы замечаются зверем на большом расстоянии главным образом по движению».

Экспериментальных исследований по цветовому зрению волка не проводили. Доказано, что кошка [Loop et al., 1979] и собака [Шепелева, 1971] способны с большим трудом отличать зеленый цвет. По нашему мнению, возможность различать цвета у этих животных связана не со строением этого анализатора, а с наличием тапетума, который имеет зеленоватый цвет. Таким образом, на сетчатку отбрасывается именно зеленый участок спектра, вторично воспринимаемый фоторецепторами. Поэтому не удивительно, что кошка и собака отличают именно зеленые стимулы и не дифференцируют другие цвета. При постановке опытов может оказаться, что и волк способен различать зеленое.

Биологическая роль цветового зрения для приматов, грызунов, копытных понятна; это все растительноядные животные, которым необходимо отличать спелость и сочность растительности и плодов. Очевидно, и барибалы используют цветовое зрение при питании насекомыми, ягодами, желудями [Wason, Burghard, 1976]. Зачем нужно цветоразличение в зеленом участке спектра плотоядным млекопитающим, не ясно. Может быть, это связано с поеданием травы, которую они изредка используют?

В связи с особенностями цветового зрения следует сказать об оклад-

ной охоте с флажками. В силу присущего людям антропоморфизма они стали применять кумач, который для зрения человека имеет сильное сигнальное (цветовое) значение. Главное воздействие флажки оказывают на обоняние животного. «Так как флажки служат не только во время процесса охоты, но и до него, иногда в течение ночи, для удержания зверя в окладе до охоты следующего дня, то обнаружение флажков в значительной мере ложится на чутье зверя, причем, по-видимому, впечатление от обнаружения флажков чутьем, а не зрением, действует на зверя острее» [Зворыкин, 1935, с. 13]. Применение флажков именно красного цвета связано не с восприятием красного. Тут играют роль совершенно другие факторы: необычность предмета, его запах и т. п. раздражители. В условиях сумеречного зрения максимум относительной яркости приходится на свет с длиной волны 507 нм, т. е. на зеленые лучи. При этом красный участок спектра воспринимается как черное [Кравков, 1950]. Черные же предметы очень трудно выделить из фона при слабой освещенности. Вероятно, в сумерках или ночью более действенным влиянием на зрение животных, не различающих цвета или с ограниченным цветовосприятием, будет не красный, а зеленый цвет, т. е. более яркий, легче выделяемый из фона.

На основании проведенного анализа особенностей зрительного рецептора волка можно заключить следующее. Орган зрения волка — один из ведущих анализаторов наравне с другими. В различных ситуациях ведущую роль может играть зрение или слух, или обоняние [Аллен, 1979].

Мнение о том, что волк — ночное животное, вряд ли справедливо. Наблюдения подтверждают активность волка в любое время суток и ее связь с поведением объектов питания, их доступностью, а также со степенью преследования его человеком. Таким образом, по терминологии В. Е. Соколова и Г. В. Кузнецова [1978], у волка полифазный тип и круглосуточная форма активности, что подтверждается особенностями органа зрения.

Онтогенез пищевого поведения

Хотя экология и повадки волка достаточно хорошо изучены, о формировании поведения почти ничего не известно. Эксперименты проводились на 47 волках с первых дней жизни до 5-месячного возраста и далее на 28 животных до полового созревания.

Инстинктивное поведение при рождении. В один из первых актов новорожденного щенка — сосание входят три инстинктивных элемента: термотаксис, способствующий нахождению матери, реакция поиска соска, запускаемая раздражением мордочки шерстью матери, и само сосание, включающее реакцию массажа лапками молочных желез. Термотаксис у волчат выражен сильнее, чем у щенков собаки, исследованных А. Д. Слономом [1976]. Волчата, в отличие от щенков, активнее ищут мать. В условиях искусственного вскармливания неподкрепленная реакция поиска соска, вызванная раздражением мордочки шерстью, сохраняется в течение трех-пяти дней [Слоном, 1976]. У волчат эта реакция сохранялась около десяти дней, что, очевидно, обусловлено меньшим постоянством присутствия волчицы в логове; она может оставлять щенков иногда до трех суток. Массаж лапками молочной железы во время сосания — это врожденный акт, который, несмотря на полную его физиологическую бесполезность при искусственном питании из шипеток, сохраняется длительное время. Фокс [Fox, 1971] предположил, что эта реакция с возрастом меняет свое функциональное назначение и преобразуется в игривый подход и приглашение к игре. У нас создалось иное впечатление о функциональной трансформации этого акта.

Сопоставляя элементы поведения новорожденного и взрослого животного во время разделки крупных кусков пищи, мы отметили их сходство, а именно, вытягивание лап и нажим на пищу аналогично придавливанию молочных желез. Оттягивание головы при разрывании куска мяса сходно с движением при сосании. Для проверки предположения мы выбрали период, когда наряду с сосанием щенки начинают есть твердую пищу. При первом предъявлении куска мяса щенки начинают сосать его со всеми характерными поведенческими элементами, и в течение десятка секунд само сосание гаснет при сохранении остальных поведенческих элементов: нажима лап и оттягивания головы назад.

Итак, можно предположить, что поведенческий акт массажа лапками молочной железы во время сосания с возрастом меняет свое функциональное значение и преобразуется в инструментальную манипуляцию во время разделки пищи (рис. 120, А, Б). Полученные результаты говорят также о том, что даже при утере биологического смысла массажа лапками в случае искусственного вскармливания, это действие не только не угасает в течение длительного времени, но сохраняется на протяжении всей жизни животного в ином функциональном значении.

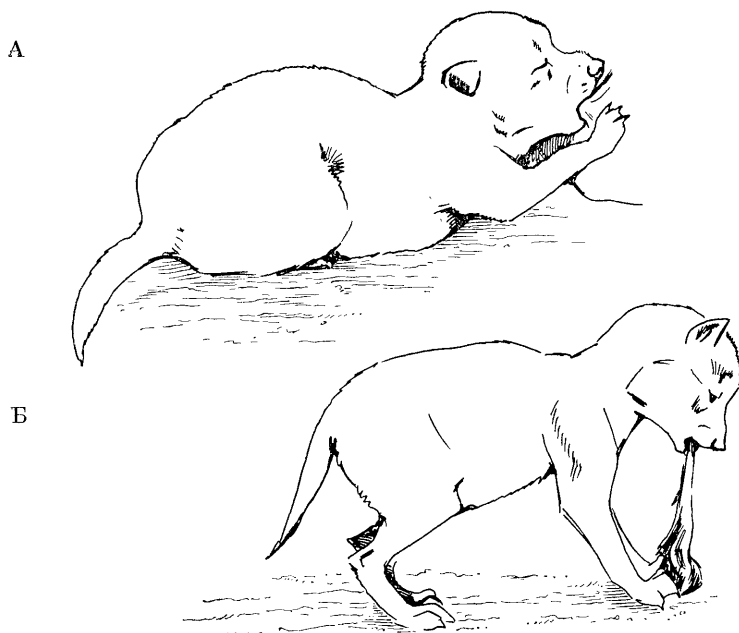


Рис. 120. Функциональная трансформация реакции массажа молочной железы лапами

А — ранний постнатальный период; Б — постлактационный период (рис. В. М. Смирин)

Игровое поведение у волчат появляется не ранее 20-дневного возраста. Вначале его элементы представляют собой в основном манипуляцию лапами и так называемые садки на спину с Т-образного подхода [Fox, 1971]. В дальнейшем этой реакцией демонстрируется попытка подчинения себе второй особи. К 30-дневному возрасту репертуар игрового поведения расширяется и, кроме непосредственной борьбы между животными, развиваются элементы преследования, затаивания и подкрадывания. Во время борьбы щенки имитируют укусы в область шеи, плеч и реже — живота и конечностей. Обороняющийся старается подставить под укусы плечо и отталкивает соперника тазом, борьба, как правило, кончается убеганием обороняющегося. Далее роли меняются. Эти игры не имеют ничего общего с преследованием во время борьбы, так как в первом содержатся функции поведенческих элементов социального характера, а во втором развиваются приемы охоты. Все элементы преследования и схватывания, затаивания и подкрадывания являются основными инстинктивными элементами, на базе которых в дальнейшем развивается охотничье поведение. К 5-месячному возрасту появляются игровые элементы полового поведения.

Запасание корма — один из видов инстинктивного пищевого поведения, лучше изученного у грызунов [Свириденко, 1957; Слоним, 1967].

Подобно другим хищным млекопитающим, волк делает запасы корма, но это явление слабо изучено в природе, а развитие поведения запасаения в онтогенезе и совсем не исследовано.

Сведения о запасаении остатков пищи волками дает Мич [Mech, 1970]; упоминания об этом есть у отечественных натуралистов [Сабапеев, 1877; Зворыкин, 1936]. В наших опытах выросшие в изоляции от сверстников волчата первые попытки запасаения корма делали на 45-й день, а те которые содержались в группе — на 30-й день жизни. При группо-

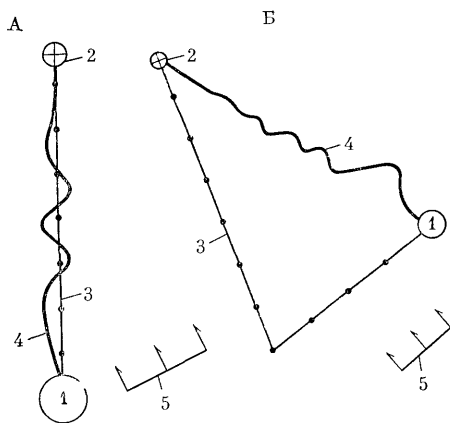


Рис. 121. Схема опыта для изучения памяти волка на местонахождение предъявленной пищи (А), контрольный вариант (Б)

1 — место старта; 2 — приманка; 3 — путь экспериментатора с волком к приманке и обратно; 4 — самостоятельный путь волка к приманке, 5 — направление ветра

а приманку засыпали землей, утрамбовывали и маскировали. Животное отводили к месту старта и привязывали. Расстояние от места старта до приманки составляло (в зависимости от возраста) 50—200 м. Через разные интервалы времени животное отпускали и следили за его движением к приманке. Правильным считали те целенаправленные побежки, когда волки находил приманку, выкапывали и поедали ее (рис. 121, А). Во всех случаях приманка находилась по ветру от места старта. В связи с тем, что у подопытных животных мог выработаться условный рефлекс-направления движения к спрятанному мясу по нашему следу, мы ставили контрольный вариант эксперимента (рис. 121, Б). Как видно из иллюстрации, животное кратчайшим путем идет к приманке. Время запоминания местонахождения приманки составляло 10—15 мин для пяти-месячных волчат и до 4 час у волков в возрасте года и более. В двух случаях время запоминания составило 9 час. Всегда при запоминании.

вом содержании конкурентные элементы поведения стимулируют более раннее развитие поведения запасаения.

Первые попытки запасаения были некоординированными, полностью координировались они в течение трех-четырёх дней. Мы изучали память на место запятывания, учитывая время запоминания местонахождения предъявленной нами пищи после ее комплексного восприятия голодными животными, и время запоминания собственной кладовой.

Эксперименты по изучению памяти голодных животных на местонахождение пищи начинались с пятимесячного возраста по модифицированной для полевых условий методике И. С. Беритапвили [1968]. К заранее вырытой яме с мясом (15×15 см) подводили голодное животное, которому давали возможность увидеть, понюхать и съесть несколько кусков приманки, после чего животное уводили,

животными конкретного местонахождения приманки общее направление поиска сохранялось, причем иногда они находили ее после продолжительного поиска. Столь короткое время запоминания места приманки кажется парадоксальным. Ведь во всех случаях места запрятывания мяса не имели ориентира. Тогда начали закапывать приманку как у естественных, так и у искусственных ориентиров и обнаружили, что все животные в подобных опытах помнили место приманки не менее трех суток.

Далее, мы попытались изучить время запоминания кладовой, сделанной самим зверем. Единственным тестом служило время, в течение которого животное пыталось охранять собственную кладовую от конкурентов. Оно составило не более 4 час. Затем волк уже не реагировал агрессивно на разсрнение собственной кладовой (вообще-то волки четко реагируют на всякое копательное движение другой особи или нану имитацию копательных движений).

Возникает вопрос — какой же биологический смысл может иметь поведение запасаения пищи, если местонахождение кладовой не запоминается надолго? Мы стали изучать распределение кладовых на освоенной волками территории. Площадь ее определяли так: группу из четырех и более зверей в возрасте от одного года выпускали на свободу без каких-либо ограничений передвижения. Освоенной считали территорию, границы которой не пересекало ни одно животное после недельного на ней пребывания, она составляла 5—6 км².

Далее эксперименты проводились в двух вариантах. В первом — экспериментальных животных привязывали к границе освоенной территории, а в центре ее выпускали кролика, у которого заранее был выработан оборонительный условный рефлекс (оставаясь на одном и том же месте более полуминуты, кролик получал электрический разряд). Через 30 мин спускали одного полусытого волка, который по следу жертвы находил, убивал и съедал часть ее, закапывал остатки. Подобные опыты многократно проводились с каждым зверем, чтобы избежать совпадения мест поедания жертвы в разных опытах. Во втором варианте одновременно принимали участие по две группы волков. Каждой группе мясо давали в одном и том же месте через день, а в остальные дни места кормежки были случайными. В первом варианте эксперимента «свои» кладовые на освоенной территории распределены равномерно, без каких-либо концентраций. Выпуская сюда голодного волка, мы заметили, что он отыскивает кладовые случайно и не отличает «своих» от «чужих». Поиск ведет по всей освоенной территории. Поисковая активность высокая. При этом условии сам факт высокой вероятности случайного нахождения любой кладовой возможно может компенсировать кратковременное запоминание местонахождения собственной кладовой. А кратковременное запоминание должно происходить в силу того, что запасает пищу сытое животное, что, в свою очередь, понижает мотивационно-эмоциональный уровень, необходимый для долгосрочного запоминания.

Во второй серии опыта голодный волк начинал поиск с места обычной кормежки, где плотность кладовых наибольшая. После того как на-

ходки закопанного корма становились реже, чем одна в 10—15 мин, поиск распространялся на всю территорию. Отсюда можно допустить, что в естественных условиях хищники в основном целенаправленно ищут кладовые в местах постоянных и удачных охот. Методы транспортировки пищи во время запасаения у волков разные. Пища транспортируется в пасти или в желудке, откуда впоследствии отрыгивается. Животные, выросшие в группе с уже сформированным социальным статусом каждой особи, применяют метод транспортировки в зависимости от своего ранга в группе. Доминирующие звери могут транспортировать пищу и в пасти и в желудке, а подчиненные же — только в желудке, чтобы лучше ее сохранить. Расстояние от места поедания до места запасаения с возрастом увеличивается. Максимальное расстояние составило по прямой 225 м.

Возвращаясь к литературным данным [Mesh, 1971], нужно упомянуть, что волки четко находят крупные остатки добычи, т. е. хорошо запоминают место удачной охоты. Данный факт хорошо иллюстрирует А. Д. Поярко [1980, с. 118]. «Волки входят в район ранее добытой жертвы прямо, так как хорошо знают и помнят эти места. Выйдя на такое место, они петляют и рыскают... расходятся, каждый ищет сам по себе». Далее волки находят растасканные куски, видимо, с помощью обоняния. По данным С. А. Корытина [1970, 1979], волки могут уловить запах с расстояния до 100 м.

Развитие охотничьего поведения. Исследование поведения волчат при первом предъявлении им живой жертвы (волчатам в возрасте 3 месяцев предъявлялись мыши и кролики) показали, что у волчат активизируется игровое поведение, которое постепенно переходит в активную исследовательскую реакцию с попыткой «пробы на зуб». Во всех случаях, когда жертва убегает, хищник преследует и обычно убивает. После этого продолжает трепать и жевать ее; жует в основном уши и пахово-брюшную область, в конце концов, повреждает кожный покров и тогда уже поедает. При повторном предъявлении жертвы полностью отсутствует игровая и исследовательская активность и, независимо от того, двигается жертва или нет, развивается типичное охотничье поведение. Когда необученным щенкам предъявлялось чучело кролика, проявлялась исследовательская активность. Если чучело падало или перемещалось, у щенков моментально развивалась игровая активность, которая постепенно снижалась до полной потери интереса.

Приблизительно таким же образом реагируют более взрослые (от семи месяцев до года) необученные волки на первое предъявление жертвы. Но в их поведении полностью отсутствуют игровые элементы, заменяемые пассивно-оборонительным поведением. Оно тоже исчезает в течение 5—10 мин, и хищник продолжает исследовательскую активность с пробой на зуб. При сопротивлении жертвы включается агрессивное поведение, завершающееся умерщвлением жертвы. Если он убивает жертву, не повреждая шкуру (2 случая из 10), то некоторое время хищник сохраняет исследовательскую активность, а затем теряет всякий интерес к ней. Как скоро это происходит? Оказалось, что волк довольно долго следит за убитой жертвой и старается пресечь попытки посторонних (волки, человек) приблизиться к труп. Отогнав соперника, он возобновляет исследовательскую активность, снова тискает труп зубами, вылизывает брюхо. При повторном предъявлении жертвы поведение почти взрослых волков развивается так же, как у 3-месячных волчат.

В контрольном эксперименте наблюдали за поведением выпущенных в лес трех ручных, но необученных охоте, 4-месячных волчат. Первые три дня они ничего не ели (корм им не давали), на четвертый стали собирать и поедать опавшие плоды кизила и ежевики, на шестой поймали первую мышь, а на восьмой день уже все они питались мышами. На пятнадцатый день волчата начали успешно охотиться за привезенными нами на участок их обитания кроликами. Итак, на основе инстинктивной реакции преследования и схватывания движущейся живности для 3—12-месячных волчат возможно самостоятельное обучение охоте.

При изучении (в опыте) приемов борьбы с крупной жертвой неопытным волкам старше одного года предоставляли возможность охоты на ослон. Во всех случаях ($n=12$), увидев жертву, волк обходил вокруг нее и нападал сзади, хватая ее за круп или реже за хвост и ноги. Хищник перебирает варианты для более успешной остановки и умерщвления жертвы. Надо заметить, что в пробах умерщвления доминировали хватки в область брюха. В рассматриваемом случае жертва была убита после хватки ее за горло. Во всех последующих предъявлениях крупной жертвы хищник начинал борьбу с того приема, который до этого был удачным. Таким образом, охотничье поведение развивается на базе инстинктивных поведенческих реакций и элементов, которые в процессе онтогенеза обростают приобретенными условнорефлекторными элементами.

Родительское поведение. Первые элементы родительского поведения у волков появляются в возрасте восьми месяцев. Попытки провокации родительского поведения мы осуществляли у более юных зверей. Так, 5-месячным волчатам предъявляли щенков собаки. В этом возрасте обычно развивается охотничье поведение. Только к восьми месяцам у волчат появляются первые элементы родительского поведения. К их числу можно отнести исследовательскую реакцию (без пробы на зуб) с помахиванием хвоста и поскуливанием. В течение нескольких часов реакция усиливается, и волчонок пытается охранять новорожденного щенка. В дальнейшем развивается подставка к сосанию (после непосредственного контакта). В наших наблюдениях звери начинают применять отрыжку не ранее 10—11 месяцев. При возможности выбора годовальными волками между новорожденными волчатами и новорожденными щенками собак предпочтение отдавалось волчатам, но когда предъявлялись только собачьи щенки, родительское поведение развивалось в полной мере. Сравнивая поведение по отношению к собственным волчатам и к приемышам как половозрелых, так и неполовозрелых волков, мы не нашли никакой разницы между самками и самцами. Примечательно, что иногда у нерожавших половозрелых самок при этом начиналась лактация. Наблюдая в естественных условиях за развитием месячных волчат после того, как их мать убили (остался ли в живых самец неизвестно), мы отметили, что щенков выкармливали два переряка.

Развивающийся с 8-месячного возраста родительский инстинкт способствует выживанию прибылых в самых жестких условиях и вместе с тем ко времени полового созревания переряков у них уже сформированы все компоненты родительского поведения. Напрашивается сравнение этих наблюдений с игрой детей в куклы — раннее появление потребности самых разных животных в освоении родительского поведения.

Всё сказанное подводит к заключению, что в основе формирования поведения волка находится пищевое поведение. Даже чисто социальные стороны группового поведения в определенной мере вытекают из решения

пищевых проблем. Корни родительского поведения также обнаруживаются в пищевом поведении. Ни экспериментальные исследования, ни полевые наблюдения в отдельности недостаточны для полного понимания онтогенеза поведения волка. Только в сочетании обоих приемов исследования видится возможность новых выводов в решении крайне интересной проблемы.

Элементарная рассудочная деятельность и сложные формы поведения

Высокий уровень внутривидового полиморфизма волков в сочетании с пластичностью поведения обеспечил их адаптацию к различным экосистемам и влиянию человека. Существует тенденция к разделению популяций волка на две группы: малонарушенного и антропогенного ландшафтов. Первые живут в глухих местах и избегают человека, вторые тяготеют к населенным пунктам и питаются в значительной степени падалью и домашними животными [Гештнер и др., 1967, Кудактин, 1980]. Основой такой дивергенции служит, скорее всего, неоднородность популяции по генетически детерминированной выраженности оборонительного поведения по отношению к человеку [Крушинский, 1980]. Однако нельзя исключить и влияние особенности социального поведения каждого конкретного животного. Как указывает Зимен [Zimen, 1976a], низкоранговые волки легче вступают в контакт с человеком и собаками. Исключительно интересной адаптацией к выживанию нарушенной человеком популяции волка является их гибридизация с собаками [Рябов, глава 7].

Результаты наблюдений за отношением выросших и живущих в неволе волков к собакам свидетельствует о наличии четких возрастных изменений реакции [Соколов и др., 1980]. Для волчат характерна положительная реакция на собак, которая может изменяться в зависимости от реакции взрослых волков. Последние при виде собаки не только проявляют агрессивное поведение, что само по себе способствует выработке у волчат подобных действий, но и препятствуют контактам прибылых с собаками. Таким образом, у волчат может формироваться устойчивый комплекс оборонительного поведения по отношению к собакам. Если собаки являются обычной добычей родительской пары, повышается вероятность раннего формирования охотничьего поведения по отношению к ним, что подтверждается данными Н. А. Зворыкина [1950].

С возрастом происходит увеличение доли негативных реакций, в первую очередь на мелких собак. Мы предполагаем, что происхождение реакций на мелких и крупных собак различно. Реакция на мелких собак скорее гомологична таковой на лисицу, енотовидную собаку, которых волки стремятся убивать, хотя не всегда используют в пищу. По нашим наблюдениям, у волчат в возрасте 5—6 месяцев закономерно появлялась негативная реакция с элементами охотничьего поведения на мелких собак, лисиц и енотовидных собак, что совпадает по времени с формированием комплекса охотничьего поведения. Все это позволяет считать, что

реакция волков на лисиц, мелких собак и еотовидных собак имеет одно происхождение и близка к реакции хищника на жертву. Крупная собака, по всей видимости, воспринимается как другой волк. Негативная реакция в этом случае развивается после 10—12 месяцев, когда, по нашим наблюдениям, у живущего в группе волка в основном уже сформированы социальные связи и появление незнакомого волка вызывает агрессию.

Мы убеждены, что для взрослого волка (возраст более 2 лет) нормально негативное отношение ко всем собакам, кроме хорошо знакомых, которые воспринимаются, по-видимому, как члены группы. Отношение к ним включает комплекс реакций, который наблюдается между волками одной группы. Взрослый волк, негативно реагирующий на незнакомых собак, может полностью изменить свое отношение к ним, оказавшись в вынужденной социальной изоляции. В наших опытах четырехлетняя волчица, проявлявшая охотничье поведение при виде незнакомых собак, резко изменила свою реакцию после полуторамесячного пребывания в полной изоляции от волков. У нее появился весь комплекс позитивных реакций на собак — активное подчинение, приглашение к игре, — при полном отсутствии агрессивного или охотничьего поведения. По-видимому, социальная изоляция в естественных условиях может создавать предпосылки для скрещивания волков с собаками.

Сопоставляя полученные нами данные с результатами полевых наблюдений, мы склонны предположить несколько вариантов взаимоотношений волков и собак в естественных условиях. При нормальной половозрастной структуре популяции волка (есть матери, переряжки, прибылые) возрастает вероятность возникновения негативных реакций прибылых на собак. Это достигается за счет ограничения контактов молодняка с собаками из прилегающих населенных пунктов и может усиливаться в случае использования родительской парой волков собак в пищу. То есть, к окончанию полового созревания у волка должен выработаться устойчивый комплекс агрессивных реакций на собак, что резко уменьшает возможность скрещивания между ними. При нормальной структуре популяции волка существует механизм поведенческой репродуктивной изоляции волков и собак.

Различные варианты нарушения структуры популяции волка должны неодинаково влиять на состояние репродуктивной изоляции. Гибель прибылых, так же как и гибель переряжков, вряд ли может оказать значительное влияние. Гибель переряжков, однако, менее безразлична, поскольку ведет к ослаблению контроля за деятельностью прибылых. Это происходит, в первую очередь, из-за того, что матери вынуждены тратить больше времени на добывание пищи, что увеличивает вероятность контактов волчат с собаками. Гибель матерых не всегда приводит к гибели выводка, т. к. родительские функции в значительной мере могут осуществлять переряжки и молодые волки, не участвовавшие в размножении в этом году. Но деятельность волчат они контролируют менее жестко не обучают детенышей тонким особенностям взаимодействий со средой, включая формирование социальных и половых предпочтений. В этом случае вероятность установления и сохранения позитивной реакции на со-

бак повышается, что ведет к нарушению репродуктивной изоляции и возрастанию возможности гибридизации с собаками.

Существенное снижение численности волков наряду с нарушением структуры популяции ведет к тому, что гибридизация с собаками может стать обычным явлением. Стремление к социальным контактам у зверей-одиночек чрезвычайно велико, и негативная реакция может угасать даже у матерых. Это полностью подтверждается данными о появлении гибридов в Воронежской, Рязанской и других областях после существенного снижения там численности и нарушения структуры популяции волка.

Говоря о приспособлении волков к человеку, нельзя не коснуться вопроса об их опасности. Деятельность человека вызывает выраженную ориентировочную реакцию волков, их интерес. Н. А. Зворыкин [1939] отмечает «напряженное внимание» волков по отношению к человеку, «большую наблюдательность», они хорошо знают людей, постоянно живущих в данной деревне, отличают человека с ружьем от невооруженного, по-разному реагируют на них [Павлов, 1982]. В Кавказском заповеднике при отсутствии преследования со стороны человека волки наблюдают за туристами, часто попадают на глаза людям, подбирают отбросы и т. п. [Кудактин, 1980]. Детальные исследования, проведенные на о-ве Айл-Ройал, привели к совершенно определенному выводу о безопасности лесного волка Северо-Американского континента для человека [Mech, 1970]. Хотя тщательный разбор каждого случая нападения волков на людей и не проводился, по-видимому, не совсем целесообразно распространять эту точку зрения на волков Евразии. Врожденные предпосылки для нападения здорового волка на человека существуют.

У волков и собак в общих чертах сходно оборонительное поведение. У тех и у других наблюдается очень большая изменчивость отношения к человеку. Как у собак, так и у волков проявляется как агрессивное (активно-оборонительное), так и трусливое (пассивно-оборонительное) поведение по отношению к незнакомому человеку. Конкретно оно обуславливается по меньшей мере тремя группами факторов: генотипически; условиями онтогенеза и социального воспитания — агрессия или, напротив, боязнь человека может быть семейной традицией, поддерживаемой одним из матерых волков в семейном сообществе, поведением человека при встрече с волком. Механизм осуществления оборонительного поведения определяется количественным соотношением выраженности неустойчиво сбалансированных реакций агрессии и страха [Крушинский, 1960].

У волков, даже выращенных в неволе и утративших часть естественного страха перед человеком, как правило, доминирует пассивно-оборонительная реакция: большинство из них при подходе к клетке незнакомого человека отходят в задний угол. И. П. Павлов и К. М. Петрова [1973] сравнили агрессивное и пищевое поведение собаки с двумя чашами весов. Чем больше «груза», т. е. чем больше выражена одна из форм поведения, тем сильнее перевешивает та или другая чаша весов.

Такая же зависимость наблюдается и между активно- и пассивно-оборонительными реакциями. У волков, в большинстве своем, пассивно-

оборонительный «груз» перевешивает, блокируя тем самым реакцию агрессии. Как показали Вулпи и Гинзбург [Woolpy, Ginsburg, 1967], если приучать отловленного в естественных условиях волка к человеку, т. е. находиться по несколько часов в день в его вольере, через два-три месяца он перестает бояться человека. По мере угасания боязни человека у волка начинает проявляться реакция агрессии, зверь в этом периоде приучения становится опасным. Еще через несколько месяцев происходит угасание агрессивной реакции. Волк проявляет активное подчинение по отношению к человеку, позволяет себя гладить. Процесс приучения закончен.

Что же представляют из себя европейские волки по комплексу их оборонительного поведения? Волки, воспитанные в виварии при МГУ, в щенячьем возрасте проявляют ту или иную степень пассивно-оборонительного поведения, которая довольно быстро исчезает по отношению к лицам, с ними общающимся, происходит социализация на человека. У большинства зверей боязнь незнакомого человека сохраняется во взрослом состоянии. Агрессию обнаружить удастся не у всех волков. Из 22 зверей, воспитанных в нашем питомнике, агрессия по отношению к незнакомому человеку, проявилась в двухлетнем возрасте у 6 животных, у 9 она была выражена очень слабо, у 7 ее вообще не было. В то же время только у одного из 6 агрессивных волков практически не было пассивно-оборонительной реакции, т. е. трусости. Этот волк всегда стремился напасть на незнакомого человека, к знакомым же относился терпимо, хотя реакция агрессии могла проявиться в любой момент.

Несмотря на ограниченность выборок, приведенные данные дают основание полагать, что около 30% волков средней полосы России потенциально способны напасть на человека. Не нападают они на людей, несомненно, потому, что у всех зверей в природе имеется мощный блок, купирующий агрессию, — врожденная пассивно-оборонительная реакция, боязнь человека [Крушинский, 1980]. Она является тем самым фактором, который обеспечивает безопасность человека от нападения на него волков. Однако при встрече человека с волком возможны такие условия, при которых пассивно-оборонительный блок не сможет затормозить реакцию агрессии. Причины могут быть разными. Во-первых, волки опасаются далеко не всякого человека. Больше всего они боятся мужчин, меньше женщин и почти не боятся детей. Это мы постоянно наблюдаем на волках нашего вивария. Во-вторых, очень большую роль играет поведение человека при встрече. Если человек убегает или уходит от волка, то у последнего ослабевает пассивно-оборонительная реакция или, вернее, возрастает активно-оборонительная. В этот момент может проявиться реакция агрессии.

Все сказанное относится к рассмотрению возможного механизма проявления и выражения оборонительных реакций у волков, исследованных при вольерном содержании. Но оно, к сожалению, соотносится с теми факторами, которые происходят при встрече диких волков с населением. Случаи эти, к счастью, редки. Наиболее обстоятельный материал, основанный на документальных данных, о нападениях волков на людей дан

М. П. Павловым [1965, 1982]. Тщательный анализ привел его к выводу о том, что наиболее часто волки нападают на детей. Это, как правило, старые волки либо животные, потерявшие зубы при освобождении из капканов. Нападения на людей происходят в основном в те периоды, когда источники питания хищников оказываются весьма ограниченными. В. Козлов [1968] ясно указывал, что волки избегают человека и, как правило, не нападают на него. Однако редкие случаи все же существуют. Причины, вызывающие эти исключения, в каждом конкретном случае, к сожалению, не выяснены. На возможность нападения здоровых волков на людей указывает также М. Зверев [1980].

Приведенный анализ механизма реффлекторного осуществления оборонительного поведения волков приближает к объяснению этих случаев — как к комбинации резко выраженной агрессии и слабо выраженной трусости у хищника. Поэтому, кроме того непосредственного вреда, который волки приносят животноводству, мы обязаны ограждать от него жителей. Даже если эта опасность угрожает людям редко, должны быть приняты меры к ее устранению. И единственный вывод, который должен быть сделан, — это научно обоснованное регулирование численности волков. Ведь, медведь, убивающий домашний скот и иногда нападающий на людей, не объявлен хищником, подлежащим уничтожению. Более того, приняты меры к ограничению охоты на него. Тигр, представляющий несомненную опасность для человека и домашних животных, находится под строгой охраной. Конечно, при поступлении сигнала о нападении или даже попытке нападения волка на человека, должны быть приняты экстренные меры. В этом случае вопрос должен решаться так же, как при появлении людоедов-тигров или медведей.

Необходимо еще раз подчеркнуть чрезвычайно большую пластичность поведения волков. Одним из ее механизмов является система оборонительного поведения. Пассивно-оборонительный рефлекс может рассматриваться как основа огромной осторожности, наблюдаемой у волков. Эта реакция в комплексе с чрезвычайно развитым ориентировочным рефлексом обуславливает боязнь волками всяческой новизны в среде их обитания. Другим механизмом, обеспечивающим высокую степень пластичности поведения волка, служит элементарная рассудочная деятельность. Для волка она имеет значение важного фактора адаптации. Поэтому для объяснения сложных особенностей поведения волка необходима объективная оценка его рассудочной деятельности.

Л. В. Крушинский [1966] определяет рассудочную деятельность как выполнение животным в новой ситуации адаптивного поведенческого акта на основе оперирования эмпирически уловленными законами, связывающими предметы и явления внешнего мира. Нами были использованы две методики, позволяющие оценить уровень развития рассудочной деятельности: способность к экстраполяции направления движения пищевого раздражителя и способность к оперированию эмпирической размерностью фигур.

Экспериментальное изучение способности к экстраполяции проводилось по стандартной методике [Крушинский, 1958]. Опыт ставили следующим образом:

волк получал корм через вертикальную щель в середине непрозрачной ширмы в одной из двух, стоящих рядом, кормушек, которые могли двигаться вдоль ширмы. После того как животное начинало есть, кормушки раздвигались и скрывались из поля зрения животного. Чтобы найти исчезнувший корм, волк должен экстраполировать направление его движения и обойти ширму с той же стороны (правильное решение). Обход со стороны пустой кормушки — неправильное решение. Отсутствие обхода ширмы в течение минуты — отказ от решения. Корм продвигали то в правую, то в левую стороны по специально разработанной схеме. Запахи и звук двигающихся кормушек не оказывали влияния на успех решения задачи. При правильном решении задачи несколько раз подряд ее усложняли. Для решения усложненных вариантов животному необходимо не только правильно определить направление движения приманки, но и сделать поправку на положение своего тела относительно движущегося раздражителя [Крушинский, 1977].

Эксперименты были проведены на 15 волках. При первом предъявлении задача была решена всеми волками ($P > 0,01$). При последующих предъявлениях наблюдалось некоторое снижение числа правильных решений. Это закономерное явление для всех хорошо экстраполирующих видов животных связано с тем, что при решении предлагаемых задач животные испытывают определенные трудности, которые приводят к невротическим состояниям.

При многократных предъявлениях задачи можно выделить две тактики поведения волков, используемых ими в процессе решения: 1) адекватное поведение — у животного с самого начала с течением опытов происходит нарастание числа правильных решений и оно достигает критерия решения. После этого волку предъявляют усложненные варианты задачи. Именно в этом случае решение происходит на основе экстраполяции направления движения раздражителя; 2) стереотипное поведение — животное обходит ширму только с одной стороны независимо от направления движения корма, получая при этом подкрепление в половине обходов.

В ходе решения основного варианта задачи адекватная тактика наблюдалась у 13 волков и только 2 волка проявили стереотипное поведение. После применения специальных методических приемов эти волки обучались правильному решению задачи [Сотская, 1978]. Усложненные варианты задачи также были решены большинством волков.

Вторым параметром, позволяющим производить объективное изучение элементарной рассудочной деятельности животных, является способность к оперированию эмпирической размерностью фигур [Крушинский, 1968]. При решении этой задачи животное должно из пары предлагаемых ему фигур (объемная и плоская) выбрать объемную, в которую может быть помещена объемная приманка. Эксперименты по изучению способности волков к решению данной задачи проводили при многократном предъявлении различных пар объемных и плоских фигур с подкреплением правильного выбора. Методика и установка для проведения экспериментов подробно описаны ранее [Крушинский, 1977].

Опыты по данной методике проведены на 12 ручных волках. При первом предъявлении восемь волков решили задачу правильно (выбрали объемную фигуру), а четыре — неправильно (выбрали плоскую). Разность недостоверна, хотя, по-видимому, можно говорить о тенденции к преобладанию правильных решений. При многократных предъявлениях каждый раз новой пары фигур волки обучались выбирать достоверно

чаще объемную фигуру ($P > 0,001$). Графики процесса обучения различных волков выявляют значительные индивидуальные различия в скорости обучения.

При исследовании элементарной рассудочной деятельности животных основным критерием ее оценки служат результаты первого решения предлагаемой задачи. Явно выраженная тенденция к преобладанию правильных решений в сочетании со способностью к обучению решению при многократных предъявлениях волков и собак (кривая обучения волков идет намного более круто, чем у собак) свидетельствует о том, что волки обучаются решать данную задачу значительно быстрее, чем собаки.

Экспериментальное исследование позволяет дать оценку относительного уровня развития элементарной рассудочной деятельности волков по сравнению с другими хищными млекопитающими. Так, бурые медведи находятся на более высоком уровне развития рассудка, чем волки. Если волки, как было показано в наших экспериментах, не всегда способны экстренно улавливать основной принцип структуры задачи, то практически все бурые медведи адекватно решали ее без предварительного обучения [Крушинский и др., 1981].

Для того, чтобы составить наиболее полное впечатление об элементарной рассудочной деятельности волков, было проведено сравнение их с представителями других диких видов семейства собачьих: шакалом, красной лисицей, серебристо-черной лисицей, енотовидной собакой, собакой и др. [Сотская, 1978; Крушинский и др., 1980]. Волки решили (рис. 122) все предъявленные им экстраполяционные задачи лучше, чем шакалы, енотовидные и домашние собаки. Близки к ним результаты решения за-

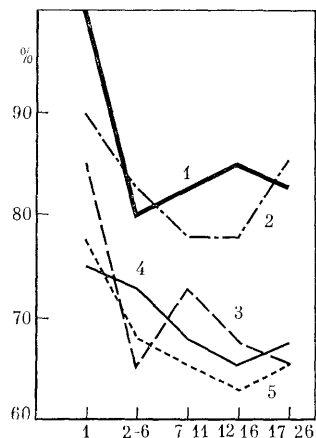


Рис. 122. Решение экстраполяционной задачи представителями сем. собачьих

1 — волк;
2 — красная лисица;
3 — собака;
4 — шакал;
5 — енотовидная собака; ордината — число правильных решений (в %), абсцисса — число предъявлений задачи

дач красными лисицами. Впрочем, нужно отметить, что все представители семейства обладают хорошо выраженной способностью к экстраполяции. Это, вероятно, обусловлено относительно высоким уровнем организации головного мозга этого семейства [Андреанов, Меринг, 1959; Radinsky, 1969, 1971, 1973]. Также надо заключить, что и рассудочная деятельность волков развита несколько лучше, чем у собак. Доместикация, уменьшившая давление естественного отбора, привела к некоторому снижению уровня развития рассудочной деятельности собак по сравнению с их предком. Сходное явление наблюдается и при сравнении диких и доместцированных лисиц.

Наряду с высокоразвитым уровнем рассудка важнейшим фактором адаптации волка является сложнейшее социальное поведение. Нами

[Крушинский, 1972] было высказано предположение о существовании положительной обратной связи между рассудочной деятельностью и социальным поведением. Высокий уровень рассудочной деятельности волка предполагает наличие соответствующего уровня социальной организации. Однако литературные данные противоречивы. Многие авторы сообщают о наличии гибкой и пластичной структуры группы, о тонких поведенческих механизмах, блокирующих внутривидовую агрессию и обеспечивающих замену боевых столкновений ритуальными, о совершенстве и согласовании действий отдельных членов группы при охоте на копытных; о существовании традиций, передающихся внутри стаи от поколения к поколению, благодаря участию в выращивании потомства всех членов группы и т. д. [Pimlott, 1967a, в; Mech, 1970; Foz, 1974; Крушинский, 1977]. В то же время есть работы, свидетельствующие о жесткой иерархии внутри групп, о столкновениях, заканчивающихся гибелью одного из животных, о неумелой охоте волков на крупных копытных, об уничтожении несообразного пищевым потребностям количества жертв, особенно среди домашних животных и т. п. [Крайслер, 1968; Ballenberg et al., 1975; Zimen, 1976a; Макридин, 1979].

Мы попытались дать количественную характеристику некоторых особенностей социального поведения волков, доступных для их изучения в неволе. Было выращено 11 волков, которые составляли две группы. Группа 1 была сформирована из двухлетней самки и усыновленных и выращенных ею пяти чужих волчат, взятых в трехнедельном возрасте. Группа 2 — из трех волков, выращенных вместе и прибылого и волчицы, моложе их на три года, выращенной отдельно. Наблюдения проводились не ранее, чем самому молодому члену группы исполнилось полтора—два года. Для характеристики структуры групп использовался следующий методический прием: регистрировались 18 специально выделенных видов сигналов, демонстраций и взаимодействий, которые наблюдались у волков в тестируемой ситуации. Тест заключался в том, что волки получали свой рацион в виде одной части говьяжьей туши за несколько суток и сами делили его. В общей сложности в 153 опытах было зарегистрировано 27 843 различных сигналов, демонстраций, взаимодействий.

Для оценки структуры групп мы сравнивали коэффициент агрессивности (отношение суммы агрессивных сигналов и демонстраций к произведению числа минут наблюдения и числа членов группы) разных групп, его сезонную динамику, число дистантных и контактных взаимодействий, количество и состав сигналов и демонстраций отдельных особей, скорость и возможность получения каждым животным необходимого количества пищи, наличие повреждений после агрессивных столкновений и т. п. Было показано, что существуют определенные отличия между группами, которые заключались в следующем.

Абсолютные значения коэффициента агрессивности (K_{agr}) и его разброс в группе 2 по сезонам устойчиво превышают таковые в группе 1 (рис. 123). В группе 1, несмотря на наличие большого числа контактных взаимодействий, отсутствуют не только тяжелые травмы, но и повреждения кожных покровов, обычные в группе 2. Таким образом, для группы 1 характерны высокоритуализованные столкновения, при ограниченно высоком уровне агрессивности, а в группе 2 — наоборот.

Порядок кормления, устанавливаемый самими волками в группе 2, был постоянен и стереотипен. В группе 1 он гибко изменялся в зависимости от пищевой заинтересованности отдельных животных, времени года и

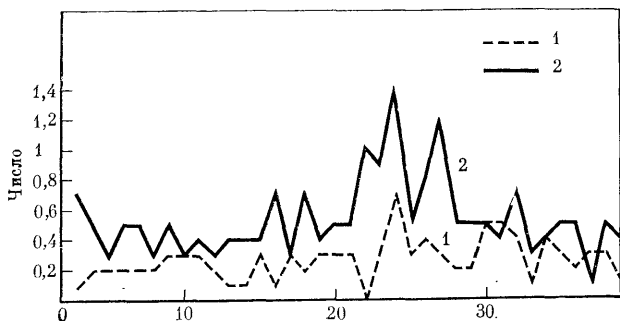


Рис. 123. Сезонная динамика коэффициента агрессивности (К. агр.)

1 — группа 1;

2 — группа 2;

ось ординат — К. агр. $\% / \text{с}$,

ось абсцисс — номер опыта

ряда других факторов, не всегда поддававшихся учету. Характерной чертой этой группы являлось проявление в конфликтной ситуации неагрессивных взаимодействий, отношений лояльности, взаимных уступок, в том числе высокоранговых животных по отношению к низкоранговым. Здесь же наблюдается большое число так называемых «просьб» — неагрессивных сигналов, адресованных волком, не имеющим в данный момент своего куска мяса другому, имеющему. Не исключено, что эта демонстрация происходит от многократно описанной [Mech, 1970; Fox, 1971] «просьбы» отрыжки, демонстрируемой щенками по отношению к взрослым животным. Высокранговые животные группы 1 нередко уступали свои куски мяса низкоранговым, могли разрешать им есть рядом от того же куска или подбирать возле себя обрывки мяса. Наблюдалось кормление отрыжкой взрослых животных. Группе 2 подобное поведение было почти не свойственно. Только в период гона и ценности доминирующей волчицы там отмечено кормление ее отрыжкой. В этот период в группе 2 отмечено значительное повышение агрессивности, в отличие от группы 1.

Для графического изображения этих отличий нами предложена следующая схема. Для каждого животного построен график зависимости числа агрессивных действий, адресованных им группе (ось ординат) от числа агрессивных действий остальных членов группы, адресованных ему (ось абсцисс). Такое соотношение, разумеется, будет подвержено некоторым колебаниям в ходе опытов и, в конечном итоге, мы получим некие области, характеризующие место животного в группе. В том случае, если структура группы определяется иерархией, основанной почти исключительно на агрессии, можно ожидать, что центры областей, характеризующих агрессивность отдельных животных, будут располагаться по некоторой гипотетической гиперболе: α — волк максимально приближен к оси ординат и удален от оси абсцисс, ω — волк — к оси абсцисс, а остальные располагаются между ними. Если же структура группы основана на гибком разделении поведенческих ролей и отношениях лояльности между отдельными животными, то можно ожидать иного распределения областей относительной агрессивности. Например, низкоранговые животные будут вообще отличаться незначительным участием в агрессивных столкновениях. Возможно и выделение одного или нескольких контролирующих животных, обеспечивающих соблюдение порядка кормления в группе, что выразится в растянутости соответствующей области вдоль оси ординат.

При сравнении разных групп распределение областей относительной агрессивности оказалось близким к ожидаемому. Так в группе 1 с ее лабильной структурой, несвойственной иерархии даже в повторяющейся ситуации, наблюдалось столбчатое распределение областей со значительным их перекрыванием, т. е. струк-

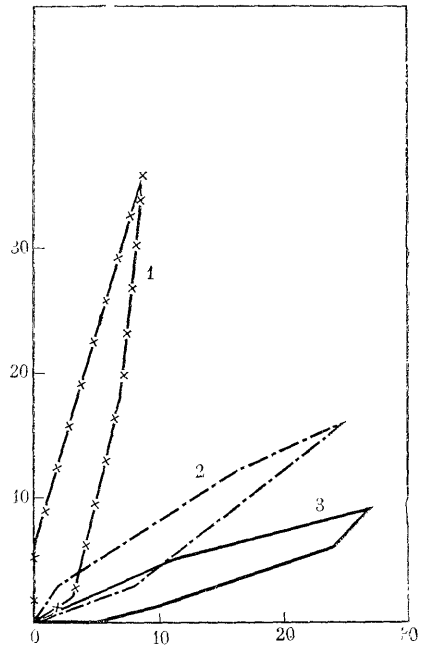
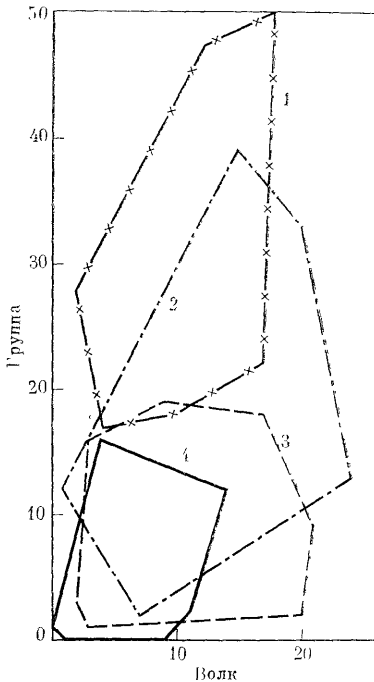


Рис. 124. Области относительной агрессивности для самцов группы 1

1 — α -волк; 2 — β -волк; 3 — γ -волк; 4 — ω -волк; ось ординат — число агрессивных демонстраций волка группе, ось абсцисс — число агрессивных демонстраций группы волку

Рис. 125. Области относительной агрессивности для самцов группы 2

1 — α -волк; 2 — β -волк; 3 — γ -волк; ось ординат и абсцисс — см. рис. 124

тура группы оказалась основанной не только на агрессии (рис. 124). В группе 2 распределение областей оказалось близким к теоретически ожидаемому для жестко-иерархической структуры (рис. 125).

Помимо собственно факта существования разных типов структуры групп важным является сравнение их биологической значимости. Одним из показателей адекватности поведения группы в целом в наших экспериментальных ситуациях может служить скорость получения каждым животным необходимого ему минимального количества пищи и общее физическое состояние зверей. В группе 1 все ее члены получают некоторый «прожиточный минимум», а зачастую и полностью распределяют и поглощают свою норму в интервале от 20–30 до 60 мин. Рекорд группы — распределение между всеми волками сильно замороженного куска весом 36 кг за 2,5 мин. Все животные нормально упитаны примерно в одинаковой степени и не имеют травм. В группе 2 подобный быстрый раздел пищи вообще не наблюдался. Нередко можно было видеть, как

через 5—6 час, а то и через сутки от пачала опыта, пресытившиеся доминанты продолжали отгонять голодных низкоранговых зверей от почти нетронутого куска мяса. Состояние зверей резко отличалось: доминирующие особи были упитаны выше нормы, подчиненные же — худые, покрыты шрамами и ссадинами.

Таким образом, по основным чертам пищевого поведения группа 1 оказалась более похожей на естественную стаю волков, которая описана, например, А. Н. Кудактиным [1977], т. е. стаю, сформированную на основе семьи, и присущую, как можно полагать, районам с малонарушенной популяцией, состоящей из ряда семейных групп, разделивших между собой определенную территорию. Характерной особенностью таких стай, кстати, является ограничение числа размножающихся пар волков, т. е. авторегуляторные механизмы стабилизации численности [Mech, 1970].

Структуру группы 2 нам представляется целесообразным сопоставить с наблюдавшимися В. П. Макридиным [1978] объединениями волков, для которых отмечены высокий уровень агрессии, большое число уничтоженных копытных, значительно превышающее реальные потребности хищников в пище. Последнее, на наш взгляд, может быть прямо связано со структурой группы: пока доминирующие волки кормятся у одной добычи, подчиненные особи, оставаясь длительное время голодными, могут организовывать повые охоты. При появлении в подобной группе молодняка такое поведение в результате обучения передается и становится постепенно семейной традицией. Можно предположить, что высокий уровень агрессивности и отсутствие отношений лояльности, наблюдаемые в группе случайно объединенных взрослых или молодых животных, должны вести к увеличению числа уничтожаемых жертв. Наиболее доступной добычей при подобной стратегии являются, естественно, домашние животные. Переходу к охоте на домашних животных способствует, разумеется, и большая трудность охоты на диких копытных, требующая четкой согласованности действий между всеми членами группы. Подобное же почти недостижимо, если структура группы определяется только соотношением агрессивности отдельных животных.

Резюмируя, следует с уверенностью сказать, что структуру группы определяет прежде всего история формирования, т. е. ее генезис, а также особенности социального онтогенеза доминирующего животного. Подобные данные получены нами не только на волках, но и при сопоставлении генезиса и структуры групп у разных пород собак при вольерном содержании. Мы полагаем, что следует четко разделять группу, сформированную на основе семьи, и группу, собранную из взрослых или только молодых животных. В пользу этого свидетельствуют и данные о том, что период социализации у собачьих не бесконечен, т. е. затруднено образование новых социальных связей после определенного возраста и низкая прочность таких связей в конфликтных ситуациях. Крайне важны для животного особенности раннего онтогенеза: существование контактов со старшими особями, обучение ими. В сборной группе, неизбежно возникающей в нарушенной популяции, следует ожидать форми-

рования нелабильной, дефектной структуры. Не исключено, что усиление вредных хозяйственных эффектов деятельности волка в ряде случаев основано на замене хорошо адаптированных к данной экосистеме лабильных групп на имеющие жесткую иерархию. По-видимому, в дальнейшем, по мере возникновения и передачи традиций уже в семейной группе, возникшей на основе первоначально дефектной, тип иерархических отношений и охотничьего поведения может закрепляться в следующих поколениях волков. Не исключено, что деструкция балансирующих социальных механизмов может также способствовать увеличению численности волков как на основе нарушения внутрипопуляционной регуляции, так и за счет гибридизации с собаками. Возникновение стай с дефектной структурой из немногих уцелевших в данном районе волков, объединяющихся благодаря наличию у них общественного инстинкта, может вести к целому комплексу нежелательных эффектов: отсутствие четких границ территорий группы приводит к исчезновению описанных Мичем [Mesh, 1977] буферных зон, обеспечивающих воспроизводство копытных; высокий уровень агрессивности и низкий уровень ритуализации во внутрigrупповых отношениях — к потребности в увеличении числа жертв; неспособность к охоте на диких копытных — к переходу на добывание домашних животных. Подобные стаи могут тяготеть к синантропному образу жизни и, благодаря высокому уровню рассудочной деятельности, успешно приспосабливаться к новым экологическим пирам.

Коммуникация и социальная организация

Волк — животное с высоко развитой психикой и сильными коммуникационными способностями. Стайный образ жизни требует четких средств регуляции отношений между особями, для охоты на крупную добычу необходимы координированные действия зверей в изменчивой обстановке. В семействе собачьих волк обладает наиболее сильно развитым мозгом и сложной социальной организацией¹ [Fox, 1971, 1972; Nemmer, 1980].

При общении у волков используются все три канала сигнализации, но степень их изученности различна. Поэтому полнота описания каждого канала еще не отражает его значения.

Визуальная коммуникация — передача информации посредством мимики, поз и движений. У волков более сильно, чем у других видов семейства, развиты ритуализованные формы агонистического поведения, важные для поддержания иерархического порядка в стае [Kleiman, 1967]. Социальное поведение волков и собак сходно, у последних выделено около 90 поведенческих паттернов² [Scott, Fuller, 1965]. Большинство их описаны и для волков [Scott, 1967]. Почти все из пропущенных форм

¹ Из хорошо изученных собачьих только у гиеновой собаки (*Lycaon pictus*) социализация достигает такого же высокого уровня [Лавик-Гудолл, 1977; Frame et al., 1979].

² Поведенческие паттерны — стереотипные видоспецифические последовательности движений [Хайнд, 1975].

относились к второстепенным и были отмечены в последующих описаниях [Mech, 1970].

Анализируя средства экспрессии у волков, Шенкель [Schenkel, 1947] разделял их на три категории, подчеркивая, что в реальных взаимодействиях они выступают в интегрированной форме. К первой он отнес выразительные средства периферических частей тела, таких, как морда, хвост, запаховые органы. Ко второй — направленные поведенческие изменения в состоянии возбуждения: вздыбливание волос, учащение дыхания и реакция зрачков. К третьей — относятся прямые поведенческие действия, направленные на партнера, например демонстрация угроз или подчинения (рис. 126).

В передаче визуальной информации у волка чрезвычайно важную роль играет голова. Экспрессивная функция головы осуществляется благодаря сокращению лицевых мускулов, изменению конфигурации окрашенных частей морды, движению ушей, носа, губ, языка, глаз, рта. Крайние формы экспрессии для головы волка в агонистических ситуациях можно определить следующим образом: «... обнаженные зубы, приоткрытый рот, выдвинутые вперед углы рта, сморщенная и вздутая морда, поднятые и направленные вперед уши...» [Mech, 1970, p. 82] характеризуют поведение угрожающего, уверенного в себе волка, высокого социального статуса (рис. 127). Противоположное состояние (неуверенность, страх, подчиненность) характеризуется закрытым ртом с оттянутыми далеко назад углами, растянутой кожей на морде («гладкой мордой»), прищуренными глазами, отведенными назад и прикатыми ушами (рис. 128, 129). Другие мотивационные состояния также сопровождаются определенными выражениями (рис. 130—132). Так, во время приглашения к игре морда приобретает особое игровое выражение, при котором губы растянуты горизонтально, рот слегка приоткрыт, уши отведены назад, при этом животное совершает быстрые и неглубокие дыхательные движения, сопровождающиеся характерным звуком [Fox, 1974].

Другое важное средство выражения состояния у волка — его хвост. В спокойном состоянии он свободно опущен вниз, угрожающий волк держит хвост напряженно поднятым вверх над линией спины, вплоть до вертикального положения, при этом за счет вздыбливания волос увеличивается его размер. Низкоранговые волки при социальном взаимодействии часто опускают хвост, часто поджимая его между ног. В движениях хвоста важна высота и амплитуда. Свободное помахиwanie хвостом наблюдается во взаимодействиях дружелюбного характера. Во время ритуала приветствия помахиwanie хвостом осуществляется интенсивно, в этом случае «влияние» может охватывать всю заднюю часть корпуса. Низкоранговые волки, приветствуя доминантов, могут влиять задней частью корпуса с поджатым хвостом. Быстрое, короткое помахиwanie хвостом (или только его кончиком) характерно для волка в агрессивном состоянии. Мич [Mech, 1970] отмечает полезность учета положения хвоста при наблюдениях взаимодействия зверей в естественных условиях, его позиция хорошо видна с большой дистанции.

Если поведенческие реакции двух первых категорий носят в значительной степени автоматический характер и хорошо предсказуемы, то направленное поведение волков гораздо сложнее и динамичнее. Оно позволяет выразить очень широкий диапазон мотивационных состояний, переходов между ними и индивидуальность каждого волка. Шенкель [1947] подчеркивал, что охарактеризовать поведение волка только как серию предсказуемых статических элементов поведения невозможно⁴. В ходе социального общения действия волков могут широко меняться в направленности и интенсивности, что зависит не только от исходных условий взаимодействия, но является результатом непрерывного взаимного влияния партнеров друг на друга.

⁴ Кроме того, отдельные статические элементы поведения могут неоднозначно характеризовать состояние зверя. Например, сравнивая статическое изображение «игрового лица» и морды волка, демонстрирующего защитную агрессию, трудно найти между ними отличия.

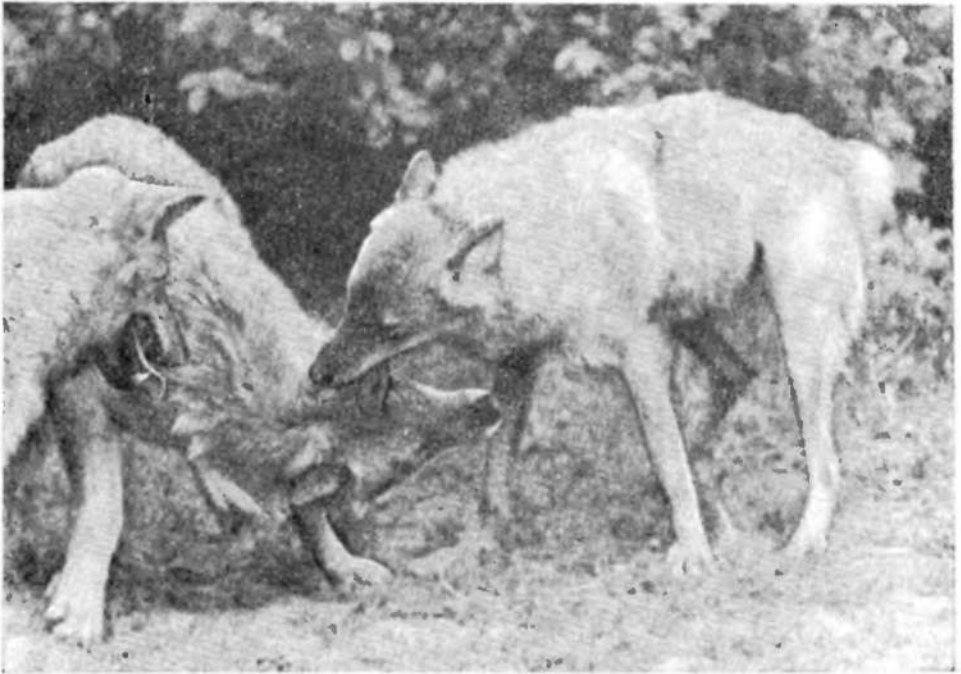


Рис. 126. Прибылые волки

Шестимесячные звери при удобном случае подтверждают свою иерархию
Фото И. А. Мухина

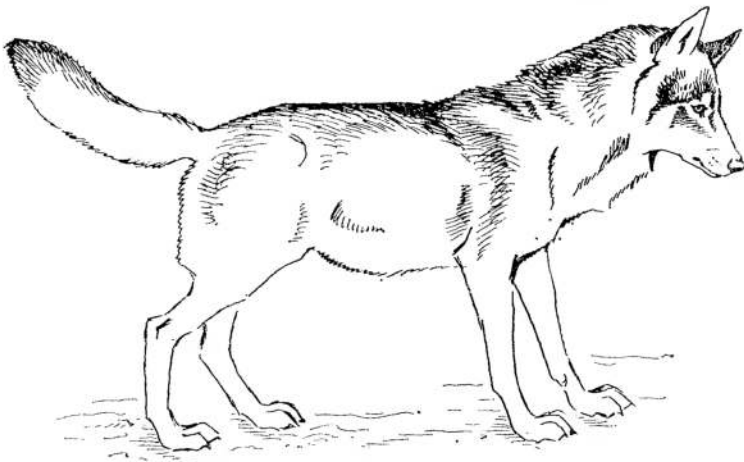


Рис. 127. Волк-доминант в группе

Рис. 127—137 выполнены В. М. Смирным

В групповом поведении волков сильно выражены агонистические формы взаимодействий, связанные с социальным соревнованием [Schenkel, 1947; Kleiman, 1967; Mech, 1970; Fox, 1972]. В стабилизированных стаях настоящие драки происходят крайне редко [Mech, 1970], взаимодействия имеют форму демонстраций, в которых выявляется социальный ранг животного. Очень характерная для высоко-ранговых зверей демонстрация — «фиксированный взгляд», когда волк пристально смотрит на партнера, часто высоко подняв хвост [Schenkel, 1947; цит. по: Mech, 1970].

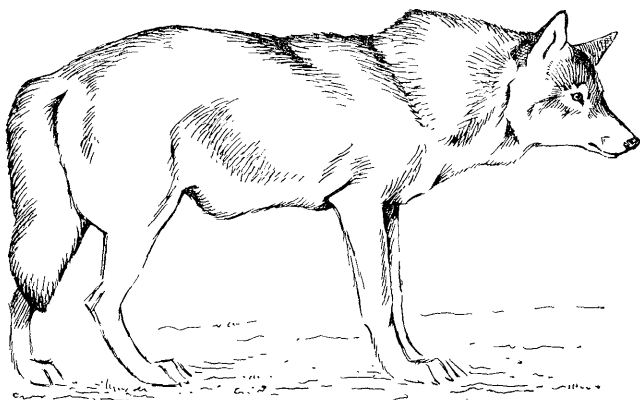
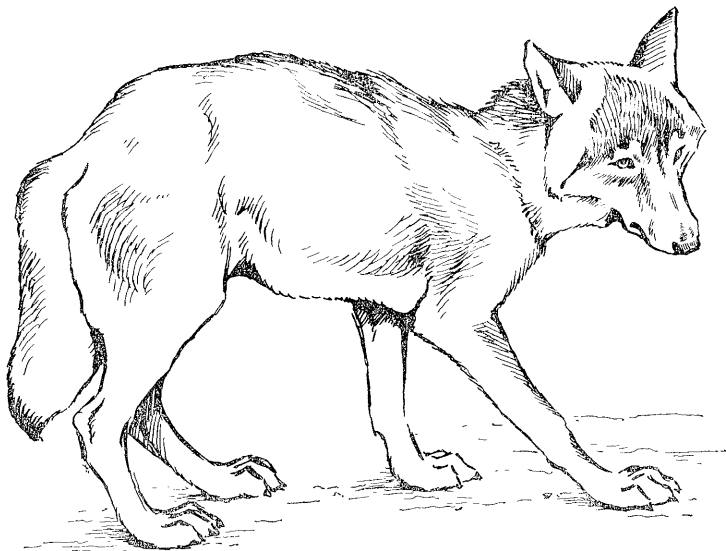


Рис. 128. Волк-субдоминант

Рис. 129. Молодой волк, чужой в группе



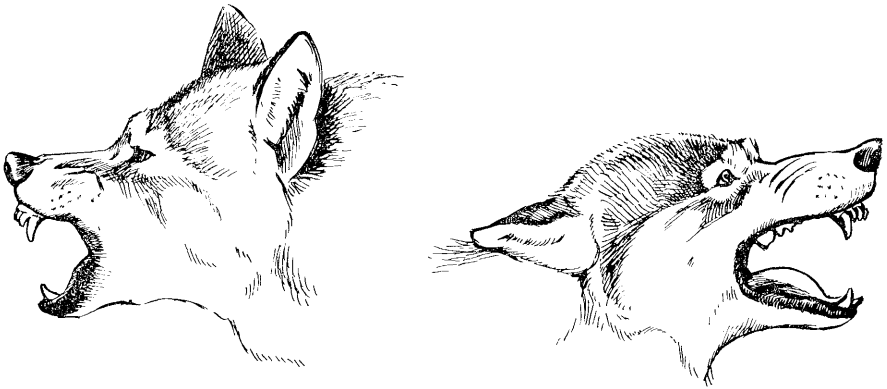


Рис. 130. Мимика угрозы у доминирующего волка и у подчиненного (уши прижаты, губы растянуты)

Социальный ранг волка отчетливо проявляется в демонстрациях, связанных с обследованием ано-генитальной области при встречах волков. Зверь высокого статуса ведет себя активно, обнюхивает партнера, одновременно «предъявляя себя», высоко подняв хвост. Низкоранговый волк, наоборот, закрывает свою ано-генитальную область, поджимая хвост между лапами. С ранговыми отношениями также связаны демонстрации — «налезание сверху» и «вставание поперек» [Mech, 1970]. В первой из них высокоранговый зверь кладет передние лапы на спину подчиненному, налезая на него сбоку или сзади. Во второй демонстрации волк в напряженной позе становится поперек над лежащим партнером, который при этом может пачать вылизывать гениталии стоящего. Это взаимодействие происходит только между близкими животными (рис. 133—135).

В социальном поведении волков есть форма, которую можно расценить как дистантную демонстрацию превосходства. Зверь, перед которым находится партнер, ложится на землю, как бы затаиваясь. При этом он собран, уши подняты и повернуты вперед. Поза выражает готовность сорваться с места и броситься в атаку. Демонстрация превосходства, включающая прямое физическое воздействие на партнера — «прижимание к земле», происходит, когда он придавливает партнера к земле, хватая его зубами за шею или морду [Ginsburg, 1965]. Демонстрация — «угроза укуса» — зверь обнажает зубы и пристально смотрит на партнера, уши его подняты и направлены вперед, лапы напряжены, хвост дрожит, волосы на холке и крестце вздыблены, язык может высовываться между зубами. При этом зверь издает глухое клочочущее рычание. Угрожающие демонстрации присущи социально активным животным, как правило, занимающим высокое социальное положение. Однако звери в противоположном мотивационном состоянии могут проявлять агрессию не реже, а даже чаще волков первого типа [Lockwood, 1979]. Но эта агрессия защитного характера, в ней сочетаются элементы угрозы, страха, неуверенности или подчинения: волк делает выпады, щелкает оскаленными зубами и поднимает шерсть на холке и крестце, но хвост держит поджатым, уши прижимает к голове, растягивает губы и, передко, совершает лизательные движения языком. При этом он отворачивает голову и укусы направляет скорее в пространство, чем на противника [Fox, 1971].

В социальном поведении волков ярко выражены демонстрации подчинения. Шенкель определяет подчинение, как специфический комплекс поведения, который характеризуется «... комбинацией неполноценности (низшего достоинства) и позитивной социальной тенденции (любви) и не содержит элементов враждебности или навязчивости» [Schenkel, 1967, p. 326]. Мотивационная основа подчинения — «...импульс или тенденция низшего к достижению дружественной или гармоничной

социальной интеграции» [Schenkel, 1967, p. 319]. Существует две формы подчинения: активное и пассивное. При активном подчинении волк припадает к земле с низко опущенным хвостом (виляния его иногда захватывают заднюю часть корпуса), уши направлены назад и плотно прижаты, углы губ оттянуты назад. В таком положении зверь приближается к партнеру, тянется снизу вверх к его морде, толкает ее своим носом, лижет быстрыми движениями языка и может брать морду партнера зубами, но мягко, без нажима. Кроме того, демонстрирующий активное подчинение зверь может вытягивать переднюю лапу, как будто стараясь тронуть партнера. Поочередное вытягивание лап при приближении приводит к тому, что волк идет своеобразным шагом, «стукая» лапами по земле. Активное подчинение часто происходит как групповая церемония, в которую вовлекается вся стая, например, приветствуя вожака. При пассивном подчинении волк ложится пе-

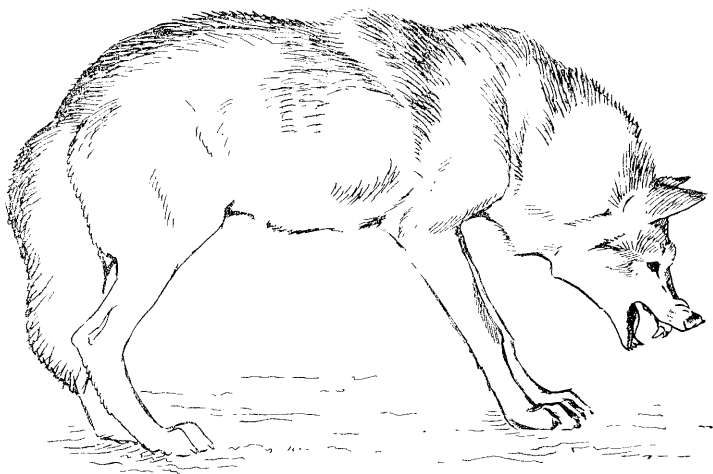
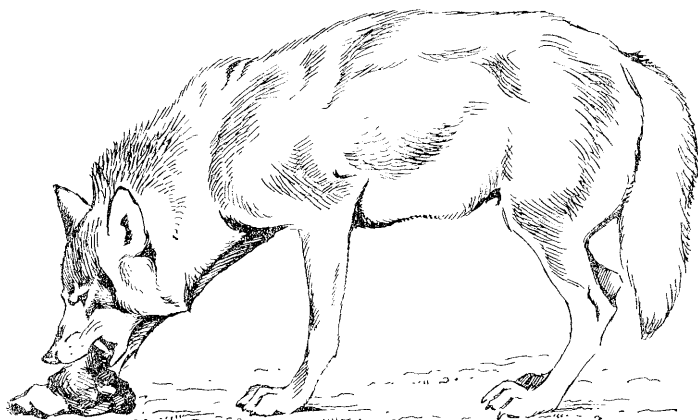


Рис. 131. Поза угрозы волка-субдоминанта

Рис. 132. Волк-субдоминант с кормом



ред партнером на землю, заваливаясь на бок или даже па спину. При этом экспонируется вентральная часть груди и живот. Подставление брюха в этой ситуации — обычный ответ на обнюхивание со стороны партнера.

Обычно во взаимодействиях волков демонстрируются формы, промежуточные между активным и пассивным подчинением. Превалирование той или иной формы зависит от поведения зверя, которому подчинение адресуется: чем больше последний проявляет терпимость и дружелюбность, тем более активно подчинение, чем более угрожающи его действия, тем пассивнее подчинение. Однако при взаимодействии активное подчинение часто играет ведущую роль, провоцируя партнера к демонстрациям превосходства [Schenkel, 1967; Fox, 1971; Lockwood, 1979]. Инициатива при этом исходит от подчиняющегося.

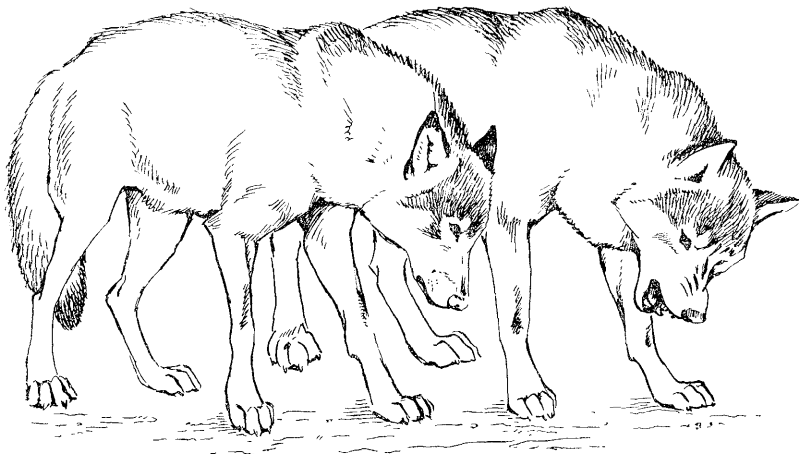
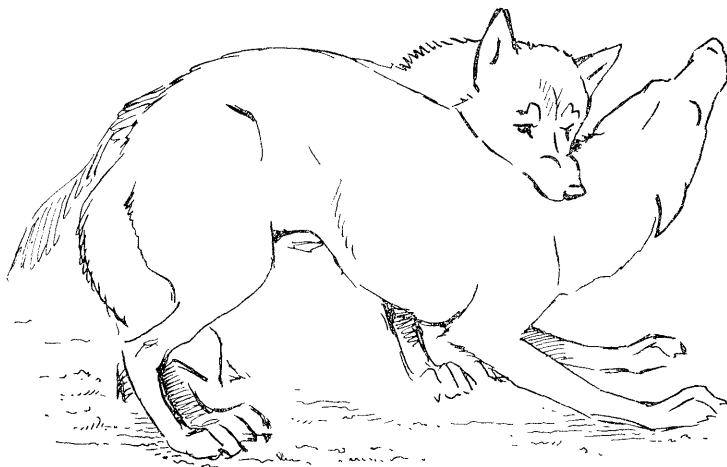
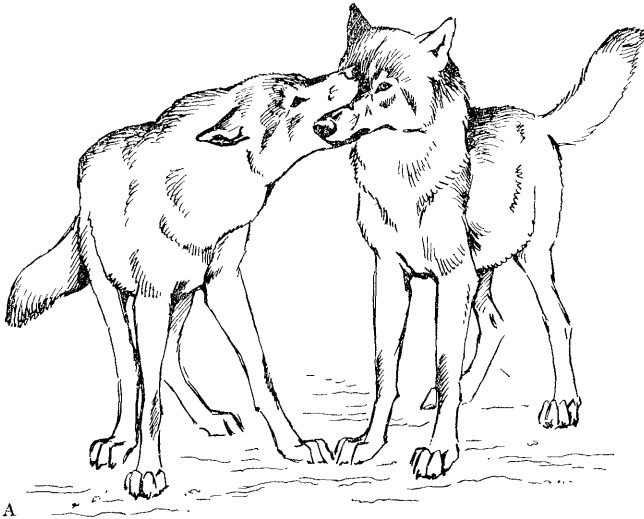


Рис. 133. Доминирующий волк (справа) угрожает

Рис. 134. Доминирующая волчица «прижимает к земле» подчиненную

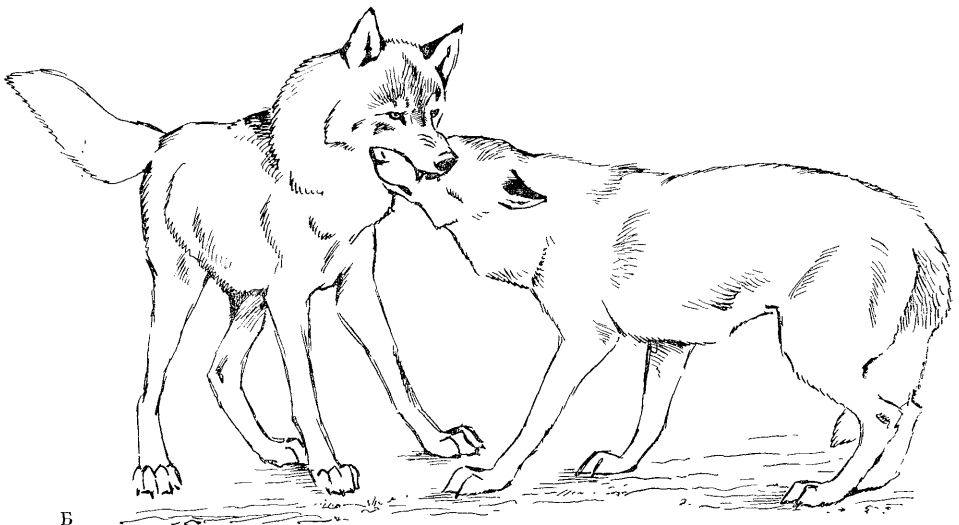


Описанные демонстрации относятся, прежде всего, к взаимодействиям в стаях со сложившимися отношениями и носят в значительной степени ритуализованный характер. Совершенно другое поведение характерно для жестких антагонистических ситуаций. Например, когда на территорию стаи попадает чужой волк. Хозяева атакуют его без всяких ритуалов, и, если пришелец не сможет спастись бегством, он рискует быть серьезно поврежден или даже убит. В этом случае демонстрации подчинения, по-видимому, не останавливают агрессии [Schenkel, 1967; Mech, 1970]. Не имеющий возможности избежать столкновения пришелец проявляет



А

Рис. 135. Доминирующий самец прихватывает за морду волчицу (А), подчиненного самца (Б)



Б

признаки стресса — непроизвольная дефекация, хвост судорожно поджат, локомоция подавлена. В стаях такие ситуации возникают редко, например при утрате вожака и борьбе за его место между новыми [Mech, 1970]. Настоящие драки бывают при встрече двух стай на границе территории [Mech, 1977, 1979].

Позитивные отношения проявляются в социальной игре, действия во время которой очень разнообразны. Приглашая партнера к игре, волк может трогать его лапой, припадать перед ним на передние лапы к земле. Часто приглашение к игре состоит в толкании носом, лизании и покусывании морды партнера, кусании и трепании за уши и шею. Характерный элемент приглашения к игре — резкое отворачивание головы в сторону при подходе к партнеру. При этом зверь как будто хочет посмотреть на собственное плечо, но в действительности его взгляд направлен на партнера [Fox, 1971]. Во время игры звери хватают друг друга зубами поперек морды. После приглашения к игре волк, мотнув головой, отскакивает в сторону и пускается характерным игровым галопом — с вскинутой головой и как бы поджатым задом — возбужденно носится кругами. Игры между взрослыми волками нередки во время гона.

Запаховая коммуникация — процесс передачи информации посредством запахов [Соколов, 1977]. У волка, как и у всех собачьих, обоняние хорошо развито, и формы поведения, связанные с запаховым обследованием партнеров и оставлением запаховых меток играют важную роль [Schenkel, 1947; Kleiman, 1967; Mech, 1970; Fox, 1971; и др.]. Источниками запаховых сигналов могут быть моча, кал, вагинальные выделения, а также выделения анальных и преаудальных желез и слюна [Kleiman, 1964; Anisko, 1977]. Специальных работ по установлению информационной значимости разных запахов у волка практически нет. Кое-что известно лишь для собак [Doty, Dunbar, 1974a, b; Dunbar 1977; и др.], а именно: показано, что наибольшая информация передается с мочой [Dunbar, 1977; и др.]. Полевые наблюдения показывают, что волки четко определяют по моче состояние течки у самки [Гурский, 1975]. Информация о степени готовности самки к спариванию у собак передается и через вагинальные выделения, хотя самцы реагируют на них не так четко, как на мочу [Doty, Dunbar, 1977]. Предполагают, что фекалии могут нести информацию не только о виде, но, вероятно, о поле животного [Kleiman, 1964].

Выделения анальных желез не передают информацию о физиологическом состоянии самки [Dunbar, 1977]. Фокс [Fox, 1971] считает, что эти железы играют важную роль в индивидуальном распознавании. К этому выводу он пришел, сопоставляя степень развития анальных желез у разных видов собачьих и установив, что виды с наибольшей социализацией обладают наименее развитыми анальными железами, т. е. постоянно поддерживают близкий контакт. Передаваемая с запахом преаудальных желез информация не изучалась. Можно лишь предполагать, что она имеет какое-то коммуникационное значение, если не самостоятельное, но в сочетании с запахом мочи. Так, Шенкель [1947] отмечает, что волки (особенно доминирующие) очень тщательно обнюхивают ано-генитальную область партнеров. Обнюхивая друг у друга морду и губы, волки, вероятно, узнают, чем и когда зверь питался.

Оставление запаховых субстанций в пространстве, т. е. запаховое мечение, связано у волков с вполне определенными позами. У самцов выделяют три позы урикации [Kleiman, 1964]: 1) волк метит (мочится), стоя на четырех лапах, с чуть прогнутой в области крестца спиной — характерно для молодых самцов; 2) при мечении небольших предметов половозрелые самцы поднимают заднюю лапу под корпус; 3) при мечении высоких предметов самец мочится с поднятой задней лапой, отведенной в бок. Самки присаживаются на всех четырех лапах,

держа хвост в напряжении параллельно земле. Реже самка метит, присаживаясь с поднятой задней лапой, это характерно для высокоранговых самок и самок в течке. Поза дефекации не отличается у самцов и самок.

Запаховое мечение у волков имеет ряд важных функций, одна из них — оповещение соседей о занятости территории [Peters, Mech, 1975; Peters, 1979]. Помимо этого запаховые метки могут служить ориентирами для хозяев участка, а также информировать о перемещении партнеров по стае. Вывод о связи запахового мечения с территориальностью подтверждается тем, что у одиночных птерриториальных волков мечение в значительной степени подавлено [Rothman, Mech, 1979]. Значительное усиление запахового мечения наблюдается у волков во время гона и при образовании новых пар [Rothman, Mech, 1979]. Характерной чертой в этих случаях является двойное мечение, когда самец мочится поверх мочевой метки самки. Здесь запаховое мечение, по-видимому, способствует синхронизации половой активности зверей и сплочению пары.

Помимо дефекации и урикации волки оставляют запах, потираясь о предметы шерстью или катаясь, по, вероятно, основная функция этого поведения — самомечение от источника сильного запаха. Этот феномен подробно описан и назван терровой реакцией [Корытин, 1976, 1979]. У взрослых зверей терровая реакция встречается чаще, чем у молодых. Она присуща в одинаковой степени самцам и самкам и отмечена во все периоды года.

Поведение волков, связанное с обнюхиванием партнеров при взаимодействиях, подробно исследовано [Schenkel, 1947]. Паттерны обнюхивательного поведения включают область головы, шеи и апо-генитальную область. Это один из важных церемониалов в установлении и поддержании иерархических отношений между животными, важный в половом поведении, в частности для синхронизации циклов половой активности.

Акустическая коммуникация. «Волк рывкает, рычит, лает, жалобно просительно повизгивает, визжит от боли и воет» — писал Н. А. Зворыкин (1936, с. 50).

В специальной работе по вокализации Темброк [Tembrock, 1963, 1976] разделяет вокализацию млекопитающих на контактную и дистантную и выделяет десять типов акустических сигналов, девять из которых есть у волка. Первый тип контактной сигнализации — рычание, широко варьирующее по длительности и амплитуде звука широкополосного спектра. (Для рычания характерна частотная и амплитудная модуляция.) Оно издается волком при агрессивных взаимодействиях. Фырканье издает пасторальный зверь. Часто матери фыркают в присутствии волчат, предупреждая их об опасности. Вероятно, фырканье — сигнал негласового происхождения, образуется без участия голосовых связок. Третий тип — скуление, включающее разнообразные по тональности сигналы с частотой в диапазоне 0,5—2 кГц. Скуление — первый появляющийся у щенков акустический сигнал. По своей мотивационной основе, скуление — ответ на голод и недостаток тепла. Позднее животные скулят при социальной изоляции. У взрослых скуление слышно во взаимодействиях дружелюбного характера. Далее выделяют визг — сигнал высокого тембра, модулирующий по амплитуде и длительности. Визжит слабое животное при нападении на него и от боли. Визг блокирует агрессию [Mech, 1970]. В акустическом репертуаре волков есть еще писк и чихание [Joslin, 1966; Fentress, 1967]. Акустические признаки этих сигналов, к сожалению, плохо известны, так же как и их значение в жизни волков.

Дистантная сигнализация содержит два основных типа звуков — лай и вой. Лай — широкополосный шумовой сигнал, его амплитуда вначале нарастает, затем постепенно падает или находится на максимуме (0,5 сек) и уже потом падает. Джослин [Joslin, 1967] видит значение лая в предупреждении чужаку (большая продолжительность) или как сигнал трево-

ги. То же неоднократно наблюдал и В. П. Бологов. Взрослый самец-волк лаял и этим останавливал хор волчат и молодой волчицы, ответивших на вая в 4 из 6 случаев.

Вой. Самый разнообразный тип вокальных сигналов и вместе с тем самый характерный для рода *Canis*. Основная частота воя взрослых волков лежит в диапазоне 150—780 Гц. Обычно человек слышит вой за 1,5—2 км, но бывают резкие отклонения в распространении звука в условиях леса, вплоть до парадоксов, когда один человек не слышит вой за сотни метров, а другой, находясь в километрах, слышит его прекрасно. Пол и возраст по вою хорошо различают на слух. Матерый воег басисто и длительно, в однократном варианте 20—25 сек. При имитации вой матерого человек испытывает затруднение. Голос матерой волчицы выше и короче (12—15 сек). Ее вой более сложен, дик и заушвен. Иногда создается впечатление, будто воют два волка. Несформировавшиеся окончательно голоса переярков отличаются не столько силой и длиной звука, сколько однотонностью, меньшими выразительностью и диапазоном. Нередко они воют тенором, иногда заканчивая вой подскуливанием, повизгиванием, лаем. В еще большей степени это характерно для прибывших поздней осенью и зимой. Вой волчат летом — всплеск какофонии звуков.

Харрингтон и Мич [Harrington, Mech, 1978, 1979] показали, что вой волков можно слышать с 19 час до 10 час утра. Небольшое повышение активности его установлено около 23 и 5 час. Сезонная динамика воя такова: в мае—июне волки не воют совсем, в июле происходит резкое нарастание, к середине августа — некоторое падение частоты подачи сигналов, которое к сентябрю сменяется новым подъемом, в октябре и начале ноября максимум, после которого начинается падение звуковой активности стаи, которое продолжается до января. С января до марта идет быстрое нарастание числа воев, хотя оно ниже или равно июльскому пику. С марта до мая — резкое падение к нулю. У другой наблюдавшейся стаи динамика воя была сходной, но не было отмечено ноябрьского пика, а с конца июля шло падение.

Тиберж и Фолл [Theberge, Fall, 1967] выделили три типа пачала воя: а) с резким подъемом частоты, б) с плавным, в) без подъема. Так же они классифицируют и середину воя: с подъемом, со спадом и без изменения. Конец же бывает в четырех вариантах: с резким падением частоты, когда нельзя проследить последнюю ноту; с плавным — последняя нота фиксирована; с повышением частоты и, наконец, без изменений. Длительность каждого колена воя колеблется значительно — от 2 до 11 сек. Авторы обнаружили по этому признаку индивидуальную изменчивость у трех волков. Волчий вой имеет гармоника, для одного из волков максимальное зарегистрированное количество их было 12, для двух других — 4 и 5 соответственно. Следует заметить, что они описали лишь одну модификацию воя, ту, что в дальнейшем в американской литературе была названа плавным или ровным воем, так как изменения в частоте сигнала невелики. В дальнейшем в двух работах по вокализации койота, рыжего (*Canis rufus*) и серого волков упоминалось, что у волков есть еще комбинированный вой и хоровой вой (Mc Carley, 1978; Leh-

пер, 1978], когда акустические признаки сильно отличаются от ранее описанных.

В исследовании вокализации шакала [Никольский, Поярков, 1978] мы выделили в вое три основных структурных модификации *a*, *b* и *c*, сходные с таковыми у койота [Mc Carley, 1975]. В заповеднике Тигровая балка вой волков имеет сходную структуру: *a* — модификация или плавный вой (именно ее описали Тиберж, Фолл); *b* — модификация, в которой частота звука периодически меняется (такие звуки у койота называли трелью). Мы регистрировали *b*-модификацию и у волков, хотя и реже, чем у шакалов. В вое волков *c*-модификацией мы называем хор молодых и переряков. Почти всегда «концерт» начинается с *a*-модификации, затем следуют *b*- и потом *c*-модификации. Это наиболее полная схема воя семьи волков. В некоторых случаях происходит выпадение *b*-модификации.

Пространственное расположение воющих зверей показывает следующие закономерности. Хор молодых располагается в окрестностях дневки (в летний период), сигнал *a*- и *b*-модификации можно слышать, как правило, вдалеке от нее. Для шакалов *a*- и *b*-модификации — сигнал призыва молодых к дневке, куда взрослые приходят их кормить. Вероятно, некоторые другие варианты воя волков могут выполнять ту же функцию. При взаимных переключках матерых обычно используются только звуки *a*-модификации.

Широко известна склонность волков отвечать воем на схожие звуки. По этому свойству разные семьи волков могут сильно отличаться [Сабанеев, 1877; Каверзнев, 1933]. По нашим наблюдениям, волки активно переключались с шакалами, причем обычно они старались провить последними и часто из-за этого подавали голос дважды. Индивидуальные отличия, характерные для волка, проявляются как в реакции на звуковой сигнал (вабу), так и в тоне и тембре ответного воя. По наблюдениям В. П. Бологова, в одной стае волчица отличалась удивительной отзывистостью. Она отвечала на подвыв одпа и с волчатами, даже если видела вабельщика несколько минут назад. В другой семье волчица отвечала всегда спокойно и коротко, но обязательно после двукратной подвывки. Самец и самка в этой семье (в отличие от других) не проявляли беспокойства, даже если вабельщик находился всего в 200—300 м от логова. В третьей семье волчица отвечала скупо, а матерый «разговорился» только после ее гибели. Самой большой осторожностью во всем отличались матери четвертой семьи, питавшиеся исключительно дикими животными.

Вой выполняет функцию территориальной метки, но это не единственная его функция. Вероятно, звери извещают воем о местонахождении друг друга. Доказательством этому является описанная В. П. Бологовым переключка двух взрослых волков. Звери уходили все дальше от логова и несколько раз переключались. Вполне возможно, что воем волчица собирает молодых на дневку, куда приходит их кормить. Ответ же молодых служит сигналом матери, что ее команда принята. Н. Я. Динник (1914) давно описал подобную переключку. Удаление от стаи какого-то зверя

тоже может быть причиной воя [Theberge, Pimlott, 1969]. Частый вой, а особенно повторяемый днем — свидетельство каких-то осложнений в жизни семьи или особи. Так, 1 октября 1976 г. в Калининской обл. ночью машиной была сбита волчица, перебежавшая дорогу. Матерый и три прибивых самца стали ходить одной группой, а через неделю один из молодых исчез. В эти дни за 12 км от логова возле деревеньки часто и однотонно стал выть волк. Наиболее генерализованной причиной воя является именно социальная изоляция зверя. Последняя функция воя, которую мы хотели бы упомянуть, это функция сплочения группы. На шакалах нами был открыт феномен слияния признаков в групповом вое [Никольский, Поярков, 1978]. Суть его состоит в том, что звери начинают голосить на разных частотах и в разное время, а в процессе вокализации происходит сближение акустических признаков до полного слияния. Записи воя волков, сделанные нами в заповеднике «Тигровая балка», показали наличие этого феномена и у волков. Слияние индивидуальных признаков в вое группы выполняет, вероятно, сходную функцию с церемонией взаимного приветствия у волков [Klinghammer, Laidlaw, 1979].

Социальная организация. Наличие информационных связей обуславливает определенность положения каждой особи среди волков-сородичей. Эта упорядоченность является основой социальной организации вида. Представление о социальной организации волка сформировалось в результате многолетних исследований различными методами [Murie, 1944; Jordan et al., 1967; Mech, 1970a, b, c, 1979; Fox, 1971; Wolfe, Allen, 1973; Zimen, 1976a, b; и др.]. Принципиально важным с методической точки зрения в этих исследованиях были, во-первых, возможность индивидуального опознавания животных, во-вторых, долговременность наблюдений за одними и теми же особями.

Состав социальных группировок. Основной формой ассоциации между особями является стая, существование которой обусловлено способом добывания корма — охотой на крупную добычу, значительно превышающую размер хищника [Murie, 1944; Mech, 1970; Peterson, 1977; и др.]. Сомнительна и возможность успешного выращивания щенков при отсутствии крупной добычи [Pimlott, 1967]. Однако не все волки, образующие популяцию, входят в состав стай. Существует категория одиночек, которые, как правило, не могут охотиться на крупную добычу и перемещаются на значительно большем пространстве, чем стаи [Mech, 1970, 1977a; Wolfe, Allen, 1973; Кудактин, 1981]. Не все волки, встреченные в одиночку, могут быть отнесены к категории одиночных волков [Murie, 1944; Jordan et al., 1967; Mech, 1970]. Стая может на некоторое время разделяться на более мелкие группировки, которые затем опять объединяются. Так, состав основной стаи волков, обитавших на о-ве Айл-Ройал, в течение восьми лет менялся от 14 до 22 животных. Для этой стаи отмечено временное разделение в различных комбинациях [Jordan et al., 1967]. Особенно часты разъединения стаи и распад ее на группы летом [Murie, 1944; Theberge, Pimlott, 1969]. Стаи, как таковой, не наблюдается, но связи между ее членами постоянно поддерживаются,

благодаря встречам и обмену информацией в особых местах, которые играют роль центров активности стаи. Характер использования территории летом также существенно отличается от зимнего.

Размер стаи может меняться очень значительно [Сабалеев, 1877; Зворыкин, 1939; Mech, 1970]. Наибольший, зарегистрированный размер стаи — 36 волков указан для Аляски [Rauch, 1967]; для нее известны стаи из 20 и 21 [Mech, 1970] и 14—22 зверей для о-ва Айл-Ройал [Jordan et al., 1967]. В СССР самая большая среди известных стай состояла из 16 волков¹, обычно же в разных регионах — из 5—11 животных [Наумов, 1967].

Рауш [Raush, 1967], проследив динамику численности волков на Аляске, пришел к выводу, что средний размер стаи отражает уровень их численности в данном районе. Величину стаи могут определять экологические и социальные факторы [Mech, 1970]. В числе первых — фактор оптимальной охоты (наименьшее число волков, необходимое для эффективной и безопасной охоты) и эффективной кормежки (наибольшее число зверей, способных насытиться на туше жертвы). К социальным факторам относятся: социальное привлечение, определяемое числом животных, способных установить контакты друг с другом, и социальное соревнование, обусловленное допустимым уровнем групповой конкуренции.

Обсуждая возможный механизм регуляции размера стаи, Мич [1970] предположил, что экологические факторы являются второстепенными. Так, фактор оптимальной охоты проявляется, по-видимому, как общая тенденция в эволюционном процессе (т. е. волки, живущие и охотящиеся в стае, имеют больше шансов выжить и дать потомство), но не ограничивает отклонение размера стаи от оптимума: при охоте большой стаи лишь часть животных одновременно принимает участие в нападениях на жертву. Фактор эффективной кормежки, по-видимому, ограничивает размер стаи в случаях, когда другие факторы не действуют. Важнейшее значение группового взаимодействия подтверждается и тем, что большинство стай включает гораздо меньше волков (не более 7—8), чем может прокормиться у туши. Впоследствии эти представления получили экспериментальное подтверждение и развитие в работах Зимена [Zimen, 1974, 1976а, в], создавшего цельную модель социэкологии волка. Первое его обобщение состоит в том, что участки обитания и размер стай широко варьируют в разных регионах, но приблизительно одинаковы в каждом из них. Второе — при низкой популяционной плотности ее увеличение идет за счет роста величины стай, а при высокой приводит к увеличению числа одиночек. Третий вывод состоит в том, что стаи, трофически связанные с лосями, более крупные (10—20), при питании оленями они меньше (6—10), и еще меньше (5—7) — косулями и баранами Далла. Отсюда он заключает о зависимости величины стаи волков от плотности их популяции и от размера основной жертвы. Свои заключения он под-

¹ В последние годы появились достоверные сообщения о стаях из 24 [Завацкий, 1980] и более волков [Бондарев, Собанский, глава 8].

твердил выявлением предела увеличения размера стаи. Если в такой, достигшей предела стае происходит размножение, часть низкоранговых животных покидает ее, причем самцы уходят сами, а низкоранговых самок изгоняет альфа-самка. Нетерриториальные волки-изгои не размножаются, плохо едят, и их смертность повышена. Зимен доказал, что факторы взаимодействия в группе играют важнейшую роль в регуляции численности волков и начинают действовать задолго до того, как сократится их обеспеченность кормом. Именно эта тонкая и сложная регуляция приводит к тому, что даже в островных сообществах поддерживается динамическое равновесие волка и его жертвы, как это наблюдается на о-ве Айл-Ройал [Peterson, 1977, 1979].

Таким образом, верхний предел величины стаи определяется по преимуществу социальной терпимостью волков друг к другу, на которую, в свою очередь, действует фактор размера жертвы. Нижний предел ее также не зависит непосредственно от размера жертв, так как с оленем или жертвой меньшего размера эффективно справляются и два волка [Mech, 1970]. А. Н. Кудактин [1978] показал для условий Кавказского заповедника, что пара волков добывают благородного оленя даже более эффективно, чем стая. Вероятно, несколько хищников необходимы при нападении на кабана и лося. Но и в этом случае непосредственно участвует в убийстве добычи лишь часть стаи; для лося обычно это 5—6 зверей [Allen, 1979]. Таким образом, и нижний предел величины стаи определяет не столько размер жертвы, как отношения особей в группе, которые зависят и от размера жертвы.

Взаимоотношения в стае. Иерархия. Главное в стае — интеграция между ее членами. Звери, составляющие стаю, не просто охотятся, отдыхают и передвигаются вместе, но при этом они действуют координированно [Mech, 1970; Fox, 1971]. В условиях неволи можно объединить вместе несколько волков так, чтобы они не дрались (вероятно, временные объединения между волками могут происходить и в естественных условиях), но они еще не будут стаей. Говорить о существовании стаи можно только в том случае, если между волками есть интеграция, и группа выступает как единое целое. Прочность взаимоотношений особей в группе во многом определяет характер использования добычи, положение группы в биоценозе (см. главу 5).

Вероятно, интегрирующим началом стаи является ее вожак. Вот как описывает его роль Фокс: «... На следующий день мы опять объединили две группы вместе в вольере. Все волки снова и снова демонстрировали подчинение перед четырехлетним самцом, но теперь в их поведении появилось кое-что новое. Звери вели себя как группа с установленным лидером. Они бегали вместе, чувствуя плечо друг друга. Играли по инициативе двухлетнего самца. Теперь мы наблюдали уже стаю с внутренней организацией, основанной на доминировании, на присутствии и узлавании лидера» [Fox, 1971, p. 111]. В роли вожака стаи выступает, как правило, альфа-самец (Mech, 1970). Есть две стороны этой роли — привилегия и лидерство. Последнее выражается в руководстве и направлении активности стаи (это определение не распространяется на передвижение зверей гуськом по регулярно используемой тропе, когда лидером может быть любой волк). Вожак выступает в роли организатора охоты, поднимает стаю с отдыха, направляет ее движение, протоптывает тропу в глубоком снегу [Mech, 1970; Allen, 1979]. Функцию

лидера в определенных ситуациях может выполнять и альфа-самка [Peterson, 1977], однако не ясно, может ли она полностью вытеснить самца с роли вожака.

Лидерство в разных ситуациях может проявляться в более или менее жесткой форме. Примером «демократичного» лидерства может служить описанный Мичем случай, когда вожак вел стаю по льду замерзшего озера и вынужден был повернуть из-за того, что стая не захотела идти дальше [Mech, 1970, 1977]. Лидерство является основной формой выявления роли вожака в ситуациях, не связанных с конкуренцией. При возможности конфликта его доминирование проявляется в форме привилегии: «... доминирующее животное проявляет инициативу и добивается того, чего хочет» [Mech, 1970, p. 70]. Доминант имеет преимущества при кормежке. Помимо этого они могут быть в отношении места на дневке, партнера по спариванию. В случаях конкуренции между близкими по рангу волками конфликт ограничивается обычно демонстрациями. Этого бывает достаточно, чтобы один из зверей отступил [Mech, 1970]. Бывают и исключения из правила: низкоранговый волк, завладев кормом первый, может успешно защищать его от высокоранговых зверей.

В стае существует единая иерархия, однако иерархические системы самцов и самок в определенной степени обособлены. Обе эти системы линейные, т. е. животный по их социальным рангам можно выстроить в ряд, где особь каждого ранга доминирует над всеми ниже стоящими и подчиняется всем, кто выше [Schenkel, 1947; Fox, 1974]¹. Выделение двух параллельных иерархических систем (самцовой и самочьей) оправдано в том смысле, что отношения между животными одного пола имеют специфические черты, и конкуренция за ранг между однополыми партнерами часто выражена сильнее, чем между разнополами.

Обычно в размножении участвуют самые высокоранговые волки, причем эта тенденция выражена более жестко у самок, чем у самцов. Альфа-самец может и не размножаться, хотя он все равно остается вожаком стаи [Mech, 1970]. Участие в размножении самки более низкого ранга может вызвать агрессию со стороны альфа-самки. Известен случай, когда низкоранговая самка, после спаривания с альфа-самцом, подверглась атакам альфа-самки и получила повреждения. Несмотря на это, она все же осталась в стае [Peterson, 1979]. При недостатке пищи альфа-самка приобретает исключительное «право на размножение», что имеет большое значение для регуляции размера стаи [Zimen, 1976, а, в]. При нормальных условиях доминирующее положение (т. е. роль альфа-пары) сохраняется за одними и теми же животными в течение ряда лет [Peterson, 1977]. В большой стабильной стае, кроме альфа-пары, могут быть еще три категории волков: 1 — половозрелые звери, занимающие подчиненное положение по отношению к альфа-животным; 2 — периферические по отношению к основному ядру стаи звери низкого социального ранга, которых особи из ядра стаи третируют; они сравнительно легко «откальваются» от стаи, переходя к одиночному образу жизни; 3 — молодые особи, социальный статус которых сохраняется до двухлетнего возраста, после чего они приобретают тот или иной статус половозрелого животного [Mech, 1970]. Зимен [Zimen, 1976а] показал, что

¹ Все описания социальной организации волка основаны на принципе доминирования. В последнее время ставится под сомнение универсальность этого принципа [Гольдман и др., 1977], в том числе и для волка [Lockwood, 1979]. Принцип доминирования не исчерпывает всего многообразия социальных связей между волками.

волки первой категории составляют так называемое ядро — «костяк» стаи, включающее, кроме альфа-пары, еще несколько животных. Эти звери поддерживают наиболее тесный контакт, и в уставовившейся стае среди них наблюдается наименьшая агрессия. Волки ядра могут нападать на подчиненных особца, что приводит к быстрому разрешению конфликта [Woolpy, 1968].

Доминирующие волки контролируют поведение других членов стаи [Schenkel, 1947]. Высматривая, вынюхивая и выслушивая низкоранговых зверей стаи, они модифицируют их социальную активность. Однако поведение подчиненных волков также может играть роль в формировании структуры стаи [Schenkel, 1947; Fox, 1971; Lockwood, 1979]. Примером могут служить демонстрации активного подчинения, вызывающие ответные реакции у партнеров. Другими словами, активное поведение подчиняющихся волков может «выталкивать» зверя, которому оно адресовано, на роль доминанта.

Изменения состава стаи. Волки не часто гибнут при нападении на жертву, это случается при охоте на кабана и лося [Pimlott, 1961]. Смертность под влиянием взаимодействий с собратьями высока среди молодых в раннем возрасте. Среди взрослых такие случаи немногочисленны [Van Ballenberghe, Erickson, 1973], например припадении стаи на чужака, хотя могут быть и другие варианты. Так, стая убила своего альфа-самца, когда тот повредил ногу [Jordan et al., 1967]. Смертность от социальных взаимодействий резко возрастает в плохих экологических условиях [Mech, 1977; Peterson, 1977], но главная ее причина — уничтожение волков человеком. При интенсивном преследовании, как правило, не существует больших стай.

В период размножения низкоранговые животные обычно отделяются от стаи [Zimen, 1976b]. В семьях, которые состоят из взрослых, переярков и прибылых, отделение переярков происходит в начале освоения молодыми семейной территории, т. е. поздней осенью или зимой. Если уход из стаи, по крайней мере части животных, происходит постоянно, то включение в группу взрослых чужих волков — явление редкое. Сильная сложившаяся стая агрессивна к чужакам [Murie, 1944; Mech, 1970; Peterson, 1977]. Если же стая слабая и находится в депрессии, то возможно не только включение особей-одиночек, но и объединение двух таких стай, как это происходило на Айл-Ройале [Wolle, Allen, 1973]. При очень глубоком нарушении структуры стай и популяций начинаются контакты с собаками [Рябов, 1973, 1978].

Охотничье поведение

Приемы охоты волка, по-видимому, более разнообразны, чем у любого другого близкого вида семейства Canidae. Ни койот, ни тем более лисица или шакал не приобрели в процессе эволюции хищнического поведения столь богатого арсенала охотничьих повадок, как волк, варьирующий свое охотничье поведение соответственно разнообразию видов добычи в огромном ареале.

Охота на диких животных

В охотничьем поведении волка выделяют поиск добычи, нападение и поедание [Scott, Fuller, 1965]. Мич [1970] дает более дробную классификацию: скрадывание, встречу с жертвой, преследование и нападение. Очевидно, первым этапом все же следует считать поиск добычи, за которым следуют обнаружение и скрадывание. Следует выделить еще один этап охоты, широко распространенный при добывании стадных животных — расчленение группы или стада, которое предшествует преследованию и нападению. В конкретных условиях местности и состава охотящихся хищников тот или другой этап может отсутствовать и удастся выделить всего два-три.

Поиск и обнаружение добычи. Маршруты поиска постоянны, проходят они по местам нахождения и концентрации жертв в тот или иной сезон года; они весьма рациональны и следуют не только по более богатым дичью угодьям, но обеспечивают лучшие возможности подхода к жертве [Кудактин, 1980].

Из 51 наблюдения за охотой стаи волков в 42 случаях хищники обнаруживали лося чутьем или реже на слух, девять раз выслеживали [Mesh, 1970]. Учувя запах жертвы или обнаружив ее близкое присутствие передние животные, а за ними и остальные, останавливаются, начинают суетиться, возбужденно виляя хвостами, принохиваются, внимательно смотрят в направлении дичи.

Этапом поиска по существу ограничивается розыск новорожденных копытных. Этот вид добывания пищи характерен для любых ландшафтов. Он ограничен, как правило, краткими сроками массового отела. Звери прекрасно знают не только время рождения молодняка у копытных, но и места отела, в размещении которых у многих видов проявляется постоянство. Охотничье поведение волков при добывании новорожденных у сайгака описали А. А. Слудский [1962] и А. Н. Филимонов [1980], у благородного оленя А. Н. Кудактин [1984], у лося Хабер [Haber, 1980]. Хищники перемещаются к характерным местам отела и ежедневно обследуют их в период массового рождения телят. Обнаружив недавно родившую самку лося или оленя, звери тщательно, порой «челноком», как легавые собаки, прочесывают эту площадь и обычно легко находят новорожденных.

В Сунском районе Кировской обл. в 1972 г. наблюдали, как волк упорно следовал за стельной лосихой перед ее родами. Он не делал попыток нападать. Когда корова легла, поблизости улегся и волк. Наблюдавшие эту сцену люди прогнали зверя [Сысви, 1972]. Хищники пропикают на залежки каспийского тюленя, где производят опустошение среди щенят [Румянцев, Хураский, 1978]. Так же они разыскивают и поедают яйца птенцов всевозможных птиц [Сабанеев, 1877].

Обнаружив дичь, волки начинают ее скрадывать, стремясь приблизиться к жертве на дистанцию верного броска. При этом хищник соотносится с поведением жертвы, затаивается, когда она настороженно осматривает местность, и продолжает с удивительным терпением и выдержкой, подчас ползком, подбираться все ближе и ближе.

Подкрадываются волки в жаркие дни к отдыхающим одиночным сайгакам, кормящимся суркам и другим животным [Федосенко и др., глава 9]. Умерщвление лося значительно облегчается, если волкам удастся подкрасться к нему, когда он на легкой или полойти на несколько метров во время жировки [Бологов, 1981]. В. В. Козлов [1966] наблюдал скрадывание волком косуль. Двигаясь вдоль полосы кустарника, хищник при боковом ветре зачуял присутствие коз, лежавших на открытом месте за кустами. Он остановился, определил места лежки жертв, осторожно прошел несколько метров вдоль кустов, скрываясь за ними, затем пошел по открытому месту, используя встречный ветер. Двигался волк медленно, скрываясь в заснеженной стерпе. Оказавшись в 2 м от спящей козы, одним прыжком пастиг ее.

Следующий за скрадыванием этап — **нападение**. За встречей следует нападение в стремительном коротком броске, а затем хватка и (или) преследование, если жертву не удалось сразу остановить (см. рис. 140). **Нападении броском** составляет обязательный этап любой волчьей охоты на крупных животных. Применяется в горах и на равнине при добывании оленей, лося, горных барана и козла, режы кабана или косули. В открытом ландшафте прием используется редко из-за трудности приблизиться к жертве на близкое расстояние. Если хищнику не удалось ее остановить или сделать решающую хватку на первых 200—500 м, преследование большей частью прекращается. Пробежав за лосями около 300 м, волки бросают погоню [Сысоев, 1970]. В 36 охотах, восстановленных по следам в Кавказском заповеднике [Кудактин, 1978], минимальное расстояние, с которого хищники атаковали оленей, — 10,4, максимальное — 180—200 м. Данные согласуются с наблюдениями охоты волков на лося и белохвостого оленя в Северной Америке [Mech, 1966, 1970]. В короткой погоне на отрезке до 400 м хищники успевают сделать решающую хватку лося за промежуток, после чего успех охоты предрешен [Бологов, 1981].

При неудачном коротком броске на зайца-русака погоня продолжается. Волчица, стараясь схватить мечущегося зайца, проскакивала мимо, тормозила, проезжая на лапах по снегу, и вновь повторяла попытки [Соколов, 1951]. Зайца волк гонит только «по-зрячему», потеряв его из виду, немедленно прекращает преследование [Сабацев, 1877]. Неожиданно появившись, волк бросается наперерез сурку, стремглав устремляющемуся в спасительную пору [Бибиков, 1967].

Длительное преследование копытных не характерно для волка. Из 149 охот на копытных в Кавказском заповеднике только в 12 случаях хищники бежали за жертвой 2—4 км [Кудактин, 1979]. Вызывает сомнение единственное указание на длительное преследование лося на расстоянии 36 км, когда волки восемь раз пытались нападать на него [Кочетков, 1980]. Однако в исключительно неблагоприятных для копытных ситуациях или при обнаружении физически ослабленных особей такое, возможно, случается (рис. 136). Так, подняв с лежки голодного и уставшего после гона самца-сайгака, волки не спеша его преследуют, пока тот не обессилит окончательно [Слудский, 1962]. Таким же способом в отдельных случаях они охотятся на северных оленей [Друри, 1949] и кабанов [Слудский, 1956]. Наблюдали, как волк добыл кролика, преследуя его на протяжении 3—4 км [Pulliainen et al., 1980].

Расчленение стада мы рассматриваем как существенный этап охоты на животных в группе. Волки стремятся разогнать стадо или отбить из группы одну или несколько особей. Конкретные приемы достижения этой цели варьируют: отвлечение внимания вожака, неожиданный бросок, атака с противоположных сторон, проникновение внутрь стада для создания паники, но наиболее часто — нападение на отделившихся от группы животных.

Только отчленение от стада овцебыков или бизопов одиночного старого самца или самки с теленком сулит волку успех при добывании столь сильных животных. В начале преследования сайгаков, дзеренов или северных оленей хищники обычно создают испытательную ситуацию, расчленив стадо на группы, и уже затем устремляются за несколькими животными или за одиночкой.

А. Н. Кудактин [1981] наблюдал нападение двух зверей на семью кабанов. При появлении на поляне хищников полуторамесячные поросята сгрудились около матери. Один волк стал обходить выводок по кругу. Второй остался на месте. Когда они оказались друг против друга, один из волков сделал выпад в сторону кабанов. Свинья бросилась ему навстречу. В это время второй зверь схватил поросенка и скрылся в кустах, свинья устремилась за ним. Тогда оставшийся волк схватил и утащил другого.

При падении на стада копытных волки используют гон по фронту, когда они не врываются в глубь стада, а гонят его, пока одно или несколько животных не выбьются из сил и не отстанут. Непосредственные наблюдения [Murie, 1944; Crisler, 1956; Слудский, 1962] показали, что такие животные уже через несколько минут погони теряют скорость, отделяются от остальных и становятся легкой добычей. Волки, в свою очередь, обычно не гонят стадо долго и, если слабых животных не обнаруживают, прекращают погоню. Хищники словно «выжимают» из стада слабых животных.

Помимо основного способа охоты с **подхода**, применяемого в различных вариантах (при случайной встрече или с предшествующим поиском, со скрадыванием и преследованием или без них), волки используют другие приемы, некоторые из которых подтверждают высокий уровень рассудочной деятельности хищника.

Нагон. Обнаружив жертву или зная о ее местонахождении, стая волков разделяется на две части. Одни прячутся в засаду, другие становятся загонщиками.

Рис. 136. Преследование лося стайей волков

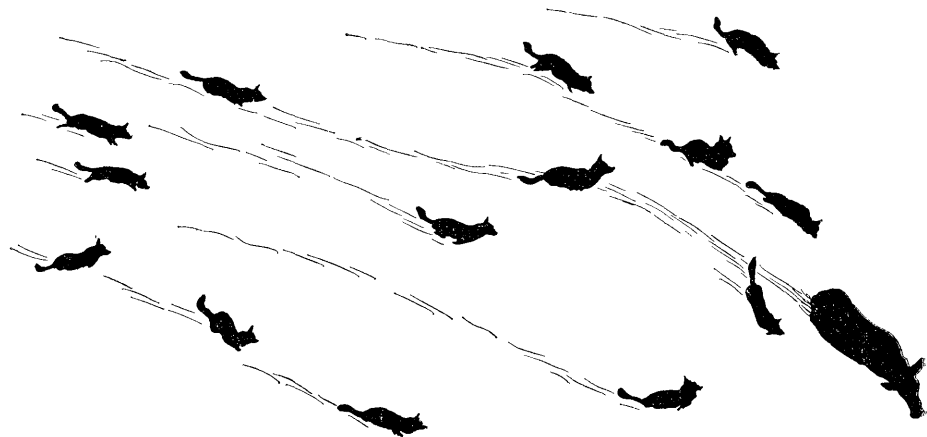




Рис. 137. Нагон косули на засаду

Засада устраивается на пути вероятного хода вспугнутой жертвы (рис. 137). Прием применяется при охоте на различные виды копытных (и даже зайцев) во всех ландшафтах. Иногда после удачного применения этого способа охоты на небольшом участке в 10—40 м друг от друга одновременно находили по 3—12 трупов сайгаков, зарезанных волками [Слудский, 1962]. Охотятся нагоном волки на джейранов [Дюков, 1930; Демчуг, 1957], косуль [Фетисов, 1953], кабанов [Кудактин, 1981] архаров [Вырыпаев, 1980] и других животных.

Облава, или загон, заключается в преследовании жертвы с перехватом на пути. Способ основан на стремлении многих животных убежать от преследователя не по прямой, а по кругу. Обнаружив жертву, волки опять же разделяются на две или несколько групп. Одни гонят ее, другие движутся наперерез, когда жертва отклоняется в сторону. Перехватчиков обычно меньше, чем преследователей. Нередко хищники гонят жертву, двигаясь параллельными курсами. При этом эстафету преследования принимают звери на том фланге, в сторону которого сместился путь движения жертвы. Согласованность действий в такой коллективной охоте очень велика. Смена ролей гонщиков и перехватчиков экономит силы преследователей. Подобные охоты наблюдали за кабаргой, лосем, косулями, сайгаками [Слудский, 1962]. Так же волки охотятся на зайцев [Каверзнев, 1933].

Оклад. Прием состоит в окружении жертвы, взятии ее в «клетки» или в «кольцо». Прием эффективен как в отношении одной, так и группы особей, стада, но применяется главным образом к неспособным к активной обороне животным. В. В. Козлов [1966] наблюдал волчью охоту окладом на косуль. Стая из семи волков, заметив в полосе бурьяна косулю, разъединилась. Три хищника двинулись по одной стороне зарослей, три — по другой. Седьмой зверь, дождаввшись, когда его собратья полукольцом охватили полосу бурьяна, направился в центр оклада и вскоре выгнал оттуда трех косуль. Окруженные животные стали метаться, наталкиваясь то на одного, то на другого и вскоре были убиты.

Загон «в угол». В эту категорию специфических для волка способов охоты отнесены приемы, основанные на преследовании жертвы в неблагоприятных для последней природных условиях и ситуациях. Охотничьи повадки волков, сформировавшиеся на использовании выгодных для хищника особенностей рельефа местности, поверхности, водных и других преград, хорошо согласуются со способностью вида к экстраполяции и быстрым правильным решениям в дичаичной обстановке. Они тесно

связаны и взаимообусловлены территориальностью и социальной организацией волка, отличным знанием охотничьего участка, физических и экологических возможностей жертвы. Описанные ниже приемы загона «в угол» волки применяют в разнообразных ландшафтах — в горах и на равнине, на севере и на юге огромного ареала.

Использование глубокого снега, наста, тонких солончаков. При высоте снегового покрова в 1 м и более даже взрослые олени Кавказского заповедника зимой 1971—1972 гг. легко становились добычей волков [Дуров, 1974]. Страдают в глубокоснежье от них дзерены [Жирнов, 1977] и другие животные. Наоборот, приспособленные к нему лоси спасаются от волков в угодьях с глубоким и рыхлым свежним покровом. Снег свыше 40 см высотой уже сильно затрудняет движение волка, а крупные копытные легко преодолевают его даже при глубине 60 см. Таким образом, глубокоснежье не всегда способствует успеху хищника и, наоборот, иногда спасает жертву. Многое зависит не от высоты покрова, а от его плотности, наличия наста. В глубокоснежные зимы 1969, 1971 и 1972 гг. на о-ве Айл-Ройал волки уничтожили 38% лосей в возрасте от 1 до 3 лет, тогда как обычно от них в основном гибнут телята, годовалые и особи старше 7 лет [Peterson, Allen, 1974].

Глубокий снег при наличии наста, который держит волка и проваливается под ногами жертвы, становится ловушкой для нее. Весовая нагрузка на след у сайгака больше, чем у волка в 2,3—3,0, у джейрана в 3,1 у дзерепа в 3,7 [Слудский, 1962], у лося в 2,3 раза [Peterson, Allen, 1974]. Проваливаясь при настe, копытные режут кожу ног, что еще более затрудняет их бег. Отлично зная характер распределения снежного покрова на участке обитания в различные сезоны года, волки умело направляют движение жертвы в выгодном для себя направлении. Так, в Дарвинском заповеднике во второй половине зимы, когда в лесу лежит глубокий и рыхлый снег, они стараются выплать лосей к берегам Рыбинского водохранилища, где снежный покров уплотнен и хорошо держит хищников, но проваливается под тяжелым лосем: стая из шести волков в конце зимы 1969 г. таким способом за полтора месяца уничтожила восемь лосей [Калецкая, 1973]. У перевала через Сихотэ-Алинь только в 1940 г. волки зарезали около полусотни лосей, загнав их по насту [Абрамов, 1963]. Весной сайгаки не могут быстро бежать по размягшей почве, сильно визнут, скользят. Охотясь на них в это время, волки стараются направить антилопу на раскисшие солончаки и тем самым обеспечить себе успех [Слудский, 1962; Залозных, 1980]. Подобное наблюдается и осенью.

Загон жертвы на лед,— часто встречающийся прием зимней охоты, особенно в азиатской горной тайге. На льду, даже прикрытом снегом, лось или олень чувствует себя неуверенно, скользит, падает. Так гибнут косули [Дипшик, 1910], изюбри, пятнистые олени [Капранов, 1948; Абрамов, 1963] и другие животные. То же известно для лесостепи Западной Сибири.

К покрытым зимой гладким льдом западно-сибирским водоемам волки пригоняют косуль издадалека [Козлов, 1966]. Так же на льду зимой 1951 г. девять волков убили семь архаров в высокогорье Тянь-Шаня [Янушевич и др., 1972]. В Нижнем Приамурье волки часто нападают на лосей в пойменных угодьях, выгоняя их на скользкую и непрочную поверхность речных и озерных наледей [Дворядкин, 1979]. Подледные пустоты при тонком льде усугубляют бедственное положение жертвы. В Восточной Сибири и на Алтае в подобных условиях от волков погибают много оленей и лосей [Бопдарев, Собанский; Лавов, глава 8]. На о-ве Барсакельмес пара волков загнала на лед, а затем в море самца-сайгака, где тот и утонул [Слудский, 1937].

Использование обрывов, оврагов, крутых склонов. Выгон жертвы к обрыву, с которого она срывается, ломает ноги и убивается насмерть — широко распространенная в горах разовидность приема загона «в угол». Прикачтый к пропасти марал, упав с высоты 7 м, нашел в себе силы перебраться через речку и хищники его достигли в 20 м [Федосенко, 1980]. В Боржомском заповеднике в 1973 г. из 50 оленей, погибших от волков, большую часть составляли взрослые звери, сорвавшиеся со скал [Арабули, 1975]. Подобные случаи тут же наблюдались и ранее [Динник, 1904]. Сходно действуют хищники и при добывании косули [Бараташвили, глава 8] и сайгаков, направляя последних в крутые промоины чинков [Филимонов, 1980]. Нередко срываются со скал преследуемые волками архары [Мантейфель, 1961]. В подобную ситуацию волки пытаются поставить и туров на Кавказе [Кудактин, 1981].

Направить жертву в овраг, где она будет лишена превосходства в скорости — характерный пример того же охотничьего приема. Так, в Красноярском крае стая из шести волков, подняв с лежки трех косуль, загнала их в небольшой заснеженный овраг. Жертвам не удалось преодолеть двухметровой отвесной стенки [Козлов, 1966]. В феврале 1974 г. четыре волка, преследуя взрослого истощенного кабана, загнали его в узкий тупик между скалами, и, несмотря на яростное сопротивление, одержали победу [Кудактин, 1981]. В некоторых случаях хищник получает преимущество, направив жертву по крутому склону. Например, в июне 1970 г. в Джунгарском Алатау два волка в течение часа убили двух телят марала, которые, убегая, скользили и срывались на травянистом склоне, покрытом свежим снегом [Федосенко и др., 1978].

Спасаясь от волков, животное иногда взбегает на отстой — недоступную хищникам скалу. Это широко распространенная адаптация преимущественно горпотаежных и высокогорных копытных к хищничеству волка. Караулят волки жертву иногда сутками, и, если она сдает попытку прорваться, нередко разбивается. В Забайкалье не раз встречали под отстоями шерсть, кости и рога. Среди копытных отстоями чаще других пользуются кабарга, изюбрь, снежный баран. В Джунгарском Алатау отстой изюбрей — это узкие мысы скалистых террас над рекой или глухие коридоры в скалах, где имеется защита с двух-трех сторон [Федосенко, 1980]. Снежный баран и кабарга взбираются на скалы, совершенно недоступные волкам, что позволяет избежать активной обороны, на которую кабарга не способна. Отстой снежных баранов обычно располагаются на карнизах, в верхней трети обрыва. Предпочитают они отстой, где можно кормиться. В некоторых районах Якутии волки длительное время живут вблизи наиболее часто используемых снежными баранами отстоев. Площадка, на которой может поместиться кабарга, шпой раз не превышает варежки. В Забайкалье отстой кабарги располагаются обычно на высоте 50—100 м, но иногда и выше. Чувствуя свою неуязвимость, этот беспомощный, крохотный олень стоит, не шелохнувшись, даже тогда, когда морды врагов находятся в 2—3 м от него.

Использование каменистых россыпей, зарослей, бурелома, где жертвы более уязвимы и преследуемое животное теряет маневренность, легко может повредить ноги, сильно ушибиться.

В конце июня 1977 г. в Джунгарском Алатау на краю осыпи в долине реки обнаружены останки маралухи, со сломанной передней ногой [Федосенко, 1980]. Используют волки для охоты на маралов «курумы» и на Алтае [Собанский и др., 1976], в Кавказском заповеднике подобные места — ловушки, куда хищники умело загоняют оленей, А. Н. Кудактин [1978] назвал «волчьими загонами», подчеркнув

постоянство их использования. Добывание жертвы в природных ловушках составляет жизненно важную особенность охотничьего поведения волка и характерную черту освоения стаей участка обитания.

Преследуемые волками копытные также хорошо представляют расположение на участке обитания опасных для них мест, стараются туда не попадать. Но несмотря на это держатся поблизости от них, привлекаемые солонцами, хорошим пастбищем и т. п. Загнанный в бурелом или в жердняк лось пытается вырваться на просторное место [Кочетков, 1980]. В то же время заросли иногда дают возможность жертве избежать зубов хищника. В Приморье в зарослях лещины, леспедецы и молодого дубняка волк бессилец взять косулю [Абрамов, 1963]. Преследуемый в Окском заповеднике лось дважды «вламывался» в густой вивняк, пружинящие ветви которого отбрасывали повисших на нем хищников [Лавровский, устн. сообщ.]. К этой же категории относится загон волками жертвы в несвойственные ей стадии. Хищники ловят горалов, выходящих зимой в поисках корма на пологие склоны [Бромлей, 1977], а также осенью, когда перед гоним они склонны совершать передвижения [Абрамов, 1963]. Горных козлов догоняют при переходах через открытые места между скал во время кормежки или кочевок [Собанский и др., 1976; Федосенко и др., 1978]. Стая из четырех волков зарезала 13-летнего тура, преодолевшего километровый ровный участок между скалами [Кудактин, 1984].

Подкарауливание. Обычно одиночные звери неподвижно караулят подход или появление жертвы. Хищники умело выбирают укрытие, учитывая образ жизни, поведение жертвы, погодные условия. Подкарауливают на тропах у солонцов и водооев или переправ, на пути движения пасущегося стада северных оленей, сайгаков, у нор грызунов. Ожидают жертву подолгу, терпеливо, подпускают ее как можно ближе, для верного броска.

Частые нападения волков на антилоп из зарослей у воды привели к тому, что последние, особенно сайгаки, избегают подходить к водоемам, возле которых есть укрытия для хищника; только сильная жажда и отсутствие удобных подходов вынуждает их нарушать эту привычку [Слудский, 1962]. Все дикие копытные, приближаясь к водоюям и во время утоления жажды, а также у переправ через реку во время миграций, чрезвычайно осторожны. Кустарников и высоких трав, — писал Н. М. Прижевальский [1875], — дзерены тичательно избегают. На пути антилоп с водоюя, где их подкарауливали волки, чабаны за месяц поймали 25 хищников [Костин, 1956].

При случае волк ловит песцов, подстерегая их около нор или во время мышкования, особенно при расчлененном рельефе [Романов, 1944]. По часу стережет тарбаганов у норы [Сабанеев, 1877; Выршаев, глава 8]. Этот же прием волки применяют при добычании уток. Так, в Казахстане трижды наблюдали, как волк, прыжком подкрavшись к урезу воды озера, замирал и дожидался, когда утка подплывет на расстояние 1—1½ м, а затем бросался на нее [Филимонов, 1980]. Подкарауливание обычно предшествует и сопровождает ловлю волками рыбы. В СССР этот способ добывания корма не описан, хотя используется, например, на Камчатке. В северо-западных же территориях Канады подкарауливание и добыча идущих на нерест лососей применяется с успехом [Bromley, 1973].

Мышкование. Иногда волки, подобно лисицам и песцам, добывают мышевидных грызунов, раскапывая их норы. Мышкование, в котором сочетаются подкарауливание и бросок, наблюдали в малоснежных приморских тундрах Камчатки [Аверин, 1948]. В Кавказском заповеднике довольно часто встречаются раскопанные волками норы мелких млекопитающих [Теплов, 1938]. Отмечены случаи, когда звери ловили мышей на пахоте, держась в некотором удалении от трактора. Голодные волчата охотятся на мышевидных грызунов вблизи логова; вес этой пищи в их желудках достигал 0,8 кг [Мертц, 1953].

Поведение при нападении на домашних животных

Нападение во время выпаса — наиболее распространенный во всех ландшафтах страны способ охоты на домашних животных. Начинаются нападения с конца июля — августа, когда прибылые уже подвижны, и продолжают до перевода скота на стойловое содержание, на отгонных пастбищах они происходят круглый год.

По данным В. П. Бологова [1981], в Средней России из 42 обследованных им нападений в летне-осеннее время десять случились на пастбище в разные часы дня, но каждый раз при наличии возможности скрытного подхода хищников к стаду на расстояние 25—30 м. Нападают волки в основном на овец и телят. Коров и лошадей, отставших от группы, трогают редко. В северо-западной Туркмении иногда губят поворожденных (и до годовалого возраста) верблюжат, взрослых же они боятся [Ишпадов, 1977]. Успех сопутствует только группне зверей, поочередно делающих выпады с разных сторон. В горах постоянно сопровождают отары овец и коз, перегоняемых с летних выпасов на зимние, и наоборот. При этом часто пользуются непогодой (метель, туман); когда отара растягивается, отдельные животные отстают, охрана их затруднена [Узбекистан, глава 8]. Когда домашнее животное ограничено в движении, а, следовательно, и в обороне, оно более доступно для волков. Часто одиночки и старые звери нападают на жеребят у стреноженной кобылы.

Охота у селений. Волки ловят собак, домашнюю птицу, поросят, кошек и других мелких домашних животных возле жилища человека, на огородах; рвут коз, овец, коров на привязи, собак на цепи. Уничтожают диких животных, попавших в ловушки, съевших отравленные приманки.

Л. П. Сабанеев [1877] считал, что сибирские лесные волки никогда не трогают привязанной в лесу скотины, в то время как в средней полосе России веревка не пугает их. С тех пор многое изменилось, и в освоенных районах Сибири хищники приспособились добывать домашних животных, тем более оставленных без присмотра.

В 1955 г. только у одного охотника волки уничтожили 30 песцов, попавших в его капканы [Семенов, 1954]. Их привлекали только живые зверьки, замерзших они трогали редко. Волки задавили двух росомых, попавших в капканы [Boles, 1977]. Пришлось наблюдать по следам, как три волка умертвили понавицу в капкан лисицу, прокусив ей горло. Упоминают и о том, как волк съел двух крякв, попавших в ловушки [Timm et al., 1975]. Если бы домашние гуси не искали спасения от волка в крыльях, то вряд ли нашлись бы в европейской России такие места, — пишет Л. П. Сабанеев [1877], — где стоило бы держать эту полезную птицу. Э. Шмит [1973] наблюдал, как от приблизившегося волка гуси поднялись на крыло, перелетели через овраг и, обессилев, попадали на склоне холма. Тотчас же из засады в бурьяне появились еще два зверя и задушили нескольких гусей.

Весьма разнообразны приемы добывания собак. Волки используют тактику заманивания, перехватывают более смелых или неосторожных животных возле околлицы, а также иногда в самих селениях. Недавно в парке Липецка был обнаружен волк, существовавший за счет городских собак [Старухин, 1981]. Волк легко справляется почти с любой собакой, но, забежав в дерево, он нередко увлечает ее за околицу, где ждут другие звери. В другом варианте волк также бежит к околице, собака за ним. Когда они оказываются за селением, зверь неожиданно разворачивается и вихрем настигает дворняжку [Бизюкин, 1948]. Чем селение меньше и, следовательно, меньше в нем собак, тем смелее действуют волки, обычно это матерые звери, прибылые наблюдают [Сабанеев, 1877]. Выбрав место засады, снимают с гона гончих собак, на чем иной раз специализируется целая стая [Перец, Владковский, 1980]. Для овладения собакой, сопровождающей подводу, используют тот же прием «заманивания», как и около деревень [Черкасов, 1867].

Волк-одиночка подпустил на 100 м трех пастушьих собак. Было очевидно, что хищник не пытается убежать от них,—пишет А. Н. Кудактин [1980], наблюдавший эту сцену на Умпырском перевале Кавказского заповедника,—а лишь увлекает их за собой. Когда расстояние между волком и собаками сократилось до 20—30 м, хищник резко остановился, и одна из собак почти наскочила на него. Круго развернувшись, она бросилась паутек, но волк настиг ее и убил. Вторую собаку задавил его собрат, выскочивший из засады.

Постоянное опасение человека накладывает отпечаток на охотничьи приемы волков. Они совершают набеги лишь ночью, дневные разбои редки. В селениях и возле них волк ходит не где попало, а лишь определенными путями. Зная это, охотники успешно ловят волков капканами в деревнях [Бойков, 1949]. Наблюдения за четырьмя семьями волков в Центрально-Лесном заповеднике показали, что эти хищники заходят в каждый населенный пункт на своем участке обитания от 15 до 40 раз в год. В охоте волка вблизи населенных пунктов есть система, важное звено которой составляет наблюдение за поведением людей [Бологов, 1980].

Нападение на скот в укрытии. Волки способны забираться в овчарни, свинарники и другие строения для содержания скота. Они устраивают подконы; забравшись по сугробу, разгребают крышу, взламывают непрочные двери, забираются в окна и т. д. Проникнув внутрь, режут иногда по многу овец, но уносят лишь одну. Иногда, пролигнув через крышу, волки не в состоянии выбраться: хлев превращается в ловушку [Данилов и др., 1979]. Однако чаще хищники ведут себя осторожнее. Прежде чем забраться в овчарню, окна которой были открыты для выбрасывания павоза, волк многократно подходил сюда, каждое утро его видели доярки в течение примерно месяца до того, как он отважился влезть к овцам [Дубровский, 1980]. Может волк втиснуться за спрятаннейшей собакой под крыльцо, в конуру. Бывали случаи, когда хищник, в азаре преследуя собаку, врывается в дом [Зверев, 1976; Макридин, 1978]. В последние десятилетия зимние нападения на скот случаются редко — построено много капитальных животноводческих помещений, освещенных электричеством. Зато в летние загопы для скота, нередко удаленные от селений и плохо охраняемые, хищники постоянно «наведываются».

Способы умерщвления жертвы

Волки хватали оленя несколько раз за зад и танцелись на нем, тормозя всеми четырьмя лапами [Макридин, 1959]. Олень был затравлен после трех срывов, пройдя всего 150 м. Волк избегает нападать на жертву спереди, если она способна дать отпор. Даже на самца-сайгака, обороняющегося рогами или задними ногами, он предпочитает кидаться сбоку [Слудский, 1962]. Нападая на сайгаков и джейрапов, убивает их всегда одним и тем же приемом, хватая жертву за бок, спереди паха и обычно с первого раза наносит ей смертельную рану диаметром 10—15 см. Хваткой за бок около паха волки убивают и кабанов [Кудактин, 1981].

Успех охоты волков на лося зависит во многом от поведения последнего. Североамериканские волки легко распознают физически слабых и больных животных. Если лось не убегает, готовясь к схватке с хищниками, они быстро оставляют его. Также они не преследуют лося, убегающего по рыхлому снегу. Взрослое животное хищники атакуют почти всегда с тыла, кусая за мышцы задних ног. Когда он повален, хватают за горло. Раненого, но способного обороняться, лось окружают и ждут, пока он ослабеет [Allen, 1979]. Из девяти лосей, осмотренных В. П. Бологовым [1981] в средней полосе России, в шести случаях ранающая смертельная схватка папосилась за промежуток. Дополнительные попытки волков при преследовании теряющего силы и возможность передвижения лося только ускорили развязку. Обычно взрослые лоси, погибшие от волков, имеют раны в области брюха и

паха, на мускулах задних ног, редко на груди и шее. М. П. Павлов [1982] сообщил о попадании пары волков на лося в Калининской области. Волки приступили к лосю на поле, он уходил от них по глубокому снегу в сторону дороги. Один из волков вцепился лосю в ногу. Тот остановился. Второй прыгнул лосю под брюхо и порвал кожу брюха вместе с внутренностями. Несмотря на ранение, зверь продолжал двигаться навстречу ехавшим на лошади в сапях охотоведам, которые, наблюдая разыгравшуюся драму, громко кричали.

Овцу волк убивает большей частью, нанося ей укус в шею. Наружные раны невелики, но при снятии шкуры видны глубокие, рваные повреждения, нанесенные клыками волка. Попад в стадо, зверь в азарте хватается овец не только за шею: пара волков, напав на отару из 420 овец у деревни в Кировской обл., разорвали горло 27 животным, 40 — имели иные ранения. Стремление нанести укус в шейную область прослеживается у молодых волчат при содержании их в неволе. В. В. Козлов [1966] сообщает, как прибывшие в отсутствие родителей нападали на пасущихся вблизи логова овец, хватая их за шею. Однако укусы не были смертельными. Шерсть на шее многих животных становилась мокрой от волчьей слюны.

Преследуя крупную собаку, волк старается заскочить сбоку и схватить ее за шею. У раненых и убитых собак большей частью бывает повреждено горло и разорвано брюхо. Б. Т. Семенов [1954] сообщает об охотнике, добывавшем волков с помощью двух злобных лаек, на шею которых он надевал широкие, толстые ошейники с острыми шипами из отточенных гвоздей. Следуя своему обычаю, зверь хватал собаку за шею, ранил о шипы пасть и переходил к обороне.

В. А. Вырыпаев [1976], осмагривая животных, убитых волками в Чаткальском заповеднике, установил, что у трех лошадей вырвана брюшина и не было ран спереди, а жеребенок умерщвлен укусом в шею; у пяти кабанов повреждения обнаружены на брюхе, и лишь у одного поросенка имелись покусывания в грудной области; у 24 овец были раны на шее, а у девяти порвано брюхо; из семи косуль три имели травмы на шее, у остальных — разорвано брюхо.

Поедание и использование добычи

Поведение волков при использовании добычи широко варьирует. Уже умерщвляя жертву, волк зачастую одновременно и пожирает ее. Он рвет куски мяса и сухожилия, все время мотая головой, прижимая жертву лапами к земле, всегда стоя, поспешно отрывает большие куски и сразу же проглатывает их. Небольших животных группа волков обычно съедает полностью; так, ничего не остается от убитых новорожденных косуль, оленей, лосей. Мелких домашних и диких животных волки обычно уносят в укромное место. Поймав суслика, волк быстро скрылся с ним в зарослях [Залозных, 1980]. Зверь тащит свою жертву в зубах, высоко поднимая голову на мощной шее. В некоторых случаях, держа добычу зубами за шею или другую часть тела, несет ее на спине. Волк может длительное время тащить овцу или козу, не оставляя ее даже, когда слышит крики бегущих к нему пастухов [Козлов, 1968]. А. А. Слудский [1962] наблюдал крупного волка, который в зубах нес сайгаченка весом в 10,9 кг. Позже он спрятал его, забросав землей и травой. Известен случай, когда хищник, задавив собаку, отнес ее на 400 м и тщательно укрыл мхом. Матерый волк может нести даже борзую собаку, старые волки вдвоем способны вытащить из тины на крутой берег лошадь [Сабанеев, 1877]. Вспоров брюхо лося и оставив на месте кишки и желудок, волки в Березинском заповеднике оттащили тушу волоком на значительное расстояние [Литвинов и др., 1979]. Г. П. Дементьев [1933]

сообщает, как волк с овцой в зубах перепрыгнул высокую изгородь и потом пробежал более километра.

Насыщаясь крупной добычей, голодные волки могут, видимо, утилизировать в первую же ночь очень большое количество мяса, возможно, до 10 кг в среднем на одного зверя. Подобного рода указаний в литературе много [Соколов, 1951; Афапасев и др., 1953; Наумов, 1967]. На Айл-Ройале стая из 15—16 зверей в несколько приемов в течение суток съела лосенка весом примерно 135 кг [Mech, 1970]. Там же, несколькими годами ранее, наблюдали два случая, когда 7—8 волков съели около $\frac{3}{4}$ туши взрослого лося за 2 дня, т. е. около 8 кг мяса на одного зверя в день [Cole, 1957]. На западе Канады 4 волка съели большую часть самки чернхвостого оленя за 4 часа; за 5 дней стая из 3 волков съела 2 чернхвостых оленей и теленка вапити [Cowan, 1947]. Если зверей не тревожат, они остаются поблизости на дневку и большая стая за несколько суток практически полностью съедает¹ взрослого лося. В условиях преследования звери насыщаются однократно и покидают район охоты [Бибиков, 1980]. Тогда остатки жертвы используют другие животные.

Слабо изучено запрятывание волками части добычи. В каких случаях звери делают запасы? Сведений об этом почти нет. П. А. Мертц [1953] встречал по обочинам волчьей тропы, идущей от места ночного пиршества, оторванные куски мяса. Он предполагает, что голодные звери набивали желудок мясом сверх физиологической нормы, но вскоре после принятия пищи освобождались от нее. По наблюдениям Б. Т. Семенова [1979], волки широко используют способность произвольно отрывать пищу, содержащуюся в желудке, для переноса своей добычи частями в другие места и укрытия ее от конкурентов. При кормежке на туше крупной жертвы звери неоднократно отбегают в сторону, иногда до 200 м, отрывают проглоченное мясо, зарывают его в снег или в землю. Порции такой отрыжки колеблются между 2,5 и 6 кг. Таким образом, наблюдатель, обнаружив и осмотрев тушу, на которой кормились волки, получает неверное представление о прожорливости хищника.

По наблюдениям А. Н. Кудактина (устн. сообщ.) 13 февраля 1977 г. в Кавказском заповеднике пять волков растащили за ночь самку оленя, массой не менее 100 кг. На месте гибели оленя остались часть содержимого желудка, клочки шкуры, череп. При троплении удалось обнаружить восемь сделанных волками кладовых, состоявших из кусков мяса и костей конечностей. Общий вес найденных остатков превышал 30 кг. В другом случае 25 февраля 1974 г. по следам на снегу высотой 40 см выяснили, как волк нес заднюю ногу оленя (весом около 8 кг) более 3 км.

Оригинальны наблюдения и В. П. Бологова в Калининской обл. В марте три прибылых волка на приваде съели по 1,5—2 кг мяса, оттащив остатки на расстояние 1—2 км. Это — постоянная привычка волков, но запасы трудно обнаружить. В мае 1981 г. только с помощью лайки были обнаружены спрятанные части туши годовалого и взрослого лосей на расстоянии до 2 км от логова (голень передней ноги взрослого лося, две задние ноги годовалого лося, четыре куска мяса по 1—3 кг, хвост теленка).

К поведению волков, связанному с использованием добычи, следует отнести также периодическое посещение ими мест прежних удачных

¹ Какую часть утилизированной добычи звери прячут и растаскивают, неизвестно (см. также главу 6).

охот, где нередко остаются крупные кости или куски шкуры жертвы. Звери хорошо помнят такие места и обязательно их обследуют, отклоняясь от пути своих переходов.

Итак, существующие приемы волчьих охот весьма разнообразны. Они позволяют волку успешно добывать как диких, так и домашних животных, действуя в одиночку, малой группой или стаей, использовать особенности местности, жизненный уклад человека, физические, экологические и поведенческие особенности жертв. Богатство охотничьих приемов — одна из главных причин необычайной экологической пластичности волка, способности выдерживать интенсивное преследование. Частота использования различных охотничьих приемов волками не одинакова. Их применение лимитируется возрастом и опытом зверей, размером стаи, наличием падали и других бросовых кормов, видовым составом и численностью жертв, природными особенностями местности и многими другими условиями. По данным В. А. Вырыпаева [1976] из 93 групповых волчьих охот на Западном Тянь-Шане с использованием подкарауливания на пути следования добычи имелась только одна, нагон отмечен в 19 случаях, оклад — девять раз. Этап скрадывания входил в процесс охоты в 25 случаях, «бросок накоротке» и преследование — 35 раз, облава же или загон использовалась четыре раза.

Наиболее распространены различные варианты охоты с подхода и броска накоротке с использованием природных условий и преимуществ группового образа действий. Набор охотничьих приемов варьирует в разных ландшафтах и регионах. Например, волки открытых пространств лишены возможности пользоваться преимуществами горных склонов и каменистых россыпей. Однако овраги, водомоины, вязкий грунт солончаков постоянно используются ими среди вариантов широко распространенного приема загона «в угол». Сибирские и дальневосточные волки чаще других выгоняют свою жертву на лед, благодаря тому, что наледи на многочисленных здесь речках встречаются в этом регионе чаще, чем в других.

В использовании волком охотничьих приемов есть сезонные особенности. Летом волки охотятся главным образом в одиночку, часто используя скрадывание жертвы, в их добыче много мелких животных, детенышей. Зимой, когда увеличивается стайность волков, они чаще практикуют групповые охоты; среди жертв преобладают крупные животные. Распространенность некоторых способов охоты со временем претерпевает изменения. Например, если раньше волки часто охотились возле селений и в них, то теперь, когда мелких деревень стало меньше, этот прием используется реже. Мышkovание волков по свежей пахоте сформировалось лишь после появления тракторов. Идущий за плугом человек пугал волка, теперь он стал невидим в тракторной кабине.

Наблюдая волчонка дома, приходишь к выводу, что в изначальной, инстинктивной основе становления охотничьего поведения волка лежат три этологические особенности, заметные уже на ранних этапах развития, а именно: стремление догнать убегающий объект, затаиться при его приближении, действовать сходно с мышкующим животным. В этих неловких

действиях щенка проглядывают будущие стадии и способы добывания жертвы: преследование, засада и мышкование. Если волчат несколько, то в их играх можно проследить прообразы еще трех будущих групповых охотничьих приемов, которые названы облавой, нагоном и окладом. Таким образом, фундаментом охотничьего поведения, видимо, можно считать шесть способностей, три из которых проявляются при одиночном и еще три при групповом содержании волчат. Все остальные черты охотничьего поведения взрослых зверей формируются за счет научения и передачи опыта родителей, а также на основе элементарно-рассудочных способностей, природной сообразительности.

Хищническое поведение волка, несмотря на свою инстинктивную основу, чрезвычайно пластично в начальных стадиях реализации. Вид, голос и запах жертвы не вызывают автоматического нападения, даже когда она вблизи. Примеров тому немало. Но чем ближе намерения и действия хищника к завершению хищнического акта, тем автоматичнее, безрассуднее, необратимее становятся его поступки. Особенно у взрослого зверя, имевшего опыт охоты и умерщвления жертвы. Именно этим можно объяснить дерзость волка, рвущего овец на глазах у пастуха, бесполезно пытающегося криками и палкой отогнать хищника. Бессмысленная резня оленей или овец в количестве, намного превышающем потребности стаи, которая большей частью не возвращается к этому месту, является результатом автоматического развития завершающей стадии хищнического инстинкта, когда вкус, вид и запах крови жертвы выступают в качестве релизера последующей цепи рефлексорных действий. Необратимость поступков волка на конечном этапе осуществления хищнического инстинкта присуща и молодому животному, не имеющему охотничьего опыта. Полуторамесячный ручной волчонок, никогда не видевший мяса, найдя во время прогулки выпавшего из гнезда птенца дрозда, схватил его. Несмотря на угрозы, сильные удары рукой он сжал челюсти так, что их удалось разжать лишь с большим трудом, после чего волчонок остервенело набросился на человека, чего ранее не наблюдалось.

Питание

Качественный состав пищи. Волк — типичный хищник с исключительно широким набором кормов. Можно смело сказать, что в ареале волка нет таких позвоночных, которые не служили бы ему пищей. Однако почти повсеместно основным его кормом являются дикие или домашние копытные.

Второе место после копытных в питании волка, безусловно, принадлежит зайцам, а среди них — зайцу-беляку. В некоторых районах страны этот широкораспространенный и массовый вид в значительной степени обеспечивает потребности волка в пище. В Центральной Якутии, в бассейне среднего и нижнего течения Вилюя и на значительной площади Верхоянья, частота встреч остатков беляка при исследовании экскрементов хищника составляет 70—90, а иногда и 100% [Лабутин, 1972]. Решающее значение в питании волка беляк имеет и в некоторых районах европейской тайги. Так, остатки беляка обнаружены в 70% зимних экскрементов хищника на Онежском полуострове [Руковский, Куприянов, 1972], до 58% в Псковской обл. [Данилов и др., 1979]. Несколько реже (17,9%) волк поедает беляка в Калининской обл. [Кочетков, Соколов, 1979].

Более скромную роль играет заяц-русак. Однако в Воронежской обл. он является одним из важных кормов волка во все сезоны года. Летом русак стоит на втором месте после домашних животных (17%), а зимой (19%) — после диких копытных [Мертц, 1953]. В Белоруссии доля русака весной и летом достигает 16%, а в некоторые годы даже 25% [Гаврин, Донауров, 1954]. Русак в питании волка отмечен в Литве, на Украине, на Кавказе, в дельте Волги, в низовьях Урала и в других районах.

Значение зайца-толая для волка существенно в Средней Азии и Казахстане. Встречаемость его в экскрементах волка, собранных на Устюрте зимой, составляет 12,4, весной — 16,0, летом — 4,6 и осенью — 16,4%. В годы обилия толая волки реже преследуют диких копытных (табл. 45).

Подмечено, что в «заячьи» годы численность и упитанность волка выше, чем в годы малочисленности толая [Захидов, Костин, 1958].

Из ценных пушных грызунов жертвой волка часто становится бобр. В Воронежском заповеднике остатки бобра в пище волка зимой составили 20, а летом 6,2% встреч [Мертц, 1953]. Волк добывает бобра в Архангельской обл., Коми АССР, Литве [Руковский, Куприянов, 1972; Прусайте, 1961а, б]. В недавно восстановленных популяциях бобра волк еще не полностью освоил этот новый источник питания. В Северной Аме-

Т а б л и ц а 45. Встречаемость копытных в пище волка в годы с разной численностью зайца-толая на Устюрте [Палваницов, 1974]

Показатели	1962 г. n=205	1965 г. n=183	1969 г. n=202
Число зайцев на 10 км маршрута	8	3	1
Доля толая, %	42,4	21,6	9,0
Доля копытных, %	10,2	18,7	31,4

рике бобр всегда был важным кормовым объектом волка. В Алгонкинском провинциальном парке остатки этого грызуна в летних экскрементах хищника составляют 63% встреч [Theberge et al., 1978]. На Айл-Ройале волки бобрами выкармливают щенков [Allen, 1980]. Судя по этим данным, можно предположить, что бобр является важным потенциальным кормом хищника и в нашей стране.

Волк активно преследует сурков во всех районах совместного обитания. В Киргизии, Джунгарском Алатау, Казахстане встречаемость серого сурка в его пище достигает 17,7%, а в Таджикистане красный сурок наряду с толаем, в теплое время года служит основным объектом питания волка [Федосенко и др., 1978; Соков, глава 8]. В Забайкалье, по исследованиям И. П. Брома [1960], тарбаган составил 53% встреч в летней пище хищника. Постоянное использование сурков наблюдалось многими исследователями [Бибииков, 1967; Слудский, 1970], при этом отмечено, что после залегания сурка в спячку число нападений волка на скот сразу же возрастает.

Жертвой волка в Азербайджане нередко становится нутрия [Гидаятов, 1970], во многих регионах — ондатра. Последнюю волк часто добывает во время весеннего расселения и в засуху, когда зверьки покидают водоемы и бродят по суше. В Архангельской области по берегам озер часто встречаются раскопанные волком норы ондатры и ее доля в рационе хищника составляет 5,2% [Руковский, Куприянов, 1972]. В пойме Амударьи хищник питается ондатрой круглый год, но чаще весной и осенью (9,8 и 7,6%), реже зимой (1,7%). У логова встречи остатков ондатры достигали 9,6% [Палваницов, 1974].

Повсеместно волки поедают мышевидных грызунов. Встречаемость их в рационе обычно колеблется от 2—3 до 10%. Однако в «мышиные» годы полевки, а в тундре лемминги, имеют большое значение, способствуя успешному выкармливанию щенков и хорошей наживровке зверей. При обилии мелких зверьков сальники матерых волков весили зимой 1,5—2,5 кг, а в обычные годы их вес не превышал 0,3 кг [Мертц, 1953]. В апреле 1979 г. В. А. Вырыпаев [1980] наблюдал мышкование волков на Тянь-Шане. Они ловили серых полевок из оголенных подснежных гнезд. В желудке добытого волка он обнаружил остатки 39 полевок и двух слепушонок. Во многих районах Казахстана и Сред-

ней Азии постоянным дополнительным кормом волку в летнее время служат различные виды сусликов, песчанок, тушканчиков, хомяков и других зверьков. Кротов и землеросек хищники поедают редко.

Из хищных млекопитающих в пище волка зарегистрированы бурый медведь, енотовидная собака, лисица, корсак, песец, шакал, рысь, барханная и пятнистая кошки, хаус, лесная и каменная куницы, степной хорек, перевязка, горностаи, барсук, выдра, обыкновенная и каспийская нерпы [глава 6].

Птицы относятся к второстепенным кормам, хотя в отдельных районах имеют значение в определенные сезоны. В тундре и лесотундре наибольшее значение имеют линные птицы, в частности гусь, и еще не поднявшийся на крыло молодняк; утки и другие околородные птицы служат пищей хищнику на озерах степной и пустынной зоны [Афанасьев и др., 1953; Касаткин, 1968; Слудский, 1970]. В тайге жертвой волка нередко становится глухарь [Новиков и др., 1970; Руковский; Куприянов, 1972; Калецкая, 1973]. Существенной пищей тундровому волку служат белая и тундряная куропатки. Чаще всего в помете и желудках волков находят перья мелких воробьиных, особенно во время появления у них слетков.

В небольшом количестве почти повсеместно волки поедают рыбу, оставленную на берегу рыбаками. При пересыхании водоемов или на мелководье во время нереста волки добывают рыбу самостоятельно. Коегде значение рыбы существенно. Так, в дельте Волги она составляет 3,9% в Кызыл-Агачском заповеднике — 10, а в низовьях Или 16,4% [Афанасьев и др., 1953; Касаткин, 1968; Гидаев, 1970].

Амфибий и рептилий следует отнести к редким дополнительным кормам волка. Лягушки входят в его рацион в разных частях ареала, пресмыкающиеся поедаются главным образом на юге. В Закавказье жертвой волка становятся желтопузик и агама, в Каракалпакии — молодые черепахи, различные ящерицы, палласов щитомордник, гюрза [Ишунин, 1966; Гидаев, 1970; Палваниязов, 1974]. Часто и помногу волки поедают рептилий в Бадхызе, там добыли прибитого зверя, в желудке которого обнаружено 16 ящериц [Гейтнер, 1967].

В желудках и экскрементах волков постоянно обнаруживаются кусочки хитина (до 40% встречаемости). Видимо, иногда насекомые попадают в пищеварительный тракт хищника вместе с желудком жертвы при поедании птиц, амфибий, рыбы и мелких млекопитающих. Нередко же хитин майских жуков, чернотелок и особенно саранчи обнаруживается в большом объеме, и это позволяет говорить об активном их использовании.

Волк получает необходимые витамины и микроэлементы от растительной жертвы. Однако, являясь вторичным консументом, он и сам поедает растительную пищу. При исследовании питания основное внимание обычно обращают на использование хищником крупных жертв, а потому поедание им мелкой добычи, а тем более растительной пищи остается малоизученным. Тем не менее в желудках и экскрементах волков, среди остатков животного происхождения обнаруживаются зеленые части растений, непереваренные оболочки плодов и ягод, костянки и се-

мена. Иногда помет хищника состоит полностью из растительной массы.

Ряд растений волк употребляет как полноценный корм. К ним относятся черника, брусника, ежевика, плоды рябины, шиповника, лоха и диких фруктовых деревьев, ягоды калины, боярышника, шелковицы, семена бука и пр. Нередко в желудках находят листья осок и злаков, поедаемых волком, как и другими собачьими, с лечебной целью. В северных регионах встречаемость растительной пищи, главным образом ягод кустарничков, в рационе волка не превышает 5—6% [Руковский, Куприянов, 1972; Каледкая, 1973; и др.]. На Кавказе и в Средней Азии растительные корма более разнообразны и поедаются чаще и в большем количестве. Так, в Кавказском заповеднике встречаемость плодов и ягод в рационе волка составляет 12% [Теплов, 1938], а на юге Узбекистана, где волк зимой в массе поедает плоды лоха, часто целыми гроздьями вместе с веточками, встречаемость их доходила до 85—88% [Ишунин, 1960]. В Туркмении в одной порции волчьего помета насчитали 632 косточки лоха [Сапоженков, 1963].

А. П. Корнеев [1950] приводит примеры массового поедания украинскими волками ягод крушины (389 семян в одном желудке), черного посламена (9082 семени в желудке), ландыша (486 семян в желудке), плодов груши (140 семян в желудке); волк ест также зерна кукурузы и подсолнечника [см. главу 8]. На юге страны во второй половине лета звери посещают бахчи, где поедают арбузы и дыни. Выбрав наиболее спелый плод, хищник выгрызает из него сладкое содержимое, иногда даже уносит арбуз с бахчи в более спокойное место [Брудин, 1951; Захидов, Костин, 1958; Ишунин, 1966].

Таким образом, у волка, как и у других широкоареальных хищников, прослеживается возрастание значения растительных кормов по мере движения с севера на юг ареала.

Синантропизм волка — явление вторичное. Это подтверждается тем, что и в настоящее время там, где много естественных кормов, волк не нападает на скот и полностью существует за счет дикой фауны. Анализируя питание волка в отдельных частях его ареала с различными исторически сложившимися условиями, легко заметить, что в большинстве районов лесной зоны, где в настоящее время численность лося, а местами кабана и оленей, сильно возросла, существование волка обеспечивают дикие копытные и он редко нападает на домашних животных [Осмоловская, Приклонский, 1975]. Наглядным примером может служить ситуация в Рязанской обл., в северной лесной части которой волк живет за счет естественных кормов, а в южной, малолесной, где дикие копытные редки, он вредит животноводству [Постников, Теплов, 1960; Иванов, 1967]. В Якутии, например, в годы депрессии зайца-беляка потери скота от хищника возрастают (табл. 46).

Таким образом, частота поедания волками домашних животных зависит от обеспеченности естественными кормами в данной местности или в данном году и, конечно, от организации охраны скота. Сказанное хорошо иллюстрируется сопоставлением питания волка в двух горных районах Казахстана, различающихся обилием диких копытных (табл. 47).

Таблица 46. Потери скота в годы с различной численностью зайца-беляка [Лабутиц, Вишивцев, глава 8]

Потери скота (особи)	1975 г.	1976 г.	1978 г.
Лошади	201	479	1317
Крупный рогатый скот	49	29	273
Домашние северные олени	2385	1290	7124
Заготовка зайца, тыс. шт.	158,2	193,4	93,0

Таблица 47. Соотношение диких и домашних копытных в пище волка (в %) [Федосенко и др., 1978]

Пища	Зайлийский Алатау, n=549	Джунгарский Алатау, n=571
Дикие копытные (марал, косуля, горный козел, кабан)	21,7	67,7
Домашние копытные (овцы, коровы, лошади)	54,7	8,0

Падаль для волка — один из важных источников питания. Наличие падали в угодьях связано с естественной гибелью различных диких животных, с созданием запаса пищи самим хищником в период избытка добычи и, наконец, какие-то запасы падали непреднамеренно возникают в результате деятельности человека. Естественный отход животных в природе закономерен. Гибель от старости, болезни и травм значительно выше, чем принято думать, и приурочена к зиме как более тяжелому периоду жизни. Весеннее вытаивание из-под снега останков павших за зиму животных создает обилие этого специфического корма и определяет ранневесеннее размножение видов, существующих в основном за счет падали (россомаха, ворон, кукша и др.). В конце зимы и весной, до появления молодняка у диких животных и начала выпаса скота, падаль и для волка — важнейший корм. Кроме случайного обнаружения трупов павших животных, в чем волкам помогают птицы, хищники неоднократно посещают места прежних успешных охот и поедают остатки, брошенные ими в период обилия пищи. Предполагают, что хищники создают запасы пищи сознательно, убивая в период настов или успешных нападений на стада домашнего скота больше животных, чем могут сразу использовать. Такие запасы могут поедаться ими позже, уже в виде падали. Это подтверждают наблюдения в природе. Известно, например, что волки, добыв крупное животное и утолив голод, расчленивают тушу на части и прячут куски в укромных местах для последующего использования. И, наконец, очень активно волки используют падаль, оказавшуюся в угодьях в

Таблица 48. Состав основной пищи (в %) волка в северотаежном регионе

Место, автор, число данных	Копытные	Заяц-беляк	Тетеревиные птицы	Полевки
Архангельская обл. [Руковский, Купрянов, 1972], $n=57$	24,5	70,0	10,4	3,5
Якутская АССР [Егоров, Лабутин, 1964], $n=145$	10,3	89,6	4,8	0,7

виде отходов промысла и трупов крупных копытных, погибших от ран и не найденных охотниками, а также павших домашних животных.

Географические (ландшафтные) особенности питания. В различных частях ареала питание волка отличается как по составу видов, так и по значению отдельных экологических групп используемых животных. По специфике кормовой обстановки и связанным с ней поведением в трофической деятельности, в частности в приемах охоты и в использовании домашних животных, в ареале волка можно условно выделить шесть следующих регионов: тундровый, северотаежный, южнотаежный, западный лесостепной, пустынный и горнолесной (рис. 138).

Тундровый регион охватывает зону тундр и простирается от северо-восточной части Архангельской обл. до Чукотского п-ва включительно. Основной корм волка крупный олень — северный олень, как дикий так и одомашненный. В восточной части региона, наряду с северным оленем, волк преследует и снежного барана. Второстепенными кормами, употребляемыми главным образом с мая по сентябрь, волку служат такие массовые виды, как лемминги, белая куропатка, линная водоплавающая птица, заяц-беляк, а на востоке — суслик и сурок.

Северотаежный регион тянется узкой полосой вдоль лесотундры от побережья Белого моря до Центральной Якутии включительно. Копытные редки в связи с бедностью зимних кормов и глубокоснежьем. Лоси, как правило, на зиму откочевывают южнее. Волк немногочислен и придерживается долин крупных рек, окраин болот, гарей, вырубок и других открытых мест с уплотненным снежным покровом. Основной кормовой объект волка в этом регионе в течение всего года — заяц-беляк (табл. 48).

В отдельных частях региона встречаемость зайца-беляка в пище хищника достигает 100% [Лабутин, 1972]. Копытные (лось, северный олень, снежный баран) имеют второстепенное значение. Летний рацион включает представителей куриных и водоплавающих птиц, ондатру, рыбу, мышевидных грызунов. Значение домашних животных в силу слабого развития животноводства (исключая оленеводство) и кратковременности периода выпаса в питании волка этого региона незначительно.

Южнотаежный регион включает подзону средней и южной тайги европейского Севера и всю лесную зону Сибири. На западе он охватывает Карелию, Ленинградскую, Псковскую обл., а далее с юга ограничен линией, идущей через Новгородскую, Калининскую, Владимир-

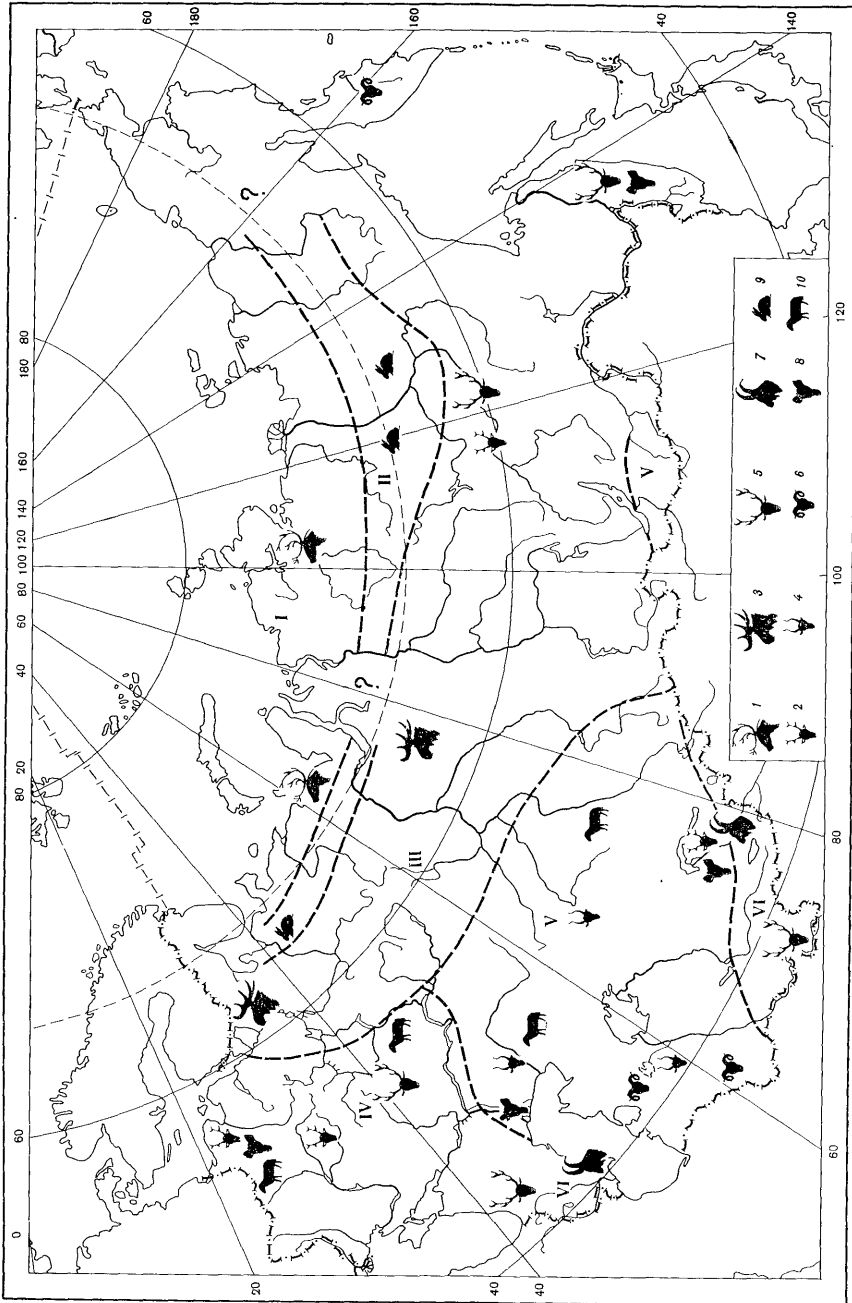


Рис. 138. Региональное деление территории СССР по доминированию в питании вола различных животных

Регионы: I — тундровый, II — северотасканий, III — южнотасканий, IV — западный лесостепной, V — луговой, VI — горнолесной; 1 — северный олень, 2 — козуля, 3 — лось, 4 — антилопы, 5 — благородные олени, 6 — горные бараны, 7 — горные козлы, 8 — кабан, 9 — заяц-беляк, 10 — домашние животные; ? — сведения недостаточно

скую, север Рязанской обл. и затем на восток по 55—56° с. ш. до Алтая. Далее эту линию следует провести на юг к границе с Монголией, не включая степей Забайкалья. В европейской части региона основным кормовым объектом волка является лось, а в азиатской, кроме него, — марал и изюбр.

Кабан, косуля, кабарга в большинстве районов региона имеют второстепенное значение. Например, в южной Якутии, где в рационе волка изюбр и лось составляют 78,3% встреч, остатки северного оленя обнаружены лишь в 4,9, косули и кабарги в 4,8, зайца-беляка в 16,8% исследованных проб [Лабутин, 1972]. В весенне-летний период рацион волка более разнообразен и состоит из зайчат, мышевидных грызунов, птиц, в некоторых районах рыбы, черники, брусники. С июля хищники нападают на мелкий рогатый скот и гусей, а в августе на жеребят и телят [Постников, Теплов, 1960; Сысоев, 1968; Калецкая, 1973]. Для южнотаежного региона характерен длительный срок пребывания скота на стойловом содержании, а потому возможный период потрав домашних животных сравнительно короток.

Западный лесостепной регион включает территории прибалтийских республик, Белоруссии, Украину, Молдавию, центральные и южные области европейской части страны вплоть до Кавказа, Волги. Состав пищи волка в этом регионе исключительно разнообразен. Наибольшее значение как объект питания имеет косуля (Прибалтика, Украина, Молдавия), кабан (Белоруссия) и олени, как благородный, так и акклиматизированные — марал и пятнистый (Воронежская обл. и др.). Роль лося в питании волка во многих районах региона второстепенна.

В южных, менее лесистых районах региона возрастает значение домашних животных. В Молдавии, например, косули и овцы используются волками в равной степени [Успенский, 1972]. Кроме копытных волк добывает здесь зайца-русака, мышевидных грызунов и сусликов, ондатру, птиц, нередко поедает насекомых и чаще, чем в предыдущих регионах, — растительные корма. В целом по региону в связи с более длительным пастбищным периодом и пестро размещенными угодьями, домашние животные более доступны хищничеству волка. Вплоть до перевода на стойловое содержание они нередко служат волку основной пищей.

Пустынно-степной регион занимает степи Калмыкии, всю степную часть Западной Сибири и Казахстана, степи Забайкалья и среднеазиатские пустыни. В различных частях этого пространства в питании волка преобладают то дикие, то домашние копытные. На значительной территории первое место занимает сайгак (на Устюрте, кроме него — архар), в Бадхызе — джейран, в среднем течении и низовьях Амударьи — кабан, в дельте Или — кабан и косуля. Пожалуй, сильнее, чем в других регионах, волки зависят от падали. Падеж среди сайгаков даже в неэкстремальных условиях, учитывая большую плотность популяции вида, достаточно велик. Павшие осенью сайгаки и отходы их промысла служат волку кормом в течение всей зимы. Повсеместно в питании волка велика роль грызунов, особенно летом. Соотношение пищевых компонентов сильно варьирует по годам, сезонам и конкретным участкам. Кругло-

Таблица 49. Состав пищи (в %) волка в горах Средней Азии и Казахстана (горнолесной регион)

Местонахождение и автор	Копытные						Заяц-толай	Сурок	Мелкие зверьки	Птицы	Насекомые	Домашние животные	Растительные корма
	олень	кабан	козуля	горный козел	архар	всего							
Заловедник Рамит [Сокков, гл. 8], n=220	2,7	10,9	—	3,6	5,4	22,7	16,2	15,0	4,5	6,8	4,5	14,0	5,8
Джунгарский Алатау [Федосенко и др., 1978], n=571	42,0	8,7	4,5	11,5	—	67,2	5,8	5,3	8,5	1,1	—	12,2	2,9

годи́чный вы́пас скота и его доступность обуславливают большое значение для хищника домашних животных и, в первую очередь, овец. С сокращением численности диких копытных в пустынно-степном регионе пресс хищников в отгонном животноводстве возрастает.

Горнолесной регион включает горы Кавказа и Средней Азии. Условия жизни волка отличаются здесь иным набором кормов и режимом животноводства. В Кавказской части региона основным пищевым объектом волку служит олень и тур. Кабан и более мелкие копытные (козуля, серна) имеют второстепенное значение.

В горах Средней Азии, кроме оленя (марала) и кабана, добычей волка становятся архар и горный козел [Кузнецов, 1948; Слудский, 1970; Вырыпаев, 1974]. Роль диких копытных в питании волка возрастает к зиме, когда снега оттеснят их в среднегорье. Летом волки добывают более мелких животных — зайцеобразных, мышевидных грызунов, сурков, птицу; в значительном количестве хищники поедают растительную пищу — плоды диких яблонь, груш, лоха, ежевику, шиповник (табл. 49). Роль домашних животных в пище волка повсюду возрастает по мере сокращения численности диких копытных.

Таким образом, в разных частях ареала трофика волка имеет свои характерные черты, которые, в конечном счете, и определили экологические, а через них и недостаточно еще изученные морфологические различия географических популяций хищника. Вместе с тем весьма существенно сходство весенне-летнего питания разных популяций волка, независимо от их географического местообитания. В период размножения и выкармливания молодняка волки повсеместно переходят на питание в основном мелкими позвоночными, хотя в угодьях не уменьшается число более крупных животных, служащих им пищей в другие сезоны. Так, в тундре с мая по сентябрь волки кормятся главным образом леммингами, полевками, птицами. Они реже нападают на оленей, несмотря на наличие у последних молодняка. В лесной зоне в спектр весенне-летнего питания входят зайцы, боровая и водоплавающая птица, ондатра, рыба, мелкие зверьки. То же явление наблюдается и в более южных районах

страны. Если основой питания волка в Прибалтике и на Украине является косуля, в Белоруссии и в дельтах крупных рек — кабан, в Казахстане — сайгак, в горах Кавказа и Средней Азии — олени, кабаны, архары и козлы, а из домашних животных — мелкий рогатый скот, то весной и летом этих копытных в его рационе меньше. Кроме мелких животных, перечисленных выше, хищник поедает сурков, сусликов, тушканчиков, пищух, рептилий, амфибий, насекомых и, чаще, чем в другие сезоны, растительные корма.

Замена в рационе волка в период размножения и выкармливания молодняка крупных кормовых объектов более мелкими имеет несколько причин. Во-первых, весной и в начале лета семья волков, будучи привязана к логову, ведет оседлый образ жизни, и ее район деятельности весьма сужен. Естественно, чтобы прокормиться на небольшой площади, хищник вынужден полностью использовать второстепенные корма. Во-вторых, в период нестайного образа жизни доступность крупной жертвы для волка, охотящегося в одиночку, резко снижается. В-третьих, и по-видимому, это наиболее важная причина, хищник в период лактации и выращивания молодняка испытывает потребность в разнообразных и более полноценных кормах (богатых различными микроэлементами, минеральными веществами и витаминами), которыми и являются мелкие животные. Последнее, как нам кажется, имеет не частный, а более общий характер и относится в равной степени как к волку, так и к другим наземным хищникам.

Количество погребляемой пищи. Сведения о прожорливости волка или о поглощаемой им за один прием (за сутки, год) пищи весьма разноречивы и в большинстве случаев сильно преувеличены. Зоологи приводят следующие примеры: за ночь 7—8 волков объели все мясо с туши лошади; два волка съели косулю весом 25—30 кг или молодого кабана в 30—40 кг; один волк полностью уничтожил попавшего в капкан молодого архара весом около 10 кг или заднюю половину и внутренности джейрана, т. е. около 7—8 кг [Соколов, 1951; Афанасьев и др., 1953; Гептнер, 1956; и др.]. Указывая на способность волка переносить длительное голодание, П. А. Мантейфель и С. А. Ларин [1949] пишут, что, наткнувшись на падаль, голодный волк может съесть сразу пуда полтора мяса, наедаясь как бы авансом.

Предположение, что зверь может наесться впрок, сомнительно. Однако изголодавшееся животное действительно может съесть за один прием количество пищи, не только превышающее обычную норму, но и вообще физиологические возможности организма. Это явление общеизвестно и часто наблюдается даже у домашних животных — собак и кошек: голодный зверь съедает иногда так много пищи, что организм с этим справиться не может. П. А. Мертц [1953, с. 125] описывает такое явление у волка следующим образом: «Нам также приходилось встречать по обочинам волчьей тропы, идущей от ночного „пиршества“, отрыгнутые куски мяса. Видимо, будучи голодным, они съедали мяса сверх физиологической нормы, но вскоре после принятия пищи освобождались от нее».

Понятно, что в данном случае может идти речь не о насыщении «авансом», а о тщетной попытке животного быстро восстановить энергетические потери организма после длительного голодания.

Завышенные данные о прожорливости волка сложились на основании осмотра охотниками остатков жертвы хищника, которые не могут точно характеризовать количество пищи, съедаемое зверем за один раз. При таких общих наблюдениях обычно не учитываются части добычи, растащенные и спрятанные волками и съеденные наземными и пернатыми «нахлебниками» волка. Обсуждая вопрос о принятой пище, следует учитывать подвижность жизни волка (постоянный поиск, активное преследование жертвы) и ее трудную совместимость с перегрузкой организма большим количеством пищи и массу самого хищника. Если масса взрослого среднерусского волка в среднем равна 40—45 кг., перьярка 35 кг., а прибылого (зимой) примерно 25 кг [Геитнер и др., 1967], то трудно даже предположить, что за один прием этот зверь может проглотить до 10 кг мяса.

В ряде областей страны просматривались желудки добытых волков и взвешивалось их содержимое. В Воронежской обл. из 115 волчьих желудков 23% оказались пустыми, в трех — обнаружено от 1,6 до 1,8 кг пищи и лишь в одном — около 2 кг, остальные содержали менее 1,6 кг остатков. В Воронежском заповеднике неоднократно добывали волков в день потравы ими оленей, но не находили ни у одного зверя более 2 кг. Автор исследования П. А. Мертц [1953, с. 125] писал по этому поводу: «Если даже принять, что часть пищи уже могла перейти из желудка в следующие отделы кишечника, то и в этом случае мы должны признать, что волк в один прием способен съесть не более 3 кг пищи».

Взвешивание содержимого волчьих желудков в Литве [Прусайте, 1961], Саратовской обл. [Геитнер, 1967], Казахстане [Слудский, 1962; Филимонов, 1978], в европейской тундре [Макридин, 1962] и во многих других местах страны дают сходные результаты. Повсеместно средняя масса содержимого колеблется между 1,5 и 2,0 кг, причем число пустых желудков многократно превышает число желудков, содержащих более 3 кг пищевой массы. Лишь в отдельных случаях масса содержимого значительна: волк, добытый на Ямале, имел в желудке около 6 кг пищи [Макридин, 1962], а добытый во Владимирской обл. — 9 кг 176 г [Сысоев, 1968]. Учитывая длительные периоды голодания волка зимой, годовую потребность хищника в мясной пище можно определить в 500—800 кг [Вырыпаев, 1978, 1979, см. Федосенко и др., глава 8].

Известно, что волк способен утилизировать все части тела крупной жертвы, включая внутренности, кожу и почти весь скелет. Однако такое полное использование добычи случается редко, так как остатки туши (иногда большая ее часть) растаскиваются наземными хищниками и птицами, ими же расхищаются и «кладовые» волка. Скорость, с какой уничтожаются трупы животных «нахлебниками» волка, хорошо иллюстрируется следующим примером. В Крымском лесоохотничьем хозяйстве волк-мигрант, сопровождаемый собакой, убивал одного оленя в сутки и

насыщался только один раз. Остальную часть туши к вечеру этого же дня полностью уничтожали птицы-падальщики [Дулицкий, Кормилицин, 1975]. Труп крупной жертвы волка нередко в первый же день обнаруживает человек, а при добыче волком домашнего животного это явление обычное. В этом случае волки чаще всего не возвращаются к остаткам своей добычи.

Таким образом, волк, безусловно, добывает животных больше того количества, которое обеспечило бы ему годовую потребность. Истинные размеры изъятия жертв в природе, зависящие от многих факторов (географические условия, плотность народонаселения, численность жертвы и ее доступность, величина стаи и ее состав и пр.), до сих пор не изучены. Только длительные и весьма тщательные наблюдения при зимних троплениях, проводимые без предвзятого мнения, могут пролить свет на затронутый вопрос.

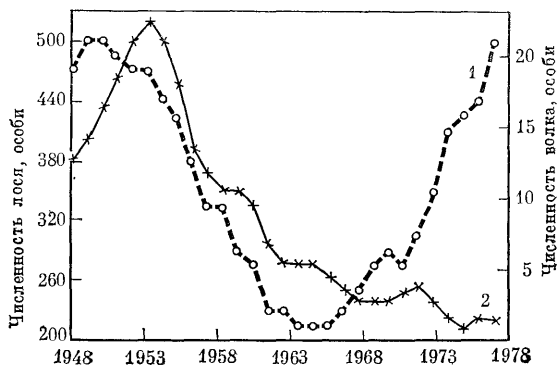
Воздействие волка на диких копытных животных

Хищничество крупных плотоядных, включая и волка, оказывает существенное влияние на численность популяций копытных, по крайней мере некоторых видов [Errington, 1946]. В то же время оно может служить важным регулирующим механизмом [Murie, 1944; Mech, 1970; и др.] и быть ощутимым в тех случаях, когда годовой прирост в популяциях копытных используется человеком полностью [Rausch, 1969]. В связи с этим некоторые авторы [Presnall, 1950; Murie, 1957] считают, что волки не представляют угрозы для дичи и не причиняют ей особого ущерба в условиях, где сохраняется природное равновесие. Поэтому в естественных ценозах нет оснований расценивать крупных хищников как деструктивный элемент. Там, где чрезмерно увеличилось число копытных, сильно повреждается лесная растительность, поэтому волка считают полезным для равновесия биоценоза [Raush, 1967; Glasser, 1978].

При хозяйственной оценке деятельности волка обычно исходят из того, как много он изымает копытных, которых с успехом мог бы использовать человек. Это особенно касается промысловых районов и охотничьих хозяйств. В этих условиях оценка его охотничьей активности приобретает уже негативный характер [Козлов, 1955; Макридин, 1968, 1978; Кистяковский, 1974; Елисеев, Плотников, 1978; и др.]. Наиболее распространенный аргумент, выдвигаемый против волка, заключается в том, что, увеличиваясь в числе, он резко сокращает население «полезных» животных, в частности копытных. Это происходит во многих местах, и при определенной экологической или хозяйственной обстановке популяция копытных может сокращаться довольно заметными темпами. Однако при анализе подобных фактов необходимо всесторонне знать многие причины, которые могли прямо или косвенно способствовать хищничеству волка. Довольно часто только присутствие в угодьях волка служит безусловным доказательством его ответственности за уменьшение поголовья копытных.

Рис. 139. Изменение численности лося и волка в Дарвинском заповеднике с 1948 по 1978 г.

1 — волк; 2 — лось



Н. Москвин [1978], анализируя влияние волка на лося Дарвинского заповедника, приводит график движения их численности в 1970—1975 гг., который наглядно иллюстрирует сокращение стада лося при одновременном возрастании численности волка. Однако анализ сведений за 1948—1979 гг. не позволяет сделать такого вывода и показывает более сложную зависимость. В начальный период, несмотря на высокую численность волка, население лося быстро увеличивалось. Достигнув пика и истощив кормовые ресурсы, популяция лося стала уменьшаться и это совпало с периодом сокращения численности волка в заповеднике. В дальнейшем поголовье лося продолжало слабо сокращаться, а волка увеличиваться (рис. 139). Основной причиной прогрессирующего снижения численности лося в Дарвинском заповеднике послужило, скорее всего, истощение кормовых ресурсов, что подтверждается относительно низкой продуктивностью популяции в 70-е годы по сравнению с предыдущим периодом. Совместное действие таких факторов, как истощение кормов и увеличивающаяся численность волка, удерживали численность популяции лося на низком уровне. Таким образом, подача Н. Москвиным заведомо купированных данных привела к искаженным выводам.

В нашей стране и за рубежом широко известны факты интенсивного роста численности популяций копытных при обилии волков, которые не в состоянии были сдерживать высокие темпы размножения своих жертв. Это происходило с лосем [Калецкая, 1961; Бородина, 1964; Заболоцкая, 1967; Червонный, 1975, и др.; Leopold, Darling, 1953; Pimlott, 1961], косулей [Северцов, 1940; Филонов, 1974], сайгаком [Слудский, 1962], пятнистым оленем в Хоперском заповеднике [Казневский, 1979]. В. Я. Гаросс [1979] описывает более сложный случай, когда хищники быстро снизили плотность населения косули до уровня, который в дальнейшем сохранялся даже при увеличении численности волка. Не случайно С. С. Шварц [1971] предостерегал против упрощения взаимоотношений хищника и жертвы до схемы — увеличение численности жертвы вызывает рост числа хищников, а увеличение последних сокращает поголовье жертв.

Известны случаи необычайно активного хищничества волка, в результате которого популяции копытных значительно уменьшались в размере. Такие факты описаны, и они касаются в первую очередь глубокоснежных районов (или глубокоснежных зим). В угодьях, где хозяйничают и

охотники и волки, последние могут способствовать сокращению популяции, т. к. суммарное изъятие животных из нее может значительно превышать годовой прирост. В 1968—1974 гг. в северо-восточной Миннесоте сильно сократилось поголовье белохвостого оленя, причиной которого послужила высокая плотность населения волка. Суровая зима 1968/69 г. с рекордной высотой снежного покрова позволила волкам добыть гораздо больше оленей, чем в обычные зимы. Это способствовало увеличению численности хищника, от которого телята страдали в первую очередь. Самки, пережившие тяжелую зиму, принесли ослабленных телят, которые стали легкой добычей волка в течение лета [Mech, Karns, 1977]. Таким образом, необычайно суровые зимы способствуют усилению хищничества волка и в течение лета.

При близких контактах копытных животных с волками и те и другие ведут себя по-разному. В Рязанской обл. лоси даже в период малоснежья держались на строго ограниченных кормовых участках, где вместе с ними находились и волки. Создавалось впечатление, что лоси и волки мирно уживаются на одном и том же небольшом клочке леса [Постников, Теплов, 1960]. В Алтайском крае в Кытмаповском районе некоторые охотники установили, что лоси не боятся волков, хотя в помете хищников большую часть составляла лосиная шерсть. Наблюдали, как волк прошел в 50 м от трех лосей на лежке. Последние даже не встали. В течение весны 1979 г. у логова волка видели несколько раз двух лосей. Был случай, когда волки прошли не далее 100 м от лосихи с лосенком, посмотрели в их сторону и ушли [Бондарев, Собанский, глава 8]. Бывает и так — лоси сами идут к волкам. В ноябре 1963 г. стая волков шла по гребню горы в центре Башкирского заповедника. Неожиданно самый крупный волк бросился вниз, где всего в каких-нибудь 25—30 м вскопил с лежки лось. Метров через 40 от этого места, в редколесье, лось был остановлен стаей и стал защищаться. На лось нападали только два наиболее крупных волка, остальные кружились не ближе 10—15 м. Судя по следам, к месту боя подошли два лося, лежавшие поблизости. После этого волки оставили лосей и ушли. В 1976 г. на Алтае наблюдали, как 17 волков напали на лося. К окруженному хищниками лосю бросился другой, находившийся где-то рядом, и они вдвоем отбили атаку стаи [Бондарев, Собанский; глава 8].

Нападающим на копытных волкам успех сопутствует далеко не всегда. Чаще всего животные убегают, и преследователям не всегда удается догнать их. Об успешности нападения хищников на лосей можно судить по отношению числа обнаруженных волками жертв к числу убитых. Анализ охот волков за бараном Далла, карибу, лосем и другими видами показал низкий процент их успеха. В национальном парке Айл-Ройал в 1959—1961 и 1972—1974 гг. были проведены наблюдения за отдельными охотами волков (рис. 140). В первом случае успешность охот равнялась около 6%, а во втором — около 4% [Mech, 1970; Peterson, 1977]. О результатах охот волков на оленей известно мало, но и эти сведения показывают, что их успешность была очень низкой, по крайней мере зимой. Из 14 оленей, преследовавшихся стаями волков, только один олень (6,7%) был убит [Mech, Frenzel, 1971]. Приведенные примеры показывают малую уязвимость жертв волка, которая может увеличиваться при определенных условиях. По-видимому, успешность охот была бы еще ниже, если бы ей не сопутствовали различные косвенные факторы. Очень часто волк завершает то, что было начато голодом, болезнями, травмами, неблагоприятными погодными условиями и т. д.

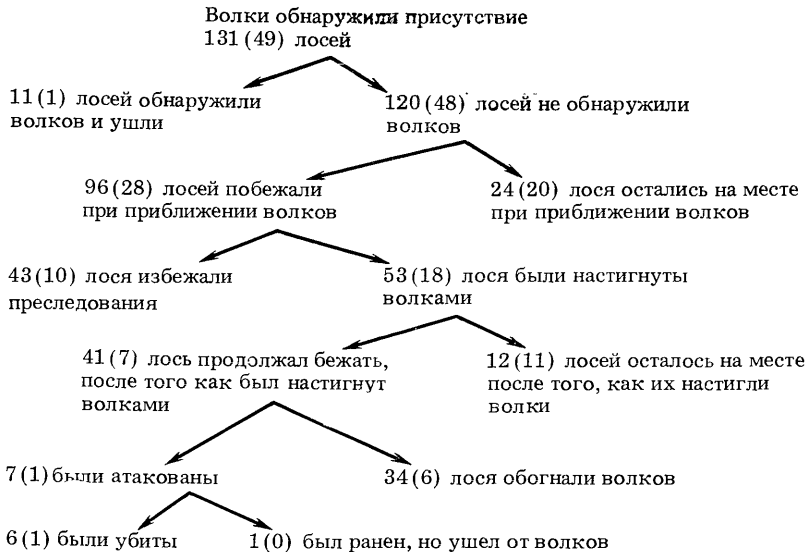


Рис. 140. Результаты взаимодействия стаи волка с лосями на о-ве Айл-Роуал по Мичу [Mech, 1970] — цифры без скобок, и по Петерсену [Peterson, 1977] — цифры в скобках

В пределах обширного ареала волк в одних районах сообитает с несколькими видами копытных, а в других — только с одним. Отношение хищника со своей добычей в первом и втором случае принципиально отличается, но, независимо ни от чего, хищники должны получить одинаковое количество белкового корма в соответствии со своими жизненными потребностями. В местах, где находится несколько видов копытных животных, хищничество волка распределяется между ними неравномерно: он преимущественно добывает наиболее многочисленные и доступные виды. Как только их становится меньше или повышается их неуязвимость, хищник переключается на другие объекты, в том числе и некопытных животных. Если он постоянно взаимодействует только с одним видом, то последний испытывает наиболее сильный пресс. В каждом географическом районе у него есть свои наиболее предпочитаемые виды [табл. 50; Руковский, глава 6].

В Кавказском заповеднике суммарная численность шести видов копытных к середине 60-х годов достигала примерно 40 тыс., наиболее многочислен был тур (около 16 тыс.), благородный олень (более 10 тыс.), серна (до 10 тыс.), кабан (2,5—3 тыс.). Численность зубра и косули невелика (по 700 голов каждого вида). Соотношение встречаемости остатков копытных животных в экскрементах волка ($n=812$) распределялось следующим образом: олень — 37,43, тур — 24,75, кабан — 13,9, серна — 2,9% и т. д. В Сихотэ-Алиинском заповеднике волк предпочитал наиболее многочисленного изюбра (87% встреч); кабарга и косуля занимали под-

Таблица 50. Соотношение различных видов копытных в добыче волка в различных частях СССР (по встречам добытых животных или их останков)

Заповедник или район	Год	Виды копытных животных, %										Автор			
		лось	благородный олень	косуля	пятнистый олень	северный олень	кабарга	сибирский носог	архар	лжебаран	зубр		набан		
Алма-Атинский	1968—1969	—	68,7	12,4	—	—	—	—	—	—	6,3	6,3	—	0	Жиряков [1979]
Башкирский	1939—1971	17,0	19,0	64,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Филонов [1977]
Березинский	1971—1976	66,0	21,0	4,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	Литвинов и др. [1979]
Дарвинский	1948—1977	99,7	—	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	Филонов [1977]
Ильменский	1942—1970	0,6	—	93,4	6,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Тот же
Лапландский	1956—1971	0	—	—	—	100,0	—	—	—	—	—	—	—	—	»
Мордовский	1945—1978	1,5	3,8	?	94,7	—	—	—	—	—	—	—	0	0	»
Окский	1945—1978	58,0	—	?	42,0	—	—	—	—	—	—	—	0	0	»
Печоро-Ильчский	1956—1972	72,0	—	—	—	28,0	—	—	—	—	—	—	—	—	»
Приморье и Приамурье	1941—1968	2,3	38,0	50,9	?	4,1	0,8	—	—	—	—	—	—	6,9	Раков [1979]
Припятский	1976—1979	11,0	—	55,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34,0	Галих [1979]
Саяно-Шушенский	1978—1980	0	49,7	4,5	—	0	5,0	—	—	—	—	—	—	0	Заватский [1984]
Тува	1979	6	33,4	23,6	—	9,2	14,1	—	—	—	—	—	—	8,8	Смирнов и Шурыгин [глава 8]

Примечание. — вид отсутствует; ? — данных нет; 0 — гибель не отмечена.

численное место, и их доля составляла по 6,5% [Капланов, 1948]. В большинстве мест в добыче волка преобладали представители семейства оленьих. Кабан играл большую роль (около 100%) лишь в Кызыл-Агачском заповеднике, поскольку других копытных там нет. Немалую роль этот вид имел в питании волка Припятского заповедника.

В ряде мест, где кабан появился недавно или где восстановилась численность ранее истребленного волка, его отношения с этим хищником сильно отличались от традиционных, характерных для хищника и жертвы. Во-первых, кабаны становятся облигатными коменсалами волка (Воронежский, Хоперский, Жигулевский, Окский, Дарвинский заповедники и другие места). Они доедают добычу волков, следуя за их стаями в ожидании новой жертвы. В Дарвинском заповеднике наблюдали случаи, когда кабаны отгоняли волков от только что задавленного лося. В таких условиях волки или совсем не трогают кабанов или добыча их бывает только случайна (ослабевшие особи в многоснежье). Во-вторых, новая форма отношений с волком стала формировать у кабана те черты поведения, которые раньше (или в иных условиях существования) ему были несвойственны. А. О. Соломатин [1979] пишет, что в Усманском бору (Воронежская обл.) кабаны начали поедать благородных оленей, павших от истощения в глубоком снежье. В заповеднике воспользовались этим и зимой стали подкармливать кабанов трупами оленей. Привычка поедать трупы оленей стала развивать у кабанов хищнические наклонности, известны случаи, когда кабаны нападали на ослабевших оленей. В данном случае у жертвы обнаруживается тенденция принять на себя не только функцию коменсала, но даже активных хищников! Избирательное хищничество волка неодинаково в отношении различных видов копытных, а также по отношению к различным популяциям одного и того же вида. Чем более активны волки (например, при высокой численности и нормальной по размерам и структуре стае), тем более общий характер принимает элиминация. Последнее относится, прежде всего, к сильно уязвимым видам копытных, гибель в возрастных и половых группах которых носит более сглаженный характер (косуля, белохвостый и чернохвостые олени, пятнистый олень и в некоторых случаях благородный). С ослаблением охотничьей деятельности волков, например в результате нарушения оптимальных размеров и структуры стаи, избирательная элиминация усиливается.

Волк-одиночка, хотя и может резать даже лося, о чем есть сообщения и в нашей и в американской литературе, но, по-видимому, только в крайне неблагоприятных для последнего условиях. На Алтае, например, случаев добычи сохатых одиночными волками не зарегистрировано. Паре уже легче справиться с добычей. По наблюдениям на Алтае, из 10 убитых лосей было 6 телят, самка 1,5 лет с загнущим скакательного сустава, одна самка лет семи, одна старая самка и один очень старый бык. Состав лосей, зарезанных стаей из трех волков, уже отличался от предыдущего. В число убитых животных входили пять телят, самец и самка 1,5 лет, два взрослых быка и самка старше двух лет. У стаи из четырех волков добыча была еще более разнообразна. Стая из семи волков за одно нападение сумела убить двух лосей, которые кормились в кустарниках и во время не заметили опасности [Бондарев, Собанский; глава 8]. На успешность охоты волков на копытных влияет возрастной состав их групп. Наименее вероятно, что молодые

животные даже в паре справятся со взрослым лосем или оленем. В Центральпо-Лесном заповеднике (Калининская обл.) из 24 попыток двух переярков добыть лося все были безуспешными, тогда как матери с прибылыми в тех же условиях убивали лося с 8—10-й попытки [Бологов, 1981].

Сосуществование волка с несколькими видами копытных животных обеспечивает ему более стабильную кормовую базу. Влияние, оказываемое хищником на какой-либо вид жертвы, непостоянно. Это непостоянство делает возможным сосуществование видов, ослабляя их конкуренцию. Переключаясь с уменьшившегося в числе вида на более многочисленный, хищничество волка дает своеобразную «передышку» первому. Такое экологическое взаимодействие способствует возможности совместного обитания различных видов животных (и не только копытных), близких по характеру питания. Такая система переключения хищничества делает более стабильным и надежным существование не только популяции самого хищника, но и его добычи, т. к. периодически ослабляет его пресс на популяцию одного вида, состояние которой в силу каких-то обстоятельств изменилось, но увеличивается на популяцию другого вида. В целом такое многовидовое сообщество значительно устойчивее других, состоящих из одного вида хищника и одного вида добычи. Макартур [MacArthur, 1955] писал, что стабильность системы хищник — жертва увеличивается, когда относительно большее число видов жертв доступно для хищника.

О роли хищника в биоценозе обычно судят по встречаемости видов-жертв в его питании. Для этой цели широко применяют анализ содержимого желудков или экскрементов хищных зверей. Такой подход к решению вопроса о значении крупных плотоядных для копытных мало пригоден, т. к. не позволяет учесть, добыл ли хищник жертву сам или съел животное, погибшее от других причин. С. Г. Приклонский [1979] считает, что количественная оценка воздействия крупных хищников на копытных может быть получена при учете следующих характеристик: численности копытных и хищников, размеров прироста стада тех и других за счет размножения, значения копытных в рационе каждого вида хищников и годового объема их пищи. В европейской части СССР крупные хищники (волк, бурый медведь и россомаха) съедают в среднем за год (1970—1975 гг.) 1143,8 т мяса убитых ими диких копытных, из которых на долю волка приходится 83,2%. Они изымают в общей сложности 1,2% общей биомассы копытных, сокращая население взрослых на 0,43, а молодых на 20% и при этих потерях численность их жертв увеличивается на 1—3% в год.

Гибель копытных от волка претерпевает значительную географическую изменчивость, что было убедительно показано на лосе Л. В. Заблоцкой [1967]. Исследования последних лет свидетельствуют, что большинство хищников «снимает» относительно небольшой «урожай» со своих жертв, если его размеры измерять по отношению к численности жертв [Wynne-Edwards, 1962]. Это получило подтверждение в работах многих зоологов. Степень воздействия крупных хищников на копытных, т. е. отношение числа добытых животных к потенциально уязвимым, колеблется от 2—4 до 4—15%. Ориентировочный расчет гибели лосей от волка в Нижнем Приамурье зимой 1967/68 г. показал, что этот хищник уничтожил 2% их поголовья [Дворядкин, 1979]. В Байкальском заповеднике в 1972—1975 гг. волки ежегодно резали примерно 10 маралов [Субботин, 1975], что в среднем составляло около 4% его популяции. В отдельные годы отход маралов в результате хищничества волка в Башкирском заповеднике достигал 10% [Гордиук, 1980], а косули в Ильменском — даже 19% поголовья. Из популяции тундрового карibu, обитающего в районе оз. Каминьюриак, в течение трех лет волки изымали 4,8% поголовья [Parker, 1972]. Примерно так же оценивает потери карibu от

этого хищника и Бенфилд [Banfil, 1954] — около 5% численности. Коленоски [Kolenosky, 1972], изучавший взаимоотношения стаи волков с популяцией белохвостых оленей в Онтарио при помощи радиомечения, указывает, что в течение зимы от хищничества погибло 9,6% их стада.

Исследования, проведенные в заповедниках, позволяют оценить роль волка в ограничении размеров охраняемых популяций копытных животных. Для этого использованы многолетние материалы встреч погибших животных или их остатков (табл. 54). В Хоперском заповеднике в 1976 г. численность пятнистого оленя достигала 930 и волка 20 особей. При этом соотношении популяция оленя теряла от хищничества 5,8% ее размера. Кабан, плотность населения которого была более чем в 2 раза меньше оленя, встречался в 10 раз реже оленей, а лось и косуля — совсем редко [Казневский, 1979].

Суммарная гибель животных от естественных причин в заповедниках была достаточно высока, достигая 10 и даже 20% численности популяций. Ущерб, наносимый волком, выражался в среднем 3—13% и только в отдельных случаях он не превышал десятые (или даже сотые) доли процента (Алма-Атинский, Воронежский, Кавказский и Лапландский заповедники). Однако расчетные величины, несомненно, ниже действительных не только из-за трудности обнаружения падали, но и потому, что в результате интенсивной борьбы с волком в заповедниках его роль как истребительного фактора снижалась и в отдельные периоды была сведена к нулю. Это не могло не отразиться на вычисленных средних показателях гибели животных, величины которых трансформированы эндогенным влиянием и теми нарушениями, которые произошли в последние десятилетия в экологической системе «волк — копытные».

На протяжении последних 30 лет во многих популяциях копытных резко возросла численность и изменилась структура популяции при одновременном прогрессирующем падении плотности населения волка. Мы выделяем три периода.

Первый (I) — с относительно значительной численностью волка во всех заповедниках. Кормовые ресурсы копытных еще не истощены и последние увеличивались за счет высокого воспроизводства. Отношения между копытными и волком близки к естественным, хотя с хищником вели регулярную борьбу.

Во второй период (II) продолжается еще более ожесточенная борьба с волками; применяются все средства уничтожения, включая сильно действующие яды. В Воронежском заповеднике в 1956 г. выводов волка в пределах его границ уже не было. В Дарвинском, Окском, Мордовском и других это произошло в середине — конце 50-х годов, хотя до начала 60-х годов волки заходили в заповедники, но существенного влияния на популяции жертв не оказывали. Численность некоторых копытных, достигнув пика, стала снижаться из-за истощения кормовых ресурсов, а воспроизводство падать: например, у лося в ряде заповедников, косули в Башкирском и Ильменском. Случались и массовые падежи животных в суровые зимы (Воронежский, Хоперский, Мордовский заповедники и другие места).

В третий период (III) программа полного уничтожения волка в ряде заповедников заменилась регулированием его численности. Во многих областях на огромной территории страны борьба с волком ослабла. Это вызвало новую волну нарастания его численности и происходило оно довольно быстро. В ряде заповедников, например Дарвинском, Окском, Кавказском, влияние волков на популяции копытных вновь стало заметным. Последнее не могло не сказаться не только на уровне естественной смертности копытных, но и на составе уничтожаемой части популяции. Анализ потерь копытных в периоды относительно высокой численности волков отражает более объективно их роль (табл. 52).

Сравнительный анализ данных табл. 52 показывает, что колебания общей естественной смертности копытных по выделенным периодам происходили в значительно меньшей амплитуде, чем это можно было ожидать в связи с уничтожением

Таблица 51. Размеры потерь копытных от волка в некоторых заповедниках СССР по числу обнаруженных трупов или их останков

Заповедник	Период	Вид жертвы	Средняя численность		Погибшие *			Средняя годовая потеря популяции, %	
			жертвы	волка	общее число	от волка		всего	от волка
						абс.	%		
Дарвинский Окский	1948-1979	Лось	314	12	932	722	77,5	9,27	7,2
	1945-1978	Лось	298	12 **	253	102	40,3	2,50	1,01
Мордовский	1938-1978	Пятнистый олень	49		150	75	50,0	7,47	3,7
	1950-1978	Лось	255	6 **	120	42	40,0	2,50	0,2
	1945-1978	Пятнистый олень	183		494	250	50,6	8,18	4,14
	1945-1972	Марал	57		29	10	30,0	1,80	0,6
Воронежский	1936-1979	Благородный олень	687	10 **	1735	108	6,2	6,47	0,4
	1936-1968	Благородный олень	3000	50-60	280	128	46,0	0,20	0,2
Кавказский	1956-1971	Северный олень	2200	1-2	320	4	1,2	1,20	0,01
	1959-1976	Марал	225		60	12	20,0	1,08	0,3
Башкирский (Узятский участок)	1959-1976	Лось	360	12-18	50	11	22,0	0,73	0,2
	1939-1971	Косуля	50		58	41	71,0	3,50	2,5
Ильменский	1942-1970	Косуля	730	15	1260	937	74,0	6,30	5,0
	1942-1968	Пятнистый олень	38		30	22	73,0	2,80	2,0
Березинский [Литвинов и др., 1979]	1971-1976	Лось	1150	20-40	195	91	47,0	-	0,87
	То же	Благородный олень	60						5,0
Жигулевский	»	Кабан	920						0,2
	»	Косуля	30						0,57
	1973-1978	Лось	200	1 выво-	78	23	29,5	6,50	1,9
	1973-1978	Косуля	33	док	40	11	27,5	21,2	6,1
Кызыл-Агачский [Литвинов, 1980]	1976-1978	Кабан	732	60-70	456	302	66,7	20,8	12,4
	1968-1976	Косуля	650		56	11	20,0	0,95	0,19
Алма-Атинский [Жураков, 1979]		Козел	500-600	5-6	31	1	3,2	0,7-0,6	0,02
		Архар	?		48	1	2,1	-	-
		Марал	?		8	2	22,2	-	-
	Джейран	?		25	1	4,0	-	-	

* Без погибших от антропогенных причин. ** По числу истрелбленных. ? Численность неизвестна.

Примечание. Расчет средней многолетней потери популяции копытных (в %) производится следующим образом. Вычислялась средняя годовая гибель, затем она выражалась в процентах по отношению к средней численности популяции. Для Дарвинского заповедника: общая гибель: 932 : 32 = 29,12; (29,12X100) : 314 = 9,27; от волка: 722 : 32 = 22,56; (22,56X100) : 314 = 7,18.

Таблица 52. Влияние хищничества волка на популяции копытных в периоды его различной численности

Заповедник	Период	Средняя численность жертвы	Средняя годовая гибель в популяции		
			абс.	%	от волка, %
<i>Лось</i>					
Дарвинский	1949—1960 (I)	420	50	12,0	9,6
	1961—1968 (II)	270	15	5,5	0,7
	1969—1979 (III)	228	18	8,0	5,3
Окский	1945—1962 (I)	300	4	1,3	1,0
	1963—1967 (II)	240	1,5	0,7	0
	1968—1978 (III)	310	14	4,6	1,1
Мордовский	1950—1960 (I)	280	4,4	1,6	0,2
	1961—1975 (II)	240	6	2,5	0
	1976—1978 (III)	233	1,3	0,6	0,6
<i>Косуля</i>					
Ильменский	1936—1957 (I)	1070	59	5,5	3,5
	1958—1971 (II)	435	18	4,1	0,4
<i>Благородный олень</i>					
Воронежский	1936—1958 (I)	383	32	8,35	0,85
	1960—1971 (II)	997	75	7,46	0
	1972—1979 (III)	1114	35	3,20	0,54
<i>Пятнистый олень</i>					
Окский	1938—1962 (I)	53	2,7	5,1	2
	1963—1967 (II)	61	5,6	9,2	0
	1968—1978 (III)	42	6,0	13,4	11
Мордовский	1945—1960 (I)	130	10	7,7	2,5
	1961—1975 (II)	200	8	4	0,1
	1976—1978 (III)	167	8	4,6*	3,6

* В этот период численность пятнистых оленей интенсивно регулировалась путем отстрела. С учетом последнего потери популяции составляли в среднем не менее 15%.

волков. В отсутствие последних (II период) гибель копытных от этого фактора сократилась очень сильно: в Ильменском заповеднике в 9, Дарвинском — 14, Мордовском даже в 25 раз. Но суммарная естественная смертность уменьшилась всего лишь в 1,5—2 раза. При восстановлении волка (III период) потери популяций копытных от его охотничьей активности увеличились в 6—30 раз, общая же смертность всего в полтора—два раза. Таким образом, почти полное уничтожение волков в заповедниках и восстановление их численности в последующие годы мало меняло уровень естественных потерь в популяциях копытных животных [Filonov, 1980]. В данном случае подтвердилась концепция Л. Слободкина [Slobodkin, 1974] о «предусмотрительном» хищничестве, согласно которой хищник изымает из популяции жертв тех особей, которые и без него были бы в максимальной степени подвержены действию истребительных факторов.

В ряде случаев после восстановления своей численности волки стали охотиться на копытных более интенсивно, чем в период первоначального своего обилия. Это, прежде всего, относится к наиболее уязвимым жертвам, например пятнистым оле-

ням. В Окском заповеднике в третьем периоде волки добывали пятнистых оленей в 6 раз, а в Мордовском почти в два раза интенсивнее, чем в первом. Такая же, хотя и менее слабая, тенденция обнаруживается и в отношении лося. Н. Н. Рукосский [1976] пишет, если хищник стал усиленно добывать какой-либо определенный вид жертвы, то можно сказать, что в ее популяции не все обстоит благополучно. Еще с большим основанием это можно отнести к популяциям одного вида или к одной и той же популяции, которая существует в резко меняющихся экологических условиях, как это наблюдается в нашем случае с копытными.

Хищники служат основной причиной индивидуальной гибели растительноядных животных и играют большую роль в поддержании экологического и физиологического благополучия популяций последних. Через хищничество осуществляется один из аспектов естественного отбора. В условиях заповедников он был чрезвычайно ослаблен в периоды жесткой борьбы с хищниками. Последнее способствовало в ряде случаев прогрессирующему росту численности копытных, что приводило к ухудшению «качества» их популяций и мест обитания. Это выражалось в нарушении оптимальной структуры населения копытных, снижении продуктивности, уменьшении весовых и линейных размеров животных, возрастании восприимчивости к заболеваниям, увеличении числа случаев различного рода естественных травм, физических уродств, усилении зараженности экто- и эндопаразитами [Заблоцкая, 1964; Соломатин, 1974; Тимофеева, 1974; Филонов, 1977; Печенюк, 1979; Казневский, 1979; и др.].

В период блокирования хищничества волка и других крупных плотоядных доля «неполноценных» копытных увеличивалась. При новой вспышке численности волков в первую очередь истребляются дефектные особи. В такие моменты особенно ярко бросается в глаза так называемая «санитарная»¹ роль этих зверей. В Хоперском заповеднике из 13 пятнистых оленей, убитых волками зимой 1976/77 г., все имели прижизненные дефекты: уродства, травмы, ненормально развитый скелет, обилие экто- и эндопаразитов [Печенюк, 1979]. Копытные животные с различного рода физическими травмами чаще всего встречаются в районах интенсивного промысла. Со времени открытия охоты на копытных в угодьях появляются раненые звери, которые становятся легкой добычей волка. В Ленинградской обл. большинство взрослых лосей, убитых волками, в первую половину зимы, составляли подранки, число которых резко возрастает в период охоты [Тимофеева, 1974]. В конце 60-х — начале 70-х годов у благородных оленей Воронежского заповедника в отсутствие волка зараженность гельминтами достигла 100% [Соломатин, 1974]. В районе Приокско-Террасного заповедника, где плотность населения лосей была очень высока, около 80% взрослых животных были инвазированы цистицерками [Заблоцкая, 1964]. Копытные, зараженные гельминтами, в первую очередь уничтожаются волками.

В Дарвинском заповеднике без волков лоси стали страдать от дерма-

¹ Этот термин крайне неудачен. Он был заимствован, в основном журналистами из зарубежных изданий, где брался в кавычки, т. е. подчеркивалась его условность и неточность.

томиковов. По мере увеличения их численности больные лоси встречались все реже и, наконец, заболевших совсем не стало [Калецкая, 1973]. Связь между гибелью лосей от волков и болезней за 22 года выражалась отрицательным коэффициентом корреляции ($r = -0,49 \pm 0,19$; $p > 0,05 = 2,1$). Приведенные факты свидетельствуют о том, что хищничество в значительной степени влияло на «неполноценных» особей копытных и в целом улучшало состояние популяции. То же наблюдали в популяциях карibu [Crisler, 1956], чернохвостых оленей в Британской Колумбии [Cowan, 1946], белохвостых оленей в Миннесоте [Mech, Frenzel, 1971], лосей на о-ве Айл-Ройал [Allen, 1963; Mech, 1970] и т. д.

Ряд авторов приводят факты, подтверждающие, что волки убивают вполне здоровых, в расцвете сил животных и никакой избирательной функции не выполняют. В связи с этим интересны исследования, проведенные в Миннесоте с интервалом в 20 лет. Олсон [Olson, 1938] сообщает, что большинство убитых волками лосей были старые и больные. Стенлунд [Stenlund, 1955] пишет, что все убитые волками животные были в отличном состоянии, а оценка Мича [Mech, 1970] совпадала с данными Олсона. Коленоски [Kolenosky, 1972], изучавший отношения волчьей стаи с популяцией белохвостых оленей, тоже считает, что в целом большинство животных, добытых волками, были в отличном физическом состоянии. В нашей стране ряд исследователей, работающих главным образом на опромышляемой территории, считают, что волки изымают из популяций копытных животных здоровых и сильных особей и никакой «санитарной» функции не выполняют.

Таким образом, мы сталкиваемся с двумя полярными точками зрения, сторонники каждой из них приводят достаточно убедительные доводы. Противоречивость таких оценок хищничества волков только кажущаяся, и одна не исключает другую, ибо сделаны они в различных условиях, в различное время и отражают различное состояние популяций и хищника и жертвы, неадекватно реагирующей на волка. Очевидно, для ответа на вопрос, играет ли волк селективную роль в популяциях копытных, необходимо привлечь обе точки зрения. При резко сниженной численности волка и нарушении иерархического структурирования в его стаях усиливается избирательность добычи, и среди жертв волка мы чаще находим ослабленных, травмированных и т. д. Наоборот, при достаточно высокой численности хищника, обеспечивающей оптимальный состав его стаей, избирательность снижается, и элиминация приобретает более общий характер. Если популяция копытных находится в силу каких-то обстоятельств в плохом состоянии, то волки в большом числе добывают преимущественно дефектных особей. По прошествии какого-то времени положение может измениться, и качественно улучшившаяся популяция копытных начнет терять от хищничества и вполне здоровых, сильных животных. Неслучайно большое число сообщений о том, что волки выполняют свою «санитарную» функцию, поступает в первую очередь из заповедников, национальных парков, резерватов. Часто здесь копытные существуют в условиях перенаселения, высокой пищевой конкуренции, истощения кормовых ресурсов.

При любых экологических ситуациях пресс волка бывает особенно сильным на наиболее уязвимые внутривидовые группы. Молодняк по сравнению со взрослыми всегда находится в более худшем положении. Исследования сеголетков и годовалых ньюфаундлендского лося [Fong, 1981] показало, что у них на протяжении зимы снижается содержание жира в костном мозге (показатель упитанности животного), в то время как у двухлетних и взрослых животных этого не происходит. Поэтому, вероятно, телята и годовалые находятся под большим кормовым стрессом, и любое ухудшение условий существования делает эту возрастную группу особенно доступной для волка. Факт, что волк убивает в первую очередь молодых и старых животных, стал хрестоматийным. С. А. Постников и В. П. Теплов [1960] писали, что он нападал исключительно на молодых лосей, и это правило не имело исключений. Из 21 находки трупов лосей, зарезанных волками в Окском заповеднике зимой 1952 и 1955 гг., не было ни одного старше полутора лет. В Кировской обл., по данным мартовских учетов 1973 г., от волка погибали в основном лоси в возрасте до года [Глушков, 1979]. Е. К. Тимофеева [1974], анализируя данные нападения волков на лосей в Ленинградской обл., отмечает, что в течение зимы погибли 34, из которых 13 приходилось на сеголетков и годовиков. В печорской тайге появившиеся в 60-е годы волки стали охотиться преимущественно на молодых лосей [Язан, 1972].

От волка в достаточно большом количестве погибает молодняк кабанов. В. П. Теплов [1938] считает, что в Кавказском заповеднике к октябрю гибнет более 55% поросят, в основном от волка. О преимущественной гибели поросят в низовьях р. Или пишет А. А. Слудский [1956], а в Беловежской пуце — В. Ф. Гаврин, С. С. Донауров [1954] и П. Г. Козло [1975]. У сайгаков главный враг — волк. Самцов, истощенных за период гона, самок перед родами и новорожденных они режут помногу [Банников и др., 1961]. Весной от хищников особенно часто гибнут ягнята джейранов [Слудский, 1962]. Избирательность хищничества волка по возрасту и полу, несомненно, зависит от местных экологических условий и состояния популяций жертв. Поэтому ей свойственна временная и пространственная изменчивость. Полевые данные по гибели копытных от волка далеко не всегда дифференцированы по полу и возрасту, не всегда однородны и репрезентативны из-за ограниченного объема выборки. Даже когда накоплен значительный материал, надежно выделить более двух-трех возрастных групп (без специальных дополнительных исследований) не удается. Суммарная возрастная и половая изменчивость гибели копытных от волка в различных географических районах, главным образом по зимним находкам в природе, отражена в табл. 53.

Как видно из данных табл. 53, во всех популяциях телята составляют значительную долю среди жертв, особенно у тех видов, взрослые особи которых трудно уязвимы. Считают, что и старые животные погибают от хищников в меньшей степени. В Кавказском заповеднике среди благородных оленей, погибших от волков, преобладали стареющие и старые животные. Из 85 обследованных в 1972—

Таблица 53. Распределение по возрасту и полу копытных животных, погибших от волка

Географический район	Погибшие				Автор
	всего	взрослые, %		телята, %	
		самцы	самки		
<i>Лось</i>					
Дарвинский заповедник (Вологодская обл.)	38	18,4	15,6	66,0	Калецкая [1973], Филонов [1976, 1977]
Окский заповедник (Рязанская обл.)	26	15,4	19,2	65,4	Летописи природы * [1945—1968]
Печоро-Илычский заповедник (Коми АССР)	20	14,0	43,0	43,0	Летописи природы [1956—1970]
Северо-Запад СССР	77	20,8	37,7	41,5	Верещагин, Русаков [1979]
Якутия	12		33,3	66,6*	Егоров [1965]
Айл-Ройал, оз. Верхнее (США)	80		72,0	28,0	Mech [1970]
То же	51		63,0	37,0	Peterson, Stephens [1979—1980]
Белоруссия	16		69,0	31,0	Козло [устн. сообщ.]
<i>Косуля</i>					
Ильменский заповедник (Челябинская обл.)	60	53,0	26,0	21,0	Филонов [1976, 1977]
<i>Белозвостый олень</i>					
Алгонкинский нац. парк (Онтарио, Канада)	331		83,0	17,0	Mech [1970]
Северо-Восточная Миннесота (США)	129	44,0	37,0	19,0	Mech, Frenzel [1971]
Онтарио (вост. Канада)	59		68,0	32,0	Kolenosky [1971]
<i>Благородный олень</i>					
Воронежский заповедник (Воронежская обл.)	52	6,1	55,5	38,4	Летописи природы [1936—1960]
Кавказский заповедник (Краснодарский край)	65	32,3	61,5	6,2*	Филонов [1976, 1977]
Джунгарский Алатау	17		59,8	40,2	Федосенко [1980]
Сихотэ-Алиньский заповедник и его окрестности	27		41,0	59,0	Капанов [1948]
Северовосточный Алтай (окрестности Телецкого озера)	39	41,0	34,0	28,0	Собанский [1977]
Якутия (южная)	18	5,5	22,2	72,3	Егоров [1965]
Белоруссия	44		79,0	19,0	Козло [устн. сообщ.]
<i>Пятнистый олень</i>					
Мордовский заповедник (Мордовская АССР)	148	33,0	44,0	23,0	Филонов [1976, 1977]
Ильменский заповедник	17	22,0	61,0	17,0	
<i>Северный олень</i>					
Якутия	35		74,3	25,7	Егоров [1965]
<i>Снежный баран</i>					
Якутия	34		66,7	33,3	Егоров [1965]

Таблица 53 (окончание)

Географический район	Погибшие			Автор
	всего	взрослые, %		
		самцы	самки	
	<i>Кабан</i>			
Приамурье	21	14,3	76,2*	Раков [1970]
Белоруссия	65	40,0	60,0	Козло [устн. сообщ.]
Кызыл-Агачский заповедник (Азербайджан)	68	50,0	50,0	Литвинов [устн. сообщ.]

* Так называемые Летописи природы — это ежегодные рукописные обзоры основных явлений природы заповедника.

** Молодые животные до 1,5 лет.

** В. Н. Александров [1968] пишет, что от волка олени погибали в процентном отношении так: взрослые самцы — 24, самки и второродки — 56 и телята — 20. Несомненно, в нашем случае размер гибели сеголеток занижен.

*** Плюс 9,5% подсвинок.

1973 г. животных, сеголетки составляли 13%, а особи от шести лет и старше — 58,9%; на полуторалетних припало 28,1% [Кудактин, 1979]. На о-ве Айл-Ройал добыча волка состояла на 28% из сеголеток и 68% лосей не моложе 8 лет [Mech, 1970]. Здесь же зимой 1979/80 г. среди лосей, погибших от волка, было 37% сеголетков и 51% особей от 9 и до 17 лет [Peterson, Stephens, 1979/80].

В Алгонкианском провинциальном парке из 331 убитого волками белохвостого оленя 17% составили телята, животные от 4 до 8 лет — 68% [Mech, 1970]; в северо-восточной Миннесоте: телята — 17%, олени 4—14 лет — 48% и остальные возрастные группы — 35% [Mech, Frenzel, 1971]. В данном случае гибель животных старших возрастных групп была немного больше, чем молодых и средневозрастных. Совершенно иную картину избирательного хищничества видим в популяции белохвостого оленя восточного Онтарио. В течение 1964—1969 гг. доля жертв различного возраста составила: 1—3 года — 40,8%, сеголетки — 30,2%, 4—7-летние — 27,1% [Kolenosky, 1972].

Избирательность хищничества волка меняется в зависимости от экологической обстановки, например от суровости зимы или, как уже говорили выше, от состояния популяции волка, в частности величины охотящихся стай, их возрастного состава и т. д. В Дарвинском заповеднике в годы относительно высокой численности волка и большого размера его стай погибало 25% сеголетков и 75% взрослых лосей ($n=126$). Во второй период, когда в заповеднике не было постоянных стай и волки охотились в одиночку или парами, это же соотношение выразилось как 60 и 40% ($n=10$). Наконец, в период восстановления численности и образования крупных волчьих стай отход сеголетков и взрослых лосей составил 22 и 78% ($n=77$). В этом заповеднике, кроме лосей, достаточно многочислен и кабан, появившийся в 1968 г. Однако волки до сих пор избегают охотиться на него. Несколько иное положение сложилось в отношении волка и лосей в Окском заповеднике. В начальный период высокой численности волка доля погибших от него сеголетков равнялась 22, а взрослых — 78% ($n=85$). Во второй период волка в заповеднике практически не было. Новое увеличение численности этого хищника привело к уничтожению 47% сеголетков и 53% взрослых от общего числа жертв.

На о-ве Айл-Ройал необычайно морозные и многоснежные зимы 1969, 1971 и 1972 гг. изменили отношения между волками и лосями. За семь

недель 1969 г. хищники добыли 30 лосей, из которых половине составили телята. В следующие годы волки брали главным образом животных старшего года, что раньше случалось очень редко [Allen, 1974].

Весенняя погода во время отела животных, по крайней мере в северных районах, тоже может повлиять на состояние животных в будущем и способствовать более успешной охоте хищников. В Дарвинском заповеднике первые встречи с недавно родившимися лосятами приходится в среднем за 25 лет наблюдений на 6 мая, с отклонениями от 22 апреля (1961 и 1967 гг.) до 18 мая (1972 г.). Отел у лосих, видимо, продолжается до начала июня. В это время критическим периодом в отношении температурного режима был май, в течение которого на почве случались заморозки. Число таких дней в мае в среднем ($n=25$) равняется 9 с колебаниями по годам от 2 до 16. Температура на почве опускалась иногда до -11° (1956 г.), а ее средние значения колебались от $-0,5^{\circ}$ (1959 г.) до 6° (1967 г.). Сопоставив многолетние ряды показателей выживаемости лосят к октябрю с динамикой минимальных температур на почве в мае, мы установили, что между этими переменными существует отрицательная связь ($r = -0,41 \pm 0,2$; $p < 0,01$). Однако еще более высокая корреляция обнаружена между этими показателями к следующей весне ($r = -0,54 \pm 0,2$; $p < 0,01$). Последствия влияния низких температур на новорожденных телят сказывались и в более позднее время, особенно во второй половине зимы, когда организм испытывает значительное энергетическое напряжение, и физически не окрепшие с весны телята погибали даже в обычные зимы [Филонов, 1979]. Несомненно, такие животные становятся жертвой хищников в первую очередь. Связь между гибелью лосей от волка с выживаемостью телят к весне выражается отрицательным коэффициентом корреляции ($r = -0,41 \pm 0,2$; $p = 0,05$), который значительно увеличивался при сравнении этих переменных в период высокой численности волка ($r = -0,63 \pm 0,24$; $p < 0,02$).

Волк — вид с широким спектром питания, и у него, как строго неспециализированного хищника, складываются разнообразные трофические связи. Тем не менее, как мы уже отмечали выше, с копытными, особенно представителями семейства оленей, у волка особые взаимоотношения, формировавшиеся на протяжении длительного времени, по крайней мере с верхнего плиоцена [Серебровский, 1937], хищники эволюционировали совместно с копытными. В результате возникает особый тип и особая структура сообществ, в поддержании устойчивости которых крупные хищники, в частности волк, играли важную роль. Постоянное и эффективное хищничество повлияло на некоторые свойства популяций копытных, главным образом на механизмы их регуляции. Видимо, не случайно у представителей семейства оленей внутривидовой контроль не получил своего должного выражения. Д. Пимлотт [Pimlott, 1967] считает, что это происходит, вероятно, потому, что копытные всегда имели очень активных врагов — крупных хищников, — и сила отбора была направлена не на ограничение их собственной численности, а в направлении того, чтобы поддерживать на определенном уровне факторы смертности копытных.

Территориальное поведение отсутствует или слабо развито у многих видов копытных. Поэтому они обычно способны размножаться и увеличиваться в числе, пока пища не станет абсолютно недоступной, если только они не сдерживаются какими-либо другими компонентами среды, из которых хищники — наиболее эффективный фактор. Подтверждением этому служит тот факт, что уничтожение

волков вызвало во многих местах перенаселение копытных животных, которые сильно повреждали лесную растительность. Особенно это заметно в заповедниках, где, как правило, на копытных не охотятся. В Воронежском заповеднике в 60-х годах и последующее время в течение зимы олени и лоси повреждали до 35% подлеска и подростка. Олени почти полностью уничтожили оба вида бересклетов и можжевельника. У 80% подростка и подлеска высота снизилась в 3—4 раза. Поврежденные кустов и стволиков подростка — почти 100%. В подлеске получили преобладание слабо поедаемые оленями лещина, липа и черемуха [Соломатин, 1974]. Увеличившиеся к 70-м годам кабаны стали вызывать существенное нарушение травянистого покрова в дубраве снытевой и дубо-липовке снытьево-осоковым 30—150-летнего возраста [Смирнова, Голенкова, 1975].

В Беловежской пушце в течение длительного времени уничтожали всех хищников. Численность благородного оленя, косули и кабана сильно увеличилась. В большинстве типов леса древесные и кустарниковые породы при достижении высоты 20 см и выше интенсивно поедаются оленями и косулями, а кабаны подрывают корни и засыпают землей более мелкие экземпляры. В результате почти исчезли из подростка и подлеска пушица ильм, ясень, бересклет, рябина, дуб, уменьшилось количество сосны. Подрост ели, слабо поедаемый копытными, успешно развивается [Толкач, 1975]. В Кавказском заповеднике в местах постоянного зимнего обитания и высокой концентрации копытных поврежденные древесно-кустарниковые растения в среднем составили 56%, в отдельных местах — до 83%, а по отдельным породам (ильм, пихта) этот показатель достигал 86%. Выпадение значительного количества подростка основных лесобразующих пород отражается на ходе развития отдельных лесных фитоценозов и нередко вызывает смену коренных древостоев вторичными. У верхнего предела леса береза, бук, рябина систематически «подстригаются» турами. В связи с этим на отдельных участках наблюдается понижение верхней границы леса [Голгофская, Криковцова, 1975; Голгофская и др., 1979].

Похожие явления наблюдали и в других заповедниках, а также на неохранных территориях — в охотничьих хозяйствах, лесхозах и т. д. Особенно остро ощущается перенаселение копытных в лесах европейской части СССР. Возникшая много лет назад проблема «копытные — лес», остается острой до настоящего времени, т. к. суммарная численность копытных значительно превысила емкость мест обитания и тот уровень, на котором обычно начинается ограничение их численности недостатком растительных ресурсов. Несомненно, при наличии таких сильных и агрессивных хищников, как волк, в количестве, способном задержать темпы роста популяций копытных, перенаселенности угодий не произошло бы, т. к. с увеличением численности жертв хищничество становилось бы все более жестким из-за повышения плотности населения самих хищников.

Плотностнозависимое влияние хищников может быть не только результатом увеличения численности их добычи, но и соответствующей реакцией на изменившуюся «качество» популяции последней, которое, в свою очередь, связано с различными условиями среды обитания: количеством и разнообразием убежищ, числом близких, конкурирующих видов, степенью антропогенного нарушения угодий, погодой и т. д. Поэтому нет ничего удивительного, что волки в определенных условиях могут уничтожить большое число копытных от 1/3 и более годового прироста. Таким образом, значение волка как лимитирующего фактора очевидно, хотя и не всегда безусловно. Несколько иначе обстоит дело с регулирующей ролью этого хищника, т. е. способностью устойчиво поддерживать численность копытных на определенном уровне, обычно более низком, чем емкость угодий. Существует два взгляда, исключающие друг друга: волк может регулировать плотность населения жертв и волк не в состоянии выполнять эту функцию.

Хорошо известны случаи, когда размер популяций копытных — лося, косули, благородного и пятнистого оленей, сайгака — увеличивался при достаточно высокой плотности населения хищника. Видимо, подобного рода факты дали основание некоторым авторам [Howard, 1962] высказать мнение, согласно которому хищники, когда берутся как популяция, а не как специфические особи, обычно увеличивают плотность популяции животных, которые служат им добычей, вместо того чтобы регулировать их.

Полное или почти полное истребление волков не всегда вызывало ожидаемый результат — рост численности их жертв. В ряде заповедников, например в Дарвинском, в отсутствие волка численность лося сокращалась, в других — Окском и Мордовском — стабилизировалась на более низком уровне. Плотность населения косули на Южном Урале неуклонно снижалась. Приведенные данные не свидетельствуют в пользу регулирующей роли волка, т. к. популяции копытных не отвечали адекватно на изменение силы его охотничьего пресса. Видимо, в данных ситуациях действовали еще какие-то другие, не учтенные нами факторы.

Мич [Mech, 1966], изучавший отношения волка с лосем на о-ве Айл-Ройал в 1959—1961 гг., показал, что волчья стая убивала в среднем одного лося в 3 дня. Между стаей хищников и популяцией лося возникало динамическое равновесие. Каждая из популяций находилась в состоянии относительной стабильности, поэтому какие-либо колебания одной гасились изменениями, происходящими в другой. Поддержание такого взаимоотношения возможно, если на одного волка приходится не более 109 ц веса жертв [Mech, 1970]. Математически было найдено численное соотношение популяций волка и лося, необходимое для сохранения устойчивости между ними в условиях острой изоляции. Эта пропорция выражалась как 22 волка и 600 лосей [Dixon, Cornwall, 1970]. В более поздний период, с 1961 по 1970 г., население лосей на острове росло [Hansen et al., 1973], и волки уже не регулировали размеры популяции лося, они только изымали доступный излишек [Mech, 1974]. Одновременно увеличивалось количество волков — с 18 в 1961 [Mech, 1966] до 31 — в 1974 г. [Peterson, 1979]. В 1975 г. на о-ве Айл-Ройал жили уже не одна, как раньше, а три стаи, плотность их населения достигла одного зверя на 12 км². Усиленно охотничьей активности волка способствовали такие обстоятельства, как возросшая в 60-е годы зимняя бескормица и последовавшие за ней суровые и многоснежные зимы (1969, 1971, 1972 гг.). В результате резко изменилась возрастная избирательность: в добыче волка стали преобладать лоси от 1 до 6 лет, которые в 1970—1974 гг. составили 53%, хотя в 1959—1964 гг. — всего 5%. Соотношение «хищник—жертва» изменилось: от 1 волка на 80 лосей в 1969 г. до 1 волка на 20 лосей в 1976 г. [Peterson, 1979].

На о-ве Айл-Ройал, несмотря на непрерывное сокращение пищевых ресурсов волка (лось и бобр), его численность в 1980 г. достигла пика, после чего в течение одного сезона сократилась на 40%. На острове неоднократно обнаруживали истощенных мертвых волков, которые не могли уйти на материк из-за незамерзшего озера. Начались изменения в структуре и территориальном размещении стай, возросло число одиночек. Максимальная гибель лося от волка пришлось на середину 70-х годов, а после происходило сокращение масштаба хищничества волка, несмотря на его очень высокую плотность населения. Если зимой 1975/76 г. на острове 44 волка уничтожили 187 лосей, то зимой 1979/80 г. 50 волков убили только 94 лося, т. е. при увеличении численности популяции волка на 14% степень его хищничества снизилась на 50% (!) [Peterson, Stephens, 1980/81]. Объяснить это явление, по-видимому, можно с позиции авторегуляционного процесса. В популяции волка, достигшей критической численности, включаются механизмы регуляции, при которой прежде всего происходит структурно-функциональная перестройка стай. Нарушение их состава, размера и охотничьей территории заметно влияет на уровень хищничества, и мы сталкиваемся с своеобразным экологическим парадоксом: при более высокой численности хищника популяция жертвы несет значительно меньшие потери.

Меняющаяся оценка отношений волк—лось и различные выводы, следующие из нее, не согласуются с представлением о том, что этот хищник может быть надежным и стабильным фактором регуляции. Мич [1970] считал, например, что волк действительно регулирует стадо крупной дичи в том случае, когда в результате его изъятия наблюдается существенное увеличение численности его добычи. При этом другие факторы смертности не компенсируют хищническую деятельность волка. Однако роль волка в жизни популяций копытных значительно

многообразнее и не укладывается в упрощенную схему количественных реакций двух взаимодействующих видов. Практика сталкивает нас с примерами, подтверждающими значение волка как фактора, регулирующего размеры популяций копытных, и, наоборот, противоречащими этому представлению.

В Беловежской Пуще, несмотря на интенсивное истребление волков, численность косули не увеличивалась. Однако одновременное сокращение поголовья рыси и лисицы принесло свои результаты, и с 1958 г. население косули стало интенсивно возрастать. В других заповедниках уничтоженного волка замещали иные факторы смертности, в том числе и другие хищники, включая одичавших собак, и ожидаемого увеличения численности копытных не происходило [Филонов, 1976, 1977; Filonov, 1980; Бибииков, Филонов, 1980].

Видимо, реалистическую характеристику хищничества волка можно получить, рассматривая его с биоценотических позиций, а не с точки зрения нанесения ущерба той или иной популяции жертв. Нельзя не учитывать, что взаимодействуют между собой не отдельные популяции видов, а их группы, образующие относительно гомогенные экологические звенья. Так, звено «хищников», включая и комменсалов, живущих за счет остатков их добычи, воздействует на звено «растительоядные», состоящее из животных различной систематической принадлежности, например, копытных и бобров, как единое целое. Внутри каждого такого звена развиты компенсаторные реакции, поддерживающие функциональную стабильность всей системы «хищники — растительоядные — растительность».

Волк — фактор, регулирующий межвидовые отношения среди копытных, и его деятельность должна оцениваться не только с позиции влияния на численность того или другого вида добычи, но и с учетом того, насколько надежно и устойчиво она предохраняет растительность от переиспользования, например, копытными; способна ли она снизить конкуренцию между ними и обеспечить их нормальное существование. Второе, не менее важное значение волка заключается в преобразовании состава популяций своих жертв, а также характера использования ими территории. В данном случае оно приобретает эволюционный аспект, т. к. в результате активности хищников даже в идеальной гомогенной популяции возникают микропопуляции с измененной возрастной и половой структурой [Шварц, 1969].

Объективность оценки хищничества волка возрастет, если при его анализе принимать во внимание состояние абиотических и антропогенных факторов, которые могут коренным образом изменить характер и интенсивность хищничества. В заключение заметим, что любая альтернативная оценка деятельности волка не может быть верной, т. к. хищничество как любой экологический фактор динамично и его изменчивость во времени и пространстве может быть большой, что связано со многими переменными окружающей среды. В любом случае экологическая оценка природных явлений не должна подменяться хозяйственной, а эти оценки никогда не будут совпадать.

Взаимоотношения с другими хищными млекопитающими¹

Состав хищных млекопитающих, контактирующих с волком, в разных частях его обширного ареала очень разнообразен. В конкурентные отношения с волком могут вступать все хищники, охотящиеся преимущественно на копытных и зайцев. Однако о конкуренции как таковой можно говорить лишь в том случае, если кормовые ресурсы не покрывают суммарной потребности претендующих на них видов [Мильн, 1964]. Характер взаимоотношений крупных хищников зависит и от воздействия человека, ограничивающего численность не только волка, но и большинства его потенциальных конкурентов. Некоторые зональные группировки крупных хищников ныне изменились даже по видовому составу. Слабее затронуты подобными изменениями сообщества тайги, лесотундры и тундры.

Тундровому волку почти повсюду сопутствует росомаха; из падальщиков-комменсалов наиболее многочислен здесь песец. В тайге его нет, но добавляются два потенциальных конкурента — рысь и бурый медведь. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах эти виды тоже встречаются совместно, но без росомахи. «Восстановленные» группировки крупных хищников хвойно-широколиственных лесов Кавказа и Дальнего Востока выделяются, прежде всего, присутствием двух видов кошачьих — барса и тигра. На Кавказе оба вида жили прежде в предгорьях Талыша; тигр в этом регионе теперь уничтожен полностью, близок к исчезновению барс. Рядом с тигром волк поныне обитает на юге Дальнего Востока; выделяет местную фауну хищных млекопитающих и появление еще одного преследователя копытных — харзы.

Контакты волка с тигром еще недавно были возможны также в тугаях среднеазиатских рек и в низинных лесах у юго-западного побережья Каспия. Сообщества этого типа включают специализированного, нередко достигающего высокой численности падальщика — шакала. В степях и пустынях внетропической части Евразии прямых конкурентов у волка нет. Близкую нишу в пустынях с плотным грунтом занимал гепард, ныне на территории нашей страны исчезнувший; по всей вероятности, он и раньше никогда не достигал здесь высокой численности. Сообщества предгорных пустынь отличаются добавлением еще одного падальщика — полосатой гиены. Волки, населяющие горы Средней Азии и Монголии, могут сталкиваться там с ирбисом. Что же касается красного волка, то при крайней неопределенности сведений о его былом и современном распространении нет оснований даже ставить вопрос о каких-либо взаимоотношениях этого вида с волком.

¹ Материалы по районам представили: Центрально-Лесной заповедник — В. П. Бологов, А. С. Желтухин, В. В. Кочетков; северо-восток Вологодской обл. — Е. Н. Матюшкин; Кавказский заповедник — А. Н. Кудактин; Кызыл-Агачский заповедник — В. С. Лобачев, А. Г. Петухов; Сихотэ-Алиньский заповедник — Е. И. Громов, Е. Н. Матюшкин. Используются отдельные сведения В. Е. Пляскина (Западный Кавказ), А. Я. Бондарева и Г. Г. Собанского (Алтай).

Если рассматривать зональные фаунистические комплексы Палеарктики без учета воздействия человека, можно сделать вывод, что больше всего потенциальных конкурентов волка содержит семейство кошачьих, тогда как из семейств собачьих, куницевых, медвежьих и гиеновых на эту роль могут претендовать лишь немногие виды. В лесной зоне насыщенность сообществ потенциальными конкурентами волка отчетливо возрастает с севера на юг, достигая максимума в обстановке древних экосистем хвойно-широколиственных лесов. В открытых ландшафтах Евразии волк, как правило, — единственный специализированный преследователь копытных; по сравнению с лесными сообществами напряженность конкурентных отношений здесь ниже.

Ареал *росомахи* целиком вписывается в северную половину ареала волка. Основу питания росомахи, во всяком случае в зимнее время, составляют копытные [Насимович, 1948; Теплов, 1955; Данилов, Туманов, 1976; Haglund, 1966]. Жертвами ее, как и волка, становятся северный олень, марал, лось. Росомаха способна охотиться на копытных самостоятельно, но успешность ее охоты невысока: на севере Швеции лишь в 15 из 50 случаев поедания этим хищником остатков северных оленей удалось установить, что они были убиты самой росомахой [Haglund, 1966]. В Лапландском заповеднике прослежено, как с проникновением сюда волка доля северного оленя в питании росомахи увеличилась в 2—3 раза [Насимович, 1948]. Однако в Печоро-Илычском заповеднике северный олень и лось занимали ведущее место в рационе росомахи и тогда, когда здесь совершенно не было волка [Теплов, 1955]. Лишь там, где росомаха добывает преимущественно кабаргу — на Алтае, в Саянах и некоторых районах юга Якутии [Дулькейт, 1953; Егоров, 1965], — охотничьи интересы этого хищника и волка существенно расходятся. Однако и здесь при низкой численности кабарги росомаха может существовать главным образом за счет марала [Зырянов, 1980].

Итак, в равнинной тайге и лесотундре, изредка — в горной тайге, хищничество росомахи может в какой-то степени сказываться на состоянии популяций копытных — основных объектов охоты волка, но масштабы этого воздействия, по-видимому, незначительны. Обитая рядом с волком, росомаха явно предпочитает кормиться остатками чужой добычи и тем самым способствует более полному ее использованию. Например, во второй половине зимы 1980/81 гг. на небольшом участке Сухоно-Устьинского междуречья (Вологодская обл.) были найдены остатки четырех лосей, погибших от волков; тремя из них кормились росомахи, избородив окрестности целой сетью своих троп, ведущих к многочисленным «кладовым». Активность собственной охоты росомах, очевидно, находится в обратной зависимости от числа волчьих жертв на обследуемой ими территории.

Там, где росомахи настойчиво охотятся на копытных, они используют такую тактику нападения, при которой условия охоты живущих здесь же волков меняются мало. На открытых местах северные олени реагируют на преследование росомахи довольно спокойно, уходя от нее по кругу в пределах небольшого участка [Насимович, 1948]. В лишайниковых борах

Печоро-Ильчского заповедника росомаха предпочитает добывать северных оленей скрадыванием, когда те заняты раскопкой ягеля в глубоком снегу. Обычно ее жертвами становятся одиночные или отставшие животные; на поведении остальных оленей это почти не сказывается [Сокольский, 1975]. Волки в той же обстановке разбивают стада оленей на мелкие группы, вызывая их перемещения на 5 км и более.

Оценивая воздействие росомахи на популяции копытных, нельзя упустить из вида, что численность этого хищника, как правило, невысока. Существует точка зрения, что низкая плотность популяции — характерная биологическая особенность росомахи [Van Zyll de Jong, 1975]. Прямых учетных данных, характеризующих соотношение численности росомахи и волка, очень мало. При наблюдениях с самолета в тундре и лесотундре Ямало-Ненецкого авт. округа в 1958 г. обнаружили 60 волков и 12 росомах; в Таймырском авт. округе 1960—1961 гг. — 100 волков и лишь 9 росомах [Макридин, 1964]. По таежной зоне в целом соотношение численности этих видов колеблется в широких пределах, причем не так уж редко перевес оказывается на стороне росомахи. В алтае-саинской горной тайге ее численное преобладание (по данным учета следов — четырехкратное), видимо, закономерно и не является лишь следствием воздействия человека [Дулькейт, 1953; Зырянов, 1980]. В печерской тайге росомаха — самый обычный хищник; по частоте встреч следов она уступает здесь только лисице [Теплов, 1960]. Даже у самой южной границы ареала росомахи в подзоне европейской средней тайги (северо-восток Вологодской обл.) контраст в плотности популяции этого хищника и волка не очень резок. На постоянно обследовавшейся в течение трех зим (1974—1979 гг.) площади около 100 км², расположенной в основном на междуречье Уфтюги и Порши, относительная численность росомах и волков колебалась в интервале от 1:2 до 1:10. Для подобных сравнений можно использовать и данные промысла, хотя они менее показательны. Так, на Северо-Западных Территориях Канады соотношение числа добываемых росомах и волков 1:8,5 [Van Zyll de Jong, 1975].

Наглядны и географические различия. На северо-западе СССР тенденции изменений численности волка и росомахи в направлении с севера на юг противоположны [Данилов, Туманов, 1976; Данилов и др., 1979]. Во многом различна структура ареалов этих видов и на Дальнем Востоке [Юдин, 1978]. Однако там, где оба хищника обитают совместно, они осваивают практически весь спектр доступных угодий. Биоценотическое разделение может проявляться лишь в преимущественном использовании разных местообитаний, зимой — вследствие неодинаковой способности волка и росомахи к передвижению по глубокому снегу. При высоком и рыхлом снежном покрове волки почти не проникают в леса водоразделов, концентрируясь вдоль русел рек; росомахи же перемещаются без заметных затруднений почти повсюду. В Вологодской обл., например, для них особенно типичны длинные, близкие к прямолинейным переходы, не согласованные с распределением на местности водоразделов и гидрографической сети. Натолкнувшись на волчий след, росомаха обычно проходит по нему — иногда до нескольких километров. При этом, если снег глу-



Рис. 141. След росомахи, идущей по следу волка

На переднем плане — раздвоение, где росомаха срезала небольшую дугу следа волка, а затем снова вступила на него. След волка слева (начало марта 1974 г., северо-восток Вологодской обл.) Фото Е. Н. Матюшкина

последние были убиты волками. Одна росомаха стала их жертвой в капкане, другая — после погони и ожесточенной схватки, причем волков было четыре [Boles, 1977]. В литературе есть подробное и точное описание подобного факта [Burkholder, 1962]. На Аляске 17.II 1960 г. исследователи, двигаясь на легком самолете за стаей из восьми волков, с воздуха обнаружили труп росомахи. Осмотр места показал, что она подверглась нападению волков в момент, когда выкапывала из-под снега остатки карибу. Росомаха пыталась спастись, забравшись на единственный росший поблизости куст ивы высотой около 3 м: до уровня несколько более 2 м ветви были обломаны. Тем не менее волки ее убили. О крайней редкости подобных случаев косвенно свидетельствует то, что «сосуществование» росомахи и волка в норме носит устойчивый, сбалансированный характер, без подавления или вытеснения одного вида другим.

бок, она аккуратно ступает в ямки волчьего следа (рис. 141), подходит к мочевым меткам. В. П. Макридий [1964] отмечал, что, следуя за волками, росомаха предпочитает идти несколько в стороне от волчьей тропы.

Наблюдений, характеризующих поведение волков и росомах при непосредственных встречах, очень мало. Есть указания, что одиночных волков росомахи могут сопровождать, держа их в поле зрения [Язап, 1974]. Вновь появившуюся волчьей добычу они обнаруживают скоро — иногда уже на другой день. Однако к остаткам жертв, еще посещаемым «хозяевами», не ходят [Насимович, 1948]. Хищники могут меняться ролями: на Алтае наблюдали, что волки при случае разыскивают добычу, спрятанную росомахой, пытаются преследовать своего конкурента. Подобный факт отмечен в декабре 1968 г. и на западных склонах среднего Сихотэ-Алиния. Росомаха регулярно появлялась здесь на участке семьи волков, растаскивала и поедала остатки убитых ими изюбрей. 5.XII четыре волка, столкнувшись с росомахой на ливневничной мари, преследовали ее около 300 м. Судя по следам, им дважды удалось остановить росомаху, но последняя все же спаслась, даже не сделав попытки забраться на одну из больших ливневниц.

Мнение о возможности гибели росомах от волков высказывалось уже давно — применительно к условиям Скандинавии [Krott, 1959]. По данным, собранным на северо-западе Канады (бассейн р. Маккензи), в двух из 74 случаев пахождения трупов росомах

Более того, есть данные, указывающие на положительную сопряженность в динамике численности росомахи и волка. В Лапландском заповеднике до появления волков росомахи встречались единично, а зимой 1940—1941 гг., спустя год после заселения этой территории волками, их было здесь уже приблизительно полтора десятка [Насимович, 1948]. Печоро-Илычский заповедник волки заселили лишь в конце 50-х годов, причем уже к 1960—1961 гг. достигли сравнительно высокой численности. Тогда же вблизи границ заповедника развернулся промысел лосей, велась разделка туш. И то, и другое увеличило количество доступного росомахам корма, показатели их учета возросли в те годы в 3—5 раз [Язац, 1974].

Область перекрытия ареалов волка и рыси шире, чем у волка и росомахи. Сравнительно-географический анализ питания рыси показывает, что среди копытных жертвами ее чаще всего остаются косули, причем в очень различных экологических ситуациях (Беловежская Пуща, Средний и Южный Урал, Забайкалье, Приамурье), а также кабарга, серна, иногда северный или пятнистый олени [Матюшкин, 1974а]. На этих копытных регулярно охотятся и волки, однако почти в каждом конкретном районе спектры жертв у того и другого вида различаются существенно. Например, в Якутии от волков страдают, прежде всего, изюбры и лоси, а рыси чаще добывают косуль и кабарог [Егоров, 1965]; на Кавказе волки охотятся преимущественно на оленей, а рыси — на серп и туров [Котов, 1958]. Острой пищевой конкуренции между этими хищниками нет, но, обитая на одной и той же территории, они могут ощутимо воздвигать на условия охоты друг друга.

Набор местообитаний волка и рыси в целом по ареалу различается значительно. За пределы леса рыси проникают лишь в горы с сильно расчлененным рельефом, обилием скал и пещер. Как отметил еще А. Ф. Миддендорф [1869], «...рысь составляет противоположность волку в том отношении, что преимущественно встречается в самых частых лесах» (с. 225). Особенно заметны различия биотопических предпочтений у волка и рыси в горных условиях. На Западном Кавказе рыси охотнее придерживаются скалистых участков. Почти не перекрываются местообитания этих видов в горах юга Сибири. Основные рысьи угодья Западного Саяна волком не заселены [Дулькейт, 1964; Соколов, 1979; Зырянов, 1980]. В Сихотэ-Алине рыси предпочитают пояс подгольцовья, а также густые леса на скалистых склонах и в узких распадках [Matjuschkina, 1978], куда волки заходят редко.

В равнинных условиях подобные различия выражены гораздо слабее. На северо-западе СССР биотопического разобщения этих видов нет, много общего и в структуре их ареалов [Данилов и др., 1979]. Ситуацию, типичную для южной подзоны тайги европейской части СССР, можно рассмотреть на примере Центрально-Лесного заповедника, где взаимоотношения волка и рыси изучены наиболее подробно. На площади около 65 км², включающей заповедник и его охранную зону, в конце 70-х годов обитало 12—17 волков и 8—12 рысей. С учетом данных, относящихся к сопредельным участкам, плотность населения волка оценивалась ин-

тервалом 15–25; рыси — 5–30 особей на 1 тыс. км². Иными словами, численность рыси здесь сопоставима с таковой волка, но обычно несколько уступает ей. На указанной площади в один и тот же год отмечали 2 выводка рысей и 3 логовища волков. Участки обитания их перекрывались во все сезоны года. Здесь не было и нет только волчьих или только

рысьих мест. Тесное переплетение охотничьих маршрутов этих хищников демонстрируют схемы троплений пары волков и двух рысей (рис. 142).

Летом 1976 г. следы рысей неоднократно наблюдали в районе волчьего логова, иногда всего в 100–400 м от него. В 1978 г. рысь с рысятами держалась в 1,5–2 км от волчьего логова, причем когда семья волков переместилась, это расстояние уменьшилось. Прямые наблюдения показали, что волчий вой, если он слышится в нескольких сотнях метров, не вызывает у рысей какой-либо заметной реакции. Использование волком и рысью различных биотопов можно оценить количественно по данным троплений (табл. 54). Волки чаще проходили через открытые пространства, рыси охотнее посещали смешанные молодняки, однако гораздо заметнее черты сходства — пересечения следов двух видов

встречались постоянно. Показательна реакция каждого из них на свежие следы другого (когда время, разделявшее прохождение зверей каждого вида, не превышало суток). Из 43 отмеченных случаев пересечения рысей Таблица 54. Биотопические предпочтения волка и рыси зимой в южной подзоне тайги (Центрально-Лесной заповедник; устные данные А. С. Желтухина и В. В. Кочеткова)

Местообитания	Протяженность следов		Местообитания	Протяженность следов	
	волка (в % от 342 км)	рыси (в % от 437 км)		волка (в % от 342 км)	рыси (в % от 437 км)
Ельники	37,6	40,2	Сосняки	5,0	1,9
Березняки и осинники	25,1	28,0	Долины лесных речек	2,4	4,7
Смешанные молодняки	11,6	23,9	Поляны и поля	18,3	1,3

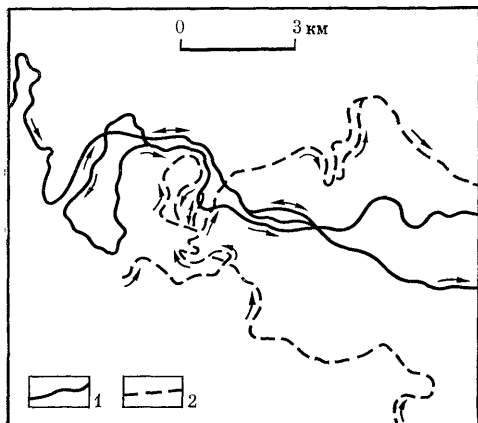


Рис. 142. Схема перемещений пары волков (16–19.II 1979 г.) и двух рысей (22–24.II 1979 г.) в районе Центрально-Лесного заповедника

1 — волк; 2 — рысь (по устным данным А. С. Желтухина, В. В. Кочеткова)

их следов волками, они прошли по этим следам лишь трижды: направлялись «вдогонку» за рысью, но сходили со следа уже через 50—200 м. Рысь же вступала на встречный волчий след в половине из 14 отмеченных случаев. Особенно часто рыси пользуются тропами волков при выском и рыхлом снежном покрове, когда порой проходят по ним до 400 м. Очевидно, это связано не столько с возможностью отыскать чужую добычу, сколько с предпочтением уже проторенного в снегу пути.

В районе Центрально-Лесного заповедника отмечено только 4 случая приближения рыси к остаткам волчьих жертв, один раз она съела небольшое количество мяса. Единичные факты кормежки рыси у остатков добычи волков известны также в Дарвинском и Саяно-Шушенском заповедниках [Калецкая, 1973; Завацкий, Гущин, 1980]. В Кавказском заповеднике за десятилетие 1970—1979 гг. зарегистрировано 14 подобных случаев.

Использование двумя видами хищников, притом из года в год и без какого-либо разобщения, одной и той же территории получает объяснение в их охотничьей специализации. Так, в Центрально-Лесном заповеднике заяц-беляк, составляющий основу питания рыси, служит для волка лишь второстепенной добычей. Зимой на его долю в рационе волка приходится 9,7, летом — 22,8, в среднем за год — 17,9% [Кочетков, Соколов, 1979]. В прямые столкновения волк и рысь вступают редко. Тем не менее случаи гибели рысей от волков известны. В Центрально-Лесном заповеднике еще А. М. Копчик [1937] по следам наблюдал, как два волка поймали и съели рысь, не успевшую заскочить на дерево. За несколько последующих десятилетий здесь был отмечен еще один подобный факт, причем исход столкновения был иным. В. П. Бологов видел следы погони за рысью трех волков. Они обнаружили рысь в 30 м от себя, сразу бросились к ней, но та быстро забралась на березу. Волки ушли. Такие конфликты могут происходить везде, где эти хищники живут в тесном соседстве. Видимо, они все же не исключительны. Кости и шерсть рыси были найдены в желудках двух волков, убитых зимой 1947 г. в Беловежской Пуще [Гаврин, Донауров; цит. по: Слудский, 1972].

При троплении росوماхи в лесах Сухоно-Устьинского междуречья на северо-востоке Вологодской обл. (начало марта 1974 г.) на старой гари была найдена извлеченная росوماхой из-под снега и объединенная ею голова рыси, а несколько дальше — фрагменты конечностей [Matjuschkina, 1978]. Росوماха свернула к месту этих находок, резко изменив направление хода, до этого долго ею выдерживавшееся; остатки рыси она выкапывала из почти метровой толщи снега. Было ясно, что зверь вернулся к своим кладовым, сделанным ранее. Чью же добычу запрятала росوماха? Выкопанный череп принадлежал взрослой рыси среднего размера, без сомнения, способной оказать сопротивление росوماхе. находка этих остатков на участке, регулярно пересекавшемся волчьими тропами, вряд ли случайна. Спаситься от волков рыси здесь было негде — кругом росли лишь маленькие березки. Приходя по следам волков, а это при троплениях наблюдали неоднократно, росوماха могла найти остатки волчьей добычи и запрятать их.

Гибель рысей от волков стоит в числе причин того, что в ряде регионов динамика численности этих видов характеризуется отрицательной сопряженностью. Особенно наглядна зависимость «меньше волка — больше рыси». Так, наблюдавшееся в Норвегии за последние десятилетия расселение рыси далеко к северу произошло вслед за исчезновением здесь волка [Myrberget, 1970]. Рост добычи рысей при неуклонном снижении заготовок шкур волка отмечен в интервале 1949—1960 гг. на Среднем

Урале [Малафеев, 1974; рис. 143]. Эта общая тенденция подтверждается данными многолетних наблюдений на территории Ильменского заповедника. В 1936—1941 гг. местная популяция косули испытывала сильное воздействие хищничества волка, тогда как гибель косуль от рыси составляла всего 3% общего числа случаев; с падением численности волка к концу 60-х — началу 70-х годов положение резко изменилось — косули уже в 84% случаев погибали от рыси [Филонов, 1974].

В Кавказском заповеднике наибольшей частотой встреч следов рыси выделялись 1967 и 1968 гг., когда волка было мало. Здесь отмечали, что

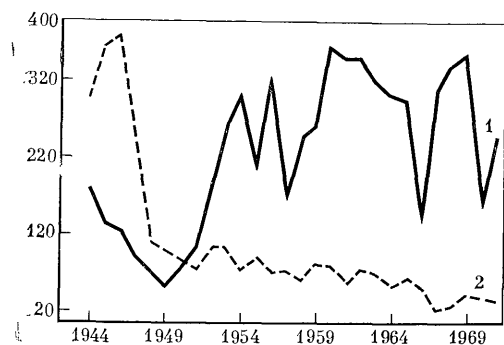


Рис. 143. Динамика заготовок шкур (в шт.) волка и рыси в Свердловской обл. [1944—1971 гг., Малафеев, 1974]

1 — рысь; 2 — волк

рыси избегают волчьих троп и покидают участки, часто посещаемые волками. На Алтае, в районе Телецкого озера, наблюдали, как при появлении волков число рысей уменьшилось [Дулькейт, 1953]. В Прибайкалье рысь расселилась особенно широко после почти полного истребления волка (60—70-е годы); на Витимском плато, где волк сохранился, он продолжает оттеснять рысь в глубинные районы тайги [Лавов, 1972]. Изменения численности этих видов были связаны обратной зависимостью и в Приамурье: при низкой плотности популяции волка в 50—60-е годы наблюдался быстрый рост поголовья рыси [Дымин, Юдаков, 1967].

Итак, возможность прямой конкуренции волка и рыси не вызывает сомнений, однако в разных экологических ситуациях их отношения складываются по-разному. В одних случаях эти отношения сбалансированы, и оба вида благополучно «сосуществуют» при сравнительно высокой численности каждого из них, в других — воздействие волка ограничивает плотность популяции рыси. Одно из закономерных следствий истребления волка — рост численности рыси. Аналогичная зависимость прослежена в Северной Америке для пары: койот — рыжая рысь [Robinson, 1961].

Отношения волка с тигром в настоящее время — узко региональная, дальневосточная проблема. Существует представление, что леса Сихотэ-Алиня волк широко заселил только в текущем столетии [Абрамов, 1940]. Свидетельства старожилов края, подтверждающие такой взгляд, довольно многочисленны, однако, по мнению Н. М. Пржевальского [1870], волк и столетие назад был распространен по всему Уссурийскому краю. В сопредельной Маньчжурии он также обитал повсеместно — «как в лесах, так в кустарниках и степях» [Байков, 1914, с. 16]. Вопрос выяснен далеко не окончательно, но можно считать бесспорным, что пределы проникновения волка в Сихотэ-Алинь и соответственно — контакты его с тиг-

ром — испытывали на протяжении периода регулярных зоологических наблюдений существенные изменения.

Основная добыча волка в Сихотэ-Алине — изюбрь [Абрамов, 1940; Капланов, 1948; Громов, 1979]. Когда в северной части этой горной страны после больших лесных пожаров происходило расселение изюбра к северу, волк продвигался вслед за изюбром [Матюшкин, 1967]. Тигр, согласно распространенной точке зрения, предпочитает охотиться на кабанов [Гептнер, Слудский, 1972; и др.]. Недавно выяснилось, что переход тигра к преимущественному преследованию изюбря может носить устойчивый характер. Именно за счет изюбря уже полтора десятилетия благополучно существует группировка тигров Сихотэ-Алинского заповедника [Громов, Матюшкин, 1974], в Лазовском заповеднике отдельные особи тигров чаще всего добывают пятнистых оленей [Животченко, 1977]. Таким образом, охотничьи «интересы» волка и тигра могут соприкасаться очень тесно.

При обитании этих хищников на одной и той же территории различия в использовании ими местообитаний не сразу бросаются в глаза. Перемещения тигра и волка широки — звери могут быть встречены практически в любой точке какого-то выбранного для изучения участка. Все же волки заметно шире осваивают открытые пространства, а также местообитания северного облика — лиственничные мари, заболоченную темнохвойную тайгу. Характерное для тигра предпочтение скалистых участков у волка практически не проявляется. Если же сравнивать размещение двух видов в масштабах Сихотэ-Алиния в целом, различия становятся очень наглядными. В условиях хорошей обеспеченности добычей показатели плотности популяций волка и тигра соизмеримы, хотя первый из них при устранении воздействия человека может достигать гораздо более высокой численности. Согласно С. П. Кучеренко [1974], максимальная плотность волка в Сихотэ-Алине превосходит таковую тигра пятикратно.

Многолетние изменения популяций волка и тигра прослежены в Сихотэ-Алинском заповеднике. На приморском макросклоне этой части Сихотэ-Алиния тигров почти полностью уничтожили уже к 1916 г.; вплоть до конца 30-х годов эти звери лишь изредка заходили сюда [Капланов, 1948]. Волки в глубинных участках тайги этого района появились приблизительно с 1935 г. и вскоре стали многочисленными. К началу 40-х годов ясно обозначилась тенденция роста численности тигров. В те годы Л. Г. Капланов [1948] впервые обратил внимание на то, что участки, заселявшиеся тиграми, волки посещать избегали. Спустя два десятилетия, Сихотэ-Алинский заповедник вновь испытал резкое снижение численности тигра (1963—1966 гг.). Эта депрессия, вызванная усилившимся преследованием зверей на сопредельных землях (отлов тигрят) в сочетании с неблагоприятным воздействием природных факторов, оказалась непродолжительной. Уже с осени 1966 г. тигры вновь стали встречаться в заповеднике регулярно, число ежегодно регистрируемых следов быстро возрастало. Звери оседали на заповедной территории, проникая сюда главным образом с юга. Сложившаяся ситуация напоминала естественный

эксперимент, позволявший проследить, какие изменения в размещении и численности волков повлекло за собой вселение тигров.

В 1963—1966 гг. число волков в заповеднике, по ориентировочным оценкам, достигало двух десятков. К концу 60-х — первой половине 70-х годов эта величина сократилась приблизительно вдвое, однако резких перепадов не было. На рубеже 70—80-х годов тигров, связанных преимущественно с заповедной территорией, насчитывалось уже 7—8; дальнейший рост популяции, видимо, сдерживается естественной емкостью местообитаний [Матюшкин и др., 1981]. Вопреки ожиданиям, увеличение поголовья тигров полного исчезновения волков не вызвало. Даже тенденция к снижению общего числа регистрируемых волчьих следов в интервале 1966—1971 гг. была весьма расплывчатой [Громов, Матюшкин, 1974].

Изменения затронули в первую очередь территориальное размещение волка. Заповедник естественно разделяется на три участка, сильно различающиеся по сочетанию природных условий. Наиболее своеобразен Колумбейский участок на западном макросклоне Сихотэ-Алиня, где господствуют темнохвойная тайга и лиственничные мари; тигры там постоянно не держатся, а появляются лишь заходами. В среднем за многие годы на этот участок приходится только 5% общего числа встреч тигровых следов по заповеднику. Показательно сопоставление учетных данных, относящихся к волку, за два периода зимних наблюдений: 1964—1966 гг., когда тигра не было и 1970—1972 гг., после того, как тигр проник в заповедник. От первого ко второму периоду наблюдений произошло отчетливое перераспределение волка. Число встреч следов волка (в %) сократилось на Южном и Центральном участках заповедника соответственно с 21 до 11% и с 53 до 35%. Основной «волчий очаг» сместился из центрального участка, с наибольшей плотностью заселенного тиграми, в бассейн р. Колумбе — относительное число встреч там следов волка возросло с 21 до 54%. Такая картина сохранилась до 1982 г.

Смена господствующего среди крупных хищников вида, происшедшая на восточных склонах Сихотэ-Алиня, хорошо заметна. В зимы 1963—1966 гг. на реках этой части заповедника следы волков, их тропы, остатки добычи отмечались очень часто. Впоследствии волки тут не задерживались, роль их в биоценозах стала практически неощутимой. Напротив, присутствие тигров привлекает внимание сразу: повсюду можно видеть их нахоженные тропы, погребы, почерневшие пятна возобновляемых мочевых меток на комле стволов деревьев. Остатки тигровых жертв и сопутствующие им многовидовые группировки падальщиков [Матюшкин, 1974б] встречаются иногда до 2—3 раз за день.

Данные, полученные в Сихотэ-Алинском заповеднике, подтверждают наблюдения в других частях Приморья. Прежде волки регулярно посещали территорию Уссурийского заповедника, однако с 1960 г., когда здесь стали систематически появляться тигры, эти посещения почти прекратились [Бромлей, 1977]. В Лазовском заповеднике с 1937 по 1946 г. тигров не было совсем, тогда как волки жили повсюду; плотность популяции их была наиболее высокой в 1942—1946 гг. По мере проникнове-

ния сюда тигров (постоянные заходы с 1958 г.) распределение волков все более ограничивалось; они стали «жаться» к населенным пунктам [Животченко, 1977]. Если в 40—50-е годы пятнистые олени страдали здесь преимущественно от волка, то в последние десятилетия основными их врагом стал тигр. Тем не менее в Лазовском заповеднике, как и в Сихотэ-Алинском, волки не исчезли из местообитаний тигра.

Немалым числом наблюдений подтверждается способность этих хищников к длительному существованию в тесном соседстве. Еще Л. Г. Капланов [1948] отметил случай приближения волков к месту, где постоянно держался выводок тигров. Встречи тех и других на одной территории, иногда — пересечения следов не представляли редкости в Сихотэ-Алинском заповеднике и в 70-е годы. Перемещения волков и тигров одними и теми же путями довольно обычны в Лазовском заповеднике [Животченко, 1977]. Наложение участков обитания двух хищников констатируется также для бассейна р. Хор на юге Хабаровского края [Казаринов, 1979].

Известны случаи появления тигров близ остатков волчьих жертв, а волков — на тигровой «давлении». В начале декабря 1962 г. в Сихотэ-Алинском заповеднике наблюдали, как тигр днем подошел к свежей волчьей добыче — изюбря, но есть ее не стал; ночью вернулись 4 волка и съели большую часть мяса. В январе 1972 г. в том же заповеднике были обнаружены остатки самки изюбря, убитой тигром за неделю до этого. Здесь кормились многочисленные падальщики и в их числе — волки. С реки к темному участку долинного леса, где лежал труп изюбря, тянулась тропа волчьей стаи из 4—5 особей. Следы их были уже старыми, но перед самой добычей на покрытом снегом валежнике остался протаявший, очень четкий отпечаток лапы небольшого волка. В 15 м от места трапезы хищников, на пригорке под пихтой, была обнаружена обледеневшая волчья лежка; тут же следы волков, катавшихся по снегу. Таким образом, звери пробыли у тигровой добычи довольно долго. Хотя тигр покинул ее, вероятно, за несколько дней до прихода волков, оставшиеся торные тропы, экскременты, мочевые пятна внушительно напомнили о хозяйне оставленной добычи.

Факты показывают, что взаимоотношения рассматриваемых видов не сводятся к однозначной формуле: «где появляется тигр, волк исчезает». Несомненна лишь общая тенденция вытеснения волка тигром. Учитывая ярко выраженную агрессивность тигра к собакам, не приходится сомневаться в том, что и волков эти хищники пытаются преследовать при всяком удобном случае. Однако гибель волка от тигра зарегистрирована на Дальнем Востоке лишь единственный раз. Волк до этого был ранен охотником; есть убитое животное тигр не стал [Животченко, 1977]. О двух случаях успешных нападений тигров на волков в Средней Азии сообщает М. Палванязов [1974]. Очевидно, сторожкость волка резко снижает вероятность прямых столкновений этих хищников, даже если они живут по соседству. Порой и встречи тигрового следа бывает достаточно, чтобы волки повернули вспять [Капланов, 1948].

Черты отрицательной сопряженности в размещении тигра и волка прослеживаются на фоне крайне динамичной картины пересечений и частичного наложения их маршрутов, соприкосновения или даже переплетения охотничьих участков. Лишь, в конечном счете, это приводит к ограничению охотничьих возможностей волка и снижению его численности. Биоценологические отношения тигра и волка в известной мере аналогичны таковым в паре «волк и рысь», с той разницей, что позиции видов носят противоположный характер, а конкуренция их выражена острее.

Обитание волка рядом с *барсом* и *ирбисом*, по всей вероятности, может приводить к возникновению ситуаций, аналогичных описанным выше. Не случайно, барс, как и тигр, склонен преследовать собак [Насимович, 1941]. Однако очаги обитания барса в нашей стране столь разрозненны и невелики по площади, что оказывать сколько-нибудь заметное воздействие на численность и размещение волка он не может. Гораздо шире перекрываются ареалы и «сферы влияния» у волка и ирбиса. Предметом настойчивой охоты этих хищников иногда служат одни и те же виды копытных, например горный козел. Волки иногда кормятся у добычи ирбиса [Егоров, 1955]; сведений об их прямых столкновениях нет. На хребте Кетмень нашли однажды голову и остатки конечностей ирбиса, съеденного четырьмя волками, однако причина гибели ирбиса осталась невыясненной [Филь, Афанасьев, 1973].

В Бадхызе еще несколько десятилетий назад волк обитал рядом с *гепардом*; охотились они оба преимущественно на джейрана [Гептнер, 1956]. Какой характер носили контакты этих видов, теперь судить трудно. Что же касается различных мелких кошачьих, то они в прямые биоценотические отношения с волком, видимо, не вступают вообще. Например, многочисленный в Кызыл-Агачском заповеднике камышовый кот (плотность популяции до 8—10 особей на 10 км²) почти не покидает густых зарослей, где использует своеобразные тоннели в зарослях ежевики, скрадывает турачей, уток, лысух; волки же предпочитают перемещаться по открытым участкам, а охотятся главным образом на кабанов.

На крайнем юге СССР ареал волка соприкасается с ареалом *полосатой гиены* — «классического» падальщика. Действительно, теплокровные животные входят в рацион этого вида главным образом как падаль, чем полосатая гиена резко отличается от пятнистой [Mills, 1978]. Практически повсюду, где встречается в СССР полосатая гиена, обитает и волк. Очень вероятно, что гиена использует остатки волчьей добычи; конкретными наблюдениями это пока не подтверждено [Гептнер, Слудский, 1972].

Из собачьих фауны СССР наиболее близок в систематическом отношении к волку *шакал*, но при этом различия их экологических ниш очень наглядны. Географически волк сопутствует шакалу почти повсюду, однако между ними существует отчетливое биотопическое разобщение, хорошо выраженное, например, на юге Таджикистана [Чернышев, 1958]. Шакал — обитатель густых зарослей, обычно около воды; волки привязанности к таким местам не обнаруживают. Почти противоположным образом реагируют эти виды на изреживание или частичное сведение тугаев. Конкуренции из-за убежищ также нет, поскольку шакал довольствуется открытыми логовищами. Отмеченные различия проявляются и на юго-востоке Азербайджана хотя здесь экологические «интересы» волка и шакала переплетаются теснее, чем в Средней Азии.

В Кызыл-Агачском заповеднике, по данным В. С. Лобачева и А. Г. Петухова, плотность популяции шакала 10—30, волка — 6—10 особей на 100 км² (данные 1976—1977 гг.). Волк существует тут преимущественно за счет кабана — 96% встреч в экскрементах. Среди

кормов шакала на первом месте падаль (в основном остатки добычи волков), однако относительное ее значение не столь велико — 16% встреч в экскрементах. Участки обитания шакалов и волков могут частично или полностью перекрываться, но свои охотничьи маршруты они прокладывают, как уже говорилось, по-разному.

Размещение шакалов зависит, видимо, не столько от численности волков, сколько от использования территории волками-одиночками или стаями. Там, где обычно охотятся нетерриториальные звери, шакалов больше, чем на участках, где постоянно держатся волчьи стаи, даже если в первом случае плотность популяции волка выше. На общей численности шакала в Кызыл-Агачском заповеднике воздействие волка существенно не сказывается, хотя по результатам учетов за отдельные годы намечаются черты положительной сопряженности между ними. Так, в 1977 г., когда численность волков в заповеднике снизилась и остатки их добычи стали для шакалов менее доступными, количество последних тоже сократилось, причем еще заметнее.

Данные, относящиеся к другим регионам, чаще указывают на обратную зависимость. Проникая в Центральные и Заунгузские Каракумы, шакал занимает те места, где волк истреблен [Ишадов, 1978]. Сокращение численности волка — одна из вероятных причин интенсивного современного расселения шакала по лесам предгорий Северного Кавказа [Бакеев, 1978]. В Кавказском заповеднике шакалы обычно появлялись на участках, выделявшихся низкой плотностью популяции волка. Отмечены случаи, когда с ростом численности волков шакалы из таких мест исчезали (долина р. Киши). У кордона «3-я Рота» в ноябре 1977 г. А. Н. Кудактин (уст. сообщ.) нашел шакала, растерзанного стаей из 5 волков. По следам выяснилось, что волки встретили трех шакалов, начали их преследовать. Снежный покров в это время был около 20 см. Два шакала спаслись, выскочив на лесовозную дорогу; они покинули этот участок. Третий приблизительно через 250—300 м погони был достигнут.

Лисица, песец, корсак и енотовидная собака уже в силу своей пищевой специализации стоят вне прямой конкуренции с волком. Однако все эти виды могут переходить на преимущественное питание падалью, в частности остатками волчьей добычи. Так, при исследовании желудков 15 лисиц, добытых в южной Бетпак-Дале в октябре — декабре 1957 г., в 12 были найдены остатки сайгаков, принадлежавшие большей частью животным, загрызенным волками [Слудский, 1962]. Еще в большей степени свойствен комменсализм песцу и корсаку. Мясо погибших северных оленей в отдельных случаях может составлять до половины рациона песца. Если олени стада сопровождают и волки, количество доступной для песцов пищи резко увеличивается. Случаи гибели песцов от волков описаны А. А. Романовым [1941] и В. П. Макридиным [1978].

Настоящие кочевки за стадами сайгаков предпринимают корсаки. Около остатков волчьих жертв наблюдали по несколько корсаков. Волки настойчиво преследуют этих лисичек, и в многоснежные зимы корсаки гибнут от них в большом количестве [Слудский, 1962]. Не раз находили убитых волками лисиц, но съедают они свою жертву не так часто [Гур-

ский, глава 8]. Нападения на лисиц происходят вблизи волчьих потрав, но иногда — вне всякой связи с ними. Например, 19 февраля 1981 г. остатки лисицы, пойманной волком-одиночкой, были найдены в редком березовом лесу неподалеку от края поля на правобережье р. Уфтюги (Нюксенский район Вологодской обл.). Встреча зверей была случайной. Следы охоты сохранились плохо, однако было ясно, что волк овладел добычей «накоротке», практически без погони. Съел он лисицу почти полностью, оставив на окровавленном снегу только голову и клочья шерсти своей жертвы. В Центрально-Лесном заповеднике по следам наблюдали, что погони волков за лисицами зачастую бывают неудачными. Особенно страдает от волка енотовидная собака — это постоянный компонент волчьего рациона как на Дальнем Востоке [Юдин, 1977], так и в местах ее интродукции [Данилов и др., 1979].

Из медведей в Евразии волк широко контактирует только с *бурым медведем*. Конкуренция между ними, если она возникает вообще, носит местный или временный характер. Более типичны для этой пары видов комменсалистические отношения: медведи могут, что происходит чаще, подбирать остатки волчьей добычи, волки — медвежьей. Пересечения следов волка и медведя часты, велика и вероятность прямых столкновений зверей; существенного биотопического разобщения в лесных условиях у них нет.

Места, где летом располагаются волчьи логовища, посещаются медведями редко, подходить к самому логову медведи явно избегают: обычно их следы отмечаются не ближе 300—400 м от него (по наблюдениям за выводками четырех пар волков в Центрально-Лесном заповеднике). В одном случае было прослежено, как после перемещения выводка волков возле покинутого ими логова стали появляться медведи. Спустя месяц, волки сюда вернулись, а медведи отошли. Матерые активно отгоняют медведей: дважды это происходило на расстоянии приблизительно 100 и 150 м от логова. Аналогичные наблюдения сделаны в Джунгарском Алатау — пара волков на протяжении нескольких часов отгоняла от логова сначала одного, затем другого медведя. «Хозяева» яростно бросались на пришельцев, натиск их ослабевал лишь при удалении медведей на 30—40 м [Грачев, Федосенко, 1972]. Бывают ситуации, когда обороняющейся стороной при защите потомства становятся медведи. Наблюдали, например, как самка североамериканского черного медведя преследовала волка, крутившегося у дерева, на которое забрался медвежонок; дистанция преследования составляла 30—50 м [Rogers, Mech, 1981].

В зимнее время отмечаются случаи приближения волков к берлогам, но сведений о нападениях их на зимующих медведей для территории нашей страны нет. Характер следовой цепочки порой вообще не обнаруживает ясно выраженной реакции волков на берлогу. Однако потрехожив «хозяев», волки поспешно ретируются. Так, 6 марта 1972 г. на Молого-Шекснинском междуречье 5 волков подошли к берлоге пекрупной медведицы, лежавшей с двумя маленькими медвежатами почти совершенно открыто. Волков привлекло, видимо, повизгивание медвежат. Медведица при приближении волков не поднялась из берлоги, но следы волков от этого места пошли огромными прыжками [Москвил, 1978].

При встречах у добычи волки всегда уступают место медведям. В Центрально-

Лесном заповеднике 24.III 1979 г. В. П. Бологов наблюдал, как среднего размера медведь пришел к волчьей добыче — наполовину съеденному трупу лося. 4 волка, вернувшись после появления медведя, целую ночь ходили вокруг этого места, не приближаясь к остаткам ближе чем на 30 м. Утром волки легли в 200 м от медведя, продолжавшего кормиться. На следующий день положение не изменилось, лишь волков стало 7. Группа держалась тут недолго, позднее к старой добыче возвращались одиночные волки. На Алтае не раз наблюдали, как крупные медведи отбирали у волков убитых ими маралов (данные Г. Г. Собанского). Нескольким подобным случаям отмечено в Кавказском заповеднике. Но и медведи иногда обеспечивают волков пищей. На Кавказе это происходит главным образом весной, когда медведи выкапывают из-под снега трупы погибших в лавинах туров и сери. Например, 16.V 1972 г. в верховьях р. Ачипста медведь извлек на поверхность два трупа туров на расстоянии 200—250 м один от другого. Тура, лежавшего выше, медведь поедал сам, «нижнего» в течение 3 дней посещали волки. К падали они приходили и днем, медведь их видел, но отгонять не пытался.

Столкновения медведей и волков могут проходить и заканчиваться по-разному. На Аляске однажды с самолета видели гризли и волка, кормившихся рядом на трупе карibu [Lent, 1964]. В том же регионе отмечен случай, когда при встрече медведя и 9 волков у туши лося один волк был убит медведем [Bullard, 1980]. Исход схваток бывает и не в пользу медведей. Интересный факт отмечен в Архангельской обл. Н. Н. Руковским и А. Г. Куприяновым [1972]. В лишайниковом бору, в сентябре 1965 г. жертвой волков стал медведь в возрасте 1,5—2,5 лет (определено по черегу), как полагают авторы, вполне здоровый. Чаще погибают от волков медвежата. На юго Сихотэ-Алиня, в ноябре 1945 г. были найдены остатки белогрудого медвежонка, съеденного двумя волками [Бромлей, 1965].

Вообще виды медведей, по величине значительно уступающие бурому, — белогрудый медведь Восточной Азии и черный медведь Северной Америки, — при столкновениях с волками подвергаются большой опасности. На северо-востоке Миннесоты описан случай нападения 6 волков на черную медведицу с новорожденным медвежонком, находившихся в плохо защищенной берлоге. Выгнанный из берлоги зверь пробежал около двух десятков метров до большой осины, на которой пытался спастись. Пуд деревом шла борьба — в радиусе 3 м валялись клочки шерсти, но медведица все же забралась на осину. Погибла она, спустившись на землю. В экскрементах волков были обнаружены также когти новорожденного медвежонка. Однако в целом и для черного медведя риск гибели от волков ничтожен. Нападение на медведицу в берлоге имело место при резком снижении численности белохвостого оленя — основной добычи волков. В том же районе при исследовании 206 занятых медведями берлог следы посещения их волками были отмечены только дважды [Rogers, Mech, 1981].

Из семейства куньи пи у одного вида, помимо россомахи, тесных комменсалистических или, напротив, антагонистических отношений с волком нет. На Дальнем Востоке СССР к числу второстепенных конкурентов волка можно отнести *харзу*, охотящуюся преимущественно на кабаргу. Регулярно добывают кабаргу в этом регионе и волки [Громов, 1979]. Случаи кормежки харз у остатков волчьих жертв не отмечены, но весьма вероятны. Харзы поедают трупы павших копытных, посещают и остатки тигровых жертв [Матюшкин, 1974б]. Другие виды куньих — от соболя до ласки — также входят в число возможных «нахлебников» волка, причем остатки чужой добычи могут составлять немалую часть их рациона.

В Приамурье трупами волчьих жертв охотно кормятся *колонки*. У одной погравы отмечали до 2—3 колонков. Зимой 1955/56 г. на р. Архара нашли остатки 22 зарезанных волками изюбрей, и во всех случаях около них были следы колонков [Войлочников, 1972].

Своеобразный характер носят отношения волка и *барсука*. Бывает, что они подолгу мирно живут поблизости друг от друга, используя общие тропы и даже контактируя вблизи нор. Однако жертвами волков барсуки становятся нередко; норы их волки приспособливают под свои убежища. В ленточных борах Алтая около половины волчиц, чьи логова были найдены, использовали для цепенения барсучьи норы (данные А. Я. Бондарева).

Конкурентами и комменсалами по отношению к волку могут быть не только хищные млекопитающие. Падалью, включая остатки добычи хищников, охотно кормятся кабаны. Приходят они даже к свежей добыче волков. Например, в Сихотэ-Алинском заповеднике на р. Серебрянке 18 марта 1965 г. наблюдался табунок кабанов из 15 особей около трупа изюбря — взрослой самки, убитой волками предыдущей ночью. Два крупных секача на льду трепали шкуру с остатками конечностей, а самки и молодые лежали в стороне под скалой. Осмотр остатков показал, что кабаны почти полностью съели оставшееся мясо [Матюшкин, 1974б].

Подводя итоги, подчеркнем, что отношения волка с другими плотоядными млекопитающими редко выражаются в явном и постоянном антагонизме; почти нет и строго специализированных (по отношению к волку) падальщиков. Биоценотические связи в группировках крупных хищников очень подвижны, как во времени, так и в пространстве они способны легко перестраиваться. Наиболее отчетлив конкурентный характер отношений у волка с тигром и рысью. В первом случае волк уступает свои позиции, во втором подавляет более слабого конкурента. Большинство же видов хищников либо нейтральны по отношению к волку, либо относятся к нему как к «поставщику» легко доступной добычи — падали. Для наиболее специализированного падальщика северной Евразии — росомахи — рост численности волка, видимо, имеет положительное значение и способствует повышению плотности ее популяции. Волки обычно отгоняют падальщиков, иногда убивают, но заметного влияния на их популяции не оказывают. Сами волки становятся жертвами других хищников крайне редко, причем лишь двух из них — тигра и бурого медведя.

Взаимоотношения с птицами-падальщиками

Взаимоотношения волка с птицами-падальщиками интересны в разных аспектах.

Использование птицами жертв волка. Остатками волчьей добычи кормятся наряду с млекопитающими птицы, преимущественно из числа врановых и дневных хищников: ворон, вороны, сорока, орлы (беркут, степной, могильник), орлан-белохвост, специализированные некрофаги — грифы, в особенности сип белоголовый, стервятник, бородач, чер-

ный коршун. В лесной зоне Евразии на убитых волками лосях часто встречаются синицы, прежде всего гаички, кукушки, иногда дятлы. Неполный список видов птиц, кормившихся на падали в лесостепи Ворошиловградской обл., включает [Н. Г. Сулик, устн. сообщ.] большого подорлика, ястребов — тетеревятника и перепелятника, зимняка; серую неясыть, сойку, грача, галку, скворца, полевого воробья, озёрную чайку.

Видовое разнообразие птиц-комменсалов увеличивается с севера на юг. В тундре это по существу только вóрон, кстати тесно связанный с волком повсюду, в лесной зоне — разные виды врановых и других воробьиных, в степях и пустынях появляются специализированные падальщики из дневных хищных птиц; особенно многочисленны они в горах аридной зоны. Именно на юге ареала волка с остатками его жертв тесно связаны многие исчезающие и редкие виды птиц, внесенные в Красную книгу СССР: беркут, степной орел, могильник, орлан-белохвост, бородач, сины. При недостатке других кормов обеспечение этих видов пищей зависит от хищничества волка. Не случайно, осуществляемая в Пиренеях программа сохранения исчезающего бородача предусматривает подкармливание этих птиц специально выкладываемыми тушами животных.

Очень разнообразен состав птиц-падальщиков в хвойно-широколиственных лесах Дальнего Востока. Остатки жертв крупных хищников (тигр, волк) привлекают здесь не только вóрона, но и другого столь же специализированного падальщика — большеклювую ворону. Иногда присоединяются к трапезе кедровки, сойки, голубые сороки, часто синицы [Матюшкин, 1974].

Точных данных о том, какая часть волчьей добычи достается птицам, пока нет. Эта величина зависит от обилия потенциальных нахлебников в том или ином ландшафте, наличия там падали иного происхождения, от сезона года (концентрация пролетных птиц), скорости использования добычи самими волками, зависящей, в свою очередь, от числа зверей и «организованности» стаи [Крушинский и др., глава 5]. Несомненно, что птицы-комменсалы способны в течение одного дня практически полностью съесть и растащить оставшиеся мягкие части жертвы. Например, в горном Крыму пернатые падальщики изо дня в день вынуждали волкам-мигранта и сопровождавшую его собаку убивать нового оленя [Дулицкий, Кормилицын, 1975]. Особенно мало остается волкам для повторной кормежки, если у добычи побывают крупные падальщики — сины, грифы. В Бадхызском заповеднике наблюдали на одной жертве до 22 особей, не считая нескольких стервятников и пустынных воронов, — за два дня комменсалы полностью утилизировали мягкие части кулана и оставили обтянутый кожей костяк [В. Е. Божко, устн. сообщ.].

В 70-е годы в низовьях Иргиза осенью ежегодно скапливались и долго задерживались пролетные пернатые хищники (особенно орлы-могильники); источником доступного корма для них стал промысел сайгаков. В прошлом такого обилия их здесь не было [Корелов, 1962]. В начале октября 1975 г. мы наблюдали до 28 орлов-могильников (единично среди них и степных орлов) на туше сайгака, убитого волками. Встречи по 10—15 птиц на туше погибших антилоп регистрировались в эти

дни неоднократно. В полупустыне Гурьевской обл. в октябре на одном трупе сайгака одновременно наблюдали до 15 грачей и серых ворон и до 9 орланов-белохвостов; за двое суток от туши взрослого сайгака остались одни кости [Залозных, 1980]. Птицы-падальщики — вороны, орлы, грифы — входят наряду с волком в состав группировок, перемещающихся за стадами сайгаков. Численность этих птиц находится в зависимости от числа трупов [Слудский, 1962]. Расхищение добычи комменсалами, прежде всего крупными падальщиками, приводит к тому, что волки вынуждены убивать копытных в 2—3 раза чаще, чем это необходимо им самим.

В ноябре 1971 г. в Кавказском заповеднике (урочище Умпырь) сипы в течение 2 час почти полностью очистили от мяса тушу оленя (Г. Н. Давыдов, устн. сообщ.). Отдельные птицы, а их было более 30, съели столько мяса, что при приближении человека с трудом взлетели. Там же А. Н. Кудактин (устн. сообщ.) встречал по 7—12 белоголовых сипов и 5—6 воронов одновременно на тушах добытых волками оленей. Так, 28.IX 1972 г. на г. Алоус наблюдали шесть сипов, которые, окружившись, спускались в распадок; туда же с криком пролетели четыре ворона. В 9 и 10 час 30 мин утра по направлению полета птиц пробежали два волка. Следуя маршрутом волков, А. Н. Кудактин обнаружил свежие останки тура. Волки лежали на каменистой осыпи, недалеко от них на скале сидели сипы и вороны.

Птицы поедают значительную долю добычи волков и в Кызыл-Агачском заповеднике. Главным образом это болотные луны и серые вороны, реже черный гриф, орлан-белохвост; в снежный период к ним присоединяются скворцы, воробьи, грачи, сороки (В. П. Литвинов, устн. сообщ.). С одного места здесь насыщивали до 50—60 болотных луней в поле зрения. Остатки убитого волком кабана «нахлебники» полностью очищали от мяса за 1—1,5 суток.

В условиях холодных зим полной утилизации птицами остатков жертв волка препятствует промерзание трупов. Примером могут служить наблюдения Е. Н. Матюшкина и О. И. Подтяжкина на северо-востоке Вологодской обл. Одна из волчьих потрав была найдена 29.I — труп лося-сеголетка, убитого хищниками за 4—5 дней до этого. Съеден он был лишь наполовину; снизу туша была как бы «замурована» в плотно утрамбованный снег. В день, когда эти остатки удалось обнаружить, здесь держались лишь две кушши и несколько гаичек, воронов не было. Спусти неделю — 7.II у остатков лося наблюдали двух воронов, кушшу и несколько синиц; 9.II — только двух больших пестрых дятлов; 10.II — двух воронов и двух гаичек. К этому времени кости верхней части туши были основательно обчищены птицами. Волки все это время здесь не кормились, не появлялись и росамах. Положение туши оставалось неизменным. Извлекать мерзлое мясо птицам становилось все труднее, в снегу у трупа с разных сторон появились углубления, посредством которых они пытались добраться до лакомого корма. 20 и 25.II тут наблюдались только гаички, хотя значительная часть туши так и осталась почти нетронутой. 6.III пару воронов встретили у остатков другого убитого волками лося, приблизительно в 20 км от места предыдущей находки. Здесь одновременно с воронами держалась росамаха.

Адаптации поведения. Связи птиц-падальщиков с волком отмечены давно. Видимо, не случайно как волк, так и ворон входят в число

главных тотемов первых религий. Совместное существование и прочные трофические связи определили зависимость их друг от друга, взаимные приспособления в поведенческих реакциях. Как писал Н. А. Зворыкин [1934], волки очень чутко относятся к полету ворона, сорок и ворон, летящих в одном направлении. Улавливая издали «интонации» голосов птиц, волки могут с большого расстояния находить падаль. В свою очередь, птицы-падальщики следят за передвижениями волков, например вброды [Mech, 1970]. Спутники волков в Тянь-Шане и Джунгарском Алатау — вброды, сипы, бородачи и особенно часто сороки [Федосенко и др., 1978]. Именно крики сорок во многих случаях помогают наблюдателю обнаружить волков. На дневках птицы порой крутятся перед самыми мордами лежащих зверей. Волки при этом лишь изредка пытаются схватить назойливых птиц. Иногда крики сорок оказываются помехой им при охоте. Упомянутые авторы однажды наблюдали, как волк, сопровождаемый сорокой, пытался скрадывать маралуху с телянком. Олени, потревоженные криками сороки, явно не видя волка, и не улавливая его запаха, поспешили удалиться.

Часто вброды и особенно сороки гнездятся вблизи логова волков, причем такое соседство приносит обоюдную пользу. Птицы подбирают остатки пищи, принесенные щенкам, и вместе с тем, видимо, предупреждают волков о появлении неожиданной опасности, например приближении человека. Интересны взаимные реакции птиц и волков около остатков жертв. Так, 18.V 1972 г. в Кавказском заповеднике А. Н. Кудактин [1978] наблюдал, как шесть воронов и два белоголовые сипы кружились над поймой р. Уруштен. Поведение птиц было необычным. Они спускались вниз, но затем снова взлетали. В 10—12 м от уреза воды лежал труп оленя, который привлек внимание птиц. Один из сидевших на дереве воронов слетел вниз к туше. Через 2—3 мин к нему опустился второй, затем третий. Как только третий ворон начал клевать мясо, из кустов шиповника высочил волк и бросился на птиц. Это повторялось в течение часа двенадцать раз. Волк терпел присутствие одного или двух воронов, когда же к остаткам жертвы спускались остальные вороны или (даже в отсутствие воронов) белоголовый сип, волк отпугивал птиц. К середине дня птицы улетели. В Бадхызском заповеднике два уже насытившихся волка затащили остатки джейрана в густые густы теребенчука, несмотря на попытки восьми сипов и одного грифа отстоять свое право на них [В. Е. Божко, уст. сообщ.]. Растаскивание и запрятывание волками своей добычи, безусловно, направлено на ограждение нахлебничества животных-падальщиков. Аналогичные черты поведения, проявляющиеся у медведей, некоторых кунных и кошачьих имеют ту же адаптивную сущность [Матюшкин, 1974].

Четкая зависимость существования широкого круга птиц-падальщиков (да и не только птиц) от хищнической деятельности волка делает правомерным вопрос — насколько ухудшились бы условия их существования без волка? Очевидно, для большинства видов — факультативных нахлебников — отсутствие волка в биоценозе не будет заметным. Нет сомнений, что и без волка в хозяйственно освоенных ландшафтах вполне достаточно различных отходов человеческой деятельности. Другое дело — в малонарушенной человеком природе. Здесь отсутствие волка, безусловно, резко отрицательно сказалось бы на наиболее специализированных падальщиках (ворон, грифы и др.). К сожалению, фактов и конкретных наблюдений такого рода пока крайне мало. К тому же, существенную

роль в сокращении численности крупных хищных птиц играют и другие условия — деградация местообитаний, беспокойство человеком и т. п.

Более определенно можно говорить о серьезном влиянии на пернатых нахлебников некоторых способов добычи волков. Так, в период отлова волков капканами, поставленными у останков оленей в Кавказском заповеднике в 1974—1977 гг., наблюдалась и гибель хищных птиц: 2 беркутов, 1 орлана-белохвоста, 1 бородача, 1 черного грифа и 1 белоголового сипа [А. Н. Кудактин, личн. сообщ.]. В течение двух сезонов одним опытным капканщиком-волчатником в Боржомском заповеднике были попутно пойманы 4 беркута [Г. К. Бараташвили, личн. сообщ.]. О том, что беркут — обычный потребитель остатков трапез хищников в Сихотэ-Алинском заповеднике — сообщает Н. Н. Руковский [1984]. Еще более губительно влияет на численность птиц-комменсалов применение против волков отравленных приманок. Сказанное еще раз подтверждает необходимость использования при регулировании численности волка таких приемов, которые принесли бы минимальный ущерб животным-комменсалам.

Воздействие волка на домашних животных

Вред от волка животноводству бесспорен — живые и павшие домашние животные составляют существенную часть его рациона на большей части ареала. При увеличении числа волков ущерб от них домашним животным возрастает непропорционально. Возможно, это объясняется расселением хищников в густонаселенные районы при росте их численности и, наоборот, отбором специализирующихся на скоте особей при ее сокращении. Это обстоятельство, в частности, позволило в свое время В. П. Теплому предположить о существовании (образовании) в 50-х годах «лесных» популяций волка, основу питания которых составляли дикие копытные, а домашние животные служили им пищей крайне редко [Постников, Теплов, 1960]. Изменения численности волка в последнем столетии всегда были более резкими в европейской части СССР, поэтому именно здесь сильнее колебалась интенсивность его хищничества среди домашних животных, что и определяло резкие «перепады» в отношении человека к волку.

Следует заметить, что данные о вреде, наносимом волком животноводству, не всегда достаточно надежны из-за отсутствия специального учета. В ряде случаев они отрывочны (собирались с части территории или в отдельные годы), часто страдают субъективным подходом к оценке материала. Так, Н. Железнов [1978] установил, что в Магаданской обл. фактическая гибель домашних оленей от волка составляет от 8—12 до максимум 30% от числа отнесенных к затравленным хищниками животных. Особенно велики эти приписки для оленей и овец. Напротив, в годы невысокой численности волков сведения о фактах истребления волком домашних животных часто игнорировались. Таким образом, анализируя материалы о гибели домашних животных от волков, мы во всех случаях должны помнить о возможных ошибках и неточностях этих данных, воспринимая их как некую условную величину, свидетельствующую как о

фактическом положении, так и о господствующих в то или иное время тенденциях по отношению к объекту наших исследований.

Свидетельства хищничества волков, нападения их на скот и нанесенных убытков встречаются как в специальной, так и в мемуарной литературе, а также в ведомственных материалах уже с начала прошлого столетия, однако в большинстве случаев они относятся к конкретным местностям. Первый опыт «крупномасштабной» оценки вреда сельскому хозяйству от волка в европейской России предпринят во второй половине прошлого века В. Лазаревским [1876]. Им установлено, что в середине XIX в. в 45 губерниях волки уничтожали 179 тыс. крупного и 563 тыс. голов мелкого рогатого скота в год. Близкие показатели приводит В. Ардикуца [1973] для 70-х годов прошлого столетия на основе анализа архивных материалов за 1870—1887 гг. по 49 губерниям России.

Для конца прошлого столетия, так же как для дореволюционного времени XX в., данные о хищничестве волка отрывочны, что косвенно свидетельствует о существенном уменьшении вреда от этого хищника в период относительно невысокой его численности. Следующий пик вредоносной деятельности волка относится к 1920—1925 гг. В Российской Федерации, на Украине и в Узбекистане в 1924/25 гг. зарегистрировано 865 тыс. голов скота, погубленного хищниками. Среди зарезанных волками животных лошади (главным образом жеребята) составили 16%, крупный рогатый скот (телята) 18,1, овцы 52,6, козы 5,8, свиньи 7,2% [Дементьев, 1933]. Н. П. Наумов [1967] писал, что к 1928 г. потери были снижены развернувшейся борьбой с ним, но до 1941 г. держались в пределах нескольких сотен тысяч голов скота ежегодно, т. е. оставались достаточно высокими. Однако значительных заявлений по этому поводу в печати не было, в связи с чем можно заключить, что они были в общем незначительными по сравнению с другими причинами гибели скота (бескормица в период содержания, болезни и т. д.).

Следующий взрыв вредоносной деятельности хищника отмечен в годы Второй мировой войны и последующие годы. Однако обзорных статей, содержащих фактические данные, по этому периоду нет, да и разрозненных — сравнительно немного. По сведениям, собранным Д. Н. Даниловым [1945], например, в Бурятской АССР в 1944 г. было уничтожено волками более 5300 голов скота, в Пензенской обл. — 8700, в Куйбышевской — 4200. В 295 колхозах Воронежской обл., расположенных в окрестностях Усманского бора, в 1946—1949 гг., волки нанесли ущерб примерно в 760 тыс. руб. [Барабаш-Никифоров, 1957]. В Кировской обл. в 1946 г. волки уничтожили 1211 лошадей, 912 голов крупного рогатого скота, 3976 овец. В 1944 г. от хищника в Тамбовской обл. погибло 8,0 тыс. голов скота [Елисеев и др., 1973]. В Калининской обл. [Зворонос, 1978] с 1947 по 1952 г. волки уничтожили 7670 лошадей, 7892 гол. крупного рогатого скота, 50 383 овцы, козы и свиньи (не считая скота личного пользования). В одном только 1948 г. волки съедали за год столько лошадей, сколько имелось тягла в двух районах этой области. В 1955 г. в Алтайском крае хищники зарезали 1856 голов скота, в том числе 1526 овец [Собанский и др., 1976].

В 50-х годах вред от волков домашним животным постепенно уменьшался, а к началу 60-х годов практически сошел на нет. Во всяком случае, в 60-х годах в журнале «Охота и охотничье хозяйство» сообще-

ний о хищничестве волка было крайне мало. В 1968—1972 гг. в Архангельской обл. не зарегистрировано ни одного случая гибели скота от волков [Семенов, 1980]. В Смоленской обл., где в это время насчитывалось 180 волков, в 1970 г. ими уничтожено только 30 овец [Барнев, Никеров, 1979].

Наконец, последний подъем численности волка в 70-х годах вызвал очередную волну сообщений о его нападениях на скот. Так, только в двух совхозах на Алтае в 1971—1974 гг. волками зарезано 272 животных, преимущественно овец [Собанский и др., 1976]. В Краснодарском крае в 1975—1976 гг. от волка и других хищников (но главным образом от волка) погибло 220 голов крупного рогатого скота, 176 овец, 13 свиней [Кудактин, 1977]. В 1975 г. число съеденных волками в СССР домашних животных достигло 18 524, в том числе на Украине — 500, в Белоруссии — 1600 голов, тогда как в 1970 г. их было всего 9380 животных [Бибиков, 1977]. В 1974—1976 гг. в Казахстане волки уничтожили 2579 овец, 3058 лошадей, 2004 коровы, 24 верблюда [Жумадилов, Махмутов, 1979]. В 1977 г. волки в РСФСР, по данным Н. Елисеева и Д. Плотникова [1978], нанесли ущерб в размере 8—9 млн. руб., а в одной только Якутии — до 1,5 млн. руб., уничтожив в последней около 7 тыс. оленей и 1000 голов другого скота. По другим данным, в той же Якутии волки уничтожили в 1972—1978 гг., т. е. за семь лет, 6098 лошадей, 1038 крупного рогатого скота, 38 733 домашних оленей [Сухомиров и др., 1980].

Итоги ущерба от волков в некоторых республиках страны приводит А. Бородин [1979], который сообщает, что в 1977 г. в РСФСР хищники истребили 1 тыс. лошадей, 3 тыс. коров, 14 тыс. овец. В Белоруссии в те же годы потери составили 700 лошадей и крупного рогатого скота, 300 овец, 235 свиней. В. Владковский [1979] определил ущерб от волков в Белоруссии в 1977 г. в 400 тыс. руб. В целом же по стране в 1977 г. его оценили в 30 млн. руб. [Висящев, 1978; Гусев, 1981]. В целях установления действительной картины вредоносной для животноводства деятельности волка во второй половине 70-х годов собран материал о потрвах хищников в 40 областях европейской части РСФСР [Прилонский, 1978]. В 18 областях из этого числа упоминались десятки погубленных волком животных, в 19 областях — сотни и в трех (Пермской, Саратовской обл. и Удмуртской АССР) — больше тысячи. В сумме все сведения о гибели от волков домашних животных за 1976 г. составили 15026 голов (9503 овец, 1930 телят крупного рогатого скота, 3463 домашних северных оленей и около 2% пришлось на лошадей, коров, свиней, гусей и собак).

Рассматривая приведенные выше сведения о вреде волков животноводству в 1976 г. по европейской части страны, мы видим, что почти пятая доля ущерба приходится на оленеводство, тем более это характерно для Сибири, где оленеводство распространено значительно шире.

Относительная оценка вредоносной деятельности волка может быть дана путем сопоставления количества уничтоженных им домашних животных, приходящихся на единицу обследованной площади. Если принять этот показатель, рассчитанный по данным В. М. Лазаревского [1876], для середины прошлого века в европейской части России за 100%, то ущерб от волка в 20-х годах XX в. составляет 24%. Подобный расчет для 40—50-х годов сделать нельзя из-за недостатка данных, но к концу

60—началу 70-х годов после подавления послевоенной вспышки численности волка ущерб от хищника оказался значительно ниже, чем в 20—30-х годах. В связи с ослаблением борьбы с волками в 70-х годах численность их возросла, и они вновь стали приносить ощутимый урон скоту. Расчет данных, сообщенных А. Бородиным [1979], приводит к выводу, что по РСФСР ущерб от волков в 1976—1978 гг. составил 0,4% от того же показателя для середины XIX в., но тем не менее был достаточно заметен.

Важно сделать и еще один существенный вывод — ущерб от волков не пропорционален их численности. Это лишний раз подтверждает, что рост численности волка, прежде всего, вызывает увеличение гибели от него домашних животных. Иными словами, очевидно, в процессе регулирования численности можно достигнуть такой величины популяций волка, при которой ущерб от него будет сведен к допустимому минимуму.

Размножение и структура популяции

Размножение

Размножение волка изучено достаточно хорошо, однако его не рассматривали в сравнительно-географическом плане, а также в зависимости от плотности популяции и ее структуры; внимание уделено также описанию малоизвестных сторон репродукции волка и выявлению генеративных механизмов поддержания гомеостаза популяций хищника.

Становление половой зрелости. Половые циклы. Физиологической половой зрелости большинство самцов и самок достигают в конце второго года жизни.

Самцы. Микроскопические исследования гонад самцов из южных регионов страны (сборы Т. К. Бараташвили, В. П. Литвинова, А. Я. Бондарева), добытых в феврале — начале марта, т. е. в возрасте 22—23 месяцев, позволили установить, что большинство животных находились в предгонном и гонном состоянии. Извитые каналцы семенников увеличены и достигают диаметра 110—150 мкм, их герминативный эпителий 3—4-рядный, состоит из клеток Сертоли, сперматоцитов, сперматозоидов и сперматид; у некоторых в каналцах семенников и придатков есть единичные сперматозоиды: начальная стадия активного сперматогенеза [Данилов, Туманов, 1972].

В середине — конце марта большинство переярокв находились в состоянии гона. Семенники их сильно увеличены, в семенных каналцах идет процесс активного сперматогенеза, каналцы придатков заполнены зрелой спермой. Физиологическая готовность к размножению, по-видимому, реализуется в природе лишь при отсутствии матерых.

В неволе самцы 22—23-месячного возраста размножаются, по наблюдениям в зоопарке на юге нашей страны, успешное спаривание переярокв самцов со взрослыми самками, происходило в разных парах с 25 февраля по 25 марта. Беременность протекала нормально и заканчивалась рождением полноценного потомства. В Ленинградском зоопарке продуктивные спаривания переярка со взрослой волчицей происходили даже в конце декабря и январе [Данилов и др., 1979].

Вместе с тем в природе встречаются переярки, которые не достигают половой зрелости в данном возрасте — у таких животных даже к концу марта зародышевый эпителий развивается до сперматид, но дифференциации их не происходит, более того — наблюдается дегенерация части клеток.

Половая система прибылых самцов, добытых в конце зимы — начале весны, находится в состоянии покоя. Канальцы семенников 50—70 мкм, их эпителий одно-, редко двурядный, содержит клетки Сертоли и сперматогонии, среди последних встречаются крупные клетки — первичные сперматогонии. Лишь у отдельных зверей отмечается небольшое число сперматозоидов первого порядка, но образующих выраженного ряда и в большинстве дегенерирующих (пикноз ядра).

В середине — конце декабря, на юге, и в начале января, на севере, у волков начинается активный сперматогенез — развиваются сперматиды, превращаясь в зрелые спермии. Средний диаметр семенных каналцев достигает 220 мкм. Этот процесс продолжается в течение двух месяцев и завершается в конце апреля. Все это время самцы способны к продуктивному спариванию. По наблюдениям в неволе, самое позднее спаривание взрослого самца с молодой самкой отмечено с 5 по 10.IV; их потомство было нормальным.

Самки. У прибылых самок в конце февраля — апреле отсутствует заметная активизация функции половой сферы. Тело и рога матки тонкие, анемичные, кровеносные сосуды малого диаметра и немногочисленны, железистый слой развит слабо. Наиболее заметные изменения происходят в яичниках и выражаются в некотором увеличении числа растущих фолликулов, которые, впрочем, достигают лишь средних размеров (400—500 мкм), а затем атрезируют.

Изучение гениталий 246 американских волчиц в возрасте до года показало, что лишь у двух в апреле фолликулы достигли 3 мм в поперечнике; у взрослых же волчиц перед овуляцией фолликулы передко превышают 6 мм [Rausch, 1967]. В неволе лишь единичные прибылые самки приходят в течку; однажды это наблюдали в Московском зоопарке [Мантейфель, Ларин, 1949]. Также и в США 11-месячная самка пришла в течку 28.II, спаривалась и после 68-дневной беременности принесла двух щенков [Seal et al., 1979]. Там же, в Миннесоте, 10-месячная волчица спарилась 15.II с самцом того же возраста и 19.V родила одного щенка, погибшего в тот же день [Medjo, Mech, 1976]. Американские исследователи предполагают, что проявлению ранней половой активности способствует изоляция щенков от родителей и однопометников, т. е. отсутствие социальной конкуренции и субординации. Это предположение косвенно подтверждается ранним созреванием в неволе хищников из семейства куньих [Терповский, 1977].

У волчиц в возрасте 21—22 месяцев, впервые готовящихся к размножению, заметные изменения функциональной активности генеративных органов, фиксируемые гистологически, отмечаются на юге страны в конце января — начале февраля, а на севере — в конце февраля. Они выражаются в утолщении слизистой влагалища до 5—6 слоев клеток, в легкой гиперемии матки, в росте ее железистого слоя и начале секреции желез. В яичниках интенсивно развиваются фолликулы до 1,5 мм в поперечнике. Общее состояние гениталий в это время соответствует концу анаэструса — началу проэструса. У взрослых самок подобные изменения заметны уже месяцем раньше, крупнее у них и фолликулы (до 2,5 мм). Предтечковое состояние продолжается около двух недель. Соответственно на 2—4 недели позже молодые волчицы приходят в течку, а именно в середине — конце января на юге и в середине — конце февраля на севере. Теперь уже влагалищный эпителий насчитывает до 16 слоев клеток: верхние (4—6) слои сильно уплощены, ороговевшие, наблюдаются значительная их десквамация. Просвет матки звездообразен, эпителий ее высокоцилиндрический, железы хорошо развиты и секретируют, мышечные стенки утолщены и гиперемированы. В яичниках много фолликулов диаметром 3,5—5,0 мм, с расширенной полостью, четко обособленной яйцеклеткой в лучистом венце. Продолжительность течки 9—14 дней.

В неволе все волчицы-перярки размножались. Спаривание наблюдалось с 5.II по 10.IV. В природе они далеко не все участвуют в размножении, хотя и достигают половой зрелости. Состояние репродуктивной системы таких самок, добытых даже в начале — середине апреля, можно охарактеризовать как метэструс (послетечка). Влагалищный эпителий сокращен до 5—7-го слоев, ороговение верхних слоев незначительное. Гиперемия матки спадает, сокращается размер мышечных стенок, железистый слой еще хорошо развит. В яичниках средние и довольно крупные полостные фолликулы (до 2,5—3,0 мм), однако большинство их атрезируют. Овуляции и спаривания не было. Желтых тел нет.

Все исследованные взрослые самки в это время и значительно раньше — в начале — конце марта — были беременными. Эпителий влагалища их редуцировался до 3—5 слоев клеток, рогового слоя нет. Слизистая оболочка матки имеет сильно извилистый древоидный характер, идет инволюция эпителия. Маточные железы обильно секретируют, места имплантации зародышей в стенке рогов матки гиперемированы. В яичниках крупные развивающиеся желтые тела четко отграничены от окружающей ткани. Большинство полостных фолликулов атрезируют.

Более поздняя течка у молодых волчиц — адаптация вида, обеспечивающая большую вероятность покрытия молодой самки средневозрастным или молодым самцом (субдоминантом), не имеющим пары. Поздняя течка у самок-перярковок может компенсировать потери популяции волка,

вызванные интенсивным преследованием со стороны человека. Если в результате преследования семья теряет матерую самку, находящуюся в течке или в начале беременности, то ее место занимает самка — субдоминант из переярок; приходя в течку позже матерой, она образует пару с оставшимся волком-самцом. Если же семья лишается обоих матерых, их место занимают переярки, образующие пару. И в первом и во втором случаях воспроизводительный потенциал семьи практически не сокращается, а вновь сформировавшаяся семья сохраняет участок обитания.

Другой приспособительной особенностью размножения волка (или авторегуляторным популяционным механизмом), но обратного действия, т. е. ограничивающей прирост популяции, следует, вероятно, считать неучастие молодых, хотя и половозрелых, самок в размножении (яловость) при наличии в стае размножающейся матерой волчицы. Обычно это наблюдается при высокой плотности популяции и отсутствии свободных участков. К подобному же заключению пришли американские исследователи [Mech, 1970; Wolfe, Allen, 1973], а также Зимен [Zimen, 1976a, b], изучавший волков в вольере Баварского парка.

Резюмируя краткое описание сперматогенеза и эстрального цикла волка, следует отметить у самцов значительно большую продолжительность половой активности, чем у самок. Даже переярки, только достигшие половой зрелости, готовы к спариванию еще до начала течки взрослых волчиц, способность же самцов к продуктивному покрытию самок сохраняется до появления потомства. Это явление, характерное для всех млекопитающих, можно отнести к компенсаторным механизмам поддержания численности вида, так как в случае ее депрессии обеспечивается возможно полная репродуктивная потенция за счет участия в размножении большего числа самок.

Гон. Поведение во время гона. Гон у каждой пары волков продолжается около месяца и складывается из предгонного периода, примерно соответствующего предтечковому состоянию самки (около двух недель), и собственно гона, т. е. течки, к которой приурочено спаривание.

В Савранском лесу (УССР) с 5—13. I наблюдали за семьей (стаей) из двух самок и трех самцов. Все эти дни кровяных выделений на следах самок не было. Однако матерый отгонял обоих молодых самцов, когда группа шла на лежку, на молодую самку внимания не обращал. Самки шли впереди, а матерый оставлял урину и другие запаховые метки, а также делал «погребы». Молодые самцы ложились поодиночке в разных кварталах леса, остальные вместе. Вечером стая соединялась для совместной охоты. По-видимому, именно в это время начинается распад семьи [Гурский, 1978]. Во втором периоде появляются кровяные выделения у самки при мочеиспускании и в местах ее сидок. В это время звери особенно беспокойны. Матерый отгоняет всех сородичей, стая распадается, а пара старается уединиться, хотя некоторое время молодые волки еще следуют за ними. На остановке молодежь пытается приблизиться к паре, но получает отпор и постепенно смиряется. Первыми уходят и разбредаются прибылые и самки переярки. Самцы переярки более настойчиво преследуют самку.

На участке обитания семьи, когда волчица в течке, заходят (допускаются) все половозрелые холостые самцы со смежных территорий. Попав на след волчицы в течке, они идут по нему и рано или поздно достигают пары. При троплении волков приходилось часто встречать лежки или места игр, оставленных парой при приближении других самцов. Таким образом формируется гонная стая. Она почти непрерывно движется по участку обитания. Характерной чертой гонной стаи является отсутствие в ней других самок, кроме волчицы в течке. Число самцов может быть различным и зависит от числа самцов-перярок в семье, одиночных половозрелых зверей и перярок на соседних территориях, а также от того, насколько большой путь проделала стая. В среднем в гонной стае бывает 3—4 самца, однако известны стаи по 10—12 и даже 21 волку [Данилов и др., 1979]. Вероятно, последние представляют собой не что иное, как временно объединившиеся две—три гонные стаи.

Чрезвычайно интересным был состав одной стаи, зарегистрированной в период гона в Пудожском районе Карелии; все волки добыты с 14.II по 8.III 1981 г. Стая состояла из матерой самки, 2 взрослых самцов, 2 самок-перярок и 3 самок прибивших. До гибели матерой самки стая держалась вместе, лишь один более старый крупный волк с середины февраля, т. е. наступления течки у матерой самки, держался поодаль. Оба самца были сильно покусаны, по-видимому, произошло перераспределение социально-иерархического положения. 14.II была добыта первая самка-перярок, находившаяся в предтечке, 21.II — альфа-самка в начальной стадии беременности; добытая последней самка-перярок также оказалась беременной. Таким образом, в одной стае три самки приходили в течку, а две из них спаривались и готовились принести потомство.

Нечто подобное отмечалось и в других частях ареала. Поскольку такой состав стай не типичен для волка и случаи эти в целом не столь часты, приводим их описание. По свидетельству В. П. Макридина [1978], на Таймыре в группе из трех зверей один был самец, а две самки в течке. А. Я. Бондарев и Г. П. Собанский [глава 8], описывая состав стай волков на Алтае, отмечают, что 15.III 1978 г. из стаи в 9 волков было добыто 8 зверей — 3 самца и 5 самок, в том числе две беременные и одна в течке (рис. 144). А. К. Федосенко и соавторы (глава 8), не приводя, к сожалению, конкретных данных, сообщают, что в Казахстане в период гона и позже встречается иногда стая, состоящая из одного или нескольких взрослых самцов и нескольких беременных самок. Вероятно, такое поведение животных адаптивно и имеет тенденцию распространения в условиях нарушенных популяций хищника.

По наблюдениям И. Г. Гурского [1978], гонная стая движется днем и ночью, делая короткие остановки на лесных полянах или у кромки леса. Такие места хорошо отличимы по сидкам самки и оставленным ею выделениям, набродам, погребам самцов. Иногда от брачной стаи остаются одиночки или распадается вся стая (обычно при преследовании человеком), но чаще многие километры звери идут вместе. При встрече с одиночными самками, не находящимися в течке, звери из стаи обноживают ее, происходит непродолжительное знакомство. Самка к брачной стае не присоединяется, равно как и самцы из стаи не идут за ней. При встрече двух гонных групп звери останавливаются, временно смешиваются — является большое число мочевых точек, погребов, затем стаи расходятся. Происходит ли перегруппировка зверей, не установлено.

Стаю ведет волчица, за ней следует матерый, а потом остальные самцы. Во время гона обычный порядок следования волков по тропе нарушается, звери делают

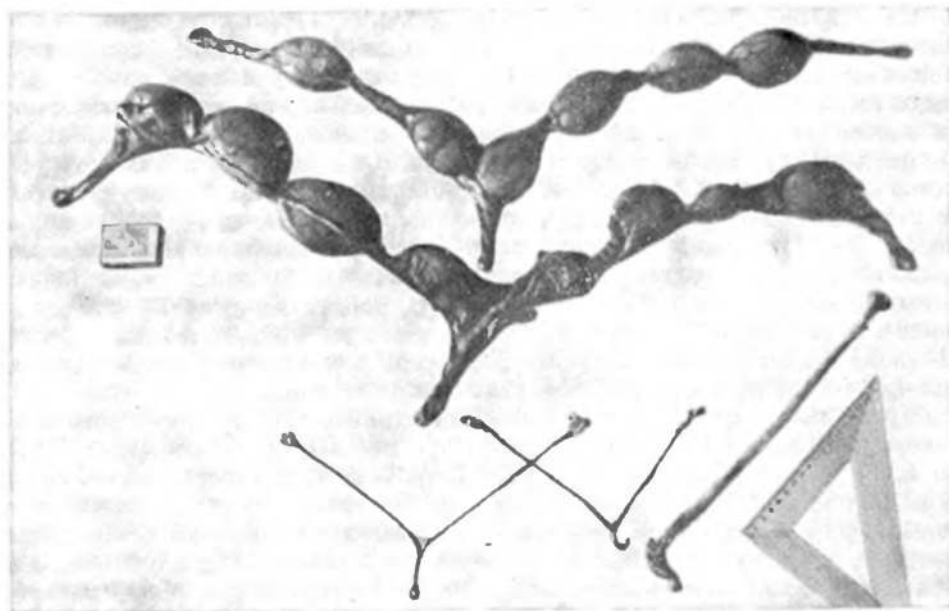


Рис. 144. Матки пяти волчиц, добытых из одной стаи (15.III 1978 г., Алтайский край)

Фото А. Я. Бондарева

много беспорядочных забегов сбоку, стараясь приблизиться к самке. Несмотря на упорное преследование, пара каким-то образом неоднократно уединяется, тогда-то и происходит спаривание. Судя по наблюдениям при троплениях и в зоопарках, оно чаще случается в вечерние, ночные или утренние часы, где-нибудь на опушке леса, лесной поляне и подобных полуоткрытых местах, но не у лежек.

Двух-четырёхлетним волкам, образовавшим пару, в период гона свойственны игры. Такие звери, уединившись, нередко бегают друг за другом, припадают на передние лапы, прижимаясь головой и грудью к поверхности; в этой позе они вытягивают хвост и бьют им по снегу, оставляя отчетливые отпечатки. Встречаясь друг с другом во время игровых прыжков, волки становятся на задние лапы, упираясь передними в партнера. В таком положении они часто падают вместе на бок и снова начинают гоняться друг за другом. Наигравшись, звери идут на лежку. У более старых волков таких игр не наблюдали. Обычно самец спокойно трусит за самкой. Иногда на остановках, особенно когда самец оставляет ольфакторный знак, самка возвращается к нему и припадает на передние лапы перед его мордой, когда он делает погребы [Гурский, 1978].

По окончании гона пришедшие холостые самцы покидают участок матерых. Если в местной группировке у самки-цереярка к этому времени начинается первая течка, за ней устремляются холостые самцы как чужие, привлеченные на эту территорию во время гона матерой волчицы, так и ее однопометники. Некоторое время вновь сформировавшаяся гонная стая может находиться на родительском участке, однако вскоре звери перемещаются на соседние территории, а если они заняты, то уходит иногда довольно далеко.

Часть одиночек в брачный период покидает свои участки и в поисках пары преодолевают иной раз большое расстояние. В разгар гона одиночки часто воют

по почам, сидя на господствующих возвышениях, откуда их вой бывает слышен далеко. Подобная диффузия зверей имеет важное биологическое значение для расселения вида и поддержания гетерогенности его популяций.

Сроки гона значительно варьируют в зависимости от широты местности, фенологии сезонов года и продолжительности светового дня. Самое раннее его начало — в декабре — наблюдается на юге — Кавказ, юг Украины, южные области Казахстана, Средняя Азия ($44-48^\circ$ с. ш.). Несколько позже — в конце декабря — гон начинается в южных областях лесостепной и лесной зон европейской части СССР — Украина, Волгоградская, Воронежская, Брянская обл. ($48-54^\circ$ с. ш.). С продвижением на север, восток и в горы время гона сдвигается на более поздние сроки (рис. 145).

Таким образом, различия в сроках начала и протекания массового гона у волков нашей страны достигают почти трех месяцев. Продолжительность гона в пределах той или иной природной зоны в большей мере зависит от возрастной структуры популяции. При преобладании взрослых особей гон проходит дружно и в более ранние сроки; при значительной доле самок-перееярок он растягивается и сдвигается на более поздние сроки. Географические особенности заключаются и в некотором сокращении продолжительности гона на севере (тундры Ямала, Таймыра) и в аридных районах (юг Казахстана, Средняя Азия).

Беременность. Рождение волчат. Плодовитость и детская смертность. Беременность волчиц, судя по многочисленным наблюдениям в зоопарках и при содержании в вольерах, продолжается 62–65 дней. Сроки рождения волчат растянуты, как и сроки течки. Взрослые волчицы щенятся раньше впервые размножающихся. По длительным наблюдениям в разных зоопарках нашей страны у большинства самок первая течка, спаривание и рождение щенков бывают на две недели позже, чем последующие, а ближе к концу жизни вновь смещаются на более поздние сроки, как и в первый год размножения. Возможно, это также имеет приспособительное значение, так как обеспечивает появление потомства у молодых, менее опытных родителей в более кормное время.

Время рождения молодых в большей мере зависит от климатических условий местности. Известны, однако, как очень ранние, так и поздние щенения. По наблюдениям И. Г. Гурского, самое раннее обнаружение уже месячных волчат в логове датируется январем. Подобные же отклонения наблюдались и в других местах: в окрестностях Киева недельных волчат нашли 3 января [Корнеев, 1950]; в Краснодарском крае (устн. сообщ. А. Н. Кудактина) логово с 5–7-дневными волчатами обнаружили в начале января. Запоздалые щенения молодых самок приходится на конец мая — начало июня [Афанасьев и др., 1953; Наумов, 1967; Данилов и др., 1979], а самый поздний выводок обнаружен в Волынской обл. в июле [Корнеев, 1950].

Анализ большого, но весьма неоднородного материала по плодовитости волка (рис. 151, табл. 55), позволяет заключить, что средний размер выводка близок к шести щенкам. Мало- и многоплодные волчицы (до 17 щенков — Бибилов, 1980) встречаются редко. Наблюдения в

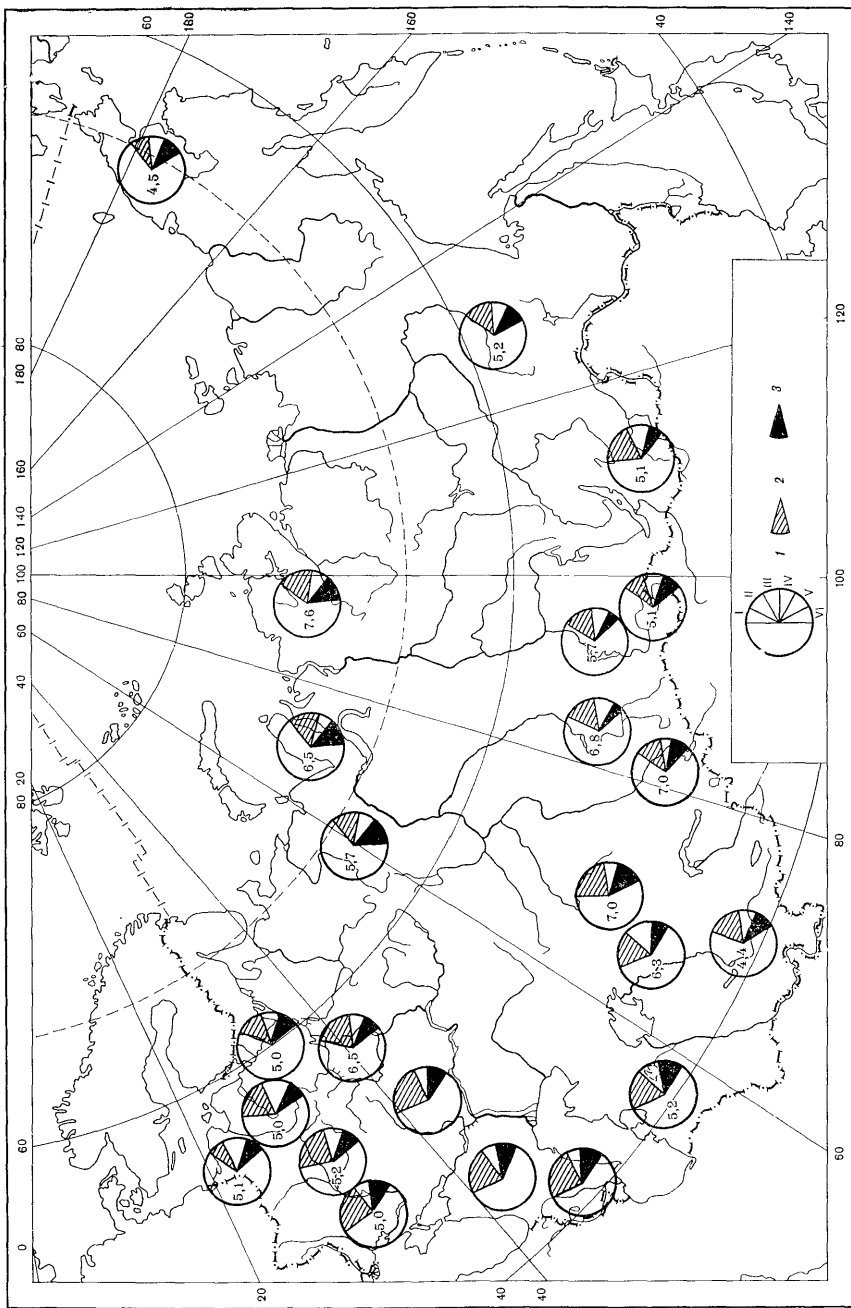


Рис. 145. Сроки размножения овец в СССР

1 — месяцы; 2 — гон; 3 — щенение; Пифры — величина выюдка

Т а б л и ц а 55. Плодовитость волка в СССР по регионам

Число щенков в выводке	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	В среднем	Автор
	Северо-Запад СССР	2	3	4	10	11	14	10	5	1	—	—	—		
Литва	1	1	4	5	7	5	4	1	2	—	—	—	—	5,4	Прусайте [устн. сообщ.]
Белоруссия	5	3	4	10	14	13	6	7	—	1	—	1	—	5,2	Сержанин [1953]
Брянская обл.	—	—	1	—	3	4	12	4	3	3	—	1	1	7,7	Ваголин [1979]
Украина и Молдавия	—	8	16	25	36	20	14	4	1	3	1	1	—	5,0	Гурский [1978]
Новосибирская обл.	—	9	20	19	31	35	33	30	32	33	9	4	—	6,8	Козлов [1966]
Красноярский край	—	8	7	28	18	33	29	20	2	2	—	—	—	5,7	Козлов [1966]
Казахстан	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Афанасьев и др. [1963]
север и центр	—	2	3	5	8	6	9	5	6	2	5	2	1	7,0	Афанасьев и др. [1963]
юг	—	—	—	2	2	3	3	—	2	—	—	—	—	6,3	Варшавский [устн. сообщ.]
Приаралье	—	—	3	6	8	10	12	4	1	—	—	—	—	5,9	Варшавский [устн. сообщ.]
Гиргизия	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Вырыпаев [глава 8]
Алтай	—	1	9	12	14	4	4	—	—	—	—	—	—	4,4	Вырыпаев [глава 8]
равнина и предгорья	—	1	3	12	16	23	25	22	15	9	6	1	1	7,0	Бондарев [устн. сообщ.]
горный	—	—	2	2	11	6	5	2	1	1	—	—	—	5,8	Тог же
Тува	—	3	5	2	4	8	5	—	—	—	1	—	—	5,4	Смирнов, Шурыгин [глава 8]
Дальний Восток (юг)	1	2	5	15	22	13	8	6	2	1	1	—	—	5,4	Кучеренко [глава 8]
Всего выводков	9	41	92	153	205	197	179	110	68	45	23	10	3	5,9	

зоопарках, а также за отдельными известными волчицами в природе (у одних и тех же самок ежегодно изымали щенков в логове), обнаруживая некоторую зависимость плодовитости от возраста самки. Первые 1—2 выводка обычно меньше, чем последующие. Плодовитость американских волков, рассчитанная по числу эмбрионов, составляет у двухлетних волчиц 5,3, у взрослых — 6,5 [Rausch, 1967]. Подобная же тенденция увеличения плодовитости с возрастом отмечена в неволе: у двухлетки 3,3 (2—5), у более старой — 4,8 (2—10) щенков [Lentfer, Sanders, 1973]. К старости плодовитость вновь снижается, но до старости доживают немногие звери. Так, Э. Шмит [1973] сообщает, что, начиная с первого года размножения и в последующие 8 лет, у одной волчицы из логова взяли: 5, 7, 9, 10, 11, 12, 12, 10 и 8 волчат. Затем она ползала в кашкап. Автор считает, что она могла бы принести еще 1—2 выводка.

Продолжительность половой потенции самок, зарегистрированная в неволе, не превышает 10—11 лет. Хотя течка и спаривание у более старых зверей имеют место, последнее часто непродуктивно из-за стерильности самок, так как самцы в известных парах, где волчицы перестали размножаться, были значительно моложе [Гурский, 1978]. По данным зоопарка на Аляске у самцов способность к размножению сохраняется не менее чем до 9 лет, у самок до 7, изредка 9 лет [Lentfer, Sanders, 1973].

Прослеживается некоторая связь увеличения среднего числа щенков в выводке с интенсивностью истребления волков, т. е. зависимость плодовитости от плотности, что можно считать проявлением еще одного компенсаторного механизма авторегуляции в популяции при сокращении ее численности. Относительно высокая плодовитость волка отмечается в Северном Казахстане, Новосибирской, Брянской и некоторых других областях, где волков особенно сильно преследуют (табл. 55),

Вместе с тем существует несомненная зависимость плодовитости от условий существования вида и, в первую очередь, от обеспеченности кормом. Вычленить главный фактор подчас затруднительно. Отмечаются довольно существенные различия плодовитости волка даже в пределах регионов, отличающихся разнообразием и обилием жертв хищника. Так в Туркмении при средней плодовитости волка равной 5,2 щенка на северо-западе и в горных районах величина выводка составляет в среднем 6 волчат, а в пустыне на юге всего 2,8 щенка на самку [Ишадов, 1979]. В Казахстане эти различия не столь велики; на севере и в центральной части республики плодовитость волка в среднем на 1,4 щенка выше, чем на юге в горах [Федосенко и др., глава 8]. Нечто подобное прослеживается и на Алтае, где в равнинной части и предгорьях средняя плодовитость, рассчитанная за ряд лет, выше, чем в Горном Алтае, и составляет соответственно 7,0 и 5,3 щенков (табл. 55). Зависимость плодовитости волка от обеспеченности его пищей отмечают американские исследователи. Так, в Миннесоте при низкой численности белохвостого оленя средний размер выводка составлял всего 1,5 детеныша; в половине волчьих стай приплода не было вовсе [Mech, 1977].

Изменения плодовитости по годам в относительно стабильных усло-

виях сравнительно невелики. Число волчат в выводке за период с 1968 до 1979 г. колебалось от 6,2 до 7,6 экз. [Бондарев, устн. сообщ., $n=134$]; в Новосибирской обл.— 6,2—7,3; в Красноярском крае эти различия еще меньше — 5,3—6,1 щенка [Козлов, 1966]. Значительно больше размах колебаний в Якутии, где, по сообщению Ю. В. Лабутина и В. П. Вшивцева [глава 8], в сходные по условиям годы плодовитость волка от 4,6 в 1959 г. возросла до 6,5 в 1960 г., а затем вновь упала до 4,6 щенка на самку ($n=46$).

Соотношение полов у щенков в разных регионах нашей страны примерно одинаково и близко 1:1. На Украине [Гурский, 1978] в выводках несколько преобладают самцы (54,5%). То же отмечено в Новосибирской обл., Красноярском крае [Козлов, 1966] и в Туве [Смирнов, Шурыгин, глава 9] — 56, 55, 56% соответственно, а также на Северо-Западе СССР и в Литве [Данилов и др., 1979; Прусайте и др., глава 8]. В Воронежской обл. преобладали самки [57,2%, Мертц, 1953]. Однако статистическая вероятность различий, рассчитанная по χ -квадрат, недостаточна и составляет во всех случаях менее 0,80.

Анализ многолетнего материала, собранного А. Я. Бондаревым [устн. сообщ.], показал довольно существенное отклонение в соотношении полов в выводках по годам. Так, в равнинных и предгорных районах Алтая в конце 60-х годов заметно преобладали самцы (58,1%), в середине 70-х годов их доля снизилась до 44,2%, но затем, в конце десятилетия, вновь возросла, хотя и не столь значительно (52,1%). Вместе с тем в Горном Алтае, где волков значительно меньше, чем на равнине и в предгорьях, все эти годы в выводках устойчиво преобладали самки (58,3%).

На Аляске среди волчат самцы по годам либо преобладали (57%, $n=550$), либо составляли равную с самками долю [Rausch, 1967]. На северо-востоке Миннесоты, где численность волка значительна, доля самцов среди молодых была 66%. В других районах штата, при невысокой плотности хищника, соотношение полов в выводках было или одинаковым, или преобладали самки [Mesh, 1975].

Примечательно, что среди волчат, родившихся в неволе, по материалам И. Г. Гурского (40 выводков, в них 205 щенков), значительно преобладают самцы — 60% ($P>0,99$). Подобное же явление отметил и Мур [1975]. Очевидно, в лучших условиях и при обилии волков, адаптивной реакцией популяции является производство непродуктивных особей, которые способствуют сдерживанию роста численности и, напротив, при интенсивном уничтожении хищников, нарушенной территориальной и иерархической структуре поселения популяция «стремится компенсировать» свои потери, заполнит свободные территории, в результате чего в потомстве и возрастает доля самок.

Эмбриональная смертность у волка невелика. На Алтае она составляет всего 5% [Бондарев, устн. сообщ.], в более суровых условиях Северного Приаралья достигает 13% [Варшавский, устн. сообщ.]. Детская смертность значительно выше. В течение первого месяца жизни в логовищах на Алтае она колеблется от 3,9 до 17,9% (в среднем 11%), в высокогорье она еще больше — 16% [Бондарев, Собанский, глава 8]. К началу зимы обший отход волчат составляет в разных регионах нашей страны от 30 до 60%. Смертность молодых остается высокой в течение всего первого года жизни. Если исходить из того, что в средней волчьей семье, помимо матерых, бывает 1—3 переряка, то расчетная гибель прирбылых будет составлять 50—70% от числа новорожденных. Из 6—7 родившихся щенков половой зрелости достигают только 1—2, редко 3 зверя, т. е. гибель молодых в течение двух лет жизни составляет 60—80% [Афанасьев и др., 1953; Мертц, 1953]. В Кавказском заповеднике до двухлетнего возраста доживает 30—50% щенков (табл. 56).

Таблица 56. Изменение возрастного состава (в %) волчьих семей в Кавказском заповеднике [Кудактин, 1981]

Возрастные группы	Годы наблюдений								
	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
Всего зверей	147	96	110	98	93	82	80	76	90
прибылые	50,1	54,2	47,3	55,1	51,6	47,5	58,5	58,9	52,2
перяярки	21,8	13,5	24,5	16,3	18,3	23,3	13,5	14,8	15,6
матерые	28,1	32,3	28,2	28,6	30,1	29,3	26,0	26,3	32,2

Чаще всего прибылые погибают от недостатка пищи. Низкую упитанность и плохое физическое состояние волчат в больших выводках отмечали в Красноярском крае [Козлов, 1955] и Казахстане [Афанасьев и др., 1953]. Два случая гибели щенков от истощения зарегистрированы в Кавказском заповеднике. В одном из шести волчат только три дожили до осени, а три других в разное время были найдены мертвыми у логова. Другой раз нашли шесть мертвых полуторамесячных щенков в крайней степени истощения. Матерые в обеих семьях были живы, и на следующий год выгормили нормальное потомство.

Смертность волчат на Аляске до годовалого возраста, рассчитанная на большом материале, составляет 60% [Rausch, 1967]. Изучая волков с помощью радиослежения и повторных отловов в Мишнесоте, Баленберг и соавторы [Ballenberghe et al., 1975] установили, что до 6 месяцев доживает 44% молодых.

Высокая смертность молодых свойственна многим контролируемым и неконтролируемым популяциям. В Кавказском заповеднике среди волков, добытых за ряд лет, прибылых было 11,6, перяярков — 57,6%. В Непецком автономном округе, при отстреле с самолета, молодых оказалось 28,1%, а в районе Салехарда — более половины всех добытых зверей [Макридин, 1962]. В Литве среди истребленных хищников прибылые составляли 39,1, в Брянской обл. — 43,1%. В Беловежской пуще прибылых и перяярков было 26% [Гаврин, Донауров, 1954]. По данным Рауна [Rausch, 1967], на Аляске среди 4150 волков, добытых в 1959—1966 гг., доля прибылых колебалась от 37 до 48%. В провинции Онтарио прибылые составляли 35% [Pimlott, 1967].

Промысел ведет к резкому омоложению популяции, изменению ее экологической структуры и вовлечению в воспроизводство молодых животных. Степень преследования обуславливает лабильность полового и возрастного состава и темп воспроизводства популяции. Так, в Национальном парке Вуд-Баффало (Канада) до начала преследования прибылые составляли 20% популяции; с началом регулирования численности хищника доля этой возрастной группы возросла до 35, а затем до 55%. Сходное увеличение доли прибылых с 13 до 74% отмечено и в районе Большого Невольничьего озера [Mesh, 1970]. Омоложение популяции

волков Таймыра после интенсивного их преследования проследил В. П. Макридис [1969]. Вместе с тем на Западном Кавказе, где интенсивность преследования волка невелика, соотношение возрастных групп оставалось стабильным.

Анализ этих данных показывает, что истребление даже значительного числа прибылых не приводит к заметному изменению численности волка до тех пор, пока не будет затронуто ядро популяции, обеспечивающее ее прирост.

Возрастная структура и соотношение полов

Для анализа взято около 1500 черепов волка из музеев и частных коллекций. Выражаем благодарность всем лицам, предоставившим нам свои сборы (табл. 59). Для определения возрастной структуры использовалось 1297 зверей, добытых с сентября по апрель, так как летом молодняк добывается в непропорционально большом количестве, что подтверждается и нашими данными: летом приходилось по 2,08, а зимой — по 1,16 прибылых на одного взрослого. Для анализа соотношения полов использованы 1180 данных, так как для части волков в коллекциях пол не был указан.

Возраст волков определяли в два этапа. По относительной ширине канала верхнего клыка надежно выделяются прибылые [Смирнов, 1960], а возраст старших определяли по методике Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейнберга [1967]. В сомнительных случаях вспомогательным признаком служила ширина канала, позволяющая отличить младших, средневозрастных и старых волков.

При анализе возрастной структуры весь материал разбит на группы по регионам. Ниже приведена возрастная структура по десятилетиям (табл. 57) и регионам (табл. 59). Она, как будет показано ниже, не идентична структуре популяции. При коллекционировании небольших серий или одиночных черепов возможен отбор «наилучшего» с точки зрения коллекционера, т. е. наиболее крупного, черепа. В частности, это отразилось на соотношении полов. Мы выбрали годы, когда из лесной, степной и пустынной зон поступало не более трех черепов. Соотношение самцов и самок среди них оказалось 1,43:1 ($n=90$). При массовых же сборах соотношение оказалось в пределах от 0,9:1 до 1,11:1, очевидно, из-за отсутствия возможности отбора. Однако и в массовых сборах также проявляется избирательная добыча, например прибылых [Смирнов, Корытин, 1979], поэтому возрастную структуру нужно корректировать.

Возрастной состав популяции формируется под воздействием рождаемости и смертности. Если численность популяции стабильна из года в год, то рождаемость ежегодно или в среднем равна смертности. От каждой пары волков к концу их жизни остается тоже пара размножающихся. Средняя плодовитость волка на территории СССР — пять или немногим больше пяти щенков. Волчица за всю свою жизнь средней продолжительности (4,16 года) участвует в трех сезонах размножения и приносит около 15 щенков. Очевидно, 87% приплода должно погибнуть до достижения половой зрелости. Разумеется, гибель может распределяться по годам неравномерно (чередование периодов роста численности с периодами ее снижения); продолжительность жизни тоже может периодически увеличиваться (до 5,3) и уменьшаться (до 3,6 года), изменяя выход молодняка на волчицу и тем самым внося изменения в ход численности.

Гибель волчат в раннем возрасте может доходить до очень больших величин. Так, в Хоперском заповеднике [Казневский, 1979] с 1968 по 1977 г. уничтожено 92 выводка и только шесть взрослых волков. На Украине в отдельные годы унич-

тожалось щенками на логовах в 3—5 раз больше, чем добывалось прибылыми за осенне-зимний период. За 1949—1977 гг. всего уничтожено неполовозрелыми (щенки, прибылые, переряки) 24 900, а взрослыми (2+ и старше) только 7260 волков, по 6,84 неполовозрелых на пару половозрелых. Следовательно, сколь бы интенсивно ни добывались взрослые, молодые волки истребляются интенсивнее.

В качестве исходной гипотезы формирования возрастной структуры можно приять, что убывание каждой отдельно взятой генерации в течение ее жизни, как и убывание численностей возрастных групп, идет в геометрической прогрессии (равная вероятность гибели любого волка независимо от возраста):

$$N_t = N_0 B^t, \quad (1)$$

т. е. численность возрастной группы или генерации в любой год t равна численности ее в предыдущем году, умноженной на общий для всех возрастных групп показатель выживаемости B . Если бы эта гипотеза реализовалась для всех возрастов, то для анализа возрастной структуры было бы достаточно определить отношение численности одной возрастной группы к численности предыдущей. Однако избирательная добыча молодых приводит к тому, что в промысловой пробе они окажутся более многочисленными, чем в популяции. Известно, что материцы волки чаще, чем прибылые, уходят из оклада, проявляют больше осторожности по отношению к капканам и петлям, избегают отравленных приманок, и даже от преследования с воздуха спасаются чаще.

Все это приводит к тому, что в ходе зимнего истребления изменяется не только численность (снижение ее естественно), но и возрастной состав. Ежемесячно, еженедельно вместе с добытыми взрослыми уничтожается избыточная доля прибылых, а среди сохранившихся она с каждым разом уменьшается. Чем интенсивнее добыча, тем меньшей оказывается доля прибылых в сохраняющейся части популяции.

Рассмотрим конкретный пример. Имеется 751 волк с точно указанным временем добычи. Среди них оказалось 343 прибылых, 133 переряка и 275 взрослых. Имеется по 2,5 прибылых на каждую пару взрослых — это не кажется избыточным. Однако, поделив прибылых на переряков и взрослых, получаем 0,84, а поделив переряков на взрослых — 0,48. Второе число получено по тем же животным, что и первое, только по истечении одного года их жизни (прибылые стали переряками, переряки — взрослыми). Уменьшение в 1,75 раза доли прибылых за время, пока они стали переряками, указывает на очень интенсивное изъятие их. Это интенсивное изъятие происходит только в зимние месяцы. В ноябре—декабре на каждого старшего волка добывалось по 1,26 прибылых, в январе — 1,17, в феврале — 0,67 и в марте—апреле — 0,47. Последнее число совершенно совпадает с числом переряков, добываемых в расчете на одного матерого (0,48), т. е. весной годовалые добываются в такой же пропорции, в какой переряки в течение всей зимы. Закономерное уменьшение доли прибылых в течение зимы свидетельствует о их избыточной добыче.

Представим себе, что охота на волка велась бы вдвое интенсивнее. В таком случае по 0,47 прибылых добывалось бы не весной, а в середине зимы. К весне их доля в добыче оказалась бы еще меньше. Так, в Саратовской обл. в 1950 г. черепа волков коллекционировали, начиная с января, когда доля прибылых составила 0,7, а в марте снизилась до 0,07 (2 годовалых на 27 взрослых), т. е. по меньшей мере в 4,6 раза. Убывание от прибылых к перерякам, с 343 до 133, создает представление, что до возраста переряков доживает только 38,7% от имевшегося числа прибылых. Для правильного представления об убывании прибылых за время становления их переряками можно воспользоваться следующей формулой [Смирнов и др, 1981]:

$$\tilde{B}_i = \frac{E_i}{\bar{B}_i + 1 - B_{i+1}}, \quad (2)$$

где \bar{B}_i — выживаемость, интересующей нас возрастной группы, полученная по промысловой пробе, B_i — истинная выживаемость этой группы, B_{i+1} — истинная выживаемость возрастной группы, старшей на год.

Для проведения этих вычислений нужно знать истинную выживаемость старшей возрастной группы. Заметим, что различия между B и \bar{B} возникают при избирательной добыче. Если же величина B в нескольких возрастных группах одинакова, в пределах этих возрастов избирательности нет, и $\bar{B}=B$. Судя по всем 1297 данным, имеющимся в нашем распоряжении, в возрасте от 2+ до 7+ убывание идет неотличимо от геометрической прогрессии с показателем выживаемости 0,74. Значит в этом интервале возрастов все волки имеют примерно равные шансы погибнуть. С восьми лет и старше возрастные группы убывают значительно быстрее. Но звери этого возраста в пробах редки (3%), поэтому в динамике численности не играют существенной роли. В отличие от них прибылые и переярки — самые многочисленнее возрастные группы. Они, спустя год-два, пополняют популяционное ядро, компенсируя изъятие матерых.

Для оценки изменений возрастной структуры волка в разные периоды и по регионам использованы следующие показатели.

1) Отношение числа прибылых к числу взрослых. Группа переярков опущена. Полученная величина отражает число потомков, приходящееся на одного родителя в первую зиму их жизни. Естественно, она меньше плодовитости, поскольку часть щенков уже погибла.

2) Отношение числа переярков к числу волков возраста 3+ и старше. Это — то же самое соотношение родителей и потомков, но взятое спустя год после первого. Различие между этими двумя показателями — результат избирательности изъятия прибылых зимой.

3) Средний возраст взрослых волков всех возрастов.

4) Выживаемость волков за год в интервале возрастов от 2+ до 7+.

По поводу последних двух показателей нужно сказать следующее. Даже в объединенных за ряд лет многочисленных выборках отношение численности одной возрастной группы к предыдущей (B) колеблется по случайным причинам. Особенно заметно это в малочисленных пробах, где взрослых так мало, что требуется сглаживать случайные колебания, выравнивая возрастной ряд методом наименьших квадратов. Отыскивается такая убывающая геометрическая прогрессия, которая наиболее соответствует фактическому числу животных в шести возрастных группах. Мера наилучшего соответствия — χ -квадрат, стремящийся к минимуму при искомом значении средней выживаемости для возрастного интервала от 2+ до 7+.

Средний возраст матерых изменяется сходно с показателем выживаемости. Однако связь между ними — не прямолинейная. К тому же здесь включаются и животные старше 8 лет. По выживаемости можно оценить интенсивность истребления, а по среднему возрасту — потенциальное пополнение популяции молодняком. Так, в 1955—1960 гг. средний возраст взрослых составлял 5 лет, а в 1967—1979 гг. — 3,5 года. Ясно, что суммарный приплод у самок в эти периоды сильно отличался. Для анализа каждого года исследуемого периода материала недостаточно. Анализируя изменения возрастной структуры во времени, мы использовали скользящие пятилетние суммы: к сборам каждого года прибавляли сборы двух предыдущих и двух последующих лет. Полученная средняя отнесена к центральному году, хотя она, строго говоря, характеризует целое пятилетие (рис. 146).

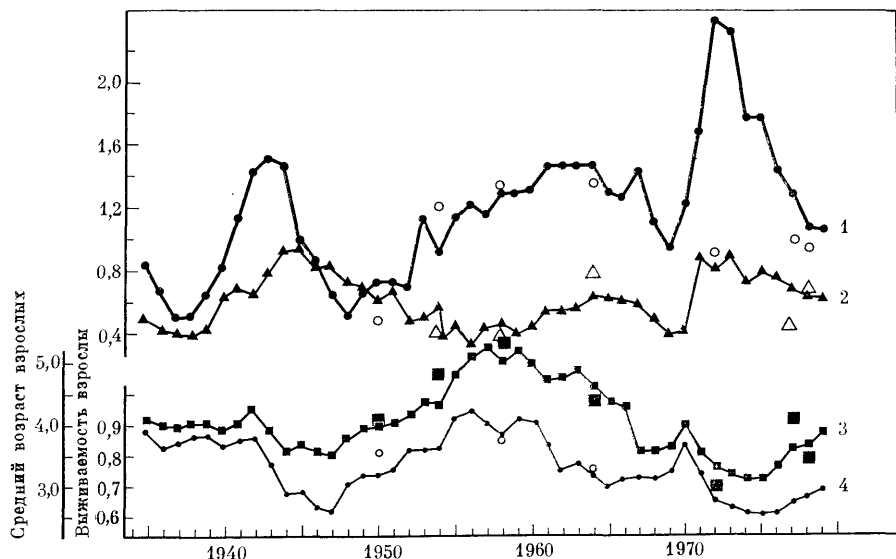


Рис. 146. Динамика возрастных характеристик волка по данным за 1935—1979 гг.

1 — число прибывших на одного взрослого 2+ и старше; 2 — число переярок на одного взрослого 3+ и старше; 3 — средний возраст взрослых; 4 — показатель выживаемости для возрастов от 2+ до 7+; знаки вне кривых: 1950 г. — Саратовская обл.; 1954, 1958 и 1964 гг. — Центральный Казахстан; 1972 и 1978 гг. — Кировская область; 1977 г. — Алтайский край

Нужно отметить, что изменение возрастной структуры может оказаться не только результатом интенсивности изъятия, но и любого изменения общей численности. Так, на фазе роста численности каждая следующая генерация более обильна, поэтому чем старше возрастная группа, тем она малочисленнее, но не в результате интенсивной гибели, а из-за малочисленности ее при рождении [Коли, 1979]. Средний возраст и выживаемость окажутся заниженными. Например, с 1951 по 1965 г., судя по уменьшению добычи, численность волка в стране сократилась в 6 раз. Это соответствует снижению в среднем в 1,13 раза ежегодно. Выживаемость популяционного ядра была самой высокой и составила в среднем 0,89. Чтобы внести поправку на бесспорный факт снижения численности волка, разделим эту величину на 1,13. Полученная выживаемость (0,79) лишь немного превышает таковую для следующего десятилетия (0,73). Если, судя по добыче волка, и в это десятилетие его численность продолжала сокращаться, то и этот показатель выживаемости следовало бы уменьшить. Таким образом, различия в показателе выживаемости в эти два периода сохраняются. Они несут информационную нагрузку, независимо от того, что в них, строго говоря, следует внести уточнение, разделив их на темп снижения численности.

Период с 1942 по 1947 г. отличается резким снижением выживаемости до 0,66. С учетом интенсивного роста численности волка здесь нужна

поправка уже с обратным знаком. Создается впечатление, что кривая изменений выживаемости на рис. 146 более отражает динамику общей численности, нежели собственно выживаемости. Очевидно, этот показатель будет соответствовать своему названию при стабильной (высокой или низкой) численности. Во всяком случае, он оказывается полезным при интерпретации возрастной структуры волка и ее анализе.

Изменения возрастной структуры во времени. В табл. 57 представлено распределение возрастной структуры волков по десятилетиям исследуемого периода. Суммарно прибылые составили 44,8, а переярки — 16,8%. По соотношению двух смежных возрастных групп вычислена выживаемость B . Последняя графа таблицы представляет выровненный ряд добытых матерых волков и приходившееся на них истинное число прибылых и переярков. Выравнивание приведено с соблюдением следующих условий. Число животных возраста $2+$ — $7+$ равно 458; задан такой показатель прогрессии, при котором сумма квадратов отклонений от фактических численностей в шести возрастных группах минимальна.

При показателе прогрессии 0,74 χ -квадрат равен 1,6 (гипотеза о геометрической прогрессии подтверждается с вероятностью 0,9). Старшие возрастные группы выравниваются при $B=0,57$; вдвое более низком, чем в популяционном ядре. Для прибылых и переярков численности найдены по величинам B_0 и B_1 (0,56 и 0,707), вычисленным по формуле (2). Судя по этим вычислениям, прибылые добываются в 1,92 раза чаще матерых, а переярки — в 1,15 раза.

Средний возраст матерых — 4,16 года, т. е. каждая пара размножающихся, даже без учета прохолостания самок, может дать за свою жизнь немногим больше трех приплодов. Пополнение популяционного ядра за счет переярков ежегодно составляет 0,56 на каждого выжившего к этому времени родителя. Но за два года жизни пополнения число родителей тоже дважды уменьшалось в 0,74 раза, и от первоначального числа составляет 54,76%. Поэтому от одной размножавшейся тогда особи в размножение вступит 0,305, а от 3,16 пометов — 0,96 особей. Таким образом, получается, что, прожив жизнь, пара волков оставит после себя потомство, недостаточное для обеспечения прежней численности. При этом следует учесть, что сбор черепов, а следовательно, и оценка возрастной структуры пришлось в большей мере на годы с интенсивным истреблением волков, чем на годы роста численности, и некоторый дефицит в пополнении отражает реальное направление динамики численности в анализируемые годы. Убывание численности на 4% в год — величина не столь малая. Постоянное убывание в таком темпе снизит численность за 10 лет в 1,5 раза, за 20 лет — 2,26, за 40 лет — в 5,1, а за 60 лет — в 11,6 раз.

Достаточная сбалансированность смертности взрослых и пополнения популяционного ядра переярками свидетельствует о том, что полученные оценки возрастной структуры отражают реальную картину. Наибольшее внимания заслуживает, что уже к началу осенней охоты в популяции оказывается очень мало прибылых. Если принять за 100% число их к началу каждого срока (к рождению, становлению прибылыми, переярка-

Таблица 57. Распределение возраста волков по десятилетиям

Возраст	Начало века	1921—1930	1931—1940	1941—1950	1951—1960	1961—1970	1971—1980	За все годы	Выровненный ряд	\bar{B}
0+	13	33	24	95	155	96	165	581	359,7	0,373
1+	2	7	12	66	49	27	54	217	201,4	0,627
2+	2	4	7	43	23	20	37	136	142,4	0,794
3+	0	5	7	28	29	11	28	108	105,4	0,796
4+	3	4	3	22	21	8	25	86	78,0	0,616
5+	0	2	3	13	15	10	10	53	57,7	0,830
6+	0	5	3	10	11	8	7	44	42,7	0,704
7+	2	0	2	9	12	3	3	31	31,6	0,516
8+	1	0	2	5	3	2	3	16	18,0	0,562
9+	0	0	1	2	4	1	1	9	10,2	0,666
10+	1	0	0	0	1	3	1	6	5,8	0,570
10+	0	0	0	0	7	3	0	10	7,5	
Сумма	24	60	64	293	330	189	334	1297		
Средний возраст матерых	5,33	3,95	4,25	3,82	4,73	5,33	3,60	4,16		
\bar{B}_{2-7}	—	0,82		0,71	0,83	0,77	0,66	0,74		
0+/ \geq 2+	1,44	1,65	0,86	0,72	1,23	1,39	1,43	1,164	0,811	
1+/ \geq 3+	0,28	0,44	0,57	0,74	0,48	0,55	0,69	0,598	0,557	

ми), то до возраста прибылых доживает 21,4, до возраста переярков 57 и до двухлетнего возраста 70,7%. Чем старше зверь, тем менее уязвимым он становится, и это в равной мере относится ко всем животным. Если сопоставить выживаемости молодых на трех приведенных этапах (для этого надо оперировать логарифмами этих чисел), увидим, что щенки погибают в 2,76 раза чаще прибылых, а прибылые — в 1,69 раза, чем переярки.

Взятая отдельно по десятилетиям (табл. 57) возрастная структура обнаруживает заметные изменения по выбранным нами параметрам. Средний возраст взрослых изменяется от 3,6 до 5,3 года, выживаемость их — от 0,66 до 0,83 (в 2,23 раза), число прибылых на одного родителя — от 0,72 до 1,43, а переярков — от 0,47 до 0,74. Для более детального анализа изменений обратимся к скользящим пятилетним суммам. Судя по рис. 14б, все четыре показателя за рассматриваемый период изменялись весьма существенно. Наибольшее сходство обнаруживается в ходе кривых по выживаемости зверей и их среднему возрасту. С 1934 по 1942 г. колебания незначительны. В 1942 г. отмечается резкий перелом. Прекращение борьбы с волком привело к тому, что в первую же военную зиму и дальше, год за годом, начала увеличиваться доля прибылых и переярков. Ослабление борьбы с волком сказывается, прежде всего,

на численности прибылых, обычно страдающих от истребления более других возрастных групп. Годом позже возрастает и доля переяркков, как в добыче, так и в самой популяции. Она достигает максимальных значений в пятилетие 1943—1947 гг., через год после максимума прибылых.

В послевоенный период все изменения происходят в обратном направлении: начинает увеличиваться средний возраст взрослых, а особенно — их выживаемость, резко возросшая к 1948 г. Доля прибылых и переяркков уже весьма существенно снизилась и, что следует подчеркнуть, обе эти доли сравнялись между собой. Здесь сыграло роль то обстоятельство, что с каждым годом уменьшалось популяционное ядро, а вместе с ним и численность рождающегося потомства. Число переяркков, родившихся в предшествующем году, приблизилось к числу прибылых текущего года. Уменьшающееся пополнение снизило долю младших возрастов среди взрослых, а самые старые звери, благополучно просуществовавшие в период войны, оказались в добыче и в популяции в непропорционально большом соотношении.

Увеличение среднего возраста взрослых продолжалось до 1956 г. Если до 1948 г. самые старые волки были в возрасте 9+ (2 экз.), то в период с 1953 по 1964 гг., и только в этот период, в коллекциях оказалось 10 зверей в возрасте от 11+ до 15+. Примечательно, что, начиная с 1953 г., резко возросла и продолжала увеличиваться до 1965 г. доля прибылых, тогда как доля переяркков сначала продолжала снижаться, а к концу немного возросла. Если анализировать кривые по принципу аналогий, сопоставляя этот период с военным временем (ослабленное истребление, рост численности), то высокую долю прибылых позволительно расценивать как ослабление контроля над численностью. Еще больше оснований к такому допущению дает ход изменений среднего возраста и выживаемости матерых. Оба показателя уменьшаются, начиная с 1959 г. Процесс завершается периодом стабилизации (1962—1971 гг.). Достаточно высокий уровень общей добычи и малочисленность переяркков все-таки не позволяют расценивать этот период столь однозначно. Малочисленность переяркков скорее позволяет считать, что пополнения еще не доставало для полной стабилизации. Очевидно, численность матерых продолжала снижаться, а самые старые волки либо были уже истреблены в предыдущие годы, либо «отжили свой век». Во всяком случае, некоторая неопределенность состояния численности, вероятнее всего — замедляющееся снижение, с 1970 г. сменяется процессом, совершенно аналогичным периоду конца 40-х — начала 50-х годов — самый низкий средний возраст и выживаемость взрослых волков, высокая доля переяркков и небывалое обилие прибылых.

Надо особо подчеркнуть, что изменения в структуре популяции были не следствием, а предпосылкой к росту численности волка, поэтому могли быть обнаружены раньше, чем поголовье волков реально и вполне ощутимо увеличилось. Собственно, в литературе нет единого мнения относительно времени, когда численность волка начала возрастать [глава 8]. Так, С. Г. Приклонский [1978] считает, что рост численности

начался в 1969 г.; Н. В. Елисеев и Д. И. Плотников [1978], судя по минимуму добычи волка в 1970 г., склонны отнести начало роста численности на более позднее время; Г. В. Висящев [1978] относит начало роста численности только к 1974 г. Судя же по характеру изменений возрастной структуры, можно считать, что предпосылки к стабилизации численности обнаружались в период с 1960 по 1967 г. (снижение среднего возраста взрослых при возрастающей доле прибылых и переярков), а нарастание численности началось никак не позднее сезона 1969/70 г. Названные предпосылки к стабилизации не следует расценивать как ослабление усилий по борьбе с волком. Численность волка уже снизилась, и это создало предпосылки к стабилизации даже при тех же принимаемых против него мерах.

Отметим еще раз изменения в структуре популяции наступающие последовательно. Сначала они обнаруживаются в изменении доли прибылых, затем — переярков, и позднее всего — в возрастной структуре популяционного ядра. Наиболее резкие последовательные изменения этих популяционных параметров произошли в следующие годы: 1939, 1940 и 1943-й; 1943, 1944 и 1947-й; 1953, (1954 ?) и 1955-й; 1970, 1971 и 1972-й. Мы имеем дело не с изменениями в добыче, вызванными возможной сменой способов и интенсивности истребления (тогда изменения наступали бы одновременно), а с изменениями в структуре самой популяции, которые проявляются в самой уязвимой части, прибылых, через год обнаруживаются на переярках, а еще позднее — в возрастной структуре взрослых зверей. Непосредственно на возрастные соотношения у взрослых изменение интенсивности истребления не влияет. Из этого, однако, не следует, что они неуязвимы. Но изъятие их в большей или меньшей доле (вплоть до поголовного истребления) из-за равной вероятности добычи, независимой от их возраста, не в состоянии изменить соотношения возрастных групп ни в добыче, ни в самой популяции.

Изменения возрастной структуры (рис. 147) мы трактуем как изменения во времени. Может возникнуть сомнение, не являются ли они результатом того, что в объединенной пробе изменялась доля волков из разных регионов с присущей каждому региону возрастной структурой. Чтобы убедиться в необоснованности такого сомнения, обратим внимание на следующее. Из Центрального Казахстана (пустыня Бетпак-Дала) поступило 243 волка, в том числе 108 — в 1958 и 91 — в 1964 г. Они вошли в пятилетнюю сумму 1956—1960 и 1962—1966 гг. В пятилетие 1959—1963 гг. казахстанские волки вообще не поступали. Тем не менее структура, отнесенная к 1964 г., ни по одному из показателей не отличалась от смежных с ней лет, содержавших казахстанский материал.

Очевидно, анализ изменений возрастной структуры можно проводить для любой географической зоны, если имеется достаточно животных, распределенных по времени более или менее равномерно. В нашем распоряжении имеются данные о возрасте 184 волков с Украины за период с 1949 по 1977 гг. Получены сведения о добыче волков и щенков на логовицах и вычислено число добытых по возрастным группам [Смирнов, 1980].

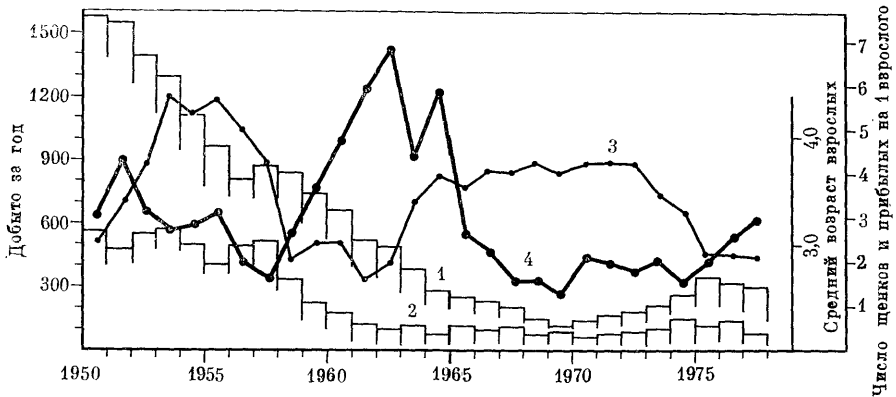


Рис. 147. Динамика добычи волка, доля прибылых в ней и среднего возраста взрослых на Украине за 1950—1977 гг.

1 — всего добыто; 2 — добыто взрослых 2+ и старше; 3 — средний возраст взрослых; 4 — добыто щенков и прибылых на одного взрослого

Достигнув максимума (1570 экз.) в 1950 г., общая добыча волков закономерно снижалась до 136 в 1969 г. Максимум изъятия щенков также пришелся на 1949—1951, а минимум — на 1969 г. (табл. 58). За 20 лет добыча волков уменьшилась в 10,6 раза, щенков — в 9,8 раза. Но если оценивать спад добычи по возрастным группам, оказывается, что добыча прибылых за этот период уменьшилась в 25,5 раза, а матерых — только в 5,96 раза. На рис. 147 представлена добыча всех волков (кривая 1) и отдельно — взрослых (кривая 2). Первая вполне удовлетворительно отражает геометрическую прогрессию убывания численности. Выступ на ней в 1957 г. надо отнести, очевидно, за счет начала применения авиации. Принципиально иначе выглядят кривая добычи матерых волков. В течение первых 9 лет они добываются в примерно равном количестве. С 1957 по 1962 г. добыча их резко падает, затем стабилизируется. Совместный анализ добычи прибылых и взрослых позволяет прийти к выводу, что на первых этапах была затронута только младшая, неполовозрелая часть популяции. Эффект же регулирования популяции станет реальным только после того, как пойдут на убыль матерые волки.

Механизм обнаруженного явления выясняется при анализе третьей кривой, среднего возраста матерых. Прежде всего, учтем, что при полном отсутствии пополнения он ежегодно увеличивался бы на один год независимо от того, истребляется ли эта часть популяции или остается неприкосновенной. При сбалансированном же состоянии популяции численность всех возрастных групп, а следовательно, и структура, включая средний возраст, должны оставаться неизменными. Из таблицы и графика видно, что средний возраст в этот период ежегодно увеличивался примерно на полгода, т. е. пополнение было, но лишь наполовину от необходимого для поддержания равновесного состояния популяции. Интенсивное истребление с одного, «младшего» конца привело к тому, что сре-

Таблица 58. Возрастной состав добытых на Украине волков по годам [Смирнов, 1980]

Годы	Добыто зверей					Средний возраст взрослых	Добыто на одного взрослого			
	щенков	всего волков	прибылых	переряков	взрослых		щенков	прибылых	щенков и прибылых	переряков
1949	1213	1531	765	209	557	2,59	2,18	1,37	3,55	0,37
1950	1008	1570	785	224	561	3,05	1,80	1,40	3,20	0,40
1951	1239	1533	852	213	468	3,40	2,64	1,82	4,46	0,45
1952	1088	1380	736	92	552	3,74	1,97	1,33	3,30	0,17
1953	974	1285	602	120	562	4,35	1,73	1,07	2,80	0,21
1954	969	1106	499	107	499	4,22	1,94	1,00	2,94	0,21
1955	838	964	482	74	408	4,26	2,05	1,18	3,23	0,18
1956	779	795	227	76	492	4,05	1,58	0,46	2,04	0,15
1957	727	853	171	171	512	3,74	1,42	0,33	1,75	0,33
1958	614	831	350	131	350	2,87	1,75	1,00	2,75	0,37
1959	575	740	370	123	247	3,02	2,33	1,50	3,83	0,50
1960	529	661	365	114	182	3,02	2,91	2,00	4,91	0,63
1961	476	514	312	73	128	2,71	3,72	2,44	6,16	0,57
1962	375	475	339	40	102	2,85	3,68	3,32	7,00	0,39
1963	294	383	246	51	119	3,41	2,47	2,07	4,54	0,43
1964	318	278	174	23	81	3,67	3,93	2,15	6,08	0,28
1965	230	257	116	13	128	3,56	1,80	0,91	2,71	0,10
1966	156	241	112	16	113	3,77	1,38	0,99	2,37	0,14
1967	123	200	67	17	117	3,77	1,05	0,57	1,62	0,14
1968	122	156	39	20	97	3,90	1,26	0,40	1,66	0,21
1969	110	136	19	19	97	3,52	1,13	0,20	1,33	0,20
1970 *	120	144	36	36	72	3,87	1,67	0,50	2,17	0,50
1971 *	134	172	43	43	86	3,87	1,56	0,50	2,06	0,50
1972 *	129	180	45	45	90	3,87	1,43	0,50	1,93	0,50
1973 *	120	122	111	0	111	3,46	1,08	1,00	2,08	0,00
1974 *	152	268	107	0	161	3,30	0,94	0,66	1,60	0,00
1975	123	356	156	67	133	2,94	0,93	1,17	2,10	0,50
1976	206	329	165	70	141	2,94	1,46	1,17	2,63	0,50
1977	175	308	120	72	96	2,91	1,82	1,25	3,07	0,75
1978	337	404	—	—	—	—	—	—	—	—

* В пробах было по 2—3 матерых волка.

ди взрослых стали преобладать старые животные, родившиеся еще до этого периода интенсивного истребления.

На каждого взрослого в течение первых пяти лет изымалось по 3,4 прибылых, в том числе 60% щенков. С 1955 по 1958 г. на каждого матерого взято только по 2,38 волчонка (70% щенков). Что это — снижение рождаемости или ослабление истребления? Поскольку именно за эти 4 года средний возраст взрослых снизился с 4,2 до 2,8 лет, значит популяционное ядро стало пополняться интенсивнее. Вместе с тем уменьшение добычи свидетельствует о продолжающемся снижении численности. Очевидно, оно шло в большей мере за счет старших возрастов, а младшие сохранялись. Во всяком случае, доля изъятых щенков в эти годы существенно не изменилась, а доля прибылых, добываемых зимой, заметно уменьшилась. В 1956 и 1957 г. она была в 3,4—4,3 раза меньше доли изъятых щенков. Возможно, объяснение кроется в поведении волков, в изменениях их реакции на истребление.

В следующие годы происходит резкое увеличение среднего возраста, затем его стабилизация, а к периоду, когда стало ясно, что численность волков увеличивается, — новое резкое снижение. Последнее можно, без сомнения, трактовать как интенсивное пополнение популяционного ядра переежками. Здесь следует с сожалением отметить, что, начиная с 1970 г., поступления черепов в музей были столь ограниченными (по 2—3 матерых в год), что детального анализа изменений проводить нельзя.

Проследить изменения возрастной структуры в других регионах с такой же тщательностью невозможно. Нет столь же обильных проб из популяции либо во времени они распределены неравномерно. Так, данные по 208 волкам из Центрального Казахстана (Бетпак-Дала и прилегающие районы) можно отнести к трем датам 1954, 1958 и 1964 гг. Характеристика их возрастной структуры на рис. 146 нанесены отдельными знаками. Только в одном случае по отношению переежков к числу их родителей можно заметить отклонение от общей кривой, остальные 8 точек укладываются в кривые, полученные по общесоюзным данным.

Волки из Кировской обл. составляли 20 экз. в 1972 г. и 30 экз. — ближе к 1978 г. Средний возраст соответствует изменениям общей кривой (минимум и следующий подъем). Доля переежков в первый срок значительно выше своей кривой, во второй срок совпадает с ней, т. е. тенденция снижения этого показателя здесь выражена контрастнее. Только доля прибылых не показала ожидаемых в этот период высоких значений и последующего интенсивного снижения. Данные по Алтайскому краю [1977] и Саратовской обл. [1950] говорят в первом случае о недостатке прибылых и переежков, во втором — только прибылых. В двух случаях сборы велись во второй половине зимы, поэтому малочисленность прибылых может быть результатом более раннего истребления их. В целом же, по всем приведенным данным, несмотря на отдельные отклонения, можно считать, что региональные данные, обладая некоторой спецификой, не нарушают целостности картины изменений возрастной структуры, полученной объединением в одну выборку всех данных из разных частей страны.

Географические различия в возрастной структуре. Из изложенного видно, что факторы, наиболее эффективно воздействующие на возрастную структуру волка, относятся не к физико-географическим, а к антропогенным влияниям. И все же региональные различия в возрастной структуре должны обнаружиться.

Весь имеющийся в нашем распоряжении материал сгруппирован в 22 выборки в зависимости от места добычи. Некоторые из пунктов принадлежат определенно к одной географической зоне, но черепа собраны разными лицами или в разные периоды времени, поэтому мы сохраняем их индивидуальность (табл. 59). В других случаях пришлось укрупнять выборки, объединения, строго говоря, несовместимые сборы; из-за малочисленности объединены волки из Якутии, Прибайкалья, Бурятии и Красноярского края (проба 18). Минимальный объем выборки — 29 животных. Лишь в двух случаях численность выборки превышает 100 экз., в десяти — от 50 до 88, а в остальных десяти — меньше 50. Из-за малочисленности вычисление показателя выживаемости теряет смысл, так как в большинстве рядов число животных возраста 5+ — 7+ оказывается меньше пяти, того минимума, при котором еще возможна оценка по критерию χ -квадрат. Это препятствие в некоторой мере распространяется и на другие три показателя, помещенные в табл. 59. Поясним кощрастными примером. Число животных в какой-либо возрастной группе имеет статистическую ошибку, равную квадратному корню из этого числа. Так, в выборке из Ужгорода отношение прибылых к взрослым, 9:16, следовало бы читать как $(9 \pm 3) : (16 \pm 4)$, т. е. полагать его верным в пределах от 0,3 до 1,0. Доверительные интервалы доли прибылых для выборок 8 и 12, определенные таким же способом, равны 0,45—0,94 и 1,54—3,13, а для самой многочисленной выборки 16 — 1,08 — 1,60. Подуторакратные различия можно еще считать существенными, а меньшим различиям доли прибылых не следует придавать значения. Но даже если различия велики, сложно доказать, что причины их — в географическом положении района исследований. Так, в Западном Казахстане и Саратовской обл. доля прибылых оказалась 2,3 и 0,45. Однако на первой территории добыча велась в сентябре—октябре с автомашины, а на второй — в феврале—марте с самолета. К концу зимы доля прибылых уже должна быть сниженной, да и взрослые звери при авиаотстреле вряд ли имеют больше шансов снасться, чем прибылые. Разные условия, сроки и способы охоты могли быть причиной различий в возрастной структуре добытых при сходной структуре исследуемых популяций волка.

В подобных ситуациях, когда избирательность добычи прибылых не позволяет принять однозначного решения, следует обратиться к двум другим оценкам. Доля переярков и средний возраст взрослых в Саратовской обл. в 1,33 больше, чем в Западном Казахстане. Оба показателя согласованно указывают на интенсивное популяционное ядро, что может наблюдаться при слабом истреблении и росте численности. Но именно при слабом истреблении доля добываемого молодняка и должна быть очень высокой, как это наблюдается в Западном Казахстане. О Саратовской обл. после проведенного сравнения можно сказать, что истребление волков здесь уже в течение нескольких лет было интенсивным.

Ранее было показано, что доля прибылых в добыче снижается за зиму с 1,26 до 0,47, сравниваясь с долей переярков. В Саратовской обл. доля прибылых снизилась с 0,7 в январе—феврале до 0,07 в марте 1950 г. (2 прибылых на 27 родителей). Следовательно, авиаотстрел в этот год позволил истребить практически весь молодняк.

В малочисленных выборках старшие возрастные группы представлены единичными особями. Поэтому рационально будет анализировать самую обильную группу прибылых, относя ее к общему числу взрослых. Но избирательная добыча прибылых реализуется не всегда. Кроме того, малая доля прибылых может быть не только из-за отсутствия избирательности, но и малочисленности их (интенсивное изъятие щенков). Чтобы получить подтверждение избирательности другим путем, мы вычислим среднюю дату добычи прибылых и взрослых раздельно. В табл. 60 эти данные приведены вместе со средним возрастом взрослых и долей прибылых в добыче. В таблице выделены случаи, когда прибылые, против ожидания, добывались в среднем позднее, чем взрослые волки вместе с переярками.

При обратной последовательности добычи можно ожидать уменьшения доли прибылых среди добытых. В остальных, «нормальных» случаях малочисленность

Таблица 59. Возрастной состав волков из разных регионов

Номера проб (выборок)	Место добычи и хранения										0+	1+	Средний возраст взрослых
		0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	0+ 2+	1+ 3+	
1	Украина, Киев (КГУ и ИЗ АН УССР)	34	14	8	9	7	6	5	3	0	0,89	0,47	4,00
2	Украина, Одесса (И. Г. Гурский)	37	12	5	2	2	6	3	0	1	1,95	0,86	4,32
3	Украина, Ужгород (И. И. Турапин)	9	4	5	5	4	0	1	1	0	0,56	0,36	3,37
4	Кавказский заповедник (МГУ)	15	7	3	2	0	1	1	1	2	1,50	1,00	4,80
5	Кавказский заповедник (А. Н. Кудактин)	17	8	8	6	5	1	0	0	0	0,85	0,67	2,95
6	Кавказ и Закавказье (МГУ)	24	2	1	3	4	0	1	0	2	2,18	0,20	4,64
7	Березинский заповедник (П. Г. Козло)	21	6	1	2	2	2	0	1	2	2,33	0,75	4,55
8	Беловежская Пуща (МГУ)	25	22	11	15	4	2	2	2	2	0,66	0,81	3,55
9	Центр Европейской части СССР (МГУ)	25	5	6	2	3	4	1	2	2	1,25	0,36	4,30
10	Дарвинский заповедник (МГУ)	20	4	3	1	2	3	1	1	2	1,54	0,40	5,00
11	Мордовский заповедник (МГУ)	10	16	7	2	4	2	2	3	0	0,50	1,23	3,95
12	Рязанская обл. (МГУ)	50	15	11	2	6	1	2	1	0	2,17	1,25	3,30
13	Воронежская обл. (МГУ)	10	14	8	12	7	1	2	3	2	0,28	0,52	3,86
14	Саратовская обл. (МГУ)	17	15	11	6	7	4	3	5	2	0,45	0,55	4,16
15	Зап. Казахстан (МГУ) и ИЗ АН КазССР)	43	7	8	6	6	1	0	0	0	2,29	0,73	3,12
16	Центр. Казахстан (МГУ) и ин-т зоол. АН КазССР)	118	35	18	17	14	9	10	7	15	1,31	0,49	5,08
17	Алтай (Барнаул, А. Я. Бондарев)	50	16	12	10	10	8	3	3	5	0,96	0,45	4,24
18	Восточная Сибирь (МГУ)	13	8	3	0	3	0	1	0	1	1,62	1,60	4,50
19	Приморский край (МГУ)	18	4	5	6	3	2	0	1	3	0,90	0,27	4,15
20	Кировская обл. (ВНИИОЗ, М. П. Павлов)	32	13	9	7	1	1	2	1	1	1,45	1,00	3,36
21	Урал (Свердловск, ИЭРЖ УНЦ АН СССР)	25	8	2	3	2	0	1	3	2	1,92	0,73	5,38
22	Актюбинская обл. (г. Челкар, В. К. Гарбузов)	32	16	12	7	3	3	2	1	3	1,03	0,84	3,81

Таблица 60. Средняя дата добычи прибылых и взрослых волков по всем районам исследований (нумерация районов — см. таб. 59)

Номер	Доля прибылых	Средняя дата добычи		Средний возраст взрослых	Номер	Доля прибылых	Средняя дата добычи		Средний возраст взрослых
		прибылых	взрослых				прибылых	взрослых	
7	2,33	31.I	15.II	4,55	9	1,25	7.I	18.I	4,30
15	2,29	22.X	26.X	3,12	22	1,03	18.I	19.I	3,81
6	2,18	12.I	14.XII	4,64	17	0,96	Нет дат		4,10
12	2,17	16.I	25.I	3,30	19	0,90	10.II	31.I	4,15
2	1,95	17.I	22.I	4,32	1	0,89	3.I	28.I	4,00
21	1,92	Нет дат		5,38	5	0,85	Нет дат		2,95
18	1,62	12.II	27.II	4,50	8	0,66	30.I	2.II	3,55
10	1,54	3. II	26.II	5,00	3	0,56	8.I	24.I	3,37
4	1,50	25.I	23.I	4,80	11	0,50	29.I	8.I	3,95
20	1,45	26.XII	11.II	3,36	14	0,45	27.I	25.II	4,16
16	1,31	26.XI	13.XI	5,08	13	0,28	24.I	13.I	3,86
Средние		7.I	17.I	4,37			21.I	26.I	3,83

прибылых присуща, видимо, самому району или времени исследований. Поэтому целесообразно поставить вопрос о степени географической обусловленности доли прибылых. В левой части таблицы средний возраст взрослых больше на 0,5 года ($t=2,05$). Более высокая доля прибылых в первой группе районов может быть результатом повышенной плодовитости или лучшей возможности вырастить приплод до ранга прибылых волков, т. е. повышенная доля прибылых в природе. Но этот же эффект даст и повышенная избирательность добычи. В первом случае повысится и доля перярок, что приведет к интенсивному пополнению популяционного ядра с неизбежным по этой причине снижением среднего возраста. Второй вариант, повышенная избирательность изъятия, повлечет за собой повышение среднего возраста. Но для такого анализа необходимо, чтобы сравнивались единовременные сборы, иначе все эти различия могут оказаться хропографическими, рассмотрение которых проведемо выше.

Чтобы иметь достаточно большие выборки, мы объединили по каждой группе районов сборы за 1947—1955 гг. (период интенсивного истребления) и за 1971—1979 гг. (период роста численности). За первый период возрастной состав такой: в первой группе — 46, 16, 6, 7, 6, 4, 0, 2, 1, 2, 0, 0, 0, 0, 1, 1 ($n=92$), во второй группе — 51, 40, 23, 21, 8, 5, 7, 2, 2 ($n=169$). Доля прибылых оказалась 1,53 и 0,75, перярок — 0,67 и 0,89, средний возраст — 4,87 и 4,25. Полученные результаты позволяют заключить, что в первой группе районов прибылые не были многочисленны, а просто легче добываются. Поэтому доля перярок здесь ниже, ядро популяции пополняется слабее и средний возраст матерых увеличен в сравнении со второй группой районов в одни и те же годы повсеместного снижения численности.

В период роста численности возрастной состав следующий: в первой группе — 43, 16, 8, 6, 3, 0, 1 ($n=7$), во второй — 52, 12, 12, 13, 9, 7, 1, 1, 2, 1, 1 ($n=111$). Доля прибылых — 2,39 и 1,11, перярок — 1,60 и 0,34, средний возраст — 2,94 и 3,87. В сравнении с периодом снижения численности доля прибылых увеличилась в 1,5 раза. Эти изменения можно объяснить без предположений о возросшей плодовитости или избирательности добычи прибылых. Беспорно, во второй период меры по истреблению волка ослаблены. Перелов прибылых наиболее интенсивен в начале сезона охоты и ослабевает к концу. Целый сезон охоты во второй

период соответствует начальному этапу интенсивной охоты в первый период. Таким образом, одинаковое изменение доли прибылых в обеих группах районов при переходе от одной фазы динамики численности к другой не дает материала для суждения о региональных особенностях сравниваемых групп районов. Различия между группами районов по величине этой доли, двукратные в тот и другой период, создали мы сами в процессе ранжирования, и эти различия принимать в расчет нельзя.

Средний возраст взрослых зверей от первого периода до второго в обеих группах уменьшился, указывая на рост численности. Но если в первой группе он уменьшился на 1,93 года, то во второй — только на 0,38 года. Это уже существенно. Причина станет ясной, если мы обратим внимание, что доля переярков в первой группе районов возросла более чем в 2 раза, а во второй группе — во столько же снизилась.

Итак, в первой группе районов изменения во времени по всем трем показателям произошли согласованно: возросла доля прибылых и переярков, снизился средний возраст. Вторая группа отличается снижением, вопреки ожиданию, доли переярков, а кроме того, низкой в оба периода долей прибылых. Мала вероятность, что в этих районах устойчиво держится низкая плодовитость. Вероятнее допустить интенсивное изъятие щенков на логовицах. А поскольку этот прием контроля даже организационно отличается от волчьих охот, легко допустить и вариант, что снижение доли переярков во второй группе районов произошло из-за интенсивного изъятия щенков при существенном ослаблении зимних охот. Уничтожение щенков, как было показано на примере Украины, в разные годы может составлять разную долю от общего изъятия прибылых, тем самым изменяя величину пополнения популяционного ядра при неизменной интенсивности зимней охоты.

Из-за вынужденного объединения данных по разным районам проведенный анализ не позволяет привязать обнаруженные особенности к определенным географическим зонам. В ряде случаев близкие районы оказались в разных группах. Так, разобщены сборы из Беловежской пущи и Березинского заповедника, из Рязанской обл. и Дарвинского заповедника. Особого внимания заслуживают две выборки из Казахстана, одна — хранящаяся в МГУ (15), другая — у В. К. Гарбузова в Челкаре (22). Первая собрана в 50-е, вторая — в 70-е годы. Доля прибылых различается вдвое, что можно объяснить разницей в сроках добычи (январь и октябрь). Но более чем на полгода различается и средний возраст, различие, присущее самой структуре популяции, а не времени или способу добычи. Наконец, сборы из Кавказского заповедника, хранящиеся в МГУ и в личной коллекции А. Н. Кудактина, тоже оказались отнесенными в разные группы. Заметим, что в коллекции МГУ волки добыты в основном А. Н. Кудактиным, а время сбора в обоих случаях — 1972—1978 гг.

Причину всех этих различий, очевидно, следует искать не в физико-географических условиях, а в первую очередь в организационных мероприятиях по истреблению волка. Эти различия вполне могут оказаться региональными и не только за счет разной интенсивности прилагаемых усилий, но и из-за использования различных способов истребления. Возрастная структура популяции формируется в значительной мере в результате того, что во время зимних охот прибылые изымаются интенсивнее, чем взрослые волки. Но изъятие щенков на логовах в летний период происходит преимущественно без отстрела родителей, поэтому должно изменять возрастную структуру еще более существенно. Если представить, что в какой-нибудь год окажутся изъяты поголовно все щенки, то через два года средний возраст матерых увеличится ровно на год, хотя численность их, если и уменьшится, то только в результате зимней охоты, летом взрослых почти не добывают.

Соотношение полов в популяции. По имеющимся литературным данным (Теплов, 1938; Козлов, 1953; Мерц, 1953; Гаврин и Донауров, 1954; Иванов, 1963; Сысоев, 1968; Лабутин, 1971; Гурский, 1978; Макридин, 1978; Бондарев, 1979; Ватолин, 1979; Данилов и др., 1979; Херувимов, 1979; Малафеев и др., 1980) и по материалам Главохоты УССР, содержащим в совокупности данные о 23 797 взрослых волках и 2168 щенках, число самцов на одну самку у щенков равно 1,13:1, а у взрослых, добытых в процессе охоты, — 1,28:1. Различие $53,05 \pm 4,07\%$ самцов у щенков и $56,21 \pm 0,32$ у взрослых вполне достоверно ($t=2,8$). От общей массы данных, объединенных по всем источникам, достоверно отличается соотношение полов у щенков из Беловежской пушчи — 3,13:1 [Гаврин, Донауров, 1954], по Юго-Западу СССР за 1945—1975 гг. — 1,2:1 [Гурский, 1978] и по Алтайскому краю — 0,59:1 [Бондарев, 1979]. У взрослых достоверно отличаются от среднего соотношения данные по Алтайскому краю — 4,58:1 [Бондарев, 1979], по Украине за 1959—1978 гг. — 1,41:1 (материалы Главохоты УССР) и по Ненецкому автономному округу за 1951—1955 гг. 0,705:1 [Макридин, 1978]. Данные других авторов, иногда тоже создающие впечатление о различиях в соотношении самцов и самок, недостоверны из-за малочисленности выборок.

В рассмотренных нами музейных коллекциях, собранных за последние 70 лет, оказалось 649 самцов и 531 самка в соотношении 1,22:1. Среди 542 прибылых соотношение 1,13:1. Эти соотношения практически совпали с тем, что получено по литературным источникам. У 192 переездов соотношение 1,40:1, или 58,3% самцов. Преобладают самцы и у матерых волков 1,28:1. По мере увеличения возраста соотношение полов все больше меняется в пользу самцов, достигая максимума в 6—7 лет. Далее уверенно судить о соотношении полов в возрастных классах трудно из-за малого числа животных в каждой возрастной группе. Но тенденция постепенного увеличения доли самцов по мере старения сохраняется. Так, среди 8-летних и более старых это соотношение составило 2,16:1, а среди 13 животных возраста 10 лет и более оказались 9 самцов (2,25:1). Самым старым из всех оказался 15-летний самец.

Как уже было показано, соотношение полов в коллекциях может оказаться сдвинутым в пользу самцов в результате подбора более крупных черепов. В таком случае преобладание старых самцов, черепа которых крупнее одновозрастных с ними самок, можно расценить как артефакт, характеризующий не популяцию волка, а только коллекцию. Другой причиной может оказаться год за годом возрастающая добыча самцов избирательно в сравнении с самками, приводящая к постоянному превалярованию их в добыче, но не в популяции. Но достаточно даже неизменной и небольшой избирательности самцов при условии, что среди самок происходит, в свою очередь, такая же избирательная гибель от естественных причин, и доля их среди добытых уменьшается. Таким образом, для однозначного объяснения наблюдаемых изменений в соотношении полов с возрастом необходимы дополнительные сведения о волке.

Рассмотрим соотношение полов в возрасте от 0+ до 7+ среди 90 волков, постулавших в коллекции не более 3 экз. в год из каждого места. Отношение числа самцов к числу самок было 20:24, 11:4, 7:2, 5:2, 6:3, 3:1, 1:0, 0:1. Среди переездов и взрослых соотношение полов резко сдвинуто в пользу самцов, к тому же если их разбить на три группы равной численности 1+, 2+—3+, и 4+—7+, то соотношения получаются приблизительно одинаковыми 11:4, 12:4 и 10:5, в целом 2,46:1. Это соотношение достоверно отличается от соотношения среди

Таблица 61. Демографическая таблица для самцов и самок волка

Возрастной класс	Число доживших до данного возраста		Выживаемость		Удельная смертность		Удельная выживаемость		Число самцов на одну самку
	самцов	самок	самцов	самок	самцов	самок	самцов	самок	
0+	267	231	1,000	1,000	0,622	0,671	0,378	0,329	1,16
1+	101	76	0,378	0,329	0,474	0,249	0,526	0,751	1,33
2+	53	57	0,199	0,247	0,075	0,194	0,925	0,806	0,93
3+	49	46	0,184	0,189	0,245	0,302	0,755	0,698	1,07
4+	37	32	0,139	0,139	0,302	0,467	0,698	0,538	1,16
5+	26	17	0,097	0,074	0,113	0,297	0,887	0,707	1,53
6+	23	12	0,086	0,052	0,128	0,077	0,872	0,923	1,92
7+	20	11	0,075	0,048	0,653	0,458	0,347	0,542	1,82
8+	7	6	0,026	0,026	0,346	0,654	0,654	0,346	1,17
9+	4	2	0,015	0,009	0,267	0,556	0,733	0,444	2,00
10+	3	1	0,011	0,004					3,00
11+ и старше	6	3							2,00

остальных взрослых волков ($\chi^2=4,35$; $p<0,05$). Отбор черепов самцов в малых выборках можно считать доказанным, и мы в дальнейшем исключаем их из анализа. Надо полагать, что выраженность такого отбора в некоторой мере проявляется и в других случаях. Полностью исключить его невозможно. Половое соотношение имеет общую тенденцию зависеть от размера пробы. При этом в выборках среднего размера (4—10 экз.) соотношение полов бывает чаще сдвинуто в пользу самцов. В крупных же музейных пробах в целом правильно отражается соотношение полов, нивелируется влияние разных способов добычи и разного поведения волков.

Анализ демографических таблиц. В возрасте от 0 (щенки) до 0+ удельная смертность самцов и самок практически одинакова, поскольку соотношение полов изменяется незначительно (от 1,13:1 в возрасте 0 до 1,16:1 в возрасте 0+). Оценить смертность в старших возрастных классах можно двумя способами. Первый был применен при анализе возрастной структуры. Второй — традиционный [Коли, 1979]. Предположим, что скорость роста популяции за весь исследуемый период в среднем приблизительно равна нулю. Значения удельной смертности и удельной выживаемости в табл. 61 стоят в строке верхней границы интервала. Например, удельная смертность для интервала 0+—1+ указана в строке 0+ и так далее. Оценить реальную удельную выживаемость по данным отстрела можно только в том случае, если от интервала к интервалу оценка удельной выживаемости по пробам оказывается более или менее стабильной. У волка, как было показано при анализе возрастной структуры, выживаемость оказывается стабильной в интер-

Таблица 62. Моделирование численности гипотетической популяции волка

Возрастной класс	Самцы				Самки				Число самцов на одну самку	
	численность	удельная выживаемость в популяции	добыча	удельная выживаемость по добыче	численность	удельная выживаемость в популяции	добыча	удельная выживаемость по добыче	в добыче	в популяции
0+	1 1400	0,605	4503	0,378	10 000	0,556	4440	0,329	1,01	1,14
1+	6 897	0,753	1704	0,528	5 560	0,737	1462	0,751	1,17	1,24
2+	5 193	0,827	899	0,825	4 098	0,732	1098	0,732	0,82	1,27
3+	4 294	0,827	742	0,829	3 000	0,732	804	0,733	0,93	1,43
4+	3 552	0,827	615	0,826	2 196	0,732	589	0,732	1,04	1,62
5+	2 937	0,827	508	0,827	1 607	0,732	431	0,731	1,18	1,83
6+	2 429	0,827	420	0,829	1 176	0,732	315	0,733	1,33	2,07
7+	2 009	0,827	348		861		231		1,51	2,33

вале 2+ — 7+. Средняя удельная выживаемость по демографической таблице для этого интервала равна у самцов 0,827 и у самок 0,732. Оценки полученные с помощью метода, описанного при анализе возрастной структуры, дают близкие значения выживаемости — 0,805 для самцов и 0,694 для самок. Оценить удельную выживаемость для прибылых и переярков по демографической таблице нельзя, поскольку удельные выживаемости у них резко отличаются от таковых у взрослых. Для оценки истинной удельной выживаемости в интервалах 0+ — 1+ и 1+ — 2+ воспользуемся формулой (2). В интервале 0+ — 1+ она оказалась равной у самцов — 0,605, у самок — 0,556, в интервале 1+ — 2+ выживаемость равна соответственно — 0,753 и 0,737. В правильности вычисленных коэффициентов выживаемости убеждает моделирование добычи и убывание численности гипотетической генерации волка (табл. 62). Начальная численность самок в популяции принята равной 10 000. Численность самцов в соответствии с соотношением полов у щенков. Численность каждого возрастного класса получена умножением численности предыдущего возрастного класса на истинную выживаемость. Добыча — разность между численностями соседних возрастных классов. Как видно, удельные выживаемости, полученные в модели по добыче, практически полностью совпадают с вычисленными в демографической таблице. Модель убеждает, что соотношение полов среди добытых и в популяции различно. В популяции соотношение полов еще сильнее сдвинуто в пользу самцов, чем в добыче. Возникающее при рождении незначительное превалирование самцов, в дальнейшем усиливается благодаря большей смертности самок.

Изменение соотношения полов во времени. За 50-летний период в кривой изменений соотношения полов наблюдается три пика и два спада в пользу самок (рис. 148). С 1935 по 1965 г. коллекции музеев лучше

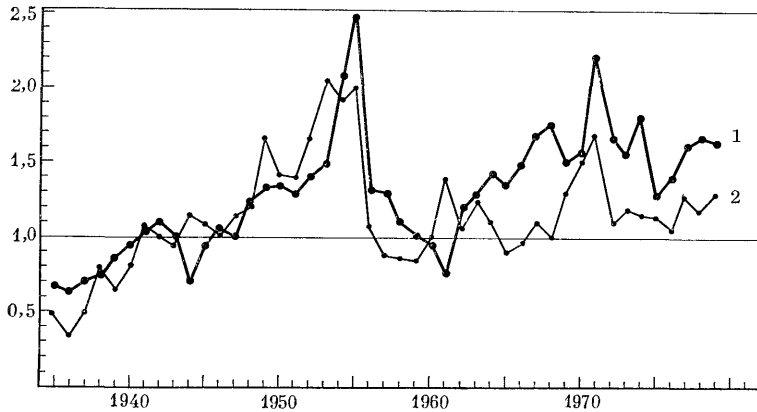


Рис. 148. Изменение соотношения полов во времени (ось ординат — число самцов на одну самку)

1 — взрослые; 2 — молодые. Кривая построена методом скользящей средней с периодом в 5 лет

пополнялись, и этот участок кривой более достоверен, чем другие. В период 1935—1940 гг. соотношение полов как у прибылых, так и у взрослых было значительно изменено в пользу самок. Затем, до 1946—1947 гг. с небольшими колебаниями оно сохранялось равным. С 1948 г. наступает резкий подъем доли самцов, и в 1953 г. он достигает максимума у прибылых, а спустя два года у взрослых. Следующий минимум доли самцов наступает в 1959 г. у прибылых и в 1961 г. у взрослых. Кривая соотношения полов у взрослых частично повторяет изменения у молодых, с запаздыванием на год или на два.

Мич [1975] и А. Я. Бондарев [1979] пытались обнаружить связь соотношения полов с плотностью популяции. Первый из них заметил, что доля самок больше в сокращенных популяциях, но различия недостоверны. А. Я. Бондарев считает, что высокая доля самцов среди добытых на Алтае в 1969—1970 гг. зверей обусловила низкий прирост численности популяции, а резкое, более чем двукратное понижение доли самцов всех возрастов в 1972—1973 гг. обеспечило резкий подъем ее. Отметим, что на аналогичных материалах Главохоты УССР по добыче волков на Украине за период с 1958—1959 по 1976—1977 гг. мы не обнаружили ни одного года, когда доля самок среди добытых взрослых была бы больше, чем доля самцов. В сезоны 1958—1959 и 1959—1960 гг. соотношение полов было равным, а позднее доля самцов была постоянно выше доли самок. Сравнение кривых на рис. 148 с данными заготовок шкур волка по СССР не позволяет обнаружить четкой взаимосвязи между заготовками и соотношением полов. В довоенный период наиболее интенсивное истребление волков пришлось на 1935 г. (доля самок в популяции максимальна). В послевоенный период максимум добычи был достигнут уже в 1946 г., а затем число ежегодно добываемых зверей постепенно уменьшалось, отражая падение численности. На этом фоне доля самцов по-

степенно увеличивалась, затем упала до минимальной в конце 50-х — начале 60-х годов. Этот минимум доли самцов, видимо, совпадает с минимальной численностью волков.

Если кривая динамики соотношения полов отражает реальные события, то возникает вопрос, сохраняется ли моногамия у волков в периоды повышенной доли самок в популяции? Этот вопрос, как и многие другие, требует изучения. Изменение соотношения полов, если оно является механизмом регулирования численности, должно охватывать ряд лет.

Приведенные материалы по соотношению полов и возрастной структуре популяций волка позволяют прийти к следующим выводам.

1. Возрастная структура популяций волка тесно связана с динамикой численности. Смена фазы динамики численности неизбежно сопровождается однозначной перестройкой возрастной структуры.

2. Изменения возрастной структуры и численности волка обусловлены антропогенными причинами, и, в первую очередь, его преследованием. Ослабление борьбы позволяет виду увеличивать численность, но раньше, чем численность и структура популяции стабилизируются, хищничество волка становится несовместимым с хозяйственными интересами человека. Региональные особенности возрастной структуры выражены слабо и несравнимы с изменениями под влиянием деятельности человека.

3. Изучение возрастного состава добываемых волков дает возможность прогнозировать и контролировать состояние их численности, предупреждая ее нарастание на ранних этапах, когда результаты учетов численности не дают ясной картины.

4. Постоянный контроль за возрастной структурой и соотношением полов в популяциях волка должен стать важной составной частью мероприятий, направленных на удержание численности волка в пределах, при которых вред от него минимален.

Пространственная структура

До сих пор не было попыток исследования пространственной структуры видového населения волка, если не считать географической его изменчивости, которая характеризует распространение подвидов (глава 1, рис. 8). Однако этот уровень недостаточен для практических целей управления популяциями вида или научного обоснования сохранения генетического разнообразия составляющих его форм.

Построение полноценной биохорологической системы населения волка в настоящее время невозможно из-за отсутствия данных по генетическим, морфофизиологическим и другим параметрам территориальных группировок различного ранга у этого вида. Кроме того, естественная пространственная структура населения волка в течение столетий активно разрушается человеком, уже истребившим хищника на значительной части ареала. Процесс этот продолжается и по мере его осуществления остается все меньше надежды на познание ранее свойственной виду пространственной структуры населения.

Вместе с тем разрушение человеком территориальных группировок населения волка, осуществляемое «рывками», когда интенсивное его истребление сменяется периодами восстановления численности, представляет материалы для познания самой структуры населения. Глубокое разреживание населения вида позволяет выявить очаги сохранения зверей, устойчивые и неустойчивые части их популяций, которые с оговорками соответствуют «независимым» популяциям [Беклемишев, 1960], «очагам формирования поселений» [Исаков, 1963] или устойчивым частям популяций [Бибилов, 1967]. Речь в данном случае идет о территориях, где волк выживает в периоды сокращения численности и откуда он расселяется при ее восстановлении, т. е. о своего рода «станциях переживания вида» [Наумов, 1948].

О структуре населения волка можно говорить лишь для европейской части СССР и частично юга Западной Сибири, поскольку на остальной территории глубокого сокращения численности хищника никогда не было и наш прием исследования для азиатской части страны неприемлем. Надо еще заметить, что, хотя волк — классический территориальный зверь, ему свойственны протяженные миграции, значение которых для познания пространственной структуры населения нельзя недооценивать. Подвижность зверей резко возрастает в популяциях с разреженной численностью и в условиях интенсивного преследования человеком перемещения на сотни километров при этом, видимо, составляют обычное явление.

На рубеже 70-х годов, когда численность и ареал волка были максимально сокращены, в европейской части СССР достаточно четко обозначились несколько группировок в ранге географических популяций или их частей (рис. 149).

I. *Карпатская* географическая популяция, включающая население зверей советских, словацких и польских Карпат, общей численностью не более 400 особей (примерно 50 размножающихся семей). В периоды депрессии популяция хорошо изолирована от размещенной к северу от нее полесской популяции лесного волка Русской равнины. Во время вспышек численности раньше здесь наблюдали тесные контакты между ними. С популяцией волка Восточных Балкан (на территории Румынии) связи через Молдавию утрачены уже много десятков лет. Можно предполагать, что усилившаяся изоляция карпатской популяции лесного волка будет благоприятствовать морфологической дифференцировке этой формы.

II. Географическая популяция лесного волка [С. I. *lurus*] *Русской равнины* в настоящее время испытывает явную тенденцию расчленения на несколько местных популяций в разной степени обособленных друг от друга.

Полесская местная популяция (2), распространение которой охватывает Украинское и Белорусское Полесье. На западе она чуть заходит на территорию Польши, на востоке нечетко отграничена от верхнедонской популяции, на севере смыкается по сохранившимся лесным массивам Гомельской, Могилевской и Брянской обл. с крупной верхневожско-балтийской популяцией (3).

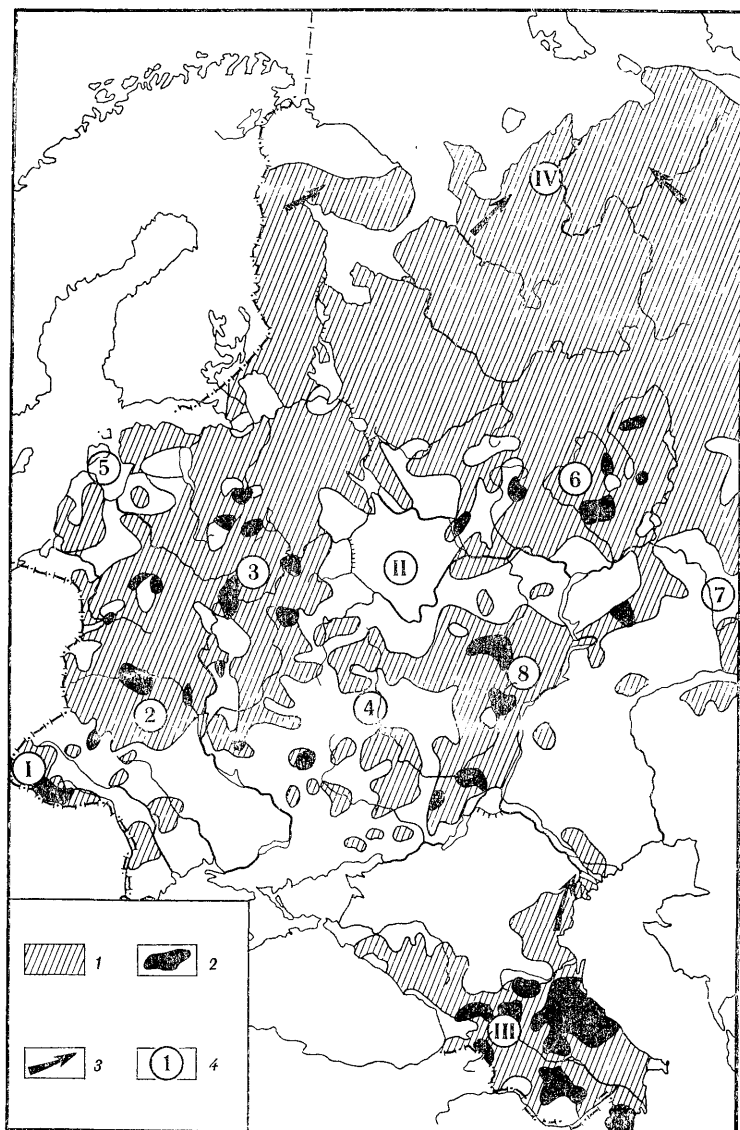


Рис. 149. Структура популяции волка европейской части СССР на рубеже 1970 г.
 1 — ареал; 2 — очаги повышенной плотности; 3 — направления миграции; географические популяции: Карпатская, (I) лесного волка Русской равнины (II), Кавказская (III), тундрового волка (IV); 4 — местные популяции

Верхневолжско-Балтийская популяция в периоды минимума (60-е и начало 70-х годов) обнаруживает отчетливую тенденцию расчленения на несколько группировок. Одна из них, а именно балтийская популяция (5) уже в настоящее время обособилась достаточно четко, хотя ее связи с мощными ядрами расселения волков в Белоруссии, Псковской и Ленинградской обл. действуют пока еще постоянно. Весьма вероятно, что начавшееся в 80-х годах сокращение численности и ареала волка под воздействием возросшего преследования, а также прогрессирующей мелиорации, заметно сокращающей зашитность угодий, приведет в ближайшее время не только к усилению изоляции балтийской группировки, но и оконтурист в границах этого региона несколько местных популяций (очагов сохранения волка), которые условно могут быть названы березино-западно-двинской, верхневолжско-днепровской и онежско-ладожской.

На юге и в центре лесостепной зоны Русской равнины в последние десятилетия обособилась верхнедонская местная популяция (4), население которой более или менее тесно контактирует с волками Поволжья, и пока еще полностью не изолировано от зверей полесской популяции. В недалеком прошлом верхнедонская популяция пополнялась за счет мигрантов степного волка (*C. l. campestris*), ныне очевидно, уничтоженного подвида. В настоящее время отчетливо прослеживается разделение этой популяции на две части.

Волжско-Камская популяция лесного волка в данное время (при сокращенном с 60-х годов ареале) оторвана от популяций на западе Русской равнины широкой меридиональной полосой крайне разреженной численности. Связь между ними возможна на севере по линии Киров — Ярославль — Новгород, а также по широте Саранск — Тамбов — Курск, где еще сохраняются непрерывные поселения (рис. 149). Есть основания предполагать, что южный «соединительный мост» севернее Тамбова — Курска будет скоро нарушен, а еще более южный (по донецкой части верхнедонской популяции) также удержится недолго при существующем прессе преследования хищника.

В бассейне Средней Волги, Камы и Белой мы выделяем три местные популяции: поволжскую правобережную (8), вятско-камскую (6) и южноуральскую (7). Наиболее устойчива из них, вероятно, вятско-камская, из-за отличных защитных условий, особенно улучшившихся в связи с сокращением населенных пунктов в глубинках. Так же мало вероятно сильное сокращение площади, занимаемой ныне Поволжской местной популяцией — значительная лесистость, расчлененный рельеф, обилие копытных, скота. При дальнейшем «нажиге» на эту популяцию возможно оконтуривание на ее месте нескольких очагов сохранения волка. С меньшим трудом удастся, на наш взгляд, сначала изолировать от вятско-камской, а затем и сильно сократить южноуральскую местную популяцию, почти уничтоженную в конце 60-х годов.

III. *Кавказская* географическая популяция (*C. l. subanensis*) с 50-х годов, т. е. уже почти 30 лет, полностью изолирована и служит потенциальным очагом расселения зверей в Предкавказье; расселение

волков на север, впрочем, сильно ограничивается открытыми пространствами и интенсивным преследованием. Вероятно, только по Каспийскому полуострову и малоледному побережью в небольшом числе волки проникают на север. Пространственная структура населения волков Кавказа исследована слабо — на востоке и юге региона их численность, видимо, никогда не ограничивалась настолько, чтобы выявились разрывы между местными популяциями. На Западном Кавказе ядром местной популяции, несомненно, являются звери Кавказского заповедника. Небольшая местная популяция Кабардино-Балкарии (глава 8) уязвима, но при ее уничтожении весьма вероятно скорое заселение этой территории.

IV. Географическая популяция *тундрового* волка (*C. l. albus*) на европейском севере СССР скорее всего теперь уже не существует. Причина этого заключается не в поголовном истреблении волков — обитателей тундры и лесотундры, а в спровоцированном человеком «перемешивании» наследственной основы подвидов тундрового и лесного волка, которое продолжается уже почти 30 лет. Суть этого процесса, начавшегося с широкого применения В. П. Макридиным [1959 и др.] авиации для борьбы с волком в районах оленеводства, состоит в истреблении значительной части типично тундровых зверей и откочевке сохранившихся в лесотундру и северную тайгу, где они вступили в контакт с лесным подвидом. При ослаблении преследования в тундре вновь восстанавливались популяции волка, но вероятнее всего, это уже не были «чистые» звери тундрового подвида. За прошедшие два-три десятилетия каждая из местных популяций волков на Кольском полуострове, в Ненецком и Ямало-Ненецком автономных округах «возникла из пепла» не один раз, причем во всех случаях участие лесного подвида в их возрождении не вызывает сомнений. Примечательно, что в этот же период происходило проникновение лесного волка в тундру на Кольском полуострове [Русаков и др., глава 8], на северо-востоке Архангельской обл. [Руковский, Куприянов, 1972]. К востоку от Ямала до конца 70-х годов авиацию широко не применяли, поэтому географическая форма тундрового волка там, видимо, пока сохраняется.

Использованный прием анализа размещения волка в периоды глубокой депрессии его численности позволил не только очертить основные очаги сохранения вида — географические и местные популяции, но также более детально рассмотреть пространственную структуру населения для отдельных лучше изученных территорий.

Так, в Литве в послевоенные годы волк равномерно и с плотностью около 50 зверей на 1 тыс. км² населял всю территорию (рис. 150, А; Прусайте и др., глава 8). Выводки находили повсюду, даже в небольших лесочках посреди полей и лугов, часто вблизи хуторов. В 60-х годах большая часть Литвы была полностью освобождена от них (рис. 150, Б). Размножающиеся звери сохранились только на северо-западе и юго-востоке республики, отличающихся более высокой лесистостью (более 40%), и, соответственно, лучшими защитными условиями. Частичное восстановление численности к 1980 г. не привело к слиянию обособившихся

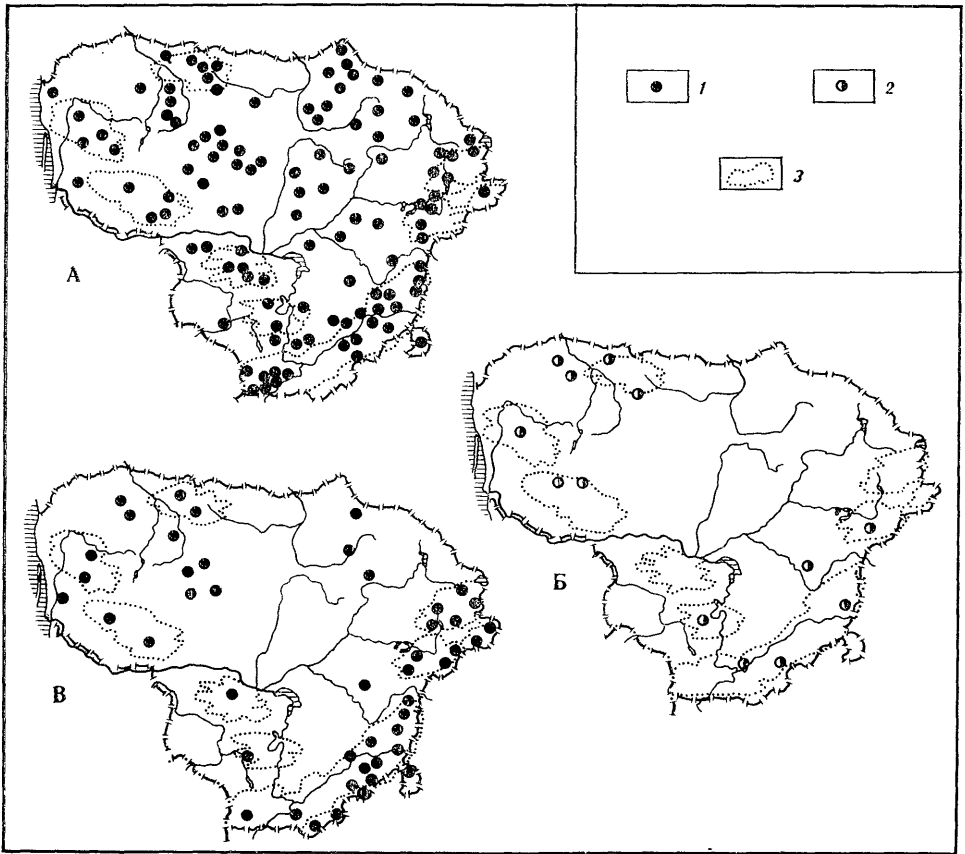


Рис. 150. Изменение численности и размещения волка в Литве (по устным данным Я. А. Прусайте)

А — 1950; Б — 1970; В — 1980; 1—5—10 зверей, 2 — 1—5 зверей, 3 — основные лесные массивы

балтийской и верхневолжской популяций: свободная от волков центральная часть Литвы хорошо обозначает разрыв между ними (рис. 150, В).

Таким образом, сохранение в период глубоких спадов численности устойчивых частей географических популяций волка обусловлено не столько степенью преследования, а природными, прежде всего кормовыми и защитными условиями. На распределение же волка в границах конкретных популяций европейской части страны степень преследования хищника влияет очень значительно. Именно слабым преследованием зачастую объясняется сохранение мелких очагов высокой плотности в период депрессии (глава 8). Однако в дальнейшем такие очаги могут оказаться неустойчивыми. Например, в Спас-Деменском районе Калужской обл., где в 1972—1973 гг. обитало 22 волка (плотность 18,3 зверя на

1000 км²), после одной-двух результативных облав в 1974 г. осталось всего 7—8 зверей и это число больше не увеличивалось до 1977 г. В то же время районы со средней плотностью зверей, но с хорошими защитными и кормовыми условиями имеют более устойчивое население. Так, территории организованных и с большими запасами копытных охотничьих хозяйств (Смоленское, Калужское, Зайцева гора), несмотря на регулярное уничтожение хищников, вновь и вновь заселяются волками с прилегающих участков.

Кроме этого, на пространственную структуру популяций волка в европейской части страны значительно влияет фактор беспокойства. Именно его действием объясняется отсутствие или малая численность хищников вблизи областных центров и других крупных городов. Примером может служить Московская обл. Несмотря на регулярные заходы волков, вплоть до зеленой зоны Москвы (Подольск, Электросталь, Пушкино), размножающиеся стаи обитают лишь в отдельных районах на границе с Калужской, Смоленской, Калининской и Рязанской обл. На малотрансформированных человеком территориях распределение волков, прежде всего, определяется природными условиями и в меньшей степени факторами беспокойства и прямого преследования.

Таким образом, в период депрессии численности волки в основном заселяют наиболее пригодные местообитания, несмотря на то, что степень преследования здесь зачастую выше. Однако в период подъема численности наиболее бурный рост ее идет именно на таких разрывах, что подчеркивает места естественных контактов местных популяций. Например, в Белоруссии наибольший подъем численности наблюдался в Могилевской и Гомельской обл., где происходило воссоединение между полесской и березино-западновинской популяциями. Резкое увеличение населения волков в Псковской и на западе Новгородской обл. ликвидировало едва намечившийся разрыв между верхневолжской и онежско-ладожской популяциями. Таким же образом восстанавливались и укреплялись связи между вятско-камской и поволжской, поволжской и верхне-донской популяциями. Из указанных местных популяций наиболее бурный рост численности происходил в наиболее разреженной южноуральской популяции. Вообще для второй половины 70-х годов характерно, что темпы роста численности в разреженных частях популяции лесного волка Русской равнины в большинстве случаев обгоняли темпы роста внутри местных популяций, т. е. происходило восстановление географической популяции. Роль же сохранившихся в период депрессии местных популяций, как резерватов, из которых главным образом расселялись волки, несомненна.

Такое выявление стадий переживания волка в период депрессии, кроме познания пространственной структуры популяций хищника, дает возможность более рационально управлять численностью зверей. Учитывая расположение местных популяций и сохранив все генетическое разнообразие вида при сокращении ареала, следует не допускать в дальнейшем внезапных всплесков численности, подобно той, что наблюдалась во второй половине 70-х годов. Для этого после нового обособления местных

популяций достаточно контролировать их численность, не допуская расселения волков на прилегающие территории. Однако при усиленном отстреле хищников в местных популяциях существует опасность нарушения территориальной структуры популяции, что увеличивает подвижность и расселение зверей из местных популяций даже при сравнительно низкой плотности; с другой стороны, на слабо заселенных участках по периферии местных популяций, при отсутствии контроля, рост численности волка может произойти и за счет сохранившихся здесь зверей. Частично такие тенденции нейтрализуются тем, что хорошие кормовые и защитные условия будут привлекать волков на территорию, занятую местными популяциями, несмотря на высокий уровень отстрела. Однако, учитывая существование такой опасности, следует особенно контролировать периферию местных популяций, с тем чтобы, с одной стороны, предельно ограничить расселение волков за пределы ядер популяций, а с другой, вызвать их приток на освободившиеся территории из менее благоприятных для жизни районов, тем самым как бы концентрируя волков в местных популяциях и сокращая контролируемую территорию.

Использование территории, перемещения

Популяция волков состоит из объединенных в стаи зверей, использующих четко определенную территорию — семейный участок, и одиночных зверей, не входящих в состав стай, отличающихся большой подвижностью [Сабанеев, 1877; Козлов, 1955; Калецкая, 1973, Stenlund, 1955; Mech, 1970, 1973; Van Ballenberghe et al., 1975]. В отличие от других группировок волков («гонные стаи», временные группы нетерриториальных зверей), стая-семья состоит из матерых и их потомков, образуя стабильную группу со строгой иерархией между особями. Максимальный размер стай — осенью и зимой, когда потомство постоянно держится вместе с матерями. Стайные волки преобладают в популяциях, и их число не снижается ниже 60% общей численности всей популяции [Stenlund, 1955; Mech, 1973].

Величина участков обитания стай определяется ландшафтом и сильно варьирует по регионам: от немногих десятков километров в Ленкорани (глава 8), до 500 и более 1 тыс. км² в открытых ландшафтах тундры, степи, полупустыни [Rausch, 1955; Stenlund, 1955; Mech, 1970; Филимонов, 1980; Макридин и др., глава 8]. В лесной зоне и особенно в горах, где перемещения животных ограничены рельефом местности, участки обитания меньше [Гурский, 1960; Вырыпаев, 1974; Кудактин, 1979]. Сходные закономерности в размерах участков обитания выявлены в Северной Америке: от 175—260 км² в Миннесоте и Манитобе, 585—788 км² — в горах Аляски и Альберты и до 1250 км² — в тундре и лесотундре Северо-Западных Территорий Канады [Carbyn, 1980].

В каждом ландшафте размер участка обуславливают плотность популяции, обеспеченность кормом, укрытиями, водооями, степень преследования хищников. При снижении плотности населения волков втрое участки обитания увеличивались в четыре раза [Калецкая, 1973]. Тер-

ритория волчьих стай в северо-восточной Миннесоте [Van Ballenberghe et al., 1979] меньше на зимовках белохвостого оленя (в среднем 110,4 км²), чем на прилегающих территориях (в среднем 175,3 км²). В Якутии в годы высокой плотности зайца-беляка (170 особей/км²) семья волков держалась на площади 100—120 км². При низкой численности зайцев участок обитания хищников увеличивался в несколько раз [Лабутин, 1965]. Исключительно малые участки обитания у волка в Кызыл-Агачском заповеднике обусловлены обилием и доступностью пищи, а также хорошей защитностью угодий (рис. 151).

Сезонные колебания размеров участков обитания также тесно связаны с обеспеченностью кормом, поэтому в открытых ландшафтах, где копытные широко мигрируют и зимой корма становится мало, наблюдается резкое увеличение площади используемой территории. Примером могут служить равнинный Алтай, тундры Таймыра и Чукотки. То же наблюдается и на Украине, но здесь это вызвано, видимо, не столько недостатком корма, сколько нехваткой защитных угодий. В горах, где имеется большое число мелких очагов концентрации копытных на зимовках, волки стягиваются к ним [Кудактин, 1979], и участок их зимнего обитания сокращается по сравнению с летним. В лесной зоне, как в СССР [Калецкая, 1973], так и в Северной Америке [Van Ballenberghe et al., 1975], зимнее увеличение площади участков невелико (около 10%), что, видимо, объясняется небольшими различиями в обеспеченности кормом по сезонам. С сезонными колебаниями размеров участков связано перераспределение территории между стаями волков. Занятие участка вновь образовавшейся парой обычно предшествует или совпадает с периодом размножения, когда матерые территориальные звери уже держатся в районе будущего логова, и контроль ими периферийной части участка ослабевает. Возможно, этот процесс облегчается тем, что в зимней части расширяющегося (на равнине) участка матерые проявляют большую территориальную толерантность. На границе пригодной для обитания территории волки занимают участок лишь в годы, благоприятные для выведения потомства. Так, в бассейне р. Щучья на Ямале, где северные олени бывают только при перегоне с зимних пастбищ на летние; ежегодно с 1973 по 1980 г. встречали одиночных волков и пары в течение всего лета. Однако размножение их было отмечено лишь однажды, в 1973 г., в год пика численности леммингов (В. С. Калякин, устн. сообщ.).

Конфигурацию участка обитания определяют рельеф местности, размещение укрытий, водоемов. В открытом ландшафте и лесной зоне участок чаще бывает в форме неправильного овала. В горах он обычно вытянут по вертикали и включает несколько высотных поясов. Четкая связь между размерами участков и величиной стай отсутствует (рис. 151). При многолетних наблюдениях за использованием территории отдельными волчьими семьями установлено, что в относительно стабильной популяции площадь участка практически не зависит от его населения. Например, в Казахстане летние участки сохраняли свои границы независимо от наличия выводка на протяжении пяти лет, причем общее

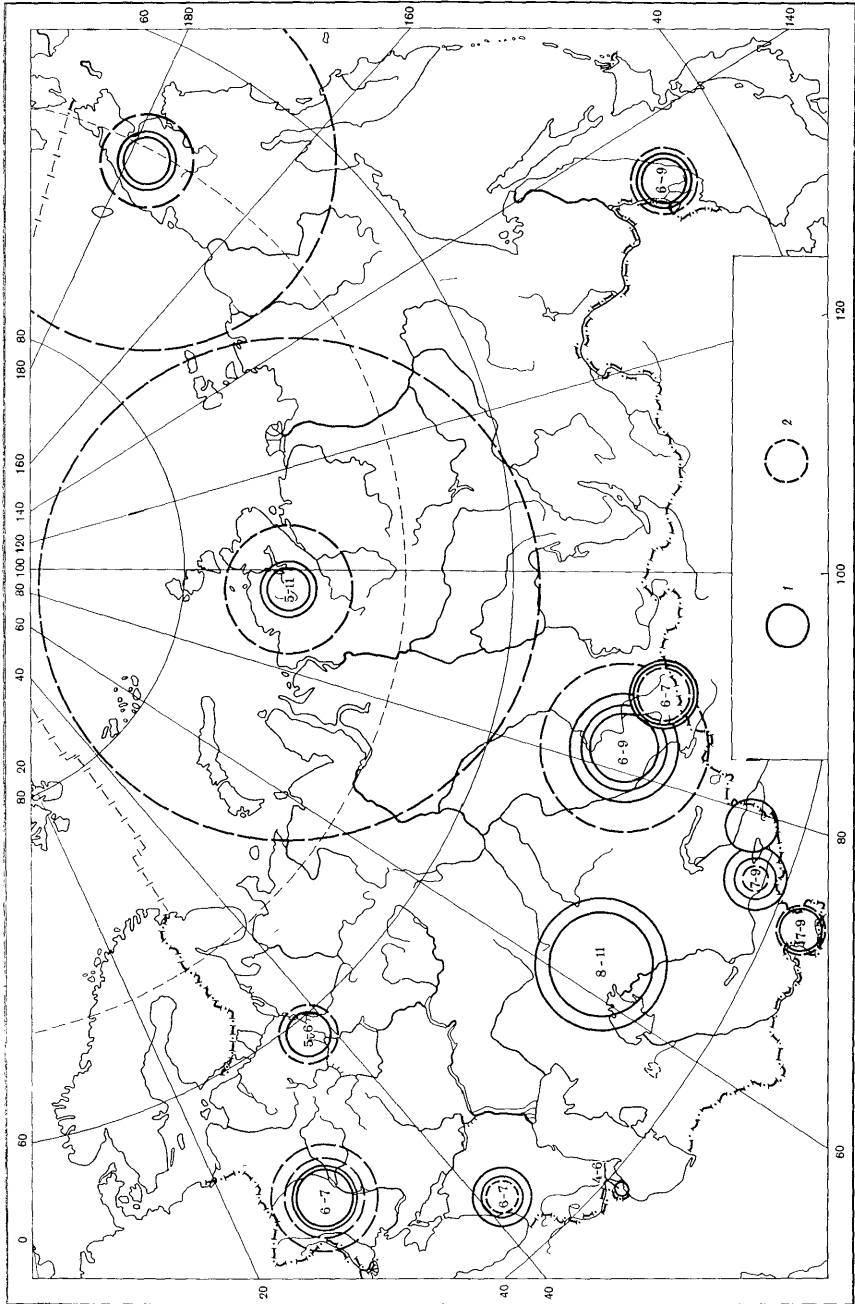


Рис. 151. Величина семейных участков волка в различных природных зонах СССР
 1 — площадь летнего участка; 2 — площадь зимнего участка; 1 см² = 154 км²; цифры — средний размер стаи

число матерых и переярок на каждом из трех участков колебалось от двух до семи. На Кавказе известные волчьи семьи занимали свои участки на протяжении 9 лет наблюдений. В семьях было от шести до восьми зверей. Видимо, это происходит потому, что в обычных условиях волки способны достаточно успешно регулировать размер стаи в зависимости от обеспеченности кормом [Zimen, 1971], и поэтому изменение величины участков, грозящее межстайными конфликтами, происходит лишь в особо неблагоприятных условиях [Mech, 1977b, 1979].

Перемещения волков по участку обитания связаны с поиском добычи. Их маршруты пролегают по местам наиболее вероятной встречи с жертвами: по оупшкам, долинам рек и речек, в местах расположения солонцов. Следуя маршрутом, стая или одиночный зверь обязательно посещают места прежних удачных охот. Тропления обнаруживают высокую «организованность» в выборе путей перемещения по охотничьему участку. Так, в Кавказском заповеднике на переход по тропе волков от логова в альпийскую зону (расстояние около 2,5 км) человек затрачивал 50—55 мин. Аналогичный подъем по произвольному маршруту занимал около полутора часов. Примечательно при этом то, что, используя переходы волков, наблюдатель за 3 часа встречал от 5 до 15 оленей и несколько кабанов. На произвольно выбранном маршруте за это же время более 5—6 животных встретить не удавалось [Кудактин, 1979]. Для своих переходов и поиска добычи волки используют тропы копытных, дороги, просеки, горные хребты и другие удобные для передвижения места, которыми пользуются постоянно. Таким образом, на участке обитания семьи формируется постоянная сеть троп, которую звери хорошо знают. Надо отметить, что вновь поселившиеся волки перемещаются по тропам ранее обитавших здесь зверей, т. е. ведут себя стереотипно [Гурский, 1969].

Перемещение стаи по территории охотничьего участка направлено на более равномерную его эксплуатацию и минимальную возможность встречи с соседними стаями. В зависимости от численности копытных срок обследования участка может быть различным. Так, на севере Анадырской низменности стая из шести волков контролировала шесть стад домашних северных оленей на площади около 7500 км², звери последовательно посещали каждое стадо в среднем через 12—15 дней (Н. К. Железнов, устн. сообщ.). В Кавказском заповеднике стая из шести зверей обследовала охотничий участок площадью 100 км² за 5—7 дней. У крупной добычи (лось, олень, кабан) стая, если ее не тревожат, задерживается на несколько дней. Обследование различных частей участка обитания проходит с разной интенсивностью и определяется сезонно-стациональным размещением копытных. Выходы и обследования территорий, примыкающих к участку, редки, но регулярны. Именно они позволяют осуществлять межстайные контакты и в обычных условиях поддерживать территориальную разобщенность участков, т. е. существование «буферных зон» [Mech, 1977, b]. Буферные зоны — территория шириной до 2—3 км между участками соседних стай — регулярно посещаются зверями разных объединений, однако такие визиты непродолжительны, и,

по-видимому, их основная цель — маркировка определенных точек на своем участке и их обследование [Дубровский, 1980]. Объяснение отсутствия охот в буферных зонах опасностью межстаинных конфликтов [Mech, 1977 в, 1979], по-видимому, верно лишь отчасти. При обилии копытных на самом участке и наличии удобных мест охот волкам нет нужды выходить в поисках добычи за границы своей территории. Например, в Казахстане волки не посещали места массового отела сайгаков, находившиеся в 2—5 км от границы их участка, хотя вероятность конфликтов была полностью исключена из-за отсутствия волков по соседству. В экстремальных условиях (сильное увеличение плотности хищников и отсутствие из-за этого возможности к расселению, резкое снижение численности жертв) участки расширяются, перекрывая друг друга не только за счет буферных зон, но и в своих основных частях [Mech, 1977b; Peterson, 1977]. Это и приводит к увеличению межстаинных конфликтов нередко со смертельным исходом [Mech, Peterson, 1975; Mech, 1977a; Harrington, Mech, 1979].

Кроме сети постоянных «основных» [Joung, Goldman, 1944] троп, используемых волками для переходов по участку и поиска добычи, на территории обитания стаи существует еще несколько центров активности зверей. Часть таких центров (первичные, вторичные и временные логовища) связаны с наличием выводка и функционируют лишь в период размножения и воспитания щенков, другие (места постоянных дневков («волчьи загоны»)) используются в течение всего года.

Первичное логово. Устройство, размер и место расположения логовищ различны и зависят от конкретных условий местообитания. Общими требованиями волков к устройству логова является: скрытое, малопосещаемое человеком местоположение, наличие водного источника и надежной защиты от неблагоприятной погоды, наличие корма. Подход к логову чаще бывает скрытый — гниющих остатков мяса, костей и других предметов, выдающих его близость, обычно нет. Вместе с тем имеются исключения, когда логовища находят непосредственно у селений, полевых станов, автодорог и в других часто посещаемых человеком местах. Замечено, что старые звери выбирают наиболее отдаленные и глухие уголки, очень тщательно маскируют свое присутствие в районе логова. Менее опытным молодым зверям достаются участки худшего качества. Такие родители менее скрытны, и уже через 2—3 недели после рождения щенков набивают к логову заметные тропы [И. С. Козловский, А. Р. Волков, устн. сообщ.]. В разных географических зонах типы устройства логовищ определяются природными условиями (рис. 152). В тундре — это нора, в тайге — тоже нора или углубление под корнями, стволом упавшего дерева, в горах — щель между камнями. Типовое постоянство логова, отмеченное в некоторых регионах [Каал, 1979], видимо, не является наследственным [Филимонов, 1980а] и сильно зависит от приобретенных матерями зверями привычек.

Волки хорошо знают свою территорию, и поэтому, когда их потревожат, переносят щенков в новое, вторичное логово. Благоприятных мест

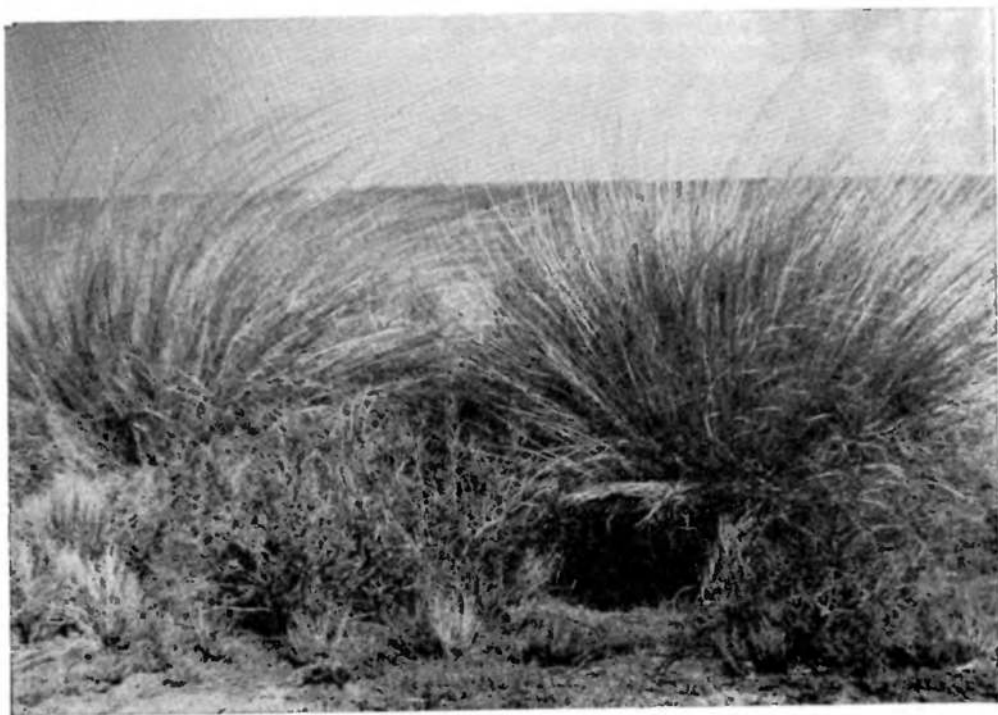


Рис. 152. Постоянная нора волка в полупустыне Казахстана

Фото А. А. Карпова

для устройства логовищ, видимо, немного, и волки десятилетиями упорно селятся в одних и тех же урочищах. Например, в Кавказском заповеднике в 1973 г. логово на горе Лугань было найдено по описанию Н. Я. Динника [1914], сделанному еще в прошлом столетии. После полного и частичного истребления матерых участки занимают молодые или пришлые звери. При этом новые владельцы территории используют ее точно таким же образом, как и хозяева. Территориальный консерватизм в равной мере характерен как для самок, так и для самцов. Известны случаи, когда на участке неоднократно брали выводок, убивали волчиц, но матерый приводил новых, семья восстанавливалась и характер использования участка оставался прежним [Гурский, 1969; Бондарев, 1979; Кудактин, 1979].

Волчьи логовища (в соответствии с размерами участков) располагаются обычно не ближе 10–15 км одно от другого. Вместе с тем известны случаи находок выводков по-соседству. Так, в Литве при высокой плотности зверей их логовища находили в полутора километрах одно от другого [Прусайте и др., глава 8]. То же отмечено в Якутии в районах

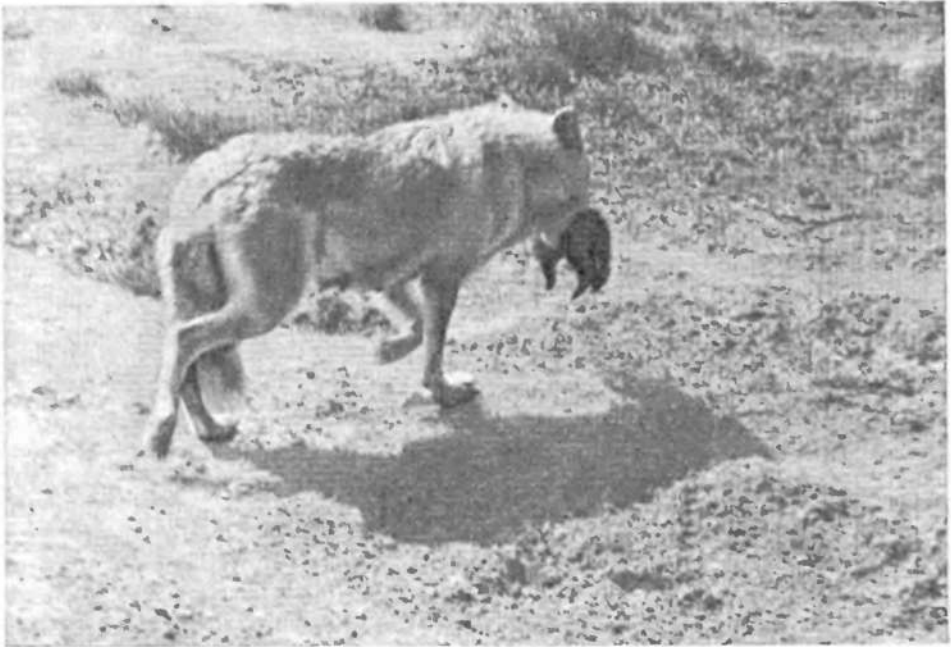


Рис. 153. Волчица, перетаскивающая щенка

Фото В. Козбина

с высокой плотностью зайца-беляка [Лабутиц, 1965]. Видимо, расстояние между логовами, как и площадь охотничьего участка, зависит от плотности популяции и наличия пищи [Калецкая, 1973]. Считают, что близкое расположение логовиц чаще происходит при поселении родственных волчиц [Зворыкин, 1939; Козлов, 1949]. Это наблюдение подтвердили в США с помощью радиотелеметрии [Fritts, Mech, 1981].

Временное логово служит приютом щенкам после того, как через 2–2,5 месяца матери переведут окрепший выводок на новое место. Перемещения эти закономерны и далеко не всегда вызваны беспокойством со стороны человека (рис. 153). Там, где волков беспокоят, выводок начинает кочевать раньше, временное логово может быть не выражено, так как звери переходят к бродяжничеству, меняя стереотип поведения и суточную активность [Зворыкин, 1939; Рыковский, 1980]. Место, куда перемещается выводок из первичного логова, в котором происходило ичнение, называют по-разному: «место встреч» [Theberge, Fall, 1967; Mech, 1970], «утолока» [Федосенко и др., 1978], «временное логово» [Кулдакци, 1979]. В старой литературе место нахождения выводка от рождения до самой зимы именовалось или «гнездом» [Новиков, 1879], или «логовом» [Кульбицкий, 1967]. Позже С. И. Огнев [1931] под «гнез-

дом» понимал место щенения и выкармливания щенков молоком и «логовом» — окружающую гнездо крещь, где волчата держатся до перехода на кочевой образ жизни. В зарубежной литературе распространен термин «место встреч» (*rendez-vous site*), однако значение его трактуется неоднозначно. Мьюри [Murie, 1944], который ввел этот термин, обозначил им место встречи разбившейся во время охоты стаи — собственно дневку. Тиберж и Пимлотт [Theberge, Pimlott, 1969], Мич [Mech, 1970] обозначают им район пребывания волчат в послелоговищный период. Каждое новое место, где выводок живет после оставления первичного логова (рис. 154), является временным центром, около которого держится вся семья. Места временного пребывания выводка легко обнаруживаются по вою волчат, тропинкам к водою, покопкам, игровым площадкам, останкам копытных. Расстояние, на которое перемещается выводок, покинув первичное логово, измеряется несколькими сотнями метров или километров. Так, в горах выводки перемещались на расстояние 0,4—3,0 км от первичного логова [Кудактин, 1979; Вырыпаев, 1981].

На участке обитания семьи, кроме первичных и вторичных логовищ, есть места постоянных дневок, которые с той или иной интенсивностью звери используют как в период размножения, так и после него. Места дневок сочетают хорошие защитные условия и обзор местности. В вятской тайге дневки были в куртинах непролазной еловой поросли, откуда волки могли наблюдать округу, оставаясь неуязвимыми [Павлов, 1976]. В Актюбинской обл. звери часто дневали у кромки оврага или на вершине холма вблизи густых зарослей гребенчука, с хорошим обзором местности, [Филимонов, 1980]. На Западном Кавказе дневки волков приурочены к гребням хребтов, крупным камням [Кудактин, 1979]. В тундре — это высокие сопки, вершины холмов [Лабутин, 1965; Макридин, 1978]. Дневка обычно используется матерями, которые, находясь недалеко от логова, контролируют подходы к нему. Зачастую места дневок сохраняются на протяжении ряда лет.

«Волчьи загоны». Волки могут охотиться практически по всей территории участка. Вместе с тем на участке их обитания существуют места, особо благоприятные для охоты, где особенности местности облегчают добывание копытных: заросли и мелкие складки рельефа, позволяющие скрытно подкрасться или подкарауливать жертву; обрывы, осыпи, крутые склоны оврагов, которые облегчают преследование. В «волчьих загонах» [Кудактин, 1978] хищники убивают до 40% своих жертв. Подобных мест постоянной охоты немного, но их наличие характерно для дальневосточной тайги [Абрамов, 1940; Кучеренко, Зубков, 1980], гор Алтая [Собанский, 1975] и Кавказа [Кудактин, 1978; Бараташвили, глава 8], полупустынь Казахстана и Средней Азии [Слудский, 1962; Филимонов, 1980]. Волчьи загоны сохраняются на протяжении многих лет и представляют собой важный составной элемент охотничьего участка.

Перечисленные центры активности на участке обитания волчьей стаи свойственны различным условиям, а схема их размещения одина для любых ландшафтов (рис. 155, а, б).



Рис. 154. Волчата у логова

Фото И. А. Мухина

Для поддержания описанной территориальной структуры в популяции волков, кроме прямых контактов и акустической сигнализации, используется ольфакторное мечение [Овсянников и др., глава 5]. Как показали наши тропления в Смоленской обл., 35—40% мочевых точек приурочены к местам постоянных переходов волков (перекрестки дорог, стыки лесных массивов). Активное мечение дорог отмечено и Мичем [1975]. Погрёбы, которые рассматривают как визуальное дополнение к ольфакторным меткам [Mech, Peterson, 1975, 1977], сопровождают лишь немногие мочевые точки (рис. 156). При анализе размещения погрёбов по территории участка обитания волков в Казахстане замечено, что большинство их расположено на пограничной территории с соседними стаями, а вблизи большинства основных центров активности (в районе логовиц в местах дневок) погрёбов почти нет. Это подтверждает значение погрёбов как пограничной метки. Примечательно, что на границе территории, за которой отсутствуют соседи, погрёбов также нет. Мы также заметили, что в 1974—1977 гг., когда численность волков на стационаре была низкой, погрёбы отмечались в 6—45 км от логова как по восточной, так и по западной границе. Позже, когда численность зверей возросла, погрёбы на восточной части участка не изменили своего расположения при наличии четкой ландшафтной границы в виде крупных оврагов, ограничивавших возможности волчьих проходов на участок. По западной же границе, проходящей по равнине, остающиеся на возвышениях погрёбы не перекрывали всех возможных проходов на участок. Именно здесь в 1978—1980 гг. число погрёбов несколько увеличилось, причем они появились в 1—2,5 км от логова. Кроме границ участка погрёбами волки постоянно метят места успешных охот. Как на стационаре в Казахстане, так и в Кавказском заповеднике, многие территориальные метки систематически обновлялись на протяжении почти десятилетия.

Распределение экскрементов, так же как и других ольфакторных меток, по участку обитания неравномерно. В центре участка они встречаются чаще, чем по периферии. Это обусловлено тем, что большое количество экскрементов волки оставляют вблизи центров активности (у логовиц и мест дневки). Интенсивно метятся экскрементами тропы волков, проходящие по центру участка. Так, если на волчьих тропах у границ участка на 2—4 км учтено не более одной порции (т. е. экскременты встречались не чаще, чем на любом произвольно выбранном маршруте), то на тропах в центре участка на 1 км тропы в разные годы мы учитывали в среднем 11 порций. На то, что в данном случае экскременты были территориальной меткой, указывает постоянство их возобновления (в одной точке мы находили до трех одновременно оставленных порций). Кроме того, только на таких тропах звери оставляют экскременты на кустах, что А. А. Слудский [1962] рассматривает как дополнительную визуальную метку, характерную для открытых аридных ландшафтов. Э. Шмит [1981] считает частую встречу на тропе экскрементов разной давности признаком близкого расположения логова, т. е. территории, активно оберегаемой матерями.

Наличие и периодичность маркировки территории зависит от плотности популяции и сезона года. Интенсивность мечения территории возрастает весной, в период размножения, когда метки обновляются с интервалом в 3—5 дней [Кудактин, 1979]. Летом частота мечения снижается и повышается вновь к осени, достигая максимума в период гона [Mech, Peterson, 1979].

В целом территориальное мечение направлено на снижение непредвиденных контактов между особями и стаями, повышает организацию пространственной структуры популяции.

В популяции волков, кроме оседлых, входят неразмножающиеся не территории звери¹. Образ их жизни и особенности

¹ Термин «нетерриториальные» волки — обычно молодые неразмножающиеся звери, объединяющиеся во временные группы — не точен. Эти животные отличаются от строго территориальных особей, образующих семьи, иным, менее четким использованием территории, большей ее площадью. Углубленное изучение этой категории волков позволит, вероятно, характеризовать экологические и поведенческие особенности особей, пока объединяемых в сборную категорию нетерриториальных зверей (*Прим. ред.*).

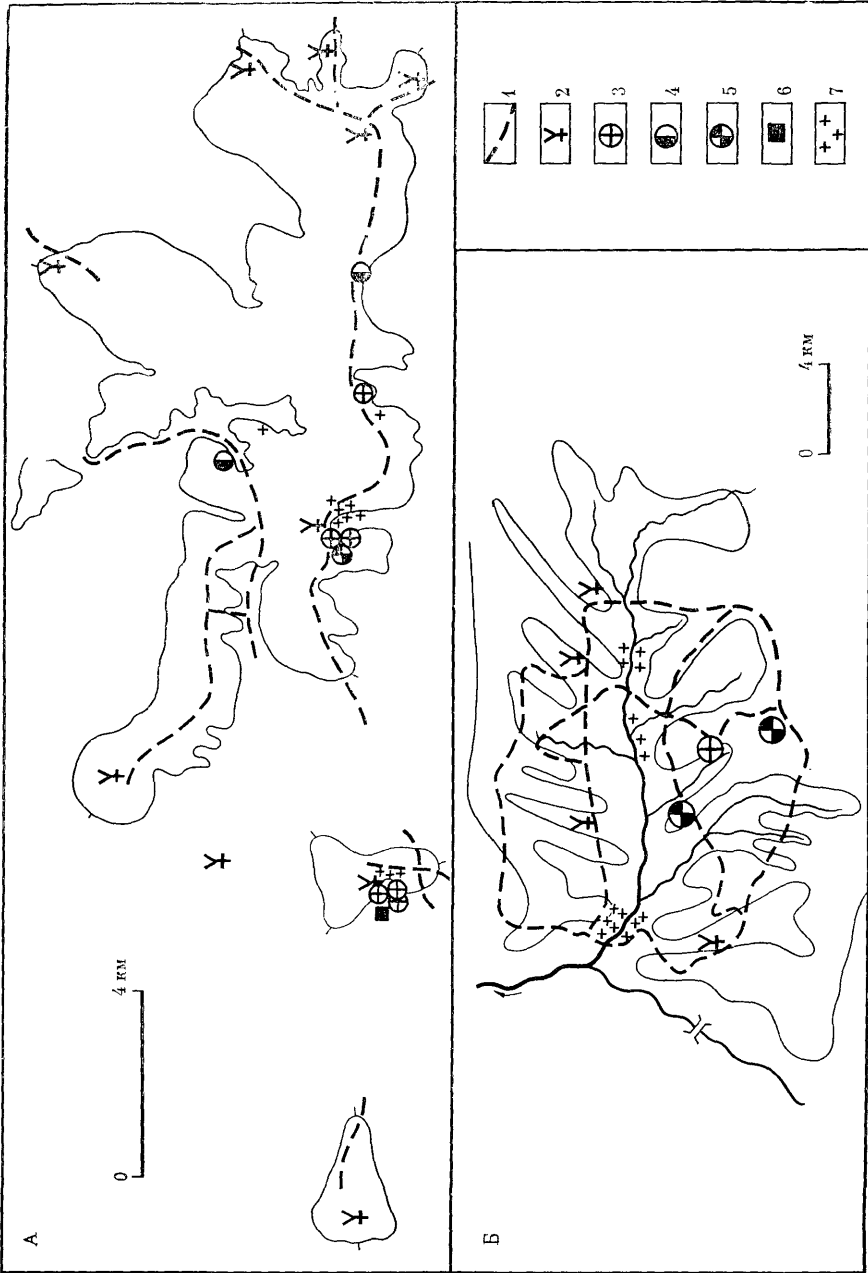


Рис. 155. Схема участка обитания семьи волков в Актыубинской обл. (А) и в Казахском заповеднике (Б)
 1 — тропы; 2 — погребы; 3 — основное логово; 4 — вторичное логово; 5 — временное логово; 6 — место постоянной дневки;
 7 — волчьи загоны



Рис. 156. Погрёб и мочевая точка у тропы на участке обитания семьи волков в Калининской обл.

Фото А. И. Ильенко

использования территории слабо освещены, хотя сам факт существования подобных зверей известен давно [Зворькин, 1939; Макридин, 1959, Слудский, 1962; Гурский, 1969; Меш, 1970]. Обычно они широко перемещаются, избегая встреч со стаями. Существует мнение, что число нетерриториальных волков находится в прямой зависимости от плотности популяции и наличия незанятой стаями территории [Меш, 1971]. Нетерриториальные звери — это обычно переярки и взрослые неразмножающиеся особи, изгнанные из стаи. Они нередко объединяются в группы по 2—5 особей, образуя временные стаи различного состава. Так, в Кавказском заповеднике два волка из группы в три особи были 2—3-летними самцами, а в другой группе — три сказались 2—3-летними самцами, четвертой была самка двухлетка. В стае из семи зверей, шесть из которых были убиты, находилось три самца 2—3-летнего возраста, две 2-летних самки и матерый самец. Указанная стая специализировалась на добыче лошадей и в течение месяца убила 18 животных [Кудакин, 1977, 1981].

Нетерриториальные звери занимают обычно периферийные части охотничьих участков семей, поставлены в худшие кормовые условия, больше кочуют и, видимо, являются резервом популяции и «пионерами» в

освоении новых территорий. Возможности убить крупное животное у них значительно ниже, чем у матерых или стаи, и это обстоятельство может быть стимулом для их объединения в группу, или к использованию более доступной добычи — домашних животных или падали. Наличие этих более легких источников пищи способствует выживанию большого числа зверей, ведет к изменению стереотипа поведенческих реакций.

Перемещения. Нетерриториальные звери, в первую очередь, перемещаются на далекие расстояния. Так как их доля в популяции может достигать 40% [Stenlund, 1955; Mech, 1970], есть основания говорить о высокой в целом подвижности волков, особенно в периоды разреженного состояния их популяций или, наоборот, переуплотненности. В Северо-Западных Территориях Канады, например, зафиксированы перемещения двух прибылых по прямой на 300 км [Куут, 1962], а в провинции Альберта радиомеченый прибылой самец, державшийся на родительском участке с 8.III по 17.V (21 локация), 7.VIII был сбит автомашиной в 670 км южнее [Van Camp, Gluckie, 1979].

Наиболее далекие миграции в нашей стране известны для тундрового волка, передвигающегося за северным оленем на 70 и 150, иногда до 200—300 км [Семенов, 1954]. Протяженные кочевки описаны в Казахстане. Так, зимой 1941 г. крупные, серого окраса «сибирские» волки появились в Джамбулской обл.; осенью 1942 г. хищники в массе переселялись с Северного Кавказа, Ростовской и Волгоградской обл. в сторону Актюбинска. Крупные европейские звери хорошо отличались от мелких и рыжих местных [Афанасьев и др., 1953]. В 70-х годах, наоборот, звери из Казахстана мигрировали на север, вселялись в освобожденные от хищников степи Западной Сибири и Алтая [Бондарев и др., глава 8]. Расселение волков в тайгу Западной Сибири на сотни километров регистрировал И. П. Лаптев [1958]: звери проникали на север Томской и Тюменской обл., однако из-за глубокоснежья и безлюдности они там не удерживались.

Суточный ход волков в различных природных зонах изменяется от 0,8—40 км [Сысоев, 1968] до 20—200 км [Pulliainen, 1963]. Протяженность суточного хода волков в различных условиях изучил С. Г. Приклонский (устн. сообщ.). Наблюдения проведены при зимнем маршрутном учете (ЗМУ) преимущественно в феврале — первой декаде марта и характеризуют экологию волка в период гона и до щенения волчиц. Число одиночных зверей в популяции составило по пятилетиям: в 1966—1970 гг. — 63, в 1971—1975 гг. — 54,7, в 1976—1981 гг. — 46,4%, т. е. оно снижалось соответственно проходившему в 70-х годах восстановлению популяции хищника (табл. 63).

Средняя протяженность суточного следа волка за изучаемый период была 18,54 км. Географические различия протяженности следа волка незначительны (6% максимум). Они, вероятнее всего, отражают различия степени беспокойства зверей. Действительно, средняя длина суточного следа волков, которых преследовали охотники, составила 32,6 км, что на 76% больше средней величины ($n=19$). О влиянии фактора беспокойства на увеличение протяженности суточного следа свидетельствует также тот факт, что при движении волков по открытой местности от одной деревни до другой протяженность суточного следа в среднем равна 25,6 км, в лесу — без выхода на открытые пространства — 14,7 км. Лес — лучшая защита от беспокойства людьми. Этим и объясняется в основном разница в приведенных цифрах. Сопоставление показателей суточной активности с плотностью

Таблица 63. Протяженность среднего суточного хода волка в европейской части РСФСР по материалам троплений 1966–1981 гг. ($n = 857$)

Регион	Протяженность суточного следа, км			
	одиночные	пары	стаи	средняя
Таяжный	15,1	17,4	19,6	18,4
Предуралье и Урал	16,2	19,3	18,4	18,4
Северо-Западный, лесной	16,1	22,1	19,2	19,6
Центральный	18,3	21,1	18,2	19,0
Юго-Западный, лесостепной	18,1	21,2	18,5	19,2
Юго-Восточный, степной	18,7	19,9	19,7	19,0

сельского населения показывает, как считает С. Г. Приклонский, что, чем выше эта плотность, тем больше протяженность суточного следа. В областях с низкой плотностью населения средняя протяженность следа равна 18,1, со средней — 18,8, с высотой — 19,5 км ($n=196$).

Закономерно различается протяженность суточного хода разных по численности групп волков. Во всех регионах наименьшей протяженностью характеризуется суточный след одиночного волка. Стаи волков численностью от трех и более особей в среднем перемещаются интенсивнее. Протяженность суточного следа стай на 11% выше, чем у волков-одиночек. Вероятно, передвижение в стае легче (физически), и это — одна из причин выявленного различия. Наиболее существенное различие зарегистрировано в таяжном регионе, где разница между средней протяженностью следа одиночки и стаи составляет 27%. Наибольшей протяженностью суточного хода характеризуются пары волков. Помимо более легкого передвижения пары по сравнению с одиночкой, вероятно, сказывается увеличение активности гонных зверей. В среднем по всем регионам протяженность следа пары на 18% больше, чем у одиночки.

Важнейшее влияние на подвижность волков оказывает обеспеченность кормом. Еще в прошлом веке охотники, стремясь удержать волчьи выводки на месте, выкладывали приваду — суточный ход зверей ограничивался перемещениями от привады к дивке. В настоящее время, когда основу питания волка почти повсеместно составляют дикие копытные, длина его суточного хода изменяется в зависимости от их обилия. Так, при высокой численности лося суточный ход волка более прямолинейен и короток [Кочетков, 1980], чем в годы, когда лосей мало. Время, затрачиваемое на переходы и охоту, а следовательно, и суточный ход, больше у крупных стай волков, чем у мелких. Этот вывод подтверждают и приведенные данные С. Г. Приклонского. При сосредоточении копытных на ограниченной территории хищники сокращают перемещения и держатся здесь же. Это видно в местах концентрации на зимовках оленей [Кудактин, 1979] или лосей [Постников, Теплов, 1960].

Подвижность популяций тех волков, которые связаны с мигрирующими копытными, требует особого рассмотрения. Ведь когда сайгаки или дикие северные олени мигрируют с летних пастбищ на зимние, или наоборот, необходимость следования волков за кормом вступает в противоречие с привязанностью размножающейся части популяции к территории. Однако большинство исследователей до сих пор считают закономерными сезонные миграции волков за кочующими на сотни километров

стадами сайгаков и северных оленей [Слудский, 1962; Rausch, 1967; Kelsall, 1968; Макридин, 1978; и др.]. Многие зоологи описывали регулярные кочевки волков и в горах соответственно сезонным вертикальным перемещениям диких и домашних копытных [Верецагин, 1959; Котов, 1965; Наумов, 1967; и др.]. Сопряженные миграции копытных и волков, казалось бы, ни у кого не вызвали сомнений. Вместе с тем трудно предположить, что образ жизни волка различается столь сильно в разных ландшафтах — от полной оседлости в лесной и степной зонах до многокилометровых миграций в тундре и полупустыне. В действительности и в горах волки следуют за копытными только до известных пределов. Спускаясь осенью вниз, они гор все-таки не покидают [Шнитников, 1936]. В зимний период, когда копытные откочевывают в нижний пояс леса, хищники сокращают вдвое размеры используемого участка, оставляя его высокогорные части [Кудактин, 1979]. Таким образом, различная интенсивность использования участка по сезонам года, в какой-то степени создает видимость вертикальных миграций волков.

В тундре и полупустыне миграции копытных настолько протяженны, что участки обитания волков не могут одновременно включать летние и зимние их пастбища. Многолетними стационарными наблюдениями в Казахстане мы получили факты, подтверждающие привязанность территориальных волков к участкам обитания. Одни и те же семьи из года в год занимают свою территорию. Они остаются здесь и после ухода сайгаков, по крайней мере до конца декабря (срок наблюдений). За мигрирующими же на зимовку стадами сайгаков следуют нетерриториальные, преимущественно молодые звери. Так, прибылые и переряжки среди отстрелянных на зимовках составили 57,4% ($n=54$), а в северной части Бетпак-Далы, где сайгаков не было, — лишь 30,9% ($n=42$). О концентрации на зимовках молодых зверей-мигрантов говорит и отсутствие беременных среди отстрелянных там в марте самок [Слудский, Фадеев, 1981].

Таким образом, процессы, происходящие в популяции волков после откочевки их жертв, подобны происходящим в лесной зоне при резком снижении численности копытных [Меш, 1977]. После резкого падения численности белохвостого оленя число одиночных волков в популяции снизилось почти в семь раз (до 6%) за счет их откочевки. На территориях с мигрирующими копытными вслед за сайгаками также уходит большая часть нетерриториальных зверей. Что же касается перемещения оседлых волков за мигрирующими копытными, то они не выходят, как правило, за пределы участков обитания. Впечатление о сопряженной миграции жертвы и хищника создается на стыках участков соседних стай, где происходит своего рода эстафетная передача мигрирующих сайгаков от одной стаи к другой. И все же иногда наблюдаются кочевки и территориальных волков не только в тундре [Макридин, 1959], но и в пустынях. Так, зимой 1979 г. В. К. Гарбузов (устн. сообщ.) наблюдал перемещение нескольких стай волков из песков в пойму р. Тургай (около 200 км), где, кроме остающихся иногда на зиму отдельных групп сайгаков, замещающими кормами волку служит кабан и трупы домашних животных, отсутствующие в песках, где волки держатся летом.

Перемещения волков составляют часть территориального поведения и необходимы для обследования участка обитания, проверки и возобновления меток и т. д. При сокращенной численности зверей перемещения территориальных животных увеличиваются, возрастает их подвижность [Калецкая, 1973]. При повышении же плотности населения из-за территориальных столкновений с соседними волками размеры участков уменьшаются [Theberghe, Strickland, 1978]. Казалось бы, при этом подвижность зверей должна бы сократиться. Но рост напряженности территориальных взаимоотношений вынуждает животных чаще обследовать свой участок, возобновлять территориальные метки. Многолетнее изучение волков на о-ве Айл-Ройал [Mesh, 1978; и др.] выявило тонкие механизмы авторегуляции их численности посредством изменения внутрипопуляционных отношений, воспроизводства, смертности молодых, а также подвижности животных.

Увеличение плотности сопровождается появлением большого числа одиночек-мигрантов¹. Примечательна судьба волчат одного выводка, помеченных нами в Казахстане в 1977 г. Из их числа три самки в 1977—1979 гг. наблюдались на родительском участке (одна из них покидала его в 1978 г., но в 1979 г. вернулась назад); еще одна самка и оба самца покинули участок, и самцы были добыты в 170—190 км от места мечения (один — в октябре 1978 г. в паре с самкой, а другой — в мае 1979 г. у логова).

Резко возрастающая подвижность нетерриториальных зверей при общей высокой плотности — мощная адаптация вида к расширению ареала. Мы наблюдали подобный подток мигрантов зимой 1976 г. на Вяземском участке Смоленского Госохотхозяйства, где одновременно обитало не более четырех волков, однако в течение зимы на этом участке с вертолета отстреляли 28 зверей. В приведенном примере широкие перемещения волков вызывали не только их общая высокая численность и наличие доступных жертв (интродуцированные олени), но так же очень интенсивное преследование хищников.

При преследовании человеком волки, с одной стороны, начинают кочевать шире, с другой — они ограничивают подвижность, концентрируются в безлюдных местах и не выходят за пределы безопасного участка. Усиленное перемещение территориальных волков вызывается тем, что постоянное преследование технически оснащенными охотниками вызывает дефицит безопасности. В этом случае изменения в подвижности волков аналогичны изменениям, происходящим при недостатке корма, однако несколько отличаются по времени активности. Если при недостатке корма суточный ход волков возрастает за счет поиска корма и волки ложатся вблизи своей добычи, иногда даже охраняют ее [Кудактин, 1981], то при появлении человека звери уходят на 10—15 км от добычи [Рыковский, 1978, 1980], существенно увеличивая свой суточный ход. Нередко при усиленной на них охоте звери кочуют так широко, что уже трудно говорить о площади участка их обитания. Например, в 1973 г. стая волков, обитавшая на севере Медынского района Калужской обл., при преследовании ее начала совершать суточные переходы протяженностью до 50 км, заходить и задерживаться в прилегающих районах той же Калуж-

¹ Рост числа одиночек характерен, видимо, не только для переуплотненных, но и для сокращенных популяций.

ской, а затем Московской обл. На основном участке обитания стая ненадолго появлялась, примерно один раз в месяц. Кроме того, увеличение подвижности оседлых волков проявляется в поведенческой «акселерации» волчат [Рыковский, 1980]. Это происходит при сильном постороннем вмешательстве.

Итак, в условиях интенсивного преследования человеком и недостатка защитных угодий все волки увеличивают свою подвижность. У петерриториальных зверей это выражается в выселении в более безопасные места и в дальней миграции, у территориальных — также в увеличении суточного хода и площади участка обитания.

Последствия нарушения структуры популяций волка

Распространение волков-собачьих гибридов. Скрещивание собак со своим диким предком — волком — в природе давно известно науке в нашей стране и за рубежом, но до конца 50-х годов нашего столетия оно наблюдалось у нас редко. Это явление обусловлено значительным снижением человеком численности волков, сопровождавшимся распадом волчьих стай, нарушением половой структуры популяций хищника. Недостающих волков при формировании пар начали заменять собаки [Dennler, 1966; Марсо, 1969; Nowak, 1967; Soldatovic et al., 1970].

В послевоенный период единичные случаи обнаружения гибридных выводков в природе отмечались в 1953 и 1957 гг. в Краснодарском крае [Котов, Рябов, 1959; Рябов, 1963], в 1955 г. — в пойме Сырдарьи [Ишуниц, 1961], в 1964 г. в Красноярском крае [Крутовская, устн. сообщ.], в Латвийской ССР [Кронит, 1971], в Ульяновской обл. [Абрахина, устн. сообщ.], во Владимирской обл. [Новиков, 1975]. В Краснодарском крае и Прибалтике выводки из гибридных щенят появлялись только там, где волков было мало. Судя по заготовленным шкурам, к началу 70-х годов волко-собак в Краснодарском крае стало больше [Злобин, 1971].

Черные, белые, пегие «выродки», а также особи с интенсивной красной окраской, напоминающей лисью, изредка встречались среди волков в Воронежской обл. и в прошлом [Барабаш-Никифоров, 1957]. Позже, с конца 50-х до начала 70-х годов, мы выявили уже 8 подобных очагов [Рябов, 1973а, 1978а, б]. К 1971 г. волки встречались в 14 (из 31) районах Воронежской обл., занимая примерно 30% ее территории. Их распространение носило мозаичный характер и полностью охватывало лишь юго-западную часть области. Плотность хищников в большинстве районов была менее 1 экз. на 1 тыс. км² и лишь в Ольховатском, Острогожском, Борисоглебском районах она достигала 3 особей. Очаги из волко-собак в этот период размещались повсеместно, за исключением северо-востока Воронежской обл. (рис. 157). Жили они с настоящими волками (9 случаев), с собаками и волком (1 случай) и самостоятельно (свыше 20 случаев), занимая место волка в природе. Многие гибриды с нетипичной для волка окраской легко выявлялись в природе на расстоянии.

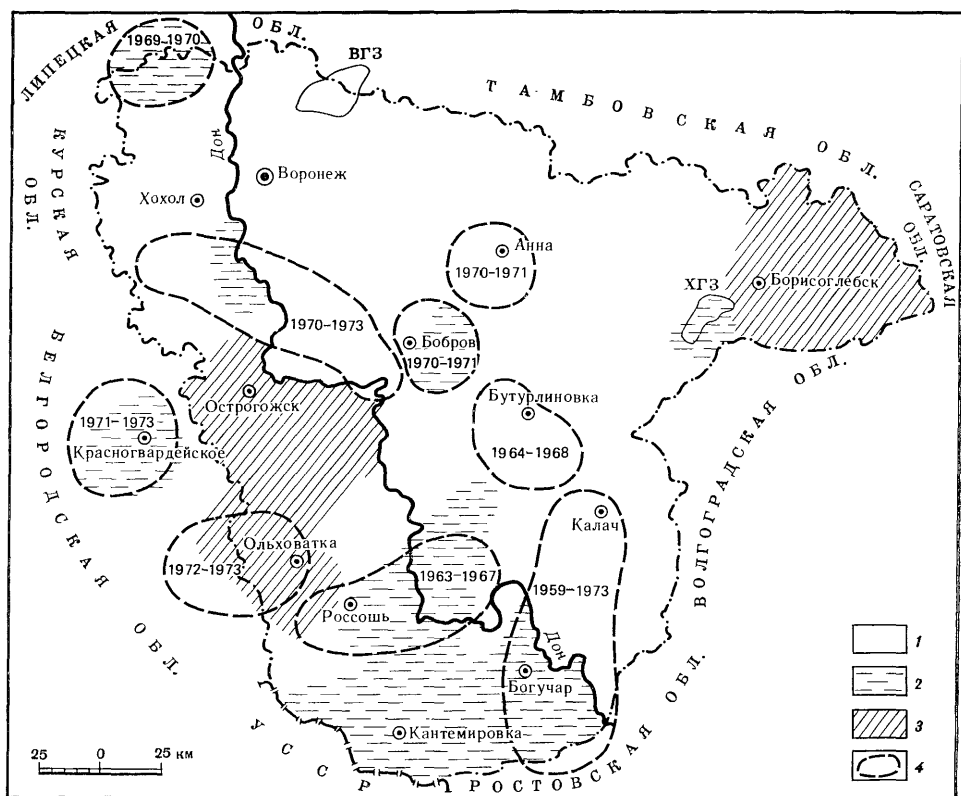


Рис. 157. Распределение плотности населения волков в Воронежской обл. к 1971 г. и очагов обитания волково-собачьих гибридов к 1974 г.

1 — волков нет; 2 — число волков меньше 1 экз. на 1000 км²; 3 — число волков от 1 до 3 на ту же площадь; 4 — граница очагов появления гибридов с указанием годов их существования; ВГЗ — Воронежский гос. заповедник; ХГЗ — Хоперский гос. заповедник.

Самостоятельно жившие в природе гибриды, похожие в равной степени на волков и собак, подчас отличались сугубо волчьим поведением: охотились на собак и поедали их мясо. А сходные внешне с волками хищники вели себя по-собачьи: прятались на диванку в полуразрушенной хате на окраине деревни и т. п.

В дальнейшем, в результате увеличения численности волков, случаи их гибридизации с собаками стали реже. К 1976 г. число освоенных и периодически посещаемых волками районов Воронежской обл. увеличилось до 20, занимаемая же площадь примерно до 50%. Волки концентрировались в этот период в основном в восточной, южной и юго-западной частях области, достигнув во многих местах плотности более 6 особей на 1 тыс. км² [Рябов, 1978а]. К 1976 г. сохранялось примерно пять

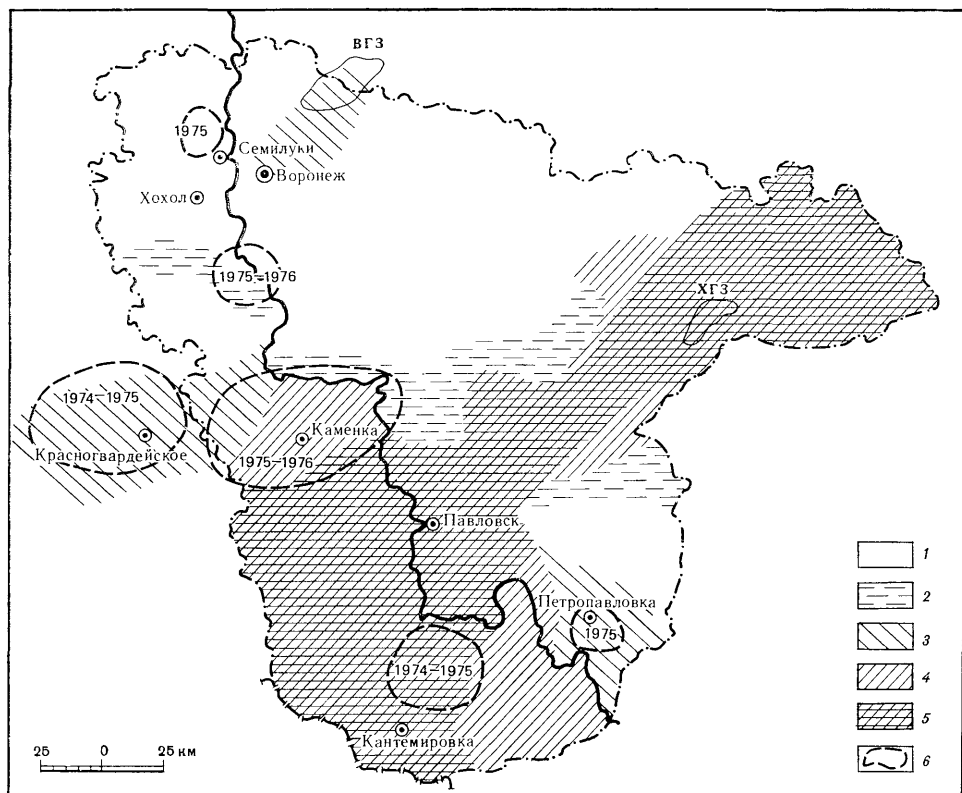


Рис. 158. Распределение плотности населения волков в Воронежской обл. к 1976 г. и очагов обитания волко-собачьих гибридов к 1977 г.

1 — волков нет; 2 — число волков меньше 1 экз. на 1000 км²; 3 — число волков от 1 до 3 на ту же площадь; 4 — то же от 3 до 6; 5 — больше 6; 6 — граница очагов, в которых появлялись гибриды (цифры — годы их существования)

очагов волко-собачьих гибридов (рис. 158). В четырех случаях гибриды регистрировались в природе вместе с волками, в 1 — с собаками и в 4 — самостоятельно. При совместной жизни гибриды чаще скрещиваются с волками, а не с собаками. Признаки дикого вида при гибридизации обычно доминируют, из-за чего гибриды восстанавливают облик волка. В том случае, когда невысококровные по волку гибриды живут в природе самостоятельно, возможно их вытеснение вновь пришедшими в эту местность волками, как одичавших собак или койотов [Silver, Silver, 1969]. Тогда они перемещаются ближе к населенным пунктам, где неизбежны более тесные контакты с собаками. В итоге гибриды могут частично «раствориться» среди бродячих и одичавших собак. Изредка волки контактируют с собаками и при относительно высокой своей численно-

сти. Идут на такое сближение дефектные особи волков, холостые самцы и, вероятно, гибриды с обличем волка. Всего в природных условиях Воронежской обл. было зарегистрировано 130 волко-собачьих гибридов и 8 их выводков, удалось добыть 51 взрослую волко-собаку и 42 щенка.

Почти повсеместно отмечались волко-собачьи гибриды и на территории, окружающей Воронежскую обл., хотя специальных наблюдений за ними сделано мало. Так, существовавший длительное время наиболее крупный Калачеевско-Петропавловско-Богучарский очаг частично охватывал и северо-западную часть Ростовской обл. [Рябов, 1973а]. В Белгородской обл. волко-собачьи гибриды регистрировались нами в двух очагах неподалеку от границы с Воронежской обл. Один из них заходил частично на территорию Ольховатского района Воронежской обл., другой охватывал край Красногвардейского и Алексеевского районов Белгородской обл. Впервые выводок волко-собак здесь был обнаружен в 1966 г. Но с 1971 по 1979 г. их было свыше десяти. На юго-западную часть Липецкой и, вероятно, Курскую обл. распространялся очаг волко-собачьих гибридов, отмечавшихся в 1969—1970 гг. и позже в Семилукском районе Воронежской обл. [Рябов, 1973а, 1978а]. Двенадцать гибридных зверей добыли в 1956—1962 гг. в Тамбовской обл. [Херувимов, 1972]. Десятки шкур таких зверей заготавливали в Саратовской, Волгоградской обл. [Злобин, 1971] и на Украине. Гибридизация волка с собакой на Украине и в Молдавии происходила неоднократно, и особенно часто в конце 50-х годов, после разрушения популяций волка: в нескольких районах Одесской обл., в Сарненском районе Ровенской обл., Тираспольском районе (Молдавия). Описаны четыре случая обитания в природе собак с гибридными щенятами и волком-самцом, волчицы с гибридным потомством, две жившие самостоятельно гибридные семьи (7 и 9 хищников). Всего зарегистрировано в природе 45 волко-собак, из которых удалось добыть 29 прибылых и 10 взрослых зверей [Гурский, 1975].

В азиатской части СССР А. Данилкин [1979] наблюдал за жизнью волко-собачьих гибридов, появившихся в лесах южного Урала (рис. 159) и специализировавшихся на добыче косуль. Родителями гибридов были крупный волк и небольшая беспородная собака. Н. Ишадов [1979] установил семь случаев спаривания волков с собаками в Туркменской ССР и именно там, где волки были малочисленны. В. И. Кузнецов [устн. сообщ.] отмечает, что среди пастоящих волков Бадхызского заповедника с 1975 г. стали встречаться более крупные хищники с несвойственными волкам окраской и поведением. Этот очаг существует и поныне. По данным В. Т. Носкова (1980; и устн. сообщ.) в 1978—1980 гг. волко-собачьи гибриды регистрировались в Бурятской АССР, где только в Джидинском районе охотовед А. Н. Шарпинский установил пять очагов их обитания.

Приведенные сведения (рис. 160) не могут претендовать на полноту. Судя по всему, распространение волко-собак в СССР шире указанного. Это подтверждается новыми данными М. П. Павлова [1982], участвовавшими случаями нестандартности волчьих шкур, определяемых заготовителями как «собачьи», а также нетипичным поведением хищников близ человеческого жилья и в лесу [Бибикова, 1979].

Экология волко-собачьих гибридов. В Воронежской обл. волко-собачьи гибриды появлялись в природе после контакта собак с волками-падальщиками и в дальнейшем вели сходный с ними образ жизни. У многих же гибридов, обычно с осени, появлялась потребность в активной охоте, не всегда связанная с недостатком корма на свалках. И хищники начинали нападать на домашних животных. Наиболее частыми их жертвами на Украине были ягнята, которых они убивали ночью, в сумерки, иногда днем [Гурский, 1975]. В Воронежской обл. гибриды,



Рис. 159. Волко-собаки, добытые в Челябинской обл.

Фото А. И. Ильенко

как и настоящие волки, убивали и поедали собак. Порой это был их основной корм.

Сформировавшаяся в 1970 г. близ г. Боброва Воронежской обл. стая из дворовой суки, волка и 8 прибылых гибридов кормилась сначала на свалке, когда же щенята подросли, начала нападать на скот. На кордоне Хреновского леса хищники неоднократно набрасывались на овец, выжидая из-за укрытия когда их выпустят из загона, после чего тут же, обычно в присутствии людей, их разрывали. Лежки устраивали в зарослях кустарников и скирдах соломы. Сходно вели себя хищники и в том случае, когда стаю составляли гибриды, рожденные в природе волчицей [Рябов, 1973а, 1978а]. Всего в этой области мы обследовали примерно 14 стай из настоящих волков и гибридов. В отдельных стаях отмечалось (часто они были нарушены человеком) от 2 до 12 хищников. Число волков и гибридов в известных нам группах составляло 1:1 (3 случая); 2:1 (3 случая); 2:2; 4:1; 3:2; 3:6; 2:10; 1:6. Как правило, это были родственные стаи, в которых помимо волчицы находились еще и волки-перейрки, иногда присоединившиеся позже взрослые самцы волков и прибылые гибриды. В некоторых стаях отмечались волко-собаки — перейрки, взрослые волки — самцы с гибридными самками. Известны неоднократные нападения смешанных стай хищников на поросят и свиней, овец, иногда телят. В январе 1963 г. близ с. Казинка Павловского района 3 настоящих волка с 2 прибылыми гибридами учинили налет на свиноферму. Утром свиноварки едва открыли двери и пришли на ферму, как туда же заскочили волки и успели поранить 24 свиноматки. 2.1 1970 г. два взрослых волка (самка и самец) вместе с двумя прибылыми гибридами проникли в кошару колхоза «Родина» Семилукского района. Они зарезали 17 овец и около сотни животных разогнали по полю. Всех хищников удалось убить с самолета. На отдых звери из таких стай располагались, как и волки, преимущественно в глухих местах.

Гибриды, жившие в природе самостоятельно, в Воронежской обл. регистрировались главным образом вблизи населенных пунктов многих районов (рис. 161).

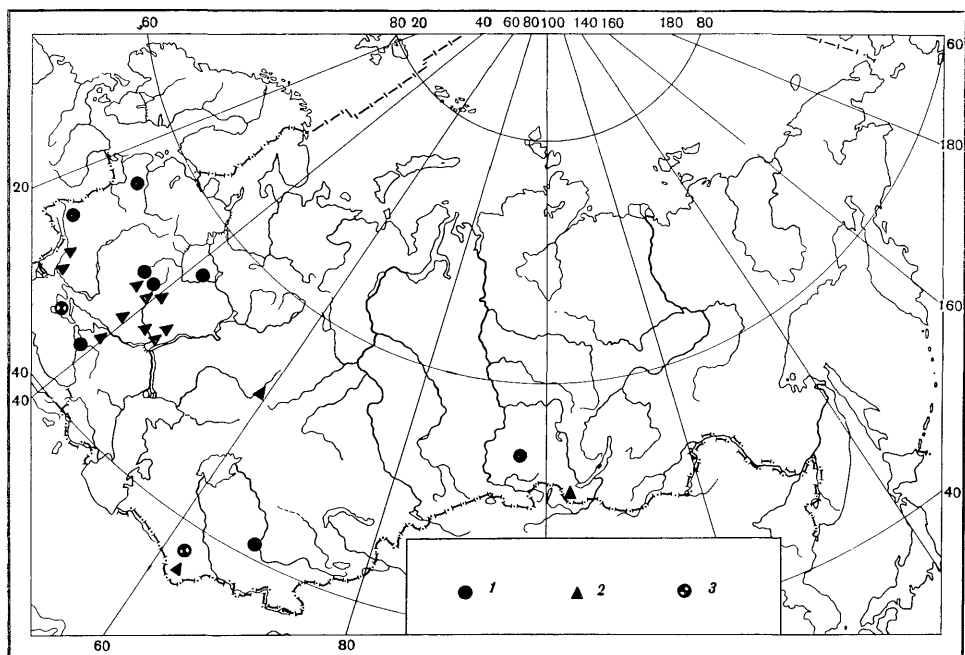


Рис. 160. Места регистрации волко-собачьих гибридов в СССР с 1953 по 1980 г.

1 — единичные случаи; 2 — неоднократные случаи; 3 — места обнаружения волков, контактировавших с собаками

Обитали они еще в Красногвардейском лесу Белгородской обл. [Рябов, 1973а, 1978а]. Обычно настоящих волков поблизости не было, но иногда здесь же держались смешанные стаи родственных волков.

С 1960 по 1975 г. на указанной территории находилось примерно 19 стай из волко-собачьих гибридов. В обстановке постоянного преследования гибридов-одиночек встречали во все времена года (по неполным данным) 18 раз, парами — 11 раз, по 3—8 раз, по 4—3 раза, по 6—5 раз, 7, 11, 12 особей — по 1 разу. Волко-собаки регулярно кормились на скотомогильниках, но были и такие, которые постоянно нападали на домашних животных. Ходили нередко днем гуськом один за другим, добычу обычно съедали тут же, после чего устраивались неподалеку на отдых. Всего зарегистрировано свыше 28 случаев нападения волко-собак на овец, 16 — на поросят, 18 — на гусей, 2 — на жеребят, 1 — на телят, 13 — на собак. Чаще хищники убивали по 2—3 овцы за пагуб, но были случаи и настоящих разбоев. Так, стая из 11 гибридов в конце лета 1960 г. вблизи с. Красноселовка Петропавловского района убила сразу 35 овец.

Гибридная «волчица», выкармливавшая щенят на территории колхоза им. М. И. Калинина Богучарского района (гибридного самца из этой семьи убили), в течение всей весны 1969 г. таскала со свинофермы поросят, резала преимущественно мелких животных по 2—3, реже 5—8 голов за пагуб. Возле норы с щенками валялось много поросятых и меньше овечьих костей, гусиные и куриные перья. Добывала она исключительно домашних животных, за которыми уходила от норы за 9—14 км. Ее можно было видеть иногда и днем. По сравнению с настоящими волками вела себя менее осторожно. Один из гибридов с покалеченной



Рис. 161. Волко-собачьи гибриды в Хохольском районе Воронежской обл. (зима 1970/71 г.)

Фото М. Е. Стародубцева

лапой приспособился жить на северной окраине г. Калача, где просуществовал 5 лет, став «горожанином». Прятался в густом кустарнике на берегу речки или на свалке труб. Питался преимущественно собаками, которых ловил здесь же, иногда днем. Людей опасался. Две крупные волко-собаки, скрывавшиеся в 1975 г. в лесополосах близ с. Петропавловка, тоже регулярно убивали собак в этом селе и на хут. Марьенково (на скот они не нападали). Помимо уже упомянутых мест отдыха гибриды выбирали для лежек нередко скирды соломы, а один из них прятался в полуразрушенной хате на окраине села.

По отношению к человеку волко-собачьи гибриды в большинстве случаев вели себя смелее, чем волки, что подтверждается появлением хищников вблизи населенных пунктов в светлое время суток и нападением на домашних животных в присутствии людей; иногда агрессивно-стью к человеку, выбором мест для логова неподалеку от построек человека, мест для лежек в самих постройках. Несомненно такое поведение, в значительной мере, обусловлено собачьей наследственностью.

В 1964 г. вблизи с. Старо-Толучеево Петропавловского района крупный гибридный «волк»-самец много раз нападал днем на гусей. Осенью, в момент очередного набега, к хищнику приблизился один из жителей села с топором в руках; после того как зверь бросился на человека, он был убит (устн. сообщ. М. А. Колосова). В марте 1968 г. охотник И. Банов выследил в Березовой балке Бутурлиновского района трех зверей-гибридов и тяжело ранил одного из них. При этом остальные не убежали, а бросились рвать погибающего собрата и тоже были убиты. В 1970 г. относительно легко удалось уничтожить волко-собак из-за их малой осторожности в Бобровском районе [Рябов, 1973а]. Однако И. Г. Гурский [1975]

указывает на большую хитрость гибридов в двух стаях в Одесской обл.: видеть их почти не удавалось, на вабу ни взрослые, ни «волчата» не отвечали, что весьма озадачило охотников. С другой стороны, облава на волко-собачьих гибридов в угодьях Петропавловского района ничем не отличалась по сложности от волчьей. Флажков они боялись.

Волко-собачьи гибриды, взятые малышами в Яблочинском лесу Воронежской обл. и выращенные в условиях неволи, очень любили своего хозяина, к чужим людям, как и почти все прирученные волки, были доверчивы, ласкались и позволяли себя гладить. Хорошо знали маршрутный автобус, который дважды в сутки проходил мимо и часто останавливался для того, чтобы показать пассажирам «волков». Звери привыкли получать от людей угощенье, поэтому охотно встречали их, прыгали, взвизгивали. Мясо ели всегда с присущей волкам жадностью, в том числе и собачье. В лесу ходили с хозяином на полной свободе и никогда не пытались убежать. Всегда реагировали на свежий след кабана, лося, лисцы, но, пройдя по нему немного, возвращались. С азартом охотились на кошек.

В Воронежской обл. мы не встречали волко-собак, существовавших за счет диких животных. В то же время на южном Урале они охотились на косуль. В отличие от настоящих волков они образовывали летом крупные стаи — до 18 особей. Преследовали жертву с голосом или молча¹. Гнались за косулями иногда на большое расстояние (до 1—4 км), что тоже не свойственно волку, но типично для собак. Зато в стаях, как и у волков, применялось «разделение труда»: загоны и засады на вероятном пути бегства жертвы [Данилкин, 1979]. Об этом же пишет и Ю. Новиков [1975], наблюдавший охоту волко-собак на лисиц во Владимирской обл. Гибридные «волки» в Одесской обл. успешно охотились на зайцев и лисиц. Пойманных зайцев хищники съедали на месте без остатка, лисиц же давили и зарывали, иногда съев семенники, реже печень. Изредка обнаруживались остатки растерзанных ими косуль, а у одного убитого гибрида желудок был целиком наполнен ее мясом [Гурский, 1975].

Вязались с собаками чаще одинокие волчицы, реже — самцы, а также гибриды обоего пола. «Дружба» завязывалась впервые зимой в период гона, обычно на скотомогильниках. Чистокровные и гибридные волчицы после спаривания с собаками воспитывали потомство самостоятельно. Волк-самец старался увести собаку с собой, и, если она его не покидала, выращивали щенят вместе. В дальнейшем они, как и волки, образовывали родственную стаю [Рябов, 1973а; Гурский, 1975]. Так же, по-волчьи, жили хищники, когда выростало потомство у гибридных родителей.

Контактировали с волками преимущественно крупные собаки, среди которых чаще отмечались нечистокровные немецкие овчарки, дворовые собаки, иногда гончие. Известны случаи вязки разноразмерных особей. Если кобель был маленьким, сука ложилась на живот или стояла ниже на косогоре, как на лестнице. Сроки размножения, свойственные чистокровным волкам, сохранялись в природе лишь при скрещивании волчиц с собаками. При обратном сочетании, а также у гибридов, они значительно уклонялись, что дает основание ставить гибридов ближе к собакам, способным размножаться в любое время года [Рябов, 1979а]. Судя

¹ Известные нам гибриды первого и второго поколения как щенки, так и взрослые были и взбрыкивали только по-волчьи.

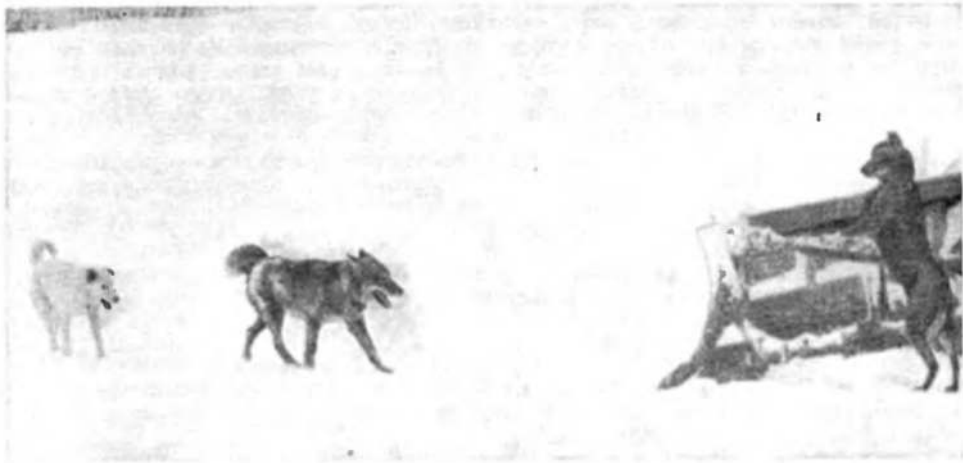


Рис. 162. Гонную суку волко-собачьего гибрида радушно встречают собаки (Хохольский район Воронежской обл.). Зима 1970/71 г.

Фото М. Е. Стародубцева

по встречам гонных животных и срокам рождения щенков в Воронежской и Белгородской областях, собаки покрывают волчиц с февраля до середины марта, гибридных «волчиц» (собаки, гибридные и настоящие волчки) — с декабря по март. Вязка у волко-собак отмечена в первой половине декабря и в Латвийской ССР [Кронит, 1971]. Гибридная сука, взятая щенком из логова в Яблочинском лесу Воронежской области и выращенная в неволе, повязалась с дворовой собакой в возрасте 8,5 мес. и принесла потомство (рис. 162). Что существенно отличает ее от чистокровных волков, достигающих половой зрелости к двум годам жизни, и сближает с собаками, способными давать потомство в природе на первом году жизни и дважды в год [Рябов, 1979а].

Добываясь встречи, волки и собаки проявляют нередко высокую активность. Так, на окраине с. Скнаровка Кантемировского района Воронежской обл. к немецкой овчарке, привязанной у фермы, зимой 1971/1972 г. неоднократно приходила волчица и во все ее вызывала. Она поднималась на задние ноги, подпрыгивала, вглядываясь на ту сторону реки, где был привязан пес. Его отпускали, и они тотчас уходили прочь. Однако каждый раз собака возвращалась домой. Сходно вела себя волчица в середине февраля 1975 г. на окраине поселка в Павловском районе Воронежской обл. К ней устремлялся похожий на немецкую овчарку сторожевой кобель, охранявший ранее овец. Хищников видели в поле вечером и днем, они неоднократно визались и склецивались.

Хромая волчица в Каменском районе Воронежской обл. (при наличии волков в этом и соседнем Подгоренском районе) явно тяготела в зимнюю пору к собакам и в течение двух лет подряд приносила от них потомство. В феврале 1977 г. она долго держалась близ единственной полуразрушенной хаты бывшего хутора Сидоренки, в которой жила старуха, а в конуре на цепи была небольшая дворняжка. Когда хозяйка выходила из дома, постоянно лежавшая на огороде волчица уходила. С конца февраля до середины марта волчицу видели уже на соседних

полях с крупной овчаркой, охранявшей свинарник, и 2—3 дворняжками. На следующий год она образовала пару с волком. В 1965 г. старый одинокий волк-самец с полгода промышлял падалью на окраине с. Свистовка Каменского района. При его появлении собаки разбегались, но зимой с ним стала уходить в лес нечистокровная овчарка с фермы. Также волк-одиночка увел гончую суку с кордона «Октябрьский» Бобровского района. Затем собака вернулась домой, где принесла потомство.

О плодовитости хищников, рожавших гибридных щенят в природе, устройстве их логова и внешнем виде щенят можно судить по 22 обнаруженным выводкам (19 полным и 3 неполным). Из них 13 выявили в Воронежской обл. и смежных с ней районах, два известны в Краснодарском крае, шесть в Одесской обл. и один в Латвийской ССР. Когда пару образовывали сука — собака и волк — самец, число щенят составляло 3—8 (в среднем — шесть, $n=4$), у волчицы и собаки — отца — 4—9 (в среднем — 6,5; $n=8$), у гибридных «волков» — 5—8 (в среднем — 6,0; $n=6$). Средний показатель числа щенков в целом 6,2, а по Воронежской обл. 6,7. Соотношение самцов к самкам в выводках (во всех случаях мать — волчица): 3:5, 5:2, 4:2, 2:2 (в среднем — 3,5:2,7). У волчицы-гибрида, покрытой дворовой собакой, в выводке было 3 самца и 2 самки. Итак, при любых комбинациях родительских пар среднее число гибридных щенят в выводке близко к таковому у чистокровных волков или же несколько выше него.

Сука собаки, жившая с волками, вывела потомство в старой скирде соломы. Гибридные суки, так же как и чистокровные волчицы, жили в глухих лесных массивах и на склонах поросших лесом степных балок в расширенных порох лисиц, барсуков и на месте расположения старой военной землянки. Иногда они перетаскивали щенят в посевы пшеницы. В первых числах июня 1975 г. в Каменском районе волчица перенесла месячных гибридных щенят из леса под густой ивовый куст у края оврага, в 250 м от фермы.

Итак, волко-собачьи гибриды регистрировались в СССР (данные неполные) в послевоенный период в 11 краях и областях центра и юга европейской части РСФСР, на юге Урала и в Бурятской АССР (более чем в 35 районах), в Латвии, Молдавии, на Украине (в 8 районах), в Туркмении, Узбекистане [Рябов, Бибииков, 1981]. Жили они очагами, иногда обширными и существовавшими долго. Волко-собаки занимали в природе «экологическую нишу» волка. Основной причиной появления волко-собачьих гибридов послужило значительное снижение с конца 50-х годов численности волка в стране. По мере возрастания с 70-х годов численности волка случаи гибридизации с собаками стали реже. В поведении волко-собачьих гибридов отмечалось множество вариаций. По отношению к человеку они вели себя в большинстве случаев смелее, чем настоящие волки, появляясь вблизи населенных пунктов днем и в присутствии людей, выбирая места для логова неподалеку от построек человека, места для лежек — в самих постройках. В то же время некоторые из гибридов отличались чрезвычайной осторожностью: на бабу не отвечали, флажков боялись. Сроки размножения, свойственные чистокровным волкам, сохранялись в природе лишь при скрещивании волчиц с собаками. В отличие от настоящих волков, достигающих половой зрелости к двум годам жизни, гибриды более плодовиты, они приносят потомство уже в возрасте 8,5 месяцев.

Распространение бродячих и одичавших собак. Появление бродячих и одичавших собак в природе — явление, весьма характерное для многих стран. Источник их — безнадзорные собаки,

борьба с которыми из-за трудности совмещения санитарии и гуманизма всегда решалась тяжело. В природе же собаки получали возможность прижиться из-за обилия корма и отсутствия волка, врага и конкурента собак.

Оставаясь без опеки человека, голодные животные сталкиваются с дилеммой — погибнуть или выжить. И они выживают, находят пищу на загородных свалках и в лесах, изобилующих при отсутствии волков дикими животными. При этом собаки часто утрачивают привязанность к человеку, превращаясь из домашних животных в зверей. Исследования Мак-Найта [McKnight, 1964] показали, что во всех штатах США существуют популяции одичавших собак, доставляющих немало забот человеку. По данным зарубежных зоологов, в штате Джорджия число таких собак достигает 300 тыс., в Миннесоте — 200—300 тыс. особей. Общую численность бездомных собак в США оценивают в 10—20 млн. Их число растет быстрее, чем увеличивается народонаселение. Проблема серьезна: ущерб животноводству, живой природе, передача возбудителей болезней и др. Ежегодные потери из-за распространения этого явления достигают 500 млн долларов [McNeal, Griffin, 1977]. Проблема стоит остро и в некоторых странах Западной Европы, например в Испании, Италии.

Появлению бродячих и одичавших собак в угодьях нашей страны способствовали многочисленные животные у населения, низкая культура их содержания, недостаточные меры по ликвидации безнадзорных собак. Нередко становились одичавшими брошенные пастушьи собаки, иногда затерявшиеся охотничьи. В Воронежской обл. одичавшие и бродячие собаки представляли собой в большинстве разномастных дворняжек, нередко среди них были помесные экземпляры с гончей и немецкой овчаркой, иногда сеттером, борзой. В некоторых стаях встречались русские пегие и русские гончие, немецкие овчарки. В Сибири [устн. сообщ. Г. Б. Малькова] вместе с дворняжками обитали крупные лайкоподобные собаки, в Средней Азии — крупные беспородные собаки, борзые — тазы и выборзки [Слудский, 1961].

В Воронежской обл. и по соседству нам удалось установить 25 очагов распространения одичавших и полуодичавших собак. Встречались они здесь в 21 районе. Преимущественно в лесах жили в отдельные годы около 120 хищников, на свалках и скотомогильниках — свыше 200. В целом же бродячие собаки в Воронежской обл. исчислялись тысячами. Ежегодно здесь заготавливают до 4 тыс. шкур безнадзорных собак, не считая просто убитых. На неотвратимое заселение собаками лесов Хоперского заповедника, по мере отступления волков, указывает и П. Ф. Казневский [1979]. В то же время после повторного освоения волками территории Воронежской обл. (к 1978 г. они заселили ее примерно на 70%) часть собачьих очагов исчезла (рис. 163); в настоящее время одичавшие собаки встречаются в лесах и близ населенных пунктов лишь там, где волки отсутствуют или появляются редко.

Помимо Воронежской обл., в европейской части СССР бродячие и одичавшие собаки отмечались нами в угодьях Белгородской, Курской и Липецкой областей [Рябов, 1979а; рис. 164], Тамбовской обл. [Херувимов, 1979], Балашовском районе

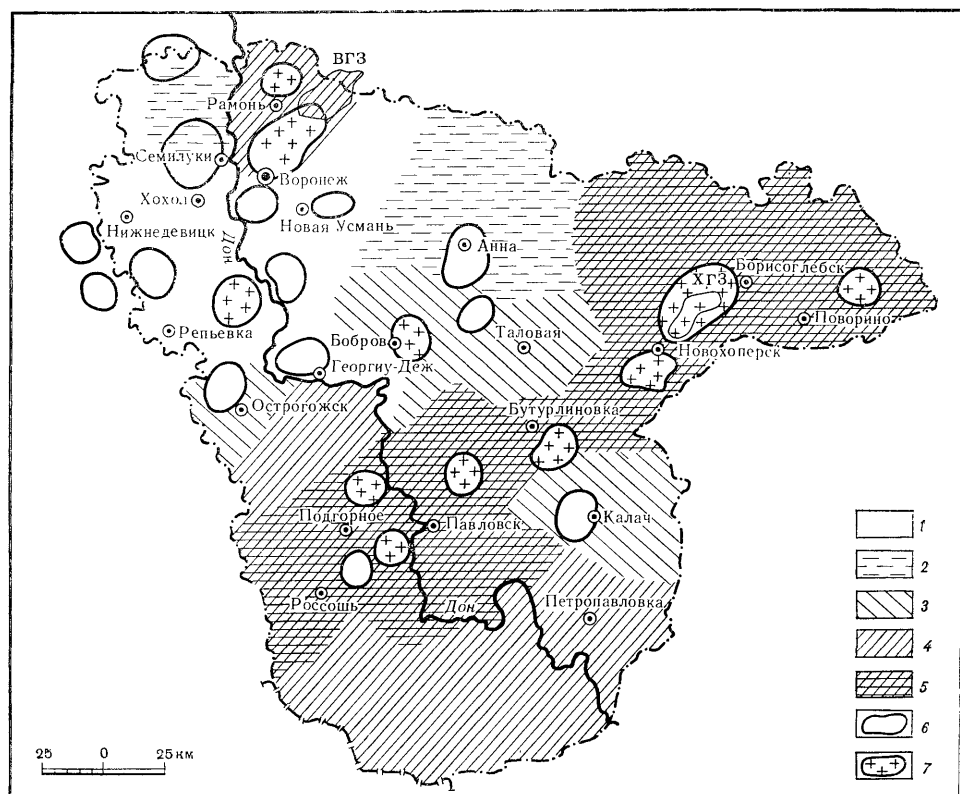


Рис. 163. Распределение плотности населения волков в Воронежской обл. к 1978 г. и очагов одичавших собак в 1966+1978 гг.

1 — волков нет; 2 — число волков меньше 1 экз. на 1000 км²; 3 — число волков от 1 до 3 на ту же площадь; 4 — то же от 3 до 6; 5 — больше 6; 6 — очаги одичавших собак; 7 — бывшие очаги одичавших собак

Саратовской обл. [Соломатин, 1979а], на Украине под Киевом и на Волыни [Злобин, 1971], Одесской обл. [Гурский, устн. сообщ.]. Также они жили в Московской, Владимирской, Ярославской, Калужской, Ивановской и Рязанской областях [Песков, 1976; Бельский, Овсюкова, 1979; Поликушин, 1980], Центрально-Черноземном, Окском, Мордовском и Боржомском заповедниках [Бараташвили, 1979; Филопов, 1975, 1979], Азербайджанской ССР [Андриасов, 1971], Калмыкии [Бибииков, Жирнов, 1975], в Мурманской, Ленинградской, Новгородской, Псковской областях и Карельской АССР [Щеголев, 1975; Филопов, 1975; Семенов-Тянь-Шанский, 1977; Русаков, 1979]. На Урале, южнее и восточнее его, бродячие и одичавшие собаки регистрировались в Ильменском заповеднике [Филопов, 1979], в угодьях Гурьевской и Актюбинской обл. Казахстана [Бибииков, Жирнов, 1975; Бибииков, 1978], Прибалханье и в предгорьях Алтая [Злобин, 1971], в Бурятской АССР [Носков, 1980], Алданском районе Якутской АССР [Мальков и др., 1975, рис. 164]. По данным Г. Б. Малькова [устн. сообщ.], выводки одичавших собак в природе неоднократно регистрировались им еще в Черлакском и Калачинском районах Омской обл., Рубцовском районе Алтайского края и Баянаульском районе Павлодарской

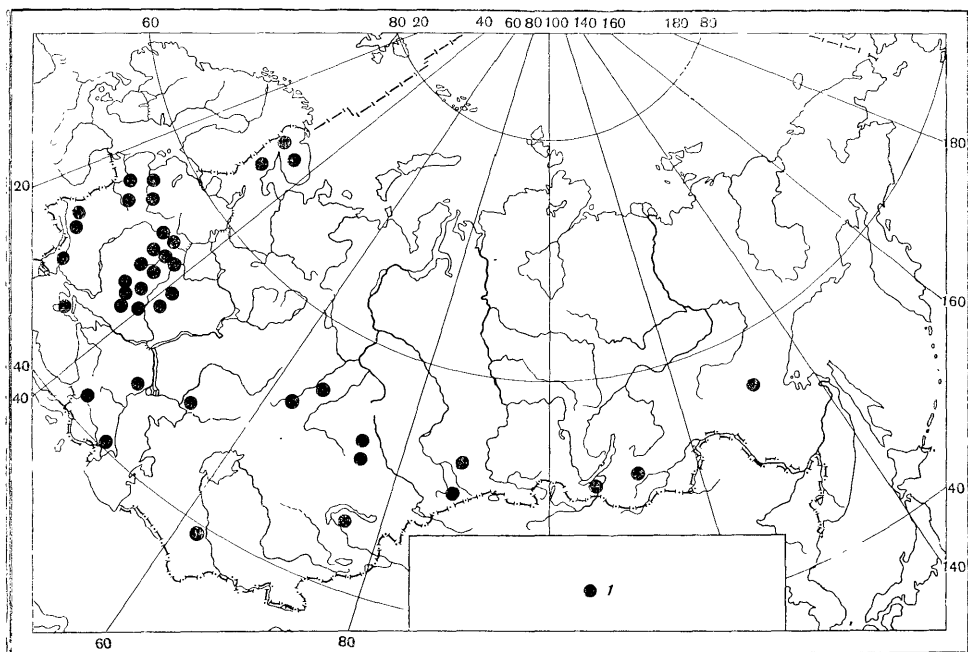


Рис. 164. Распространение одичавших и бродячих собак в природных условиях СССР с 1966 по 1980 г.

• — пункт регистрации

обл. Казахской ССР. Множество охотящихся собак в угодьях Казахстана и республиках Средней Азии отмечает А. Слудский [1961].

Как считает Т. Бараташвили [1979], резкое увеличение численности бродячих и одичавших собак в лесах Боржомского заповедника наблюдалось после интенсивного истребления там волков. Так, в 1974 г. в заповеднике было учтено 30 волков и 5 собак, а в 1977 г. 5 волков и 26 собак. Начали занимать экологическую нишу волка (там, где он исчез или почти исчез) собаки и в других заповедниках нашей страны [Филонов, 1975]. Б. Злобин [1971] пишет, что в угодьях Прибалхашья, где добывались в год всего 4—5 волков, теперь живут около 2 тыс. собак. В Бурятской АССР одичавшие собаки чаще всего встречаются ныне в густонаселенных районах, где волков мало или совсем нет [Носков, 1980].

Экология бродячих и одичавших собак. Охотящиеся в лесах бродячие и одичавшие собаки чрезвычайно вредны. Кригер [Kreeger, 1977] приводит данные (срок неизвестен) о 20 тыс. убитых собаками оленей в 32 штатах США. Сущим бедствием считают собак на Кольском полуострове: там они собираются в стаи и пожирают северных оленей, не делая различий между домашними и дикими [Щеголев, 1975; Семенов-Тянь-Шанский, 1977]. Особые опустошения безнадзорные собаки вызывают в популяции сайгаков в период рождения молодняка. В Калмыкии за счет хищничества собак гибнет около 50% сайгачат [Бибиков,

Жирнов, 1975; Бибииков, 1978], уничтожают дичь в Казахстане и Средней Азии [Слудский, 1961].

В Воронежской обл. установлены две экологические категории бродячих и одичавших собак, повторяющие аналогичные группы у волков и волко-собачьих гибридов (см. выше). Первая из них представляет охотников за дикими копытными и живет в лесах. Среди них некоторые полностью потеряли связь с человеком, другие приходили в лес временно из прилегающих сел. Одичавшие собаки преследовали пятнистых оленей и косуль также в Окском, Мордовском и Центрально-Черноземном заповедниках [Филонов, 1975].

Вторая, более многочисленная группа собак существовала в Воронежской обл. за счет свалок. Они жили по балкам и оврагам среди полей близ ферм и населенных пунктов. При наличии леса собаки укрывались в нем и даже охотились на оленей или зайцев. Примечательно, что собаки, охотившиеся на оленей, скот и домашнюю птицу трогали редко, так же вели себя, кстати, и волки [Рябов, 1974]. В большинстве собачьих стай при охоте наблюдалась известная слаженность, напоминающая волчью [Рябов, 1973б, 1979а]. Тем не менее стабилизировать численность размножившихся оленей и положительно влиять на их популяции собаки не могли. Для США указывают на полное отсутствие избирательности в хищничестве собак [Kreeger, 1977].

Только в Усамском лесу Воронежской обл. нам известно 15 случаев преследования собаками по снегу благородных оленей и трижды — косуль (результаты охоты неизвестны). Из них 7 раз хищники охотились на самцов оленей, среди которых были молодые и ослабевшие после гона рогачи. По данным анализа 11 случаев ранения собаками диких копытных и 45 — их убийства, мы заключаем что всегда в начале хищники повреждали задние ноги жертвы, потом рвали брюхо и никогда не трогали шею. Как считает А. О. Соломатин [1979б], отсутствие у собак приемов быстрого умерщвления жертвы показывает, что они случайно занимают экологическую нишу волка и не могут «качественно» заменить его. Из числа раненых и убитых собаками диких копытных 94,6% приходилось на благородных оленей, дважды хищники нападали на молодых кабанов и один раз убили (по не съели) пришедшую к труп оленя енотовидную собаку. Из оленей собаки убивали чаще всего сеголетков — 69%, примерно 60% составляли самки (молодые, реже среднего возраста и взрослые), 40% — самцы (тоже преимущественно молодые или ослабленные гоним рогачи). На зайцев и лисиц внимания не обращали. Собак в группах было: две (3 встречи), три (2), четыре (6), пять (4), шесть (1), восемь (2) и десять (3). Стаи по 10—12 одичавших собак встречали в степях Алтая.

В течение только одной зимы 1967/68 г., когда была предпринята попытка ликвидировать «собачью опасность» в Хоперском заповеднике, на следах бродячих и одичавших собак было обнаружено (без детального обследования местности) 24 оленьих трупа (4 самки пятнистого оленя, остальные телята) и встречено несколько самок оленей, имевших раны в задней части туловища. В лесу то и дело попадались следы собак и их помет, состоящий из оленьей шерсти [Маликов, 1968; Злобин, 1971; Рябов, 1973б]. По данным Г. Б. Малькова [устн. сообщ.], одичавшие собаки, жившие в разных районах Сибири, поедали ушастых ежей, грызунов (узкочерепную полевку, домовую мышь, даурского и джунгарского хомячков, краснощекого суслика, ондатру), зайцев, русака и беляка и даже степного хоря и корсака. Как и в Воронежской обл. (см. ниже), отмечены случаи каннибализма. У нор собак находили многочисленные остатки домашних животных.

Собаки — обитатели свалок, как и синантропные волки-падальщики, в Воронежской обл. нападали на домашних животных, преимущественно овец [Рябов, 1978б;



Рис. 165. Щенок одичавшей дворовой собаки у норы (Воронежская обл., июнь 1980 г.)
 Фото Л. С. Рябова

1979а]. Чаще набеги совершались на небольшие группы домашних животных, но известны случаи, когда стаи из 5—6 собак за один налет убивали и ранили по несколько десятков овец. По наблюдению А. О. Соломатина [1979а] в Балашовском районе Саратовской обл. в 1976 г. бродячие и одичавшие собаки стали причиной гибели почти 200 овец, в то время как 10 обитавших там волков не убили ни одного домашнего животного. Урон от бродячих и одичавших собак несут некоторые хозяйства Бурятской АССР.

В Воронежской обл. мы зарегистрировали 53 выводка бродячих и одичавших собак в природе: осенью — 11, зимой — 36, весной — около 28, летом — 25%. По шесть щенят в помете было 7 раз, пять — 6 раз, четыре — 5, три — 3, два — 2 раза; 11 и 12 — щенков в выводке встречено по одному разу. Средний показатель 5,4. Он ниже, чем у собак, скрещивавшихся с волками и у волко-собачьих гибридов, но с лихвой компенсируется более ранним началом размножения и возможностью давать потомство дважды в году (рис. 165).

Чаще всего собаки выводили потомство в лесной местности в расширенных барсучьих и лисьих норах (31% случаев, $n=16$) и в самостоятельно вырытых норах в старых землянках, окопах, по склонам заросших балок и оврагов (29%, $n=15$). Реже — в обсохших бобровых норах (9%, $n=5$), и под кучами хвороста (2%, $n=1$). В безлесных местах использовали для щенения ометы старой соломы и сена (23%, $n=12$), иногда ценились на свалках под обломками бетонных плит, в полузаваленных трубах и на поверхности земли (по 2%). Самостоятельно вырытые собаками норы имели один ход длиной до 3 м и заканчивающийся камерой в поперечнике до 70 см. У собак, охотившихся в лесу, норы располагались на значительном расстоянии друг от друга.

Размножившиеся за последние годы волки в большинстве мест восстановили структуру своих стай и популяций и стали нетерпимы к собакам. Свыше пяти лет понадобилось вновь пришедшим в Хоперский заповедник волкам для того, чтобы окончательно вытеснить бродячих и одичавших собак с его небольшой площади в 160 км² и окрестных лесов [Рябов, 1979б; Казневский, 1979]. Из-за высокой плотности оленей в заповеднике волки имели первые годы сравнительно небольшую охотничью территорию [Рябов, 1974] и слабо осваивали окрестные места. Разделяла территорию, на которой жили волки и собаки, в основном река Хопер. Но в отдельные годы по левобережью и правобережью Хопра кое-где охотились одновременно и волки и собаки [Рябов, 1974, 1978б]. С появлением волков пятнистые олени резко изменили поведение: уменьшилась стадность и концентрация оленей вдоль границы заповедника, они стали намного опытнее, резвее и менее доступны не только для собак, но и волков [Печенюк, 1979]. Подобное вытеснение одичавших собак волками наблюдали в Усманском лесу и других районах Воронежской обл. [Рябов, 1979а]. Тем не менее известны случаи вывода щенят собаками в заселенных волками районах: это были слабо контролируемые волками участки в начальной стадии освоения ими территории. Охотившихся собак в лесах, где могли появляться волки, регистрировали в Боржомском, Окском, Мордовском, Ильменском заповедниках [Бараташвили, 1979; Филонов, 1979] и других местах.

В Богучарском, Кантемировском, Каменском и других районах Воронежской обл., где на скотомогильниках регулярно кормились волки-падальщики, достигшие там высокой плотности, собак никогда не было. И наоборот: в местах, где волки появлялись редко, собаки жили постоянно. По-видимому, при аналогичной ситуации волки уживались с собаками в Саратовской и Тамбовской обл. [Соломатин, 1979а].

Таким образом, бродячие и одичавшие собаки регистрировались с начала 60-х до конца 70-х годов более чем в 18 областях, краях и 4 автономных республиках Российской Федерации, а также на Украине, в Грузии, Азербайджане, Казахстане, республиках Средней Азии. Собаки занимали место волка в природе и жили преимущественно на территории, свободной от волков или редко посещаемой ими. При низкой плотности волков — иногда вместе с одиночными волками и волко-собачьими гибридами. Подобные экологические сукцессии всецело вызваны деятельностью человека и в его силах предотвратить распространение этого явления.

Численность и особенности образа жизни по регионам

Сопредельные с СССР страны

В отличие от многих стран Западной и Центральной Европы, где волка уничтожили еще в XVIII и XIX вв., на территории пограничных с СССР государств хищник еще существует. Пимлотт [Pimlott, 1975], организатор и руководитель Рабочей группы по волку Международного союза охраны природы и природных ресурсов, характеризовал состояние его популяции в Западной Европе как критическое. В Норвегии, Швеции и Финляндии волк уже практически исчез. В Португалии, Испании, Италии, Болгарии, Чехословакии и Польше он находится под угрозой исчезновения. И только в Греции, Румынии и Югославии имеются, по-видимому, жизнеспособные, но малочисленные, популяции волка.

За прошедшее после Первого симпозиума по волку время (1973—1984 гг.) популяции хищника в большинстве стран Европы продолжали сокращаться. К числу факторов, осложняющих возможность сохранения волка, добавилось широкое распространение бродячих собак и волкособак, которые вытесняют его, занимают его нишу. Только в Польше и Словакии (ЧССР) отмечен рост популяции волка с 1975 г. В восточных областях Финляндии, Польши и Чехословакии местные популяции поддерживаются в значительной мере за счет миграции волков из СССР.

Норвегия. Из всех стран Скандинавского полуострова раньше всего были полностью уничтожены волки в Норвегии. С 1974 г. действует закон об охране волка, отменивший премию за добычу хищников и предусматривающий денежную компенсацию владельцу за поправку скота [Naglund, 1975]. Возможно, что еще в 60-х годах на севере страны появились отдельные выводки. В начале 70-х годов размножающихся зверей уже не было, но к концу десятилетия появились сигналы о начавшемся восстановлении местных волков на севере страны [Naglund, 1975].

Швеция. В начале XX в. волк был обычен в Швеции [Actualites Suedoises, 1977], а затем началось его интенсивное уничтожение. На юге последние волки были уничтожены в 1920 г. [Naglund, 1975]. Последним их прибежищем оказались горные районы шведской Лапландии, где жители традиционно разводили северных оленей и всегда боролись с хищниками. Статистика добычи волка в Норботтене с 1921 по 1965 г. позволяет оценить изменение численности волка по всей стране. Ежегодная добыча от 2 до 20 зверей (в среднем 8) позволяла сохраняться популяции лишь на очень низком уровне и даже привела к тому, что вид оказался на грани исчезновения. Вероятно, в эти годы общая численность волка в Швеции и Норвегии не превышала 40 особей, а число выживавших выводков не было больше двух или трех.

По результатам оценок в 1945, 1957 и 1965 гг. в Швеции на территории площадью более 50 тыс. км² обитало 18, 35 и 10 волков соответственно. В 1973 г. общая численность зверей в Швеции и Норвегии не превышала 6 особей. В ноябре 1973 г. в Норботтене были встречены два волка, вероятно пришедшие сюда из Финляндии. По-видимому, последний выводок в Швеции появился в 1964 г. Следующей зимой этих зверей почти полностью уничтожили. С 1965 г. волк в Швеции охраняется законом [Haglund, 1975; Pimlott, 1976]. Самые последние сведения говорят о некотором увеличении его численности на севере [Pulliainen, 1980].

Финляндия. В начале XIX в. волк встречался на всей территории страны. Сокращение ареала и численности началось с Аландских островов, где последний волк убит в 1884 г. В 1880-е годы волк еще был обычен на материковой части Финляндии, но потом его численность стала быстро сокращаться [Pulliainen, 1980]; в течение десятилетия годовая добыча зверя упала с 400 до 200 особей [Haglund, 1975]. К 1900 г. волк встречался как размножающийся вид на севере и юге страны. В 1973 г. на севере финской Лапландии, к югу от оз. Инари у границы с Норвегией, жили 2—3 волка. Около десятка зверей обитали и на востоке. Они часто, возможно ежедневно, пересекали границу с СССР. Общую численность оценивали в 15 особей. Последнее логово в Финляндии было найдено в 1963 г. Зимой 1972/73 г. двух прибылых добыли вблизи границы между Финляндией и СССР. Этой же зимой несколько зверей проникли на юг Финляндии. Всего в стране в ту зиму было добыто около 10 волков [Haglund, 1975].

Со времени Второй мировой войны отмечены две экспансии волка из СССР в Финляндию: в 1959—1963 гг. (большинство мигрировавших зверей было убито) и, вторая — в 1973 г. и в последующие годы. Служба пограничного патруля стала регистрировать факты проникновения зверей в Финляндию с 1968 г. Из 4023 случаев пересечения границы в период с 1968 по 1978 г. 4007 случаев (99,6%) относятся к границе с СССР, 14 (0,3%) — с Норвегией и два (0,1%) — со Швецией. В 1968—1972 гг. ежегодно регистрировали 70—115 случаев пересечения волками границ, в 1973 г. — 192 случая, после чего начался резкий подъем: от 129 в 1974 г. до 1259 переходов в 1977 г. Миграция была особенно заметной в северной части финской Карелии и в ее южной части. Очевидно, в 1977 г. был пик миграции волка с востока, так как в 1978 г. число случаев пересечения зверем границы стало уже меньше; эта тенденция сохранялась в первые пять месяцев 1979 г. В то же время по границе Финляндии с Норвегией и Швецией не отмечалось заметного увеличения числа передвижений волков, хотя несколько зверей проникли из финской Лапландии в шведскую. Как отмечают, число случаев пересечения границ не отражает точного числа вселившихся зверей, так как одна и та же особь может сделать это несколько раз в году, тем более что в бесснежное время переходы зверей трудно учесть; возможно, в это время года волки уходят на советскую сторону для размножения [Pulliainen, 1980]. Волки появлялись также во внутренних районах страны. Установлено, что вселенцы передвигаются определенными путями. Общее число хищ-

ников в январе 1979 г. составляло в стране около 100 или несколько больше [Pulliainen, 1980].

Пища волка на севере Финляндии включает полудомашнего северного оленя, лося, рогатый скот, кошек, собак, мелкую дичь, грызунов и падаль. В западной и центральной частях страны в начале 1960-х годов домашние животные, лось и мелкая дичь составляли его рацион. Однако в последние годы с сокращением выпаса скота на лесных пастбищах, увеличением численности лося и интродуцированного белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*) роль последних в питании волка сильно возросла [Pulliainen, 1980].

В сентябре 1973 г. принят закон об охране волка в южной и центральной частях Финляндии, причем в последней он действовал только до конца 1977 г., но даже в это время продолжается выдача специальных лицензий на добычу волка с мотонарт.

Польша. В прошлом волк особенно многочисленным был в восточных районах страны, где выше лесистость. В период между двумя мировыми войнами этот вид считался охотничьим животным с разрешением круглогодичной добычи. Оценку его численности проводили только в государственных лесах, составлявших около 30% всей лесопокрытой территории. Во время второй мировой войны и вскоре после ее окончания численность волка резко возросла. Его встречали почти по всей территории страны. Самая высокая численность — около 800 особей — отмечалась в 1954 г., к 1963 г. осталось примерно 225 зверей. В 1964—1972 гг. волки постепенно исчезли в Опольском воеводстве. В это же время не более шести зверей добыли или встретили в Гданьском, Катовицком, Лодзинском, Познанском, Щецинском, Вроцлавском и Зеленогурском воеводствах. Вероятно, это были пришлые волки. В целом по стране максимальное число волков — 196 — учтено в 1967 г. В 1972 г. к весне их осталось лишь 58 особей. Число добытых зверей в первую половину периода колебалось от 108 до 118, в 1971 г. добыто 59 волков. Основные объекты питания волка в Польше — благородный олень, косуля, кабан и заяц-русак. В послевоенные годы не было сообщений о нападении волков на лошадей и крупный рогатый скот, зато часто они уничтожают собак. После 1973 г. жесткая борьба с волком заменена регулированием численности вида с помощью охоты. Численность его возросла к 1982 г. примерно до 200 зверей, в ближайшие годы планируются углубленные исследования экологии.

Чехословакия. На территории современной Чешской республики волк полностью истреблен более 100 лет тому назад, но он все еще входит в состав фауны Карпат в Словакии. Интенсивная охота и истребление ядами резко сократили численность волка. Отдельные особи или стаи проникали на территорию Словакии из СССР и Польши, но они уходили обратно или уничтожались.

После первой мировой войны численность волка возросла, ареал расширился, особенно в северо-восточных районах страны. Несмотря на это, число добывавшихся зверей было сравнительно небольшим. После Второй мировой войны также произошло увеличение численности и расширение

ареала вида. В 1954 г. была установлена премия за добычу зверя (300—1000 крон), размеры которой менялись в последующие годы. В 1960/61 гг. было добыто 83 особи. Такой уровень истребления сохранялся в 60-х годах и привел к уничтожению его популяции вдоль границы с Польшей, так же как и всех зверей на юго-востоке Словакии по границе с Венгрией.

В начале 70-х годов добыча волка резко сократилась, в ней уменьшилась доля молодых. В Словакии, включая Татранский национальный парк, 1 октября 1963 г. насчитывали 207, 1 марта 1966 г.—222 волка [Slovak Institute for the Care of Monuments and Nature Conservation, 1975]. К концу 70-х годов их сохранилось около 90 особей [Voskar, 1979]. В 1976 г. принято решение о запрещении добычи волка в Словакии с 1 марта по 15 сентября, премии отменены [Newsletter, 1979]. В 1981 г. И. Воскар [устн. сообщ.] учел в Словакии 12—14 размножающихся пар, а всего примерно 120 зверей. Последние годы на западе Словакии и даже в Чехии уничтожают по несколько зверей-мигрантов.

Румыния. Около 26% (64 тыс. км²) территории Румынии покрыто лесами. Волк встречается на площади около 40 тыс. км² в холмистых и горных районах, малонарушенных и малонаселенных. После Второй мировой войны численность волка возросла, а оленей сократилась. Регулирование его численности в это время было одним из приемов управления популяциями диких копытных. За их уничтожение выплачивается премия. Число ежегодно добываемых зверей колебалось от 2400 в 1950 г. до 1030 в 1972 г. В результате мартовских учетов считают, что численность волка в Румынии сократилась с 4000 в 1950 г. до 2000 особей в 1972 г., и все же он продолжает наносить ущерб животноводству. В последние годы перестали применять отравленные приманки для борьбы с волком [Commission on Nature Monuments, 1975].

Болгария. В начале 70-х годов размножающиеся группировки зверей обитали в отрогах Балкан на северо- и юго-западе страны. Число ежегодно добываемых хищников сократилось примерно с 1000 в 1954 г. до 100—200 в конце 60-х годов. Н. Боев предполагает, что ежегодная добыча около 125 зверей соответствует их численности в стране. Весьма вероятно, что популяция волка в Болгарии пополняется мигрантами из Югославии, Греции и Румынии [Pimlott, 1975].

О современном распространении, состоянии популяций и экологии волка в Турции, Иране и Афганистане нам неизвестно. Основываясь на сходстве ландшафтов, можно предположить, что состояние волка в этих странах в общих чертах соответствует положению в закавказских и среднеазиатских республиках СССР. Очевидно, такое же заключение следует дать и относительно пограничных с СССР и ландшафтно сходных с Казахстаном и Алтаем территорий в Кашгарии и Джунгарии (КНР).

Монголия. В начале XX в. численность волка в стране была очень высокой, особенно в лесостепи и степи. В конце 20-х и начале 30-х годов ежегодно заготавливали по 7,7—10,4 тыс. волчьих шкур [Банников, 1954]. К началу 40-х годов преследование хищников несколько уменьшилось, но затем снова возросло. В 60-е годы численность волка в МНР

стабилизировалась при среднем числе добываемых за год 3,9 тыс. зверей [Хоботов, Боржонов, 1974]. По другим данным [Даш, Хрусталеv, 1978] с 1932 по 1951 г. в среднем за год по пятилетиям добывали (в тыс.): 7,48; 7,4; 6; 8,6, а в период 1952—1975 гг. соответственно: 4,0; 3,8; 4,3 и 3,7 тыс. зверей, не считая щенков. Волк приносит большой ущерб животноводству, который в прошлом доходил до 1% поголовья скота. Даже недавно, например в Селенгинском аймаке МНР, за неполный 1973 год волки затравили 300 домашних животных [Хоботов, Боржонов, 1974].

В настоящее время численность волка в МНР сокращена в открытом ландшафте степей и пустынь, но хищник еще обычен в горно-таежной местности на севере страны — в Монгольском Алтае, Хангае и Хэнтэе. Сохраняется волк на юго-западе, в Гоби (у немногочисленных здесь колдовцев держится, как правило, по выводку — устн. сообщ. Л. В. Жирнова) и на юго-востоке страны в районе Дариганга—Матад, где хищник существует за счет многочисленного дзерева. Но все же наиболее обычен волк в пограничных с СССР районах Баян-Улэгэйского, Хубсугульского, Селенгинского и Хэнтэйского аймаков. Так, в верховьях р. Мензы на границе Селенгинского и Хэнтэйского аймаков в начале 70-х годов на площади 7,65 тыс. км² сотрудники Института биологии АН МНР подсчитали 332 волка, т. е. более 40 особей на 1 тыс. км².

По собранному нами опросным сведениям, повсеместно за последнее десятилетие волков стало меньше. Лишь в единичных сомонах (Хангай сомон, Ара-Хангайского аймака) ежегодно добывают до 100 зверей, в большинстве же — не более 20. Опытные охотники-волчатники в разных местах страны, которые в прошлом забирали щенков из 3—5 логовиц, теперь довольствуются «урожаем» одного, редко двух выводков. В степи и пустыне случаи размножения волка немногочисленны. На автомаршрутах 1979 и 1980 гг. по волчьим угодьям, протяженностью более 10 тыс. км, встретили всего одного волка. По закону об охоте в МНР волков разрешается добывать в течение всего года, выплачивается вознаграждение, но применение отравленных приманок запрещено. В январе и мае в стране проводят дни массовых облаv на волков.

Аляска. В 1973 г., по самым умеренным подсчетам, численность волка на Аляске определили в 5 тыс. особей [Mech, Rausch, 1973]. По последней оценке Скуга [Scoog, 1982] на Аляске живет не менее 10 тыс. волков. В 1915 г. первое законодательное собрание территории Аляска учредило премию за добычу хищника. Государственные программы регулирования численности волка достигли апогея в период 1948—1959 гг., когда на Аляске организовали управление по борьбе с хищниками и грызунами, в задачу которого входило уничтожение волка с целью увеличения численности дося, чернохвостого оленя (*Odocoileus hemionus*), карibu (*Rangifer tarandus*) и барана Далла (*Ovis dalli*).

Протесты общественности в конце 50-х годов против использования ядов (стрихнин и цианистые соединения) для борьбы с волком способствовали проведению исследований и привели к переоценке роли волка в экосистемах. Отношение к волку значительно изменилось, несмотря на

недоброжелательность к нему охотников. В 1960 г. было запрещено использование ядов для борьбы с волком. В течение нескольких лет (с 1972 по 1977 г.) на них почти не охотились с самолета. На Аляске волк с 1963 г. классифицируется как пушной зверь, его можно добывать только по лицензии [Rausch, Hinman, 1977]. Территория штата разделена на 26 районов управления ресурсами диких животных, в 23 из них премия за добычу волка отменена [Alaska Hunting Regulations, 1974—1975; Mech, Rausch, 1975].

В 1973 г. Департамент охоты и рыболовства Аляски признал возможность таких ситуаций, когда в определенных местах необходимо сократить численность волка, но, по мере возможности, регулирование численности будет производиться посредством охоты. Это было вызвано сокращением численности карibu, например на одном из участков с 70 тыс. до 10—20 тыс. особей. На юго-востоке Аляски подобное же сокращение произошло в некоторых популяциях чернохвостого оленя. Точно неизвестно, какова роль волков в сокращении численности популяций этих копытных. Как минимум, они ускоряют этот процесс, вызванный недостатком зимних кормов, особенно в суровые зимы [Mech, Raush, 1975; Eide, Ballard, 1982]. За последние семь лет осуществлено семь программ регулирования численности волка с целью увеличения популяций копытных. Одна из них, проводимая с 1976 г. на территории в 17 тыс. км² вблизи Фэрбанкса, засвидетельствовала увеличение популяций лося и карibu при сокращении численности волков на 65% [Scoon, 1982].

В соответствии с правилами охоты на Аляске в 1979—1980 гг. при охоте на волка по специальным разрешениям возможно применение самолетов (использование вертолетов запрещено). Добыча волка не ограничена в пяти районах управления ресурсами диких животных на густо заселенном юго-востоке штата. В остальных районах Аляски установлены сроки охоты (10.VIII—30.IV), причем в шести из них разрешено добывать двух, в пяти—четыре волков, в 10 районах размер добычи не ограничен.

СССР

Достоверные сведения о числе волков в дореволюционной России отсутствуют. В начале XX в. при ежегодной добыче в среднем 15 тыс. зверей [Туркин, Сатунип, 1900] их было, видимо, не более 50 тыс. особей. В 20-х годах начался подъем численности, который удалось остановить, а популяции стабилизировать к концу 30-х годов при ежегодном изъятии 20—30 тыс. зверей [в 1937 г.— даже более 37 тыс.: Павлов, 1982]. В 40-х годах, в период самой большой вспышки численности, в СССР насчитывали не менее 150 тыс. волков [Постников, Теплов, 1960]. Так же как и раньше, все расчеты основывались на сопоставлении числа ежегодно уничтожавшихся зверей, которое объективно отражает не только уровень численности зверей, но интенсивность их преследования, зависящую, в свою очередь, от наличия специалистов, величины вознаграждений и многих других трудно учитываемых обстоятельств. Наряду с хо-

ропо поставленным, благодаря выплате премий, учетом числа добытых зверей, в послевоенное время в РСФСР и некоторых других республиках стали собирать с мест данные о числе оставшихся после истребления животных, половозрастном составе добытых зверей, а также удельном весе различных способов истребления. Анализ этих данных до сих пор полноценно не проведен, в число изъятых животных на равных правах входят щенки, прибылые и взрослые звери. А ведь доля их среди добытых резко отличается не только по областям, но сильно колеблется по периодам. Думается, что это предмет дальнейших исследований, от результатов которых будет зависеть увеличение достоверности учета численности волков по областям и регионам СССР.

Со второй половины 60-х годов в европейской части СССР Группа биологической съемки Окского заповедника начала проводить ежегодные зимние маршрутные учеты (ЗМУ) охотничьих животных, в том числе и волка [Приклонский, 1973]. С конца 70-х годов анализ данных ЗМУ осуществляет Центральная лаборатория охотничьего хозяйства и заповедников Главохоты РСФСР. Наши данные о численности волка собраны путем анкетного опроса районных охотничьих учреждений, дополнены по отчетам Главохоты РСФСР и Управлений охотничьего хозяйства союзных республик [Бибиков, Филимонов, 1974]. Полученные материалы сопоставлены с итогами ЗМУ по 40 областям и автономным республикам европейской части страны [Приклонский, 1973], а также скорректированы сведениями о многолетней динамике заготовок волчьих шкур [Пилитович, 1972; Павлов, 1982; и др.]. Следует заметить, что ни один из использовавшихся нами приемов оценки не позволяет установить абсолютного числа волков для конкретных регионов страны. Нам стало также ясно, что для горных регионов страны, где ежегодно изымается обычно не более $\frac{1}{3}$ позднезимней популяции, ошибки в оценке числа зверей могут быть большими. То же относится и к малонаселенной Восточной Сибири. При более тщательном расчете числа волков в 1980 г. мы заключили, что приведенные нами цифры для 1973 г. [Бибиков, Филимонов, 1974] были меньше действительных (во всяком случае для горных территорий). Что же касается Русской равнины и лесостепи Западной Сибири, то здесь величина ошибки, на наш взгляд, не превышает 20%. В большинстве областей на этой территории лучше, чем где-либо еще, численность зверей учитывают охотничьи организации, проводится ЗМУ, но, самое главное, здесь достаточно надежен анализ данных по заготовке шкур. Сопоставляя эти данные, за ряд лет, удается, как правило, довольно точно установить сроки начала роста численности популяции или, наоборот, спада ее, когда в течение года изымается практически все ее прирост.

На рубеже 60—70-х годов в европейской части страны, как и в целом по СССР, отмечена минимальная численность волка, вероятно, за всю историю этого вида. С. Пилитович [1972], анализируя изменения заготовок шкур с 1900 по 1971 г., приходит к выводу, что в 1966—1969 гг. в СССР добывали ежегодно всего по 14—18 тыс. зверей, т. е. самое незначительное число за весь, более чем 70-летний период. Анализ данных

Таблица 64. Численность волка в европейской части СССР (данные ЗМУ по 40 областям и АССР в феврале – марте)

Год	Число зверей, тыс.	Год	Число зверей, тыс.	Год	Число зверей, тыс.
1964	2,3	1970	2,3	1976	5,9
1965	2,7	1971	2,6	1977	6,9
1966	2,5	1972	3,2	1978	7,9
1967	2,4	1973	3,8	1979	8,9
1968	2,3	1974	4,5	1980	9,9
1969	2,3	1975	5,2		

о заготовках волчьих шкур, отражающих степень интенсивности истребления волков, дал основание Н. Елисееву с соавторами [1973] прогнозировать, что к 1980 г. с вредоносной деятельностью этих хищников в РСФСР будет практически покончено.

Численность и размещение на рубеже 70-х годов. В средней полосе РСФСР и на севере лесостепной зоны, по данным ЗМУ, сокращение популяции волка продолжалось до 1968–1970 гг. (табл. 64).

Заметный рост популяции волка в европейской части страны начался с 1972 г. Другие данные не показали этого подъема [Бибиков, Филимонов, 1974], что позволяет заключить о достаточной «чуткости» ЗМУ, если не в точности определения абсолютного числа зверей, то в установлении тенденции его изменения. В то время анализ возрастной структуры популяции волка для этой цели не использовали, но теперь В. С. Смирнов и Н. С. Корытин (глава 6) показали, что этим методом можно было уверенно прогнозировать новый подъем численности волка уже в 1969 г. Размещение волка в годы его минимальной численности и на подъеме в РСФСР представлены в табл. 65.

При минимуме численности популяции волка лучше сохранились в лесной зоне европейской части РСФСР (север и северо-запад), в областях Предуралья, Полесье и Поволжье (рис. 166). В то же время в тундре и тайге (Север) зарегистрирована самая низкая плотность его населения. Относительно повышенной плотностью характеризовались Предуралье, северо-западная группа областей, а также глухие районы лесостепных областей. Зверь переживал трудное для него время в многолесных областях, как это бывало и раньше [Постников, Теплов, 1960]. В 1972–1973 гг. ареал волка в европейской части страны был расширен (рис. 166, 167).

По регионам численность волка распределялась так: в Западном обитало около 1,5 тыс. волков (в Прибалтике – 200, Белоруссии – 800, на Украине 450). Примерно половина административных районов свободны от хищника. Участки с плотностью более 10 зверей на 1 тыс. км² расположены преимущественно в Белоруссии. В Предкавказье и на Кавказе (II) учтено около 4,5 тыс. волков. Волков уничтожили в степном и полупустынном ландшафте Предкавказья. В Ростовской обл., на-

Таблица 65. Численность волка в европейской части РСФСР в 1964–1980 гг. (данные ЗМУ)

Регион	Год минимума	Число зверей			
		абс.		на 1 тыс. км ²	
		в год минимума	1980 г.	в год минимума	1980 г.
Кольский п-в	1965	—	17	—	0,130
Север	1970	614	3011	0,493	2,416
Северо-Запад	1964	198	1624	0,787	6,458
Предуралье	1967	582	2588	0,955	4,246
Средняя полоса	1970	286	1631	0,576	3,287
Лесостепь	1971	252	1044	0,695	2,880

пример, осталось 50, а в Калмыкии — всего 20 зверей. В горах Кавказа наибольшая плотность волка — в Восточной Грузии, в Дагестане и Азербайджане — в среднем выше 10, а по отдельным районам и более — 30 зверей на 1 тыс. км². В Поволжье (III) около 600 волков. Популяции подорваны, ареал сокращен. Районы повышенной численности занимают малую площадь. В центральных областях (IV) европейской части России волк населяет в основном периферию региона на западе и северо-востоке. Численность составляет 1150 зверей. Плотность невелика и лишь в немногих районах превышает 10 особей на 1 тыс. км². В среднем, например, по Смоленской обл. подсчитано 3,4 волка на 1 тыс. км².

В северных и северо-западных областях России (V) обитает 1300 волков (Карелия — 300 особей, Новгородская обл. — 150, Ленинградская — 150; Вологодская — 200; Архангельская — 300 особей). Звери размещены диффузно. В Уральском регионе (VI) учтено 800 волков. Больше половины популяции размещено на северо-западе его (Пермская обл. — 400, Удмуртия — 140 зверей).

Данные ЗМУ [Приклонский, 1973] на 1973 г. оказались весьма сходными, принимая во внимание отличающуюся схему районирования. На Кольском п-ове и в европейской тундре учтено 54 волка, по северу (Архангельская, Вологодская, Костромская обл., Коми и Карельская АССР) — 1061; в Предуралье (Башкирская, Удмуртская АССР, Кировская, Пермская, Челябинская обл.) — 1195; на северо-западе (Ленинградская, Новгородская, Псковская и Калининская обл.) — 539; на части территории Белоруссии — 460; в средней полосе (Брянская, Смоленская, Владимирская, Ивановская, Ярославская, Горьковская, Пензенская, Ульяновская области, Марийская, Мордовская, Чувашская, Татарская АССР) — 591; на севере лесостепной зоны (Белгородская, Воронежская, Калужская, Тульская, Орловская, Курская, Липецкая, Тамбовская, Куйбышевская, Саратовская обл.) — 374 и на Северной Украине (Волинская, Житомирская, Ровенская, Сумская и Черниговская обл.) — 92 волка.

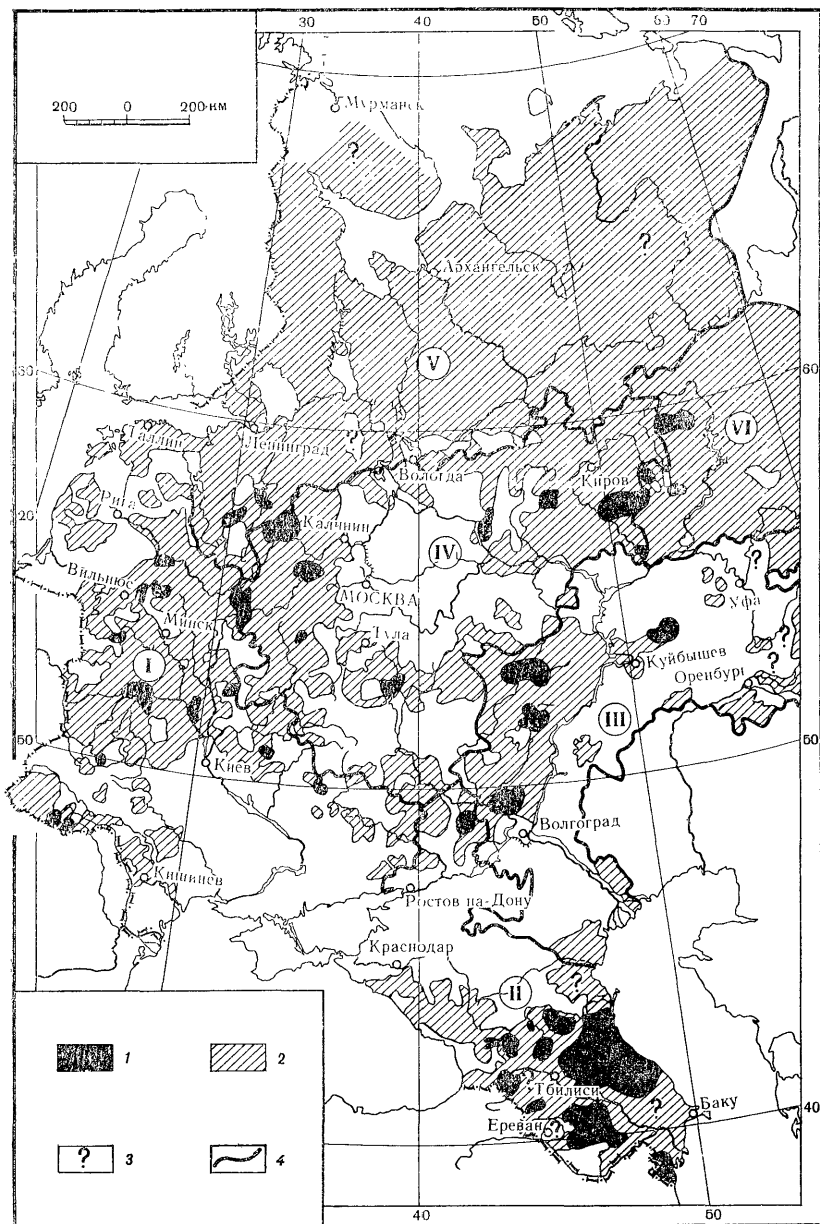


Рис. 166. Распространение и плотность населения волка в европейской части СССР в 1973 г.

Регионы: I — Западный, II — Предкавказье и Кавказ, III — Поволжье, IV — Центральный, V — северо-Западный, VI — Уральский; 1 — плотность более 10 зверей на 1000 км², 2 — менее 10 зверей, 3 — сведения неполные, 4 — граница региона

Итак, практически свободны от волка в 1972—1973 гг. были Центральная и Южная Украина, Предкавказье, значительные территории Центрально-Черноземного района и центральных областей средней полосы (рис. 166, 167). Волк почти исчез примерно на $\frac{1}{3}$ его ареала в европейской части страны.

В азиатской части СССР численность волка заметно не изменялась в послевоенное время, за исключением ландшафтов степи и лесостепи Западной Сибири, Алтая и гор Южной Сибири (где на рубеже 70-х годов она была сокращена почти столь же сильно, как в открытых ландшафтах европейской части страны). Для азиатских регионов численность населения волка рассчитана нами в основном по данным заготовки его шкур, которая, как правило, не достигала $\frac{1}{3}$ численности популяций волка.

В Казахстане обитало ориентировочно 30 тыс. волков. Значительного сокращения популяций в республике не происходило, хотя в послевоенный период здесь ежегодно уничтожали до 10 тыс. зверей. По Средней Азии ежегодная добыча в 60-е годы по 1,5—2 тыс. зверей не приводила к сокращению численности вида, которую мы оценили примерно в 6—8 тыс. особей. Западную Сибирь населяли в то время примерно 800 волков. Значительная часть этого региона полностью свободна от них или численность популяций сильно подорвана. Высокая плотность была в горных районах Алтая, по границе с Монголией. В Восточной Сибири обитало около 3,5 тыс. волков. Ежегодная добыча не достигала 1,5 тыс. особей. Высокие плотности, более 10 зверей на 1 тыс. км², имелись на юге, в горноостенном ландшафте, у границ с Монголией, Дальний Восток, по очень приблизительным данным, населяли 2 тыс. волков (в том числе в Якутии 1000, на Камчатке — 150, Хабаровском крае — 300, Амурской обл. — 400 и Приморском крае — 250 волков). Добывают ежегодно около 800 зверей. Численность сокращена в тундре и на небольших, освоенных сельским хозяйством территориях; на остальных пространствах этого региона она устойчива. Высокая плотность выявлена в Туве (в среднем более 10 зверей на 1 тыс. км²) и южных районах Прибайкалья.

Таким образом, имеющиеся данные позволили примерно оценить общую численность волка в СССР на рубеже 70-х годов в 50 тыс. особей: около 10 тыс. в европейской части страны и на Кавказе, более 5 тыс. в азиатской части РСФСР, столько же в Средней Азии и около 30 тыс. зверей в Казахстане [Бибиков, Филимонов, 1974].

Восстановление популяций волка в 70-е годы шло более интенсивно на территориях, где его численность была сильнее сокращена — в густо населенных областях европейской части страны (табл. 66) и на юге Западной Сибири. Ход этого процесса на конкретных территориях описан в региональных очерках и в главе об изменениях ареала.

Менее чем за десятилетие, к 1977 г., по наиболее надежным данным зимнего маршрутного учета (ЗМУ), в 40 областях европейской части СССР численность возросла почти в три раза, с 2,5 до 7 тыс. зверей. В период 1971—1976 гг. популяции волка здесь ежегодно увеличивались

Таблица 66. Заготовка шкур волка в СССР

Республика	1976	1977	1978	1979	1980	1981
РСФСР	7515	8472	10 528	14 956	14 675	14 039
Украинская ССР	496	587	703	856	1 023	969
Белорусская ССР	1043	1163	1745	1 793	2 330	2 072
Узбекская ССР	318	315	396	375	277	274
Казахская ССР	8293	8518	9643	11 395	14 232	13 294
Грузинская ССР	510	366	412	347	470	338
Азербайджанская ССР	824	901	875	893	840	721
Литовская ССР	8	20	23	19	16	21 *
Молдавская ССР	1	—	—	—	1	—
Латвийская ССР	160	134	162	186	257	206
Киргизская ССР	360	312	283	360	500	460
Таджикская ССР	494	494	384	480	511	421
Армянская ССР	200	300	300	273	343	307
Туркменская ССР	281	280	326	262	306	307
Эстонская ССР	77	57	53	39	52	46 *
	20 580	21 919	25 833	32 234	35 733	33 475

* В Литве и Эстонии значительная часть шкур волка не поступает в заготовки, их оставляют охотники как трофеи. За последние 2—3 года эта тенденция распространяется и на другие регионы.

не менее чем на 20%. Естественно подъем численности волка был неравномерным не только по крупным регионам страны, но и в пределах конкретных областей. Различия прироста волчьего населения обуславливались как уровнем воспроизводства местных волков, так и глубиной предшествовавшего их истребления. Важную роль в этом процессе сыграли весьма широкие перемещения, обеспечивавшие исходный материал для восстановления популяций на освобожденных от хищников к началу 70-х годов территориях. В европейской части России подъем численности волка был особенно заметным в ранее выявленных Калининско-Смоленском и Кировско-Пермском очагах, плотность населения волка в которых увеличилась более чем вдвое — до 20—30 зверей на 1 тыс. км², а зона распространения такой плотности сильно расширилась. Наиболее угрожающей вспышка численности волков была в Белоруссии (их число возросло с 800 в 1973 г. до 3 тыс. зверей в 1979 г.) и на Украине.

Примечательны некоторые особенности восстановления численности волков по отдельным регионам европейской части страны. Еще в период минимума численности (рис. 166) очаги повышенной плотности (более 10 особей на 1 тыс. км²) наблюдались не только среди непрерывных поселений на территориях нерасчлененного ареала, как, например, в Смоленской, Калининской обл. или в Волго-Вятском регионе, но также и там, где ареал стал «кружевным». В последнем случае

имеются в виду небольшие по площади участки концентрации зверей, например в Харьковской, Черниговской, Липецкой, Брестской областях, и других. Характерной особенностью этих мест скопления является то, что большинство из них (29 из 36—рис. 166) расположены на границе двух, а то и трех областей. Такое их размещение уже само по себе предполагает важнейшую причину сохранения зверей в удаленных и бездорожных районах, где фактор беспокойства, в том числе и уровень изъятия волков, значительно ниже, чем в сопредельных районах. Так, при отстреле около 50% зверей из популяции в Брестской обл., в наиболее «волчьих» Ляховичском и Столинском районах в том же 1972 г. изъяти всего 5,9 и 9,9% их числа соответственно. Кроме того, более половины упомянутых выше районов с плотностью более 10 зверей на 1 тыс. км² граничат с территориями, свободными от волков, или с сильно разреженной их численностью. В условиях депрессии волки, как и многие другие животные, концентрируются в немногих местах, стремясь поддержать оптимальную для вида плотность населения [Бибяков и др., 1973; Шилов, 1977].

Таким образом, мелкие районы с повышенной плотностью населения могли служить стадией переживания для волков в период депрессии общей численности их популяций. Однако в дальнейшем, при росте численности во второй половине 70-х годов, их роль оказалась не столь значительной. В Белоруссии к 1977 г. из семи подобных районов переживания только в одном наблюдали слабый рост численности, в остальных же районах волков стало даже меньше. Районы переживания депрессии перестали выделяться на фоне соседних территорий, где плотность населения волка повысилась.

По-иному росла численность в крупных очагах переживания (рис. 168). В Смоленско-Калининском очаге, кроме увеличения числа волков в нем самом, наблюдается умеренный, а порой и значительный (Псковская обл.) рост численности на сопредельных территориях и расширение зоны высокой плотности. В контурах Кировско-Пермского очага рост популяции невелик, однако на окружающих его территориях подъем численности волка происходил очень бурно, и зона высокой плотности населения значительно расширилась в основном за счет территории Башкирской и Марийской АССР. В Поволжье темпы роста численности в прилегающих к очагу районах настолько опережали нарастание ее в самом очаге, что сам очаг переживания перестал выделяться высокой плотностью, т. е. здесь на большей территории произошла такая же нивелировка численности и размещения населения волка, что наблюдалась в окружении локальных очагов переживания (см. выше).

Таким образом, увеличение численности волка шло по большим площадям, преимущественно за счет резкого подъема ее в районах низкого и среднего обилия хищника, т. е., по-видимому, происходило восстановление обширных, но сильно разреженных популяций волка. Различия в увеличении численности в каждом из очагов объясняются скорее всего различиями в емкости угодий и глубине предшествовавшей депрессии. В Смоленско-Калининском и Кировско-Пермском очагах емкость угодий достаточно велика, однако степень преследования и соответственно глубина депрессии в густонаселенных западных областях была значительно выше, чем в Предуралье, что в последующем обеспечивало именно там более резкий рост численности. Слабый рост в Поволжье объясняется, по-видимому, тем, что освоение территории человеком значительно снизило здесь емкость угодий и численность волка, так же как и в Кировско-Пермском очаге, и последняя была близка в начале 70-х годов к экологическому пределу. Отсутствие роста численности волков в степном Предкавказье, вероятно, объясняется адаптацией волков этого очага к горным условиям, в силу чего резкая ландшафтная граница является для них трудно преодолимой.

По республикам Закавказья и Средней Азии, в Казахстане и азиатской части РСФСР так называемой «вспышки 70-х годов», как таковой, видимо, совсем не было. Если, где-то и увеличивалась в эти годы численность волков, то такие очаги были локальными (например, на части Таймыра, Якутии или Бурятии, в Амурской обл. и т. п.). Причина в

целом более стабильной численности по азиатским регионам СССР состоит в слабой нарушенности здесь пространственной структуры популяции волка из-за низкой плотности народонаселения и слабого преследования его человеком. Очевидно, ежегодное изъятие зверей на огромных пространствах, преимущественно горных регионов, не превышало годового прироста популяций (в Киргизии, например, оно составляло не более 10–15% зверей — Вырыпаев, глава 8).

Состояние популяции к началу 80-х годов. Как видно из данных ЗМУ (табл. 64), численность волка в европейской части страны неуклонно нарастала в 70-е годы. Только по 40 областям она достигла к 1978 г. почти 8 тыс. зверей; в целом же для СССР, — 67 тыс. зверей [Висящев, 1978]. Еще в 1967–1968 гг. в информации по данным анализа результатов ЗМУ, высказывалась тревога по поводу ослабления борьбы с волком и наметившейся в связи с этим тенденции роста его численности. В 1972–1975 гг. уже многие специалисты выступили с предложениями по усилению борьбы с волком [Елисеев, 1972; Макридин, 1973; Бибииков, Филимонов, 1974; Дуров, 1974; Приклонский, Осмоловская, 1975; Зверев, 1976; и т. д.]. Большое значение для усиления контроля численности волка сыграло постановление Совета Министров СССР в октябре 1978 г. «О государственном обязательном страховании имущества колхозов, совхозов и других государственных сельскохозяйственных предприятий», в котором был утвержден перечень мероприятий по борьбе с волками [Бородин, 1979]. Принятые энергичные меры привели к неуклонному и резкому возрастанию числа уничтожаемых хищников (табл. 66).

Наиболее успешно регулирование численности волка в конце 70-х годов осуществлялось в европейской части РСФСР, на Украине и в Белоруссии. За несколько лет число ежегодно уничтожаемых зверей возросло более, чем вдвое (табл. 66). В Казахстане увеличение преследования волка стало заметным только в 1979 и 1980 гг. В союзных республиках Кавказа и Средней Азии усиления борьбы с волком не произошло, численность зверей там остается стабильной в горах и сокращается в освоенных земледелием долинах.

К началу 1980 г. рост численности волка остановлен, по существу, на всей территории страны. В наиболее «волчьих» областях России — Кировской, Смоленской, Калининской — добыча зверей с 1980–1981 гг. пошла на убыль. Численность популяций волка по всем признакам, в том числе по данным заготовок шкур, начала сокращаться в Белоруссии и на Украине. Вероятно, через несколько лет, в самом конце 80-х годов, ареал волка снова уменьшится до того состояния, каким он был на рубеже 60–70-х годов. Итак, анализ результатов усилий по решению «волчьей проблемы семидесятых годов» [Гусев, 1978] приводит к заключению, что эту вспышку численности волка удалось ликвидировать за 5–6 лет, т. е. по своим масштабам она не может идти ни в какое сравнение с послевоенной вспышкой, ликвидация которой потребовала 15 лет.

Современное размещение и численность волка в СССР представлены на рис. 169. Эта карта составлена на основе региональных данных и

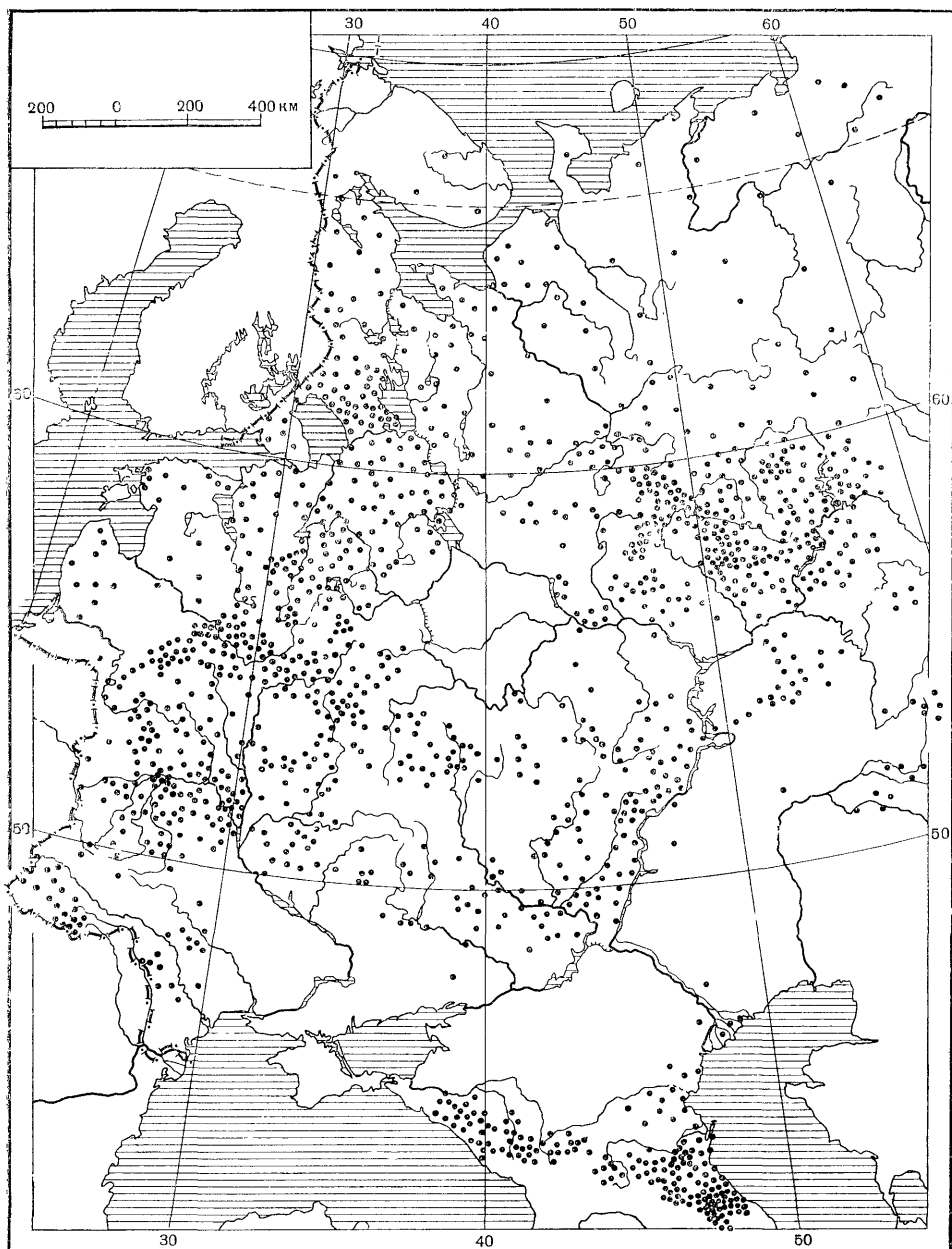


Рис. 167. Распространение и численность волка в европейской части СССР в 1973 г.
Точка — 5 зверей

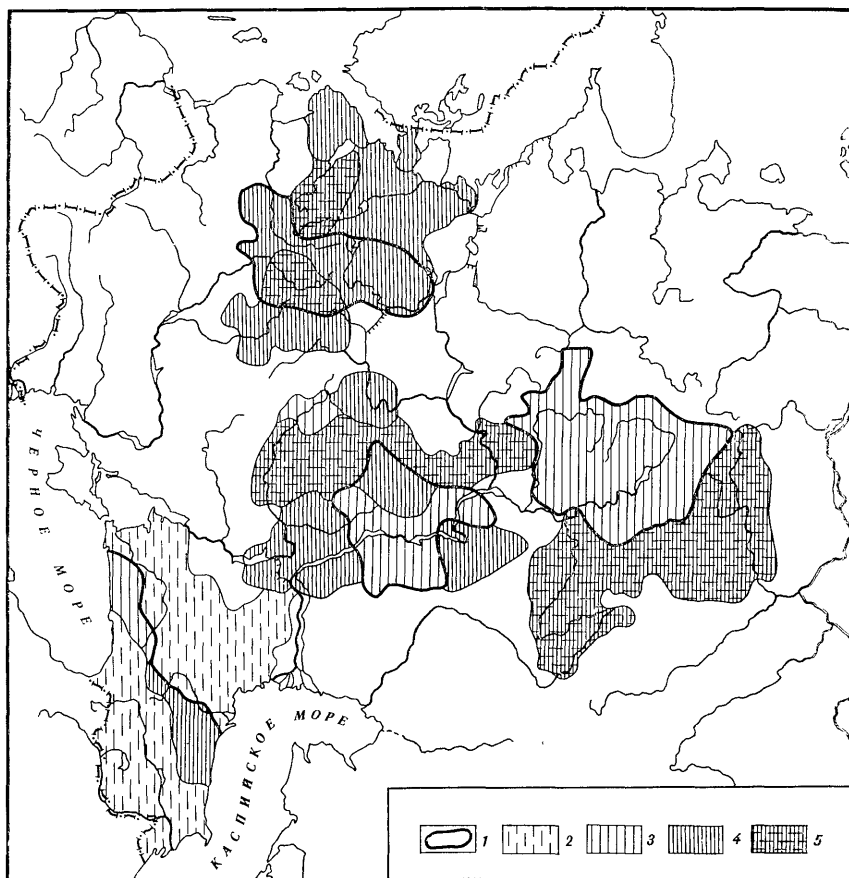


Рис. 168. Изменение численности волка в очагах высокой плотности населения в 1973—1979 гг.

1 — очаги высокой численности 1973 г.; 2 — численность стабильна; 3 — слабое увеличение (1,2—2,0 раза); 4 — умеренное увеличение (2—4 раза); 5 — сильное увеличение (более чем в 4 раза)

является по существу итогом работы большинства соавторов книги. Оценку численности волка на местах консультировали многие десятки специалистов охотничьих управлений и других учреждений. Существенных корректив в региональные оценки мы не вносим, хотя для немногих территорий сделали перерасчет числа зверей по их плотности, а для Украины, республик Кавказа и Туркмении рассчитали численность зверей по многолетней динамике заготовки их шкур. Данные авиаучета волков, применявшегося в тундре, на части Казахстана, Якутии и в других местах, использованы для общей оценки, но они дают преуменьшенные результаты. Необходимо еще указать, что каждый год вносит заметные

изменения в состоянии конкретных популяций волка, не меняющие, правда, общей картины¹. Экологически неоправданную градацию численности (1 точка — 25 зверей) мы вынуждены были избрать, учитывая техническую трудность размещения большого числа точек.

Беглый взгляд на рис. 169 оставляет впечатление, что волк заселяет практически всю территорию СССР, а размещение его численности отражает, с одной стороны, антропогенное воздействие, а с другой, подтверждает приуроченность зон обилия зверя к определенным ландшафтам. Оба фактора почти повсюду действуют совместно, но приоритет, как правило, остается за деятельностью человека. Так, ареал волка и его численность теперь сокращены в лесостепной, степной и полупустынной зонах европейской части СССР, в Западной и Южной Сибири; резко уменьшено число зверей в тундровой зоне, где и исходно их было мало. Выделяются высокой численностью преимущественно территории экстенсивного скотоводства в горах Кавказа, Средней Азии, Казахстана, Алтая, Тувы, а также малолюдные пустыни и полупустыни Казахстана в ареале сайгака. Число волков на январь—февраль 1980 г. по регионам оценивается так (табл. 67).

К настоящему времени (1980 г.) полностью свободными от волков остаются лишь некоторые густонаселенные области Украины (Кировоградская, Днепропетровская, Запорожская, Херсонская и Крымская — рис. 169). Наибольшая плотность в европейской части страны наблюдается в Белоруссии и Смоленской обл. (12,1 волка на 1 тыс. км²), где обитает соответственно 2,5 и 0,6 тыс. волков. К ним с севера примыкают Калининская, Псковская, Новгородская и Ленинградская области, характеризующиеся плотностью 7,6—8,9 волков на 1 тыс. км² и общей численностью волков 2,3 тыс.; с юго-востока Калужская, Брянская, Тульская, Орловская и Липецкая области с плотностями 5,2—6,7 волков на 1 тыс. км², где обитают около 825 зверей; а с юга Украинское Полесье, населенное примерно 1 тыс. особей со средней плотностью 12,2 зверей на 1 тыс. км² [Болденков, 1980]. В Кировской, Пермской, Ульяновской областях, Марийской, Чувашской и Удмуртской АССР живет около 2,5 тыс. зверей, обеспечивая плотность 5,0—11,9 особей на 1 тыс. км². Предкавказье и Кавказ населяют 7,2 тыс. волков при плотности 13,0—32,3 в республиках Закавказья и Дагестане и 7,1—10,6 волков на 1 км² в областях и АССР России. На остальной территории европейской части Союза живет еще 8,6 тыс. волков, но средняя плотность нигде не превышает 5 зверей на 1 тыс. км², а плотность менее 1 волка на 1 тыс. км² сохранилась лишь в Молдавии, Калмыкии, Мурманской обл. и европейской тундре.

¹ Для некоторых регионов страны (см. табл. 67) численность указана по данным Главохоты на начало 1980 г. По большинству из них наши данные согласуются с оценками Ю. П. Губаря [1982] на начало 1981 г. (различия менее 20%). Они расходятся лишь с приведенными им цифрами по Восточной Сибири: Ю. П. Губарь считает, что волков почти вдвое больше в Красноярском крае, Читинской и Иркутской обл. и Бурятии. Отчасти эти различия объясняются тем, что данные М. А. Лавова (глава 8) и наши относятся к 1975—1980 гг. Кроме того, Губарь предполагает меньшее изъятие зверей в указанных регионах (не более 10—20%).

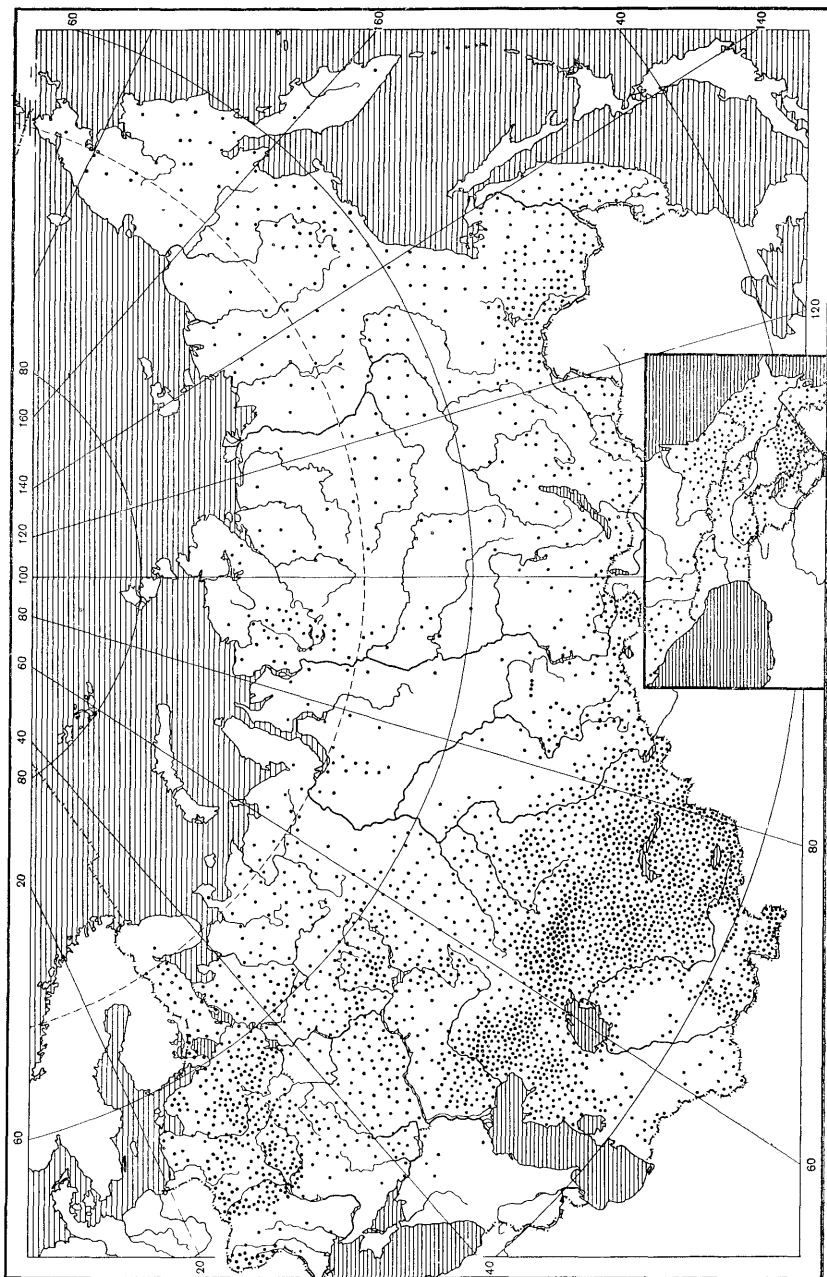


Рис. 169. Распространение и численность волка в СССР в 1980 г.
Точка — 25 зверей

Таблица 67. Численность волка в СССР по регионам

<i>Западный</i>	4705	<i>Кавказ</i>	7250
Прибалтика	1000	Предкавказье	2200
Белоруссия	2510	Грузия	1800
Украина	1195	Армения	750
<i>Уральский</i> (Пермская, Свердловская, Челябинская, Курганская, Оренбургская обл., Удмуртская АССР)	2440	Азербайджан	2500
		<i>Западная Сибирь</i>	9 380
		Тундра (Ямало-Ненецкий, Ханты-Мансийский авт. округ)	580
<i>Северо и северо-западный</i>	4210	Области Западной Сибири	930
Северо-Запад (Мурманская, Ленинградская, Новгородская, Псковская обл., Карельская АССР)	2150	Алтай	870
Север (Архангельская, Вологодская обл., Коми АССР)	2060 *	<i>Казахстан</i>	31 000
		<i>Средняя Азия</i>	8 050
<i>Центральный</i> (Калининская, Ярославская, Костромская, Ивановская, Владимирская, Горьковская, Брянская, Калужская, Тульская, Рязанская, Орловская, Липецкая, Тамбовская, Курская, Воронежская, Белгородская обл., Чувашская, Марийская, Мордовская АССР)	4695 *	Туркменния	1 000
		Узбекистан	1 500
		Киргизия	3 550
		Таджикистан	2 000
<i>Поволжье</i> (Пензенская, Ульяновская, Куйбышевская, Саратовская, Волгоградская, Астраханская обл., Башкирская, Татарская, Калмыцкая АССР)	2120 *	<i>Восточная Сибирь</i>	5 650
		Тундра (Таймыр, Якутия)	1 000
		Красноярский край	1 210
		Иркутская, Читинская обл.	1 470
		Тува	1 120
		Бурятия	850
		<i>Дальний Восток</i>	4 305
		Чукотка и Камчатка	500
		Хабаровский край	1 440
		Амурская обл.	1 880
		Приморский край	485

* По данным Главохоты РСФСР.

В Сибири наибольшая плотность населения волка (рис. 169) наблюдается в Тувинской АССР — 6,6 и Алтайском крае — 3,9 зверей на 1 тыс. км². В остальной части Западной Сибири обитает 1,1 тыс. особей. Тут средние плотности составляют от 0,3 (Томская обл.) до 2,3 (Кемеровская) зверей на 1 тыс. км². Средняя плотность менее 1 волка на 1 тыс. км² отмечена лишь в Тюменской обл. В Восточной Сибири обитает около 5,7 тыс. волков, из них 2,3 тыс. населяют южную часть региона (Иркутскую, Читинскую обл. и Бурятскую АССР), где плотность более одного зверя на 1 тыс. км²; в Якутии средняя плотность меньше. Дальний Восток населяют около 4,3 тыс. волков. Плотности более 1 зверя на 1 тыс. км² наблюдаются лишь в Амурской обл. и Приморском крае.

В Казахстане наибольшая плотность, оцениваемая по числу заготовленных шкур, в Актюбинской и Дзезказганской обл. (более 7 на 1 тыс. км²). Меньше волка (3—6 шкур с 1 тыс. км²) добывается в Алма-Атин-

ской, Гурьевской, Карагандинской, Кзыл-Ординской, Кокчетавской, Кустанайской, Тургайской и Чимкентской областях. Наименьшая добыча (1—1,5 шкур с 1000 км²) наблюдается в Мангышлакской, Павлодарской и Семипалатинской областях. По Средней Азии максимальные запасы и плотности сосредоточены в Киргизии, где обитает около 3,5 тыс. зверей. В других республиках волков меньше, но плотность населения в горах также сохраняется высокой.

Динамика численности за период 1977—1979 гг. отличается некоторой стабилизацией в европейской части страны. В Смоленской, Новгородской, Оренбургской областях, Краснодарском крае, Эстонской ССР и Дагестанской АССР численность почти не менялась, но в других областях в эти годы продолжался незначительный рост (1,2—1,5 раза). В республиках Закавказья, Средней Азии и Казахстане общего роста численности в предшествовавшем десятилетии вообще не происходило и лишь уточнение данных о численности волков дает большие (по сравнению с 1972/73 гг.) цифры. Это подтверждается тем, что различия в данных отстрела в начале и конце рассматриваемого периода по республикам Средней Азии и Закавказья не превышают незначительных колебаний по годам.

Наиболее быстрый рост численности в конце 70-х годов произошел в Западной Сибири. В Тюменской обл. численность увеличилась почти в 5 раз, в Красноярском крае и Томской обл. — в 2,5—3 раза, причем эти цифры подтверждают данные отстрела, который увеличился в Тюменской обл. на 312, в Красноярском крае — на 138, Томской обл. — на 75%. В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке численность заметно увеличилась в Иркутской обл. и Приморском крае (более чем вдвое); меньше в Бурятии и Хабаровском крае (1,2—2 раза); на остальной территории (кроме Амурской обл., где численность немного снизилась) она осталась стабильной.

В Казахстане, где единственным показателем численности по областям является уровень изъятия, мы не можем подробно анализировать динамику численности, так как в 1979 г. была увеличена премия за отстрел волка и, соответственно, возросла добыча волков. Но следует заметить, что, несмотря на повывисившийся в целом уровень отстрела, в некоторых областях, не входящих в ареал сайгака, как, например, в Павлодарской и Восточно-Казахстанской, он остался стабилен, а в Семипалатинской обл. даже снизился.

Таким образом, несмотря на отсутствие специальной службы слежения за волком в СССР, происходит постепенное совершенствование методов учета его численности, глубже анализируются различные материалы. Нет сомнения в том, что данные о численности волка по регионам в целом по СССР в 1980 г. более точны, чем любые ранее опубликованные сведения, в том числе и о состоянии его популяций в 1973 г. Дальнейшее расширение в 80-х годах зоны проведения ЗМУ, слежение за половозрастной структурой популяций и проведение наблюдений за изменением числа зверей на «ключевых» участках представляются не только необходимыми, но и реальными.

Крайний Север (тундра и лесотундра)

Распространение и численность. Тундровый волк заселяет зоны тундры и лесотундры, за исключением некоторых островов Северного Ледовитого океана [см. Реймерс, Бибиков, гл. 3]. В прошлом (XVIII и XIX вв.) при более высокой численности дикого северного оленя [Pallas, 1811; Врангель, 1841] волка в тундре было больше. Его численность постепенно упала к нынешнему столетию соответственно сокращению популяции дикого оленя [Караев, 1926; Белополюский, 1937]. На других островах он живет непостоянно или только заходит. Например, волк несколько лет жил на о-ве Колгуев, но затем его покинул [Макридин, 1976]. На о-в Белый волк заходил дважды в 1936 г. [Тюлин, 1938]; появились снова в 1978 г., и в 1981 г. тут видели не менее шести зверей, которые держатся в центре острова и его южной части. На Новосибирских островах, Оленьем, Сибириякова, островах Шокальского волки живут постоянно. Первый заход волков на о-в Врангеля отмечен в 1938 г. [Мантейфель, 1947]. В дальнейшем свидетельств существования волков на острове не было до 1972 г., пока на его южном побережье волк-мигрант не попал в капкан [Дорогой, Придатко, 1981]. С 1979 г. волки стали жить постоянно, а в 1980—1981 гг. на острове обитала уже вполне сформировавшаяся стая [Овсянников, устн. сообщ.].

Южная граница ареала не четкая. Тундровый волк населяет горно-таежные районы севера (горы Путорана) и северо-востока Сибири, проникает и в северную тайгу, например в Тюменской обл. до 64° с. ш. и до Южной Якутии [Лабутин, 1971]. По мере освоения Севера главной причиной миграции волка на юг стал антропогенный фактор, в том числе и применение авиации против волка в тундре, что вынудило его искать спасение в тайге.

На Крайнем Севере волк малочислен, в среднем не более одного зверя на 1 тыс. км². В послевоенный период здесь их добывалось с единицы площади меньше, чем в среднем по РСФСР: в восточно-европейской тундре в 5, на Ямале — в 10, на Таймыре — в 12 раз. Интенсивный отстрел в течение 2—3 лет с самолета приводит к резкому сокращению популяции тундрового волка [Макридин, 1959].

На Кольском п-ве тундровый волк всегда был редок. Несколько больше его на юге полуострова, куда звери подкочевывают из Карелии, особенно в послевоенные годы [Данилов и др., 1978]. В 1955—1956 гг. в Ловозерском районе обитало до 46 волков [Макарова, 1979]. В последующие три года отстрелом с самолета 85 зверей популяцию сократили, и до 1975 г. их тут почти не добывали. Во второй половине 70-х годов численность не превышала 50 волков. В эти годы добывались почти исключительно взрослые звери, мигрировавшие с юга. В 1979 г. одиночки держались в районах Алакуртти и у Верхнетулумского водохранилища. С 1977 г. в Ловозерском районе волка не стало. Данные о 30—50 волках (плотность 0,3 зверя на 1 тыс. км²) в Мурманской обл., вероятно, преувеличены (рис. 169).

Восточно-европейский Север. В 1960—1963 гг. на р. Пеза Мезенского района закончилось смыкание ареалов лесного и тундрового волков [Семенов, 1979]. В 1951 г. в Ненецком автономном округе насчитывали не более 250 волков (1,4 зверя на 1 тыс. км²); но и эту цифру В. П. Макридин [1978] считает завышенной. С 1951 г. в округе начали отстреливать волков с самолета, а в 1955 г. было уничтожено максимальное их число — 174 экз. Численность стала падать, и к 1970 г. в Ненецком округе оставалось всего 20—25 волков [Макридин, 1979]. В первой половине 70-х годов ежегодно отстреливали всего по 9—18 зверей. Сокращение добычи обусловило новый подъем численности волка, которая достигла в 1978 г. 120—180 особей (1,0 волк на 1 тыс. км²). Если в 50-е годы звери более равномерно распределялись по округу, то теперь наибольшая их плотность — в Малоземельской тундре и на побережье Чешской губы (рис. 169).

В Ямало-Ненецком автономном округе в 1948—1958 гг. добывалось от 85 до 157 волков при среднегодовой добыче в 120 (включая и волчат). В 1958 г. с помощью вертолетов убили 200 волков. В радиусе 200—250 км от Салехарда зверей практически не стало. Однако ослабление борьбы в последующие годы позволило хищникам снова восстановить свои популяции во второй половине 70-х годов, например, на Гыданском п-ве до 300 особей. Новая кампания активизация борьбы с волком снизила его численность к 1980 г. до 380 зверей. На севере полуостровов Ямал и Гыдан волка мало, и его численность сокращена в последние годы. Так, на п-ве Гыдан за два года (1980—1981) мы уничтожили 153 зверя (в том числе 15 щенков), но к весне 1981 г. здесь еще оставалось около 220 волков. На территории Байдарацкого совхоза, земли которого размещены в Ямальском и Приуральском районах, плотность в 70-х годах составляла 0,2 волка на 1 тыс. км². В предгорьях Урала и по среднему течению р. Щучья волк норится и держится круглый год, плотность его здесь 1,4—1,5 особей на 1 тыс. км². Южнее численность волка увеличивается в южной тундре, лесотундре и северной тайге, т. е. в Пуровском, Тазовском и особенно Надымском районах. По районам отличается не только общий запас, но и плотность хищников. Наиболее высока она в Надымском — до 1,7 особей на 1 тыс. км². На юге региона увеличен и размер волчьих стай (до 8—10 особей), в Тазовском районе такие стаи не редкость (около десятка встреч).

На Таймыре волк распространен повсеместно. В 30-х годах следы его деятельности были отмечены на п-ве Челюскина [Рутевский, 1939]. Правда, хищники сюда заходят редко и на короткое время. Северная граница их регулярного обитания проходит по линии Диксон — северный край Таймырского озера — о-в Бегичева. Считают, что на Таймыре живет 300—400 волков [Геллер, 1974; Сыроечковский, Рогачева, 1980]. Если бы на Таймыре было 1500 волков [Зырянов, 1979], то вряд ли бы при таком числе хищников происходило неуклонное увеличение популяции дикого северного оленя, хищники сдерживали бы ее рост.

В отличие от тундр к западу от Гыдана, на Таймыре, никогда не вели интенсивной борьбы с волком, и численность его значительно не ме-

нялась. Среднегодовая заготовка шкур волка по тундре и лесотундре Красноярского края в послевоенном периоде колебалась по пятилетиям от 89 до 194, составляя в среднем около 150 [Лавов, глава 8]. Относительное численное постоянство популяции волка Таймыра в течение десятилетий обусловлено недостаточностью изъятия, не превышавшего, очевидно, $\frac{1}{3}$ популяции.

По территории Таймыра волк распределен неравномерно. В арктических тундрах, в частности в бассейне р. Бикада, плотность его составляет 1,5 особи на 1 тыс. км², в лесотундрах Западного Таймыра — 2,5, а в горах Путорана доходит до 10 оседлых зверей. Здесь у оз. Аян на площади в 1 тыс. км² постоянно обитают две семьи, т. е. 7—8 взрослых волков. Размеры участков обитания этих семей, по нашим наблюдениям летом 1976 и 1977 г., — 100—150 км². С начала промысла дикого северного оленя при госпромхозе «Таймырский» в местах отстрела скапливались отходы при разделке туш. Волки сориентировались на их использовании и начали зимовать в долине р. Пясины. Они появляются в ноябре-декабре и остаются на всю зиму, питаются отходами промысла, а также подранками, оставшими от ушедших к югу стад оленей. Кроме того, хищники постоянно посещают и разоряют охотничьи путики. Ежегодно большую часть зимующих на Пясины зверей отстреливают с вертолета, а сохранившиеся в конце марта уходят на север.

Северо-Восток Сибири. Встречаясь повсюду, волк сосредоточен в пяти основных очагах: Амгуэмском, Центрально-Чукотском, Аниюском, Еропольском и Велико-Майнском. Последний очаг по Паранольскому долу связан с популяцией Камчатки, насчитывающей теперь 100—150 зверей [Лазарев, устн. сообщ].

В прилежащих отрогах Корякского нагорья волк редок, особенно в его центральной части [Портенко и др., 1963]. Для Чукотки свойственна концентрация зверей в полосе контакта кустарниковых тундр и лесотундры, где имеются замещающие корма (заяц, куропатки, грызуны) и хорошие защитные условия. Наибольшее число встреч волков приходится на поймы горных рек и долины распадков в горно-тундровом поясе (табл. 68).

Звери чаще встречались (12,1—20,1%) в биотопах дикого и домашнего северных оленей, лося и снежного барана. В подзоне тайги и лесотундры это лиственничное редколесье, тополево-чозениевые, чозениевые и крупнокустарниковые ленточные леса, а в зоне горных тундр межгорные депрессии, холмогорья и низкогорья. Усилившееся преследование сдвигает границы размещения волка на водоразделы в более удаленные и дающие лучшее укрытие мест обитания. Общая численность волка на территории Чукотки не превышает 450 зверей. По обследованным районам плотность сильно колеблется (табл. 69).

В целом по СССР численность тундрового волка не превышает, вероятно, 1,5—2 тыс. экз. Наиболее сильно она сокращена в областях домашнего оленеводства на европейском Севере. На западе и востоке ареала сохранение подвида в чистоте проблематично.

Таблица 68. Сезонное размещение по биотопам Чукотки (данные Н. К. Железнова в 1972–1981 гг.)

Биотопы	Общее число — встреч волков — (в %)				всего
	май — июнь	июль — август	сентябрь — октябрь	декабрь — апрель	
Лиственничные редколесья	—	1 (6,7)	—	14 (93,3)	15 (12,1)
		1 (2,1)		46 (97,9)	47 (17,2)
Тополево-позениевые ленточные леса	—	4 (23,6)	3 (17,6)	10 (58,8)	17 (13,7)
		6 (12,0)	5 (10,0)	39 (78,0)	50 (18,2)
Крушнокустарниковые долинные леса	1 (4,8)	11 (52,4)	5 (23,8)	4 (19,0)	21 (16,9)
	1 (2,7)	16 (43,2)	6 (16,2)	14 (37,8)	37 (13,5)
Крушнокустарниковый кедровый стланец	—	1 (—)	—	—	1 (0,8)
		1 (—)			1 (0,4)
Кочкарная ерниковая тундра	1 (9,1)	1 (9,1)	—	9 (81,8)	11 (8,9)
	1 (2,8)	1 (2,8)		34 (94,4)	36 (13,1)
Злаково-разнотравная тундра	—	2 (66,7)	—	1 (33,3)	3 (2,4)
		7 (87,5)		1 (12,5)	8 (2,9)
Горная тундра (50–300 м над ур. м.)	—	7 (50,0)	1 (7,2)	6 (42,8)	14 (11,3)
		7 (50,0)	1 (7,2)	6 (42,8)	14 (5,1)
Гольцы в среднегорье (800–1500 м над ур. м.)	—	1 (—)	—	—	1 (0,8)
		1 (—)			1 (0,4)
Мелкосопочник (500–700 м над ур. м.)	2 (8,0)	12 (48,0)	3 (12,0)	8 (32,0)	25 (20,1)
	2 (4,5)	17 (38,6)	5 (11,4)	20 (45,5)	44 (16,1)
Межгорная ерниковая депрессия	—	8 (53,3)	5 (53,3)	2 (13,4)	15 (12,2)
		25 (71,4)	5 (14,3)	5 (14,3)	35 (12,7)
Морское побережье	—	1 (—)	—	—	1 (0,8)
		1 (—)			1 (0,4)
Всего					124 (100,0)
					274 (100,0)

Питание. На западе тундровой зоны СССР зимние корма (ноябрь–май) характеризованы по составу содержимого желудка (табл. 70).

Как видно, зимние корма однообразны, летом же возрастает значение многочисленных и доступных мелких зверьков и птиц [Романов, 1941; Формозов, 1952]. Сейчас, как и в прошлом [Плеске, 1887; Романов, 1941], основу питания составляют домашние и дикие северные олени. Тесную связь волка с северным оленем подтверждает постоянная кочевка хищников за стадами оленей и их размещение в тундре и лесотундре. Наблюдается некоторая специализация в питании волка. Те хищники, которые держатся возле оленьих стад, питаются исключительно оленьим мясом, другие, преимущественно перьярки, часто живут по поймам рек и побережью моря, где кормятся куропатками, зайцами, выбросами моря.

Таблица 69. Плотность населения волка на Чукотке (выборочные учеты Н. К. Железнова)

Район	Год учета	Плотность на 1 тыс. км ²
Амгуэмская тундра	1976	1,4
Ападырское плоскогорье		
Осиновские горы	1974	1,0
Чинейвеемские горы	1974	1,0
Бараньи горы	1976-1979	1,0
Эльгыгытгынская впадина (верховья рек Анадыря и Юрумкувем)	1974, 1976, 1979	1,1
Канчаланская горная тундра (верховья рек Канчалаан, Волчья, Тавайваам)	1981	1,2
Север Корякского нагорья		
верховья р. Великая	1975	0,8
верховья рек Хатырка и Иомраутваам	1976-1977	0,1
Хребет Пекульней (верховья р. Тельпыгыргын, оз. Баранье)	1973-1974, 1980	0,1

Таблица 70. Состав пищи тундрового волка по районам (по В. П. Макридину и Г. И. Чувашову для Гыдана)

Вид пищи	Ненецкий округ (n=114)		Ямало-Ненецкий округ (n=33)		Гыдан (n=71)		Таймырский округ (n=66)	
	число встреч	%	число встреч	%	число встреч	%	число встреч	%
Северный олень	106	92,9	33	100	58	81,7	66	100
Лось	8	7,5	3	9	2	2,8	—	—
Песец	—	—	—	—	6	7,9	—	—
Лисица	3	2,6	1	3,3	—	—	—	—
Заяц-беляк	2	1,89	—	—	3	4,2	—	—
Мышевидные грызуны	6	5,3	1	3,3	1	1,4	—	—
Белая куропатка	4	3,77	—	—	2	2,8	—	—
Тундровая куропатка	—	—	—	—	1	1,4	—	—

добывают тюленей, пожирают оставленную рыбаками рыбу, похищают песцовую подкормку и нередко полавших в ловушки зверей и птиц. Под нашим наблюдением были звери, которые подбирали белых куропаток, разбившихся о провода. Они регулярно курсировали с этой целью вдоль телефонной линии Нарьян-Мар — Носовая. На полярном Урале

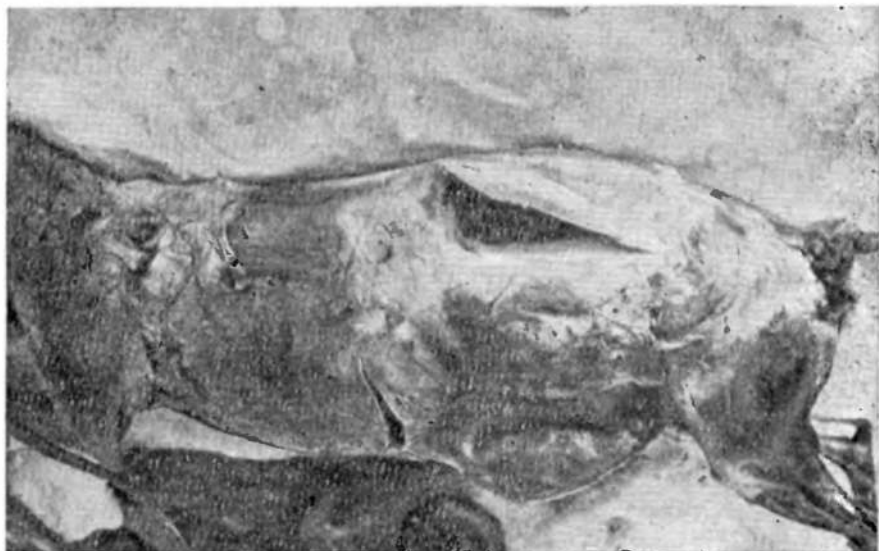


Рис. 170. Упитанность тундрового волка зимой

Фото В. П. Макридина

два волка питались исключительно зайцами-беляками, иной пищи здесь не было.

На Северо-Востоке Азии весной и в начале лета, в период выращивания потомства, пищей волкам служат грызуны (суслики, сурки, полевки, лемминги), пищухи, зайцы, различные птицы. Дикие копытные в это время составляют лишь незначительную часть рациона. Осенью звери постоянно держатся близ коралей, где проводится забой оленей. В течение года в домашнем оленеводстве имеются погибшие по различным причинам животные. Иногда отходы довольно велики и обеспечивают пищей до весны не только волка, но и других хищников. В этот период обеспечены волки хорошо пищей. Туши зверей, убитых весной у стад домашних оленей на Чукотке и под Салехардом, имели сплошной слой подкожного жира, достигавший на крупе самок 10 мм, у самцов — до 15 мм толщины (рис. 170).

Некоторое давление волка приходится на диких копытных, ресурсы которых, например на Чукотке, составляют: 2620 лосей, 7500 диких северных оленей и 2800 снежных баранов [Железнов, 1980]. Гибель сохатых от волка колеблется от 0,6% в бассейне р. Белая до 1,1% в бассейне р. Анадырь. Однако в период ледостава гибель лосей в полыньях составляет 2,6% [Железнов, 1980]. Их туши затем вмерзают в лед и в дальнейшем утилизируются хищниками. Роль волка в ареале снежного барана в разных очагах обитания не одинакова. В низкоротных ландшаф-

тах, в частности на Анадырском плоскогорье, гибель баранов от волков, судя по остаткам волчьих трапез на одном из участков, составляет 68,4% от общего числа погибших по различным причинам животных ($n=19$). В нижнем поясе гор снежные бараны погибают от хищников в основном зимой (60%). Здесь много кустарников и надувы рыхлого снега, удобные для засады. Верхнюю скалистую часть гор волки посещают редко. Хищничество волка среди баранов значительно меньше на Чанталыском, Паляваамском, Экитыкском хребтах и Пелькунее.

Состав популяции. В пробах из популяции ($n=65$), взятых в 1951—1956 гг. в Ненецком автономном округе, 36,9% зверей были прибылые и 63,1% — взрослые и переярки. Две трети популяции составляли самки и одну треть самцы. В этот период против волков использовали авиацию, но их численность оставалась еще достаточно высокой. Во втором периоде (1970—1979 гг.) при восстановлении популяции после глубокой депрессии 60-х годов ($n=46$) доля прибылых зверей составляла 66, переярков — 8 и взрослых — 26%, а соотношение полов осталось прежним ($\frac{1}{3}$ самцов). Среди прибылых самки преобладали особенно резко — 75%.

В Ямало-Ненецком автономном округе борьбу с волками проводили преимущественно в дальних окрестностях Салехарда. В пробе ($n=82$) зверей, добытых в 1957—1959 гг., самцов было 54,9%. По мере сокращения популяции стала расти доля молодняка. Из 39 обследованных зверей 48,7% составляли прибылые. Среди них преобладали самки (63,2%), а у взрослых — самцы (65,0%).

На Таймыре до 1960 г. популяция волка не была нарушена. Прибылые составляли 21% при равном соотношении самок и самцов во всей пробе ($n=86$). Среди прибылых доминировали самки (14♀ и 4♂), а среди взрослых и переярков — самцы (57,4%).

В пробе отстрелянных с вертолета на Гыдане зверей ($n=99$), по наблюдениям Г. И. Чувашова, прибылые составили 33,7, переярки 15,3, взрослые 51%. Доля самцов нарастала с возрастом: среди прибылых — 48, у переярков и взрослых — 60%. Во всей пробе самцы всех возрастных групп составили 56%. Соотношение прибылых (33) и переярков (15) свидетельствует о большой естественной гибели молодых зверей до достижения ими половой зрелости. Изучение возраста тундровых волков в пробе из Ненецкого округа ($n=50$) показало следующее соотношение возрастов: до 1 года 33 экз., 1+—4, 2+—4, 3+—4, 4+—2, 5+—1, 6+ нет, 7+нет, 8+—1, 9+—1, т. е. прибылые составили 64, переярки 3 и взрослые 28%.

В. П. Макридин определил состав зверей в 14 стаях в декабре — апреле 1955—1974 гг. Величина групп варьировала от 4 до 10 особей (в среднем 6,6). Во всех стаях были прибылые, составившие 65%. В двух стаях из 14 не было матерых волчиц, в пяти — матерых самцов. В двух стаях отсутствовали прибылые самцы, в одной — прибылые самки.

В Гыданской тундре (по наблюдениям Г. И. Чувашова) средняя величина стаи в 1979—1981 гг. составила 4,7 особи, но встречаются стаи до 15 волков. С середины февраля число волчьих пар и одиночек замет-

но возросло. В пяти отстрелянных парах все звери были матерыми и в одном случае самец был матерым, а самка переярком. Пары составили от общего числа отстрелянных зверей 28%. 16 волков-одиночек составили 16,3% от общего числа добытых зверей. Среди добытых одиночек были: 9 матерых (из них 1 самка), 2 переярка (самец и самка) и 5 прибылых (4 самки). Среди матерых-одиночек 44% зверей были старше десяти лет. Из общего же числа отстрелянных с вертолета зверей особи старше 10 лет составили 9,8%, причем средний возраст матерых оказался равным 6,5 лет.

Поведение при преследовании. До того как стали использовать авиацию для отстрела, волки совершенно не реагировали на самолеты, пролетавшие на высоте более 100 м. Лишь снижение их до высоты 20—30 м заставляло зверей покидать лежки. Поначалу было так, что хищник не убегал и даже бросался на снизившийся самолет. По мере расширения применения самолетов для борьбы с волками, оставшиеся в живых звери стали остро реагировать на шум самолетного мотора, различая при этом типы машин. По звуку они хорошо отличают «опасные» и «не опасные» типы и реагируют лишь на те, с которых отстреливали волков. При звуке «опасных» моторов хищники немедленно пускались в бегство, направляясь в лес, заросли кустарников, овраги, нагромождения льда.

Сходные адаптации выработались и к преследованию на мотонартах. Сначала волки не обращали внимания на шум их мотора и подпускали на 200—300 м. Они вставали с лежек, по звуку определяли направление снегохода. В бегство пускались, лишь увидев направляющиеся к ним мотонарты. Теперь звери стали настолько осторожными, что, услышав далекий шум приближающихся мотонарт, пускаются в бегство, стараясь скрыться в недоступных для этой машины местах.

При преследовании волка на мотонартах, он не бежит прочь в любом направлении, а внимательно следит за скоростью и направлением погони. Для этого часто останавливается и прислушивается, выбирая пункт с хорошим обзором. Зверь точно определяет направление и скорость движения мотонарт и соответственно изменяет свой маршрут, уходя подчас под прямым углом от направления преследования. Спасаясь, волк выбирает самую неблагоприятную для движения мотонарт местность. Так, 22 марта 1979 г. мы поехали по следу трех волков. Почувствовав преследование, звери направились в русло ручья с крутыми лесистыми берегами, вышли на р. Сула и по ней двинулись вниз. Продолжать преследование по берегу было нельзя из-за густого леса. Спустившись в русло реки, мы попали на наледь и застряли. Одновременно волков разыскивал вертолет, экипаж которого по нашим сигналам взял след хищников и более часа обследовал лес. Обнаружить волков, затаившихся под елями, не смогли и с вертолета. Незадолго до сумерек звери вышли из леса в тундру и направились в сторону речки Большой Нюрбей, где мы на двух мотонартах и догнали их. Два волка были убиты, а третий все же сумел уйти.

27 марта 1979 г. обнаружили тропу двух волков. Они прошли от р. Сула через речку Б. Нюрбей к Щучьему острову — возвышенности среди тундры, поросшей редким лесом. Услышав шум мотонарт, они встали с лежек, потоптались, прислушиваясь, стали уходить. В это время надвинулся густой туман. Быстрое движение мотонарт стало опасным из-за оврагов. Волки правильно оценили обстановку, развернулись в обратном направлении и прошли навстречу нартам всего в 200—300 м, затем по своему же следу ушли обратно к р. Сула. Туг туман рассеялся, и на большой скорости удалось догнать волков.



Рис. 171. Домашний северный олень, убитый волками

Фото В. П. Макридина

Однажды обнаружили волка, двигавшегося по большому озеру с заросшими лесом берегами. Зверь был почти на середине озера. Заметив снегоход, хищник на «махах» направился к берегу на максимальной скорости с необходимым упреждением; мы должны были сблизиться с волком недалеко от видневшегося берега. Точно сопоставив скорости, волк понял, что не успеет добежать до кромки леса. Он круто повернул и галопом ушел обратно по своему следу. У нас не хватило всего нескольких секунд, чтобы догнать хищника, из-за разворота мотонарт, который невозможно сделать на максимальной скорости.

Приведенные примеры, число которых можно было бы увеличить, показывают, как точно звери оценивают ситуацию, отлично знают особенности местности, возможности техники и принимают правильное решение. В. П. Бологов [1981] прав, указывая, что во время погони хищники мгновенно реагируют на изменение движения лосей, пытаются спрямить путь, и не прав в том, что волки, находясь от них далее 15—20 м, постоянно ошибаются в экстраполяции угла движения. Эта «ошибка», очевидно, является все же результатом действий лося.

Волки и оленеводство. Волки ежегодно уничтожают тысячи домашних оленей. Свидетельства большого ущерба оленеводству многочисленны. Так, в Якутии за 1954—1958 гг. они затравили 24 тыс. оленей, в 1959—1962 гг.— 11,4 тыс. [Паулин, 1965]. В Ямало-Ненецком округе только в 1957 г. от волков погибло 5 тыс. и «пропало без вести» — 17 тыс. оленей. В Ненецком округе волки ежегодно уничтожали от 1328 до 2248 оленей, в 1959—1973 гг., когда популяцию хищников резко сократили, ущерб уменьшился, но в конце 70-х годов он снова достиг прежних величин (рис. 171).

Кроме прямого ущерба оленеводство несет косвенные убытки. Пастухи из-за волков избегают использовать пастбища с неровным рельефом, где за оленями не уследишь, оптимальное использование пастбищ из-за этого затруднено. Основной ущерб волки наносят в зимний период, в долгие полярные ночи. Летом нападения на стада домашних оленей резко сокращаются.

Прибалтика

Уже 10—11 тыс. лет назад в тундроподобных ландшафтах на территории современной Эстонии волк существовал за счет северного оленя [Шавер, 1965]. До середины XIX в. хищник был многочислен, широко распространен в Прибалтике и Польше, приносил огромный ущерб животноводству [Olcarius, 1956]. В архивах найдены и изучены [Jurkstās, 1979, 1980] материалы об истреблении волков в бывших Виленской и Ковенской губерниях. Из них следует, что в 1846 г. Министерство внутренних дел разослало во все губернии Российской империи письмо с указаниями по усилению борьбы с волками. В уездах назначались оплачиваемые егеря, за каждого убитого зверя давали премию. В Лифляндии вознаграждения были введены в 1825 г., а с 1807 г. ежегодно проводились облавы на волков.

Во второй половине XIX в. в результате последовательной борьбы волков стало совсем мало; в первые десятилетия XX в. в Литве они встречались лишь в наиболее глухих местах [Fedorowicz, 1928], в Лифляндии добывали лишь мигрантов из России, а в Эстляндии местные звери сохранялись в небольшом числе на северо-западе губернии. В годы Первой мировой войны численность снова возросла, и в 1921—1922 гг. они встречались повсюду в Прибалтике. В Латвии насчитывали в 1922 г. 311 волков. К середине 30-х годов ее сократили: на юге Эстонии оставалось 10—20 преимущественно пришлых зверей [T(ein)o, 1940].

Новый подъем размножения и повсеместного расселения волка произошел в 1942—1947 гг. в результате войны и вероятной иммиграции зверей с востока. В 1948 г. в Литве насчитывали свыше 1700 зверей, а средняя плотность, видимо, превышала 50 на 1 тыс. км², в Латвии и Эстонии более, чем по 1000 волков. В результате вновь начатой интенсивной борьбы к 1960 г. общее их число в Прибалтике сократилось примерно до 250 волков (в Литве и Латвии по 100, в Эстонии 20—30 особей). С 1971 по 1980 г., по-видимому в связи с ослаблением преследования, чему способствовали несколько бесснежных зим, популяция волка снова возросла — в феврале 1980 г. в Литве учтено 290, в Латвии и Эстонии — примерно по 350 зверей [рис. 172].

Для Прибалтики характерна мозаичность ландшафта. Леса в основном небольшими (до 20 км²) участками чередуются с полями, лугами, озерами и болотами. Более высокая лесистость — в Латвии и Эстонии, в Литве же — только юго-восток ее. В послевоенный период (1947—1950 гг.) звери были распространены повсеместно и относительно равномерно. При низкой же численности они сохранились лишь в нескольких очагах: на западе и в юго-восточных районах Литвы, на востоке Эстонии, на западе и востоке Латвии, характеризующихся наибольшей лесистостью. Постоянные места их обитания и размножения были приурочены к большим лесным массивам, предоставляющим для хищников лучшие защитные условия. В последние годы, при новом повышении численности, волки не только увеличили плотность в очагах выживания,

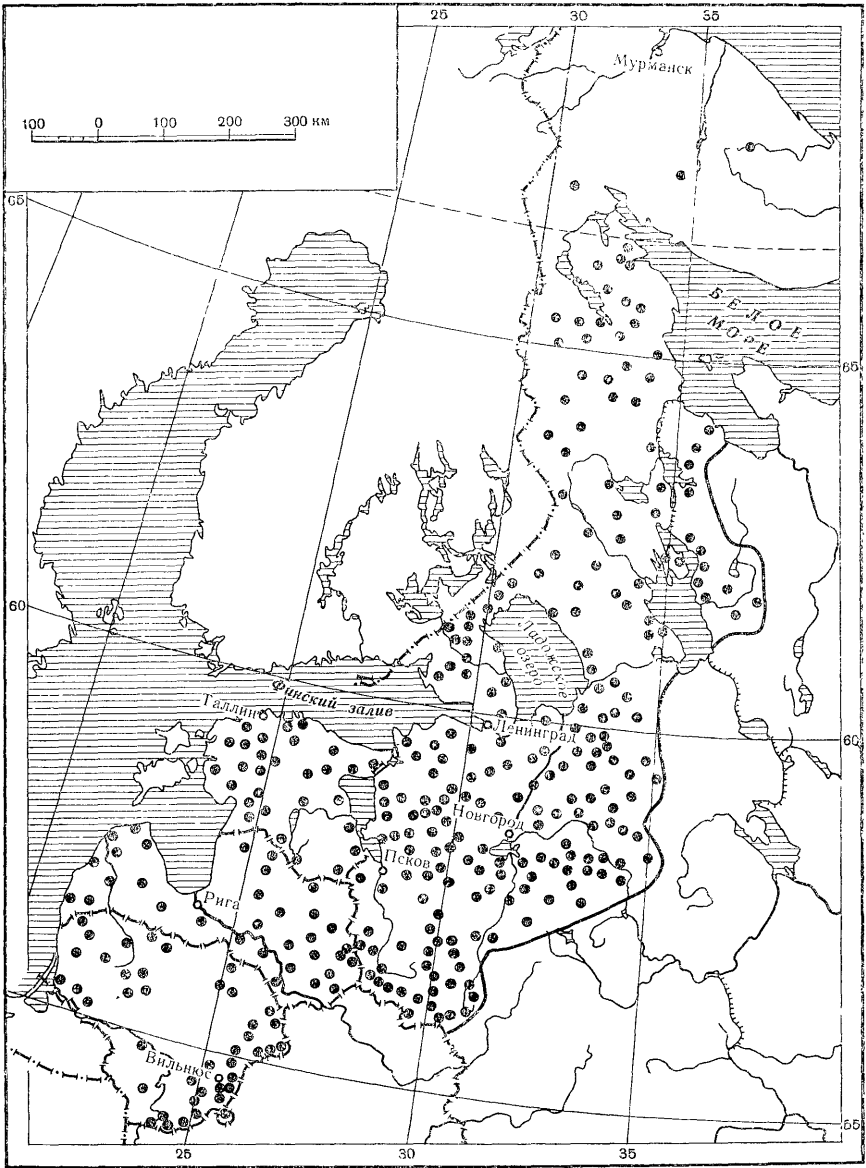


Рис. 172. Размещение и численность волка в Прибалтике и на Северо-Западе СССР
Точка — 10 зверей

но и расселились в новые места, где их не было с 60-х годов (рис. 150). Каждый раз при восстановлении популяции волка в Прибалтике важную роль играла миграция зверей с востока, из Белоруссии, Псковской и Ленинградской областей. На западе же Прибалтики популяции восстанавливались за счет иррадиации местных очагов.

Л о г о в и щ а волки устраивают в густых молодняках, на возвышенностях среди болот, на гарях и в других местах, мало посещаемых людьми, чаще всего — в норах. Обычно они располагаются подальше от селений, но иногда их находили даже в 300 м от жилья. Когда зверей было много, волчицы нередко щенились в совершенно нетипичных местах, например в ленте сосняка шириной 50 м, или в 1,5 км от деревни в лесочке площадью 10 га, окруженном пашнями. В этих же условиях охотники находили по два выводка в одном лесном массиве, на расстоянии 1—1,5 км.

П и т а н и е. Основу пищи волка составляют многочисленные в республиках Прибалтики дикие копытные. Соотношение видов — жертв обусловлено местными особенностями. Там, где есть благородный олень и косуля, именно они преобладают в пище волка. Зимой в Литве косуля встречается в 38,3% данных, кабан и заяц по 8,5, лось — 4,2, олень и бобр — 2,1, собака и падаль — почти 30%. На западе Латвии главная жертва — олень, на востоке Эстонии — лось и заяц-беляк. Летом и осенью, наряду с дикими, большое значение приобретают домашние животные (в Литве 23,4% встреч, в том числе 14,9% приходится на собак). Число нападений на скот резко возрастает в июле—сентябре, когда выводки начинают перемещаться. При обилии волков в начале 50-х годов они резали по Эстонии ежегодно в среднем 80 жеребят, около 200 телят и 700 овец. Во второй половине 70-х годов потравы волками овец оставались примерно на том же уровне (700—900 голов ежегодно), нападения же на телят и жеребят практически прекратились.

В о л к как охотничье животное. В республиках Прибалтики сильнее, чем в других местах СССР, волк сохранил значение охотничьего трофея. Охота на волков популярна, шкуры и черепа добытых зверей коллекционируются. В регионе обитают крупные звери, самцы более 40 кг весом. Известны случаи добычи зверей весом 67, 74 и даже 82 кг [Мятинг, 1965].

Поддержание оптимальной плотности населения волка — неизменное условие управления этим видом. В Латвии считают допустимой плотность волка до 20 особей на 1 тыс. км² [Гаросс, 1979]. По-видимому, в целях оздоровления популяций копытных такая же плотность подходит и для Литвы, так как условия в обеих республиках сходные. Охотничьи традиции и возрастающая трофейная ценность волка позволяют рассчитывать на реальность контроля популяции волка без применения крайних средств.

Северо-Запад европейской части СССР

Численность. В середине — конце XIX в. волк встречался не только в окрестностях Петербурга, но нередко забегал и в столицу. Более многочислен он был в освоенных районах, чем в сплошных таежных массивах.

После Второй мировой войны численность волка снова начала увеличиваться, достигнув максимума в середине 50-х годов, когда только в одной Ленинградской обл. насчитывалось не менее 850 зверей [Иванов, 1963], а по всему региону около 3 тыс. К началу 60-х годов популяция здесь сократили до 100 зверей. Однако в 70-е годы численность хищников вновь повсеместно стала возрастать [Данилов и др., 1979]. В Мурманской обл. их насчитывали в 1969—1978 гг. от 10 до 65 экз. Изменения зависели от степени преследования и подкочевки из Карельской АССР [Макарова, 1979]. Гораздо больше волков стало на юге Карелии, общая их численность в регионе в 1977—1978 гг. превысила 2 тыс. экз. (табл. 71, рис. 172).

Таблица 71. Численность волка на Северо-Западе СССР (в экз.) по результатам зимнего маршрутного учета

Область	Год										
	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979
Мурманская	10	10	20	30	40	45	65	35	21	37	35
Карельская АССР	160	249	177	224	323	454	279	447	580	670	660
Ленинградская	88	96	178	218	200	290	470	400	456	660	650
Новгородская	116	157	100	189	172	267	273	340	570	420	410
Псковская	51	35	49	44	37	170	109	340	570	390	430
Всего	425	547	524	705	772	1226	996	1562	2197	2177	2185

Размещение волка на Кольском п-ве и в северной Карелии характеризуется значительной разобщенностью его отдельных групп и большой подвижностью животных. На территории Лапландского заповедника, например, они появляются эпизодически [Семенов-Тянь-Шанский, 1977]. В годы минимума численности подобное явление наблюдается и в Ленинградской обл. Так, в 60-е годы, когда здесь сохранялось совсем немного зверей, они концентрировались в 11 очагах, расположенных по границе области [Новиков, 1970]. При высокой численности распространение более равномерное.

На Кольском п-ве плотность населения тундрового волка не превышает 1 особи на 1 тыс. км², на севере Карелии — 3—5 особей. Несколько больше лесных волков в Медвежьегорском, Пудожском и Прионежском

районах, где плотность их популяции возросла с 3 до 9 экз. на 1 тыс. км². Примечательно, что в более лесистой Карелии звери предпочитают сельскохозяйственные районы, а в более южных, хорошо обжитых человеком областях, напротив, их численность возрастает в лесных угодьях. Так, по материалам зимних маршрутных учетов, в Ленинградской обл. в 1969—1978 гг. сравнительно мало волка было на Карельском перешейке и в некоторых центральных районах — Ломоносовском, Гатчинском, Тосненском, для которых типична небольшая лесистость и высокая населенность человеком. До 1 волка на 1 тыс. км² учтено также в почти безлесной центральной части Псковской обл. и в хорошо освоенной сельским хозяйством западной части Новгородской обл. И наконец, наивысшая численность зверей в 1969—1976 гг. (8—10 экз. на 1 тыс. км²) зарегистрирована в лесистой и глухой восточной части Ленинградской обл., а также в Лужском районе и в смежном Гдовском районе Псковской обл. Столь же высоки показатели в юго-западных районах Псковской обл. — Себежском, Пустошкинском и Невельском, а также по юго-западной и восточной окраинам Новгородской обл.

Таблица 72. Местонахождение логова

Место устройства	Частота случаев	
	абс.	%
Облесенные берега рек и ручьев	23	38,4
Глухие ельники	12	20,0
Облесенные овраги	11	18,3
Сухие острова леса среди болот	14	23,3
Всего	60	100%

Следовательно, повышенная плотность населения волка в южных частях региона, как правило, наблюдается в наиболее глухих, лесистых и наименее освоенных человеком местах, преимущественно по окраинам областей, вдали от больших городов и обширных сельскохозяйственных территорий. На характер размещения волков по угодьям влияют такие факторы, как наличие корма и хорошая защищенность угодий, особенно в период вывода потомства. В целом для численности волка характерно относительно стабильное состояние на протяжении двух-трех лет и постепенное нарастание или падение в течение длительных периодов [Данилов и др., 1979]. Резкие, скачкообразные изменения не типичны.

Местообитание. Весной, в период размножения, звери оседлы и держатся преимущественно у логова, устраиваемого в глухих лесах по берегам лесных рек и ручьев, в густых ельниках, облесенных оврагах и труднодоступных лесных островах среди болот (табл. 72).

Т а б л и ц а 73. Биотопическое распределение

Биотоп	Число встреч волков и следов их деятельности					
	бесснежный период		снежный период		всего	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Леса	35	33,9	74	43,2	109	39,8
сосновые	4	3,9	19	11,1	23	8,4
еловые	10	9,7	27	15,8	37	13,5
смешанные	16	15,5	17	9,9	33	12,0
лиственные	5	4,9	11	6,4	16	5,8
Кустарники	6	5,8	21	12,3	27	9,9
Вырубки	12	11,7	7	4,1	19	6,9
Полевые угодья	16	15,5	20	11,7	36	13,1
сенокосы и пустоши	10	9,7	12	7,0	22	8,0
возделываемые поля	6	5,8	8	4,7	14	5,1
Болота	8	7,8	12	7,0	20	7,3
Берега водоемов	23	22,3	29	17,0	52	19,0
Прочие угодья	3	2,9	8	4,7	11	4,0
Итого	103	100,0	171	100,0	274	100,0

Для устройства логова используются различные укрытия: навесы и расщелины в крутых берегах, под выворотнями деревьев, норы барсуков и лисиц, густые ельники, заброшенные блиндажи и землянки. Гнезда хищников обнаружены в барсучьих и лисьих порах — 11 раз (31,4%); под выворотнями деревьев — 7 (20,0%), в заброшенных блиндажах и землянках — 6 (17,2%), в угловых ямах — 2 (5,7%) и прочих местах — 9 раз (25,7%).

Осенью выводки встречаются в основном по опушкам леса, по вырубкам и кустарникам (51,4% встреч в бесснежный период), по берегам водоемов (22,3%), по окраинам сенокосов, пожег, пустошей и полей (15,5%), а также вблизи болот (7,8%). Зимой появляются возле сел и деревень. Приуроченность хищников к границам разнохарактерных стаций (табл. 73) объясняется более обильными разнообразными кормами. Наряду с сезонными изменениями отмечаются и годовые. Так, в «заячьи» годы волки концентрируются в угодьях, где больше зайцев.

Питание. На Кольском п-ве, особенно зимой, волки питаются почти исключительно северными оленями, преимущественно домашними, и в меньшей мере лосями, что отмечал еще Ф. Д. Плеске [1887]. В Карелии и Ленинградской обл. основу их пищи составляют лоси [Ивантер, Троицкий, 1967; Троицкий, 1972, 1974; Новиков и др., 1970]. В северной части Псковской обл. остатки лося встречены в 68,0% исследованных экскрементов волка. Зимой и ранней весной основу пищи составляют зайцы (рис. 173).

Заметно реже, хотя и постоянно, потребляются мышевидные грызуны, домашние животные (собака, овца, коза), доля которых составила 9,0% по встречаемости и около 5% от массы экскрементов, и кабан. Незначительное место занимают оидатра, тетеревиные птицы и рыба. К случайным кормам следует отнести лисицу, епотовидную собаку, куницу и барсука, остатки которых встречались в экскрементах в небольшом количестве и не каждый год. Зимой было найдено несколько лисиц, умерщвленных волками, но не съеденных ими.

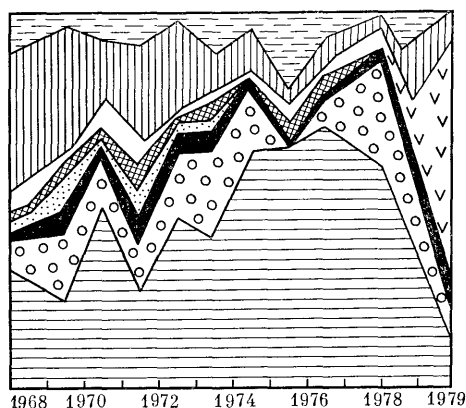


Рис. 173. Зимнее и ранневесеннее питание волка в северной части Псковской обл. в 1968—1979 гг.

- 1 — лось;
 - 2 — заяц-беляк;
 - 3 — мышевидные грызуны;
 - 4 — кабан;
 - 5 — овцы и козы;
 - 6 — собаки;
 - 7 — лисица и енотовидная собака;
 - 8 — кости млекопитающих (ближе не определены);
 - 9 — животные и растительные корма (ближе не определены);
- ось абсцисс — годы, ось ординат — встречаемость (в % от общего числа аккрементов)

В различные годы значение тех или иных кормов в зимнем питании неодинаково (рис. 173), однако роль лося все время оставалась ведущей. Косвенно это подтверждается частым нахождением трупов лосей, погибших от волков. Так, среди 1156 лосей, обнаруженных в регионе мертвыми в 1955—1976 гг., 382 (33,5%) погибли от волков.

В охоте волка на лося прослеживается сезонность. С октября по май гибель составляла от 8 до 18,9%, а в июне—сентябре — только 1,5—2,5% общего числа лосей, обнаруженных погибшими. Сходны материалы и по Карелии. Летом и осенью частота их добывания не превышала здесь 10—14,3%, тогда как зимой и весной колебалась от 42 до 59,3% [Данилов и др., 1979].

На кабанов нападают сравнительно редко — 385 случаев гибели кабанов в 1955—1976 г., лишь в 16 (4,2%) оказались повинны волки, хотя в Прибалтике они наносят им большой ущерб [Линг, 1955]. Малая доля кабана в питании волков Северо-Запада в 1965—1976 гг. обусловлена отсутствием этого вида здесь в течение веков и утратой хищниками специфических навыков охоты на него. Однако в последнее время волки уже «освоили» кабана (рис. 173). Сильно страдает и косуля: из 119 обследованных животных более половины были убиты волками. Вместе с тем летом и осенью гораздо чаще, чем в другие сезоны, в пище карельских волков встречались домашние животные — 80 и 71,4%, тогда как зимой и весной — только 16,3 и 33,3%. Доля зайцев и птиц менялась по сезонам в меньшей степени.

Рассматривая в качестве примера обеспеченность волка кормом на севере Псковской обл., следует признать, что даже в самый тяжелый период — в конце зимы — им хватает пищи. Средняя многолетняя плотность популяции волка — 4 экз. на 1 тыс. км², лося — 420, зайца — 2400 (для всего региона: 2,2 тыс. волков и 85 тыс. лосей).

Белоруссия

Численность и управление ею. В 1915—1925 гг. волк был распространен во всех округах Белоруссии. В 1932—1939 гг. наибольшая заселенность наблюдалась в Минской и менее в Гомельской и Могилевской и Витебской областях [Сержанин, 1961]. В годы войны — увеличение численности, которую сократили только к 60-м годам. В ряде районов зверей не стало, и размещение их приобрело мозаичный характер (рис. 174). Современное размещение волка на территории Белоруссии, определенное по средним данным за 1976—1980 гг., показано на рис. 175. Наибольшая численность зверей в северной, восточной и юго-восточной частях республики.

Целесообразно сохранить три популяции волка: березинскую (ядро в Березинском заповеднике), налибокскую (на территории заказника Налибокская пуща) и припятскую (Припятский заповедник и сопредель-

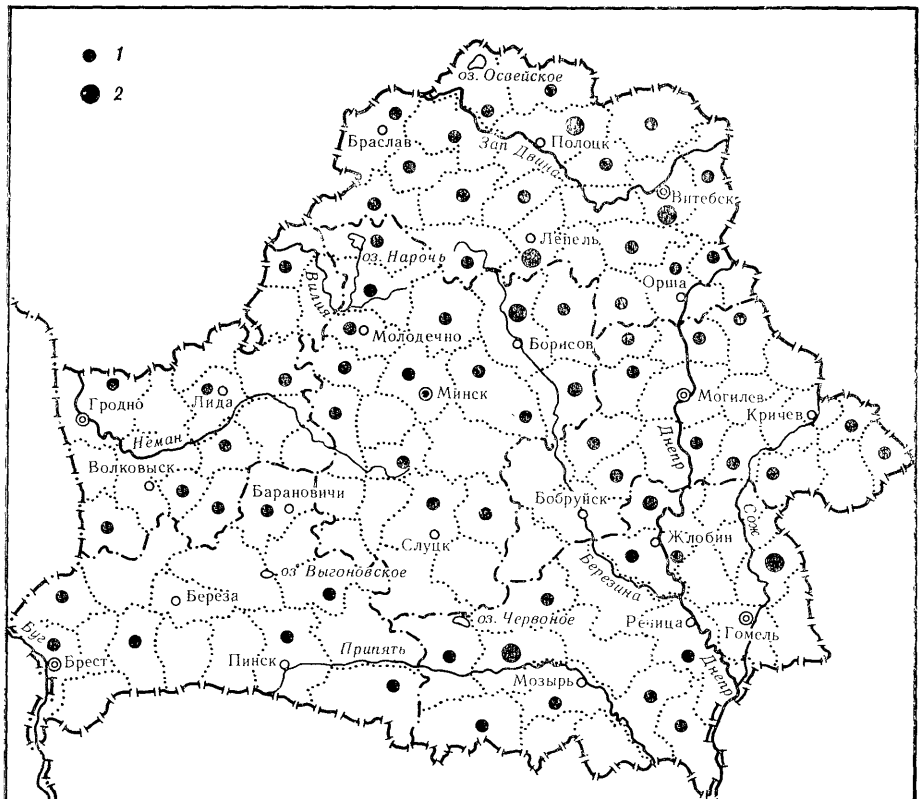


Рис. 174. Размещение волка в Белоруссии при депрессии численности в 1965—1972 гг. 1 — заготовлено 10 шкур; 2 — то же, 20 шкур

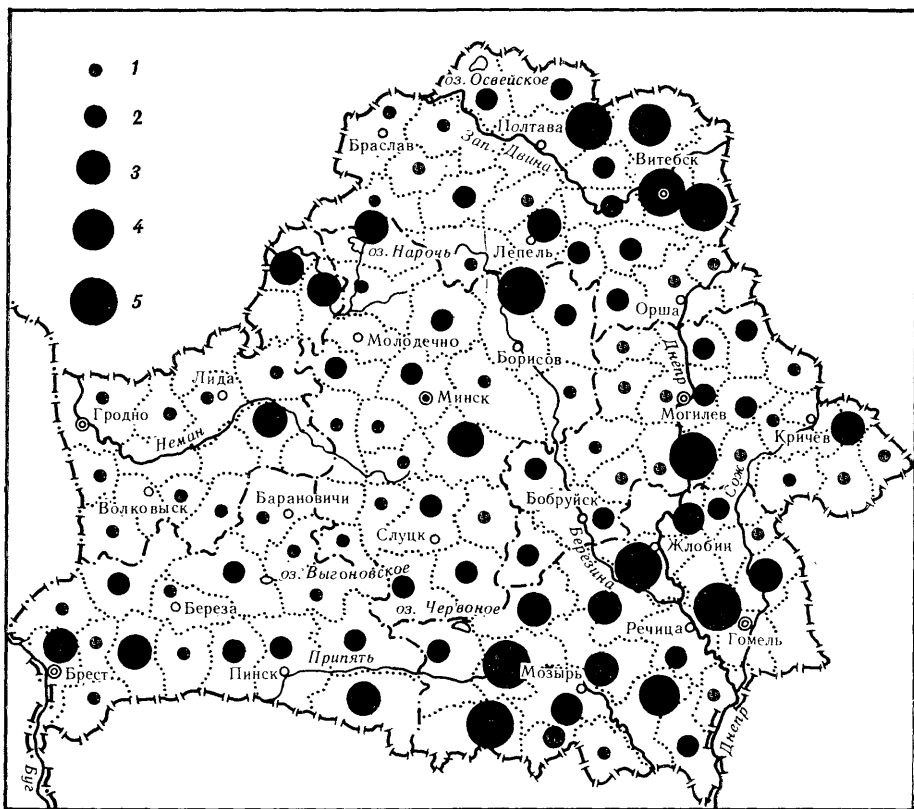


Рис. 175. Размещение волка в Белоруссии в 1975—1980 гг.

1 — 10 зверей; 2 — 20 зверей; 3 — 30 зверей; 4 — 40 зверей; 5 — 50 зверей и более

ные лесхозы). Эти территории наиболее лесисты и, будучи заповеданными, могут сохранить волка, как важный компонент биоценоза, а миграции зверей между ними обеспечат единство генофонда белорусского волка. Общая его численность в республике не должна превышать 400—500 особей.

Питание (табл. 74). На севере Белоруссии, в Поозерье, при сходной численности кабана и лося в питании волка в 2,5 раза чаще встречается лось (табл. 74). Малочисленные олень и косуля не играют заметной роли. Другие виды диких животных в пище волка редки. Несмотря на постоянный выпас домашних животных в лесу, нападения на них почти не бывает¹.

На юго-западе Белоруссии (Мостовский р-н Гродненской обл.) пищевой рацион волка состоит главным образом из многочисленных здесь

¹ При обилии диких копытных скот волка не соблазняет.

Таблица 74. Питание волка в Белоруссии

Вид пищи	Поозерье (n=465)		Юго-Западная часть (n=112)		Полесье (n=128)	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Кабан	146	31,4	31	27,6	59	46,0
Лось	334	71,8	15	13,4	31	24,3
Благородный олень	37	7,9	9	8,0	—	—
Европейская косуля	6	1,3	44	39,3	17	13,2
Бобр	7	1,5	2	1,8	5	3,9
Заяц-русак	12	2,6	9	8,0	6	4,6
Белка	4	0,8	7	6,3	3	2,3
Лошадь	6	1,3	4	3,6	7	5,5
Крупный рогатый скот	8	1,7	5	4,5	18	14,6
Овца	5	1,1	11	9,8	14	10,4
Свинья	7	1,5	13	11,6	15	11,8
Собака	—	—	3	2,6	8	6,2
Птицы	9	1,9	16	14,3	19	14,8
Мелкие млекопитающие	19	4,1	24	21,4	20	15,0

косули (39,3% встреч в экскрементах) и кабана (27,6%). Роль лося невелика (13,4%), его численность низкая, зато увеличена доля домашних и мелких млекопитающих (табл. 74).

В белорусском Полесье в рационе волка преобладает кабан (46,0%) и лось (24,3%), т. е. самые многочисленны виды. Чаще здесь волки нападают на домашних животных, а также используют падаль. В последние годы, по наблюдениям в осенне-зимний период, остатки косули составили 26,9%, кабана — 26,8, лося — только 4,2, собаки — 20 [Гатих, 1979].

В северной части Белоруссии отчетливо проявляется его «специализация» по добыче крупных диких копытных, в то время как в южных и юго-западных районах диапазон видов, входящих в пищевую рацион волка, значительно шире и существенную роль играют мелкие домашние животные.

Места обитания. Существует прямая связь между концентрацией волка на определенной территории и степенью ее лесистости. В годы депрессии четко выделяются два очага высокой численности волка в Белоруссии: в северо-восточных и юго-восточных районах. Из северо-восточного очага направляется поток мигрантов в центральные районы республики и в Прибалтику, а из юго-восточного по бассейну Припяти в западные ее районы и в Украинское Полесье. Белорусская популяция волка, в свою очередь, также, вероятно, пополняется вселенцами из прилегающих с востока лесных массивов Псковской, Смоленской и Брянской обл.

Наиболее постоянные места обитания волка — сплошные лесные массивы, в особенности с наличием в них «крепких» мест, — редко посещаемых людьми, заболоченных участков, где обычна высокая численность копытных. Здесь хищники держатся круглый год и выводят потомство. Анализ многолетних материалов

зимнего учета, мест добычи волка и трофлений показал удивительное постоянство как путей перемещения волков, так и мест устройства логовищ и дневного отдыха. Примечательно, что даже волки-мигранты, как правило, перемещаются теми же маршрутами и залегают на отдых в тех же местах, что и ранее истребленные местные звери.

В годы высокой численности повсюду резко повышается встречаемость хищников, в том числе и вблизи поселений человека. Если в периоды низкой численности хищники скрытны, то при высокой становятся дерзкими, выдавая свое присутствие вблизи людей. Это свидетельствует о их способности быстро приобретать черты синантропности.

Воздействие на копытных. Сокращение популяций лося и кабана в начале 70-х годов началось при сравнительно низкой численности волка (рис. 176), и его обусловили другие факторы. Для лося это, видимо, была ограниченность корма, снижавшая плодовитость самок и выживаемость молодняка, а также нерациональная эксплуатация. Сокращение численности кабана не коррелирует с ростом численности волка, а популяция косуля даже возросла в годы наибольшего его обилия. Как показали исследования [Козло, Пачкаев, 1975], большие по своей численности популяции видов жертв в меньшей степени страдают от волка, чем популяции малочисленных видов. Вероятно, по отношению к популяциям лося и кабана, составляющим в Белоруссии соответственно 24 и 30 тыс. особей, волк скорее всего слабо регулирует их численность.

Вместе с тем волки оказывают заметное влияние на половозрастную структуру популяций жертв. Обследование останков убитых копытных показало, что у кабана наиболее уязвимы сеголетки, реже подвинки; взрослые самки и особенно самцы редко становятся добычей волка (табл. 75). Пресс хищников на младшие возрастные группы в значительной мере обусловлен

семейно-стадным образом жизни кабана. Как правило, «далью стада» становятся молодые особи, а из них — ослабленные и больные [Козло, 1975].

В то же время появление стаи волков на зимовке вытесняет последних из благоприятных местобитаний и сокращает их выживание зимой. В популяции лося хищники убивают не только сеголетков, но и взрослых лосей, особенно самок.

В прошлом веке в Беловежской пуце численность волка и копытных была очень высокой [Карцов, 1903]. После изъятия из биоценоза волка, организации подкормки в условиях сокращенной эксплуатации ослабло действие естественного отбора — животные мельчают, ухудшаются их трофейные качества, увеличивается число неполноценных особей. Известно [Литвинов, 1979], что волки чаще всего добывают ослабленных, сильно зараженных эндопаразитами диких копытных. Изъятие больных животных способствует оздоровлению популяций.

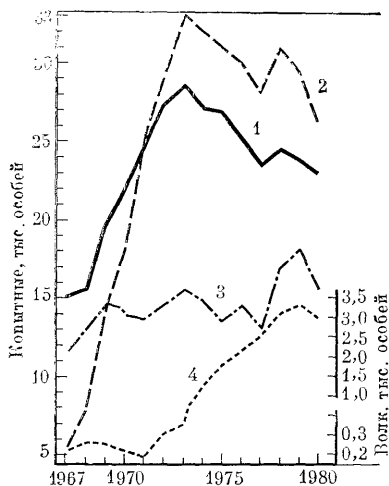


Рис. 176. Изменение численности копытных животных и волка в Белоруссии

1 — лось; 2 — кабан; 3 — косуля;
4 — волк

Таблица 75. Воздействие волка на структуру популяций копытных животных

Возрастная группа	Исследовано жертв	Пол		Число жертв по возрастным группам, %	Число жертв по полу, %	
		самцы	самки		самцы	самки
<i>Кабан</i>						
Поросята	37	9	14	56,9	39,1	60,9
Годовалые	15	7	5	23,0	58,3	41,7
Полувзрослые	8	3	2	12,4	60,0	40,0
Взрослые	5	1	2	7,7	33,3	66,7
Всего	65	20	23	100,0	47,6	52,4
<i>Лось</i>						
Телята	19	6	6	31,2	50,0	50,0
Годовалые	9	2	5	14,7	28,6	71,4
Полувзрослые	8	1	1	13,2	50,0	50,0
Взрослые	25	8	13	40,9	38,0	62,0
Всего	61	17	25	100,0	41,6	58,4
<i>Благородный олень</i>						
Телята	19	3	6	43,2	33,3	66,7
Годовалые	12	3	6	27,3	66,7	33,3
Полувзрослые	7	2	3	15,9	40,0	60,0
Взрослые	6	2	4	13,6	33,3	66,7
Всего	44	10	19	100,0	43,3	56,7

Украина и Молдавия

Распространение и численность. В историческое время на Украине волк — многочисленный зверь [Кириков, 1952, 1959; Корнеев, 1953; Сокур, 1961], но в Крыму уже 200 лет тому назад он был редким [Паллас, 1795]. Начиная с 1844 г., в Новороссийском крае ввели награды за истребление волков. И все же их оставалось много до конца столетия [Природа и охота, 1877]. За время Первой мировой войны волки размножились и заселили большую часть Украины. По данным А. А. Браунера [1923], они стали обычны в Бессарабии, Одесской, Екатеринославской губерниях и в горном Крыму. Ареал волка расширился в течение 20-х и до начала 30-х годов. В последующее десятилетие он сократился, и к концу 30-х годов стал прерывистым; в центральных областях: Винницкой, Кировоградской, Днепронетровской и Запорожской, а также в Николаевской и Херсонской волка не стало [Мигулин, 1938].

В 1941—1945 гг. волк снова широко расселился по Украине. Для сопоставления плотности волка по областям региона использован показатель суммарной заготовки шкур с 1 тыс. км² за 33 года (с 1946 по 1978 г., рис. 177).

С нормализацией жизни и усилением борьбы снижение численности волка происходило постепенно. Зверь использует любое послабление для восстановления популяций. Как пишут С. В. Болденков и Е. Д. Крайнов [1979], С. В. Болденков [1980], в результате некоторого снижения интенсивности преследования численность волка на Украине с 1969 по 1978 г. выросла в 5,4 раза и достигла к началу 1979 г. 1193 зверей.

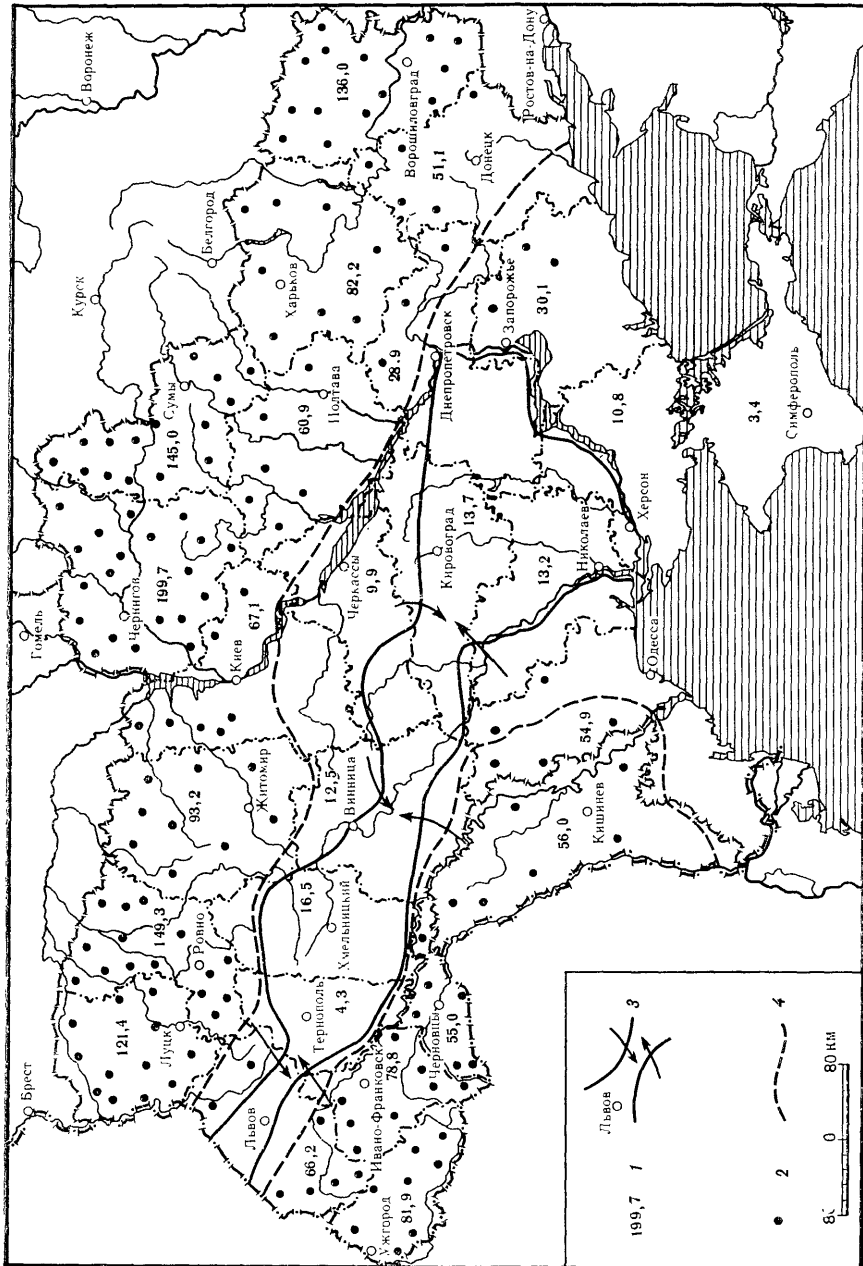


Рис. 177. Размещение по областям Украины числа добытых в 1946—1978 гг. волков и границы распространения популяций при разном уровне численности
 1 — число добытых зверей с 1 тыс. км²; 2 — 10 зверей с 1 тыс. км²; 3 — граница северной и карпатской популяций при максимуме численности (1947—1950 гг.) и вероятные пути миграций зверей; 4 — границы пути миграций зверей в 1980 г.

Современная плотность волка в областях, пограничных с Белоруссией и Россией, наибольшая. Вырисовываются три, наиболее населенные волком контура: крайний западный — Ровенско-Волинский, центральный — Черниговско-Сумской и восточный — Ворошиловградский. Плотность в промежуточных районах ниже, но вполне достаточна для нормального размножения. Распространение волка в долготном направлении не прерывается, ареал сплошной и населен одной, назовем ее северной, популяцией. Непрерывное распространение продолжается на юг, где волк обычно размножается: в Полтавской — систематически, в Донецкой — с наибольшими перерывами. В Днепропетровской обл. последний достоверный случай размножения волка известен в 1970 г. С 1971 по 1975 г. здесь добыли лишь 8 самцов, в 1976—1978 гг. уже не добывали. В Запорожской обл. с 1968 по 1978 г. волков также совсем не было и, видимо, их нет там и сейчас.

Таким образом, наблюдается закономерное уменьшение плотности волка при движении на юг, а по примыкающим к побережью Азовского и Черного морей областям и на запад (рис. 177). В Херсонской обл. последнее достоверное размножение наблюдалось в 1961 г., на следующий год добыли только трех самцов. В последующие 10 лет волков здесь не стало. С новым ростом численности расселяющиеся самцы стали проникать далеко на юг (заходы в 1972, 1974, 1975, 1978 гг.). В Николаевской обл. в 1946—1967 гг. волк населял западные районы. С 1967 г. волки не размножались. В 1978 г. пара хищников сумела дать выводок во Владимирском р-не, осенью их уничтожили. В Кировоградской обл. волки не размножались с 1960 г., в Черкасской — с 1964 г., в добыче значительно преобладают самцы. В Винницкой обл. единичные пары размножались до 1972 г., в Хмельницкой обл. выводки обнаруживали четыре раза, в Тернопольской же — всего дважды. Итак, в областях с наименьшей плотностью волки размножаются нерегулярно, и среди добытых зверей преобладают расселяющиеся самцы. Очевидно, граница северной популяции проходит именно здесь.

В юго-западных областях Украины и Молдавии плотность выше, особенно в Карпатах, где защитные условия лучше. Здесь выводки появляются регулярно. Территорию к северу от Львова мы объединяем с центральными областями Украины, где плотность волка примерно такая же. В Одесской обл. звери размножаются регулярно, в основном на западе ее, по левобережью Днестра. С ростом численности волк расселяется с запада на восток со скоростью 30—50 км/год. В Молдавии у селений Валя-Маре, Леово в 50—60-х годах участки обитания волков располагались на территории Румынии и Молдавии. Ночью звери (3—5) переходили через замерзшую реку, резали косуль и домашних животных, а на день скрывались в Румынии, в урочищах, видневшихся на холмах в 5—7 км за р. Прут. В конце 40-х — начале 50-х годов в Молдавии ежегодно добывали 150—180 волков, через 10 лет добыча уменьшилась до 60—65, а еще через десятилетие — до 13—25 зверей. Численность сократилась настолько, что Ю. В. Аверин [1979] отнес волка к исчезающим видам. Единичные звери заходят в Молдавию и сейчас, но не размножаются. Структура населения волка на Украине, учитывая пространственное размещение в сопредельных областях, включает два очага постоянного размножения и устойчиво высокой численности вида (рис. 177).

Полесский (Гомельско-Черниговско-Брянский) очаг — географическая популяция с оптимальными условиями существования волка. Более плотно заселены Волянская, Ровенская, Брестская, Сумская, Белгородская и Ворошиловградская области. Общая численность популяции в этом очаге на территории Украины к 1980 г. примерно составляет 1050 зверей.

Второй очаг — Карпатский — расположен на юго-востоке ПНР, в Словакии (ЧССР), СРР и областях Западной Украины и Молдавии. Общая численность волка в этом очаге на территории Украины и Молдавии к 1980 г. примерно составляет 150 зверей. От Полесской популяции Карпатская четко обособлена практически свободной от волков (в периоды их низкой численности) полосой, идущей севернее Львова на Тернополь, Хмельницкий, Винницу, Кировоград, Николаев и Херсон. При всплесках численности, как это было в 40–50-х годах, волки частично заселяют эту территорию, и разрыв между популяциями сужается.

В центральные области Украины волки проникают из обоих очагов, местами они размножаются, кое-где происходит обмен особями, но сплошного смыкания ареала здесь не происходит, по меньшей мере уже 60 лет.

Использование территории волками ясно прослеживается по наблюдениям на ключевых участках. Например, в Одесской обл. волки постоянно обитают по левобережью Днестра. Так, во Фрунзовском районе с января 1961 г. по февраль 1965 г. добыто 20 зверей, три взрослых самки и два самца, прибылых 15. Один из взрослых самцов пришел на участок в январе 1962 г. во время эструса взрослой волчицы, очередной хозяйки участка, и вскоре был добыт. Другой самец (хозяйин территорий) по вине человека сменил трех волчиц, терял выводки, но все эти годы, избегая преследования, не уходил с участка и его убили в начале 1965 г. В последующие годы тут наблюдались лишь одиночки.

Зимой 1969/70 г. звери стали ходить парой, весной у них появился выводок и история повторилась. В 1971—1979 гг. мы добыли на этом же участке 18 волков: двух взрослых самцов и одну самку, щенков и прибылых 15. В повой паре избегали опасности то матерый самец, то самка. Оставшийся в живых зверь нигде не уходил, и в разные периоды обзаводился новой семьей. Были годы беспрепятственного размножения [1976—1978] и расселения молодых на смежные площади.

Пополняется население волков в первую очередь благодаря успешному размножению местных животных, но не за счет миграции зверей, как об этом пишут Б. А. Ватолин [1979], Л. С. Шевченко [1979]. Расселяясь, звери проходят через занятые оседлыми волками территории. Если хозяин или хозяйка участка лишится партнера, то здесь одиночка поселится. Если пара зверей не имеет территории, они уходят на свободную площадь. Бывает и «уплотнение»; вероятно, переездки, достигнув половой зрелости, могут поселиться на участке своих родителей. Площадь участка стаи — 300—600 км² и более. Его границы непостоянны: летом сужаются, зимой расширяются и могут у соседних семей частично перекрываться.

Территория используется волками не беспорядочно, а разбита на районы, имеющие определенное значение. Несколько мест, наиболее укрытых, служат зверям для логовищ и дневков, здесь они не охотятся. Значительные пространства участка обитания составляют охотничьи районы. Звери добывают пищу один или несколько дней на одном из них, а затем какое-то время тут не встречаясь свежего следа. Ночью стая охотится, а днем отдыхает, иногда разбиваясь на две группы, во главе которых стоит один из матерых.

Логовища. На участке обитания имеется два-три и более удобных для устройства логова мест, одно из которых выбирает волчица. Если ее потревожить, когда щенки еще беспомощны, она перенесет последних и прячет их в зарослях, а затем определяет в запасное логово. Логово располагается близ воды, по может находиться

в 2—3 км и дальше от нее. Используются разного рода углубления, хорошо скрытые растительностью. Они могут быть естественными или вырытыми, например, окопы, блиндажи, которых много осталось в лесах после войны. Сами звери в гнездо подстилку не приносят, но и не выкидывают оттуда сухую ветошь. Позже, когда волчат подрастут, но еще от логовища не отходят, на дне гнезда растительных остатков не бывает. Из известных нам десятков логовищ только четыре находились в расширенных норах лисицы и барсука. Находили логовища в терновых куртинах на курганах среди озимых посевов, на склонах глухих степных балок, в водомоинах оврагов, заброшенных каменоломнях, скирдах, зарослях камыша по пересыхающим степным речкам. У волков обычен «гнездовой» консерватизм — постоянство щепения в одних и тех же урочищах [Козлов, 1966; Гейтнер и др., 1967; Каал, 1979; и др.]. Три года подряд пара волков устраивала логово в густых зарослях терна, в низинке среди вспаханных полей, рядом (300 м) с полевым станом. Дважды забирали щенков, а на третий добыли и волчицу.

Когда на участке обитания поселяются новые волки (вместо убитых), то логовища их бывают в тех же урочищах, если существенных изменений обстановки не произошло. Например, в Павловском лесничестве в 1946—1965 гг. одни и те же или разные волки неоднократно приносили щенков в заказнике Соша площадью 400 га. В 1966—1970 гг. выводка тут не было, хотя волки-одиночки наблюдались. В 1975 г. снова появился приплод из четырех волчат. В 1976 и 1979 гг. волчица щенилась в том же самом квартале урочища Соша. Логовища разных пар обычно разделены значительным расстоянием. Если участки обитания соприкасаются, то логовища расположены ближе, в 10—15 км друг от друга. Но однажды были найдены два логовища в одном и том же квартале [Гурский, 1978].

Питание и охотничьи повадки. Волки на юге Украины и в Молдавии живут в основном за счет домашних животных. Во многих случаях они достаются им в виде падали на скотомогильниках, которые они с большим постоянством посещают. Значение падали в холодное время года повышается, а когда скот находится на выпасе снижается. Хищники тогда ржут домашних животных, предпочитают овец, телят, жеребят. Особенно много гибнет овец в октябре — начале ноября, когда молодых обучают охоте. Нападения тогда бывают и днем. Овцы панически боятся волков и стараются спастись бегством. За одно нападение хищники иной раз уничтожают десятки овец (табл. 76).

Если нападения на скот легко учесть, то остатки диких животных найти труднее. Грызуны и зайцы поедаются целиком даже одним волком, а группа из четырех и более зверей съедает козулю в течение 10—15 мин. На месте остается желудок (если он наполнен травой), клочки шерсти и капли крови. В бесснежный период подобное место можно обнаружить только случайно. Поэтому, возможно, что в районе волка доля диких зверей в сравнении с домашними занижена, но по биомассе первое место все-таки принадлежит домашним животным (табл. 76).

Растительные корма — зерна кукурузы и подсолнечника служат подспорьем в голодное время, бахчевые культуры используются как источники влаги, зеленые листья злаков, вероятно, имеют лечебное значение — комки травы проходят через кишечник голодного зверя и очищают его от гельминтов. Голод заставляет волков глотать явно несъедобные предметы — ремни, тряпки и т. п., но сытые звери весьма разборчивы в еде.

Волк закапывает добычу не лапами, а носом, нагребая на нее снег и мягкую почву (на пашне). При этом он все время прихватывает ее зубами, возможно, чтобы оставить больше своего запаха [Гурский, 1975]. Летом мы находили остатки съеденных лисиц у разных логовищ, по пять лисиц, закопанных порезнь в подсолнухах, где жил волчий выводок, оказались нетронутыми. Волки съели и падаль (корову) на скотомогильнике, но спрятавших лисиц не трогали.

Рацион одиночных зверей отличается от питания волчьих стай. Первые часто мышкуют, ловят других небольших животных, повадками напоминающая лисицу. Зимой 1955/56 гг. мы добыли одинокую взрослую волчицу, желудок которой был наполнен полевками. Поле по соседству было испещрено следами ее охоты. Одиночки охотятся скрадом или ожидая жертву на тропе. Часто прямо с лежки отправляются на скотомогильник.

Т а б л и ц а 76. Питание волка в северо-западном Причерноморье *

Пища	Ноябрь — март		Апрель — октябрь		Пища	Ноябрь — март		Апрель — октябрь	
	абс.	%	абс.	%		абс.	%	абс.	%
Домашние животные	431	87,9	675	92,6	Дикие животные	53	10,8	45	6,2
овца	95	22,0	200	29,6	косуля	24	45,3	9	20,0
лошадь	75	17,6	142	21,0	кабан	16	30,2	—	—
крупный рогатый скот	46	10,7	102	15,1	заяц	6	11,3	17	37,8
свинья	30	7,2	45	6,7	лисица	3	5,6	12	26,7
коза	2	0,4	2	0,3	мышевидные грызуны	3	5,6	7	15,5
собака	6	1,4	—	—	волк (туша)	1	1,9	—	—
гусь	1	0,2	10	1,5	Растительные корма	6	1,3	6	0,7
курица	—	—	8	1,2	кукуруза	4	—	—	—
индюк	1	0,2	2	0,3	подсолнух	2	—	—	—
падаль	175	40,6	164	24,2	бахчевые культуры	—	—	6	—
					листья злаков	—	—	4	—
					Всего	490	100	730	100

* В первой и второй группах частота встречаемости вычислена по доле внутри группы. Объединены вместе случаи успешного нападения на домашних животных, результаты осмотра остатков у логовищ, поедание падали на скотомогильниках, результаты анализа содержимого 144 волчьих желудков и остатков пищи в 120 экскрементах. Материал собран в 1945—1975 гг. и подтверждает сделанные выше заключения.

Один-два волка ведут малозаметный образ жизни. Когда зверей три, а особенно четыре и больше, поведение их меняется: ведут себя более открыто, чаще попадаются на глаза, сразу появляется гораздо больше следов, потрав скота и других доказательств их присутствия. Эти перемены поведения волков наблюдаются поздней осенью и зимой, они связаны как с лучшим обзором местности (поля убраны, и волки видны издали), так и с увеличением размеров групп к зиме.

Истощенных волков мы не встречали; наоборот, зимой большинство зверей имеют отложения жира. Летом, в период выкармливания выводка, матери худеют. Наиболее упитаны прибылые. Старики опекают молодых и по достижении ими размеров взрослых особей. Благодаря сытости, каннибализм среди волков Украины редок. Все же нам известен случай, когда зимой 1951/52 гг. волки съели брошенную во дворе лесника тушу волчицы. Примечательно, что этой же тушей кормился щенок лесника, которого затем съели волки.

Гибридизация волка с собакой. Бродячие собаки обычны в местах обитания волка на всех фазах динамики численности последнего, особенно там, где не соблюдается порядок захоронения и трупы домашних животных доступны хищникам. Преследование человеком значительно снизило численность и разрушило многие территориальные группировки волков к концу 50-х годов—нередко стали встречаться гибриды, волко-

собаки. Гибридные звери могут выть по-волчьи и лаять как собаки. Они подают голос реже, чем волки. Во время гона, в период крайнего возбуждения, удавалось услышать голоса гибридных зверей. Групповой концерт стаи — дико звучащая смесь воя и лая [Гурский, 1975].

Несмотря на более чем столетнюю давность первых сообщений о волко-собачьих гибридах [Шатилов, 1866; Черкасов, 1867; Сабанеев, 1877], неизвестны случаи замены населения волка популяциями гибридных особей «собачьего» облика, либо бродячими собаками. Разнотипные гибридные семьи существуют непродолжительное время и при росте численности волка, но скрещивание с собаками в этом периоде наблюдается реже, гибридные признаки постепенно исчезают и облик волка восстанавливается (вопрос о длительности сохранения собачьей генной основы остается открытым). Следует иметь в виду еще один аспект периодически возникающей проблемы волко-собак. Одомашнив волка, человек создал виду неограниченную возможность пополнять генофонд и увеличивать гетерогенность популяций скрещиванием с собакой в природе. Причем человек невольно способствует подобной гибридизации как небрежным содержанием собак, так и усиленным преследованием волка. Поэтому скрещивание волка с собакой в природе можно рассматривать как объективно существующий процесс, обеспечивающий возможность восстановления численности и сохранения волка как вида.

Статус и перспективы контроля численности. В различных регионах, отличающихся характером природопользования, отношение к волку не может быть однозначным. УССР и МССР — густонаселенные республики с интенсивным сельским и охотничьим хозяйствами. Независимо от того, за счет каких животных существует зверь, его содержание обходится несравнимо дороже продукции, которую возможно получить, добыв волка. Не говоря о том, что сама добыча требует значительных затрат времени опытных людей и технических средств.

Волк на Украине отнесен к числу подлежащих контролю животных и за его уничтожение государство выплачивает премию. Добычу хищников дополнительно стимулируют колхозы и совхозы, выдавая охотнику натуральное вознаграждение. Охотникам-волчатникам выделяют поощрительные лицензии на отстрел копытных. Статус волка в Молдавии до 1975 г. не отличался от УССР. С 1976 по 1980 г. волк на территории республики охранялся. Но с 1981 г. в Молдавской ССР статус волка как вредного животного восстановлен.

Северный Кавказ

В начале текущего столетия волки обитали по всему Северному Кавказу [Динник, 1910; 1914; Туров, 1928; Беме, 1936; Верецагин, 1959]. В 1930-е годы их было еще много в Западном Предкавказье. В автономных республиках Северного Кавказа и Дагестане в довоенные и первые послевоенные годы заготавливали по 6,7 волчьих шкур с 1000 км² [Верецагин, 1959]. Слабо были заселены низовья Терека, Сулака, Кумы

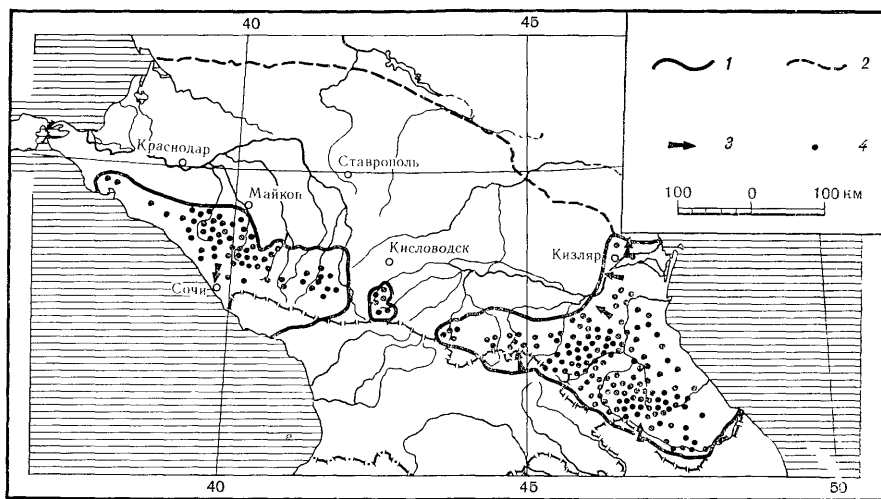


Рис. 178. Размещение и численность волка на Северном Кавказе

1 — граница ареала, 1980 г.; 2 — то же, 1940 г.; 3 — направление заходов; 4 — 10 зверей

[Гештнер и др., 1967]. Освоение предгорий Кавказа сопровождалось распашкой степей и истреблением хищников. В 60-х годах волк практически исчез на равнине Ставропольского края, Краснодарского краев и сохранился лишь в предгорной и горной части региона [Темботов, 1972; Бибигов, Филимонов, 1974; Кудактин, 1979].

По данным Т. Д. Хехневой [1972], волк обычен по всей территории Дагестана. Его больше в низменной и предгорной части республики. В центральном Дагестане популяции волка оседлы, на остальной территории хищники мигрируют за отарами овец, заходят зимой в полупустыню по границе Дагестана и Калмыкии, в Ставропольские степи. В последнем десятилетии их встречают в степях у Кизляра, в поймах Терека, Сулака, Самура и тростника по морскому побережью. Обитая в 18 из 25 районов, особенно многочисленны они на Гунибском плато. Ежегодно в Дагестане отстреливают 280–300 волков, т. е. около 6 зверей в среднем на 1000 км². Общая численность составляет 900–1000 особей (рис. 178).

На территории Чечено-Ингушетии волки обычны во Введенском, Наурском, Ножай-Юртовском и других районах. Небольшое число их живет в предгорьях и на равнине, преимущественно в долине Терека. Численность составляет, видимо, 200–300 зверей, более половины которых оседлы. Зимой звери подкочевывают из Дагестана, Грузии и Азербайджана.

В Северной Осетии волков немного. Ежегодно по 5–7 зверей добывают в Дигорском, Алагирском, Ирафском горных районах. Численность жестко контролируется. Число оседлых волков не превышает

время волки регистрировались по всей территории края, включая Черноморское побережье на юге, степи и плавни на севере его. В горы поднимались до высоты 3000 м над ур. м. [Теплов, 1938; Слепов, 1956]. На рубеже 60-х годов волчьих выводки находили повсюду [Котов, Рябов, 1963], но чаще всего в Лабинском, Тульском, Апшеронском районах у границ Кавказского заповедника. К середине 60-х годов волка полностью истребили или вытеснили с равнинной части края (рис. 178).

Современная граница распространения волка на Западном Кавказе проходит по линии Крымск—Северская—Белореченск—Лабинск—Отрадная. На восток он доходит до р. Кубань и, видимо, далее Черкесска не проникает. Встречается на территории Рицинского заповедника, но постоянно не живет и потомства не приносит. На западе края распространен до Анапы, Новороссийска. По Черноморскому побережью их мало, придерживаются долин рек, спускаясь зимой из глубины ущелий почти до самого моря. О былой численности волка данные противоречивы. Так, Н. Я. Динник [1914] сообщал, что за день охоты около Туапсе убили 14 хищников, а К. А. Сатунин [1915], напротив, считал, что на Черноморском побережье звери так редки, что многие местные жители их вообще не знают.

В последнее десятилетие изменения ареала произошли в северной части края, южная граница не изменилась. Волк сейчас населяет территорию в 16,3 тыс. км² (19,4% площади региона). Специального учета численности волка на Западном Кавказе не проводили. Известно лишь, что в середине 60-х годов численность была минимальной, а в 70-х годах вновь стала возрастать [Дуров, 1974; Кудактин, 1977]. В последнем десятилетии в среднем по краю ежегодно истребляют 130 зверей, и такое изъятие, видимо, не превышает прироста популяции. Общая численность составляет 400—460 зверей при средней плотности в ареале около 30 особей на 1000 км² [Кудактин, 1977].

Первенство в поддержании высокой численности волка на Западном Кавказе держит Кавказский заповедник. Вместе с тем в 60-х годах, как и в целом по краю, волков было мало [Котов, 1965]. К началу 70-х годов численность волков в заповеднике возросла до 130—150, а затем стабилизировалась на уровне 90—100 особей [Кудактин, 1978]. Они живут исключительно за счет диких копытных: оленей, туров, кабанов, серн, общая численность которых превышает здесь 20 тыс. экз. [Кудактин, 1978, Дуров, 1980]. Всего на рассматриваемой территории Северного Кавказа обитает около 2 тыс. зверей.

Итак, пространственное размещение вида в регионе позволяет выделить три обособленные в настоящее время группировки: Восточно-Кавказскую (Дагестан, Чечено-Ингушетия, Северная Осетия); Центрально-Кавказскую (Кабардино-Балкария); Западно-Кавказскую (горные районы Ставропольского и Краснодарского краев).

Управление популяциями волка на Северном Кавказе в условиях развитого животноводства и при наличии больших заповедных территорий требует дифференцированного подхода. На равнине и в животноводческих районах необходим жесткий контроль его численности. Малочислен-

Таблица 78. Численность волка в Грузии

Территория	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
Западная Грузия	1057	1105	1205	1109	1018	1098	1070	500
Восточная Грузия	2960	2087	2761	3172	3295	3355	3105	1600
Всего	4017	3192	3966	4281	4313	4453	4175	2100
Заготовлено шкур	441	540	482	510	403	418	347	471

Таблица 79. Численность волка в заповедниках

Заповедник	Пло- тыс. км ²	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
Алгетский	0,06	20	30	13	25	45	20	25	17
Вапшюванский	0,05	4	35	30	34	20	21	25	13
Лагодехский	0,18	12	7	12	27	40	35	60	45
Сагурамский	0,05	12	8	5	8	10	10	5	10
Лиахвский	0,07	—	—	—	—	10	10	6	6
Боржомский	0,18	50	30	23	16	5	6	7	15
Рицинский	0,16	20	30	13	25	45	20	12	20
Всего	0,75	118	140	96	135	155	122	140	126

ная Центрально-Кавказская популяция может быть уничтожена уже в ближайшие годы. И, наконец, на территории Кавказского биосферного заповедника (рис. 178), где человек сохраняет эталон коадаптированной системы «волк — копытные» [Кудактин, 1980], уничтожение волков недопустимо. Расселяющихся же на сопредельную территорию зверей следует контролировать в охранной зоне и за пределами заповедника.

Грузия и Армения

Грузия. Волк широко распространен по республике от Ширакской степи до альпийских высокогорий Большого Кавказа [Динник, 1914; Сатуни, 1915]. Встречается и в густонаселенных районах, включая окрестности Тбилиси [Джанашвили, 1949], где волки периодически появляются, а еще их привлекают сюда загородные свалки и обилие бродячих собак. Имеющиеся данные о численности весьма приближенны (табл. 78).

Сопоставление данных табл. 78 с материалами охотничьих учреждений и более достоверными собственными учетами в заповедниках позволяет предполагать, что общее число зверей в Грузии превышает 2000 особей (рис. 179). Более высокие плотности приурочены к малонаселенным и богатым дикими и домашними животными территориям. Изменения численности прослеживаются по годам (табл. 79).

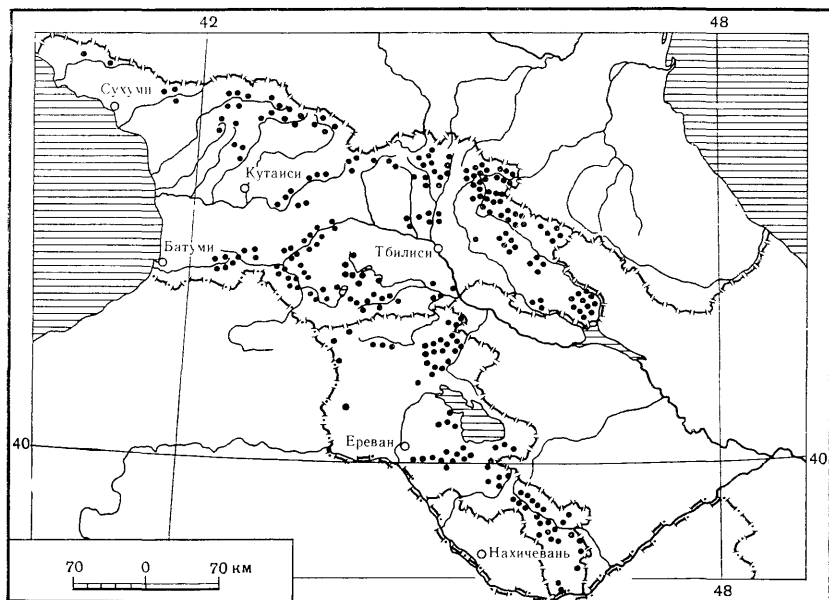


Рис. 179. Размещение и численность волка в Грузии и Армении

Точка — 10 зверей

За последние восемь лет число зверей во всех заповедниках изменялось полуторакратно, а в отдельных даже трехкратно. Так, в Боржомском звери были многочисленны в 1963 г., их было меньше в 1967—1969 гг., но к 1973 г. популяция снова возросла до 50 зверей (плотность 277 особей на 1 тыс. км²). После отстрела 23 волков зимой 1974 г. она снизилась до 30 в 1974 г. В последующие годы численность хищников стабилизировалась на уровне 10—15 особей (плотность 50—60 на 1 тыс. км²), что значительно выше, чем на охраняемых территориях европейской части СССР [Бибигов, Филонов, 1980], и, тем более, вне их. Возрастание численности волка в заповедниках носит выраженный сезонный характер, обусловлено переводом скота из альпийского пояса гор на зимнее стойловое содержание и концентрацией хищников в местах обилия диких копытных (табл. 80). Сходные перемещения наблюдаются в Лагодехском, Вашлованском и других заповедниках. Однако подкочевка волков на охраняемую территорию отмечается не каждый год и обычно кратковременна. В этом определенную роль, видимо, играют наличие и состав оседлых волчьих семей в заповедниках (табл. 81). Средний размер семьи составил 9 зверей, что значительно выше аналогичных данных для Кавказского заповедника — 6,6 [Кудактин, 1979]; большая семья в условиях Боржомского заповедника, видимо, связана с небольшой территорией и высокой плотностью диких копытных.

Таблица 80. Сезонное изменение численности волка в Боржомском заповеднике

Год	Зима	Весна	Лето	Осень	Год	Зима	Весна	Лето	Осень
1973	—	—	—	50	1977	13	2	2	2
1974	27	6	24	30	1978	12	2	8	6
1975	22	6	15	23	1979	10	2	2	7
1976	18	4	8	16	1980	7	5	5	15

Таблица 81. Состав волчьих семей в Боржомском заповеднике

Год	Урочище	Возрастные группы					Число не-террито-риальных зверей
		матерые		прибылые	переряжки	всего	
		♂♂	♀♀				
1974	Квабисхеви	1	1	5	2	9	2
	Квабисхеви	1	1	6	2	10	
	Зорети	1	1	7	1	10	
1975	Зорети	1	1	5	3	10	5
	Зорети	1	1	6	1	9	
1976	Квабисхеви	1	1	6	—	8	7
	Читахеви	1	1	4	3	9	
1977	Зорети	1	1	7	—	9	4
1978	Квабисхеви	1	1	6	—	8	2
1979	Квабисхеви	1	1	6	3	11	—
1980	Зорети	1	1	5	—	7	7

Нападения на домашних животных. Большая часть волков в республике специализирована на добыче домашних животных, особенно на востоке Грузии. Даже в заповедниках, где обычно много диких копытных, значение скота в их пище существенно. Например, в годовом питании зверей Боржомского заповедника домашние животные составляют 28,9% ($n=830$), достигая весной и летом 60—70% от общего числа встреч в экскрементах. Они убивают скотину не только на пастбищах, но и вблизи селений.

Так, утром 11.V 1976 г. пара матерых волков задрала корову в 1 км от поссе Боржом — Ахалцихе. Остатки добычи волки посетили трижды — 24, 25 и 26.V, причем на третий раз самец попал в капкан и ушел без двух пальцев. 15.V 1978 г. матерые самец и самка убили и съели жеребенка, а 26.V они же зарезали двух телок у с. Квабисхеви. В течение июня того же года эта пара в районе г. Ломиста зарезала шесть коров, а в ночь на 7.VI у дика пастухов волчица убила жеребенка, 9.VI — осла, а вечером 15.VI на двух рядом расположенных фермах не досчитались двух телок. По пробитым скотом тропам в это время постоянно

появлялись свежие следы волков и их экскременты. Успеху волчьих охот способствовали неровный рельеф, частые туманы, когда хищникам легче расчленив стадо. Но все же звери предпочитали нападать на отбившихся животных. Судя по наблюдениям и опросу пастухов, хищники преследуют скот во время перегона его с альпийских пастбищ на зимовку и обратно. Иногда они возвращаются к опустевшим высокогорным стойбищам в поисках остатков павших животных. Так, 5.XI 1976 г. у фермы Квабисхеви встретили следы матерого волка, который грыз иссохшие остатки теленка.

Нападение на диких копытных. Суточный ритм активности волка в Боржомском заповеднике тесно связан с активностью оленя. Нападения, за редким исключением, приходится на утренние или вечерние часы, когда олени пасутся или лежат в редколесье, на гарях. Волки обычно начинают поиск жертв у верхней границы леса. Они обследуют солонцы, водопои, тропы, по которым к вечеру идут вверх олени. Восстановление этапов охоты по следам на снегу показывает, что волки чаще убивают оленя в определенном месте, в «волчьем загоне» [Кудактин, 1978]. Подобные загоны мы выявили в нескольких урочищах ущелья Ликани, где с 1973 по 1979 г. учтены остатки более 80 жертв, т. е. $\frac{3}{4}$ из общего числа найденных нами убитых волками оленей.

Н. Я. Динник [1910] писал, что на территории «Боржомской охоты» (ныне заповедник) не раз бывало, когда волки загоняли оленей в скалистые места, откуда они срывались и ломали ноги. Это один из самых распространенных способов охоты и в настоящее время (рис. 180). Часто волки загоняют оленей в ложе ручьев с острыми камнями, где жертва режет, а передко ломает ноги. Так, 14.II 1974 г. волки убили оленя-быка прямо на реке Ликанис-хеви. У жертвы было разбито копыто задней правой ноги. В Лагодехском заповеднике 23.I 1977 г. стая из шести зверей загнала и убила оленя среди обледеневших камней р. Шромисцкали. Иногда олени убивают оленей и на открытых ровных участках в устье или вершинах ущелий. Согласованными действиями хищники замыкают обессиленную жертву в кольцо, как это было 22.XII 1978 г. в Квабисхеви. Нередко волки терпят неудачу. Так, 13.III 1978 г. стая из шести особей обнаружила трех пасущихся оленей на южном склоне ущелья Ликани. Когда между волками и оленями оставалось 80 м, последние увидели хищников. От стаи отделилась пара зверей, которые начали подниматься вверх по склону в обход оленей. Последние бросились вдоль склона, сохраняя безопасную дистанцию. Через 200—250 м волки прекратили преследование. Из прослеженных 30 случаев, когда волки обнаруживали оленей, находившихся выше по склону, они использовали описанный выше прием, одна группа зверей обходила жертву, а другие отвлекали ее внимание. В семи случаях, когда одному или нескольким хищникам удавалось незаметными оказаться выше оленей и направить их вниз, охоты были успешны; убегающих в гору оленей волки преследовали редко и неудачно.

Сравнивая условия и результативность охоты волков на оленей в Грузии и в Кавказском заповеднике [Кудактин, 1978], мы могли убедиться, что условия обитания копытных на Северо-Западном Кавказе, очевидно, способствуют более благополучному существованию их популяций. Из-за отсутствия скота в альпийском поясе олени имеют и лучшие условия питания, и больше возможностей спасения от преследующих их волков; в Кавказском заповеднике меньше волчьих загонных — ловушек для оленей, чем в районе Боржоми.

Армения. Наиболее высокая плотность волка в Ноемберянском, Иджеванском, Шамшадинском, Туманянском, Сисианском, Азизбековском и Ехегнадзорском районах (рис. 179), наиболее лесистых, обильных дикими копытными и с развитым животноводством. Ежегодно, в 70-х годах заготавливали 200—250, в 1979 г.—262, в 1980 г.—248 шкур.

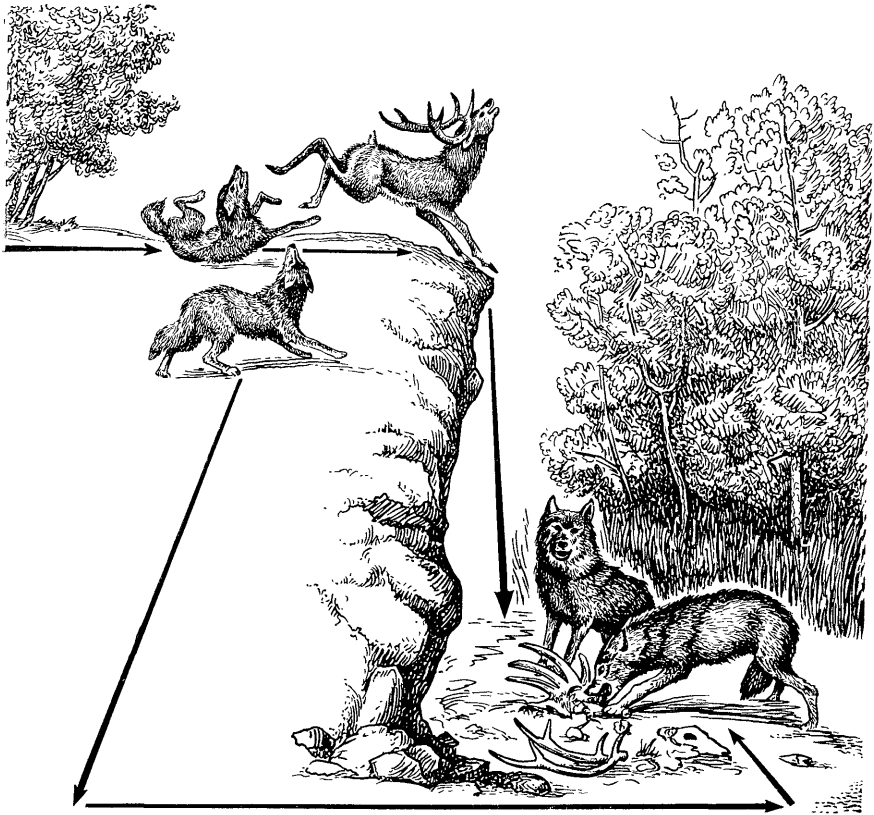


Рис. 180. Загон жертвы в скалы — один из самых распространенных способов охоты волков на Кавказе

В Армении волк существует в основном за счет домашних животных. В горах звери кочуют вслед за домашними животными: весной и летом хищники держатся высокогорий, осенью и зимой концентрируются в местах зимовок скота, в заповедниках. Нападения на диких копытных: кабана, диких баранов, безоаровых козлов редки [Даль, 1954]. В Абовянском и Разданском районах и окрестностях Еревана, где волков мало, его экологическую нишу заняли бродячие собаки. Численность отдельных стай достигает 15—20 особей. Собаки наносят большой вред охотничьей фауне. Так, в 1980 г. в Джервезском лесопарке было убито около 40 собак, специализировавшихся на добыче куропаток и зайцев. В Разданском районе известны случаи нападения бродячих и одичавших собак на домашних животных и людей.

Азербайджан

Численность и размещение. В Восточном Закавказье волк распространен повсеместно. Наличие диких копытных, отгонное животноводство, трудности борьбы с хищниками в горной местности и отсутствие

постоянного снежного покрова в долинах и низменных районах создают предпосылки для сохранения высокой их численности. Некоторое представление о плотности населения зверей дают данные заготовок волчьих шкур.

В Азербайджане заготавливают 750—900 шкур ежегодно, в среднем 7,7—9,3 зверя с 1 тыс. км², а больше всего на Большом Кавказе и в Талыше (в 1977 г. 15,9 и 12,6 шкур с 1 тыс. км²). Условно принимаем, что ежегодно в Азербайджане истребляют около 1/3 имеющихся волков, откуда численность их популяции достигает примерно 3 тыс. особей, а размещение зверей соответствует числу заготавливаемых по районам шкур (рис 181).

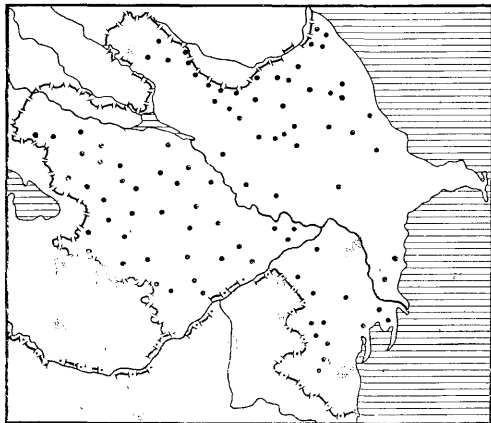


Рис. 181. Размещение и численность волка в Азербайджане по данным заготовки шкур в 1977 г.

Точка — 10 заготовленных шкур

отлавливали капканами, волки удерживали свою территорию, по-видимому, из-за высокой кормности и наличия укрытий. Здесь расположена путриевая ферма, у которой круглый год в изобилии разбросаны тушки нутрий, постоянно держатся кабаны и выпасается домашний скот. Другая стая, участок которой мы смогли оконтурить, обитала между Сбросным и Аварийным каналами на площади 2,5 км². На долю двух выводков, обитающих на Центральном участке, границы между которыми установить не удалось, приходилось 87 км². Волки из этих стай имели возможность по дамбам выходить за пределы заповедника, увеличивая размеры участков обитания.

Питание. Основу питания волка составляют дикие (кабан, безоаровый козел, косуля) и домашние (лошадь, осел, овца) копытные. Дикie копытные отмечены в 40%, а домашние в 34,7% исследованных проб. По мнению Н. К. Верещагина [1958], гибель молодняка кабанов, оленей, косуль, серн и туров от волков колеблется от 34 до 61%. Х. М. Алекперов [1966] отмечал скопления волков в местах обитания косуль. В степных районах у моря корм волка составляют домашние животные, зайцы;

Таблица 84. Число уничтоженных волков в Киргизии по пятилетиям (встреч)

Вид пищи (в порядке предпочтения внутри группы)	Зима (n=156)	Весна (n=167)	Лето (n=58)	Осень (n=73)	Всего (n=454)
Кабан	56,4	81,4	84,4	41,1	66,7
Домашние животные крупный рогатый скот, лошадь, овца, коза	19,2	12,6	10,3	26,0	16,6
Заяц-русак	2,6	2,0	—	—	1,5
Грызуны нутрия, мышевидные грызуны	6,4	10,2	1,7	12,0	7,0
Птицы утки, лысуха, фламинго, стрепет, камышница, цапли, воробьиные	16,0	10,2	1,7	9,6	11,1
Рыба	1,9	1,2	6,9	1,4	2,2
Пресмыкающиеся	—	—	—	1,4	0,3
Насекомые	2,5	0,5	6,9	5,5	2,9
Растительные корма	20,5	17,4	25,8	28,7	21,3

мышевидные грызуны и рыба. В Закаतालском заповеднике, по данным И. Ф. Попковой и А. С. Попкова [1965], их пищу составляют кабан (27,6%), олень (27,6%), тур (20%), серна (6,7%) и косуля (4,6%), домашние животные—8,1%. В Ширванском заповеднике (Сальянский район), кроме овец, волки добывают джейранов.

В Кызыл-Агачском заповеднике основу питания волков во все сезоны годы составляет дикий кабан (66,7% встреч), на втором месте стоят домашние животные (табл. 82). Падаль серьезного значения в рационе волков не имеет, поскольку единичных павших животных, выброшенных у ферм и селений, в течение 2—3 дней уничтожают шакалы и вороны. В настоящее время хищники добывают нутрий круглый год [в первые годы акклиматизации ее не трогали—Верецагин, 1936]. Особенно много гибнет нутрий в период ледостава, когда они выходят на сушу, где становятся легкой добычей волков и шакалов. В связи с обилием на зимовках пернатых общая встречаемость их в пище волков высока. Основную роль играют промысловые виды, но в целом урон, наносимый волками зимующим птицам, невелик. Также незначительная роль рыбы. Волки подбирают снулую рыбу, поедают головы осетровых, выброшенные браконьерами, на разливах ловят нерестящихся сазанов, щук, воблу, шемаю.

Туркмения

Распространение и численность. В прошлом волк был распространен широко и многочислен [Сатунин, 1905; Ишадов, 1977]. В настоящее время относительно высокая численность сохранилась на северо-

западе республики к востоку от Кара-Богаз-Гола, в западной части Копетдага, в низовьях рек Мургаба и Теджена. Из-за преследования проникновение волка в Каракумы становится все более редким. Вместе с тем проведение Каракумского канала и образование многочисленных озер и зарослей создали благоприятные условия в этой зоне для постоянного обитания зверя.

Об изменении численности можно судить по заготовке шкур волка. В 1932—1935 гг. заготавливали в среднем за год 816 экз. После некоторого снижения преследования в годы войны (среднее 289 экз.), в 1948—1964 гг. оно вновь возросло, и в этом периоде составляло в среднем за год 784 шкурки. С конца 60-х годов интенсивный промысел привел к резкому сокращению численности вида, и ежегодная добыча в 1967—1974 гг. упала до 332—490 особей (в среднем 413,7). На большей части территории Туркмении снижение численности волка продолжалось и в 1975—1980 гг., ежегодная добыча зверя составляет 262—331 особь (в среднем 290). За последние 40 лет (1940—1980 гг.) численность волка в Туркмении сократилась примерно с 2500—3000 до 900 зверей.

Современная пространственная структура населения волка характеризуется все более четким оконтуриванием трех популяций: Устюртской (на северо-западе Туркмении), Копетдагской и Теджено-Мургабской (рис. 182). Две последние популяции пока еще сохраняют связь друг с другом посредством зверей, устойчиво населяющих зону Каракумского канала.

Нападение на домашних животных. Дикие копытные из-за малочисленности играют малую роль в пище туркменского волка. Пожалуй, только в Бадхызском и Копетдагском заповедниках, да кое-где на Устюрте джейран и дикие бараны составляют основу его питания. На остальной территории волк наносит значительный урон животноводству, нападая в первую очередь на овец и коз, реже на ослов. В прошлом страдали также и верблюжата. Инстинкт защиты новорожденного у верблюдиц хорошо развит и волку-одиночке взять его не удастся. Однако несколько хищников, нападая с разных сторон, все же отбирают молодого. В последнем десятилетии нападения на верблюжат случаются примерно один раз в 2—3 года.

Размер вредной деятельности волка зависит не только от его численности, но и от местных условий. В Каракумах вред, наносимый волком овцеводству, очень мал. В местностях же с расчлененным рельефом или вблизи тугаев, оросительных каналов и коллекторов, у разливов с зарослями, где имеются надежные укрытия, хищники наносят больше вреда скоту.

Узбекистан

Размещение и численность. Волк обычен во всех горных и предгорных районах Западного и Южного Тянь-Шаня. Плотность его популяции высокая, до 10 и даже 20 зверей на 1 тыс. км². В теплый период держится в основном в высокогорье. В предгорьях с сильно рас-

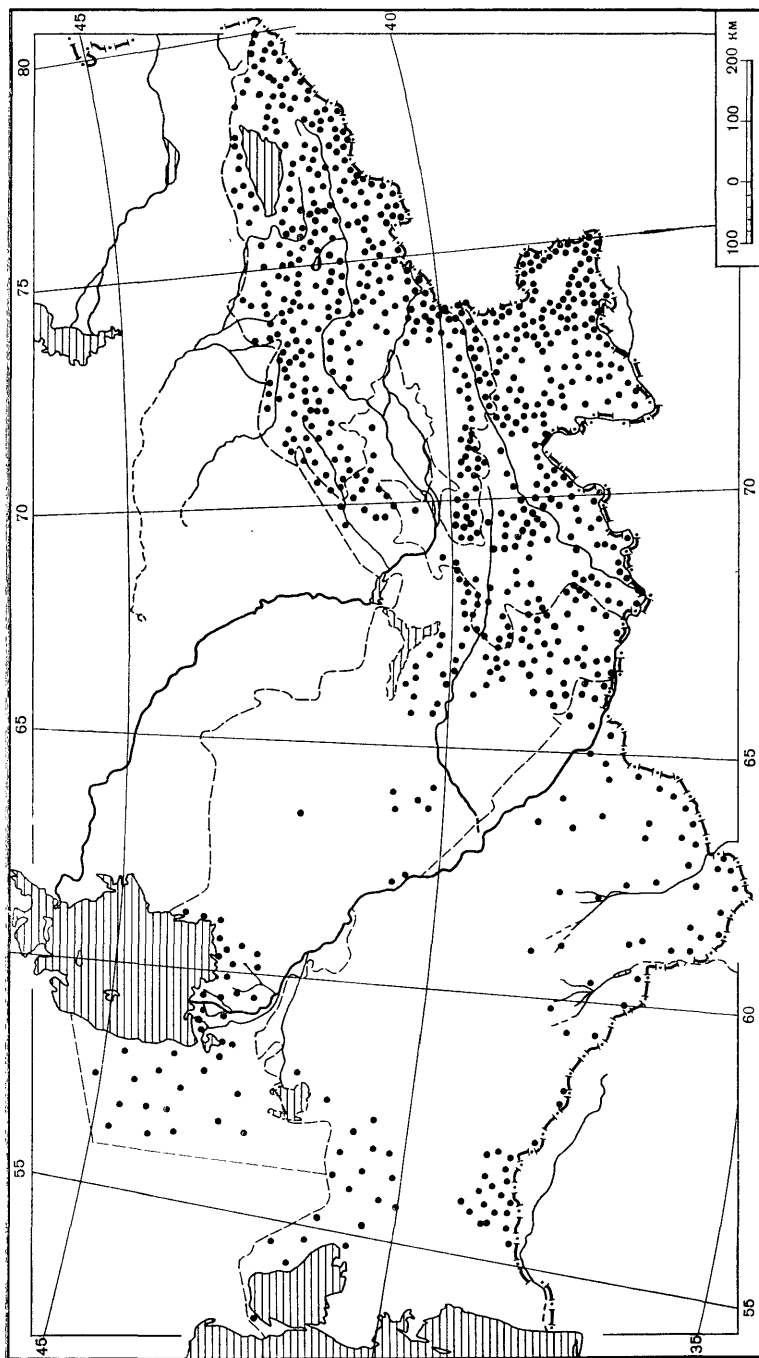


Рис. 182. Размещение и численность волка в Средней Азии
Точка — 10 зверей

члененным рельефом и прилегающей к ним равнине появляется зимой. В пустынях Узбекистана хищников всегда было меньше, чем в горах. Их распространение здесь ограничивал недостаток водоисточников и укрытий. Поэтому устойчивое существование зверей обеспечивалось лишь в тугаях по Сырдарье и Амударье, побережью Аральского моря, а также в чинках Устюрта и кое-где по возвышенностям Центральных Кызылкумов (рис. 182).

Учета численности волка в Узбекистане никогда не проводили, и приведенные на рис. 182 данные ориентировочны. Они характеризуют распределение зверей в 1975—1980 гг., когда добыча их стабилизировалась (300—400 особей ежегодно). В настоящее время в горных районах республики обитает примерно 1200, а в пустынях Устюрта и Кызылкумов — менее 300 волков.

В XX в. численность волка в республике изменялась, но, видимо, не столь сильно, как в европейской части СССР. Более резкие колебания происходили в пустынной части Узбекистана. Рост популяций волка, как и почти повсюду, произошел в период Второй мировой войны (в 1946—1949 гг. ежегодно уничтожалось в среднем 415 зверей по сравнению с 212 в 1928—1935 гг.). В 50—60-х годах борьба с волком не ослабевала, и численность сохранялась относительно стабильной. Условия обитания хищника в последнее время несомненно ухудшились, особенно в пустынном ландшафте: уменьшилась площадь защитных и гнездопригодных стадий из-за вырубки тугаев и освоения их площадей под бахчи, хлопчатник и другие культуры, резкого сокращения численности диких копытных. Вместе с тем в пустынях стало много фонтанирующих скважин, каналов и водохранилищ, у которых концентрируются домашние животные, создающие предпосылки для увеличения популяций волка.

В пустыне Кызылкум волк редок, хотя в прошлом был обыкновенен [Богданов, 1882]. Хищников стало много в 1943—1945 гг. [Захидов, Костин, 1958]. В останцах Актау, Кульджуктау и на хребте Нуратау хищничество волка среди овец и барана Северцова известно в 50-х годах [Ишунин, 1961, 1970] и в более позднее время. В северной части Айдарских разливов (юго-восточный Кызылкум) периодически обнаруживаются следы пришлых зверей. Также между горами Кульджуктау и Газли зимой 1979—1980 гг. появились две группы волков. В одной отмечено 12 особей, в другой — 7. На Устюрте волки живут круглый год. В его северной части у станции Чурук и крепости Билюли Л. А. Копцев [уст. сообщ.] в октябре 1961 г. наблюдал пять групп волков по 4, 7, 6, 2 и 4 особей на площади примерно в 1,5—2,0 тыс. км². На юге Устюрта весной 1978 г. следы их пребывания мы нашли в чинках и Сарыкамышской впадине. В предгорьях Западного Тянь-Шаня, в ныне освоенной Голодной степи, по Сырдарье и в Ферганской долине раньше волки водились повсеместно, ныне они здесь почти не бывают.

Перемещение. В горах известны вертикальные переходы волков в связи с глубокоснежным и сезонным перераспределением копытных. Также они обычно следуют на десятки километров за отарами овец, перегоняемых из альпийского пояса в предгорья. Подобные перемещения установлены для зверей Чаткальского

[Вырыпаев, 1979] и Заамипского заповедников, северных склонов Туркестанского хребта [Ишунин, 1961]. Более протяженные кочевки одиночных зверей или их небольшие группы происходят на Устюрте вслед за мигрирующими стадами сайгаков и перегоняемыми отарами овец. С Устюрта до поймы Амударьи волки проходят 250—300 км [Палванязов, 1974]. Заходы в глубину Кызылкумов отмечаются в последнее время ежегодно. У действующих скважин здесь образовались заросли тростника и гребенника, дающие приют кабанам и водной джейрапам. В суровые многоснежные зимы, например 1968—1969 гг., заходы в глубину Кызылкумов бываю чаще, видимо, в связи с падежом скота и диких копытных от джуга.

В Термезском районе волки появляются пабегами, переплывая с левого берега Амударьи. В пойме реки обитают звери, приспособившиеся к жизни в тугаях. Благоприятные условия они нашли в заповеднике Арал-Пайгамбар. Здесь в конце декабря 1961 г. была обнаружена стая из 4—5 волков. В 1962 г. замечены три волка, переплывшие на остров с другого берега реки. В 1962 и 1963 гг. хищники резко сократили поголовье бухарского оленя, уничтожив почти весь молодняк и много самок [Ишунин, 1964, 1973]. При обследовании заповедника осенью 1979 г. установлено, что обитающие на острове волки при преследовании легко покидают заповедник, переходя на афганскую сторону.

Питание волка значительно отличается в горах и на равнине, по основу его повсюду составляют дикие и домашние копытные. В Чаткальском хребте во все сезоны хищник истребляет кабана, косулю и горного козла, а в теплое время года — сурка Мензбира и других грызунов, меньше — зайца, птиц, рептилий и насекомых; летом от него гибнут домашние животные [Вырыпаев, 1979].

В Акчинском охотничьем хозяйстве в кормах волка отмечены заяц, фазан, кеклик, ящерицы, озерная лягушка, овцы [Лустин, Шуцатов, 1957]. В Зааминском заповеднике весной 1977 г. волчий выводок у логова кормился преимущественно зайцами, с переходом к бродячей жизни, рацион волчьей семьи дополняют кабана, дикобраз и другие грызуны, птицы (кеклик), пресмыкающиеся, а также овцы, козы, телята. В Центральных Кызылкумах на острове Актау в экскрементах и остатках пищи обнаружены баран Северцова, птицы, змеи, чернотелки, а также эфедра и другие растения [Ишунин, 1961].

Жертвы волка из домашних животных составляют следующий убывающий ряд: овцы, телята, козы, жеребята, ослы, коровы, лошади, собаки, домашние птицы. До 40-х годов урон от волков животноводству был сравнительно мало заметен. С освоением горных и отдаленных пустынных районов, ростом поголовья скота и сокращением численности диких копытных переход хищника на питание домашними животными становится все очевиднее, но данных пока недостаточно.

Сохранить пустынного волка, очевидно, следует в Южном Устюрте, где планируется создание заповедника Капланкыр-Казахты. При восстановлении там популяций диких копытных волк не будет представлять серьезной опасности для животноводства соседних территорий.

Киргизия

Размещение и численность. Три четверти территории Киргизии расположено на высоте более 1,5 тыс. м над ур.м. и около половины — более чем на 3,0 тыс. м; 84% общей площади республики, или 164 тыс. км²,

Таблица 83. Численность волка по природным районам Киргизии в 1978–1981 гг.

Район	Место учета	Площадь, тыс. км ²	Учено зверей	Плотность особей на 1 тыс. км ²
Северный	Киргизский хребет, г. Аксу	0,35	16–20	45–58
	Природный парк «Ала-Арча»	0,2	4–6	21–31
	Таласский хребет			
	р. Куркуруесу	0,32	6–8	19–25
	р. Белогорка	0,48	4–6	8–13
Северо-Восточный	Теплоключенский заказник	0,32	8–10	25–31
	Терсей-Алатау			
	ур. Джеты-Огуз	0,31	7–10	22–32
	ур. Чон-Кызылсу-Тамга	1,32	16–18	12–14
	Кунгей Алатау (Чон – Урюкты – Мал. Аксу)	1,66	28–30	17–18
Восточный	Бассейн р. Сарыджаз			
	верховье р. Сарыджаз	1,44	48–56	33–39
	р. Иньльчек	0,78	14–16	18–20
	р. Капнды	0,64	29–34	45–53
	верховье р. Учкулъ	1,03	31	30
	Бассейн р. Нарын			
	ур. Иштык	0,18	7–9	39–50
	ур. Узенгеш	0,42	17	41
	ур. Арабель-Кумтор	0,66	14–16	21–24
	ур. Кырго	0,15	4–6	28–41
	ур. Туяк-Чокыркурум	0,16	5	31
ур. Айгырбулак – Корымды	0,48	43	90	
Центральный	Нарынский коопзверопромхоз	14,6	400–475	8–36
	Нарынский заказник	0,60	10–12	17–20
	Среднее течение р. Нарын	0,31	15	48
	Кочкорка	0,68	22	32
	Сусамырская долина	0,45	12–16	27–36
Юго-Западный	Беш-Арал	1,17	15–20	13–17
	Сары-Челекский заповедник	0,24	3	13
	Чаткальский хребет	0,96	10–12	10–13
Южный	Ур. Гожекент	0,28	5–7	18–25
	Узгенский лесхоз	0,60	15–20	25–33
	Ур. Аргабаши	1,42	20–28	14–20

занимают пастбища, лесные массивы и неудобные земли, а 6,6% покрыто ледниками и снежниками. Волк обитает почти повсюду от предгорий до альпийского пояса включительно, но плотность его неодинакова в выделяемых нами шести природных районах (табл. 83).

Северный район включает Таласскую, Кеминскую и среднюю часть Чуйской долин с прилегающими к ним горными склонами, пло-

щадь его 29 тыс. км². Волком заселено около 20 тыс. км² при средней плотности 22,5 особи на 1 тыс. км², что составляет 400—450 зверей в районе.

Северо-восточный район включает Исык-Кульскую котловину и обращенные к ней склоны Терской и Кунгей Алатау (площадь 17 тыс. км²). В последнем пятилетии здесь значительно увеличивается численность волка и в настоящее время его распространение уже расширилось до 12 тыс. км²; средняя плотность достигла 16—20 особей на 1 тыс. км². Общая численность составляет 130—240 волков.

Восточный район включает сырты от оз. Чатыркёль на западе вдоль государственной границы до верховьев р. Сарыджаз (28 тыс. км²). Несмотря на значительные площади оледенения и большие пространства, занятые моренами и скалами на высотах выше 4 тыс. м над ур.м., заселенная волком территория составляет 19 тыс. км² при средней плотности 35—40 особей. Суммарное число волков в районе мы оцениваем в 670—760 экз.

Центральный район включает Внутренний Тянь-Шань (верховья р. Чу, Джумгалская, Атбашинская и Сусамырская долины, Арпинские и Тонские сырты) — около 48 тыс. км². Заселено 37 тыс. км², но распределение волка крайне неравномерно (плотность от 8 до 48, в среднем 28—33 особей на 1 тыс. км²). Всего здесь обитает 1000—1200 волков.

Юго-западный район занимает Чаткальскую долину, предгорные адыры и склоны Ферганского, Чаткальского и Атонакского хребтов общей площадью около 30 тыс. км². Пригодная для волка площадь составляет 23 тыс. км², но плотность его низкая — до 15 особей на 1 тыс. км², а общая численность составляет 120—150 волков.

Южный район охватывает Алайскую долину и приферганские склоны Туркестанского и Алайского хребтов (40 тыс. км²). На юге Киргизии волк заселяет 29 тыс. км² со средней плотностью 17—24 особи на 1 тыс. км². Общие его ресурсы достигают 580—730 зверей.

В целом численность волка в Киргизии составляет 2900—3600 зверей. Распределен он крайне неравномерно: отсутствует в освоенных земледелием долинах и многочислен в малонаселенных людьми высокогорьях, где еще сохраняются достаточные для его пропитания ресурсы диких копытных, сурка, барсука, зайца. В существовании волка велика роль экстенсивного пастбищного животноводства. Наличие корма и слабое преследование человеком — важнейшие условия процветания его популяций (рис. 182).

Волк предпочитает следующие типы угодий: верховья не сильно скалистых речных долин; древние денудационные террасы в верховьях ущелий с моренами, крупнообломочными осыпями или зарослями стелющейся арчи; заросшие непролазным кустарником склоны в среднегорье с наличием промоин, глухих распадков, загроможденных крупнообломочными осыпями или валунами.

Высокую численность популяции волка в Киргизии мы объясняем: 1) хорошей обеспеченностью кормами не только за счет дикой фауны, но и животноводства; 2) слабой заселенностью людьми; 3) трудностями

Таблица 84. Число уничтоженных волков в Киргизии по пятилетиям

Годы	Добыто особей за год		Всего за пятилетие	Годы	Добыто особей за год		пятилетие
	пределы	среднее			пределы	среднее	
1935—1940	312—590	408	2040	1961—1965	575—878	685	3423
1941—1945	160—332	232	1161	1966—1970	520—680	610	3049
1946—1950	760—814	785	3923	1971—1975	380—520	528	2138
1951—1955	714—1115	835	4176	1976—1980	280—395	344	1722
1956—1960	804—1021	918	4588				

организации регулирования популяций волка в высокогорных районах (табл. 84).

Регулирование численности. Можно уверенно заключить, что ежегодное изъятие 200—1000 зверей, не достигающее $\frac{1}{3}$ общей численности, не оказывает заметного влияния на состояние киргизской популяции волка. Более того, кое-где численность может и нарастать. Так, в Иссык-Кульской обл., на участке постоянного наблюдения в сыртрах, плотность хищника увеличилась с 32 в 1978 г. до 40 особей в 1980 г.; в последние два года регистрируются выходы волка с гор к побережью из. Иссык-Куль.

В целом же в популяции волков Киргизии действуют авторегуляторные механизмы, ограничивающие рост ее численности, что подтверждают такие наблюдения: 1) средний выводок на востоке республики и в отдельных урочищах юго-западной части Чаткальского хребта, где плотность превышала 30 зверей на 1 тыс. км², составил 4,36 щенков (при разреженной плотности средний выводок состоит из 5—6 щенков); 2) в зимний период усредненная семья насчитывает 5,8 особей (прибылых 3,8), а при наличии в среднем 0,9 переярок — 6,7 особей. Если принять, что группы из двух-трех зверей состоят обычно из переярок (7,9% от общей численности учтенных), то станет ясно — до взрослого состояния доживает незначительная часть приплода; 3) естественная гибель прибылых за зимний период даже в обеспеченных кормами семьях ($n=8$) составила 14,4%; 4) при высокой плотности двухлетние самки в размножении не участвуют, что мы наблюдали дважды в урочищах Башкызылсай (1975 г.) и Чичкан (1981 г.).

Таджикистан

Размещение и численность. Современное распространение волка ограничено преимущественно среднегорьем и высокогорьем. Освоенные долины и предгорья мало населены (табл. 85). До второй половины XX в. о численности хищника в республике почти ничего не знали [Флеров, Громов, 1935; Флеров, 1935; Чернышев, 1958]. Наши учеты в 70-х годах и сведения по заготовкам шкур, составлявшим ежегодно за

Таблица 85. Распределение волка в Таджикистане (по данным встреч зверей и их следов)

Биотоп	Число встреч	
	абс.	%
Тугай и предгорья (300–900 м над ур. м.)	14	11,5
Низкогорье (900–1100 м)	16	13,2
Среднегорье (1100–2500 м)	56	46,3
Высокогорье (2500–5500 м)	35	29,0
Всего	121	100,0

1953–1968 гг. 450–737 экз., свидетельствуют об отсутствии значительных колебаний численности волков в республике. Если предположить, что ежегодно добывалось от 30 до 50% популяции, то в Таджикистане обитало 1–1,5 тыс. волков. С 1968 г. была полностью запрещена всякая охота на пять лет — численность волка возросла и достигла в 70-х годах по крайней мере 2 тыс. зверей (рис. 182).

Большинство волков обитает в центральной части республики, на Бадахшане и Памире. По нашим расчетам, горная часть Таджикистана занимает площадь около 133 тыс. км², т. е. более 90% всей его территории. Если ресурсы составляют около 2 тыс. волков, следовательно, на 1 тыс. км² приходится в среднем 15 особей. В одних биотопах волки встречаются редко, в других появляются только осенью или зимой и лишь в третьих существуют постоянно (рис. 183). Например, в заповеднике Тигровая балка (510 км²) и его окрестностях в зимние месяцы 1972/73 г. жили до 25 волков. В заповеднике Рамит (161 км²) в начале 60-х годов хищников было мало, но в 1972–1977 г. в этом районе на 1000 км² насчитывали уже 32 зверя. В заказнике Сарыхосор (400 км²) зимой 1972 г. обитало 30 волков на 1000 км², в 1974–1980 гг. их число увеличилось до 50 особей. Зимой волк часто встречается в окрестностях Тахтамыша, Кызылрабата, Рангуля, Каракуля, Хорога, а с пробуждением красных сурков звери расселяются по обширной территории Памира и Бадахшана.

Участок обитания. Обычный состав территориальной группы — 4–9 особей: два взрослых, 1–2 переряка и 1–5 прибитых. Нам известны лишь два случая, когда в стае было 13 (заповедник Рамит) и 18 особей (на Памире в зимнее время, по опросным данным).

Из 20 случаев личных встреч чаще это были волки-одиночки и пары (70%), реже (30%) стаи. Каждая стая волков контролирует свой участок обитания, оставляя метки на почве, кустах терескена, валунах, у корня деревьев. Вместе с тем волки в Таджикистане не ведут постоянно оседлого образа жизни, они регулярно совершают вертикальные и горизонтальные перемещения в поисках доступной пищи. Оседлость свойственна лишь размножающимся зверям в период выкармливания щенков. Известные нам участки обитания в это время не превышали 8 км



Рис. 183. Местобитание волка на Восточном Памире

Фото А. И. Сокова

в радиусе. Два волчьих логовища в хребте Бабатаг располагались примерно в 15 км одно от другого.

Питание. Состав пищи установлен по содержимому экскрементов, собранных во все сезоны года из разных пунктов (табл. 86). Как видно из данных

Т а б л и ц а 86. Питание волка в Таджикистане ($n=220$)

Вид пищи	Число встреч	%	Вид пищи	Число встреч	%
Кабан	24	11	Грызуны б. н. о.	10	5
Архар	12	5,5	Заяц-толай	36	16,4
Олень бухарский	6	3	Врановые птицы б. н. о.	4	2
Козел горный	8	4	Кеклик	3	1,4
Осел	10	5	Воробьиные б. н. о.	8	4
Свинья	2	0,9	Чернотелки	2	0,9
Овца	14	6,4	Прямокрылые	7	3,2
Коза	6	3	Хрущи майские	1	0,5
Жеребенок	2	0,9	Яблоки	3	1,4
Теленок	1	0,5	Груши	1	0,5
Собака	3	1,4	Алыча	1	0,5
Падаль б. н. о. *	8	4	Шиповник	3	1,4
Дикобраз	7	3,2	Ежевика	2	0,8
Сурок красный	33	15	Шелковица	3	1,4

* б. н. о. — ближе не определенные.

табл. 86, пища волка разнообразна. Дикие копытные встречаются во все сезоны года, домашние животные и падаль — с поздней осени и до весны. Сурками волк кормится весной и летом, а роль зайца-толая велика зимой.

Хищническую деятельность волка мы проследили в заповеднике Рамит на южном склоне Гиссарского хребта. В прошлом волки здесь были редки, но в связи с интродукцией бухарского оленя их стало больше. В 1974—1975 гг. волки зарезали 28 оленей (17% их стада). Среди убитых молодые особи составили 50, половозрелые самки — 14, и взрослые самцы — 36%. Поскольку хищники стали препятствовать росту численности оленей, зимой и ранней весной 1975—1976 гг. было уничтожено 10 зверей. Следующей зимой олени не страдали, но в 1977 г. вновь регистрировались случаи нападения волков. За зиму 1977/78 г. капканами поймали пять волков, используя как приманку остатки оленьих туш. Большой эффект дала живая привада — живой осел, вокруг которого тщательно маскировали капканы. Всего в 1974—1978 гг. в этом заповеднике волки уничтожили 48 оленей: в январе 8, в феврале 20 и в марте 10 животных (остальных единично в другие месяцы). В заповеднике Тигровая балка за январь—февраль 1973 г. волками убито девять оленей, преимущественно 2—4-летних самок, что составило около 5% от популяции.

Казахстан

Распространение и численность. В Казахстане волк распространен почти повсеместно. Учет численности проводили в марте—мае 1974—1977 гг. с самолета АН-2 на площади 103,8 тыс. км². Результаты экстраполировали по основным ландшафтам и биотопам на всю территорию [Фадеев, 1981].

В горных районах плотность населения волков составляет в среднем 25 особей на 1 тыс. км². В Казахском мелкосопочнике их численность определена в 1800 зверей; в Кокчетавской обл. — 300; Восточно-Казахстанской — 600, горах юго-востока Казахстана, Тарбагатае и Сауре, — 2100, по чинкам Устюрта и на прилегающих территориях — 200 зверей. Всего в этих районах на площади в 200 тыс. км² обитает около 5 тыс. зверей (рис. 184).

По долинам рек и речек, берегам озер и тростниковым займищам плотность определена в 20 особей на 1 тыс. км². На 320 тыс. км² этих угодий живет примерно 6400 волков. На равнинных пространствах пустынь и полупустынь (Прибалхашье, Бетпак-Дала, Муюнкумы, Кызылкумы, Приаральские Каракумы, Междуречье Улы-Жиланшик — Иргиз, Воляско — Уральское междуречье) плотность составляет 10 зверей на 1 тыс. км². Всего здесь на площади 1760 тыс. км² обитает 17 600 волков.

На целинных землях площадью 430 тыс. км² плотность в среднем 5 особей на 1 тыс. км². Следовательно, на освоенных землях целины должно обитать около 2200 хищников. Таким образом, на всей территории Казахстана в 1974—1977 гг. численность волков составила 30—32 тыс. особей [Фадеев, 1981].

Биотопическое размещение волков практически не отличается в настоящее время от описанного А. А. Слудским [1953], но усиление прессы охоты, в том числе с автомашины и мотоцикла, увеличили значение в жизни зверей недоступных для транспорта биотопов, а именно: лесных колков, зарослей бурьяна на севере, участков расчлененного рельефа,

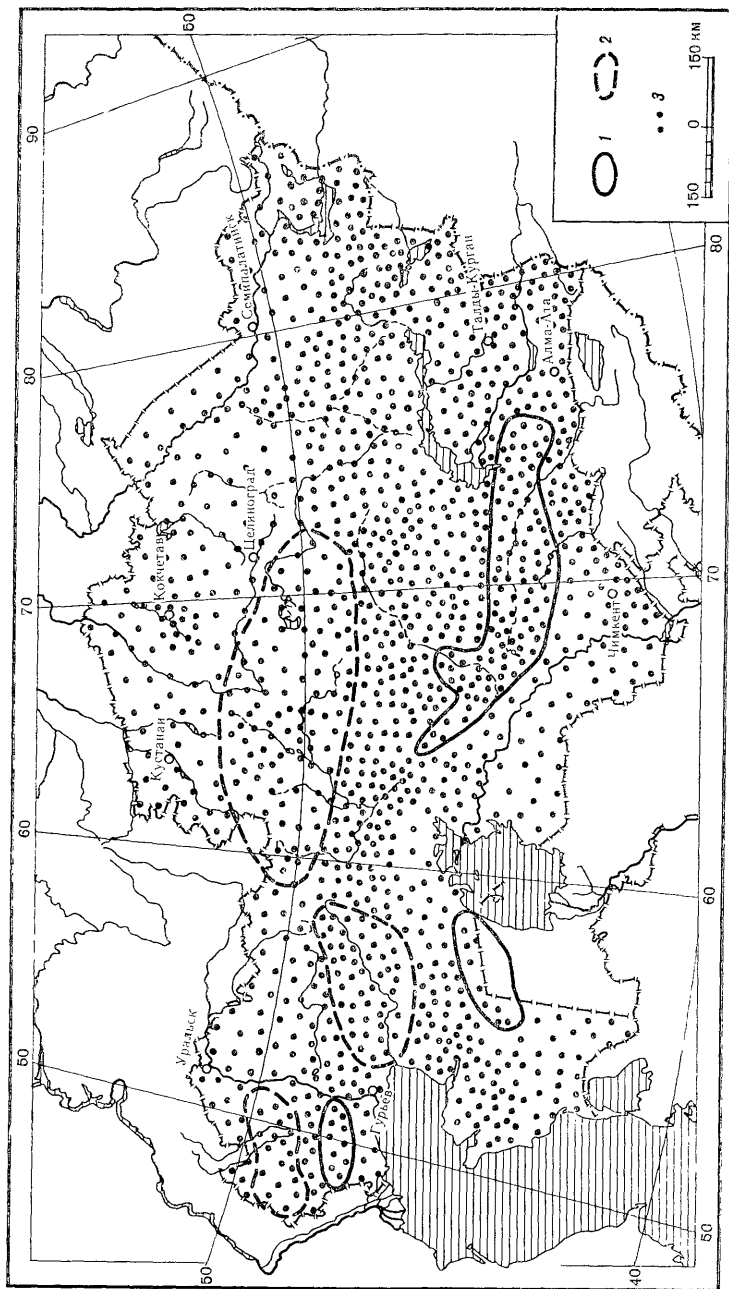


Рис. 184. Размещение и численность волка в Казахстане
 1 — районы зимовки сайгака; 2 — районы летовки сайгака; 3 — 25 волкес

зарослей тростника, песков и чинков в пустыне и полупустыне. В засушливых районах Казахстана, так же как и в пустынях Средней Азии [Палваниязов, 1974; Ипадов, 1977], распространение волков сильно зависит от распределения водоисточников. Так, например, в Актюбинской обл. в 1976—1979 гг. засоление, а позже и исчезновение оз. Караколь вынудило волков покинуть этот район, несмотря на обилие корма и укрытий. Где есть вода, звери предпочитают труднодоступные биотопы.

Охотничье поведение. Летом в пустынном ландшафте волки часто подкарауливают сайгака или джейрана у редких здесь водоемов. Чем засушливее лето, тем успешнее такие охоты. Там, где позволяет местность, волки загоняют антилоп в овраги с крутыми склонами. Как летом (собственные данные), так и осенью [Раков, 1955] группы хищников устраивают на сайгаков облавы и загоны. В снежные зимы или по наступу преследуют их, пользуясь преимуществом передвижения. Скрадывание, подкарауливание на тропах, загон характерны и при охоте на кабана, архара, зайца. На архаров, помимо других способов, охотятся гоном. Горных козлов подкарауливают при выходе их из скал в долины или при переходе через открытые места. При охоте на маралов волки подкрадываются к ним и, вспугнув, пытаются направить по склону в каменистую россыпь или в речную наледь, к обрыву, в глубокий снег. На сурков, пищух, сусликов охотятся днем, ловят, бросаясь на них в прыжке, скрадывают на пастбище, иногда загоняют в неглубокие защитные норы, караулят терпеливо около или не без успеха разрывают. Порой пара хищников двигаются параллельно друг другу, и убегающие от одного волка зверьки становятся добычей другого. Часто раскапывают норы песчанок и полевок. Несъеденную добычу волки растаскивают и прячут. Дважды мы наблюдали в Джунгарском Алатау, как хищники закапывали куски мяса в древесие сухого русла. На Устюрте у убитого муфлона волк запрятал переднюю ногу в осыпи.

Большинство приемов добывания волком копытных способствует выявлению недоразвитых, больных, увечных, малореактивных особей. Именно их они добывают в первую очередь. Часто и умело используют неблагоприятные для жертвы условия: глубокий или плотный снежный покров, летний снег в горах, когда копытные скользят на склонах. В обычных же условиях эффект охоты невысок — из 10 попыток лишь одна-две бывают успешны. Вместе с тем, если возможно, волки убивают столько, сколько могут.

Суточные и сезонные особенности жизни. Передвижения. Ранней весной и в начале лета в высокогорье Тянь-Шаня, а также на равнине, где волки живут за счет сурков, сусликов, песчанок и пищух, пока нет скота и людей, активность их начинается с выходом грызунов на поверхность и прекращается, когда те прячутся в норы. В горах в холодные дни, особенно когда выпадает снег, сурки появляются на поверхности поздно, позже охоту начинают волки. В урочище Асы (2600 м над ур. м.) в Зайлийском Алатау во второй половине апреля и в мае хищники регулярно выходили на охоту за сурками в 8—9 час, а возвращались к логову во второй половине дня, по чаще в 18—20 час. В Джунгарском Алатау, где они охотились в основном за копытными, их деятельность начиналась вечером, но нередко мы их встречали вне логова и днем. В июне из 10 выходов на охоту у верхней границы леса в Джунгарском Алатау два отмечены с 16 до 17 час, три —

с 17 до 17 ч 30 мин и пять — с 18 до 18 час. 30 мин. Приход к месту дневки обычно наблюдали утром, уже по свету. В июле — августе начинают охоту позже, а возвращаются раньше.

В Бетпак-Дале А. А. Слудский [1962] часто видел этих хищников днем, особенно весной и в первой половине лета, охотящихся за грызунами или сайгаками. Летом они активны рано утром, пока не жарко, затем ложатся в тени отдыхать и выходят на охоту, лишь когда спадет дневная жара. Приходя на место дневки, волки держатся стаей, далеко не сразу укладываются отдыхать. Пришедшие раньше вскакивают и приветствуют каждого вновь подходящего зверя помахиванием хвоста, припаданием на передние лапы, обнюхиванием и т. д. Собравшись вместе, звери переходят с места на место, пытаются подвигать и только через час — полтора начинают укладываться на лежки, разбредаясь по одиночке, парами; ложатся под кусты, скалу, в тени камней.

Имеющиеся в настоящее время материалы и наблюдения говорят о том, что основная масса хищников не кочует вслед за своими жертвами, и это относится как к равнинным, так и горным волкам. Еще В. Н. Шнитников [1936] писал, что волки в горах следуют за стадами до известных пределов, причем выводящиеся высоко в горах звери, опускаясь осенью вниз, гор все-таки не покидают, а ютятся в предгорьях. На равнине же, по его мнению, есть свои волки, размножающиеся в тугаях. В малоснежные или обычные годы волки держатся всю зиму в среднегорье и регулярно посещают высокогорье или остаются там постоянно, что мы неоднократно наблюдали в горах Киргизского, Кунгей и Заилийского Алатау [Федосенко, Слудский, 1981].

О том, что территориальные звери не покидают мест летовок, помимо данных А. Н. Филимонова для Иргиза (Бибииков и др., глава 5), есть наблюдения и по Бетпак-Дале. Так, А. А. Слудский [1962] ежедневно видел от одного до четырех волков, вплоть до 11. I (позже наблюдений не было) в районе Кокашика, хотя последние сайгаки прошли в этих местах 15. XII и держались в 250 км южнее. В южной Бетпак-Дале, там, где зимовали сайгаки, с 20. XI 1963 г. по 22. I 1964 г. было отстреляно 54 волка, а в северной ее части за 20 дней с 29. II по 19. III 1964 г. (сайгаков уже здесь не было) убито 43 волка. В это время встречались стаи по 5—8 особей. В январе—феврале 1971 г. в этих местах встретили 42 волка и 31 из них добыли.

Тем не менее имеются наблюдения охотников, добывающих сайгаков, что осенью хищников становится заметно больше на пути миграции или в местах зимовки сайгаков только с подходом их стад. Добыча волков с этого времени резко возрастает и держится высокой длительное время в одних и тех же местах, что наводит на мысль об их подкочевке сюда. Так, на юге Бетпак-Далы (р. Сарысу) осенью 1957 г. два охотника в течение 22 дней, выезжая на легковых машинах из лагеря в радиусе не более 90 км, добыли 226 волков. По-видимому, какая-то часть нетерриториальных волков, чаще молодых или потерявших связи в стае одиночек, сопровождают сайгаков на большое расстояние, держась позади мигрирующих стад. При дальней миграции сайгаки постепенно накапливают в «хвосте» своих стад таких волков, которые и увеличивают численность хищников-аборигенов на зимовках сайгаков. О том, что в числе сопровождающих мигрирующие стада зверей много молодых говорит про-

цент прибылых особей, отстрелянных на зимовках сайгаков (57,4%, $n=54$), и вне зимовок (30,9%, $n=42$).

В 1976—1979 гг. мы поместили 65 щенков волка. Два были добыты в год мечения на родительских участках в конце декабря, а два — через полтора и через два года — в 170—190 км к востоку-юго-востоку от места мечения, т. е. почти на полдороге к местам зимовки сайгаков. Это первые факты, документирующие дальность миграции волка в СССР.

Убежища. В горах юго-востока Казахстана логово можно встретить в любом высотном поясе, но чаще у верхней границы леса. Волчица рождает и выкармливает щенков в барсучьих норах, реже в нише под крупными камнями или под корнями деревьев. В обнаруженных логовищах гнездовая камера находилась не далее 2 м от входа. Само же оно располагалось, как правило, недалеко от ручья или снежника.

Из 16 логовищ, найденных нами в Актыубинской обл. и 11 описанных корреспондентами, три находились на расстоянии 50—100 м от водопоя, два — 100—200, четыре — 200—500, шестнадцать — 500—1000 м, одно — 1,5 и одно — более 2 км, но это относится только к первичным логовищам, где происходит щенение волчицы или куда она перенесла щенков в первые недели их жизни. Последующие убежища, куда волчат переводят матери, передко удалены на 5 км и более от водопоя.

По устройству логовища волков Актыубинской обл. можно разделить на закрытые (норы, вырытые самими волками, и пещеры, расчищенные щели и ниши, промытые водой в крутых склонах оврагов и водостоков) и открытые (в зарослях кустарника, тростника или бурьяна). Норы, как правило, находятся в местах со слабо расчлененным рельефом и представляют собой простой ход с поперечником 0,4—0,5 м, расширяющийся в камеру 0,7—1,0 м. Длина хода 0,9—4,0 м ($n=6$), в плотном грунте он короче. Пещеры ($n=14$) приурочены к сильно расчлененному рельефу. Строение и размеры их варьируют от простого коридора с одним или двумя выходами до сплошных пустот и расщелин со многими выходами. Открытые логова обычно укрыты густой растительностью, обеспечивающей, кроме маскировки, благоприятный для щенков микроклимат, ибо в середине мая температура на поверхности земли достигает в полупустыне 50°. С высокими температурами связана еще одна черта комфортного поведения волков южного региона: перед тем как лечь, они сгребают верхний слой почвы [Крахмаль, 1978] или устраивают «дневочные ямы» [Палваницов, 1974]; используются такие укрытия только взрослыми волками.

Отношения с копытными. Многолетнее изучение копытных животных в горах юго-востока Казахстана показало, что волки и другие хищники в обычные по климатическим условиям годы не оказывают заметного влияния на численность жертв, так как убивают большей частью неполноценных и малопродуктивных животных. В хорошо охраняемых или мало доступных для человека угодьях численность копытных в такие годы, несмотря на присутствие хищников, устойчива или увеличивается. В суровые зимы с высоким снежным покровом число убиваемых животных заметно возрастает. Однако численность копытных после суровых зим, несмотря на значительный отход, довольно быстро восстанавливается [Федосенко, Слудский, 1981]. В равнинном Казахстане наибольший интерес представляют взаимоотношения с сайгаком.

Прежде всего, необходимо правильно оценить размеры изъятия сайгаков из популяции. А. А. Слудский [1962] считал, что один волк ежегодно убивает 90—100 сайгаков. Очевидно, эти расчеты явно завышены. Пустынный волк съедает около 1—2 кг/сутки [Слудский, 1962]. Потреб-

ность его в мясе за 8 месяцев (время копчактов с сайгаками) составляет около 240—480 кг, что равно живому весу 10—20 сайгаков. Потери (за счет растаскивания мяса другими четвероногими и пернатыми хищниками) с лихвой компенсируются длительными голодовками волков и полной утилизацией не только своей добычи, но и сайгаков, павших от других причин (бескормица, ослабление после гона, отходы промысла, гибель на переправах и т. д.), т. е. фактическое изъятие волками сайгаков вряд ли превышает эту цифру.

В местах основного скопления сайгаков на зимовке, где соотношение численности волка и сайгака составляет 1 : 1000 [Раков, 1955; Слудский, 1962], или на летовках, где оно равно 1 : 1200 [Филимонов, Лаптев, 1975], такое изъятие составляет незначительную долю популяции; оно не может повлиять на общую численность и ни в коей мере не сопоставимо с пагубным воздействием джутов [Васенко, 1950; Слудский, 1963].

Наши коррективы затронули лишь количественную сторону влияния хищника на популяцию сайгака. Важна и качественная сторона. Известно, что в период миграции волки не появляются среди крупных скоплений сайгаков, а преследуют группы, идущие «в хвосте» больших стад. Во время отела, когда многотысячные стада самок концентрируются на небольшой площади, воздействие хищников на сайгаков ничтожно [Слудский, 1962]. Так, в Иргизском районе вблизи песков Корсакум в 1979 г. (10—15 тыс. самок) и у пос. Мамыр в 1980 г. (20—25 тыс. самок) волки совсем не появлялись на местах отела, хотя они располагались в 2—5 км от границы их семейных участков. В то же время волки постоянно преследуют сайгаков на мелких «периферийных отелах», которые рассредоточены по территории. Соотношение волк — сайгак в местах расположения мелких группировок резко сдвинуто в пользу хищников и составило в описанных ситуациях 1:50—1:100. По-видимому, такое различное отношение волков к крупным и мелким стадам сайгака обусловлено не только тем, что в крупных стадах животные осторожнее и охота на них менее успешна, но также и тем, что физическое состояние животных в мелких группах хуже, и антилопы тут более уязвимы. Это заметно по числу отстающих животных при преследовании мелких стад. Например, в период осенней миграции процент отстающих составил около одного в многотысячных и тысячных стадах, но достигал пяти в группах менее 200 животных ($n=25$).

О том, что физическое состояние животных в мелких стадах хуже, подтверждается данными о смертности сайгачат в период отела. Так, если смертность молодых в основном «родильном доме», по нашим наблюдениям, не превышает 7%, а при отсутствии беспокойства даже 1%, то в мелких родильных группах при равенстве других условий смертность новорожденных составила 30—50%. Разнокачественность животных в стадах подтверждается также различиями размеров сайгаков. Так, средний вес полупотрошенной туши самцов, добытых из крупных стад в Иргизском и Карабутацком районах составил 32,5, а товарный вес 27,5 кг, в Махамбетском районе Гурьевской обл. соответственно— 35,5 и 29,5 кг. В то же время при отстреле животных из мелких группировок,

проводившемся в 1979 г. севернее и северо-западнее пос. Байганин, вес полупотрошенного рогача составил только 29, а товарный вес 22,5 кг. Вряд ли такую разницу можно объяснить популяционными особенностями, так как территории, на которых проводился отстрел, соприкасались. По-видимому, та часть популяции сайгака, которая испытывает наибольший пресс со стороны волков, является более уязвимой в физическом состоянии, а следовательно, хищник осуществляет и таким путем положительную селекцию.

Хищничество среди домашних животных. Волк—серьезный вредитель отгонного животноводства, особенно вне ареала сайгака. Потери домашнего скота в дореволюционный период достигали очень больших размеров, порядка 200 тыс. голов/год [Добромыслов, 1895; Смирнов, 1924]. В настоящее время, когда крупный рогатый скот пахотится в основном на круглогодичном стойловом содержании (молочные породы), ущерб от волка снизился. В то же время среди телят и овец на пастбищах потери еще велики. Показательны собственные наблюдения. Так, в середине августа 1978 г. в Заилийском Алатау за два месяца волки зарезали 186 овец из общего числа 28,3 тыс. (0,66%). В 1979 г. там же пять взрослых волков и несколько прибылых за 45 дней (с I.VII по I5.VIII) из 29,2 тыс. убили 67 овец. По этим данным хищники убивают ежемесячно одно животное из 400.

Принципы регулирования численности. Условия обитания, питание волка и его роль в биосенsoзах в различных частях Казахстана весьма разнообразны. Однако стратегия управления популяциями, применявшаяся до сих пор, одинакова для всего Казахстана, сводится к повсеместному снижению численности хищника.

По нашему мнению, стратегии управления популяциями волков надо поставить в прямую зависимость от конкретного ущерба, приносимого волками сельскому хозяйству. Для этого, прежде всего, следует выделить места, где число диких копытных ограничено, и основу питания волков составляют домашние животные. Такими местами в равнинной части Казахстана являются области Северного Казахстана (вне ареала сайгака), а в горных условиях—отдельные районы Северного Тянь-Шаня. Здесь отстрел волков следует проводить с наибольшей интенсивностью, вплоть до полного уничтожения в ряде урочищ. В остальных районах горного Казахстана полное искоренение волков в настоящее время не реально. Постановка такой задачи для равнинной части Казахстана, включающей ареал сайгака, не оправдана, так как на изменения численности самого сайгака волки практически не влияют. В областях же Северного Казахстана с развитым сельским хозяйством необходимо жесткое регулирование численности волка, причем, прежде всего, следует уничтожать зверей, специализирующихся на добыче домашнего скота, сочетая их отстрел с системой профилактики нападений, предложенной В. П. Боговым [1980].

Западная Сибирь

Площадь Западносибирского региона, вытянутого на 2,5 тыс. км с севера на юг, а в широтном направлении—на 600—1700 км, составляет 2,5 млн. км²; юго-восточная, в основном горная его часть,—Алтай характеризуется отдельно.

Распространение и численность. В Ямало-Непецком автономном округе редок, но встречается повсеместно, исключая верховьев Таза и Пура [Лаптев, 1958]. Норится, как пишет Н. П. Наумов [1967], преимущественно в южной полосе тундры и лесотундре. По нашим наблюдениям, постоянно несколько выводов бывает в бассейне р. Щучья на Ямале. В тайге стал теперь более обычен, здесь звери лучше спасаются при отстреле их с воздуха. Плотность не превышает 1 зверя на 1 тыс. км². В 60—70-х гг. ежегодно добывалось в среднем менее сотни волков. Примерная численность в 1980 г.—350—400 зверей (рис. 185).

Ханты-Мансийский автономный округ, 97% территории (534,8 тыс. км²) которого составляют леса и болота, слабо заселен волком. Значительных изменений в его размещении с 50-х годов [Лаптев, 1958] нет. В тайге междуречья низовий Иртыша и средней Оби волк постоянно не живет, однако в Березовском районе (бассейн Сосьвы) его популяция устойчива. В целом по округу с 30-х годов ежегодно добывали 40—50 зверей. В последнем десятилетии отмечен некоторый рост добычи. Современная численность, видимо, около 200 волков.

Тюменская обл. Севернее бассейна р. Тура волки держались почти исключительно по долинам Иртыша и Оби [Патков, 1893]. В то же время указывали [Словцов, 1892], что волк постоянно встречался в Березовском крае, но к юго-востоку от Тобольска, в Васюганье, был редок. Минимальной численность волков в области была в 1960-е годы. Затем началось восстановление ее и расширение заселенной территории. В малоснежные годы волки подкочевывают из южных областей и проходят в тайгу далеко на север. Общая численность в области (включая автономные округа) составила в 1981 г. примерно 900 волков.

В Омской обл. в начале XX в. волк водился повсюду, включая лесистую часть бывшего Тарского округа. В послевоенные годы заготавливали более полутора тысяч шкур, но в конце 60-х годов хищников стало совсем мало. В 1979 и 1980 гг. считалось, что в области обитает около сотни зверей, фактически же их уже было раза в два больше. Современная южная граница распространения совпадает с линией Петропавловск — Омск — Барабинск. Волка нет в степи и в южной лесостепи.

В Томской обл., наиболее лесистой (62%), волка мало из-за преобладания глубокоснежного таежного ландшафта. Лесоразработки и возросшая численность леса благоприятствуют расселению волков по Оби до Колпашева, по ее притокам. Современная численность, видимо, не достигает сотни зверей.

Курганская обл. В 30-е годы волки обитали повсеместно. Больше их было в лесостепи [Куклин, 1939]. Местных зверей истребили почти поголовно к началу 60-х годов, и их осталось в конце десятилетия около двух десятков [Бондарев, 1980]. К 1978—1979 гг. число волков в области возросло до 80—100, а добыча — с 38 в 1970 г. до 82 в 1979 г.

В Новосибирской обл. волк на север распространен до южной окраины Васюганских болот. Нет его на востоке — в Болотнинском, Мошковском, Искитимском и Маслянинском районах [Крючков, 1969]. Попу-

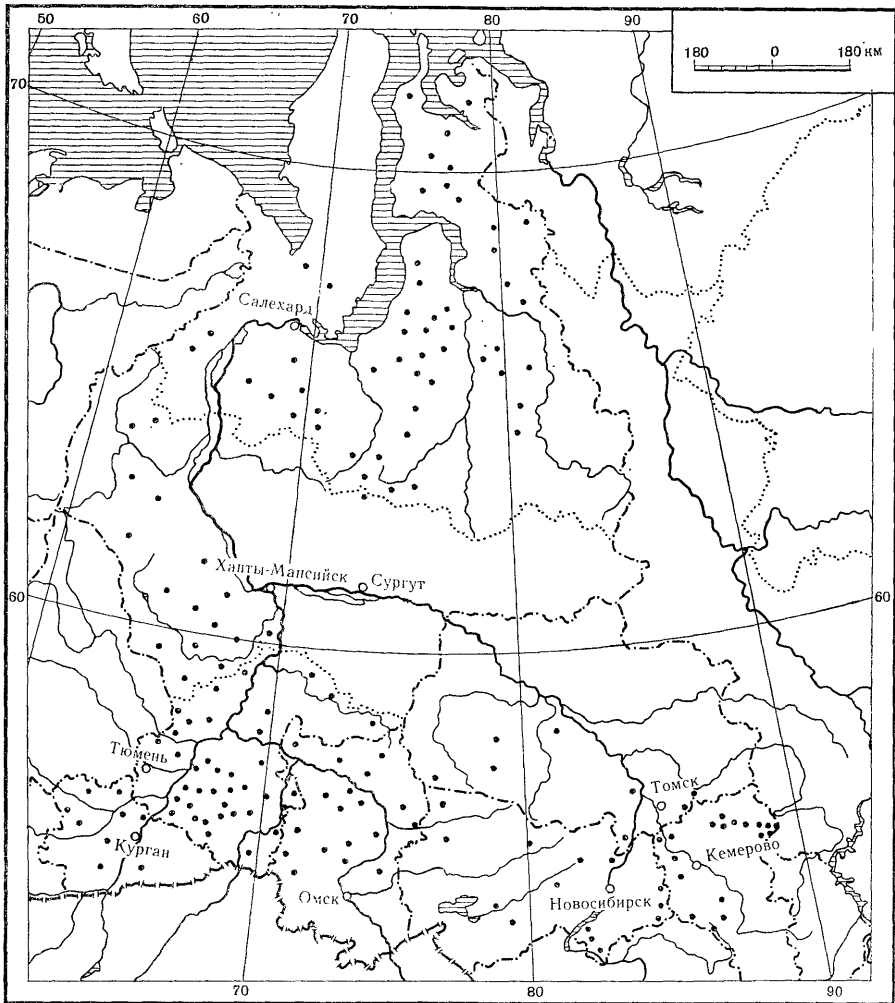


Рис. 185. Размещение и численность волка в Западной Сибири

Точка — 10 зверей

ляция на рубеже 70-х годов не превышала 120–150 особей. Такова же численность и в 1980 г. Происходит постоянный подток зверей-мигрантов из Казахстана и Алтайского края.

В Кемеровской обл. пригодная для волка территория составляет 28 тыс. км². К 1961 г. хищников истребили почти полностью, но в 70-х годах волки стали проникать на Салаир из Алтайского края, а в северо-восточные районы — из Красноярского края и, возможно, Томской обл.

В 1980 г. популяция состоит примерно из 200 зверей, населяющих два обособленных участка (рис. 185).

В целом Западную Сибирь (без зоны тундры — глава 8) в настоящее время населяют около 1,4 тыс. волков. Более трети ее площади лишена их: на юге региона во многих районах волк почти полностью истреблен, а на севере и в центре — глубокоснежье и малочисленность копытных ограничивают его распространение.

Алтай

Ареал, численность. Нет волка сейчас и не было в прошлом по северо-восточной и юго-западной границе Алтайского края из-за многоснежья и общей суровости природных условий. Сильно сокращен ареал в степной части на западе края (рис. 186, 187).

Северо-восточная граница ареала пульсирует [Юргенсон, 1938; Дульский, 1964]. В малоснежные зимы, а также при высоком снежном покрове, когда к весне образуются крепкие насты, волки проникают за ее пределы, однако держатся там непродолжительное время [Собанский и др., 1976]. В 30—50-е годы волки встречались почти повсеместно, но гораздо больше, чем теперь, избегали территорий, отличавшихся глубокоснежьем. По этой причине волков не было по Салаирскому краю, лесостепную часть которого они посещали лишь изредка. Они почти отсутствовали в лесах Приобья и предгорий северо-западного Алтая. В глубине ленточных боров появлялись в малоснежные годы, повсюду предпочитая степные и лесостепные ландшафты [Лихачев, 1930; Савинов, 1953, 1964; Строганов, 1962].

Изменение ареала волка в послевоенном периоде обусловлено человеком. К середине 50-х годов началось освоение целинных земель, и к 1960 г. посевная площадь в крае возросла почти вдвое. Сокращение защитных местообитаний и интенсивная борьба с волками привели к их исчезновению в степном ландшафте и колочной лесостепи, за исключением небольшого числа оставшихся по границе с Новосибирской обл.

При наименьшей численности (1969—1971 гг.) ареал не полностью охватывал 25 из 56 районов края. Хищники встречались почти повсюду в предгорьях, причем их было больше в Чарышском, Краснощековском и Солонешенском районах. Из 134 тыс. км² равнинных угодий хищник обитал на площади примерно 15,3 тыс. км², 85% которых покрыто лесами. На западе это был Стростский участок, у Волчихи и ленты боров, простирающиеся к Семипалатинску. На севере сохранилась группировка в Бурлинском бору и лесостепи севернее него. В зимнее время эти звери посещали Столбовскую лесную дачу на правом берегу Оби. В центре, вероятно за счет миграций из предгорных районов, проходило вселение волков в леса (Верхнеобский бор, боры долины р. Бия, леса Красногорского района — рис. 186). В лесах хищники спасались от преследования, и, благодаря высокой численности лосей и маралов [Собанский, 1971, 1977; Бондарев, 1975], имели обильный корм.

В Горно-Алтайской автономной обл. сокращение численности и ареала продолжались до 1973—1975 гг. В Кош-Агачском районе волки держались по верховьям рек Башкауса и Джазатора, в числе не более трех десятков. В Майминском районе около 20 зверей жили по р. Уймень в недоступных скалистых местах. Ущерб животноводству они не приносили, питаясь главным образом маралом. В Шебалинском районе обитали по правым притокам Катуня, иногда появлялись у сел

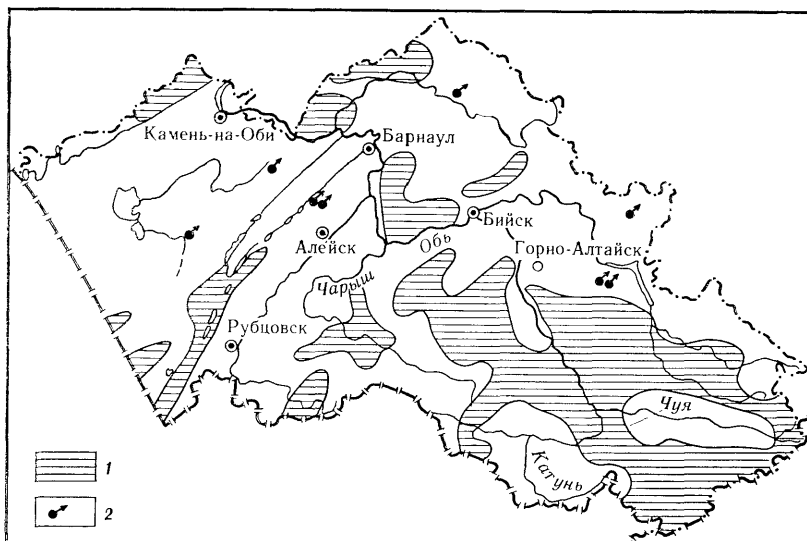
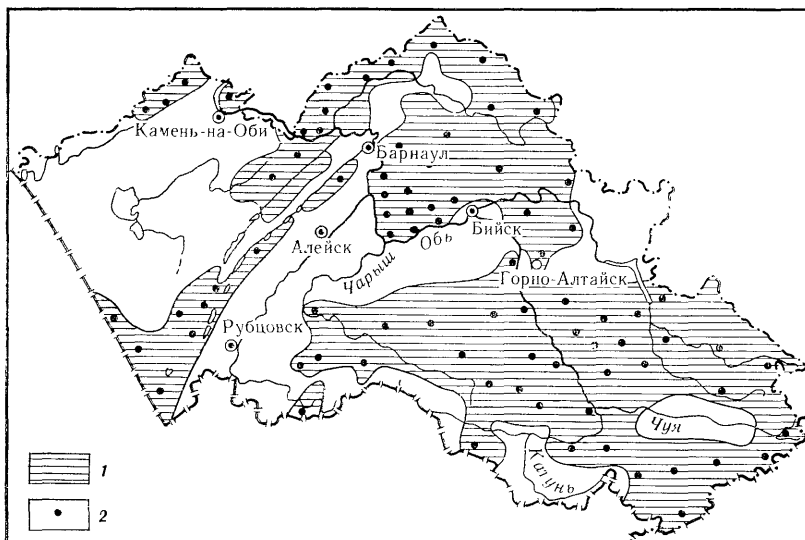


Рис. 186. Ареал волка в 1969—1971 гг. на Алтае (1) и места добычи зверей-мигрантов за его пределами (2)

Рис. 187. Ареал (1) и численность (2+10 зверей) волка в 1979+1980 гг. на Алтае



Еланды и Куюса. Встречались небольшие группы на границе с Онгудайским районом, где их было больше. В Улаганском районе звери населяли бассейн левых притоков Башкауса. По Чулышману встречались в низовьях и между реками Каракемом и Шавлой, всего их насчитывались 30—40 особей. В Усть-Коксинский район волки заходили из Коп-Агачского и Усть-Канского районов, в Турочакском их не было. В период наименьшей численности (1973—1975 гг.) на территории области оставалось 155—175 волков (включая Алтайский заповедник).

Одновременно с подъемом численности волков в 70-е годы проходило заселение территорий, где они были ранее истреблены. Наиболее успешно волки освоили лесостепные районы правобережья Оби по Бийско-Чумышской возвышенности. Расчлененный речными долинами и оврагами увалистый рельеф осложняет распространенную здесь охоту на волков с мотонарт, способствует сохранению вида. Освоив ленточные боры на левобережье Оби, зимой волки стали появляться в соседних степях. Они расселяются не только из естественных резерватов в алтайских лесах. В западные районы края волки проникают из Казахстана. Так, с 1978—1979 гг. они стали постоянно появляться в Локтевском районе, причем на дневку отсюда они иногда уходят в Семипалатинский бор. Также в основном казахстанские звери заселяют с 1979 г. Михайловский район. Связи с Казахстаном прослеживаются в Третьяковском и на юге Змеиногорского районов (рис. 187). Происхождение волков, пасяющихся ныне юго-запад края, в некоторой степени иллюстрирует их пищевая специализация. Проникающие в западные районы звери гораздо чаще нападают на домашних животных. Подток из Казахстана вполне понятен, учитывая высокую численность там волков [Жумадилов, Махмутов, 1979].

О численности волков в прошлом можно судить лишь по заготовке их шкур. В конце 30-х годов уничтожалось ежегодно более тысячи зверей. После спада заготовок во время второй мировой войны, в 1946 г., добыто максимальное число зверей — 1681, затем началось сокращение численности и заготовок шкур. Считается, что популяции волков поддерживают устойчивую численность при ежегодном изъятии около 30 и до 50% животных [Мещ, 1970; Осмоловская, Приклонский, 1975; Макридин, 1978]. Поэтому численность волков в конце 30-х годов можно, вероятно, оценить в две, а в послевоенные годы — даже в три тысячи особей.

Стайность. Среднее число зверей в группах и стаях на равнинах и в предгорьях за 1969—1980 гг. составило $4,61 \pm 0,18$ ($n=255$). Восстановление численности и ареала волков, при усилении борьбы с ними, сопровождалось увеличением частоты встреч зимой одиночных зверей с 3,0 до 8,2—13,5% и сокращением числа пар с 21,6 до 14,2%. Общее количество одиночек и пар почти не менялось (22,4—27,7%). Заметно чаще стали встречаться группы из трех зверей (с 13,9 до 22,0%). Среднее число их в группе возросло к 1976 г. при подъеме численности популяции и снизилось в 1978—1980 гг. В конце 1976 г. встречали две особо крупные стаи по 14 и 15 особей. Но самые крупные стаи наблюдали в январе 1979 г. — 17 и 19 зверей. Встречи больших стай свидетельствуют о возможности совместного существования зверей трех и более поколений.

Средние размеры стай в Верхнеобском бору, отличающемся самой высокой плотностью волка (21 особь на 1 тыс. км²), оказались такими же, как и в целом по краю. Это наблюдение не соответствует широко распространенному мнению о большей величине стай при высокой численности зверей. Также оно не вписывается в представление о наиболее крупных стаях в местностях, где основная пища

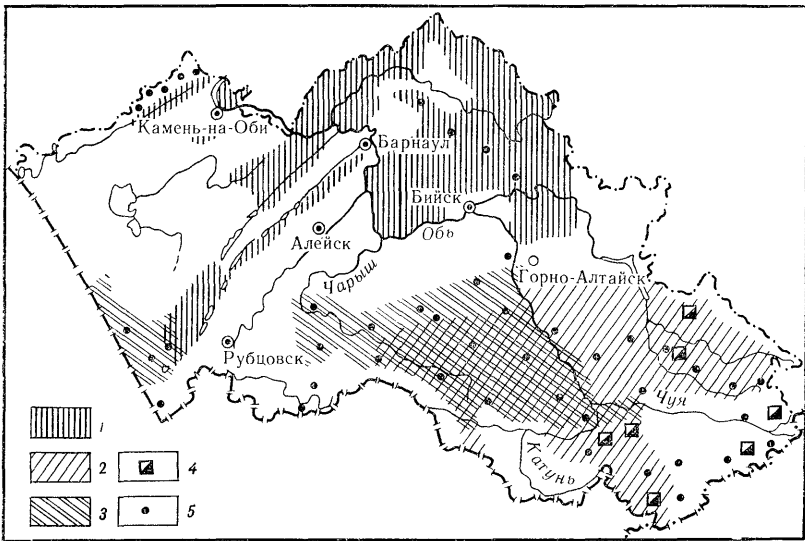


Рис. 188. Зоны преимущественного питания различными видами копытных на Алтае
1 — лось, 2 — марал; 3 — козуля; 4 — горный козел; 5 — домашние животные

волков — лось. Хищники в этом бору почти не подвергаются промыслу. Они успешно добывают лосей небольшими стаями, а их рассредоточение способствует более быстрому обнаружению добычи. Некоторые группы и одиночные звери питаются падалью, зайцами и остатками добычи других стай. В период гона, по наблюдениям 1976—1980 гг., средние размеры стай уменьшились более чем на единицу (3,26), в основном за счет увеличения числа пар (с 16,0 до 35,0%).

В Горном Алтае размеры стай заметно не отличались от предгорий и равнины. Число зверей в группах оказалось наименьшим в районах, где волки появились недавно и их мало (Усть-Коксинский), или там, где плотность хищника мала (Усть-Канский). Наиболее крупные стаи характерны для угодий, где волков меньше преследуют. Однако, по материалам дневников наблюдателей Алтайского заповедника с 1970 по 1979 г., в зимний период с октября по март среднее число волков по всем встречам составило лишь 2,5 (при 232 встречах учтено 580 зверей).

Питание и хищничество. Основу питания составляют: козуля, лось, марал, а в высокогорье — горный козел и изредка аргали. Местные отличия кормового рациона очень велики. В бесснежное время возрастает роль мелких млекопитающих и птиц, а там, где есть сурки, бобры или зайцы, — в первую очередь именно этих животных. В равнинной и предгорной частях края, а также в животноводческих районах Горного Алтая заметное место занимают домашние животные как павшие, так и добытые хищниками (рис. 188).

Наибольший ущерб животноводству волки причиняли до 1930 г. Так, в 1923 г. в Ойрот-Турской автономной области (ныне Горно-Алтайская) они зарезали около 11 тыс. голов скота — более 6% поголовья [Махоткин, 1926]. Позднее также значительным был ущерб в 40-е годы (до начала 50-х).

Размножение. Число щенков в помете по анкетным данным, полученным А. Я. Бондаревым от корреспондентов-волчатников, варьировало по равнинно-предгорной части Алтайского края от 2 до 13, в среднем $7,04 \pm 0,18$ ($n=134$). Плодовитость волчиц Горного Алтая в те же 70-е годы оказалась ниже — $5,83 \pm 0,29$ ($t=3,5$, $B>0,999$). Размеры выводков в горах различались меньше — от 3 до 10 щенков. При обилии волков в 40–50-е годы средние размеры выводка в Горном Алтае составляли 5,2 (3–6) щенков [Дулькейт, 1964]. Выводки из восьми и более волчат были обнаружены лишь в одном из восьми районов Горного Алтая — Шебалинском, являющимся местом массовой зимовки косули. Вслед за косулей сюда подходят и волки [Савинов, 1961; Бондарев, 1979]. Возможно, это — зона проникновения в горы более плодовитых волков с севера из предгорий. Ведь численность волков в горах Алтая подвержена меньшим колебаниям, возможно поэтому плодовитость ниже.

Сроки щенения волчиц также различны. Используя методику Г. Коли [1979] и пытаясь избежать ошибок, неуклонно возрастающих в определении возраста по мере подрастания волчат, мы брали для расчета лишь выводки со щенками не старше 20 дней ($n=87$ по предгорьям и равнине, $n=17$ по Горному Алтаю). Средняя дата щенения для предгорий и равнины — 26. IV ($\pm 0,29$ дня), для Горного Алтая — 18. IV ($\pm 0,77$ дня, $t=9,6$, $B>0,999$). Считается, что зрелые волчицы начинают гон примерно на 2–3 недели раньше молодых, плодовитость которых к тому же ниже. У самок старше 9 лет плодовитость вновь уменьшается, но в природе до этого возраста они, как правило, не доживают [Наумов, 1967; Гурский, 1978]. Оказалось, что у самок из предгорий и равнины с числом щенков в выводке до пяти включительно щенение происходит на 4 дня позднее средней даты.

Плодовитость некоторых волчиц прослежена по годам. В Крутихинском районе за 1974–1976 гг. одна самка родила 8, 6 и 10 волчат, причем ежегодно при разорении логова она подвергалась тяжелым огнестрельным ранениям. Последний, наиболее крупный помет волчица имела, повязавшись с новым самцом, так как старый ее партнер был убит. П. В. Рябинский от одной волчицы взял 4 и 8 щенков, от второй — 4 и 6; П. И. Чумадевский — 6, 11 и 7. В Волчихинском районе пара волков, начиная со второго помета, произвели: 8, 7, 7 и 7 щенков. В Быстроистокском районе известна самка, приносящая до 6, 6 и 9 волчат.

Среднее число щенков в возрасте до 20 дней на равнине и по предгорьям составило $7,33 \pm 0,25$, старше 20 дней — до одного-полутора месяцев $6,51 \pm 0,29$, т. е. гибель волчат за первый месяц жизни мы определили в 3,9–17,9% (в среднем 11%). В Горном Алтае — соответственно $6,29 \pm 0,39$ и $5,23 \pm 0,39$, отход молодняка — в пределах 4,8–27,5% (в среднем 16%). Выводки теряли за этот период соответственно в среднем 0,82 и 1,06 волчат, т. е. смертность молодняка в Горном Алтае была несколько выше. Объясняя эти различия, надо заметить, что волки Горного Алтая, особенно в южной безлесной высокогорной части, уходят за пищей значительно дальше, чем на равнине, за счет чего возрастает

уязвимость щенков от более многочисленных здесь хищников, переохлаждения, истощения и т. п.

Воздействие на копытных. Наибольшее влияние волк оказывает на более доступную ему косулю, обитающую преимущественно в одних и тех же малоспелых (максимум 60 см) угодьях. Из-за малочисленности она наиболее уязвима, особенно при высоком снеге с настом, как было зимой 1965/66 и 1968/69 гг. (рис. 189—190).

На юго-востоке и отчасти в центре гор Алтая волки оказывают также заметное влияние на популяции марала. Избирательность их охоты на этих оленей гораздо выше, чем при добыче косули [Собанский, 1979]. В суровую зиму 1965/66 гг. волки уничтожили маралов больше, чем обычно, но на фоне значительной потери их от других причин процент убитых волками зверей существенно снизился [Собанский, Холод, 1972].

Южнее Телецкого озера много волков и маралов, но численность маралов растет. Мы объясняем это избирательностью охоты волков. По ориентировочным подсчетам, в середине 70-х годов в Горно-Алтайской автономной обл. насчитывалось не менее 40 тыс. маралов [Собанский, 1975, 1976]. Волков же было всего 150—160 особей. При этом другие дикие копытные, домашние животные, падаль и прочие корма составляли заведомо большую часть волчьего рациона, следовательно регулирующего воздействия на популяции маралов хищники не могли оказывать. Селективная роль их несомненна — средневозрастная, наиболее продуктивная часть популяций почти не страдает от воздействия волков, почему и происходил прирост численности оленей — практически одинаковый в угодьях с волками и без них [Собанский, 1976].

Многоснежной зимой 1976/77 гг. волки уничтожили много взрослых самцов, самки же пострадали мало [Собанский, 1979]. Быки тогда не успели оправиться от гоны, и во второй половине зимы, истощенные и слабые, становились легкой добычей хищников. В тех местах или урочищах, где волков было мало или совсем не было (в бассейнах Сумульты, Чебдара и других рек), много быков пало от истощения. Зимой 1969 г., впервые за много лет [Юргенсон, 1938; Собанский, 1971], по восточному берегу Телецкого озера волки пропикли до р. Кокши на зимние стойбища маралов. Наблюдения на береговых склонах озера следующей весной (мы их проводили с 1965 г.) показали, что поведение оленей изменилось. Прежде вялые, широко разбредавшиеся во время жировки по пастбищу (маралята отставали от самок на 150 и даже 200 м), лениво кормившиеся — теперь они стали подтянуты, бдительны (осматривались значительно больше времени, кормились энергичнее), ходить стали словно «на пружинах», телята совсем перестали отставать от самок. Нет сомнений в полезности происшедших изменений для популяции марала [Собанский, 1974, 1977]. Кстати, высказанные нами опасения, что волки расширяют ареал, оказались неосновательными — имела место небольшая флуктуация границы.

В 88 случаях успешной зимней охоты на лося в 1973—1980 гг. телята составили 48% общего числа жертв, среди взрослых преобладали самки (67%). Налицо избирательность зимних охот. Волки изымают из стада преимущественно молодых и самок. Впервые начинающие добывать лосей волки убивают в основном телят. В год появления хищников у с. Ливствянка в Верхнеобском бору были обнаружены два зарезанных ими теленка. В Чиветинском заказнике до 1978 г. егера не встречали убитых волками лосей. Зимой 1978/79 гг. здесь нашли восемь остатков жертв, в том числе семь телят и одного очень старого быка.

В вопросе о сокращении волками численности лосей оценки противоречивы. Так, в начале 70-х гг. основная масса лосей — 16 тыс. была сосредоточена в лесах



Рис. 189. Скальные обрывы на горной речке Тускель (Алтай) — места волчьих загонов
Фото Г. Г. Собанского

Рис. 190. Местообитание волка в высокогорье Алтая
Фото Г. Г. Собанского



равнинной части края [Собанский, 1977а]. Численность волков в крае (без Горного Алтая) составляла тогда около 400 экз., следовательно, на одного волка приходилось до 45 лосей — 12—15 тыс. кг массы жертвы. Если учесть все прочие компоненты рациона хищников — других диких и домашних животных, пададь и прочее, то можно сделать вывод, что регулирующей роли волков в популяциях лосей [Pimlott, 1967; Mech, 1970а; Кудактин, 1978] не было. В 1977—1978 г. охотники только по разрешениям отстрелили в крае 2,0—2,5 тыс. лосей. При отстреле лосей из дробовых ружей в угодьях всегда достаточно подранков, и хищники в большинстве случаев имели возможность довольствоваться ими или другими неполноценными животными. Ведь, как правило, бывает неизвестна причина гибели лоса, был ли он здоров и даже жив до нападения волков. Устанавливается точно лишь факт поедания и растаскивания его останков хищниками. С другой стороны, немало указаний на большой ущерб лосям от волков. Так, в Косихинском лесостепном районе с 15.I до 15.III 1980 г. обнаружено пять лосей и три косули, погибших от 18 обитавших здесь волков. Можно предполагать, что хищники в течение зимы уничтожили здесь 18 лосей, т. е. около 10% их стада. К 1980 г. соотношение волк — лось изменилось и стало 1:18, т. е. 5—6 тыс. кг массы жертвы на одного хищника. Волк теперь в состоянии влиять на численность жертвы.

О добыче волками баранов-аргали известно давно [Певцов, 1883]. Хищники предпочитают их горным козлам, убить которых труднее, причем добывают не только старых, но и взрослых сильных самцов. Размеры гибели невелики, но при численности вида всего в несколько сотен особей и этот ущерб недопустим.

Красноярский край, Иркутская и Читинская области

В XX в. на огромной территории Красноярского края (2,4 млн. км²) ареал волка изменялся. Тундра и лесотундра издавна были им заселены, но в северной тайге по левобережью Енисея в конце XIX и начале XX в. волка не было, как, впрочем, и диких копытных, ранее истребленных местным населением. В 30—40-е годы изменилось сложившееся веками использование территории охотниками, сократившее промысловую нагрузку на глубинные угодья. В результате к 50-м годам полностью восстановился ареал лоса и частично лесного северного оленя [Сыроечковский, 1974; Лавов, 1975]. По долинам рек Дубчес, Елогуй, Турухан в северную тайгу стали проникать и волки, на водоразделах они отсутствуют.

К востоку от Енисея (правобережье, включающее Эвенкию) до 30-х годов XX в. отмечалось лишь частичное сокращение ареалов лоса, северного оленя и волка. Затем начались рост численности и восстановление ареалов этих трех видов, достаточно хорошо прослеженные за 70-е годы. Волки расселяются туда, где их раньше не встречали, они появились в бассейнах р. Вельмо (левый приток Подкаменной Тунгуски) и р. Чадобец (правый приток Ангары) — следы впервые отмечены в октябре 1977 г. Двумя годами раньше хищники появились в 50—60 км отсюда. Постепенное расселение волков в глубинные участки северной и средней тайги происходит в эти годы по всему правобережью Енисея. В отличие от европейского Севера в северной тайге Средней Сибири пока не происходит антропогенного изменения угодий, почти нет лесозаготовок и новых дорог. Несмотря на это волки расселяются по тайге по мере роста численности копытных.

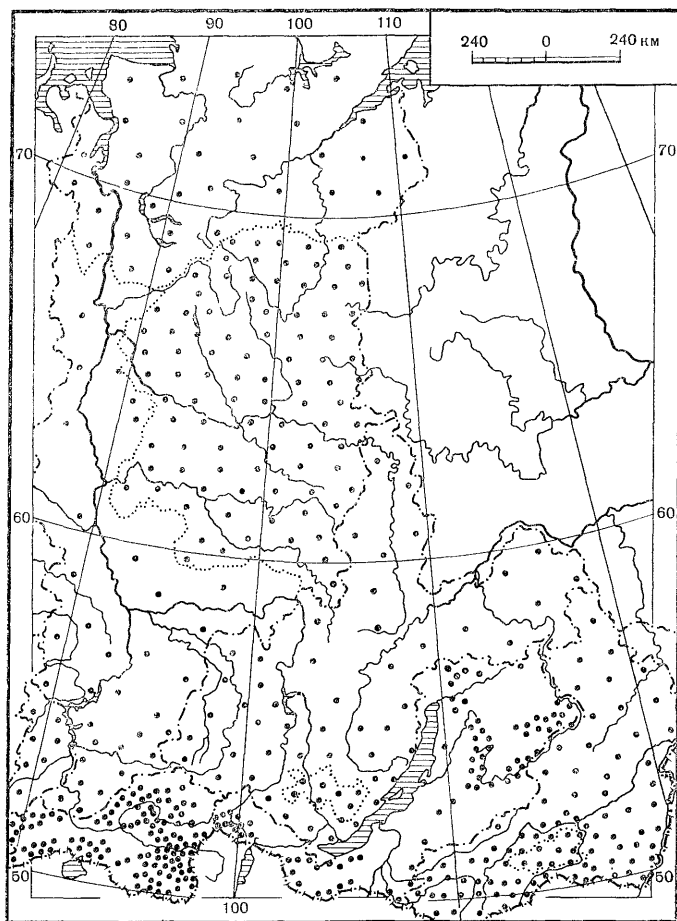


Рис. 191. Размещение и численность волка в Красноярском крае, Иркутской и Читинской областях, Туве и Бурятии

Точка — 10 зверей

В южной горной тайге и лесостепи Красноярского края изменения ареала незначительны. По нашим данным волк почти исчез в степной зоне Хакасии (заготовки его шкур в 1969 и 1970 гг. упали до 3–4 по сравнению с 148–252 шт. в 50-е–60-е годы). В последнее время зверей стало несколько больше, здесь ежегодно заготавливают по 26–37 волчьих шкур.

Данные о численности волка получены при авиаучете в тундре, лесотундре и северной тайге в 1974–1976 гг. и из отчетов охотоустроительных экспедиций и охотничье-промысловых хозяйств (табл. 87, рис. 191). Они сопоставлены с цифрами заготовок шкур (табл. 88).

Таблица 87. Численность волка в Красноярском крае (2-я половина 70-х годов)

Природные зоны	Площадь, тыс. км ²	Абс.	Численность на 1 тыс. км ²	Состояние численности
Арктическая пустыня	100	—	—	—
Тундра и лесотундра	802	320	0,4	Стабильная
Северная тайга (левобережье Енисея)	182	40	0,2	Увеличение
Северная тайга (правобережье Енисея)	772	930	1,2	Увеличение
Средняя тайга (левобережье Енисея)	135	10	Заходы	Стабильная
Средняя тайга (правобережье Енисея)	178	50	0,3	Стабильная
Южная горная тайга	151	150	1,0	Увеличение
Лесостепь	108	110	1,0	
Всего	2428	1610	0,6	

Таблица 88. Заготовка волчьих шкур по природным зонам Красноярского края за 1945—1980 гг. (среднегодовые по пятилетиям)

Природные зоны	Территория, тыс. км ²	1945—	1950—	1955—	1960—	1965—	1970—	1975—
		1949	1954	1959	1964	1969	1974	1980
Тундра и лесотундра	902	124	140	156	165	172	194	94
Северная тайга левобережья	182	—	—	2	2	4	5	15
Северная тайга правобережья	772	112	154	136	118	124	95	86
Средняя тайга левобережья	135	—	—	—	1	1	—	—
Средняя тайга правобережья	178	132	144	176	99	29	16	18
Южная горная тайга	151	106	115	124	74	52	28	38
Лесостепная зона	108	185	175	180	98	19	16	36
Всего	2428	659	728	774	657	401	354	287

В целом Красноярский край отличается низкой численностью волка и только на юге его, в лесостепи и отчасти в горной тайге, условия жизни волка более благоприятны. Здесь в 60-х годах численность хищника удалось резко сократить. Как и в других регионах СССР, где численность волков уменьшалась, в 70-е годы появились волко-собачьи гибри-

Таблица 89. Сравнение численности волка (в экз.) и диких копытных (в тыс.) в Красноярском крае (70-е годы)

Природные зоны	Численность					Число копытных на 1 волка
	волка	северного оленя	лося	марала	косули	
Тундра и лесотундра	320	450,0	0,5	—	—	1408
Северная тайга (левобережье Енисея)	40	6,9	7,5	—	—	360
Северная тайга (правобережье Енисея)	930	71,8	35,3	—	—	115
Средняя тайга (левобережье Енисея)	10	3,3	6,2	—	—	950
Средняя тайга (правобережье Енисея)	50	11,8	8,0	—	1,0	416
Южная горная тайга	150	0,5	2,1	6,9	8,3	118
Лесостепь	110	—	0,5	0,8	6,7	73
Всего	1610	544,3	60,1	7,7	16,0	

ды, как, например, в Дзержинском районе. Известный интерес представляет сравнение численности волка и диких копытных животных по природным районам Красноярского края (табл. 89).

Наиболее напряженно отношение хищник—жертва в лесостепи, где на одного волка приходится 73 особи копытных. Но здесь хищники часть рациона восполняют за счет домашнего скота. В северной (правобережной) и южной горной тайге на одного волка приходится 115 и 118 особей. Такое соотношение не служит ограничением для роста популяции копытных зверей лишь при очень небольшой охотничьей нагрузке на последних [Лавов, 1972]. В тундре и лесотундре на каждого волка приходится больше диких северных оленей и здесь он не регулирует численности жертв.

В Иркутской области слабо заселена волком северная тайга. На водоразделах его совсем нет. В послевоенные годы произошло расширение области распространения волка на севере по сравнению с данными П. И. Худякова [1937]. Так же, как в Красноярском крае его расселению благоприятствует рост численности копытных животных, особенно в глубинных таежных угодьях, превратившихся в естественные заказники. Тут стало больше лося, северного оленя и кабарги, ранее истребленных охотниками. Распирились ареалы косули и марала [Скалон, 1954]. Волки появились в Бодайбинском, Тайшетском районах, стали бичом оленеводства в Катангском районе области [Тимофеев, 1949]. В 1960—70-е годы после восстановления популяций соболя и организации охотничье-промысловых хозяйств, глубинные участки северной тайги вновь интенсивно осваивают охотники. Однако ресурсы лося, северного

Таблица 90. Численность волка в Иркутской обл. (70-е годы)

Природные зоны	Площадь, тыс. км ²	Численность, 1 тыс. км ²	Всего	Состояние численности
Северная тайга	408	0,5	200	Стабильное
Средняя тайга	225	1,0	220	Увеличение
Южная горная тайга	83	1,0	80	»
Лесостепь	66	1,2	80	»
Всего	782	0,7	580	

олени, а кое-где и марала используются еще недостаточно и служат резервом для расширения ареала волка в северной тайге Иркутской обл. (табл. 90, рис. 191). Интенсивное истребление волков в 50–60-е годы осуществлялось лишь в местах выпаса домашних оленей и мало коснулось популяций хищников на огромной территории.

В отличие от северных, в южных и центральных районах Иркутской обл. в 50–60-е годы отмечено резкое уменьшение численности и сокращение ареала волка. Хищников уничтожили в некоторых лесостепных районах, и ряд лет их шкуры не поступали из Аларского, Братского и других районов. Изменение числа волков в Иркутской обл. прослеживается по заготовкам их шкур. Среднегодовые данные по пятилетиям составили: 1932–1934 – 356 шкур; 1935–1939 – 269; 1940–1944 – 291; 1945–1949 – 535; 1950–1954 – 336; 1955–1959 – 256; 1960–1964 – 186; 1965–1969 – 62; 1970–1974 – 75; 1975–1980 – 132 волчьих шкуры.

Основное сокращение добычи волков из-за снижения их численности произошло в лесостепи, тогда как в тайге оно было не столь заметным. В конце 70-х годов намечилось увеличение заготовок шкур в связи с частичным восстановлением популяций волка.

В Читинской обл. не происходило изменений ареала волка в XX в. Из-за глубокоснежья волки отсутствуют или бывают проходом на Удоканском хребте и водоразделе рек Чары и Олекмы. В конце прошлого столетия Забайкальский отдел «Императорского общества размножения охотничьих и промысловых животных и правильной охоты» с помощью отравленных приманок за 4 года (1893–1897) уничтожил 7220 волков [Соловьев, 1925]. К 1930-м годам популяции хищника восстановили свою численность, а в начале 40-х годов резко ее увеличили (табл. 91).

Несмотря на интенсивную борьбу, численность волка оставалась высокой до 1962 г., когда впервые уменьшилось поступление его шкур (510 шт.). В южных районах Читинской обл. средняя плотность волка составляла 11–33 экз. на 1000 км². К 1970 г. она сократилась в 3–9 раз, но оставалась довольно высокой по сравнению с другими регионами Средней и Восточной Сибири. Большие показатели числа зверей в лесостепи, южной горной и средней тайге Читинской обл. обусловлены экстенсивным животноводством с круглогодичным выпасом скота. Высокая численность

Таблица 91. Численность волка в Читинской обл. (70-е годы)

Природные зоны	Площадь, тыс. км ²	Число зверей, 1 тыс. км ²	Численность	Состояние численности
Северная тайга	123	1,2	150	Стабильная
Средняя тайга	65	2,3	150	Увеличение
Южная горная тайга	46	3,1	140	»
Лесостепь	112	4,0	450	»
Всего	346	—	890	

Таблица 92. Сравнение размера заготовок шкур волка в Красноярском крае, Иркутской и Читинской обл. (экз. с 1 тыс. км²/год)

Край, область	Наибольшие заготовки		Наименьшие заготовки	
	со всей площади	с лесной площади	со всей площади	с лесной площади
Красноярский край	0,37	0,61	0,09	0,15
Иркутская обл.	0,85	0,93	0,07	0,08
Читинская обл.	4,25	5,30	0,82	1,02

диких копытных в отдаленных угодьях также обеспечивает обильное питание волка.

Заготовка шкур волка в Читинской обл. (среднегодовые по пятилетиям) составила: 1932—1934 — 1213; 1935—1939 — 1308; 1940—1944 — 1063; 1945—1949 — 1481; 1950—1954 — 996; 1955—1959 — 1000; 1960—1964 — 693; 1965—1969 — 427; 1970—1974 — 375; 1975—1980 — 434. Общий характер размещения волка сходен по всем трем регионам (табл. 92, рис. 191).

Плотность населения хищника в Читинской обл. значительно выше, нежели в соответствующих ландшафтах Красноярского края и Иркутской обл. В зоне северной тайги повсюду плотность волка различается меньше, а по Читинской обл. и Красноярскому краю совпадает. Если сравнить заготовку шкур с единицы площади в годы наибольшей и наименьшей численности волка, то можно заключить, что наиболее эффективным истребление волков было в Иркутской обл. (снижение в 12,1 раза). Далее следуют Читинская обл. и Красноярский край, в которых поступление волчьих шкур сократилось соответственно в 5,2 и 4,1 раза.

Итак, ареал и численность волка претерпели за последние 40—50 лет неодинаковые изменения в различных природных зонах Средней Сибири. Особенно заметными они были в лесостепи, южной горной и средней тайге, где плотность населения хищника удалось сократить в 3—12 раз. При этом волки исчезли из некоторых административных районов. Достаточно эффективное истребление хищника проведено в тундре и лесо-

гундре, что привело к снижению плотности его населения до 0,4 особи на 1000 км². В северотаежной зоне региона, начиная с 50-х годов XX в. происходит расширение ареала и увеличение численности волка как за счет роста популяции лося и лесного северного оленя, так и из-за недостаточной интенсивной охоты на хищника.

Экологически допустимой плотностью населения волка во всех природных зонах Красноярского края, Иркутской и Читинской обл. следует считать 0,4 экз. на 1000 км². При этом общая численность популяции волка составит около 1,4 тыс. экз., что достаточно для сохранения генетического фонда этого вида в Сибири.

Тува

Размещение и численность. По полученным нами анкетным сведениям в настоящее время в Туве обитает около 1120 волков [Очиров, Башанов, 1975—1500 голов, табл. 93]. Минимальна плотность зверей в таежном глубокоснежном бассейне Большого Енисея (Тоджинский район), больше их в бассейне р. Каа-Хем (рис. 194), где есть степи, мало людей и очень высока плотность марала. Данные о численности волка согласуются с показателями среднегодовых заготовок шкур (табл. 94). Пожалуй, только в бассейне р. Каа-Хем волк недопромышляется.

Таблица 93. Численность населения волков в Туве (1979 г.)*

Природные районы (бассейны рек)	Площадь, (тыс. км ²)	Число зверей	Плотность на 1 тыс. км ²	Число зимних стай
Хемчик	27,4	160	6	25
Улуг-Хем	31,1	192	6	41
Большой Енисей	44,8	210	5	25
Каа-Хем	38,3	390	10	78
Большие Озера	26,7	165	6	29
Всего	168,3	1117		198

* Данные собраны с помощью анкет.

Таблица 94. Среднегодовая заготовка шкур волков по природным районам Тувы

Природные районы (бассейны рек)	Число добытых зверей (на 1 тыс. км ²)			
	1950—1959 гг.	1961—1970 гг.	1971—1978 гг.	1950—1978 гг.
Хемчик	3,7	1,2	2,0	2,4
Улуг-Хем	4,7	2,0	2,1	3,0
Большой Енисей	0,9	0,9	0,9	0,9
Каа-Хем	1,5	0,9	1,2	1,2
Большие Озера	4,3	2,4	2,4	2,6

Таблица 95. Местообитания волка по сезонам

Местообитание	Число встреч							
	весна		лето		осень		зима	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Степи, поля	2	7,1	2	6,9	2	6,2	8	15,7
Горное лесостепье	8	28,6	6	20,7	10	31,3	12	23,5
Горные леса	6	21,4	13	44,9	12	37,4	14	27,4
Поймы рек	12	42,9	5	17,2	7	21,9	16	31,4
Высокогорье	—	—	3	10,3	1	3,2	1	2,0

Местообитания. Распределение встреч волков свидетельствует о сезонных отличиях в использовании биотопов (табл. 95). Горное лесостепье и горные леса—главные биотопы волка во все сезоны года. Не меньшее значение в их жизни имеют и поймы рек. В конце зимы—начале весны хищники часто передвигаются по льду рек, натаптывая здесь тропы. В субальпийском и альпийском поясах они нередки летом и осенью.

Питание. Во все сезоны года в пище волка преобладают дикie копытные. Только осенью столь же велико значение домашних животных. Падалью пользуются зимой и ранней весной. Существенную добавку к основному корму в бесснежное время составляют заяц, пищухи, суслики, сурки, мелкие грызуны, иногда бобр, а также наземно гнездящиеся птицы. Среди жертв волка—марал, затем следует косуля, кабарга, северный олень, кабан, лось, горный козел. Из домашних животных доминируют овцы и козы (72,3%). Среди убитых волками маралов, пол и возраст которых определили ($n=70$), преобладали взрослые и старые быки (54,3%) и коровы (21,4%), телята составили 15,7%. Наиболее распространенный прием успешной охоты—выгон жертвы на лед таежных рек и ручьев (37 случаев из 66 удачных охот).

Структура и управление популяцией волка. Возрастное и половое соотношение среди добытых в 1971—1979 гг. 2871 зверя составили (в %) — самцы (старше 1 года): самки (старше 1 года): прибылые обоего пола (22,7: 21,3: 56,0). Доля самцов среди животных старше 1 года по сравнению с соотношением у щенков (56,0:44,0%, $n=16$ выводков) уменьшилась, что подтверждает более высокую смертность самцов.

Для современной пространственной структуры популяции волков характерно редкое население их в степной и лесостепной частях Тувы. В окрестностях Чаdana, Хандагайты и других селений этой зоны возникли очаги постоянного обитания бродячих и одичавших собак. По окончании сезона забоя скота собаки стаями охотятся на мелких домашних животных, косуль, зайцев, молодняк маралов, лосей. Есть сообщения об

их нападениях на людей. Волко-собачьи гибриды в Туве пока не обнаруживались.

Среднее число добывавшихся ежегодно хищников в 1927—1951 гг. было $794,4 \pm 57,57$ особей ($n=25$, $\sigma=282,1$, $\text{lim}=400-1350$; $P>0,999$) и превышало его за последующие 27 лет в 2,4 раза ($329,9 \pm 20,70$ особей, $n=27$, $\sigma=105,6$, $\text{lim}=152-545$, $P>0,999$). По-видимому, примерно в той же пропорции изменился во второй половине XX в. и уровень численности волков, что мы объясняем усиленным истреблением хищников и снижением их кормовых ресурсов (диких копытных животных).

Принимая во внимание общую численность волков и структуру их популяции, мы считаем, что промысловым воздействием человека в сумме с естественной смертностью в настоящее время изымается практически близкое к величине годового прироста число зверей. При таком положении нельзя ожидать сколько-нибудь значительного роста их численности. Вместе с тем и ослаблять пресс давления на хищника пока нет оснований.

Бурятия

Размещение, численность. В Бурятской АССР в 1979—1980 гг. обитало 800—900 волков с плотностью до 12 экз. на 1000 км² (рис. 191). Современный ареал сильно расчленен.

В Восточном Саяне (Окинский и Тункинский районы) волк распространен по всей лесной зоне, предпочитает участки со сглаженным рельефом. В горной тундре зимой волков нет из-за глубокоснежья. Наибольшая плотность в бассейнах рек Хоре, Урда-Боксон, Дибби, Забит, Тисса, Зун-Мурино. Наблюдается ежегодное пополнение местной популяции волка из МНР, преимущественно в Закаменский, Джидинский, Бичурский районы.

В Селенгинском среднегорье численность волка сокращается по направлению к густо населенным окрестностям Улан-Удэ. В весенне-летний период волки держатся в глухих предгорьях хребтов Малого Хамар-Дабана, Джидинского, Малханского, Улан-Бургасы. Зимой волки тяготеют к долинам рек Темник, Снежная, Бичурка, Чикой, Джидида и др.

На Витимском плоскогорье плотность волков повышается в нижнем течении рек Судульга, Стая и Халунда, а также по водоразделам в районе с. Окупево. В Северо-Байкальском районе (Становое нагорье) волк многочислен в верховьях рек Муя, Чай, Чуро и других более мелких. В высокоспецином Прибайкалье (Кабанский, Прибайкальский, Баргузинский районы) волк до последнего времени был редок. В Баргузинском районе отмечено некоторое увеличение его численности. Исключение составляет Курумканский район, где волк обычен в верховьях рек Баргузин и Джерга.

Воздействие на копытных. Наибольшее влияние волки оказывают на популяции изюбря, косули, северного оленя. Первого чаще добывают на льду речек и на «отстое» (соответственно 8 и 9 изюбрей

из 20 найденных). А. В. Комаров и М. А. Лавов [1968] на 80-километровом маршруте в Баунтовском районе в марте 1966 г. обнаружили остатки лося, пяти изюбрей и восьми кабарог. Лоси и изюбри погибли от волков, к гибели кабарог причастны рысь и россомаха.

Косуль волки истребляют много и круглый год. В Джидинском хребте, на границе Монголии, в местности, исключительно богатой косулями, на площади в 4 км² А. С. Фетисов [1953] нашел в лесу шесть убитых волками самок и одного самца. На Витимском плоскогорье они уничтожают примерно 30% осеннего стада [Комаров, Лавов, 1968]. В Западном Забайкалье влияние волков на косулю небольшое [Смирнов, 1978]. На кабана волки существенно влияют у северного предела его распространения, например в Баунтовском районе. Из 20 найденных мертвых кабанов три погибли от волков, один убит медведем, остальные 16 от различных причин [Смирнов, 1978].

Хищничество среди домашних животных. Ущерб от волка животноводству Бурятии до сих пор значителен. Только в Окипском районе за 1963—1964 гг. волки уничтожили 61 лошадь, 221 коров и телят, 23 оленя и 237 овец [Комаров, Лавов, 1968]. По собранным нами данным в 1978—1979 гг. в Закаменском районе погибли 71 лошадь (чаще жеребята), 163 коровы и теленка и 308 овец. Нападение волков на домашних животных усиливается в конце лета и осенью. Чаще страдают овцы. В среднем по таким районам, как Закаменский, Джидинский, Бичурский, Кяхтинский, они уничтожают за год 100—200 овец.

Взаимоотношения с другими животными. В районах, где высокая численность лисицы (Кяхтинский, Джидинский, Закаменский), волки активно ее преследуют. В 1979 г. в Кяхтинском районе ими разорвано две лисицы. Осенью и летом нередко находят остатки убитых барсуков и тарбаганов. В ноябре 1960 г. охотники Г. М. Лепинских и Г. Л. Серапионов в Хоринском районе оказались свидетелями схватки семи волков с четырехлетним медведем. Они выгнали медведя из берлоги и разорвали его. При этом погиб один волк.

В последние годы большую опасность для животноводства и охотничьего хозяйства представляют одичавшие собаки, имеются данные о добыче волко-собачьих гибридов. Охотовед А. Н. Шарпицкий сообщил о возникновении пяти скагов волко-собачьих гибридов в Джидинском районе, которые в июне 1979 г. убили 50, а в мае 1980 г. 20 овец. Подобные примеры нам известны и по другим районам. По сообщению егеря С. К. Шайдурова, в июле 1978 г. в Мухоршибирском районе одичавшая собака зарезала 14 овец. После ее уничтожения нашли нору с шестью щенятами. В том же районе в ноябре 1978 г. три одичавшие собаки на ферме уничтожили 18 овец. Охотник-любитель Н. П. Антонов в феврале того же года возле зверофермы поймал калканами двух волко-собак.

Очаг волко-собачьих гибридов зарегистрирован в Кабанском районе. В Степноворезком заказнике в начале 70-х годов волков не было. Появившаяся в этих местах волчица увела с собой большого пса из с. Дулан. Осенью охотоведами был пайден растерзанный изюбрь. На хищников организовали облаву. Добытый зверь оказался пестрым, остальные перехитрили охотников. Выложенную приманку взяли лишь два зверя. Волчица с оставшимися равномастными прибылыми ушла в горы и не обнаруживала себя два года. Сейчас в этом районе вновь появились волко-собаки. Одичавших собак больше всего в густонаселенных районах средней части Бурятии, где волков стало мало.

Якутия

Размещение, численность. Ареал волка охватывает всю Якутию, включая и острова [Бунге, 1887; Бруснев, 1904], куда хищники проникают вслед за оленями и держатся преимущественно в летнее время. На архипелаге Новосибирских островов, где олени оседлы [Егоров, 1965], волки, по-видимому, иногда размножаются. Четыре взрослых зверя в апреле 1965 г. добыты на севере — мысе Анисия; одиночного волка в августе 1980 г. мы видели с вертолета на о-ве Малом Ляховском. В приморских тундрах более обычен, чем в полосе притундрового редколесья, по Лене, Хатанге, Колыме [Иохельсон, 1898; Романов, 1941; Врангель, 1948]. В бассейнах Яны и Индигирки, наоборот, чаще отмечались в лесотундре [Бунге, 1887; Михель, 1938].

Во второй половине прошлого века на Верхней Лене волков стало заметно больше, однако неравномерность размещения, характерная для всех зон, сохранилась и сейчас (табл. 96).

Волков больше в тундре, чем в северном редколесье. Еще более обычен в вилюйских, горнотаежных верхоянских и центральных районах Якутии и уменьшается в числе вновь на юге и юго-западе. Такое распределение вида внутри ареала указывает на известную зависимость его размещения от снегового покрова [Миддендорф, 1869; Формозов, 1946], более высокого в лесотундре и горной тайге на юге и юго-западе. Вместе с тем, несмотря на более благоприятный режим в якутских тундрах (малая мощность снега, наст), волка здесь все же меньше, чем в центральных, северо-восточных и вилюйских районах, и главным образом потому, что тундра зимой бедна кормами (большая часть оленей откочевывает в лесотундру — Егоров, 1965). Обитание волка в районах его высокой плотности, прежде всего, объясняется обилием зайца-беляка, копытные здесь являются для волка скорее дополнительным кормом. Приведенная картина распределения волка в значительной мере исправляет неверное представление о размещении его в Якутии (мало в тайге, больше в лесотундре и еще больше в тундре), сложившееся, по-видимому, в конце прошлого века.

Т а б л и ц а 96. Размещение волка (см. «Млекопитающие Якутии», 1971)

Район	Число заготовленных шкур с 1000 км ²	Район	Число заготовленных шкур с 1000 км ²
Северо-западные тундровые	2,8	Вилуйские	6,3
Северо-восточные тундровые	2,3	Центральные	9,5
Северо-западные лесные	1,6	Южные алдано-учурские	1,1
Северо-восточные лесные	0,5	Юго-западные приленские	2,4
Верхоянские горнотаежные	4,5		

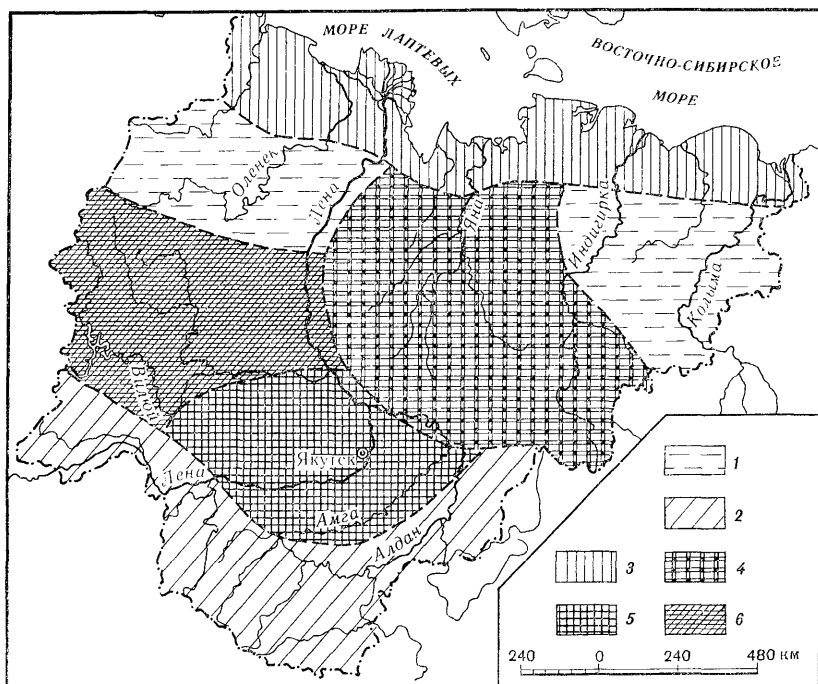


Рис. 192. Плотность и размещение волка в Якутии

1 — 0,1—0,3; 2 — 0,2—0,4; 3 — 0,4—0,5; 4 — 0,8; 5 — 1,7; 6 — 1,1 зверей на 1 тыс. км²

Численность волка в Якутии не стабильна [Романов, 1941; Егоров, Лабутин, 1964]. Вот примеры. На 2500 км² Верхоянской впадины зимой 1954/55 г. обитало 4 волка, в 1956/57 — 11 и в 1958/59 г. — 16 волков. Затем их снова стало мало. На 500 км² Адычанского нагорья зимой 1955/56 г. держалась пара волков, осенью 1959 г. их стало больше 8. Не были они отмечены в 1961—1963 гг. в районе стационара на р. Кепкеме (Центральная Якутия), хотя в последующие годы зверей здесь иногда добывали [Попов, 1975]. Осенью 1968 г. тут же мы ушли 6 волков, обычные они были и весной 1979 г.

Годовая добыча волков в Якутии за последние полвека в редких случаях достигала 700—1000 зверей. Это произошло в 1956—1959 гг., когда с волками началась интенсивная и планомерная борьба. Затем заготовки снизились до 200—300 шкур, что позволило О. В. Егорову [1965] ориентировочно оценить население волка в республике в 500—700 голов. К этому времени почти полностью он был истреблен в Кобьейском, Оленекском, Анабарском районах [Паулин, 1965]. Однако, начиная с 1970 г., ежегодная добыча снова возросла до 400—500 особей, что указывает на более высокую их современную (1979—1980 гг.) численность — не менее 1300—1700 зверей.

Авиаучетом в марте 1979 г. обследованы: 1) центральная часть Предверхоанского краевого прогиба между реками Муной и Вилюем. На площади в 40 тыс. км² встречено 18 волков (1 волк на 2222 км²); 2) северо-восток Лено-Вилюйского междуречья; на 60 тыс. км² отмечено 29 волков (1 волк на 2086 км²); 3) северо-восток Лено-Алданского междуречья; на 83 тыс. км² отмечено 72 волка (1 волк на 1153 км²). При недостатке методики подсчета и последующих наблюдений реаль-

Таблица 97. Состав пищи волка в таежной и горно-таежной Якутии ($n = 1016$)

Вид пищи	Встречаемость, %	Вид пищи	Встречаемость, %
Лось	17,5	Ондатра	0,2
Изюбрь	3,7	Водяная крыса	0,3
Северный олень	0,8	Глухарь	0,1
Косуля	0,2	Куропатки (белая и тундровая)	1,1
Кабарга	0,8	Тетерев	0,1
Снежный баран	1,1	Утка	0,2
Заяц-беляк	75,5	Таймень	0,1
Бурундук	0,1	Лошадь	0,1
Пищуха	0,7	Помет снежного барана	0,3
Полевки	1,1		

ная плотность на участках может быть другой. При экстраполяции данных (с учетом региональных особенностей численности) мы заключаем, что в конце зимы 1978/1979 гг. в Якутии обитало (вместе с добытыми) около 2000 волков (рис. 192).

Питание. В тундре и лесотундре трофические связи волков, особенно зимой, сосредоточены на северном олене — все остальные корма играют подчиненную роль. Об этом упоминалось давно, но наиболее полные сведения имеются для Лено-Хатангского края [Романов, 1941]. Здесь его добычей становятся домашние и дикие олени, причем предпочтение отдается диким. При их изобилии домашний олень нападению подвергается редко. В добыче волков апабарской тундры в 1933—1934 гг. телята до 1 года составили 41,3%, важенки — 33,2, ездовые «буры» — 14,7, молодые самцы и самки 3,8 и 5,3 и самцы-производители — 1,7%. Летом, до августа, в тундре и лесотундре волк питается в основном леммингами, полевыми, зайцами, а в горах еще и черношапочными сурками; из птиц чаще всего крупными, например, линными гусями [Романов, 1941]. В таежной и горно-таежной Якутии пища волка разнообразней, причем отчетливо доминирует заяц-беляк. Копытные (особенно лось) занимают существенное, но не главное место (табл. 97).

Доминирование зайца-беляка частично объясняется наблюдениями в период высокой его численности. 18 экскрементов волка (в табл. 97 не включены), собранных в долине р. Туостях в марте 1962 г. при очень низкой численности зайца, тем не менее состояли из его остатков. Роль этого вида велика и в Южной Якутии (р. Токко, 16,8%), а также в среднем течении Колымы и ее притока Березовки (93,1%), где заяц малочислен. В отличие от тундры спектр летних кормов в таежной полосе в меньшей мере отличается от зимних. Судя по анкетным данным, в это время велика доля птиц (боровая дичь, гуси, утки и их выводки) и мелких млекопитающих (многочисленные длиннохвостый суслик в Верхоянье и ондатра в бассейне Колымы).

Анализ трофических связей и образа жизни волков позволили выделить в Якутии три типа их питания: тундровый — с преимущественным поеданием дикого и домашнего оленей, центральнотаежный — с доминированием зайца-беляка и южнотаежный — с преобладанием лося и изюбря [Лабутин, 1971].

Обеспеченность кормом более устойчива на севере, где численность оленей не подвержена резким изменениям. В таежных районах кормовые условия непостоянны. Численность беляка резко изменяется. Бывают периоды недостатка корма, когда усиливается преследование диких и домашних копытных. Прослежена четкая зависимость возрастания потерь лошадей и домашних оленей по мере уменьшения численности зайца [Лабутин, 1962].

Наконец, в Южной Якутии кормовая база волка более устойчива, благодаря относительно стабильной численности копытных [Егоров, 1965]. В 1962—1963 гг. проходные следы волка в долине р. Туостах были встречены по обрывистым берегам, где в тальниковых зарослях и береговых завалах местами держались зайцы [Лабутин, 1975]. При обследовании местности с вертолета в октябре 1968 г. и марте 1979 г. следы и тропы волков чаще всего тяготели к руслам и берегам рек.

Поведение и положение в биоценозе. Особенности охотничьего поведения при добыче зайца не отмечено. Как правило, волк «прочесывает» типичные заячьи угодья и ловит выбежавшего беляка накоротке (не далее 300 м). При добыче крупных копытных всегда охотятся группой. Одиночный волк не может убить не только самца лося или оленя [Романов, 1941], но, по-видимому, и крупного снежного бараса [Егоров, 1965]. Среди зарезанных волками 12 лосей преобладали молодые животные до 1,5 лет (66,1%); среди 18 изюбрей — молодняк до года (72,3%); среди 35 диких северных оленей молодые животные до года составили 25,7, до двух лет — 31,5; из 27 снежных баранов самцы старше 5 лет составили 11,1, взрослые самки — 18,5, самцы 1—2 лет — 22,3, самки 1—2 лет — 14,8 и молодняк до года — 33,3% [Егоров, 1965].

На примере Верхояня мы показали, что не только волки, но все суммарно взятые хищники не могли остановить рост популяции зайца-беляка, тем более привести ее к резкому сокращению после «пика». На модельном участке в 400 км² они изыали не более 4—6% зайцев в 1956 г. и не более 13—17% в 1957 г. [Лабутин, 1960, 1962]. На этой же территории волки в указанные годы уничтожили не более 0,4—0,6 и 2,2—3,5% их популяции. При высшей плотности волка в 1959 г. теоретически эта цифра могла достигнуть 3,6—4,8%, но и в указанном случае значение волка в регулировании численности популяции беляка было бы незначительным. Разумеется, такие подсчеты неприменимы к территориям с низкой численностью зайца, где влияние хищников может быть иным.

Добыча волками диких копытных велика в Южной Якутии и тундре, а в центральнотаежном регионе она возрастает в периоды депрессии численности зайца-беляка. По О. В. Егорову [1965] в меньшей мере от волка страдает лось. Хищники (и, в первую очередь, волк) не могут существенно влиять на снижение воспроизводства лося, что подтверждает рост его популяции в Якутии с 60—70 тыс. особей в начале 60-х годов [Егоров, 1965] до 80 тыс. особей в середине 70-х годов. То же относится к изюбрю, в популяции которого повышенное изъятие животных может наблюдаться в глубокоснежные зимы и на ограниченных территориях, где много волков. По О. В. Егорову на участке в среднем течении р. Токко зимой 1961 г. на одного волка приходилось 50—70 изюбрей. При отсутствии других кормов волк здесь мог оказать воздействие на рост их популяции. В большей мере в глубокоснежные зимы подвержена нападению волков косуля, численность которой из-за этого может существенно снижаться [Егоров, 1965]. Тем не менее многократное уменьшение чис-

ла косуль в Лепо-Амгинском междуречье в конце 60-х годов явилось результатом комплексного влияния антропогенного фактора и крайне неблагоприятных погодных условий зим 1967/68 и 1968/69 гг. Пресс хищников при этом лишь несколько усилил неблагоприятную ситуацию [Лабутин, Попов, 1972]. Вместе с тем можно допустить, что в последующие годы с чрезвычайно низкой численностью косули (в ряде районов Якутии это норма) волк может сдерживать нарастающие ее плотности. Рост стада диких северных оленей не позволяет квалифицировать роль хищников в популяциях оленей как отрицательную, даже без учета их селективного значения; в домашнем оленеводстве волк безусловно вреден.

Юг Дальнего Востока

В прошлом на юге Дальнего Востока волк был малочислен [Маак, 1861; Пржевальский, 1870] и обитал преимущественно в открытых ландшафтах долины Усури и на Уссурийско-Ханкайской равнине. По данным Г. Ф. Бромлей [1959] в Приморье зверь был редок еще в начале XX в. и о его распространении по побережью Японского моря ничего не было известно до 1910 г. Интенсивное заселение коренных приморских лесов началось около 50 лет назад. В Тернейском районе (восточный макросклон Сихотэ-Алиня) первый волк был добыт в 1937 г., а десятью годами позже там ежегодно уничтожали по 20—30 и даже до 60 зверей [Каплянов, 1948; Бромлей, 1959]. Расселению волка в уссурийских лесах способствовали: прокладка дорог, рубки леса и пожары, резкое сокращение численности тигра и леопарда, высокая численность копытных животных [Кучеренко, 1967].

В настоящее время волк обычен по всему Приморью, однако на территории восстановленного ареала тигра численность его в сравнении с 40-ми годами значительно уменьшилась. По обследованным нами бассейнам рек Бикин, Большая Уссурка, в верховьях Усури и на восточном Сихотэ-Алине волк обычен там, где нет или мало тигра, и наоборот [см.: Матюшкин, глава 6]. По Охотскому побережью и левобережному Приамурью за пределами восстановленного ареала тигра — изменения в численности и распространении волка не столь велики (рис. 193).

Максимальная плотность населения волка 7—10 зверей на 1 тыс. км² в юго-западной части Амурской обл. и в южных районах Хабаровского края — зоне осенне-зимней концентрации косули. Относительно высока плотность хищника (4—6 особей) в северной и восточной частях Амурской обл., в Еврейской автономной обл. и на северо-востоке Приморья, где мало тигра и много изюбря и лося. На западном макросклоне среднего и северного Сихотэ-Алиня, в хабаровской части левобережного Приамурья и в местах развитого домашнего оленеводства в Аяно-Майском районе средняя плотность волка 2—4 на 1 тыс. км². Редок хищник (до 2 зверей на 1 тыс. км²) по Охотскому побережью, в низовьях Амура, на восточном склоне северного Сихотэ-Алиня и на юге Приморья (табл. 98).

К сожалению, выявлением общей численности волка в регионе до сих пор никто не занимался и проследить ее динамику затруднительно. Минимальной популяция волка в регионе была в 60-х — начале 70-х годов.

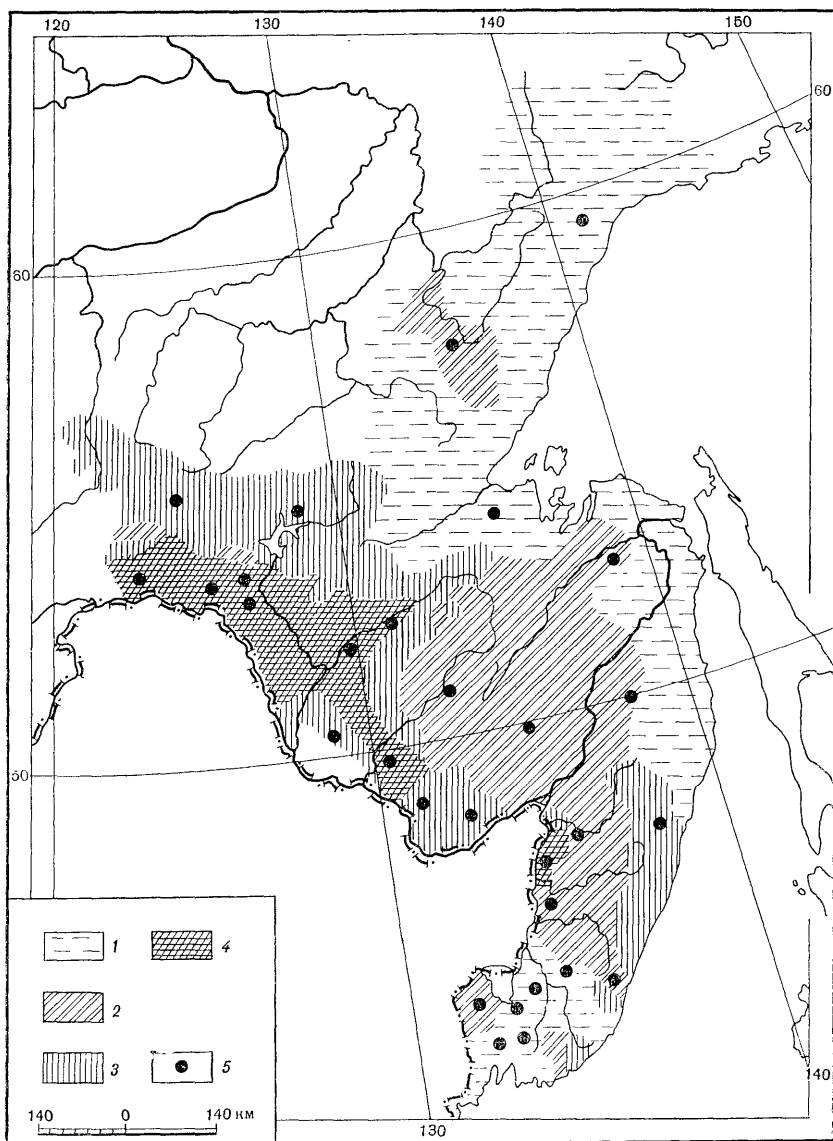


Рис. 193. Плотность и размещение волка на юге Дальнего Востока и среднегодовая заготовка его шкур

1 — до 2; 2 — 2—4; 3 — 5—6; 4 — 7—10 зверей на 1 тыс км²; 5 — 10 заготовленных шкур

Таблица 98. Численность волка на юге Дальнего Востока

Область, край	Площадь, тыс. км ²		Средняя плотность населения на 1 тыс. км ²	Число зверей
	всего	заселено волком		
Амурская	363,7	324,0	4,0-4,3	1300-1400
Хабаровская	823,9	795,0	1,6-2,0	1300-1500
Приморский	164,7	136,0	3,2-4,0	430-530
Всего	1352,3	1255,0	2,4-2,7	3030-3430

В последние 4-5 лет численность волка показывает тенденцию к увеличению.

Широкая пропаганда защиты волка как «санитара» в начале 70-х годов на юге Дальнего Востока не принималась всерьез, хищник оставался вне закона, однако активность его уничтожения снизилась.

Питание и воздействие на популяции жертв. Основную пищу волка на юге Дальнего Востока составляют дикие копытные, второстепенную — енотовидная собака, барсук, лисица, домашние животные, в том числе собаки. Летом добывают мелких млекопитающих, птиц, земноводных, а также потребляют ягоды, овощи.

В Приморье постоянными жертвами волка являются изюбрь, косуля, пятнистый олень, кабан; в хабаровском Приамурье — лось, изюбрь, косуля, кабан; на Охотском побережье — дикий и домашний северный олень, лось; в Амурской обл. — косуля, лось и изюбрь. Кабарга и зайцы в пище волка встречаются редко. В Амурской обл., где косуля — фоновый вид среди копытных, значительная часть популяции волка летом обитает, выращивая потомство, в северных районах — местах размножения и нагула косуль. В сентябре-ноябре часть животных, в основном нетерриториальные звери, неотступно следует за мигрирующей на юг косулей. В марте-апреле косуля возвращается на север и вместе с ней волки. В зоне кедрово-широколиственных и широколиственных лесов волк специализируется на добывании оседло живущего изюбря и совершает лишь незначительные перемещения, обусловленные в основном режимом снежности.

Волк — злейший враг пятнистого оленя и горала. По данным Г. Ф. Бромлей [1959], до 84% найденных трупов этих животных убито волками. На наш взгляд, хищничество волка — одна из основных причин кагастрофического сокращения их ареалов и численности в Амуру-Уссурийском крае. В Лазовском заповеднике на юге Приморья волки убивают пятнистых оленей в 46% случаев на наледях, в 24% — при выходе жертвы из воды, в 28% — по насту [Бромлей, 1957]. В Приамурье добывают 44% изюбры в глубоком снежье и при пасте, 34% — на наледях, 13% в полыньях и 9% на отстоях. Из общего числа жертв волка 44% приходится на самцов старше года, 36% — на самок и 20% — на сеголетков [Раков, 1975]. Судя по этим данным, самцов изюбры убивают чаще, поскольку в его популяциях на одного взрослого быка приходится 1,6-1,7 самок [Кучеренко, Зубков, 1980]. Охота волков на лосей избирательна. Они всегда предпочитают гонать на телят и годовалых, весной успешно добывают стельных лосих. Зрелых быков преследуют, как правило, в короткий период наста, в иное время довольствуются старыми или ослабленными после гона. Среди 16 обследованных нами жертв четыре были лосята-сеголетки, 5 — годовалые, 4 взрослых самки и 3 быка.

Мы придерживаемся точки зрения, что волк не только удерживает численность популяций своих жертв на невысоком уровне, но в неблагоприятных для копытных условиях на определенной территории способен сократить ее. Снятие или резкое

ослабление воздействия волка способствовало бы увеличению ресурсов ценных охотничьих животных в регионе, некогда славившемся разнообразием фауны и высокой численностью многих видов.

Для юга Дальнего Востока, особенно Амуро-Уссурийского края, характерны сложная структура биоценозов, напряженные межвидовые отношения вообще, а в системе хищник—жертва в ранге крупных млекопитающих в особенности. Хищных зверей здесь больше, чем в других регионах страны (тигр, леопард, волк, рысь, бурый медведь, россомаха, лисица, харза и др.), и между ними издавна сложились острые враждебные и конкурентные отношения, основанные на общности кормовых объектов. Очевидно поэтому на Сихотэ-Алине непримиримо враждебно отношение тигра к волку (основная пища изюбрь), в левобережном Приамурье волк ожесточенно преследует рысь (у обеих жертва — косуля); рысь, в свою очередь, активно использует любую возможность задавить лисицу или харзу и т. д. Лишь четко выраженная специализация в использовании территории и разнообразных кормов позволяет совместно обитать в регионе столь большой группе видов крупных хищников.

Регулирование численности волка на юге Дальнего Востока лучше организовано лишь в обжитых районах Амурской обл. и Приморья. Большинство этих хищников в тайге добывают при случайных встречах, а раньше использовали также отравленные приманки. В обобщенной схеме популяции волка сведены к терпимому минимуму лишь на юге Приморья. Зейско-Буреинской равнине и в примагистральных районах. Поэтому регулирование популяций волка, причем повсеместно самое энергичное, остается важнейшей задачей повышения продуктивности охотничьего хозяйства.

Отношение к волку и управление его популяциями

Эволюция отношения человека к волку

Существуют гипотезы, что процесс становления первобытного человека проходил под влиянием опыта охоты, наблюдений за поведением волка. Характер контакта волка и первобытного человека менялся по мере эволюции растительноядных прегоминид в первобытных людей — охотников. Некоторые параллели в образе их жизни, приемах охоты и использования общей добычи — крупных млекопитающих — представляются вероятными. Более проблематичны предположения исследователей о роли «волчьего» опыта в совершенствовании средств общения (языка), изготовления орудий охоты или разделения труда между членами рода у предков людей [Файнберг, 1980; и др.]. Предполагают, что люди и волки нередко следовали друг за другом, помогая отыскивать добычу и справляться с нею (поначалу люди, видимо, чаще использовали остатки трапезы волков, а порой и отнимали убитых ими животных).

Волк постоянно следил за деятельностью человека в отдаленные многими тысячелетиями времена (он это делает и сейчас), изучая человеческие повадки, «...кружа во мгле, куда не достигал свет костра, внимательно наблюдал за двуногими созданиями и жадно втягивал аромат свежего мяса, — кто-нибудь из охотников мог кинуть ему кусок» [Теннер, 1980, с. 12]. «Содружество» человека с волком, прочно сохранившееся многие тысячелетия, нарушилось относительно недавно, и именно тогда, когда люди перешли от использования сокращавшихся ресурсов диких животных к их одомашниванию и разведению. Использование волком домашних животных, более доступных по сравнению с дикими, привело к тому, что он стал конкурентом и серьезным противником человека, что и вызвало истребление этого зверя в освоенных регионах.

Волк в мифологии разных народов. По новейшим данным, слово «волк» в индоевропейских языках появилось около 7000 лет до н. э. [Иванов, 1975]. Как же относился человек тогда к этому зверю? Очень почитательно. Одно из свидетельств — тотемизм — религия первобытно-общинного строя, суть которой заключалась в том, что определенная группа людей вела свое происхождение от тотема: растения, зверя, птицы или насекомого. Этот вид веры не являлся «...формой поклонения животным в прямом смысле слова. Тотем — не божество, главное в тотемизме — вера в родство с ним» [Соколова, 1972, с. 20]. Через тотемизм прошли предки почти всех современных жителей нашей планеты.

Среди тотемов волк занимает одно из главных мест. Индейские племена танана и тлинкиты (северо-западное побережье Северной Америки) делились, например, на две фратрии¹: Волка и Ворона [Соколова, 1972].

¹ Фратрия — часть племени, ведущая, по преданию, свое происхождение от общего мифического или легендарного предка.

Был род Волка и у ирокезов-гуронов. В Средней Азии у туркмен, сохранивших еще родоплеменную организацию, одиннадцать родов считали волка тотемом. Вели свою родословную от волка и узбеки [Толстов, 1935; Потапов, 1958]. «У эскимосов Берингова пролива... оружие, утварь, даже лица украшались тотемическими знаками... Главными тотемами являлись волк, ворон, кричат» [Золотарев, 1934, с. 42].

Почитатели тотема были убеждены, что могут рассчитывать на его поддержку в разных жизненных ситуациях. У узбеков большинство таких поверий связано, прежде всего, с появлением на свет детей и стремлением сохранить новорожденных. В тех семьях, где дети умирали рано, новорожденного ребенка заворачивали в волчью шкуру. Распространен был обычай подвешивать к колыбели ребенка и амулеты-обереги: волчьи зубы, когти, бабки. Волчьими оберегами пользовались и взрослые узбеки. Чтобы спасти себя от несчастий, мужчины носили в кармане клыки. Зубы и когти в кожаных мешочках пришивали к одежде. Ложась спать, мужчины подстилали под себя волчью шкуру — от «дурного глаза». Для охраны жилища от злой силы в передний угол вешали волчьи лапы, зубы или когти. Аналогичным образом поступали во время эпизоотий среди скота. Пожалуй, не меньше, чем узбеки, верили в помощь волка буряты. Если человек заболел «крапивной лихорадкой», его заворачивали в волчью шкуру. Казахи и казанские татары растирали сыпь волчьим хвостом [Потапов, 1958]. Сходные поверия существовали и в Европе.

Имея тотемом то или иное животное и считая его своим родственником, человек относился почтительно к нему, даже к мертвому. В древней Греции у афинян существовал обычай, по которому всякий, убивший волка, должен был устроить ему похороны. И якуты не оставляли тушу волка на произвол судьбы. Они заворачивали ее в сено и вешали на дерево; обязательно хоронили волка узбеки.

Древние люди не выделяли себя из окружающей природы. Они не видели особых различий между собой и животными. У некоторых народов эти представления сохранились почти до наших дней. Еще сравнительно недавно эскимосы и береговые чукчи считали, что зимой косатка превращается в волка, а летом снова надевает свою шкуру. Чукчи и эскимосы верили, что волк и косатка — одно и то же, что это собственно, человек в другом одеянии [Рубцова, 1954].

Среди палеоазиатских племен было распространено убеждение, что волки и другие звери могут быть, как и люди, разными: добрыми и злыми, смелыми и трусливыми. Так, в эскимосской сказке «Кикмирасик» [Рубцова, 1954] волки выступают в роли справедливых судей, наказывающих дядю за жестокое отношение к племяннику. Перерезав всех оленей дяди, волки забирают к себе бедного сироту-племянника и воспитывают из него храброго человека.

С давних времен люди верили, что животные не только прекрасно понимают человеческую речь, но и могут отомстить человеку, если он будет непочитителен с ними. Поэтому многие народы часто называли хищных зверей подставными именами. Смоленские крестьяне, встретившись с

волками, говорили: «Здравствуйте, молодцы!» У эстонцев волк — «пастух», «длинный хвост», «дядя», «одноногий» [Соколова, 1972]. У литовцев — «полевой» [Клингер, 1911], у коряков — «тот, кто держится в стороне» [Золотарев, 1934], у абхазских охотников — «счастливая пасть» [Акаба, 1979].

Чукчи почитали волка, видя в нем сверхъестественное существо [Соколова, 1972]. Якуты считали волка сыном древнего грозного божества Удуу-Тойона [Потапов, 1958]. Для коряков волк — хозяин оленей и господин тундры [Золотарев, 1934]. Чукчи и эскимосы старались не убивать волков, а зверей, нападающих на стада домашних оленей, только отпугивали. В начале 30-х годов эскимосы объясняли свое поведение так. «Наши люди никогда не стреляют в зверей, если они идут своей дорогой и не нападают сами. Зверь тоже много понимает. Если обидеть зверя, он после сам плохо тебе сделает. Обиженные волки придут потом к стаду, разгонят оленей. Могут много оленей убить так, по злобе» [Шаталов, 1978, с. 186].

Как и многие другие, народы Сибири верили, что животные после смерти продолжают жить. Чтобы отвести от себя вину, примирить охотников с духами убитых зверей, устраивался специальный праздник. Чукчи на этом празднике снимали со зверя шкуру. Хозяин дома одевал ее так, что голова волка оказывалась на его собственной голове. Затем он начинал петь, танцевать, бить в бубен. Схожие праздники были и у ительменов. На празднике волка у коряков, когда голову убитого волка несли к дому, женщины выходили навстречу с факелами. Шкуру вместе с головой надевал один из мужчин и танцевал вокруг очага, приговаривая, что это не они убили волка [Золотарев, 1934; Соколова, 1972].

Люди первобытных племен не имели понятия, каким образом дается жизнь ребенку. Их вера в родство с животными способствовала развитию культа предков в образе животных. Камчадалы, например, считали волка отцом близнецов, поскольку были убеждены, что два ребенка сразу не могут родиться от мужа, необходимо еще участие божества. Они заботливо сохраняли сделанное из травы чучело волка, стараясь «...удовлетворить пристрастие волка к камчадалским женщинам, и в то же время избегнуть рождения близнецов...» [Штернберг, 1936, с. 96].

Но легенды и мифы связывали близнецов не только с волком. История Ромула и Рема широко известна. В III в. до н. э. эмблемой города Рима стала Капитолийская волчица, кормящая младенцев. Сюжет этот был достаточно широко распространен в мифологии многих народов. Славянские богатыри Валигора и Вырвидуб были вскормлены волчицей и медведицей. Волчицы вырастили и основателя древнеперсидского государства Кира, и героя немецких преданий Дитриха, и родоначальника турков [Миллер, 1876]. Судя по всему, древние люди считали, что ребенок, вскормленный диким зверем, особенно таким, как волчица, должен быть храбрым, сильным, выносливым.

В мифологии разных народов волку отводится еще две важные роли: он является символом воина и вождя боевой дружины. В предании о переселении италийских племен, которое началось после вторжения этрусков, рассказывается, что одно из племен шло под предводительством

волка. На найденных древнегерманских изображениях воинов (V—IX вв. н. э.) они одеты волками. И в древнегерманских текстах сообщается о воинах-волках и воинах в волчьих шкурах. В обращении древнехеттского царя Хаттусилиса I [Иванов, 1975] — XVII в. до н. э. — к своим воинам высказывается пожелание, чтобы весь род его подданных был единым, как волчий. Хетты и германцы, как и современные североамериканские индейцы, члены фратрии Волка, умели выть по-волчьи.

Представление о волке как символе вождя боевой дружины было общевосточным. Оно существовало у монголов и тюрков. На тюркских знаменах была изображена волчья голова. Сходная символика известна и по отношению к древнегрузинскому царю Вахтангу I Горгасалу (Волчья голова), жившему в V в. н. э. Примечательно, что имена мифологических героев у разных народов образованы от индоевропейского слова «волк». В греческом мифе это Ликаон, основавший и город с волчьим именем. Это сербохорватский князь Вук — Огненный Змей. Наконец, это имена родоначальника партов — осетин — и героя древнеиндийского эпоса «Махабхарата», составной частью которых тоже является слово «волк» [Иванов, 1975].

Остатками тотемических верований, с одной стороны, и, видимо, уверенностью в том, что волк — животное сильное и смелое, а значит ему сопутствуют победы и удачи, можно объяснить, что в большинстве народных поверий, пословиц и поговорок волк является хорошей приметой. Казахи были убеждены, что если приснится волк — это к удаче и благополучию [Потапов, 1958]. Абхазские охотники верили, что встреча с волком в пути — к удаче [Акаба, 1979]. Того же мнения придерживались узбеки, считавшие, что если волков много, год будет счастливым. А вот белорусские поверья: «Когда волк пробежит мимо деревни или через нее перед солнечным закатом, то наступающая ночь благополучно пройдет для всех деревлян». «Всякую встречу с волком можно считать благоприятною, встречу же с волчьей свадьбой — вдвойне» [Никифоровский, 1897, с. 185].

Однако у разных народов сохранилось немало преданий, в которых волк — отрицательный образ. В древнегреческой легенде о царе Ликаоне рассказывается, что Ликаон предложил посетившему его Зевсу кушанье из человеческого мяса. За это царь и был превращен в кровожадного волка [Клингер, 1911]. Народы Кавказа, русские, украинцы и белорусы верили в существование оборотней — людей, которые могли становиться волками. Чаще всего эта способность приписывалась колдунам и ведьмам. В белорусском поверье говорится: «Есть такие особые чаровники, которые могут обращаться в волка и производить опустошения. Такого волка нельзя ни убить, ни поймать» [Соколова, 1972, с. 103]. В оборотней верили и в Западной Европе.

Фантазия людей, опираясь на реальное поведение волков, рисовала и других сверхъестественных существ: демонов мрака, антиподов света. Герой скандинавского мифа в виде гигантского волка преследует месяц и грозит его проглотить. В трактате о языческой мифологии «Эдде Младшей», написанном в начале XIII в. исландским поэтом-скальдом

С. Сворри,— два чудовищных волка. Они гонятся за солнцем и месяцем. Эпитеты «волчий» и «вечерний» употребляли иногда как синонимы. Например, Вечерницу (планета Венера) называли Волчьей звездой [Миллер, 1876].

Фантазия людей связывала волка не только с мраком, но и с холодом, с зимой. Германцы, южные славяне (болгары), западные славяне (поляки), провозжая зиму, ходили с чучелом волка или наряжались волком. Во многих странах зимние месяцы называли волчьими. У болгар время от рождества до крещения считалось «вълчи празници». Еще более столет назад Миллер [1876] высказал предположение — зимние месяцы называют волчьими потому, что с декабря по февраль у волков гон, и звери в это время особенно активны.

Тотальная борьба с волком в Старом и Новом Свете. Страх перед волком и ненависть к нему в Европе достигли апогея в средние века. Боязнь реальных волков граничила с истерией. Возможно, иногда звери нападали на путников и были в какой-то мере распространителями страшной болезни, от которой не было спасения,— бешенства [Lopez, 1978].

Раньше всего в Европе волки исчезли в Англии — в начале XVI в. В Ирландии волк сохранялся до начала XVII в.; в Шотландии последний волк был убит в 1743 г. Во Франции еще в статуте Карла Великого всем дворянам предписывалось иметь по два охотника специально для уничтожения волков. В 1805 г. Наполеон издал указ о назначении в департаментах страны уполномоченных по борьбе с волком. К 1870 г. звери были редки во многих районах страны, но в некоторых местах они продержались вплоть до Первой мировой войны [Lopez, 1978].

В горных районах Европы и на большей части бывшей Российской империи популяции волков мало страдали от преследования человеком. Звери имели здесь хорошие защитные условия, а низкая плотность народонаселения и уклад его жизни способствовали их выживанию. Отношение к хищникам в аграрной стране повсюду было резко отрицательным, хищничество «серых помещиков» принимало иногда угрожающие размеры [Лазаревский, 1876]. Но усилия по борьбе с волками давали лишь локальный эффект. Наряду с повсеместным гонением волка, уже в XIX и начале XX в. слышались голоса отдельных ученых, предостерегавших от упрощенного толкования места этого вида в природе. Так, И. Пачоский [1902] писал: «...волк среди девственной природы, равно как и все прочие создания, не только не лишний, но прямо-таки необходимый элемент...», и далее: «Даже по отношению к волку я был бы того мнения, что стереть его с лица земли нет никакой необходимости...» (с. 150). Эти слова, сказанные почти 100 лет тому назад, намного опередили современное отношение к волку — существенной частице дикой природы; они до некоторой степени предвосхитили заключения американских классиков охотоведения. И. Пачоский не был одинок в своих оценках. Подобные мысли о равновесии и обоюдопольном характере отношений сибирской косули и волка на Дальнем Востоке высказывал в то время также П. И. Ветлицын [1902]. Столь же актуально даже для сегодняшнего дня высказывание Ф. Шаталина [1902, с. 85]: «Не скрою, волк как хищ-

ник приносит некоторый ущерб сельскому хозяйству; но не так уж, правда, громадны убытки, чтобы они могли быть ощутительны и подорвали сельское и охотничье хозяйство...» И так, резкие расхождения в отношении к волку возникли уже давно, они периодически обостряются, выливаясь в эмоциональные дискуссии, причем окончание их возможно в двух случаях: 1) когда волк будет уничтожен как вид, 2) или будет принята научно обоснованная программа регионального управления его популяциями.

Северная Америка. Массовое истребление волка в Западной Европе — это уже история, тогда как в Северной Америке, прежде всего в Канаде и США, оно происходило на памяти у живущих жителей континента.

До прихода белого человека волк населял почти всю территорию Северной Америки, и численность его была высокой. В настоящее время в Канаде волки распространены на 90% территории страны. В США на территории 48 континентальных штатов современный ареал волка составляет около 1% прежнего. На Аляске его ареал практически не изменился. Прямое преследование человеком, а не изменение местообитаний привело к исчезновению волка на большей части территории США [Mech, 1970]. В США широко осуществлялся принцип «хороший волк — это мертвый волк». Заблуждение было всеобщим. И поэтому, когда в 1906 г. президент США Т. Рузвельт, много сделавший для развития дела охраны природы в стране, решил создать заказник для охраны чернохвостого оленя на плато Кайбаб в Аризоне, одним из первых шагов стало уничтожение хищников, в том числе волков [Wood F., Wood D., 1968; Duncan, 1970].

Отчеты о борьбе с волком восходят ко времени возникновения первых колоний. Исторические книги полны рассказами о борьбе пионеров с волками, когда с этой целью занимались поденщики, а вокруг поселений воздвигались длинные заборы. Металлические капканы как средство борьбы с волком появились в начале XVIII в., широко использовали огнестрельное оружие, облавы с собаками, стрихнин (с середины прошлого века), а позднее — самолеты. При проведении государственных программ основным средством уничтожения были яды — стрихнин, цианистые соединения, а после второй мировой войны — медленно действующий, но чрезвычайно токсичный фторацетат натрия [Mech, 1970]. В итоге на североатлантическом побережье США волки исчезли к концу XIX в. К началу нашего века волк стал очень редким в северных и североцентральных частях США и в юго-восточной Канаде [Aulerich, 1966]. Но все же в Канаде в связи с меньшим развитием скотоводства борьба с волком не носила столь ожесточенного характера, как в США, хотя и там в течение многих лет была цель уничтожить волка как вид [Pimlott, 1967a].

Новые тенденции. Процесс изменения отношения к волку в США и Канаде был длительным и сложным. В значительной мере он отражает изменения взглядов на природную среду в целом и развитие концепций охраны диких животных. В Америке, как, впрочем, еще раньше и в Европе, первая треть нашего века в области охраны фауны характеризовалась стремлением разделять диких животных на «хороших» и «плохих». Общепринятым было представление, что, если одно животное убивает другое, полезное и нужное для человека, то хищника необходимо уничтожить [Leopold et al., 1969; Pimlott, 1970].

На большей части территории Северной Америки, включая Канаду, Аляску, ущерб, наносимый волком скотоводству, всегда был незначительным. Здесь волка уничтожали с целью предотвратить исчезновение диких копытных. То, что система «волк — копытные» существовала многие ве-

ка в состоянии динамического равновесия, никому не приходило в голову [Rutter, Pimlott, 1968]. Позднее уничтожение хищников рассматривалось как мера, устраняющая влияние лимитирующих факторов при управлении популяциями диких копытных. Значительная часть средств, выделявшихся для охраны диких животных в США, расходовалась на уничтожение хищников. В США волков, как и других хищных зверей, до конца 30-х годов уничтожали даже в национальных парках. То же было и в Канаде. Так, в провинциальном парке Алгонкин в Онтарио в течение 60 лет основной задачей сотрудников парка зимой было уничтожение волков, за добычу которых они получали премию [Pimlott 1967a].

Первые изменения взглядов ученых на роль хищников в природных экосистемах наметились после выхода в свет в 1933 г. книги Леопольда «Управление популяциями охотничьих животных». Большое значение имели также работы выдающегося зоолога Эррингтона, изучавшего хищничество среди высших позвоночных [Rutter, Pimlott, 1968]. В 1944 г. были опубликованы результаты классического исследования экологии и поведения волка в национальном парке Маунт-Мак-Кинли на Аляске. Изучая влияние хищничества волка на барана Далла, Мьюри показал, что в условиях нетронутой природы хищничество селективно, полезно для популяции жертвы и сохранения ее местообитаний [Murie A., 1944]. Данные упомянутых зоологов обосновали вывод, что состояние стад копытных, в первую очередь, определяет обеспеченность пищей [Murie O., 1957; Pimlott, 1961a, 1963].

Решающую роль в изменении отношения к волку сыграла публикация в научных и популярных изданиях результатов углубленного изучения экологии этого вида, которые начали проводиться в обеих странах с конца 50-х годов. В Канаде это был проект исследований в провинциальном парке Алгонкин, в США — комплексная программа в национальном парке Айл-Ройал. В результате выяснено положительное влияние волка на генофонд копытных в условиях нетронутой природы, установлена способность зверя в определенных условиях удерживать численность жертв в соответствии с продуктивностью их местообитаний (или хотя бы смягчить ее колебания), а также относительную стабильность популяций волка при коллю его охране.

Еще в начале 30-х годов стадо лосей на о-ве Айл-Ройал при отсутствии естественных врагов и запрещении охоты увеличилось до 3 тыс. особей, что привело к деградации их местообитаний. Рекомендации Мьюри по проведению отстрела не были приняты во внимание, вскоре начался массовый падеж животных от голода и болезней. Только пожары в середине 30-х годов, вернувшие растительность острова на ранние стадии сукцессии, спасли лосей от гибели [Murie A., 1934; Allen, 1974]. То же происходило и в других национальных парках, например в Йеллоустонском [Leopold et al., 1969]. В Канаде после уничтожения волка в Британской Колумбии стали гибнуть от голода и болезней лоси [Pimlott, 1961a; Theberge, 1976]. Подобные факты привели к новому взгляду на отношения хищник — жертва в экосистемах, не испытывающих сильного воздействия человека.

Вместе с тем стало ясно, что выплата премий за уничтожение волка во многих случаях не обеспечивает устойчивого сокращения его численности даже при огромных расходах. Проведение государственных программ уничтожения волка также часто оказывалось неоправданным ни с биологической, ни с экономической точек зрения. Наконец, важнейшее влияние на изменение отношения к волку в Канаде и США оказал «экологический кризис» и развернувшееся движение в защиту окружающей среды, когда многими была осознана необходимость сохранения участков нетронутой природы и хищников как ее неотъемлемой части. Это вылилось, в частности,

в кампанию по защите волка. В 1972 г. под влиянием протестов, поступивших из разных концов Америки, правительство Канады отказалось от программы регулирования численности волка с помощью ядов [Theberge, 1976]. В 50—60-х годах вышли в свет несколько научных и научно-популярных книг по экологии и поведению волка, которые способствовали изменению отношения общественности и администрации к волку.

В Канаде премии за добычу волка отменены практически повсюду. В стране разработано несколько вариантов программ управления популяциями волка, которые предусматривают полную охрану, направленное регулирование численности или статус охотничьего животного. Волки охраняются во всех национальных и некоторых провинциальных парках. В провинциальном парке Алгонкин в Онтарио волк — «гвоздь» просветительных программ по охране природы. С 1963 г. здесь периодически устраивают «волчьи концерты»: сотрудники парка имитируют вой и получают ответы диких зверей. Ради таких концертов летом 1971 г. тут побывало более 5 тыс. человек. С начала 60-х годов масштабы программ регулирования численности волка сократились по разным причинам: в Британской Колумбии, например, в связи с деградацией пастбищ и гибелью лесов от голода и болезней в условиях проводившегося в широких масштабах уничтожения волков; на Северо-Западных Территориях — из-за стабилизации численности карибу. В Альберте массовое истребление волка, осуществлявшееся вследствие распространения бешенства среди диких животных, оказалось необоснованным — за 20 лет установлен только один случай заболевания волка. В настоящее время основанием для регулирования численности волка является, как правило, защита домашнего скота и крупных охотничьих животных. В первом случае уничтожают отдельную особь или группу животных, причиняющих беспокойство (Британская Колумбия, Квебек и Онтарио). Ограниченные программы регулирования численности проводятся в сельскохозяйственных районах, в основном на зимних пастбищах оленей, но только в годы сокращения численности этих животных (Квебек, Онтарио). В двух провинциях — Британской Колумбии и Альберте — вообще отказались от регулирования численности волка в качестве меры управления популяциями диких копытных.

В США первые меры, направленные на сохранение волка, были приняты в штатах, где он находится под угрозой исчезновения. Так, в Мичигане в 1965 г. был принят закон о полной охране волка [Douglass, 1970]. Аналогичный закон приняли в Висконсине в 1967 г., однако охранять было уже некого — волки исчезли, по-видимому, в 1966 г. [Keener, 1970]. В Миннесоте уплату премий отменили в 1965 г. Вместе с тем в Северной Америке у волка немало противников. Охотники резко возражали против реакклиматизации волка в 1974 г. в штате Мичиган [Weise et al., 1975]. Также и на Аляске с успехом для популяций лося и карибу в некоторых округах проводят сокращение численности волков [Scoog, 1982].

«Я бы сказал, что из всех природных биологических элементов дикой северной природы на волках больше всего проверяется человеческая мудрость и добрые намерения. Проблема рационального управления популяциями волка так сложна, так окружена пагубными крайностями, так запутана неправильными представлениями и полуправдой, ложными суждениями, что для большей части публики единственная проблема, связанная с волками, — это навсегда отделаться от них... последнее, на мой взгляд, ужасное упрощение, чреватое возможностями крупных ошибок». Эти слова Эррингтона [Errington, 1967, p. 258] из его последней, изданной уже посмертно книги, дают ключ к пониманию многих проблем, связанных с волком.

Волк — объект охоты

В заключении увлекательной популярной книжки, посвященной волку, ее автор М. П. Павлов [1982, с. 201] написал: «...откровенно теперь должен сказать, что, не доведись мне походить за волками вятских лесов, не привелось послушать искусную вабу и ответный вой крупного волчьего выводка, от которого в холодные зори кровь в жилах стынет, не уз-

нал бы я подлинной цены настоящего охотничьего трофея. Не узнал бы и душевного ликования того, что, вероятно, бывает только после удачно проведенной облавы, когда на дорогу или на какую-либо лесную полянку вытаскиваются тяжеловесные, клыкастые, седовато-серые туши матерых зверей и голубовато-серые всего их злого потомства.

Нужно ли, перефразируя М. П. Павлова, подтверждать, что охота на волка — одна из самых напряженных, самых увлекательных и спортивных охот? Вся история охоты в России свидетельствует, что именно волк (и, конечно, медведь) всегда был и останется традиционно русским объектом охоты. Нельзя без сожаления вспоминать о том, что традиционно русской была в прошлом веке травля волков борзыми, что еще совсем недавно в центральных областях были волкогонные стаи гончих. Можно лишь надеяться, что в будущем будет понята истинная ценность национальных охотничьих традиций, имеющих не только романтическое, но и вполне реальное экономическое значение. Ведь наша страна и теперь принимает охотников-иностранцев, а расширение круга русских охот, несомненно, увеличило бы их привлекательность. Кстати, экономический смысл охоты на волка может заключаться не только в его уничтожении и сокращении приносимого им ущерба, но и в получении дохода от реализации его шкур, которые в полтора раза дороже средних собольих шкурок. Волчий мех красив и прочен. Его используют для пошива спальных мешков, курток, шуб и шапок. Поднялась цена и на волчьи коврики. Все это хорошо известно и тем, кто заготавливает пушнину, и тем, кто занимается ее реализацией.

К сожалению, несмотря на возросшую в 70-х годах численность волков, не везде и не все охотники принимают участие в коллективных охотах на этого зверя. Объясняется это трудностью охоты, необходимостью тратить много времени и отчасти недооценкой получаемого от нее удовлетворения. Привлекательность охоты на волка заключается, прежде всего, в том, что охотник имеет дело с самым осторожным и «умным» зверем. Легкой охота на волка бывает редко: когда случается подходить к насытившимся и спящим зверям во время пурги или метели или когда, благодаря исключительному стечению других обстоятельств, человек и волк встречаются на кратчайшем расстоянии. Сравнительно легко убить прибитого волка, который по размеру уже мало отличается от взрослого в конце зимы. В это время увлеченные друг другом матерые уходят из стаи, а не умудренные опытом молодые часто не находят правильный выход из опасной ситуации. Недаром многие из них уже в конце первого года жизни становятся добычей охотников.

Обычно выследить и обложить волков бывает очень трудно. Во всякой охоте бывает много неожиданностей, — в охоте на волка их особенно много. Поэтому, когда, например, охотятся «на подвывку», возглавлять охоту должен обязательно опытный волчатник — «вабильщик», который не только мастерски подражает волчьему вою, но и хорошо знает повадки зверей и может предусмотреть почти все ходы, которые предпримут волки для своего спасения.

Зимнюю охоту с флажками могут проводить и не слишком опытные охотники. Трудный опыт этой охоты им придется приобретать уже во время подготовки к облаве. Там, где много волков, нетрудно найти их следы, но для того, что-

бы закончить, замкнуть последний круг из которого уже не будет выходных следов, иногда нужен не один день. Потом нужно сузить этот круг, определив место дневки зверей, в чем подчас ошибаются даже опытные волчатники: предполагают, что звери лежат в одной крепи, а они выходят из другого лесного угла. Егерь мог думать, что волки находятся в густом словом подросте, а они легли в молодой сомкнутой сосновой посадке. Наконец, со всеми предосторожностями участники охоты обтягивают флажками по редицам иногда квадратный километр леса. Остается всего метров сто, когда чуткие звери поднимаются с лежки и уходят незамеченными через незамкнутый еще оклад. Только свежие выходные следы выдают их находчивость.

Но вот успешно закончен оклад, расставлены стрелки, пошли загонщики, а волки уходят через флажки. Правда, так бывает очень редко. Чаще уходят только матери или один из них. Известен случай, когда матери пытались буквально выгнать прибылых из оклада (у отстрелянных прибылых были порваны уши, а вся картина попыток вытащить их за оклад была восстановлена по следам). Во время одной из охот в Калининской обл. матерый несколько раз перепрыгивал через флажки, пытаюсь увлечь за собой волчицу... Даже те звери, которые боятся флажков, не всегда выходят и на стрелков, предпочитая подолгу ходить «за спиной» загонщиков. Они идут навстречу загонщикам, выбирают наибольшие разрывы между ними, и, действительно, оказываются за спиной...

Волков теперь даже в лесной зоне истребляют с вертолета, но уже появились сообщения, что некоторые волки, услышав приближение вертолета, стали не только уходить в непроглядные лесные крепи, но и зарываться в снег. Трудна охота на волков, но именно поэтому она и принесит самое большое удовлетворение. На этой охоте, как ни на какой другой, проверяются навыки охотника в умении читать следы, выносливость, выдержка, способности к спокойной и уверенной стрельбе, ибо упустить волка в обстановке, удобной для стрельбы, считается большим позором.

Не может быть сомнения, что волк за его хищничество, за ущерб, приносимый животноводству и сельскому хозяйству, подлежит если не полному уничтожению, то, во всяком случае, жесткому регулированию. Но, думается также несомненно и то, что на нашей обширнейшей территории при быстром сокращении сельского населения, с обилием лесных оврагов, болот, с захламленными крепями, зарастающими вырубками, и обилием копытных зверей волки находят вполне благоприятные условия для своего существования, и вряд ли могут быть истреблены полностью. Более того, в идеальном охотничьем хозяйстве, в котором егеря знают почти в лицо всех зверей и птиц своих обходов, минимум волков можно иметь лишь для того, чтобы охотиться на них. Истина эта не нова: опытные егеря и волчатники предпочитали и раньше оставлять в своих угодьях пару волков на развод. Они были уверены, что всегда могут держать под контролем этих зверей. Такая мысль может показаться кощунственной во времена, когда волки ржут много домашнего скота. Но почти вся наша территория поделена между охотничьими хозяйствами, прямая обязанность которых держать численность волков в допустимом минимуме. Хорошо организованные и управляемые на основе научных знаний охотничьи хозяйства могут справиться и уже справляются с такой задачей. Остается надеяться, что «тяготы и радость охоты на волков» были и всегда будут и традиционно-русскими, и целесообразными.

Волк на заповедных территориях

Пребывание волка в заповедниках следует рассматривать с двух позиций: как возможность сохранения этого вида при интенсивном уничтожении вокруг и как необходимый элемент нормального функционирования и устойчивости охраняемых экосистем. Многолетний опыт уничтожения крупных хищников, главным образом волка, в наших заповедниках и национальных парках Северной Америки показал, что «...если мы хотим иметь заповедники типа эталонов природы, мы должны отказаться от регулирования на их территории всех видов животных, в том числе и волка. В противном случае мы должны раз и навсегда распрощаться с идеей сохранения абсолютных природных резерватов...» [Гусев, 1978, с. 27].

Возможность сохранения волков в заповедниках связана со многими условиями, не последнюю роль среди которых играют размер охраняемой территории, характер прилегающих угодий, численность самих волков (самое главное — размер их семьи или семей) и, как следствие, величина используемой ими территории.

В северных и восточных районах СССР численность волка в заповедниках невелика и изменилась мало по сравнению с 30—40-ми годами. В Баргузинском заповеднике волки встречаются редко, преимущественно зимой. По берегу и льду замерзшего Байкала они доходят небольшими группами до заповедника и по долинам рек проникают вглубь на 3—10 км. Мало их и в Байкальском заповеднике, где обитает постоянно лишь одна семья. В заповеднике Столбы оседлых волков нет, одиночки или пары заходят из лесостепи [Дулькейт, Козлов, 1958]. В заповеднике Малая Сосьва местных зверей также нет, но зимой 5—6 особей приходят вслед за мигрирующими северными оленями. То же явление и в Лапландском заповеднике [Семенов-Тянь-Шанский, 1948]. В начале 60-х годов следы одиночек или пар встречали дважды. Несколько раз они заходили в 1974 г., в последующие годы зарегистрировано семь встреч зверей или их следов. В Висимском заповеднике в 1975—1977 гг. волки появлялись, но надолго не задерживались, предпочитая находиться на прилегающей территории, где много проезжих дорог. Однако в некоторых заповедниках этой зоны в последние десятилетия численность волка значительно увеличилась. Так, на Печоре в 40-е годы волки бывали лишь зимой и то не ежегодно [Теплов, Теплова, 1947]. В 1959 г. в Печоро-Ильчском заповеднике обитала уже стая из 7—8 зверей. В середине 60-х годов здесь постоянно встречали стаи до 11 особей, и общая численность достигала примерно 40 волков. К 1975 г. их снова стало не более 10 животных [Летопись природы, 1956—1975]. Так было и в Алтайском заповеднике. В конце 30-х годов волки в небольшом числе обитали только в долинах трех рек [Юргенсон, 1938], а в начале 70-х годов заселили уже весь заповедник, попадались стаи по 7—10 зверей, а всего их было не менее 40—50 особей [Летопись природы, 1970—1975]. На Саянах волки всегда были многочисленны и широко распространены. В Саяно-Шушенской заповеднике

Таблица 99. Число уничтоженных волков в некоторых заповедниках РСФСР [Бибиков и Филонов, 1980, с добавлениями]

Заповедник	Площадь, тыс. км ²	Годы	Число уничтоженных зверей	
			всего	среднее за год
Алтайский	8,64	1935—1949	59	4
Астраханский	0,72	1954—1978	109	7
Башкирский (Узянский участок)	0,50	1939—1964	90	6
Воронежский с прилегающей территорией	0,31	1933—1958	278	11
Дарвинский	1,13	1948—1972	90	4
его акватория	0,45	—	—	—
Жигулевский	0,2	1938—1950	43	4
Ильменский	0,32	1937—1958	225	10
Кавказский	2,62	1938—1977	510	20
Лазовский	1,17	1942—1949	92	11
Мордовский	0,32	1937—1972	163	5
Окский	0,22	1937—1970	335	12
Печоро-Илычский	7,21	1956—1970	47	3
Сихотэ-Алиньский	3,1	1938—1949	104	9
Хоперский	0,16	1936—1950	167	11

в настоящее время они держатся группами до 10 особей, но известны случаи встреч стай по 14, 18 и даже 24 зверя, что свидетельствует о высокой численности этого вида в Западных Саянах [Завацкий, 1981].

О численности волков можно косвенно судить по числу ежегодно добываемых зверей. В 1937 г. их регулярно уничтожали в 6 заповедниках, в 1946 г.— в 11, в 1948 г.— в 15, а в 50-е г.— в подавляющем большинстве. Только за 1937—1941 гг. в заповедниках СССР был уничтожен 531 волк (неполные данные). Особенно интенсивно их истребляли в заповедниках лесостепной зоны и некоторых горных районов (табл. 99).

В результате во многих заповедниках перестали встречаться размножающиеся животные: в 1952 г.— в Мордовском, 1954 г.— в Окском, в 1955 г.— в Воронежском, в 1959 г.— в Ильменском, в 1961 г.— в Дарвинском и т. д. В Беловежской пуце в 1946—1948 гг. насчитывали 70—80 волков. Их число к 1952 г. снизили до 12 особей [Гаврин, Донауров, 1954]. С 1959 г. оседлых волков в Пуце не осталось, а заходящих интенсивно отстреливали (от 3 до 12 особей в год). В конце 70-х — начале 80-х годов приток волков в пуцу резко усилился, и только зимой 1979/80 г. добыли более 40 зверей [П. Г. Козло, устн. сообщ.].

В Березинском заповеднике борьба с волком ведется с 1928 г. В 1960—1975 гг. численность этого зверя в начале зимы колебалась от 15 до 27 особей. Средний годовой отстрел составлял 40% от их числа. В 1976—1979 гг. преследование волка ослабили, и его численность достигла к 1980 г. 90—100 особей. В Припятском заповеднике со времени его организации, т. е. с 1969 г., борьба с волками не велась, и их число составляет теперь 50—60 животных [П. Г. Козло, устн. сообщ.]. Несмотря на многолетнюю и настойчивую борьбу, в ряде заповедников уничтожить полностью волков не удалось (например, в Астраханском, Башкирском, Ильменском, Кавказском и некоторых других).

В конце 70-х годов плотность населения волков в различных заповедниках колеблется зимой в пределах 10—40 особей на 1 тыс. км², что примерно соответствует численности этого вида, свойственной конкретным ландшафтам. В Алтайском и Березинском заповедниках обитает не менее, чем по 50 волков, в Кавказском — 80—100, Хоперском, Окском, Центрально-Лесном, Боржомском, Чаткальском и Сихотэ-Алинском — около 15 в каждом, в Дарвинском — 18—20. Самая высокая плотность населения волков — в Кызыл-Агачском заповеднике, где на площади несколько менее 1 тыс. км², частично занятой тростниками и мелководьем морских заливов, обитает 60—70 зверей.

Участки обитания волков изучали в Окском [Козлов, 1952], Воронежском [Мертц, 1953], Дарвинском [Калецкая, 1953, 1973], Кавказском [Кудактин, 1979] и других заповедниках. В Дарвинском заповеднике в 1949—1954 гг. постоянно обитали 2—3 семьи по 6—8 волков. Затем на протяжении 7 лет (1961—1967) тут не было ни одного волчьего выводка. Снова две стаи волков появились в декабре 1967 г., и одна из них осталась в северной части заповедника на всю зиму, а в 1968 г. в колхозном лесу у его границы обнаружили выводок. Осенью и зимой 1968/69 г. этих зверей неоднократно регистрировали в северном и восточном лесничествах, они совершали большие переходы, а в заповеднике охотились большей частью на безлесных участках зоны временного затопления. При относительно высокой плотности населения (25—35 особей на 1 тыс. км²) площадь постоянного обитания семей равна примерно 144—225 км², а при ее уменьшении (10—12 особей на 1 тыс. км²) она увеличилась почти в 4 раза¹. Такое положение сохранялось до 1972 г., позже численность волка заметно увеличилась, а участники обитания семей соответственно вновь сократились.

В Хоперском заповеднике волки были истреблены к 1963 г., а появились вновь в 1968 г. На протяжении следующих лет их численность увеличилась до 26 волков в 1977 г. За этот период добыто при случайных встречах и на облавах всего 6 зверей, т. е. их почти не тревожили. Итак, в этом заповеднике на площади 160 км² при суммарной плотности населения пяти видов копытных (90 особей на 1 км²) живут, не нарушая сложившихся биоценологических отношений и не принося ущерба животно-

¹ Аналогичная закономерность отмечена И. Г. Гурским [1978] в Северном Причерноморье.

водству на соседней территории, 26 волков [Казневский, 1979]. Этот факт чрезвычайно важен для подготовки решения вопроса о возможности сохранения волка не только в заповедниках с обширной территорией: при обилии животных жертв волка происходит концентрация хищников на относительно небольшой охраняемой территории. В этом случае размер участка обитания стаи значительно сокращается, и каждая из них занимает 50—80 км², а на одного волка приходится менее 10 км². Похожее положение наблюдается и в Кызыл-Агачском заповеднике [Литвинов, Гидаятов, глава 8].

В Кавказском заповеднике обитает 15 стай, средний размер которых около 7 особей, а площадь охотничьего участка семьи в среднем составляет 100 км², т. е. на одного волка приходится около 14 км². В США и Канаде плотность населения волка в местах зимней концентрации карибу и других оленей достигает одной особи на 13—20 км² [Mech, 1974].

Изменения площади, занимаемой стаей, направлены на оптимизацию охотничьей активности [Peterson, 1977]. Участок обитания стаи в определенной мере зависит от ее размера, причем связь между этими переменными далеко не всегда будет прямой. В то же время величина стаи положительно коррелирует с обилием животных [Rausch, 1967; Mech, 1970; Бибигов, Филонов, 1980]. В связи с этим возникает необходимость определить, хотя бы в общих чертах, условия, при которых возможно пребывание волков в заповеднике. На этот счет единого мнения нет. Чаще всего можно встретить с осторожными рекомендациями оставлять в заповеднике минимальное число зверей — «одну—две пары». Однако нормально волки могут существовать только семьей определенного состава и численности. Кроме того, в заповедниках, по крайней мере эталонных, волки должны выполнять функции по регуляции своих жертв, без которых равновесие в такой экологической системе, как «растительность — копытные — хищники», невозможно. Регулирующие функции волки могут выполнять при строго определенных соотношениях их численности и численности копытных. Хищничество волка сформировалось как весьма эффективный способ упорядочения численности и структуры популяций жертв, причем таким путем, который не в состоянии дублировать человек [Peterson, 1979].

Как показали исследования в северо-восточной Миннесоте [Mech, Frenzel, 1971b], животные, изымаемые волками, значительно отличаются по полу и возрасту от тех, кого добывают охотники. Средний возраст белохвостых оленей, погибших от волков, был равен 4,7 года, а у отстрелянных охотниками — 2,6 года. Олени от 5 лет и старше составляли 48% жертв волков и только 10% добычи охотников. Добыча волков и охотников значительно различалась и по половому составу: хищники в большей степени уничтожали самок сеголетков и взрослых самцов, а охотники убивали самцов и самок в одинаковой пропорции (50 : 50), но значительно больше взрослых самцов, чем взрослых самок. В центральной части восточного Онтарио [Kolenosky, 1972] по сравнению с охотниками волки уничтожали преимущественно старых оленей и почти в три раза больше самцов.

Эксплуатация популяций копытных человеком вносит существенные изменения в структуру их популяций, и это, естественно, отражается на составе животных, которых добывает волк. Сравнение оленей, погибших от волка на опромышляемой и на «дикой» территории, свидетельствует, что в первом случае жертвами становились главным образом самки, а во втором — самцы оленей [Peterson, 1979]. Эти факты говорят о том, что хищничество волка и охота человека неодинаково отражались на возрастной и половой структуре популяций копытных. Поэтому искусственная регуляция численности копытных животных на охраняемых территориях в меньшей степени, чем естественная гибель, компенсируется рождаемостью [Cole, 1971].

Эти выводы важны для решения вопроса о судьбе волка в заповедниках. Поскольку искусственное регулирование популяций копытных не может функционально заменить хищничество волка и других крупных плотоядных, то становится очевидной необходимость сохранения в заповедниках этих животных наряду со всеми остальными охраняемыми видами. В связи с этим возникает ряд вопросов: во всех ли заповедниках следует сохранять этого хищника? В каких количествах он может находиться в заповеднике?

Заповедники отличаются размерами, степенью естественности и устойчивости охраняемых экосистем и другими признаками. Поэтому единого подхода к решению этого вопроса быть не может. По всей видимости, за минимальную численность волков на территории заповедника можно принять стаю такого состава и размера, которые позволяют ей нормально функционировать как целостной внутрипопуляционной единице. Такие стаи смогут существовать в заповедниках значительно меньшей площади, чем обычно это представляется. При высокой плотности населения копытных и при наличии соседних хозяйственно слабо освоенных территорий стая в 6—8 волков может обитать в заповеднике площадью 150—200 км². Однако в подобных случаях охотничью активность волков следует держать под строгим контролем, жестко регулируя ее прежде всего за пределами охраняемой территории. При любом заметном увеличении численности волка регуляция производится и в заповеднике.

В небольших заповедниках площадью менее 150 км² положение с волком осложняется не только из-за их размеров. Как правило, подобного рода заповедники расположены в густо населенных районах, и хищническую деятельность волка практически невозможно ограничить только охраняемой территорией. Да и на ней она может носить нежелательный характер. Это положение относится и к заповедникам с неудобной конфигурацией территории или разобценными на несколько изолированных участков, как, например: в Волжско-Камском, Центрально-Черноземном, Чаткальском заповедниках и др. Здесь необходим жесткий контроль за волками как на соседних с заповедником территориях, так и в его пределах.

В заповедниках большого размера, природные комплексы которых биоценотически автономны и устойчивы по отношению к окружающим районам, регуляция волка производится не должна, так как в этих усло-

виях хищник будет полезным природным фактором, регулирующим численность и состав популяций копытных и других животных. Если подобного рода охраняемые территории располагаются (или могут располагаться в недалеком будущем) в окружении антропогенных ландшафтов, то и в этом случае возможно сохранение крупных хищников в их пределах при надлежащем контроле за численностью на прилежащих к ним участках.

В Северной Америке регулярное истребление крупных хищников в национальных парках прекращено еще в 30-х годах. Теперь их регулируют в крайних случаях, например при возникновении реальной угрозы существованию редких видов копытных или других животных [Newman, Carlson, 1962]. Нередко численность крупных хищников в национальных парках регулируется путем интенсивной борьбы в соседних районах.

Управление популяциями

Еще недавно вопроса об управлении популяциями волка вообще не было. Цель состояла в повсеместной и любыми средствами борьбе с вредным хищником. И эту задачу успешно, хотя и не без трудностей, решали повсюду. Итог известен — волк уничтожен на большей части его ареала в США, Мексике и Западной Европе, численность хищника заметно сокращена во многих странах. Только с 30-х годов нынешнего века все более настойчиво ученые стали высказывать мнение о необходимости пересмотра укоренившихся представлений о безусловной вредности волка. Параллельно сходные взгляды и обоснования получили распространение в отношении других хищных зверей и птиц, в подходе к проблеме хищничества в природе. Леопольд [Leopold, 1933], Мьюри [Murie, 1944], Эррингтон [Errington, 1946], а затем и многие другие представили неоспоримые доказательства полезности волка в малонарушенной природе, в том числе и для популяций его жертв — диких копытных [Филонов, Калецкая, глава 6].

Вторая половина XX в. ознаменовалась коренным изменением отношения человека к природе, к сохранению животного мира. Многочисленные углубленные исследования экологии волка и его взаимоотношений с дикими копытными подтвердили научную несостоятельность действовавшей столетиями программы полного уничтожения хищника. Такое заключение ныне обоснованно в отношении всех хищных животных в условиях нетронутой природы и провозглашено в качестве одного из главных положений «Всемирной стратегии охраны природы» — «A World Conservation Strategy. Second draft, JUCN, Morges, 1978» [Банников, 1979]. Необходимость сбережения всех видов животных и во всем их подвидовом разнообразии записана в Законе об охране животного мира СССР. В этом основополагающем документе отсутствует разделение животных на полезных и вредных. Все виды имеют право на жизнь, а в отношении животных, которые приносят ущерб хозяйству или здоровью человека, рекомендуются меры по ограничению их численности и распространения.

Волк, как раз, и принадлежит к числу видов, требующих постоянного контроля со стороны человека.

Состояние популяций волка в мире — крайне пестрое и соответственно отношение к этому виду в разных странах существенно отличается [Караваева, Бибилов, глава 8]. Там, где волк находится под угрозой исчезновения, принимаются меры по его охране, вплоть до включения некоторых подвидов в Красную книгу (США), получают поддержку специальные программы сохранения уменьшившихся популяций (Швеция, Италия, Португалия, Испания и др.), отменяются премии за истребление и хищник получает статус охотничьего животного (ЧССР, ПНР). Положение охотничьего вида волк имеет в большинстве провинций Канады и на Аляске в США (премии, как правило, здесь отменены, применение ядов запрещено). В других странах, где существуют многочисленные или, во всяком случае, жизнеспособные популяции — в СССР, Греции, Румынии, Югославии, Монголии — волка интенсивно преследуют, выплачивают премии за его истребление. Ослабление преследования, например во время войн в Европе в 1914—1918 и 1940—1945 гг., приводило к всплескам численности волка, расширению его ареала (главы 3 и 8). Подобного в Северной Америке в XX в. не происходило, численность там сокращалась (США) или оставалась относительно стабильной. Поэтому коренные различия в отношении к волку в Старом и Новом свете, очевидно, достаточно обоснованы. Вопрос управления популяциями волка, и в конечном счете судьба этого зверя, в разных странах мира решается по-разному. Даже там, где этому виду угрожает исчезновение и осуществляются государственные или общественные программы его сохранения, действия по охране волка нередко встречают противодействие со стороны фермеров-животноводов (финская и шведская Лапландия, Италия, Испания) или охотничьих организаций (Чехословакия, некоторые штаты США), что нередко приводит к острым противоречиям. Имеется много свидетельств тому, как, например, выпущенные в штате Мичиган (США) и находившиеся под охраной закона волки убиты охотниками [Weise et al., 1975] или, наоборот, когда защитникам волка удалось добиться запрета отстрела волков в одном из округов Аляски [Sennet, 1975]. Известны факты ежегодного уничтожения оленеводами охраняемых законом зверей на севере Скандинавии [Pulliainen, 1965, 1980].

Управление волком остается вопросом крайне противоречивым из-за сложности роли этого хищника в народном хозяйстве и дикой природе. Недаром Пимлотт [Pimlott, 1961, 1963] — ныне покойный председатель Рабочей группы по волку в Международном союзе охраны природы и природных ресурсов считал, что сохранение волка, отрицательный образ которого складывался на протяжении веков, — самое трудное из всех мероприятий, которые предпринимались в связи с охраной природы. Ведь основное внимание всегда уделялось тем видам животных, которые представляли для людей интерес с точки зрения охоты или вызывали положительные эстетические эмоции. Когда же дело касалось животных — конкурентов человека — преобладала нетерпимость, и только в последние годы и здесь происходят перемены.

СССР принадлежит к числу стран, где сокращение и регулирование численности волка остаются главной задачей. Контроль популяций хищника полностью поддерживается государством. Непримируемое отношение к волку оправдано природными условиями нашей страны и ее историей. В последнем столетии «волчья проблема» трижды принимала особенно острые формы, когда ежегодный ущерб от волка народному хозяйству достигал миллионов рублей. Убытки от хищничества волка остаются значительными и в годы сокращенной численности этого вида. Они слагаются

из потравы домашних животных, уничтожения охотничьих копытных, поддержания природных очагов бешенства и других болезней. Поэтому задача регулирования численности волка в СССР полностью сохраняет значение и в наше время. Суть же научного подхода к проблеме состоит в необходимости замены повсеместной и стихийной борьбы с волком научно обоснованной долговременной программой управления популяциями этого тесно связанного с деятельностью человека вида. Конечно, переход к такой программе не может произойти быстро, потребуется несколько лет не только для научного обоснования организационных перемен, но и для психологической перестройки. Правовая же основа для осуществления дифференцированного подхода к управлению волком, как и другими охотничьими животными, безусловно есть — решение этого вопроса входит в компетенцию законодательства союзных республик. Поэтому и научного обоснования регионального подхода нужно ожидать, в первую очередь, от зоологов и охотоведов, которые способны провести необходимые дополнительные исследования на местах и представить программу по конкретному региону. Думается, что общесоюзная программа, в конечном счете, будет итогом региональных разработок. Говоря о логичности такой последовательности действий, мы не исключаем важности исследования и рассмотрения некоторых принципиальных положений, которые составят основу региональных программ управления численностью волка. Это касается, в первую очередь, тщательного и всестороннего учета значения этого вида в народном хозяйстве и природных экосистемах, тактических, организационных и экономических мер по стабилизации численности вида на практически безвредном для человека уровне.

Думается, что разработка и последующее осуществление подобной программы позволит избежать крайностей в решении проблемы, даст возможность избежать от необходимости мобилизации дополнительных усилий и средств, когда человек непоследовательностью собственных действий закономерно провоцирует периодические пульсации численности популяций волка. Проблема управления популяциями волка будет решена при осуществлении комплексного подхода к ней с учетом эколого-географических, социально-экономических, моральных и организационных сторон.

Эколого-географический принцип. Конечная цель управления популяциями волка состоит в сокращении численности и ареала хищника до экологически обоснованного минимума, при котором ущерб от него хозяйству и здоровью человека будет практически сведен к нулю, но вместе с тем в стране будут сохранены жизнеспособные популяции всех подвидов и географических форм волка. Задача вполне реальна при разработке и последовательном осуществлении программ слежения за численностью и структурой популяций вида и регулирования ее по основным природно-экономическим районам страны. Дифференцированный подход к управлению волком — это единственная альтернатива нереальной и экологически необоснованной задачи уничтожения этого зверя как вида [Херувинов, 1972]. Такой подход также принципиально отличается от распространенного среди охотоведов представления, что для управления волком

вообще не пужна стратегия: много волков — бьем, уменьшилось их число — перестаем, когда «...сама интенсивность добычи регулируется ее эффективностью» [Русанов, 1978, с. 10]. Регионально-географический подход обеспечит выделение территорий, на которых следует сократить ареал волка из-за несоответствия преобразованных человеком ландшафтов, исходным для данного региона, или из-за очевидного ущерба от волка животноводству и организованному охотничьему хозяйству. В других случаях такой подход позволит поддерживать численность и структуру популяций на заданном уровне, определенном специальными научными исследованиями для конкретных территорий, и, наконец, он будет в целом способствовать экономии средств за счет сокращения расходов на борьбу с волками на той части территории страны, которая пока еще слабо трансформирована и недостаточно освоена.

В региональных очерках (глава 8) авторы их высказали свои соображения к составлению программ регулирования численности волка в конкретных частях его ареала. С той же целью на основе уже накопленных знаний о волке можно предложить схему районирования СССР (рис. 194).

Мы выделяем четыре категории территорий с различным режимом регулирования численности волка: 1) жесткое регулирование, вплоть до сокращения ареала¹ — области степной и лесостепной зоны СССР с высокой плотностью народонаселения и интенсивным природопользованием; 2) умеренное регулирование и поддержание средней плотности на уровне не более двух зверей на 1 тыс. км² — тундровая², лесная и пустынная зоны страны, в основном с низкой плотностью народонаселения и экстенсивным природопользованием; 3) статус охотничьего животного — тундровая и пустынная зоны в области распространения и промысла дикого северного оленя и сайгака, горнолесные районы Карпат, Кавказа, Казахстана и Средней Азии³; 4) охрана — заповедники и другие охраняемые территории.

Дифференцированный подход к волку нужен не только в географическом плане, но и в экологическом. С территориальностью волков связана саморегуляция их численности (глава 7). Только в особых условиях, и не без «помощи» человека, могут создаваться переуплотненные популяции. Нетерриториальные звери, число которых возрастает при обилии корма и ослаблении контроля численности, обычно специализируются на питании домашними животными, падалью. Именно они образуют и постоянно пополняют экологическую группу волков-синантропов, наиболее вредную в популяции. Этот вывод подтверждают также эксперименты Л. В. Крушин-

¹ На территории жесткого регулирования необходимо одновременно принимать меры по ограничению распространения бродячих собак и волко-собак.

² На территории тундры с развитым домашним оленеводством целесообразно жесткое регулирование численности волка.

³ В горных районах с отгонным животноводством желательно умеренное, а местами и жесткое регулирование с возможно более полным изъятием зверей, специализирующихся на добыче домашних животных.

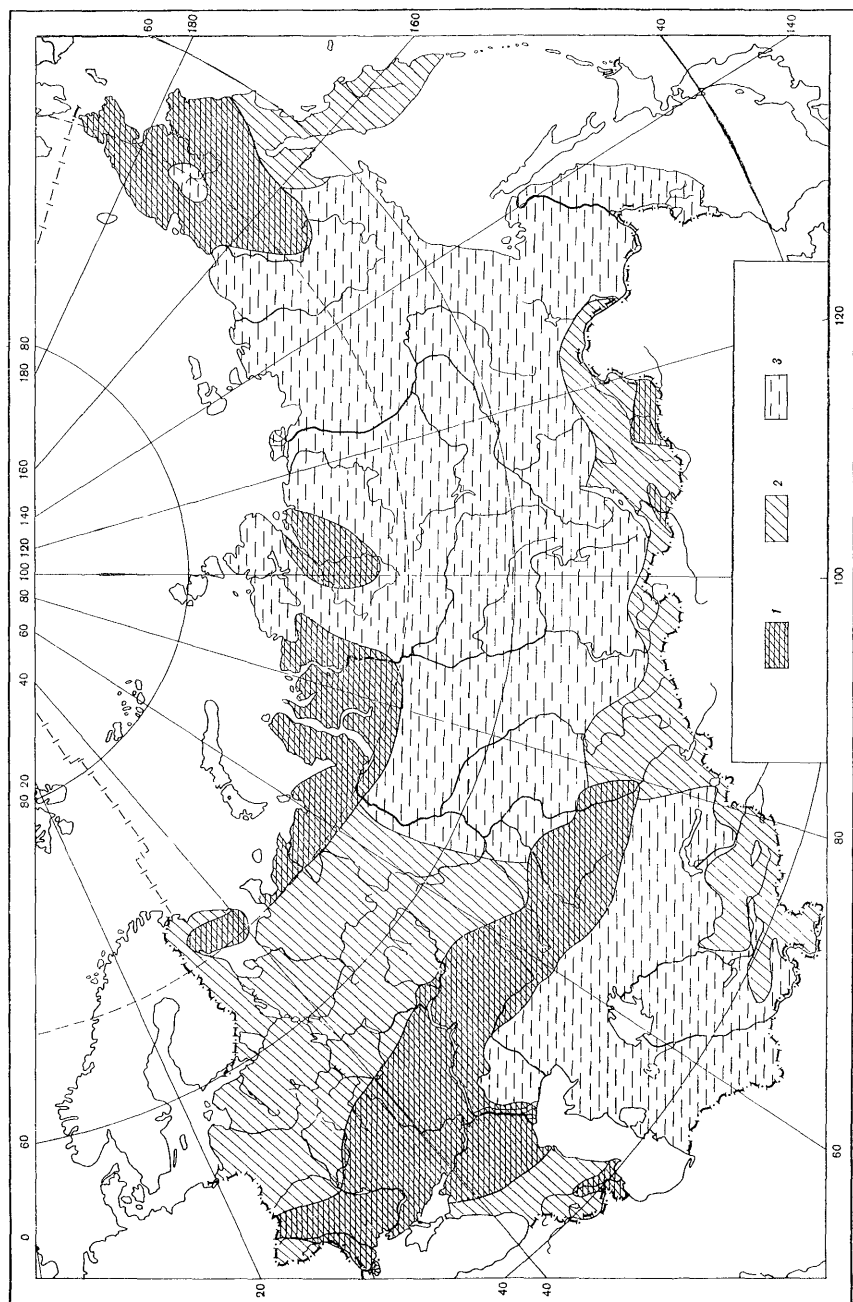


Рис. 194. Схema регионального управления популяциями волка в СССР

1 — жесткий контроль численности; 2 — умеренный контроль (с сохранением основы пространственной структуры на части территории); 3 — статус охотничьего животного

ского и соавторов [глава 5], показавшие «несовершенство» хищничества нетерриториальных зверей по сравнению с организованными стаями хищников. Поэтому в программах управления волком особое внимание должно быть обращено не только на слежение за уровнем численности зверей, возрастной, половой и экологической структурой их популяций, но также и на предотвращение даже локальных переуплотнений путем изъятия в первую очередь нетерриториальных зверей. Ведь именно эти звери составляют экологический резерв популяции и пополняют наиболее вредную категорию волков-синантропов.

Для практики контроля численности волка, благодаря новым исследованиям [см. Смирнов, Корытин, глава 7], следует рекомендовать наблюдения за половой и особенно возрастной структурой — отличным показателем состояния популяции. Так, увеличение доли прибылых и уменьшение среднего возраста взрослых зверей сигнализируют об ослаблении контроля над численностью. При управлении волком следует учитывать не только показатели структуры его популяций, но и маанировать способами регулирования численности, усиливая или ослабляя изъятие тех или иных возрастных и экологических групп из популяции (в связи с неодинаковой избирательностью разных способов). Нарушение стабильности пространственной, экологической структуры популяции волков и системы передачи традиций в стае для тех территорий, где нет задачи полного истребления зверей, может привести к увеличению числа «нетерриториальных» волков и особей, не владеющих навыками охоты на диких копытных [Овсяников, 1980].

Кроме того, со стабильностью волчьих территорий связан механизм пространственной регуляции отношений хищник—жертва. Это так называемый эффект «буферных зон», исследованный в США [Mech, 1977, 1979]. Предполагается, что в буферных зонах, на пограничных территориях соседних стай волков, создаются лучшие условия для выживания копытных из-за меньшего пресса хищников. Характер взаимодействия зверей соседних стай в буферных зонах, видимо, также важен в механизме саморегуляции населения волка. При проверке и дальнейшем исследовании выявленной особенности в наших условиях возможно использование ее в практике регулирования численности волка.

Для зон умеренного регулирования, а также территорий, где волк будет иметь статус охотничьего животного, главные усилия также должны концентрироваться на планомерном и, возможно, более полном изъятии «нетерриториальных» зверей, в то время как у оседлых животных подлежит регулированию в первую очередь приплод. Таким образом, там, где полное уничтожение волка невозможно или не обосновано экологически, желательно сохранять основу территориальной структуры популяции, и, в первую очередь, оседлых зверей, характеризующихся высокой организацией особей в группе и наиболее рациональным для биоценоза воздействием на диких копытных. На территориях жесткого регулирования, по мере сокращения ареала волка и обособления местных популяций хищника, следует переходить от регулирования численности в крупных регионах к управлению конкретными популяциями (глава 7).

Социально-экономические условия прямо и косвенно влияют на эффективность управления популяциями волка. Более 100 лет тому назад Л. П. Сабанеев [1877] говорил, что вспышки численности волка совпадали с периодами нарушения хозяйственной деятельности, войнами, когда охотники находились на фронте, и т. п. Последующее время подтвердило справедливость этих слов [Бибиков, 1980; Павлов, 1982]. Однако росту численности волков могут способствовать не только чрезвычайные и неуправляемые события, но и другие аспекты деятельности человека, которые прямо или косвенно способствуют ухудшению обеспеченности волков кормом. Это происходит при нарушении правил охоты и незаконной охоте, когда в угодьях образуется большое число дефектных особей и подранков, или при имеющих еще место случаях нарушения режима захождения падали и отбросов. Благоприятствуют волкам также и недостатки дисциплины при охране домашних животных и слабое внедрение апробированных приемов профилактики нападений волков на скот [Бологов, 1981]. Практические выводы из сказанного очевидны — необходимо максимально снизить доступность для волка указанных видов корма.

Экономическая сторона деятельности по регулированию численности волка еще никогда не анализировалась достаточно глубоко. Пожалуй, обсуждались только размеры вознаграждений за истребление хищников. А между тем возможны и другие пути поощрения охотников (значительное увеличение заготовительной стоимости шкуры волка, натуральное вознаграждение и др.) или пастухов, ветеринарных работников — за применение приемов профилактики и сбережения скота. В числе вопросов экономического порядка стоит задача обоснования и разработки гибкой системы эффективного стимулирования добычи волков при сокращенной их плотности, когда затраты труда специалистов, занятых контролем волка, возрастают во много раз. Научный анализ социально-экономических вопросов, связанных с волком, пока невозможен — здесь нужны специальные исследования с участием не только охотоведов и зоологов, но и экономистов. Оптимальные варианты необходимых решений могут быть найдены при проведении специальных научно-производственных разработок.

Моральные аспекты вопроса об ущербе от волка домашним животным также заслуживают внимания. Из-за недостатков учета этого ущерба отсутствуют вполне достоверные сведения о действительном его размере. Пожалуй, здесь особенно важно наладить четкий учет всех случаев нападения волков на скот, чтобы исключить возможности злоупотреблений и прикрытия нерадивых и нечестных хозяйственников, а также замалчивания случаев нападения хищников на домашних животных [Приклонский, глава 6].

Морально-этическая сторона отношения к волку и регулирование его численности имеет еще один немаловажный ракурс. Неслучайно, что из-за недостатка и неточности информации у общественности подчас складывалось неправильное понимание проблемы. Так было в 70-х годах, когда увлеченные идеями охраны природы, журналисты представили волка чуть ли не «благодетелем» человека. Тем более непонятным для общест-

венности стал крутой поворот — исключительно черные краски для образа хищника. Ведь сущность хищничества волка за эти годы не изменилась! Подобные смены тенденций, кроме вреда, ничего не приносят, а сами являются следствием отсутствия научно обоснованной и долговременной программы управления популяциями волка. Естественно, что принципы управления волком должны формироваться на основе результатов экологических и экономических исследований и соответствовать духу и букве Закона об охране животного мира и «Всемирной стратегии охраны природы».

Организационно-тактические основы долговременной программы управления популяциями волка состоят в концентрации усилий на территориях, где хищник находится в остром противоречии с интересами человека. Осуществление регионального принципа позволит не распылять средства для контроля по огромной территории, а использовать авторегуляторные способности, заложенные природой в самих популяциях хищника. В отличие от существующей ныне практики, когда из-за отсутствия гибкой шкалы прогрессирующего материального стимулирования, преследование волков в уменьшившихся популяциях неминуемо ослабевает (что и обуславливает новый рост их численности), региональные программы управления волком должны предусматривать такую организацию контроля, при которой формы и дозировки вознаграждения будут соответствовать трудности постоянного поддержания численности хищников на заданном уровне.

Наличие специальной службы управления волком для обеспечения систематического учета и контроля численности хищников позволит вырастить и постоянно сохранять кадры охотников-волчатников, без которых трудно рассчитывать на квалифицированное решение задачи. Речь идет не только о поддержании численности волков на заданном уровне и соответствующем конкретным целям чередовании методов регулирования, но и о грамотном воздействии на структуру их популяций, предотвращающем нежелательные сдвиги в сторону преобладания более вредных экологических форм, а также распространения волко-собак и одичавших собак.

Тактика и методы действий при реализации программы управления волком будут существенно отличаться по регионам с жестким и умеренным регулированием. На территориях первого типа при введении дифференцированных в зависимости от плотности вознаграждений в течение нескольких лет ареал волка может быть сокращен примерно вдвое, а на остальной территории реально поддержание численности на низком уровне без существенного нарушения пространственной структуры его населения. Для имеющихся здесь мощных охотничьих организаций не составит больших расходов содержание штата квалифицированных егерей и охотоведов, задачей которых будет слежение за волками, картирование их логовиц и изъятие излишка зверей.

В регионах умеренного регулирования (рис. 194), занимающих огромное пространства, из-за низкой средней плотности зверей трудно рассчитывать на обеспечение должной материальной заинтересованности егерей

Т а б л и ц а 100. Способы истребления волков в РСФСР (в %)

Год	Щенков на логовищах	На облавах	Отравленными приманками	С самолета	Капканами	Другими (и неустановленными) способами	Всего зверей, тыс.
1963	43,6	8,4	14,0	2,8	16,2	15,0	8,8
1964	41,1	8,2	16,8	2,9	13,5	17,5	7,8
1965	42,3	8,2	16,8	2,5	12,6	17,6	7,0
1966	42,6	8,3	17,4	1,8	12,2	17,7	6,0
1980	23,5	25,5	8,9	7,3	14,5	20,1	15,9

охотничьих обществ. Контроль численности и поддержание средней плотности волка не выше двух особей на 1 тыс. км² смогут обеспечить лишь государственные и промысловые хозяйства, краевые и областные охотуправления или инспекции путем широкого применения технических средств и в первую очередь авиации и мотонарт.

Для регионов, в которых волк получит статус охотничьего вида, мы рассчитываем на саморегуляцию численности в популяциях. Для тактики контроля первостепенное значение будет иметь наблюдение и своевременное изъятие зверей мигрантов с гор в предгорья и отдельных особей, специализирующихся на питании домашними животными. При значительном повышении приемной стоимости шкуры волка и натуральной компенсации животноводческими учреждениями труда охотников у последних будут достаточно веские стимулы для контроля численности волка и, в первую очередь особей, существующих за счет животноводства. Важное значение в регионах этого типа, как впрочем и в других, будет иметь максимально возможное сужение обеспеченности волка пищей и улучшение охраны домашних животных.

Способы регулирования численности. В период минимальной численности (1963—1966 гг.) почти половину добытых в РСФСР волков составляли щенки, взятые на логовищах¹. Второе и третье место занимала добыча с помощью капканов и отравленных приманок; на облавах уничтожали менее 10% общего числа волков, а авиацию практически не применяли (табл. 100).

В 1980 г. при возросшей численности и росте абсолютного числа зверей, добытых названными способами, втрое возросла доля волков, убитых на облавах и с помощью авиации, сократилось применение отравленных приманок, а в связи с дефицитом специалистов-волчатников вдвое уменьшилась доля взятых на логовищах щенков (в эту графу попадают добытые при летних охотах). В целом по СССР последнее время преобладают технические приемы истребления волка: в 1975 г. с вертолета добыто 33,4% зверей, с мотонарт — 5,2, с помощью отравленных приманок —

¹ В предыдущие десятилетия разорение логовищ также применялось очень широко, особенно в областях степной и лесостепной зон РСФСР [Ларин, 1962; Павлов, 1982].

5,5, т. е. почти половина их общего числа [Максимов, Гнедова, 1976]. Традиционные охотничьи приемы: облавы — 10,1, взятие щенков — 15,8, самоловы — теперь занимают явно подчиненное положение. Важно отметить, что за последние годы неуклонно увеличивается доля случайно добытых зверей, составившая в 1980 г. 24,7%. Это обстоятельство также подтверждает прогрессирующую утрату волком значения объекта охоты. Возрастные категории добытых случайно или несвязанным способом зверей являются естественным следствием, как справедливо указывает М. П. Павлов [1982], их высокой численности, а также, видимо, усилившихся перемещений.

В перспективе тенденция дальнейшей технизации способов регулирования численности волка, очевидно, сохранится, особенно за счет огромных пространств зоны умеренного регулирования. Вместе с тем для зоны жесткого регулирования, вероятно в ближайшем будущем, по мере уменьшения числа волков, произойдет постепенное восстановление традиций облавных охот, а также будет полезным увеличение доли «взятия щенков» на логовищах и увлекательных летних охот по выводкам — способов, на наш взгляд, весьма перспективных для сознательного формирования человеком менее вредных для народного хозяйства популяций. Это предложение требует серьезной научно-практической проверки в различных регионах. Для лесной зоны страны, особенно для областей с высокой лесистостью и бездорожьем, успех регулирования популяций волка во многом будет определяться тем, насколько быстро охотничьи организации сумеют возродить высокую культуру и мастерство организации приемов спортивной охоты на волка. Что касается применения отравленных приманок, то намевшееся сокращение его от 60-х к 80-м годам отражает настоятельную необходимость скорейшего полного запрета этого губительного для природы способа (глава 6).

В разработке методов ограничения численности волка ученые до сего времени практически не участвовали, если не считать рекомендаций по чередованию различных приемов по мере адаптации оставшихся зверей к тому или другому способу борьбы [Филимонов, 1980а; Макридин и др., глава 8]. Поставленная в стратегии управления задача направленного воздействия на структуру популяции должна исходить из лучшего знания экологии и поведения хищника. О важности использования повадок самого зверя для рационального управления его популяциями говорят многие [Наумов, 1978; Овсяников, 1980], по практических рекомендаций еще очень мало. На этом пути возможны неожиданные эффективные решения, поэтому, чтобы их приблизить, необходимо углубленное изучение экологии волка с использованием новых методов (радиотелеметрии, биохимических приемов оценки физиологического состояния животных-жертв, многодневных троплений, углубленного исследования коммуникаций и др.). И, конечно, важнейшей задачей остается слежение за численностью и усиление тесной связи научных исследований с практикой регулирования популяций волка.

Литература

- Абрамов К. Г. Волк серый в Сихотэ-Алинском заповеднике в условиях борьбы с ним.— В кн.: Науч.-методические записки. М.: Гл. Упр. по заповедникам, зоопаркам и зоосадам, 1940, вып. 6, с. 133—135.
- Абрамов К. Г. Копытные звери Дальнего Востока и охота на них. Владивосток: Примор. кн. изд-во, 1963. 132 с.
- Аверин Ю. В. Наземные позвоночные Восточной Камчатки. М., 1948. 220 с. (Тр. Кроноц. гос. заповедника: Вып. 1).
- Аверин Ю. В. О снежном баране на Камчатке.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951, т. 56, вып. 1, с. 15—26.
- Аверин Ю. В. Состояние охраны и численности хищников Молдавии.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: (Материалы Всесоюз. совещ.). М.: Наука, 1979, с. 3.
- Акаба Л. Х. У истоков религии абхазов. Сухуми: Алашара, 1979, с. 45—52.
- Алекперов Х. М. Млекопитающие юго-западного Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1966. 148 с.
- Александров В. Н. Экология кавказского оленя.— Тр. Кавк. гос. заповедника, 1968, вып. 10, с. 95—200.
- Алексеев В. П. Остеометрия. М.: Наука, 1966.
- Алисов Б. П., Полгарус В. В. Климатология. М.: МГУ, 1974. 299 с.
- Андреев Ф. В. К структуре глаза белого медведя.— В кн.: Экология и морфология белого медведя. М.: Наука, 1973, с. 99—107.
- Андреев Ф. В. Структурно-функциональные особенности глаза дельфинов и ластоногих.— В кн.: Новое в изучении китообразных и ластоногих. М.: Наука, 1978, с. 116—133.
- Андреев Ф. В. Строение глаза зубра и бизона.— В кн.: Зубр: (Морфология, систематика, эволюция, экология). М.: Наука, 1979, с. 389—398.
- Андрианов О. С., Мериц Т. А. Атлас мозга собаки. М.: Медгиз, 1959. 238 с.
- Андриасов А. Нашествие.— Охота и охотничье хоз-во, 1971, № 9, с. 31.
- Антипчук Ю. П. Функциональная морфология малого круга кровообращения некоторых наземных позвоночных: Автореф. канд. дис. Киев: Укр. с.-х. акад., 1967. 20 с.
- Антипчук Ю. П., Гибрадзе Т. А. К сравнительной морфологии кровеносных сосудов легких. Тбилиси: Мецниереба, 1973. 194 с.
- Арабули А. В. Влияние волка на численность кавказского оленя в Боржомском заповеднике.— В кн.: Копытные фауны СССР: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1975, с. 189—190.
- Ардикуца В. Дело о хищных зверях.— Охота и охотничье хоз-во, 1973, № 8, с. 47—48.
- Афанасьев А. В., Бажанов В. С., Корелов М. Н. и др. Звери Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1953. 536 с.
- Базенкин Г. Начеку быть надо.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 1, с. 10.
- Байков Н. А. В горах и лесах Маньчжурии. Пг.: Наша охота, 1914. 463 с.
- Бакеев Ю. Н. Изменение ареала и численности шакала на Северном Кавказе.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 2, с. 45—57.
- Банников А. Г. Млекопитающие Монгольской народной республики. М.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 117—121.
- Банников А. Необходимо пристальное внимание.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 9, с. 11—12.
- Банников А. Г. «Всемирная стратегия охраны природы» и охрана животного мира.— Природа, 1979, № 5, с. 24—28.
- Банников А. Г., Жирнов Л. В., Лебедева Л. С., Фандеев А. А. Биология сайгака. М.: Сельхозгиз, 1961. 336 с.
- Барабаш-Никифоров И. И. Звери юго-восточной части Черноморского центра. Воронеж: Воронеж. кн. изд-во, 1957, с. 168—173.
- Барабашвили Т. Шакал в Грузии.— Охота и охотничье хоз-во, 1979, № 6, с. 14—15.

- Барнев В., Никеров Ю.* Волк в Смоленской области.— Охота и охотничье хоз-во, 1979, № 2, с. 2—3.
- Беклемишев В. Н.* Пространственная и функциональная структура популяции.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1960, т. 65, вып. 2.
- Белоголовский Л. О.* Охотничье-промысловые богатства Чукотского и Анадырского районов.— Боец — охотник, 1937, № 7, с. 35—40.
- Бельский А. В., Овсякова Н. И.* Роль хищных млекопитающих в охотничьем хозяйстве.— В кн.: Экологические основы охраны и рац. использ. хищных млекопит.: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 13—15.
- Беме Л. Б.* Дикие звери северо-кавказского края. Пятигорск, 1936, с. 14—18.
- Берг Л. С.* Основы климатологии. Л.: Учпедгиз, 1938. 455 с.
- Бергашвили И. С.* Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. Тбилиси: Мецниереба, 1968. 137 с.
- Бибииков Д. И.* Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1967. 199 с.
- Бибииков Д. И.* Принципы управления популяциями волка в СССР.— В кн.: Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР: Тез. докл. I Всесоюз. конф. М., 1974, с. 70—71.
- Бибииков Д.* Совершенствовать программу борьбы с волком.— Охота и охотничье хоз-во, 1977, № 5, с. 8—9.
- Бибииков Д.* Стратегия управления.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 7, с. 5—7.
- Бибииков Д. И.* Многоплодие волка.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 11, с. 17.
- Бибииков Д. И.* Волк и человек: состояние проблемы.— В кн.: Поведение волка: Сб. науч. тр. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980, с. 30—38.
- Бибииков Д. И., Журнов Л. В.* О роли волков и собак в регуляции численности сайгаков.— В кн.: Копытные фауны СССР: (Экология, морфология, использование и охрана). М.: Наука, 1975, с. 190—191.
- Бибииков Д., Филимонов А.* Волк: проблема управления популяциями.— Охота и охотничье хоз-во, 1974, № 10, с. 5—7.
- Бибииков Д. И., Филонов К. П.* Волк в заповедниках СССР.— Природа, 1980, № 2, с. 80—87.
- Бибииков Д. И., Берендаев С. А., Лейсалис Л. А., Шеварц Е. А.* Природные очаги чумы сурков в СССР. М.: Медицина, 1973. 190 с.
- Бибиикова В.* Письма о волках.— Охота и охотничье хоз-во, 1979, № 10, с. 28—29.
- Бибиикова В.* Охотничье хозяйство Белгородской области.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 9, с. 4—6.
- Бизюкин В. С.* Истребление волков. Тамбов: Тамбов. правда, 1948. 48 с.
- Богданов М. Н.* Очерки природы Хивинского оазиса и пустыни Кызылкум. Ташкент: Тип., арендусмая Ф. В. Базилевским. 1882. 157 с.
- Боголюбский С. Н.* Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Сов. наука, 1959. 593 с.
- Бойков П. А.* Охота на волков и медведей. Томск. 1949. 103 с.
- Болденков С. В.* Волки на Украине.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 6, с. 4—5.
- Болденков С. В., Крайнев Е. Д.* Хищные млекопитающие фауны УССР.— В кн.: Экол. основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 15—16.
- Бологов В. П.* Поведение волков при нападении на домашних животных и профилактика ущерба животноводству.— В кн.: Поведение волка: Сб. науч. тр. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980, с. 147—157.
- Бологов В.* Волк и лось.— Охота и охотничье хоз-во, 1981, № 3, с. 12—13.
- Бондарев А. Я.* Распространение и добыча лося в Алтайском крае.— В кн.: Копытные фауны СССР: (Экология, морфология, использование и охрана). М.: Наука, 1975, с. 213—215.
- Бондарев А. Я.* Характеристика численности диких животных, их охрана и использование в Алтайском крае.— В кн.: Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края. Барнаул, 1975, с. 357—364.
- Бондарев А. Я.* Замечания к методике изучения системы «хищник — жертва» (на примере волка).— В кн.: Вопросы экологии и охраны природы. Кемерово: Кемеров. ун-т, 1979, с. 72—74.

- Бондарев А. Я.* Особенности размножения волков Алтайского края.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979, с. 89—90.
- Бондарев А. Я.* Влияние материального стимулирования на интенсивность добычи волков в РСФСР.— В кн.: Научно-организационные и практические вопросы охраны окружающей среды в Алтайском крае. Барнаул, 1980, с. 115—116.
- Бондарев А. Я.* О некоторых факторах, влияющих на численность волков в 60—70-е годы.— В кн.: Влияние хозяйственной деятельности человека на популяции охотничьих животных и среду их обитания. Киров, 1980, т. I, с. 56, 57.
- Борисенко Е., Пасецкий В.* Рокот забытых бурь.— Наука и жизнь, 1981, № 10, с. 97—103.
- Бородин А.* Усилить борьбу с волками.— Охота и охотничье хозяйство, 1979, № 7, с. 4—5.
- Бородина М. Н.* Млекопитающие Окского заповедника.— Тр. Окского гос. заповедника, 1960, вып. 3, с. 3—76.
- Бородина М. Н.* О численности и размещении лося в северо-западной части Мордовии в связи с необходимостью упорядочения его охраны и промысла.— Тр. Мордов. гос. заповедника, вып. 2. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 1964, с. 31—60.
- Браунер А. А.* Сельскохозяйственная зоология. Одесса: Госиздат Украины, 1923. 436 с.
- Бром И. П.* Легче истребление волков.— Тр. Противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока (Иркутск), 1960, т. 23, с. 126—135.
- Бромлей Г. Ф.* Гималайский медведь (*Selenarctos tibetanus*).— Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 4, с. 114—128.
- Бромлей Г. Ф.* Экология дикого пятипалого оленя в Приморском крае.— В кн.: Материалы по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М., 1957, с. 127—132.
- Бромлей Г. Ф.* Состояние популяций дикого пятипалого оленя и горала. Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1959. 96 с.
- Бромлей Г. Ф.* Медведи юга Дальнего Востока СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 119 с.
- Бромлей Г. Ф.* Горал.— В кн.: Копытные звери. М.: Лесная промышленность, 1977, с. 118—140.
- Брудин И. Д.* Волки — вредители бахчевых культур.— Природа, 1951, № 5, с. 69.
- Бруснев М.* Отчет начальника экспедиции на Новосибирские острова для оказания помощи барону Толлю.— Изв. АН. Отд-ние физ.-мат. наук. СПб., 1904, т. 20.
- Будыко М. И.* Климат в прошлом и будущем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 351 с.
- Бунге А.* Предварительный отчет об экспедиции на Новосибирские острова.— Изв. Рос. геогр. об-ва. СПб., 1887, т. 23.
- Вангенгейм Э. А.* Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропоновых отложений севера Восточной Сибири (по фауне млекопитающих). М.: Изд-во АН СССР, 1961. 182 с. (Тр. Геол. ин-та: Вып. 48).
- Васенко Е. П.* Экология и распространение сайги.— Тр. Госзаповедника Барса-Кельмес, 1950, вып. 1, с. 38—115.
- Ватолин Б. А.* О популяции волка в Брянской области и регулировании ее численности.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979, с. 91—93.
- Верещагин Н. К.* Опыты акклиматизации нутрии *Myocastor coypus homariensis Renger* на Юге СССР.— Тр. Аз. ФАН СССР, 1936, с. 155—174.
- Верещагин Н. К.* Хищные (Carnivora) из бипагадинского асфальта.— Тр. Естество-ист. музея АзССР, 1951, т. 4, с. 28—126.
- Верещагин Н. К.* Условия жизни и экологические группировки животных Кавказского перешейка.— В кн.: Животный мир СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1958, т. 5.
- Верещагин Н. К.* Млекопитающие Кавказа: (История формирования фауны). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 703 с.
- Верещагин Н. К., Русаков О. С.* Копытные Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 308 с.
- Ветлицын П. И.* О «ходовой» козе в Амурской области.— Природа и охота. М., 1902, февраль.
- Висячев Г. В.* Смотреть через прорезь

- прицела.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 9, с. 13.
- Владковский В.* Семинар в Белоруссии.— Охота и охотничье хоз-во, 1979, № 5, с. 31.
- Войлочников А. Т.* О взаимосвязях колонки с другими видами хищных зверей в биоценозах Амуро-Уссурийской тайги.— В кн.: Материалы к науч. конф., посвященной 50-летию ВНИИОЗ. Киров, 1972, ч. 2, с. 65—67.
- Воккей Г. Г.* Некоторые закономерности дифференцировки костного мозга скелета млекопитающих.— Тр. V Всесоюз. съезда анатомов, гистологов, эмбриологов, 1951, с. 257—266.
- Волковой М. Ф.* О связочном аппарате грудного отдела позвоночника некоторых млекопитающих.— Тр. Киев. вет. ин-та, 1940, т. 10, с. 23—34.
- Воронцов Н. Н.* Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих.— Бюл. МОИП. Отд. бпол., 1958, т. 63, вып. 2, с. 5—36.
- Врангель Ф. П.* Путешествие по северным берегам Сибири и по Ледовитому морю. Совершены в 1820, 1821, 1823 и 1824 гг. экспедицией, состоящей под начальством флота лейтенанта Фердинанда фон-Врангеля. СПб.; 2-е изд. М.: Главсевморпуть, 1941, т. 1; 1948, т. 2. 456 с.
- Вырыпаев В. А.* *Canis lupus L.* в западной части Чаткальского хребта.— В кн.: Первый междунар. териол. конгр.: Реф. докл. М.: ВИНТИ, 1974, т. 1, с. 130.
- Вырыпаев В. А.* О поведении волка во время его групповых охот на копытных.— В кн.: Групповое поведение животных: Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1976, с. 55—56.
- Вырыпаев В. А.* Трофические связи волка в лесных биоценозах Тянь-Шаня.— В кн.: Биоэкологические исследования еловых лесов Прииссыккуля. Фрунзе: Илим, 1979.
- Вырыпаев В. А.* Об охотничьем поведении волка (*Canis lupus*) в Тянь-Шане.— Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 12, с. 1870—1874.
- Гавриш В. Ф., Донауров С. С.* Волк в Беловежской пуще.— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 4, с. 904—924.
- Гамбарян П. П.* Бег млекопитающих. Л.: Наука, 1972. 334 с.
- Гамбарян П. П., Орловский Г. Н., Протопопова Т. Г.* и др. Работа мышц при разных видах локомоции кошки и приспособительные изменения органов движения в семействе Felidae.— Тр. ЗИН АН СССР, 1970, т. 42, с. 270—298.
- Гаросс В. Я.* Влияние рысей и волков на латвийскую популяцию косули.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979., с. 257—261.
- Гатлих В. С.* Роль волка в биогеоценозах Белорусского Полесья.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 94—95.
- Геллер М. Х.* Взаимоотношения в системе хищник — жертва тундровых биогеоценозов.— В кн.: Биологические проблемы Севера. 6-й симпозиум. Якутск, 1974, вып. 1, с. 108—114.
- Гентнер В. Г.* Фауна позвоночных Бадхыза (Южный Туркменистан). Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1956, с. 5—334.
- Гентнер В. Г., Пасимович А. А., Банников А. Г.* и др. Млекопитающие Советского Союза. М.: Вышп. шк., 1961, т. 1. 776 с.
- Гентнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б.* и др. Млекопитающие Советского Союза. М.: Вышп. шк., 1967, т. 2, ч. 1, с. 123—193.
- Гентнер В. Г., Слудский А. А.* Млекопитающие Советского Союза. М.: Вышп. шк., 1972, т. 2, ч. 2, с. 134—139.
- Гидаялов Ю. X.* К экологии волка (*Canis lupus L.*) в Азербайджане.— Изв. АН АЗССР. Сер. биол. наук, 1970, № 1, с. 50—56.
- Гиммельрейх Г. А.* Мышечный аппарат глотки собаки.— Науч. тр. Укр. с.-х. акад., 1977, вып. 190, с. 113—116.
- Глушков В. М.* Опыт выявления размеров гибели лесей от волков и других причин.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 99—100.
- Голгофская К. Ю., Криковцова Л. Ф.* Зоогенные изменения лесной растительности в Кавказском заповеднике.— В кн.: Роль животных в функционировании экосистемы: Материалы совещ. М.: Наука, 1975, с. 115—116.
- Голгофская К. Ю., Кудактин А. Н., Бибиков Д. И.* К проблеме изучения трофических связей хищники — копыт-

- ные — пастбища на Северо-Западном Кавказе.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 25—27.
- Гольцман М. Е., Паузов Н. П., Никольский А. А.* и др. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht).— В кн.: Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977, с. 5—69.
- Гордиук Н. М.* Особенности экологии копытных животных Башкирского заповедника. Уфа, 1980. 402 с.
- Грачев Ю. А., Федосенко А. К.* О взаимоотношениях медведей и волков в Джунгарском Алатау.— В кн.: Экология, морфология, охрана и использование медведей: Материалы совещ. М.: Наука, 1972, с. 36—39.
- Громов Е. И.* Питание волка в Сихотэ-Алинском заповеднике.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 101—103.
- Громов Е. И., Матюшкин Е. Н.* К анализу конкурентных отношений тигра и волка в Сихотэ-Алине.— Науч. докл. выпущ. шк. Биол. науки, 1974, № 2, с. 20—25.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А.* и др. Млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: ЗИН АН СССР, 1963, т. 2, вып. 82, с. 641—2000.
- Губарь Ю. П.* Современное состояние численности волка в РСФСР.— В кн.: Экология, охрана и использование хищных млекопитающих в РСФСР: Сб. науч. тр. ЦНИИ Главохоты РСФСР. М., 1982, с. 28—47.
- Гублер Е. В., Генкин А. А.* Применение непараметрических критериев в медико-биологических исследованиях. Л.: Медицина, 1973, с. 1—142.
- Гурский И. Г.* Волк юга Европейской части СССР: (Опыт эколого-морфологического изучения популяций). Автореф. канд. дис. Одесса: Одес. ун-т, 1969, с. 1—28.
- Гурский И. Г.* Гибридизация волка с собакой в природе.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 80, вып. 1, с. 131—136.
- Гурский И. Г.* Волк в северо-западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение).— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, вып. 3, с. 29—38.
- Гусев О.* Против идеализации природы.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 11, с. 25—27.
- Гусев О.* Как быть с волком? — Охота и охотничье хоз-во, 1981, № 5, с. 138—144.
- Даль С. К.* Животный мир Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1954, т. 1, с. 36, 37, с. 150, 151.
- Даль В.* Толковый словарь живого великорусского языка. М.: Гос. изд-во ипостр. и нац. словарей, 1956, т. I, с. 232—233.
- Данилкин А.* Охота волчье-собачьих гибридов на козюль.— Охота и охотничье хоз-во, 1979, № 3, с. 18—19.
- Данилов Д. Н.* Способы истребления волков. М.: Заготиздат, 1945. 52 с.
- Данилов П. И., Туманов И. Л.* Репродуктивные циклы самцов некоторых куньих (*Mustelidae*).— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 6, с. 874—880.
- Данилов П. И., Туманов И. Л.* Куньи северо-запада СССР. Л.: Наука, 1976. 255 с.
- Данилов П. И., Ивангер Э. В., Белкин В. В., Николаевский А. А.* Изменение численности охотничьих зверей Карелии по материалам зимних маршрутных учетов.— В кн.: Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1978, с. 128—159.
- Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л.* Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 462 с.
- Даш Я., Хрусталева С. И.* Промысел волка в Монгольской народной республике.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1978, с. 103—104.
- Дашевский А. И.* Близорукость. Л.: Медгиз, 1948 с.
- Дворячкин А. В.* Влияние волков зимой на численность лосей Нижнего Приамурья.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 104—105.
- Дежкин В. В.* Предисловие.— В кн.: М. П. Павлов. Волк. М.: Лесн. пром-сть, 1982, с. 3—6.
- Дементьев Г. П.* Волк. М.; Л.: Внешторгиздат, 1933. 32 с.
- Демчугов Н.* Сообразительный волк.—

- Охота и охотничье хоз-во, 1957, № 6, с. 62.
- Депере Ш.* Превращение животного мира. Пг.: Тип. М. Стасюлевича, 1915, с. 1—269.
- Джакашев Ш.* Морфология области позвоночно-берных соединений.— Тр. Алма-Атин. вет. зоотехн. ин-та, 1949, т. 6, с. 120—140.
- Джанашвили А. Г.* Материалы к изучению распространения хищных (Fissipedia) в Грузии.— Тр. Тбили. зоопарка, 1949, т. 2, с. 15—17.
- Динник Н. Я.* Кавказский олень.— В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. М., 1904, вып. 6.
- Динник Н. Я.* Истребление дичи в горах Кубанской области.— Природа и охота, 1909, кн. 10/11, с. 69—78.
- Динник Н. Я.* Звери Кавказа. Тифлис, 1910, ч. 1. 246 с.
- Динник Н. Я.* Звери Кавказа. Тифлис, 1914, ч. 2, с. 416—448.
- Диомидова И. А., Папфилова Е. П., Суслина Е. С.* Методика исследования волосных фолликулов у овец. М.: Ин-т морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, 1960, с. 1—38.
- Добрымислов А.* Скотоводство в Тургайской области. Оренбург: Тургайский вол. ком., 1895. 291 с.
- Дорогой И. В., Придатко В. И.* О новых и редких видах птиц и млекопитающих острова Врангеля.— Вестн. зоологии, 1981, № 3, с. 45—49.
- Дружинин А. Н.* К вопросу о строении и эволюции локтевого сустава млекопитающих.— Докл. АН СССР. Н. С., 1936, т. 12, № 5, с. 239—244.
- Дружинин А. Н.* Основные этапы эволюционного развития парных конечностей позвоночных четверногих.— Тр. V Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951, с. 149—155.
- Друри И. В.* Дикий северный олень Советской Арктики и Субарктики. М.; Л.: Главсевморпутъ, 1949. 79 с.
- Дубровский В. Ю.* Заметки о летней экологии волка в Костромской области.— В кн.: Поведение волка: (Сб. науч. тр.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980, с. 123—127.
- Дулицкий А. И., Кормилицын А. А.* Взаимоотношения волка и копытных.— В кн.: Копытные фауны СССР: (Экология, морфология, использование и охрана). М.: Наука, 1975, с. 193—195.
- Дулькейт Г. Д.* Значение рыси и росомахи как хищников в природном комплексе алтайской тайги.— В кн.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны. М.: МОИП, 1953, с. 147—152.
- Дулькейт Г. Д.* Охотничья фауна, вопросы и методы оценки производительности охотничьих угодий Алтайско-Саянской горной тайги.— Тр. гос. заповедника «Столбы», 1964, вып. 4, с. 5—354.
- Дулькейт Г. Д., Козлов В. В.* Материалы к фауне млекопитающих заповедника «Столбы».— Тр. гос. заповедника «Столбы», 1958, с. 168—189.
- Дуров В.* Волки и копытные в Кавказском заповеднике.— Охота и охотничье хоз-во, 1974, № 7, с. 12—13.
- Дуров В. В.* Объем изъятия и возрастная структура популяции кабана на Западном Кавказе.— В кн.: Копытные фауны СССР: (Экология, морфология, использование). М.: Наука, 1980, с. 239—241.
- Дымин В. А., Юдаков А. Г.* Воздействие рыси на промысловую фауну Верхнего Приамурья.— В кн.: Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья. Хабаровск, 1967, с. 164—166.
- Дюков Н.* Джейран.— Охотник, 1930, № 12, с. 24—25.
- Егоров О. В.* Дикие копытные Якутии. М.: Наука, 1965. 258 с.
- Егоров О. В., Лабугин Ю. В.* Материалы по питанию крупных хищных млекопитающих северо-востока Якутии.— В кн.: Позвоночные животные Якутии. Якутск, 1964, с. 51—59.
- Ежов А. И.* Выравнивание и вычисление рядов распределений. М.: Госстатиздат ЦСУ СССР, 1961, с. 1—336.
- Елисеев Н.* Охотничье хозяйство России в новой пятилетке.— Охота и охотничье хоз-во, 1972, № 2, с. 1—2.
- Елисеев Н., Клоков К., Сыроечковский Е.* Волк и его будущее.— Охота и охотничье хоз-во, 1973, № 5, с. 3—6.
- Елисеев Н., Плотников Д.* Борьба с волками в РСФСР.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 9, с. 12—13.
- Есипова И. К.* Морфологические параллели в исследовании кровеносных сосудов и классификация последних (введение).— В кн.: Очерки по гемодинамической перестройке сосудистой стенки. М.: Медицина, 1974, с. 3—18.

- Железнов Н.* Не в защиту волка.— Сов. Чукотка, 1978, 22 сент.
- Железнов Н. К.* Распространение, экология, охрана и рациональное использование диких копытных Чукотки: Автореф. канд. дис. М.: Всесоюз. с.-х. ин-т заоч. образования МСХ СССР, 1980, с. 3—35.
- Живогченко В. И.* Заселение тигром территории Лазовского заповедника и взаимоотношения его с леопардом и волком.— Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 1, с. 130—139.
- Жирнов Л. В.* Дзэрэн.— В кн.: Копытные звери. М.: Лесн. пром-сть, 1977, с. 62—78.
- Жирыков В. А.* Влияние крупных хищников на популяции диких млекопитающих в Алма-Атинском заповеднике.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979, с. 37—39.
- Жумадиллов А., Махмутов С.* Волк в Казахстане.— Охота и охотничье хоз-во, 1979, № 4, с. 10—11.
- Заблаюцкая Л. В.* Опыт регулирования численности лося в Приокско-Террасном заповеднике и на окружающей его территории.— В кн.: Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1964, сб. 1, с. 156—173.
- Заблаюцкая Л. В.* Причины гибели лосей в различных географических районах.— В кн.: Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967, сб. 3, с. 105—129.
- Забусов Г. Н., Маслов А. П.* Опыт эволюционно-морфологической классификации чувствительных окончаний.— В кн.: Проблемы морфологии периферической нервной системы. Казань, 1961, с. 41—58.
- Забусов Г. Н., Маслов А. П.* Рецепторы пединуозных (обычных) волос.— Арх. анатомов, гистологов и эмбриологов, 1971, № 8, с. 65—75.
- Завацкий Б.* Волк в Саяно-Шушенском заповеднике.— Охота и охотничье хоз-во, 1981, № 7, с. 16—18.
- Завацкий Б. П., Гушин Н. Н.* Взаимоотношения крупных хищников и копытных Западного Саяна зимой.— В кн.: Копытные фауны СССР: Тез. докл. М.: Наука, 1980, с. 158—159.
- Закон Союза Советских Социалистических Республик об охране и использовании животного мира.— Известия, 1980, 27 июня, с. 2. Принят 25 июня 1980 г.
- Замозных Д. В.* Некоторые особенности экологии волка в Гурьевской области.— В кн.: Поведение волка: (Сб. науч. тр.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980, с. 77—89.
- Замалхаева И. М.* Об изменчивости волосяного покрова волка.— Экология, 1979, № 3, с. 99—101.
- Закидов Т. Э., Костин В. П.* Материалы по экологии и распространению волка в Узбекистане.— Узб. биол. журн., с. 23—31.
- Зверев М.* Пресечь волчий «налог».— Охота и охотничье хоз-во, 1976, № 12, с. 9.
- Зверев М.* Нужны решительные меры.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 2, с. 8—9.
- Зворонных Г.* Усилить борьбу с волками.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 7, с. 7—8.
- Зворыкин Н. А.* Что должен делать охладчик. М.: КОИЗ, 1931. 80 с.
- Зворыкин Н.* Повадки животных. М.; Л.: КОИЗ, 1934. 60 с.
- Зворыкин Н. А.* Бригадная охота с флажками. М.: КОИЗ, 1935. 46 с.
- Зворыкин Н. А.* Волк и борьба с ним. М.; Л.: КОИЗ, 1936. 120 с.
- Зворыкин Н. А.* Повадки животных. М.; Л.: КОИЗ, 1939. 179 с.
- Зворыкин Н. А.* Сказочный зверь.— В кн.: Волки и их истребление. М.: Воениздат, 1950, с. 9—46.
- Злобин Б.* О бродячих собаках. Охота и охотничье хоз-во, 1971, № 9, с. 30—31.
- Золотарев А. М.* Пережитки тотемизма у народов Сибири. Л.: Ин-т народов Севера, 1934, с. 43.
- Зырянов В. А.* Влияние хищных млекопитающих на популяции диких северных оленей Таймыра.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 40—41.
- Зырянов А. Н.* К экологии рыси и россомахи в Красноярском крае.— Тр. заповедника «Столбы», 1980, вып. 12, с. 3—28.
- Иванов В. В.* Реконструкция индоевропейских слов и текстов, отражающих культ волка.— Изв. АН СССР. Сер. лит. и яз., 1975, т. 34, № 5, с. 399—408.
- Иванов П. Д.* Истребление волков в Ленинградской области.— В кн.: Промы-

- словая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР. Л., 1963, вып. 2, с. 277—282.
- Иванов Ф. В.* Судьба волка в Рязанской области.— Тр. Окск. гос. заповедника, 1967, вып. 7, с. 65—67.
- Ивантер Э. В., Троицкий Г. А.* Охотничьи богатства северных лесов. Петрозаводск: Карелия, 1967. 283 с.
- Измайлова И. В.* Рентгенологическое определение возраста животных по степени окостенения скелета.— Вестн. рентгенологии и радиологии, 1935, вып. 6, т. 15, с. 51—55.
- Изменения климата. Л.: Гидрометеоздат, 1980. 360 с.
- Иохельсон В. И.* Очерк зверопромышленности и торговли мехами в Колымском округе.— В кн.: Тр. Якут. экспедиции, снаряженной на средства И. М. Сибирякова. СПб.: Вост.-Сиб. отд.-ние Рус. геогр. о-ва, 1898, отд. III, т. 10, ч. 3. 167 с.
- Исаков Ю. А.* Ареал и популяция у птиц и млекопитающих: Докл., предст. ... д-ра биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1963.
- Ишадов Н. И.* Численность и поведение волка в Каракумах.— В кн.: Вопросы териологии: Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977, с. 213—220.
- Ишадов Н.* Миграция шакала в Центральные и Заунгузские Каракумы.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 135—136.
- Ишадов Н.* Особенности размещения волка в Туркмении.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материал Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 108—109.
- Ишунин Г. И.* Млекопитающие (Хищные и копытные).— В кн.: Фауна УзССР. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961, т. III, с. 28.
- Ишунин Г. И.* Хищные.— В кн.: Экология и хоз. знач. позвоночных животных юга Узбекистана (бассейн Сурхандарьи). Ташкент: Фан, 1964. 157 с.
- Ишунин Г. И.* Сезонные изменения в питании пустынного волка (заповедник Аралшайгамбар).— Уз. биол. журн., 1966, т. I, с. 56—57.
- Ишунин Г. И.* Экология позвоночных животных хребта Нуратау. Ташкент: Фан, 1970, с. 140—160.
- Ишунин Г. И.* Заповедник Аралшайгамбар и его фауна. Ташкент: Узбекистан, 1973. 36 с.
- Каал М. И.* О некоторых проявлениях экологической специализации при устраивании логов у волков в Эстонии.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979, с. 109—110.
- Каверзнев В. Н.* Волки и их истребление. М.; Л.: КОИЗ, 1933. 112 с.
- Казаринов А.* Амурский тигр.— Охота и охотничье хоз-во, 1979, № 11, с. 22—23.
- Казневский П. Ф.* Волк в Хоперском заповеднике.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979, с. 110—112.
- Калецкая М. Л.* Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием водохранилища.— В кн.: Рыбинское водохранилище. М.: МОИП, 1953, с. 95—124.
- Калецкая М. Л.* Экология и хозяйственное значение лося на бережьях Рыбинского водохранилища.— Тр. Дарвин. гос. заповедника, 1961, вып. 7, с. 175—246.
- Калецкая М. Л.* Волк и его роль как хищника в Дарвинском заповеднике.— Тр. Дарвин. гос. заповедника, 1973, вып. 11, с. 41—58.
- Капранов Л. Г.* Тигр, изюбрь, лось.— В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры ССРСР. Н. С., Отд. зоол. М.: МОИП, 1948, вып. 14. 128 с.
- Караев А. И.* Чукотско-Анадырский край.— Экон. жизнь Дальнего Востока, 1926, № 4, с. 137—153; № 5, с. 137—146.
- Кардо-Сысоев К. Н.* Об эволюции органов зрения в мире животных и о развитии рефракции у них.— Сов. вестн. офтальмологии, 1935, вып. 1, с. 3—24.
- Карцов Г.* Беловежская пушча. Ее исторический очерк, современное охотничье хозяйство и высочайшие охоты. СПб., 1903.
- Касагкин В. И.* Размещение и трофические связи волка в Астраханском заповеднике.— В кн.: Материалы науч. сессии, посвящ. 50-летию Астрах. гос. заповедника. Астрахань, 1968, с. 183—184.
- Касагкин В. И.* К экологии хищных млекопитающих дельты Волги.— Тр. Астрах. гос. заповедника, 1970, вып. 13, с. 347—362.
- Касьяненко В. Г.* Анализ скелета предплюсны некоторых млекопитающих.—

- Тр. Ин-та зоологии АН УССР, 1948, т. I, с. 58—69.
- Касьяненко В. Г.* Приспособительные изменения в органах движения в связи с различной опорой и функцией: Тез. VI Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1958, с. 63—68.
- Кауфман О. Я.* Сосудистая стенка и сосуды как система. Регуляция кровообращения.— В кн.: Очерки по гемодинамической перестройке сосудистой стенки. М.: Медицина, 1971, с. 19—36.
- Кириков С. В.* Исторические изменения животного мира нашей страны в XII—XIX вв. Изменения в полосе широколиственных лесов и лесостепи европейской части СССР.— Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1952, № 6, с. 34—48.
- Кириков С. В.* Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII—XIX вв.): Степная зона и лесостепь. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 175 с.
- Кириков С. В.* Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 346 с.
- Кистляковский А. Б.* Хищники и охотничье хозяйство.— Вестн. зоологии АН УССР, 1971, № 3, с. 3—10.
- Клевезаль Г. А., Клейнберг С. Е.* Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Климов А. Ф., Акаевский А. И.* Анатомия домашних животных. М.: Сельхозгиз, 1955, т. 2. 456 с.
- Клинггер В. П.* Животные в античном и современном суверии. Киев: тип. Унта св. Владимира, 1914. 232 с.
- Клыков В. И.* Морфофункциональный анализ локтевого сустава некоторых копытных: Автореф. канд. дис. Киев, 1978. 21 с.
- Клягис Б. Д.* Фиалковая железа голубых песцов.— В кн.: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по хим. коммуникации животных. М.: Изд-во АН СССР, 1979, с. 12.
- Ковешникова А. К.* Проблемы функциональной морфологии двигательного аппарата. Л.: Медгиз, 1956. 118 с.
- Кожешников В. В.* Двенадцать зимних сезонов борьбы с волками в районе Мордовского заповедника.— В кн.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны. М.: МОИП, 1953, с. 136—139.
- Козло П. Г.* Дикая кабан. Минск: Ураджай, 1975. 223 с.
- Козло П. Г.* Особенности развития внутренних органов волка.— Экология, 1981, № 3, с. 89—92.
- Козло П. Г., Пачкаев В. И.* О влиянии хищников на популяции диких парнокопытных животных.— В кн.: Интенсификация охотничьего хозяйства в системе лесного хозяйства: Материалы науч.-практ. конф. Минск: Ураджай, 1975, с. 76—77.
- Козлов В. В.* Экология волка в связи с организацией борьбы с ним в госзаповедниках.— Науч.-методические записки. М.: Гл. упр. по заповедникам, 1949, вып. XIII, с. 57—71.
- Козлов В. В.* Методика количественного учета волка.— В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 104—124.
- Козлов В. В.* Некоторые итоги борьбы с волками в государственных заповедниках.— В кн.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны. М.: МОИП, 1953, с. 103—116.
- Козлов В. В.* Волк и способы его истребления. М.: Сельхозгиз, 1955. 85 с.
- Козлов В. В.* Волки лесостепей Сибири и их истребление. Красноярск: Кн. изд-во, 1966. 129 с.
- Козлов В. В.* Волк.— Охота и охотничье хозяйство, 1968, № 1, с. 19—23.
- Колл Г.* Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Комаров А. В., Лавов М. А.* Таяжный волк и дикие копытные.— Охота и охотничье хозяйство, 1968, № 7, с. 22—23.
- Кочич А. М.* Динамика годичных изменений численности охотничье-промысловой фауны Центрально-Лесного государственного заповедника.— Тр. Центр.-Лесн. гос. заповедника, 1937, вып. 2, с. 409—438.
- Корелов М. Н.* Птицы Казахстана. Алмата: Изд-во АН КазССР, 1962, т. 2, с. 488—707.
- Коржуев П. А.* О морфофизиологических особенностях сельскохозяйственных и диких животных.— В кн.: Тр. конф., посвящ. 40-летию Великой Октябрьской социалистической революции, 8—14 окт. 1957 г., 1959, т. 1, с. 699—702.
- Коржуев П. А., Никольская И. С.* Количество костного мозга у северного оленя.— Докл. АН СССР, 1960, т. 134, № 1, с. 225—228.
- Коржуев П. А., Глазова Т. Н., Алякринская И. О., Каладарова М. П.* Коли-

- чественное и качественное распределение костного мозга у взрослых собак.— Космич. биология и медицина, 1968, т. 2, с. 51—55.
- Корнеев А. П.* Вовк та його знищення. Київ; Харьків, 1950. 404 с.
- Корнеев А. П.* История промысла диких зверей на Украине. Киев: Изд-во КГУ, 1953. 38 с.
- Корыгин С. А.* Сравнительная характеристика способности к ориентации с помощью обоняния у животных семейства псовых.— Тр. Киров. с.-х. ин-та, 1970, т. 22, вып. 52, с. 43—33.
- Корыгин С. А.* Влияние различных запахов на поведение зверей.— Тр. ВНИИ охотничьего хоз-ва и звероводства, 1976, вып. 26, с. 174—364.
- Корыгин С. А.* Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во МГУ, 1979. 224 с.
- Костин В. П.* Материалы по фауне млекопитающих левобережья Аму-Дарьи и Устюрта и очерк распределения видов позвоночных животных.— Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН УзССР, 1956, вып. 8, с. 7—77.
- Котов В. А.* Питание рыси в Кавказском заповеднике.— Тр. Кавк. гос. заповедника, 1958, вып. 4, с. 214—217.
- Котов В. А.* Искусственные солонцы Кавказского заповедника.— Тр. Кавк. гос. заповедника, 1960, вып. 6, с. 53—57.
- Котов В. А.* Борьба с волками в Кавказском заповеднике.— Тр. Кавк. гос. заповедника, 1965, вып. 8, с. 182—184.
- Котов В. А., Рябов Л.* Скреживание волка с собакой.— Охота и охотничье хоз-во, 1959, № 1, с. 32.
- Котов В. А., Рябов Л. С.* Промысловые и ценные млекопитающие предгорных и горных районов Краснодарского края.— Тр. Кавк. гос. заповедника, 1963, вып. 7. 238 с.
- Коток В. С.* Морфология и электрофизиология мышц бедра и голени с учетом особенностей кинематики тазовых конечностей некоторых млекопитающих: Автореф. канд. дис. Киев: Ин-т зоологии АН УССР, 1976. 32 с.
- Кочетков В. В.* Наблюдения за охотничьим поведением волка в средней России.— В кн.: Поведение волка: (Сб. науч. тр.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980, с. 129—135.
- Кочетков В. В., Соколов А. А.* Питание волка в Центрально-Лесном государственном заповеднике.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 112—114.
- Крайслер Л.* Тропами карибу. М.: Мысль, 1968. 328 с.
- Кравков С. В.* Глаз и его работа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 531 с.
- Крамер Г.* Математические методы статистики. М.: Мир, 1975. 648 с.
- Кронит Я.* Гибриды волка и собаки.— Охота и охотничье хоз-во, 1971, № 11, с. 46.
- Крохмаль Г.* Поиск волчьего логова.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 4, с. 20—21.
- Крушинский Л. В.* Экстраполяционные рефлексы как элементарная основа рассудочной деятельности у животных.— Докл. АН СССР, 1958, т. 121, вып. 4, с. 762—765.
- Крушинский Л. В.* Формирование поведения животных в норме и патологии. М.: Изд-во МГУ, 1960, с. 264.
- Крушинский Л. В.* Генетика и фенотипика поведения животных.— В кн.: Актуальные проблемы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966, с. 91—114.
- Крушинский Л. В.* Есть ли разум у животных? — Природа, 1968, т. 8, с. 2—15.
- Крушинский Л. В.* Социальные и биологические факторы развития человека.— Вопр. философии, 1972, № 9, с. 111.
- Крушинский Л. В.* Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1977. 268 с.
- Крушинский Л. В.* Поведение волков.— В кн.: Поведение волка: (Сб. науч. тр.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980, с. 6—13.
- Крушинский Л. В., Дашевский Б. А., Сотская М. Н.* и др. Исследование элементарной рассудочной деятельности волков (*Canis lupus L.*).— Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 6, с. 915—924.
- Крушинский Л. В., Пажетнов В. С., Шубкина А. В.* Изучение рассудочной деятельности бурых медведей.— В кн.: Экология, морфология и охрана медведей в СССР. М.: Главприрода МСХ СССР, 1981, с. 12—13.
- Крючков В. С.* Распространение и численность волка.— В кн.: Биологическое райопирование Новосибирской области (в связи с проблемами природноочаговых инфекций). Новосибирск: Наука, 1969, с. 179—181.

- Кудактин А. Н.* Соотношение численности копытных и волка в Кавказском заповеднике.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 199—200.
- Кудактин А.* Волк на Западном Кавказе.— Охота и охотничье хозяйство, 1977, № 9, с. 18—19.
- Кудактин А. Н.* Об избирательности охоты волка на копытных в Кавказском заповеднике.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 3, с. 19—28.
- Кудактин А. Н.* Охотничьи повадки волков.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979а, с. 116.
- Кудактин А. Н.* Территориальное размещение и структура популяции волка в Кавказском заповеднике.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979б, т. 84, вып. 2, с. 56—65.
- Кудактин А. Н.* О поведении волков в условиях заповедной экосистемы.— В кн.: Поведение волка: (Сб. науч. тр.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980, с. 90—102.
- Кудактин А.* Нетерриториальные волки.— Охота и охотничье хозяйство, 1981, № 9, с. 16—17.
- Кудактин А. Н.* Охотничьи повадки волков на Западном Кавказе.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 1, с. 24—30.
- Кузнецов Б. А.* Звери Киргизии. М.: МОИП, 1948. 225 с.
- Кузьмина И. Е.* Формирование териофауны Северного Урала в позднеантропогене.— Тр. ЗИН АН СССР, 1971, т. 49, с. 44—121.
- Куклин С. А.* Животный мир: Общий обзор.— В кн.: Челябинская область. Челябинск, 1939, т. 1.
- Кульбицкий В. В.* Охота волков за моими собаками и охота моих собак за волками.— Охотничьи просторы. М.: Физкультура и спорт, 1967, № 25, с. 113—125.
- Кучеренко С. П.* Волки в тайге Приамурья.— В кн.: Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья. Хабаровск, 1967, с. 177—179.
- Кучеренко С. П.* Хищные млекопитающие Сихотэ-Алиня.— Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1974, т. 17 (120), с. 107—119.
- Кучеренко С. П., Зубков Ю. М.* Волк юга Дальнего Востока.— Охота и охотничье хозяйство, 1980, № 1, с. 20—23.
- Лабутин Ю. В.* Хищники как фактор изменения численности зайца-беляка.— В кн.: Исследования причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии. М.: Наука, 1960, с. 192—209.
- Лабутин Ю. В.* Хищники Верхоянья и их значение в динамике численности промысловых грызунов: Автореф. канд. дис. Якутск: Якут. фил. СО АН СССР, 1962. 20 с.
- Лабутин Ю. В.* Млекопитающие Якутии.— Отчет. Лаб. зоологии Якут. фил. СО АН СССР, 1965, с. 368—377.
- Лабутин Ю. В.* Волк.— В кн.: Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971, с. 364—377.
- Лабутин Ю. В.* Географические особенности питания волка и лисицы.— В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск: Наука, СО, 1972, с. 413—415.
- Лабутины Ю. В.* Биофаунистические материалы по млекопитающим Табалахской впадины.— В кн.: Экология мелких млекопитающих Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1975, с. 34—56.
- Лабутины Ю. В., Попов М. В.* Изменения численности косули Лено-Вилюйского междуречья как следствие антропогенного фактора и погодных условий.— В кн.: Природа Якутии и ее охрана. Якутск: Кн. изд-во, 1972, с. 72—82.
- Лавин-Гудолл Дж и Г.* Невинные убийцы. М.: Мир, 1977. 176 с.
- Лавов М. А.* Влияние волка и рыси на диких копытных Восточной Сибири.— В кн.: Материалы к науч. конф., посвящ. 50-летию ВНИОЗ. Киров, 1972, ч. II, с. 112—115.
- Лавов М. А.* Распространение и примерная численность копытных зверей в Красноярском крае.— Тр. заповедника «Столбы», 1975, вып. 10, с. 339—347.
- Лазаревский В. М.* Об истреблении волком домашнего скота и дичи и об истреблении волка. СПб., 1876, с. 1—71.
- Лангев И. П.* Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1958. 285 с.
- Ларин С. Л.* Современное распространение волков и способы их истребления по зонам и областям РСФСР.— В кн.: Рационализация охотничьего промы-

- сла. М.: Центросоюз, 1962, вып. 10, с. 47—61.
- Лесгафт П. Ф.* О значении толчков и сотрясений в организме человека и животных.— Изв. Биол. лаб. СПб., 1896, т. 1, вып. 4, с. 1—8.
- Лесгафт П. Ф.* О различных типах конечностей млекопитающих.— Изв. биол. лаб., 1897, т. 2, вып. 1, с. 41—53.
- Лецинская Е. М.* Сезонные изменения кожного покрова млекопитающих.— Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 3, с. 434—442.
- Линг Х. И.* Изменения в распространении кабана в Советской Прибалтике за последние столетия.— В кн.: Ежегодник О-ва естествоиспытателей при АН ЭстССР. Таллин, 1955, с. 176—200.
- Литвинов В. Ф., Ильясевич В. А., Дунины В. Ф.* Роль хищников в гибели диких копытных.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 44—46.
- Лихачев Г. Н.* Охотничье хозяйство Верхнеобского лесного массива.— Изв. Сиб. краевой науч. охотничье-промысловой ст., 1930, вып. 1, с. 85—107.
- Лустин В., Пуцатов П.* Акчинское охотничье хозяйство.— Бюл. Окружного совета Всесарм. военно-охотничьего о-ва Турк ВО, Ташкент, 1957, № 5.
- Лынов Ю. С., Савич О. В.* Роль волка в природном комплексе малого заповедника.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979, с. 119—120.
- Маак Р. К.* Путешествие по долине р. Усури. СПб., 1861, т. 1, с. 136—137.
- Майкова-Строганова В. С.* Возрастные особенности окостенения системы нижней конечности на собаках.— Вестн. рентгенологии, 1939, т. 23, № 5, с. 9.
- Макарова О. А.* Некоторые данные о размерении и численности волка в Мурманской области.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979, с. 120—121.
- Максимова И., Гнедова А.* Итоги 1975 года.— Охота и охотничье хоз-во, 1976, № 12, с. 10—11.
- Макридин В. П.* Материалы по биологии волка в тундрах Ненецкого национального округа.— Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 11, с. 1719—1728.
- Макридин В. П.* Волк на Ямальском севере.— Зоол. журн., 1962, 41, вып. 9, с. 1413—1417.
- Макридин В. П.* О распространении и биологии россомахи на Крайнем Севере.— Зоол. журн., 1964, с. 43, вып. 11, с. 1688—1692.
- Макридин В.* Не разводить волков, а вести хозяйство.— Охота и охотничье хоз-во, 1968, № 8, с. 18—19.
- Макридин В.* За правильное отношение к волку.— Охота и охотничье хоз-во, 1973, № 11, с. 8—10.
- Макридин В. П.* Полярный волк. Охота и охотничье хоз-во, 1976, № 4, с. 10—12.
- Макридин В. П.* Волк.— В кн.: Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесн. пром-сть, 1978, с. 8—50.
- Макридин В. П.* Полярный волк и его влияние на оленеводство и диких копытных.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 123—125.
- Малафеев Ю.* Рысь на Среднем Урале.— Охота и охотничье хоз-во, 1974, № 9, с. 18—19.
- Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В., Добринский Л. Н., Борискин Г. Ф.* Соотношение полов и размеры стаи у волка в Свердловской области.— В кн.: Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1980, с. 72—73.
- Маликов Н.* Защитить оленей от собак.— Охота и охотничье хоз-во, 1968, № 10, с. 46.
- Манзий С. Ф.* Запастье млекопитающих в процессе эволюции.— Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 1, с. 139.
- Манзий С. Ф.* Запастье млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей: Автореф. докт. дис. Киев: Отд-ние общ. биологии АН УССР, 1959. 32 с.
- Манзий С. Ф.* О рессорно-тормозных приспособлениях запастья млекопитающих.— Архив анатомов, гистологов и эмбриологов, 1961, № 10, с. 42—51.
- Мантейфель П. А.* Жизнь пушных зверей. 2-е изд. М.: Госкультпросветиздат, 1948. 96 с.
- Мантейфель П. А.* Заметки натуралиста. М.: Учпедгиз, 1961. 190 с.
- Мантейфель П. А., Ларин С. А.* Волк и его истребление. М.: Л.: Физкультура и спорт, 1949, с. 3—56.

- Марсо Жак.* Волк и собака.— Наука и жизнь, 1969, № 3, с. 138—141.
- Магюшкин Е. Н.* Расселение изюбра на приморских склонах северного Сихотэ-Алиня.— Зоол. журн., 1967, т. 46, № 5, с. 749—753.
- Магюшкин Е. Н.* Рысь, ее настоящее и будущее.— Охота и охотничье хоз-во, 1974а, № 11, с. 20—22.
- Магюшкин Е. Н.* Крупные хищники и падальщики среднего Сихотэ-Алиня.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974б, т. 79, вып. 1, с. 5—21.
- Магюшкин Е. Н., Астафьев А. А., Зайцев В. А.* и др. История, современное состояние и перспективы охраны тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике.— В кн.: Хищные млекопитающие: Сб. науч. тр. М.: ЦНИЛГлавохота РСФСР, 1981, с. 76—118.
- Махоткин Г. О.* К вопросу об упорядочении охотничьего промысла.— Сев. Азия, 1926, кн. 5—6, с. 50—62, 133—136.
- Мельник К. П.* Некоторые механические свойства и гистоструктурные особенности компакты трубчатых костей конечностей копытных.— В кн.: Механизмы передвижения и ориентации животных. Киев: Наук. думка, 1968, с. 117—121.
- Мельник К. П.* Особенности строения и биомеханика скелета конечностей у млекопитающих с различным типом локомоции.— В кн.: Материалы 4-го Всесоюз. совещ. по бионике. М.: Наука, 1973, т. 6, с. 164—169.
- Мельник К. П.* Особенности строения и биомеханические свойства скелета конечностей млекопитающих. В кн.: Локомоция животных и биомеханика опорно-двигательного аппарата. Киев: Наук. думка, 1979, с. 31—36.
- Мерцц П. А.* Волк в Воронежской области: (Экология хищника, организация борьбы).— В кн.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны: (Биотехнические мероприятия). М.: МОИП, 1953, с. 117—135.
- Мигулин А. А.* Звірі УССР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1938, 421 с.
- Миддендорф А. Ф.* Путешествие на север и восток Сибири.— В кн.: Север и Восток Сибири в естественно-историческом отношении, ч. II. Сибирская фауна, Отд. 5. СПб., 1869, с. 310.
- Миллер В. С.* Очерки арийской мифологии в связи с древнейшей культурой. М.: Тип. Ф. Б. Миллера, 1876, с. 143—144.
- Мишин А.* Определение понятия «конкуренция» у животных.— В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 55—81.
- Михель Н. М.* Промысловые звери Северо-Восточной Якутии. Л.: Главсевморпуть, 1938. 93 с.
- Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971, с. 211—344.
- Монин А. С., Шишков Ю. А.* История климата. Л.: Гидрометеиздат, 1970. 351 с.
- Мороз В. Ф., Манзий С. Ф.* Морфофункциональный анализ передних конечностей млекопитающих. Киев: Наук. думка, 1978. 134 с.
- Москвин Н.* Волк Молого-Шекенинского междуречья.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 2, с. 26—28.
- Мухамедгалиев Ф. М.* Биоморфология дыхательной системы млекопитающих.— Тр. Алма-Атинск. Зоотехн. ин-та, 1949, т. 6, с. 87—119.
- Мягинг Л.* Охота в Эстонии. Таллин: Миссельхоз ЭССР, 1965. 62 с.
- Насимович А. А.* Барс на Западном Кавказе.— Природа и социалист. хоз-во, 1941, сб. 8, ч. 2, с. 260—265.
- Насимович А. А.* Новые данные по экологии росомахи в Лалландском заповеднике.— Тр. Лалланд. гос. заповедника. М., 1948, вып. 3, с. 107—124.
- Наумов Н. П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 202 с.
- Наумов Н. П.* Биология волка.— В кн.: Млекопитающие СССР. / Ред. В. Г. Гептнер и Н. П. Наумов. М.: Высш. шк., 1967, т. II, ч. I, с. 146—193.
- Наумов Н.* Нужны глубокие исследования.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 9, с. 10—11.
- Негматов Н. Н., Соколовский В. М.* Капиталистская волчица в Таджикистане и легенды Евразии.— В кн.: Памятники культуры. Новые открытия. Письменность. Искусство. Археология. М.: Наука, 1975, с. 438—458.
- Никитенко М. Ф.* К развитию структуры — зрительного анализатора у млекопитающих.— В кн.: Науч. тр. ВУЗов ЛитССР. М.: Медицина, 1964, № 5, с. 35—38.
- Никифоровский Н. Л.* Простонародные приметы и поверья, суеверные обряды и обычаи, легендарные сказания о

- лицах и местах, Витебск: губ. Типолит., 1897.
- Никольский А. А., Полярков А. Д.* Применение биоакустических методов в полевых исследованиях биологии млекопитающих.— В кн.: Управление поведением животных: Докл. участн. Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1977, с. 222—223.
- Новиков Г. А.* Хищные млекопитающие фауны СССР.— В кн.: Определители по фауне СССР. М.; Л.: ЗИН АН СССР, 1956, № 62. 294 с.
- Новиков Г. А., Айрапетьянц А. Э., Пучинский Ю. Б.* и др. Звери Ленинградской области. Л.: ЛГУ, 1970. 359 с.
- Новиков А. И.* Описание зимней охоты на волков в наездку.— Природа и охота, 1879, т. 1, ч. 2, с. 34—44.
- Новиков Ю.* Не волк, не собака.— Юный натуралист, 1975, № 10, с. 55—56.
- Носков В.* Волки Бурятии.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 11, с. 3.
- Овсяюкова Н. И.* О роли волка в северном оленеводстве.— В кн.: Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия, 1975, с. 134—138.
- Овсянников Н. Г.* Элементы социальной организации волка: значение для контроля над численностью.— В кн.: Поведение волка: (Сб. науч. тр.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980, с. 39—59.
- Огнев С. И.* Звери восточной Европы и северной Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1934, т. 2. 776 с.
- Огнев С. И.* Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947, т. 5. 809 с.
- Огнев С. И.* Календарь охоты. М.: МОИП, 1963. 408 с.
- Осмоловская В.* Не забыть старый опыт.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 8, с. 6—7.
- Осмоловская В. И., Приклонский С. Г.* Среднерусский волк (распределение, численность и его взаимоотношения с человеком).— Бюл. МОИП. Отд. биологии, 1975, т. 80, вып. 1, с. 117—130.
- Очиров Ю. Д., Башанов К. А.* Млекопитающие Тувы. Кызыл: Тувин. кн. изд-во, 1975. 140 с.
- Паавер К.* Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1965. 502 с.
- Павлов И. П., Петрова М. Н.* Анализ некоторых сложных рефлексов собаки. Относительная сила нервных центров и их зарядание.— В кн.: Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.: Наука, 1973, с. 219—224.
- Павлов М. П.* О волках-людоедах.— В кн.: Охотничьи просторы. М.: Физкультура и спорт, 1965, с. 106—113.
- Павлов М. П.* О поведении волков в Вятских лесах.— В кн.: Поведение охотничьих животных. Киров: Волго-Вятск. кн. изд-во, 1976, с. 51—52.
- Павлов М. П.* Волк. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 208 с.
- Палванязов М.* Питание и практическое значение хищных зверей Устюрта.— Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР, 1972, № 2, с. 32—37.
- Палванязов М.* Хищные звери пустынь Средней Азии. Нукус: Каракалпакстан, 1974. 320 с.
- Паллас И. С.* Краткое физическое и топографическое описание Таврической области. СПб., 1795. 72 с.
- Патков С.* Экономический быт государственных крестьян и инородцев Тобольского округа Тобольской губернии. СПб., 1893, ч. III.
- Паулин А. В.* Усилить борьбу с волком в Якутии.— В кн.: Природа Якутии и ее охрана. Якутск, 1965, с. 162—164.
- Пачосский И.* Ответ на ответ г-на Калинин.— Псовая и ружейная охота, 1902, кн. VI, с. 147—151.
- Песцов М. В.* Очерк путешествия по Монголии и северным провинциям Внутреннего Китая.— Изв. Зап.-Сиб. отд. Рус. геогр. о-ва. Омск, 1883, кн. 5. 348 с.
- Переу А., Владковский В.* Проблема волка в Белоруссии.— Охотник. Информ. бюл. Военно-охот. о-ва МО СССР, 1980, № 2, с. 16—19.
- Песков В.* Дикая жизнь.— Комсомольская правда, 18 января 1976, с. 4.
- Петской П. Г., Пичугин Ю. В., Синявина А. И.* О морфологии и функции фиалковой железы у песцов.— В кн.: Вопросы биологии промысловых животных и организации охотничьего хозяйства. Киров: Тр. Киров. с.-х. ин-та, 1974, т. 28, с. 129—139.
- Печенюк А. Д.* Влияние волков на популяцию пятнистых оленей Хоперского заповедника.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 134—132.

- Пилипчук О. Я.* Сравнительный анализ сочленовных поверхностей суставных отростков пояснично-крестцовых позвонков некоторых млекопитающих.— Вестн. зоологии, Киев, 1976, № 3, с. 24—28.
- Пилипчук О. Я.* Морфологический и биомеханический анализ локомоторной роли пояснично-крестцового отдела позвоночника некоторых млекопитающих.— В кн.: Локомоция животных и биомеханика опорно-двигательного аппарата. Киев: Наук. думка, 1979, с. 36—41.
- Пилигович С.* Полнее использовать пушные ресурсы.— Охота и охотничье хоз-во, 1972, № 12, с. 5—7.
- Плеске Ф. Д.* Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова. СПб., 1887. 538 с.
- Поликушин В.* Бродячие собаки — большое зло.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 10, с. 30.
- Полкова И. Ф., Попков А. С.* Птицы и млекопитающие Закавказского заповедника.— Тр. зап. Азербайджана, 1965, вып. 1. 242 с.
- Полов М. В.* Фауна мелких млекопитающих восточной части Лено-Вилюйского междуречья (долина Кенкеме).— В кн.: Экология мелких млекопитающих Якутии. Якутск: Наука, 1975, с. 57—117.
- Полов М. В.* Определитель млекопитающих Якутии. Новосибирск: Наука, 1977. 423 с.
- Порченко Л. А., Кишинский А. А., Чернышевский Ф. Б.* Млекопитающие Коряцкого нагорья. Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 130 с.
- Постников С. А., Теплов В. П.* К вопросу об изменениях в экологии волка и об усилении борьбы с ним в Европейской части РСФСР.— Тр. Окск. гос. заповедника (Вологда), 1960, вып. 3, с. 93—104.
- Потапов Л. П.* Волк в старинных народных поверьях и приметах узбеков.— Ин-т этнографии им. П. Н. Миклухо-Маклая АН СССР: (Краткие сообщения), 1958, вып. 30, с. 135—142.
- Поляков А. Д.* Некоторые черты поведения волков, выявленные методом тропления.— В кн.: Поведение волка: (Сб. науч. тр.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980, с. 111—122.
- Пржевальский Н. М.* Путешествие в Уссурийском крае 1867—1868 гг. М.: Соцгиз, 1937. 319 с.
- Пржевальский Н. М.* Монголия и страна тапугтов. Трехлетнее путешествие в Восточной части Нагорной Азии. СПб.: Имп. Рус. геогр. о-во, 1875. М.: Географгия, 1946, т. 1. 333 с.
- Пржевальский Н. М.* Из Зайсана через Хами в Тибет и на верховья Желтой реки. М.: ОГИЗ, 1948. 406 с.
- Приклонский С. Г.* Зимний маршрутный учет охотничьих животных.— Тр. Окск. гос. заповедника, 1973, вып. 9, с. 35—62.
- Приклонский С. Г.* Резко сократить численность.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 8, с. 6.
- Приклонский С. Г.* Опыт оценки количественного воздействия крупных хищников на популяции копытных Европейской части СССР.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: (Материалы Всесоюз. совещ.). М.: Наука, 1979, с. 56—58.
- Приклонский С. Г., Осмоловская В. И.* Еще раз об отношении к волку. Охота и охотничье хоз-во, 1975, № 9, с. 14—16.
- Природа и охота.* 1877, 1879.
- Прохоров Б.* Во дворе жила собака.— Неделя, 1978, 20—26 февраля.
- Прусайте Я. А.* Питание и размножение волков в Литве.— Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1961, т. 1 (24), с. 190—191.
- Пурина В. А., Касьянов В. А.* Биомеханика крупных кровеносных сосудов человека. Рига: Зинатне, 1980. 260 с.
- Раков Н. В.* О роли волка и других хищников в ограничении численности сайгака.— Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1955, т. 4, с. 56—66.
- Раков Н. В.* О факторах смертности кабана и его взаимоотношениях с хищниками Приамурья.— Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 8, с. 1220—1228.
- Раков Н. В.* Факторы смертности изюбря и его взаимоотношения с хищниками в Приамурье.— В кн.: Копытные фауны СССР: Тез. докл. М.: Наука, 1975, с. 202—203.
- Раков Н. В.* О роли хищников в ограничении численности копытных в Приморье.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: (Материалы Всесоюз. конф.). М.: Наука, 1979, с. 58—59.
- Раун Д., Стэнли С.* Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.
- Реймерс Н. Ф.* Экологические сукцессии

- и промысловые животные.— В кн.: Охотоведение. М., 1972, с. 67—108.
- Роговский П. Я.* Таз млекопитающих в сравнительно-анатомическом и функциональном освещении: Автореф. докт. дис. Киев, 1973, с. 1—47.
- Романов А. А.* Пушные звери Ленско-Хатангского края и их промысел.— В кн.: Тр. п.-и. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Серия «Промысл. хоз-во». Л.: Главсевморпуть, 1941, вып. 17, с. 95—112.
- Россолимо О. Л.* Изменение численности и размещения волка в Московской области.— В кн.: Тр. Зоол. музея МГУ, 1968, т. 10, с. 130—138.
- Россолимо О. Л., Долгов В. А.* Закономерности изменчивости черепа волка (*Canis lupus L.*) на территории СССР.— *Acta theriologica*, 1965, vol. 10, № 12, с. 195—207.
- Рубцова Е. С.* Материалы по языку и фольклору эскимосов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 555 с.
- Руковский Н. Н.* Селективность трофической деятельности хищных млекопитающих и ее значение в охотничьем хозяйстве.— В кн.: Фауна и экология животных» (Тр. МГУИ им. В. И. Ленина; Ч. 2). 1976, с. 3—16.
- Руковский Н. Н.* По следам лесных зверей. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 55 с.
- Руковский Н. Н., Куприянов А. Г.* Некоторые особенности распространения волка на Онежском полуострове.— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 10, с. 1593—1596.
- Румянцев Б. Д., Хураськин Л. С.* Новые данные о гибели Каспийского тюленя от волков.— В кн.: II съезд Всесоюз. териологического о-ва: (Тез. докл.). М.: Наука, 1978, с. 187.
- Русанов Я.* Не бойтесь полностью уничтожить волков.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 9, с. 10.
- Русанов О. С.* Хищники как фактор динамики численности копытных на Северо-Западе СССР.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: (Материалы Всесоюз. совещ.). М.: Наука, 1979, с. 61—62.
- Рутелеский Г. Л.* Промысловые млекопитающие Челюскина и пролива Вилькицкого.— В кн.: Промысловые млекопитающие восточного побережья Таймырского полуострова (Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Серия «Промысловые хоз-во»; вып. 8). Л.: Главсевморпуть, 1939.
- Рыбакова С. И.* Особенности компактно-го вещества диафиза трубчатых костей после ампутации.— Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1966, т. 50, вып. 2, с. 66—71.
- Рыковский А. С.* Волк — враг серьезный.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 7, с. 8—9.
- Рыковский А. С.* Наблюдения за особенностями поведения волков в Белоруссии.— В кн.: Поведение волка: (Сб. науч. тр.). М.: 1980, с. 104—110.
- Рябов Л.* Гибриды волка с собакой.— Охота и охотничье хоз-во, 1963, № 11, с. 29—30.
- Рябов Л. С.* Волко-собачьи гибриды в Воронежской области.— Бюл. МОИП. Отд. биологии, 1973а, т. 78, вып. 6, с. 25—38.
- Рябов Л. С.* Волк в прихоперских лесах.— Бюл. МОИП. Отд. биологии, 1973б, т. 78, вып. 3, с. 12—16.
- Рябов Л. С.* Отношение хоперских волков к домашним животным и диким копытным.— Бюл. МОИП. Отд. биологии, 1974, т. 79, вып. 3, с. 6—15.
- Рябов Л. С.* Новые данные о волках и их гибридах с собаками в Воронежской области.— Бюл. МОИП. Отд. биологии, 1978а, т. 83, вып. 3, с. 39—45.
- Рябов Л. С.* Волк и волко-собачьи гибриды.— Охота и охотничье хоз-во, 1978б, № 8, с. 7—9.
- Рябов Л. С.* Бродячие и одичавшие собаки в Воронежской области.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979а, т. 84, вып. 4, с. 18—27.
- Рябов Л. С.* Волк (*Canis lupus*) на востоке Воронежской области.— Зоол. журн., 1979б, т. 58, вып. 4, с. 564—569.
- Рябов Л. С., Вибиков Д. И.* Пустует ли экологическая ниша волка? — Природа, 1982, № 3, с. 26—30.
- Сабанеев Л. П.* Волк.— Природа, 1877, № 2, 331 с.
- Савинов В. Н.* Охотничьи звери и птицы Алтайского края. Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1953. 96 с.
- Савинов В. Н.* Охотничьи угодья Алтайского края. Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1962. 97 с.
- Сапоженков Ю. Ф.* К распространению и экологии волка (*Canis lupus*) в Туркмении.— В кн.: Науч.-техн. информ. ВНИИОЗ (Киров), 1963, вып. 5 (8), с. 34—38.

- Сатуни К. А.* Обзор исследования млекопитающих Кавказского края.— Зап. Кавк. отд. Рос. геогр. о-ва, 1903, т. 24, вып. 2, с. 1—63.
- Сатуни К. А.* Обзор млекопитающих Закаспийской области.— Зап. Кавк. отд. Рус. геогр. о-ва, т. 25. Тифлис, 1905.
- Сатуни К. А.* Млекопитающие Кавказского края. Тифлис, 1915, т. 1, с. 228—246.
- Сириденко П. А.* Запасание корма животными. Киев: Изд-во АН УССР, 1957. 155 с.
- Северцов С. А.* Хищник и жертва.— В кн.: Памяти академика А. Н. Северцова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. II, ч. 4, с. 5—59.
- Семенов Б. Т.* Волки Архангельской области и их истребление. Архангельск: Архан. кн. изд-во, 1954. 56 с.
- Семенов Б. Т.* К биологии среднерусского лесного волка.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: (Материалы Всесоюз. совещ.). М.: Наука, 1979, с. 136—137.
- Семенов Б. Т.* Распространение, численность и значение волка на Европейском Севере СССР.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: (Материалы Всесоюз. совещ.). М.: Наука, 1979, с. 137—138.
- Семенов Б.* Волки наступают.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 8, с. 4—5.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И.* Дикая северный олень на Кольском полуострове.— Тр. Лапл. гос. заповедника, 1948, вып. 2, с. 3—90.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И.* Северный олень. М.: Наука, 1977. 91 с.
- Серебровский П. В.* Животный мир неогена.— В кн.: Животный мир СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, т. I, с. 47—78.
- Сергачев И. Н.* Млекопитающие БССР. Минск: Изд-во АН БССР, 1955. 341 с.
- Сергачев И. Н.* Волк.— В кн.: Млекопитающие Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1961, с. 74—80.
- Скалон В. Н.* О некоторых промысловых млекопитающих Бодайбинского района Иркутской области.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951, т. 56, вып. 4, с. 42—49.
- Слепов Е. М.* Охотничье-промысловые звери Кубани. Краснодар: Краснодар. кн. изд-во, 1956. 64 с.
- Словцов И. Я.* Позвоночные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии. М., 1892. 78 с.
- Слоном А. Д.* Инстинкт. М.; Л.: Наука, 1967. 160 с.
- Слоном А. Д.* Среда и поведение: (Формирование адаптивного поведения). Л.: Наука, 1976. 209 с.
- Слудский А. А.* Волк и борьба с ним в Казахстане. Алма-Ата: Казгосиздат, 1937. 45 с.
- Слудский А. А.* Отряд хищные.— В кн.: А. В. Афанасьев и др. Звери Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1953, с. 383—398.
- Слудский А. А.* Кабан: (Морфология, экология, хозяйственное и эпизоотологическое значение, промысел). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 249 с.
- Слудский А.* Собаки и дичь.— Охота и охотничье хоз-во, 1961, № 6, с. 25—26.
- Слудский А. А.* Взаимоотношения хищников и добычи (на примере антилоп и других животных и их врагов).— Тр. Ин-та зоол. АН КазССР (Алма-Ата), 1962, т. 17, с. 24—143.
- Слудский А. А.* Джуты в евразийских степях и пустынях.— В кн.: Материалы по фауне и экологии паземных позвоночных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963, с. 5—88.
- Слудский А. А.* Проблема «хищник — жертва» в охотничьем хозяйстве Казахстана.— Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970, с. 467—471.
- Слудский А. А.* Рысь (биология).— В кн.: В. Г. Гентнер, А. А. Слудский. Млекопитающие Советского Союза. Хищные: (Гиены и кошки). М.: Высш. шк., 1972, т. 2, ч. 4, с. 411—457.
- Слудский А. А., Федосенко А. К.* Волк — *Canis lupus L.*, 1758.— В кн.: Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1981, т. 3, ч. 4, с. 8—57.
- Смирнов А.* Не пора ли объявить войну волку? — Охотник Алтая, 1924, с. 9—10.
- 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.
- Смирнов В. С., Горыгин Н. С.* Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1979, с. 1—78.

- Смирнов В. С., Корыгин Н. С., Монахов В. Г.* Возрастная структура популяций промысловых хищников и ее анализ.— Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1981.
- Смирнов М. Н.* Кабан в Бурятии.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 6, с. 16—17.
- Смирнова О. В., Голенкова П. Ф.* Зоогенные изменения в травяном покрове Воронежского госзаповедника.— В кн.: Роль животных в функционировании экосистем: Материалы совещ. М.: Наука, 1975, с. 95—97.
- Собанский Г. Г.* Марал (*Cervus elaphus sibiricus* Sev.) Алтай: Автореф. канд. дис. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР, 1974, с. 3—25.
- Собанский Г. Г.* К эволюции марала.— В кн.: Терриология. Новосибирск: Наука, 1974, т. 2, с. 327—329.
- Собанский Г. Г.* Состояние запасов марала в Горно-Алтайской автономной области: — В кн.: Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края. Барнаул, 1975, с. 296—298.
- Собанский Г. Г.* Факторы, лимитирующие численность алтайского марала.— Тр. Алтайск. гос. заповедника (Барнаул), 1977, вып. 4, с. 169—187.
- Собанский Г. Г.* Зимнее размещение лоса в Алтайском крае (миграции, стадность, численность).— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 82, вып. 4, 1977а, с. 29—36.
- Собанский Г. Г.* Избирательная элиминация в популяции маралов на Алтае в результате ранней зимы 1976/77 г.— Экология, 1979, т. 1, с. 99—101.
- Собанский Г. Г., Холод М. Д.* Гибель маралов (*Cervus elaphus sibiricus* Sev.) в районе Телецкого озера (Северо-Восточный Алтай) в многоснежную зиму 1965/66 г.— В кн.: Терриология. Новосибирск: Наука, 1972, т. 1, с. 425—429.
- Собанский Г., Сопин Л., Макаров О.* Волк на Алтае.— Охота и охотничье хоз-во, 1976, № 5, с. 12—14.
- Соколов А. А.* Волк. М.: Заготиздат, 1951. 88 с.
- Соколов В. Е.* Кожный покров млекопитающих. М.: Наука, 1973. 487 с.
- Соколов В. Е.* Химическая коммуникация млекопитающих.— В кн.: Успехи современной терриологии. М.: Наука, 1977, с. 229—255.
- Соколов В. Е.* Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1979. 528 с.
- Соколов В. Е., Кузнецов Г. В.* Суточные ритмы активности млекопитающих. М.: Наука, 1978. 264 с.
- Соколов Г. А.* Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 256 с.
- Соколова З. П.* Культ животных в религиях. М.: Наука, 1972. 213 с.
- Сокольский С. М.* Дикий северный олень в верховьях Печоры.— В кн.: Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия, 1975, с. 178—181.
- Сокур И. Т.* Млекопитающие фауны Украины: Автореф. канд. дис. Харьков, 1961. 23 с.
- Соловьев Д. К.* Волк и его истребление. М.: КОИЗ, 1925. 86 с.
- Соломагин А. О.* Благородный олень русской лесостепи.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974, т. 79, вып. 1, с. 54—64.
- Соломагин А. О.* Место волка в биоценозах Центральной России. Экологическая ниша волка в Усманском бору.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования млекопитающих: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 139—142.
- Сотская М. Н.* Сравнительный анализ элементарной рассудочной деятельности по тесту способности к экстрополации направления движения пищевого раздражителя у представителей сем. Canidae. Автореф. канд. дис. М.: МГУ, 1978. 20 с.
- СССР в цифрах в 1979 году. Краткий статистический сборник. М.: Статистика, 1980, с. 7—224.
- Старухин А.* Шла собака по аллее... — Правда, 1981, 11 янв.
- Строганов С. У.* Звери Сибири: (Хищные). М.: Изд-во АН СССР, 1962. 457 с.
- Субботин А. М.* Взаимоотношения копытных и хищных в центральной части Хамар-Дабана.— В кн.: Копытные фауны СССР: (Экология, морфология, использование и охрана): Тез. докл. М.: Наука, 1975, с. 204—205.
- Сугомиров Г., Поляков А., Сапгаев В., Семенов А.* Охотничье хозяйство Якутии.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 3, с. 1—4.
- Сыроечковский Е. Е.* Биологические ресурсы Сибирского севера. М.: Наука, 1974. 358 с.
- Сыроечковский Е. Е.* Проблема дикого северного оленя в СССР на современном этапе.— В кн.: Дикий северный

- олень в СССР: (Материалы I междувед. совещ. по охране и рациональному использованию ресурсов дикого северного оленя). М.: Сов. Россия, 1975, с. 14—50.
- Сыроечковский Е. Е., Рогочева Э. В.* Животный мир Красноярского края. Красноярск: Красноярск, кн. изд-во, 1980. 359 с.
- Сысин Д.* Волк-«акүшер». — Кировская правда, 2 июня 1972 г.
- Сысов Н. Д.* К биологической характеристике волка, обитающего на территории Владимирской области. — В кн.: Исследования по фауне Советского Союза: (Млекопитающие). М.: МГУ, 1968, с. 139—145.
- Сысов Н. Д.* Животный мир Владимирской области. Ярославль: Верхне-Волжское кн. изд-во, 1970. 291 с.
- Тарасов С. А.* Возрастные изменения скелета туловища и конечностей собаки (рентгенологическое исследование): Автореф. канд. дис. Л., 1959. 21 с.
- Тейнер О.* Медведи и другие хищные звери. М.: Мир, 1980, с. 12.
- Тембогов А. К.* География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 1972. 245 с.
- Теплов В. П.* Волк в Кавказском заповеднике. — Тр. Кавк. гос. заповедника, 1938, вып. 1, с. 343—365.
- Теплов В. П.* К зимней экологии россомахи в районе Печоро-Ильчского заповедника. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1955, т. 60, вып. 1, с. 3—41.
- Теплов В. П.* Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги. — Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника (Сыктывкар), 1960, вып. 8, с. 3—221.
- Теплов В. П., Теплова Е. Н.* Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. — Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника, 1947, вып. 5, с. 3—84.
- Терновский Д. В.* Биология куницеобразных (Mustelidae). Новосибирск: Наука, 1977. 280 с.
- Тимофеев В. В.* Звери нашей области. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1949, с. 3—125.
- Тимофеева Е. К.* Лось: (Экология, распространение, хозяйственное значение). Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 166 с.
- Толстов С. П.* Пережитки тотемизма и дуальной организации у туркмен. — Проблемы истории докапиталистиче-ских обществ. М.; Л.: Соцгиз, 1935, вып. 9—10, с. 3—41.
- Толкач В. Н.* Изменение естественных фитоценозов под влиянием копытных в Беловежской пушце. — В кн.: Роль животных в функционировании экосистем: Материалы совещ. М.: Наука, 1975, с. 97—98.
- Троицкий Г. А.* Лоси Карелии. Петрозаводск, 1972. 72 с.
- Троицкий Г. А.* Численность и промысел лося в Карелии. — В кн.: Вопросы экологии животных. Петрозаводск: Карелия, 1974, с. 161—173.
- Трон Е. Ж.* Значение изменения элементов оптического аппарата дна глаза. — Проблемы физиол. оптики, 1953, т. 8, с. 347—356.
- Туркин Н. В., Сатулин К. А.* Звери России. СПб., 1900, т. I. 506 с.
- Туров С. С.* Материалы к познанию фауны Кавказского государственного заповедника. I. Млекопитающие. — Тр. Северо-Кавк. ассоциация н.-и. ин-тов (Ростов-на-Дону), 1928, № 44, вып. 2, с. 3—40.
- Тюлин А. Н.* Промысловая фауна острова Белый. — Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Серия «Промысловое хоз-во». Л.: Главсевморпуть, 1938, вып. 1. 40 с.
- Успенский А. Г.* Охотничье-промысловые звери Молдавии и перспективы их использования. — В кн.: Фауна наземных позвоночных Молдавии и проблемы ее реконструкции. Кишинев: Изд-во АН МолдССР, 1972, с. 108—109.
- Фадеев В. А.* Влияние джгутов на популяцию сайгаков. — В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980, с. 212—213.
- Фадеев В. А.* Волк (распространение и численность). — В кн.: Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1981, т. 3, ч. I, с. 12—15.
- Файнберг Л. А.* У истоков социогенеза (от стада обезьян к общине древних людей). М.: Наука, 1980, с. 151.
- Федосенко А. К., Жиряков В. А., Грачев Ю. А.* Материалы по экологии и поведению волка в Северном Тянь-Шане и Джунгарском Алатау. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 3, с. 5—18.
- Федосенко А. К.* Марал: (Экология, поведение, хозяйственное значение). Алма-Ата: Наука, 1980. 200 с.
- Федюшин А. В.* Динамика и географи-

- ческое распространение охотничьей фауны в БССР. Минск, 1928—1929.
- Фелисов А. С.* Косуля Восточной Сибири. Иркутск, 1953. 65 с.
- Филлимонов А. Н.* Волк и сайгак в Казахстане.— В кн.: Тез. I конф. молодых ученых ЦЛОП МСХ СССР. М., 1978 (деп. рук.). Деп. № 1599-78 от 15 мая 1978 г., с. 111—115.
- Филлимонов А. Н.* Поведение казахстанского волка в различных ситуациях.— В кн.: Поведение волка: (Сб. науч. тр.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980а, с. 60—76.
- Филлимонов А. Н.* К вопросу о внутрипопуляционной регуляции численности волка.— В кн.: Сб. науч. тр. ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР. М., 1980б, с. 37—43.
- Филлимонов А. Н., Лаптев С. П.* Наблюдения за волком и сайгой на юге Актобинской области.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 207—208.
- Филонов К. П.* Особенности населения сибирской косули на Южном Урале.— В кн.: Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1974, вып. 2, с. 26—40.
- Филонов К. П.* Регулирование динамики природных комплексов в заповедных условиях на примере взаимоотношений копытных и крупных хищников: (Тез. докл. науч. конф. «Теоретические вопросы заповедного дела в СССР»). Курск, 1975, с. 14—15.
- Филонов К. П.* Экологическая замещаемость факторов смертности в популяциях копытных.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 206—207.
- Филонов К. П.* Смертность в популяциях копытных животных в заповедниках Европейской части СССР.— В кн.: Охотоведение: Использование и охрана лесных копытных. М.: Лесн. пром-сть, 1976, с. 103—143.
- Филонов К. П.* В кн.: Динамика численности копытных животных и заповедность: (Охотоведение). М.: Лесн. пром-сть, 1977. 229 с.
- Филонов К. П.* Особенности движения численности парнокопытных животных в условиях заповедного режима на примере семейства Cervidae. Автореф. докт. дис. М.: МГУ, 1979. 48 с.
- Филь В. И., Афанасьев Ю. Г.* Снежный барс юго-востока Казахстана.— В кн.: Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана: (Сб. материалов). М.: Наука, 1973, с. 78—79.
- Флеров К. К.* Хищные звери.— В кн.: Звери Таджикистана, их жизнь и значение для человека. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 141—146.
- Флеров К. К., Громов И. М.* Экологический очерк млекопитающих долины нижнего Вахша.— В кн.: Материалы по паразитологии и фауне южного Таджикистана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 261—343. (Тр. Экспедиции; Вып. 10).
- Формозов А. Н.* Роль снежного покрова в жизни млекопитающих и птиц.— В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М.: МОИП, Н. С., Отд. зоологии, 1946, вып. 5 (20), с. 47—49.
- Формозов А. Н.* Фауна.— В кн.: Природа города Москвы и Подмосковья. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 307—310.
- Формозов А. Н.* Спутник следопыта. М.: МОИП, 1952. 360.
- Формозов А. Н., Голов Б. А.* О волке как вредителе животноводства в Уральской и Гурьевской областях.— Бюл. О-ва испыт. природы. Отд. биологии, 1975, т. 80(4), с. 108—116.
- Хайнд Р.* Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир, 1975. 855 с.
- Херувимов В. Д.* До конца истребить волков.— В кн.: Фауна Тамбовской области. Тамбов. ун-т, 1972, с. 44—65.
- Херувимов В. Д.* Некоторые черты экологии тамбовских волков.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: (Материалы Всесоюз. совещ.). М.: Наука, 1979, с. 143—145.
- Хезлева Т. Д.* Охотничье-промысловые млекопитающие Дагестана: (Фауна, экология, охрана, обогащение и пути рационального использования). Автореф. канд. дис. Махачкала, 1972. 20 с.
- Хоботов Б., Боржонов Б.* Волк в Монголии.— Охота и охотничье хозяйство, 1974, № 6, с. 43.
- Хромов Б. М., Короткевич П. С., Павлова А. Ф.* и др. Анатомия собаки. Л.: Наука, 1972. 232 с.
- Худяков П. И.* Борьба с волками в Восточной Сибири. Иркутск; Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1937, с. 3—93.
- Цакин В. И.* Материалы для истории скотоводства и охоты в Древней Руси по данным изучения костных остатков из раскопок археологических па-

- мятников лесной полосы европейской части СССР.— В кн.: Материалы и исследования по археологии СССР, 1956, № 51, с. 52—70.
- Черевитинов В. Ф.* Дифференцировка волосяного покрова пушных зверей.— Тр. Всесоюз. п.-и. ин-та охотничьего промысла. М.: Гос. изд-во техн. и экон. лит-ры по вопр. заготовок, 1951, вып. 10, с. 6—18.
- Червоный В. В.* Взаимоотношения волка и лося.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 208—209.
- Черкасов А.* Записки охотника Восточной Сибири. СПб., 1867. 707 с.
- Чернышев В. И.* Фауна и экология млекопитающих тугаев Таджикистана. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1958. 167 с.
- Четыркин Е. М.* Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с.
- Шабаташ С. А.* Сравнительная гистохимия анальных мешков некоторых представителей отряда хищных: (Кошки, собаки, песца, американской норки). В кн.: Тез. докл. I Всесоюз. совещания по химической коммуникации животных. М.: Изд-во АН СССР, 1979, с. 33.
- Шаталов В. С.* На заре новой жизни. Магадан: Магад. кн. изд-во, 1978. 198 с.
- Шаталин Ф.* Несколько слов на статью г-на Чеховича «Волчий вопрос».— Песвая и ружейная охота, 1902, кн. IV, с. 85—88.
- Шварц С. С.* Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. журн., 1958, вып. 2, с. 161—173.
- Шварц С. С.* Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Тр. Ин-та экологии растений и животноводства УНЦ АН СССР, 1969, вып. 65, с. 5—198.
- Шварц С. С.* Популяционная структура биоценоза.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 4, с. 490.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н.* Метод морфофизиологических индикаторов в экологии растений и животных.— Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, 1968, вып. 58, с. 3—368.
- Швеценко Л. С.* Состояние численности и добыча охотничье-промысловых видов хищных зверей на Украине.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: (Материалы Всесоюз. совещ.). М.: Наука, 1979, с. 77—78.
- Шенелова В. К.* Очерки функциональных свойств анализаторов диких млекопитающих. Новосибирск: Наука, 1971. 139 с.
- Шер А. В.* Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. 310 с.
- Шилов И. А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 262 с.
- Шмит Э.* О жизни волка.— Охота и охотничье хоз-во, 1973, № 3, с. 20—21.
- Шмит Э.* Мои встречи с волками.— Охота и охотничье хоз-во, 1981, № 5, с. 6—7; № 12, с. 6—7.
- Шнитников В. Н.* Млекопитающие Семиречья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 323 с.
- Штернберг Л. Я.* Первобытная религия в свете этнографии. Л.: Ин-т народов Севера при ЦИК СССР им. П. Г. Смиловича, 1936. 571 с.
- Щеголев Т.* Олень за кадром.— Крокодил, 1975, № 9, с. 2—3.
- Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих.— В кн.: Материалы Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1979, с. 83—202.
- Юдин В. Г.* Битовидная собака Приморья и Приамурья. М.: Наука, 1977. 161 с.
- Юдин В. Г.* Биотопическое распределение некоторых хищных млекопитающих на Дальнем Востоке.— В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. Владивосток, 1978, с. 129—165.
- Юргенсон П. Б.* Материалы к познанию млекопитающих прителецкого участка Алтайского государственного заповедника.— Тр. Алтайск. гос. заповедника, 1938, вып. 1, с. 89—170.
- Язан Ю. П.* Охотничьи звери печорской тайги. Киров, 1972. 383 с.
- Язан Ю. П.* Россомаха. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 44 с.
- Янсон Х. А.* Биомеханика нижней конечности человека. Рига: Зинатне, 1975. 324 с.

- Actualites Suédoises, 1977, N 84, p. 1—5.
- Alaska. Hunting Regulationa. Alaska Department of Fish and Game. Juneau. 1974/1975. 77 p.
- Allen D. The costly and needless war on predators.— Audubon, 1963, vol. 65, N 2, p. 83—89, 120.
- Allen D. Of fire, moose and wolves.— Audubon, 1974, vol. 76, N 6, p. 38—49.
- Allen D. How wolves kill: Skill and strategy are needed to bring down large-sized prey.— Natur. Hist., 1979, vol. 88, N 5, p. 46—50.
- Allen D. A case history: Wolves and moose on Isle-Royale.— Nat. Conserv. News, 1980, vol. 30, N 2, p. 8—11.
- Allen G. The Mammals of China and Mongolia. Pt I.— Amer. Mus. Natur. Hist., N. Y., 1938, p. 620.
- Anisko J. Communication by chemical signals in canids.— In: Mammalian olfaction reproductive processes and behavior, 1976, p. 283—293.
- Arltdt T. Handbuch der Palaeogeographic. Leipzig, 1919. 680 S.
- Atkins D., Dillon L. Evolution of the cereblum in the genus Canis.— J. Mammal., 1971, vol. 52, N 1, p. 96—107.
- Aulerich R. The wolf.— Nat. Parks Mag., 1966, vol. 40, N 230, p. 10—13.
- Bacon E. S., Burghardt G. M. Learning and color discrimination in the american black bear.— JUCN Pubs. New ser., 1976, N 40, p. 27—36.
- Baker E. Diseases and therapy of the anal sacs of the dog.— J. Amer. Vet. Med. Assoc., 1962, vol. 141, p. 1347—1450.
- Baker K. P. The histology and histochemistry of the circumanal hepatoid glands of the dog.— J. Small Anim. Practice, 1967, vol. 8, N 11, p. 639—647.
- Banfield A. Preliminary investigation of the barren-ground caribou. Pt II. Life history, ecology and utilization.— Canad. Wildlife Serv. Manag. Bull., Ser. I, 1954, p. 122.
- Barrete C., Messier F. Scent-marking in freeranging coyotes. Canis latrans.— Anim. Behav., 1980, vol. 28, p. 814—819.
- Bleinville H. M. Osteographie on deskription iconographique et du systèms dentaire des mammaliferes recent et fossils. P., 1864.
- Boles Bruce K. Predation by wolves on wolverines.— Canad. Field. Natur., 1977, vol. 91, N 1, p. 68—69.
- Bowen W. D., McTaggart Cowan J. Scent-marking in coyotes.— Canad. J. Zool., 1980, vol. 58, p. 437—480.
- Brink F. H. Distribution and specialisation of some carnivores.— Mammal. Rev., 1973, N 3, p. 85—95.
- Bromley R. Fishing behavior of a wolf on the Talston River, Northwest Territories.— Canad. Field-Natur., 1973, vol. 87, p. 301—303.
- Bronn H. Klassen und Ordnungen der Tierreich, Bd. VI. Säugetiere, Mammalia. Leipzig, 1890.
- Brükner K. Beiträge zur Biologie des Auges. I. Mittheilung: Ueber der Netzhaut von Feliden und Caniden.— Biol. Ztschr., 1961, Bd. 80, N 1, S. 17—39.
- Bullard W. B. Brown bear kills gray wolf.— Canad. Field-Natur., 1980, vol. 94, N 1, p. 1—91.
- Burkholder B. L. Movements and behavior of a wolf pack in Alaska.— J. Wildlife Manag., 1959, vol. 23, N 1, p. 1—11.
- Burkholder B. L. Observations concerning wolverine.— J. Mammal., 1962, vol. 43, N 2, p. 263—264.
- Burton A. S. Relation of structure to function of the tissues of the Wall of Blood Vessels.— Physiol. Revs, 1954, vol. 34, N 4, p. 619—642.
- Camp J. van, Glucie R. A record long-distance move by a wolf (Canis lupus).— J. Mammal., 1979, vol. 60, p. 236—237.
- Cabrera A. On some South American canids genera.— J. Mammal., 1931, vol. 12, p. 54—67.
- Cabrera A. Notas sobre carnivores sudamericanos. II. Tres nuevos generos be carnivores.— La Plata. Univ. Nat., Mus., Zool., 1940, vol. 5, N 29, p. 12—17.
- Carbyn L. N. Ecology and management of wolves in Riding Mountain National Park.— Canad. Wildlife Serv. Rep. for. Parks Canada. Edmonton, 1981. 182 p.
- Chiarelli A. B. The chromosomes of the Canidae.— In: The wild canids / Ed. M. W. Fox. N. Y.: Van Nostrand Reinhold Co, 1975, p. 40—53.
- Clarce C. Wolf management in Ontario.— In: Proc. Symp. on Wolf Manag. in Selected Areas of North America. Chicago, 1970, p. 19—23.
- Clutton-Brock Y., Corbet G., Halls M. A review the family Canidae, with a classification by numerical methods.— Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Zool., 1976, vol. 29, N 3, p. 117—199.

- Cole J.* Isle Royale wildlife investigations, winter of 1956—57.—In: US National Park files, 1957, p. 42.
- Cole G.* An ecological rationale for the natural or artificial regulation of native ungulates in parks.—In: Trans. 36th North Amer. wildlife and natur. resources conf. Wash., 1974, p. 417—425.
- Commission on Nature Monuments, Academy of the Romanian Socialist Republic.* Data on the situation of the Wolf in Romania, 1973.—IUCN Publ. New Ser., Suppl. Pap. N 43. Morges, Switzerland, 1975, p. 79—80.
- Corbet G.* The mammals of the Palearctic Region: A taxonomic review. London; Ithaca: Cornell Univ. press, 1978, p. 314.
- Cowan I.* Report of wildlife studies in Jasper, Banff and Yoho national parks, 1944, and parasites, diseases and injuries of game animals in the Rocky Mountain national park, 1942—1944. Ottawa, 1946, p. 1—84.
- Cowan I.* The timber wolf in the Rocky Mountain national parks of Canada.—Canad. J. Res., 1947, vol. 25, p. 139—174.
- Crisler L.* Observation of wolves hunting caribou.—J. Mammal., 1956, vol. 37, N 4, p. 337—346.
- Dennler de La Tour G.* Goydogs, die modernen Pariahunde.—Säugetierk. Mitt., 1966, N 4, S. 313—316.
- Detwiler S.* Vertebrate photoreceptors. N. Y.: The Macmillan Co, 1943. 430 p.
- Dixon K., Cornwell G.* A mathematical model for predator and prey populations.—Res. Pop. Ecol., 1970, vol. 12, N 2, p. 127—136.
- Dombrowski B.* Ein Versuch der Klassifikation der Brust- und Bauchmuskeln der Amnioten.—Anot. Anz., 1930, N 70, S. 416—436.
- Donovan C.* Some clinical observations on sexual attraction and deterrence in dogs and cattle.—Vet. Med. and Small Anim. Clinic., 1967, vol. 62, N 2, p. 1047—1051.
- Donovan C.* Canine anal glands and chemical signals (pheromones).—J. Amer. Vet. Med. Assoc., Chicago, 1969, vol. 155, p. 1995—1996.
- Doty R., Dunbar I.* Attraction of beagles to conspecific urine, vaginal and anal sac secretion.—Physiol. and Behav., 1974a, N 12, p. 825—833.
- Doty R., Dunbar I.* Color, odor, consistency and secretion rate of anal sac secretions from male, female and early androgenized female Beagles.—Amer. J. Vet. Res., 1974b, vol. 35, p. 729—731.
- Douglass D.* History and status of the wolf in Michigan.—In: Proc. Symp. on Wolf Manag. in Selected Areas of North America. Chicago, Ill., 1970, p. 6—8.
- Duke-Elder S.* The eye in evolution.—Syst. Ophthalmol., 1958, vol. 1, p. 235.
- Duerst H.* Vergleichende Untersuchungsmethoden und Skelett biologischen Arbeits bei Säugern.—Handb. meth., 1926, Abt. 7.
- Dunbar J.* Olfactory preference in dogs: The response of male and female beagles to conspecific odor.—Behav. Biol., 1977, N 20, p. 471—481.
- Duncan S.* Wolf.—Nat. Parks Mag., 1970, vol. 44, N 277.
- Eade S., Ballard W.* Apparent case surplus killing of caribou by gray wolves.—Canad. Field-Natur., 1982, vol. 96, N 1, p. 87—88.
- Ellenberger W., Baum H.* Systematische und topographische Anatomie des Hundes. B., 1891.
- Ellerman Y., Morrison-Scott T.* Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946: Trustees of the British Museum (Natur. Hist.). L., 1966. 810 p.
- Engberg J., Lundberg A.* An electromyographic analysis of stepping in the cat.—Experimentia, 1962, vol. 18, p. 174—176.
- Errington P.* Predation and vertebrate populations.—Quart. Rev. Biol., 1946, vol. 21, N 2, p. 144—177.
- Errington P.* On predation and life. Iowa: State Univ. press, 1969. 258 p.
- Fedorowicz Z.* Krajowe zwierzęta ssace. Wilno, 1928.
- Feider Z.* Les connaissances actuelles sur les acariens de Roumanie (Ixodidae, Gamasides et Trombiculides).—Acarologia, 1964, vol. 6, fasc. hors serie, p. 262—274.
- Fentress J.* Observations on the behavioral development of a handreared male timber wolf.—Amer. Zool., 1967, vol. 7, p. 339—351.
- Filonov C.* Predator prey problems in nature reserves of the european part of the RSFSR.—J. Wildlife Manag., 1980, vol. 44, N 2, p. 389—396.
- Fleischer G.* Beitrag zur Kenntnis der inneren artlichen Ausformung und zwischenartlichen Unterschiede von Gebbis und Lahnen einiger Arten der Gattung Canis.—Ztschr. Säugetierk., 1967, Bd. 33, S. 150—159.

- Fong D.* Seasonal variation of marrow fat content from Newfoundland moose.— *J. Wildlife Manag.*, 1981, vol. 45, N 2, p. 545—548.
- Fox M.* Behavior of wolves, dogs and related canids. N. Y.: Harper and Row, 1971. 214 p.
- Fox M.* Patterns and problems of socialization in handreared wild canids: An evolutionary and ecological perspective.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1972, Bd. 31, S. 281—288.
- Frame L., Malcolm J., Frame G., Lawick H., van.* Social organization of African wild dogs (*Lycaon pictus*) on the Serengetti Plains, Tanzania 1967—1978.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1979, Bd. 50, S. 225—249.
- Franceschini M.* L'architecture collagena delle fibrocortilagini intervertebrali.— *Uclluano chir organi*, 1960, vol. 48, p. 261.
- Freidenberg W.* Die Säugetiere des Alteren quartärs von Mitteleuropa.— *Geöl. und Paläontol. Abh. N. F.*, 1914, Bd. 12, H. 4/5, S. 219.
- Fritts S., Mech D.* Dynamics, movements and feeding ecology of a newly protected Wolf population in Northwestern Minnesota.— *Wildlife Monogr.*, 1981, N 80, p. 79.
- Gelder G.* Mammalian hybrids and generic limits.— *Amer. Mus. Novit.*, 1977, N 2635, p. 1—25.
- Gelder R.* Review of canid classification.— *Amer. Mus. Novit.*, 1978, N 2646, p. 1—10.
- Ginsburg B.* Connection of genetical and nongenetical factors influencing sexual behavior.— In: Beach sex and behavior. N. Y.: John Wiley and Sons, 1965, p. 53—75.
- Gipson P., Sealander Y., Dunn Y.* The taxonomic status of wild Canids in Arkansas.— *Syst. Zool.*, 1974, vol. 23, p. 1—11.
- Glaushen A.* Micriscopische Untersuchungen über die Epidermalgebilde am Rumpfe des Hundes mit besonderer Berücksichtigung der Sweissdrüsen.— *Anat. Anz.*, 1933, Bd. 77, S. 81—97.
- Glasser J.* The effect of predation on prey resource utilization.— *Ecology*, 1978, vol. 59, N 4, p. 724—732.
- Goldman E.* The wolves of North America.— *J. Mammal.*, 1937, vol. 18, N 1, p. 37—45.
- Goldman E.* The wolves of North America: Classification of wolves.— In: *The Amer. Wildlife Inst. Wash.*, 1944, pt 2, p. 387—636.
- Haber G.* The balancing act of moose and wolves.— *Natur. Hist.*, 1980, vol. 89, N 10, p. 39—50.
- Haglund B.* De stora rovdjurens vintervanor. I.— *Viltrevy*, 1966, vol. 4, N 3, p. 84—299.
- Haglund B.* The wolf in Fennoscandia.— *IUCN Publ. New Ser., Suppl. Pap.* N 43. Morges, Switzerland, 1975, p. 36—43.
- Hall E., Kelson K.* The mammals of North America. N. Y.: The Ronald press, 1959, p. 547—1083.
- Hallenorth T.* Rassehunde-wildhunde.— *Winters naturwiss. Taschenb.*, Heidelberg, 1958, Bd. 28, S. 216.
- Hansen H., Krefting L., Kurmis V.* The forest of Isle-Royale in relation to fire history and wildlife.— In: *Techn. Bull.* 294, Forestry ser. 13, Univ. of Minnesota, 1973, p. 43.
- Harrington F., Mech L.* Howling at two Minnesota wolf pack summer homesites.— *Canad. J. Zool.*, 1978, vol. 56, N 9, p. 2024—2028.
- Harrington F., Mech L. D.* Wolf howling and its role in territory maintenance.— *Behaviour*, 1979, vol. 68, N 3/4, p. 207—249.
- Harrison D.* The Mammals of Arabia. Vol.:2. Carnivora, Hyracoidea, Artiodactyla. L.: Ernest Benn. Ltd, 1968. 381 p.
- Heimburger N.* Das Markierungsverhalten einiger Caniden.— *Ztschr. Tierpsychol.*, 1959, Bd. 16, S. 104—113.
- Hell P.* Prispěvek ku kranio-metrickému štúdiu vlka obyčajného (*Canis lupus L.*) vo Západných Karpát.— *Lynx. Nova sér.*, 1972, N 13, s. 5—14.
- Hemmer H.* Socialization by intelligence: Social behavior in carnivores as a function of relative brain size and environment.— *Carnivore*, 1980, vol. 1, N 1, p. 102—105.
- Hildebrand M.* An analysis of body proportion in the Canidae.— *Amer. J. Anat.*, 1952a, vol. 90, p. 217—256.
- Hildebrand M.* The integument in Canidae.— *J. Mammal.*, 1952b, vol. 33, N 4, p. 419—428.
- Hildebrand M.* Comparative morphology of the body skeleton in recent Canidae.— *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 1954, vol. 52, N 5, p. 399—470.
- Hone E.* The present status of the muskox in Arctic North America with notes on distribution, extirpation, transplanti-

- on, protection, habits and life history. Cambridge, Mass.: Amer. Committee for Intern. Wildlife Protection, 1934. 189 p.
- Howard W.* Means of improving the status of vertebrate pest control.— In: Trans. of the 27th North Amer. wildlife and natur. resources Conf. Wash., 1962, p. 139—148.
- Amazumi Y.* Systematic status of the extinct Japanese wolf, *Canis hodophilax*.— J. Mammal. Soc. Jap., 1970, vol. 5, p. 27—32, 62—66.
- Isitor G., Weiman D.* Origin and early development of canine circumanal glands.— Amer. J. Vet. Res., 1979, vol. 40, N 4, p. 487—492.
- Jolicoeur P.* Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L.— Evolution, 1959, vol. 13, N 3, p. 283—299.
- Jolicoeur P.* Sexual dimorphism and geographical distance as factors of skull variation in the wolf (*Canis lupus*).— In: The wild canids / Ed. M. W. Fox. N. Y.: Van Nostrand Reinhold Co, 1975, p. 54—63.
- Jones J., Carter D., Genoways H.* Revised checklist of North American mammals North of Mexico.— Assoc. Pap. Mus. Texas Univ., 1975, N 28, p. 1—13.
- Jordan P., Schelton P., Allen D.* Numbers, turnover and social structure of the Isle-Royale wolf population.— Amer. Zool., 1967, vol. 7, p. 234—252.
- Joslin P.* Summer activities of two timber wolf (*Canis lupus*) packs in Algonquin Park. Toronto, 1966. 99 p.
- Joslin P.* Movements and home sites of timber wolves in Algonquin Park.— Amer. Zool., 1967, vol. 7, p. 279—288.
- Jorgensen S.* The wolf as an endangered species in the conterminous United States.— In: Proc. Symp. on Wolf Manag. in Selected Areas of North America. Chicago, Ill., 1970.
- Jurkstās J.* Keik Lietuvoje būta vilku? — Mūsų gamta, 1977, N 6.
- Jurkstās J.* Vilikai ir jų medžioklė praėityje.— Mūsų gamta, 1980, N 9.
- Keener J. M.* History of the wolf in Wisconsin.— In: Proc. Symp. on Wolf Manag. in Selected Areas of North America. Chicago, Ill., 1970, p. 4—5.
- Kelsall I.* The migratory barren-ground caribou of Canada.— Canad. Wildlife Serv. Monogr., Ottawa, 1968, N 3.
- Kleinman D.* Scent-marking in the Canidae.— Symp. Zool. Soc. London, 1964, N 18, p. 166—177.
- Kleinman D.* Some aspects of social behavior in the Canidae.— Amer. Zool., 1967, vol. 7, N 2, p. 365—372.
- Klinghammer E., Laidlaw L.* Analysis of 23 month of daily howl record in a captive grey wolf pack (*Canis lupus*).— In: Klinghammer E. The behaviour and ecology of wolves. N. Y.; L.: Garland STPM press, 1979.
- Knight Mc. T.* Feral livestock in Anglo-America. Berkeley; Los Angeles: Univ. California press, 1964.
- Kolenosky G.* Wolf predation on wintering deer in eastcentral Ontario.— J. Wildlife Manag., 1972, vol. 36, N 2, p. 358—369.
- Kolenosky G., Standfield R.* Morphological and ecological variation among grey wolves (*C. lupus*) of Ontario Canada.— In: The wild canids / Ed. M. W. Fox. N. Y.: Van Nostrand Reinhold Co, 1975, p. 62—71.
- Kreeger T.* Impact of dog predation on Minnesota whitetailed deer.— J. Minn. Acad. Sci., 1977, vol. 43, N 2.
- Krölling O.* Entwicklung, Bau und biologische Bedeutung der Analbeuteldrüsen bei der Hauskatze.— Ztschr. gesamte Anatom. I Abt. Ztschr. Anatom und Entwickl. geschichte, 1926, Bd. 82, S. 22—70.
- Krölling O., Grau H.* Lehrbuch der Histologie und vergleichende mikroskopischer Anatomie der Haustiere. B.: Verl. Paul Parey, 1960.
- Krott P.* Der Vielfrass (*Gulo gulo* L.).— Monogr. Wildsaugetiere, 1959, N 13, S. 159.
- Kurten B.* Pleistocene mammals of Europe. Chicago: Aldine Publ. Co, 1968. 317 p.
- Kurten B.* A history of coyote-like dogs (Canidae, Mammalia).— Acta zool. fenn., 1974, N 140, p. 3—38.
- Kuyt E.* Movements of young wolves in the Northwest territories of Canada.— J. Mammal., 1962, vol. 43, N 2, p. 270—271.
- Langguth A.* Ecology and evolution in the South American canids.— In: The wild canids / Ed. M. W. Fox. N. Y.: Van Nostrand Reinhold Co, 1975, p. 192—206.
- Lehner P.* Coyote vocalizations: A lexicon and comparisons with other ca-

- nids.— *Anim Behav.*, 1978, vol. 26, N 3, p. 712—722.
- Leirfallom J.* Wolf management in Minnesota.— In: *Proc. Symp. on Wolf Manag. in Selected Areas of North America*, Chicago, Ill., 1970, p. 9—15.
- Leopold A.* Game management. N. Y.; L., 1933.
- Leopold A., Cottam C., McTaget C.* et al. Reports of the special advisory board on wildlife management for the secretary of the interior, 1963—1968. Wash., 1969. 32 p.
- Lawrence B., Bossert W.* Multiple character analysis of *Canis lupus*, *latrans* and *familiaris* with a discussion of the relationship of *Canis niger*.— *Amer. Zool.*, 1967, vol. 7, p. 223—232.
- Lent P. C.* Tolerance between grizzlies and wolves.— *J. Mammal.*, 1964, vol. 45, N 2, p. 304—305.
- Lentfer S., Sanders D.* Notes of the captive wolf (*Canis lupus*) the colony, Barrow, Alaska.— *Canad. J. Zool.*, 1973, vol. 51, N 6, p. 623—627.
- Leone C., Wiens A.* Comparative serology of carnivores.— *J. Mammal.*, 1956, vol. 37, N 1, p. 11—23.
- Leopold A., Darling F.* Effects of land use on moose and caribou in Alaska.— In: *Trans. North Amer. Wildlife Conf.* Wash., 1953, N 19, p. 553—560.
- Lockwood R.* Dominance in wolves: useful construct of bad habit?— In: *The behavior and ecology of wolves*. N. Y.; L.: Garland STPM press, 1979, p. 225—244.
- Loop M., Bruce L., Petuchowski S.* Cat color vision.— *Vision Res.*, 1979, vol. 19, N 5, p. 507—513.
- Lopez B.* Of wolves and men. N. Y.: Charles Scribner's Sons, 1978. 309 p.
- Lovell J., Getty R.* The hair follicle, epidermis, dermis, and skin glands of the dog.— *Amer. J. Vet. Res.*, 1957, vol. 18, N 69, p. 873—885.
- Lubosch W.* Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1938. Bd. 5.
- MacArthur R.* Fluctuation of animal populations and measure of community stability.— *Ecology*, 1955, vol. 36, N 3, p. 533—536.
- McCarley H.* Long distance vocalizations of coyotes (*Canis latrans*).— *J. Mammal.*, 1975, vol. 56, N 4, p. 847—856.
- McCarley H.* Vocalizations of red wolves (*Canis rufus*).— *J. Mammal.*, 1978, vol. 59, N 1, p. 27—35.
- McCullough D. R.* The probable affinities of a wolf captured near Woodlake, California.— *Calif. Fish and Game*, 1967, vol. 53, N 3, p. 146—153.
- McKnight T.* Feral livestock in Anglo-America. Berkeley; Los Angeles: Univ. California press, 1964. 87 p.
- McNeal J., Griffin W.* Dog flesh as a potential food resource for carnivores: an exploratory study.— *Tex. J. Sci.*, 1977, vol. 29, N 1/2, p. 101—108.
- Matjuschkin E.* Der Luchs. Die Neue Brehm Bücherei. Wittenberg; Lutherstadt: Ziemsen Verl., 1978. 160 S.
- Matthey R.* Chromosomes et systematique des canides.— *Mammalia*, 1954, vol. 18, N 3, p. 225—230.
- Matthew W.* The phylogeny of the dogs.— *J. Mammal.*, 1930, vol. 2, p. 117—138.
- Mech D.* The wolves of Isle-Royale.— *US Nat. Park Serv. Fauna Ser.* 7, 1966, p. 210.
- Mech D.* The wolf: The ecology and behavior of an endangered species. N. Y.: The Natur. Hist. press Garden City, 1970a. 834 p.
- Mech D.* Implication of wolf ecology to management.— In: *Proc. Symp. on Wolf Manag. in Selected Areas of North America*. Chicago, Ill., 1970b, p. 39—44.
- Mech D.* Where the wolves are and how they stand.— *Natur. Hist.*, 1971, vol. 80, N 4, p. 26—29.
- Mech D.* Wolf numbers in the superior national forest of Minnesota.— *US Dep. Agr. Forest. Serv. Res. Pap.*, 1973, NC-97, p. 10.
- Mech D.* *Canis lupus*: Mammalian species.— *Amer. Soc. Mammal.*, 1974, N 37, p. 6.
- Mech D.* A new profile for the wolf.— *Natur. Hist.*, 1974, vol. 83, N 4, p. 26—31.
- Mech D.* Disproportionate sex ratios of wolf pups.— *J. Wildlife Manag.*, 1975, vol. 39, N 4, p. 737—740.
- Mech D.* Productivity, mortality and population trends of wolves in Northeastern Minnesota.— *J. Mammal.*, 1977a, vol. 58, N 4, p. 559—574.
- Mech D.* Where can the wolf survive?— *Nat. Geogr. Mag. (US)*, 1977b, vol. 152, N 4, p. 518—537.
- Mech D.* Wolf-pack buffer zones as prey reservoirs.— *Science*, 1977c, vol. 198, N 4314, p. 320—321.
- Mech D.* Population trend and winter deer consumption in a Minnesota wolf pack.— In: *Proc. of the 1975 Predator*

- Symp., Univ. of Minnesota. Missoula, 1977d, p. 55—83.
- Mech L. D., Knick L. T.* Sleeping distance in wolf pairs in relation to the breeding season.— *Behav. Biol.*, 1978, vol. 23, N 4.
- Mech L. D.* Why some deer are safe from wolves.— *Natur. Hist.*, 1979, vol. 88, N 1, p. 71—76.
- Mech D., Frenzel L.* Ecological studies of the timber wolf in Northeastern Minnesota.— *US Dep. Agr. Forest. Serv. Res. Pap.*, 1971a, NC-52, p. 62.
- Mech D., Frenzel L.* An analysis of the age, sex and condition of deer killed by wolves in Northeastern Minnesota. St. Paul, 1971b, p. 35—51.
- Mech D., Frenzel L., Ream R., Winship I.* Movements, behavior and ecology of timber wolves in Northeastern Minnesota.— *Nat. techn. inform. serv.*, St. Paul, 1971, p. 1—35.
- Mech D., Karns P.* Role of the wolf in a deer decline in the superior national forest. St. Paul, 1977, 23 p.
- Mech D., Rausch R.* The status of the wolf in the United States, 1973.— In: *Wolves*. IUCN Publ. New Ser., Suppl. Pap. N 43. Morges, Switzerland, 1975, p. 83—88.
- Medjo D., Mech D.* Reproductive activity in nine- and ten-month-old wolves.— *J. Mammal.*, 1976, vol. 57, N 2, p. 406—408.
- Mengel R.* A study of dog-coyote hybrids and implications concerning hybridization in *Canis*.— *J. Mammal.*, 1971, vol. 52, N 3, p. 316—336.
- Miller G.* List of North American mammals.— *Bull. US Nat. Mus.*, 1924, N 128, p. 673.
- Miller M., Christensen G., Evans H.* Anatomy of the dog. Philadelphia; London, 1965.
- Mills M.* The comparative socio-ecology of the Hyaenidae.— *Carnivore*, 1978, vol. 1, pt I, p. 1—6.
- Montagna W., Parks H.* A histochemical study of the glands of the anal sac of the dog.— *Anat. Rec.*, 1948, N 100, p. 297—318.
- Murie A.* The moose of Isle-Royal.— *Univ. Mich. Mus. Zool. Circ.*, 1934, vol. 25, p. 44.
- Murie A.* The wolves of Mount McKinley.— *US Nat. Park Serv. Fauna Ser.* 5, Wash., 1944, p. 238.
- Murie O.* The elk of North America. Wash., 1957. 376 p.
- Murie O. Wolf.*— *Audubon*, 1957, vol. 59, N 5, p. 102—105.
- Murray A.* Influence of educational programs on wolf conservation in Canada.— In: *Wolves*. IUCN Publ. New Ser., Suppl. Pap. N 43. Morges, Switzerland, 1975, p. 113—119.
- Myrberget S.* Den norske bestand av jerv Gulo gulo (L.) og gaupe, Lynx lynx (L.).— *Pap. Norw. Game Res.* 2 ser., 1970, N 33, p. 3—35.
- Naddy R.* The eastern timber wolf.— *Naturalist*, 1970, vol. 21, N 4, p. 35—37.
- Nauck E.* Extermitäten skelett der Tetrapoden.— In: *Handbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere von Göppert*, 1938.
- Neuhaus W., Regenfuß E.* Über die Seh-scharfe des Haushundes bei verschiedenen Helligkeiten.— *Ztschr. vergl. Physiol.*, 1963, Bd. 57, S. 137—146.
- Newman C., Carlson S.* Wildlife and federal lands the National Park Service.— *J. Forest.*, 1962, vol. 60, N 1.
- Nielsen S.* Glands of the canine scin, morphology and distribution.— *Amer. J. Vet. Res.*, 1953, vol. 14, p. 448—454.
- Newsletter*, Strasbourg, Council of Europe, 1979, N 5, p. 4.
- Nowak R.* The red wolf in Louisiana.— *Def. Wildlife News*, 1967, vol. 42, N 1, p. 60—70.
- Nowak R.* Report on the red wolf.— *Def. Wildlife News*, 1970, vol. 45, p. 82—94.
- Nowak R.* North American quaternary *Canis*.— *Monogr. Mus. Natur. Hist.*, Univ. Kansas, 1979, N 6, p. 154.
- Olearius A.* *Reisen* 1633, 1636—1638. Schleswig, 1956, p. 110—121.
- Olson S.* A study in predatory relationship with particular reference to the Wolf.— *Sci. Month.*, 1938, vol. 46, p. 323—336.
- Ortmann R.* Die Analregion der Säugetiere.— *Handb. Zool.*, 1960, Bd. 8, T. 3, S. 1—68.
- Pallas P.* *Zoographia Rosso-Asiatica*. 1811. Pt 1. 296 S.
- Paradiso Y.* *Canids* recently collected in east Texas, with comments on the taxonomy of red wolf.— *Amer. Midland Natur.*, 1968, vol. 80, p. 529—534.
- Paradiso Y., Nowak R.* *Canis rufus*: Mammalian species.— *Amer. Soc. Mammal.*, 1972, N 22, p. 4.
- Paradiso Y., Nowak R.* A report on the taxonomic status and distribution of the red wolf.— *Wildlife*, 1971, vol. 145, p. 1—36.

- Parker G.* Biology of the kaminuriak population of barrenground caribou. Pt 1. Total number, mortality, recruitment and seasonal distribution.—Canad. Wildlife Serv. Rep. Ser., Ottawa, 1972, N 20, p. 95.
- Peters R.* Mental maps in wolf territoriality.—In: The behavior and ecology of wolves. N. Y.: Garland STPM press, 1979, p. 119—152.
- Peters R., Mech D.* Scent-marking in wolves.—Amer. Sci., 1975, vol. 63, N 6, p. 628—637.
- Peterson R.* Wolf ecology and prey relationship on Isle Royale.—US Nat. Park Serv. Sci. Monogr. Ser., 1977, N 71, p. 210.
- Peterson R.* Social rejection following mating of a subordinate wolf.—J. Mammal., 1979, vol. 60, N 1, p. 219—221.
- Peterson R.* The role of wolf predation in a moose population decline.—In: Proc. Ist. Conf. Res. Nat. Parks, New Orleans, 1976. Wash., 1979, vol. 1, p. 329—333.
- Peterson R.* The wolves of Isle Royal: New developments, 1980.—In: The behavior and ecology of wolves. Proc. of the Symp. on 23—24 May 1975. Copy-right, 1979. N. Y.; L.: Garland STPM press, p. 3—13.
- Peterson R., Allen D.* Snow conditions as a parameter in moose wolf relationships.—Canad. Natur., 1974, vol. 101, N 3/4, p. 481—492.
- Peterson R., Stephens Ph.* Ecological studies of wolves of Isle Royale.—Ann. Rep., 1979/80, p. 19; 1980/81, p. 24.
- Petrov W.* Beitrage zur Sistematik der Palaearktischen Wölfe.—Ежегодник Зоол. муз. Акад. наук, 1928, vol. 28, N 3, p. 297—331.
- Pfitzner W.* Über das Fusskeletts des Hundes. Tagebuch 62. B.: Vers. D. Naturf. Fr., 1890, S. 167.
- Pimlott D.* The ecology and management of moose in North America.—Terre et vie, 1961a. vol. 108, N 2/3, p. 246—263.
- Pimlott D.* Wolf control in Canada.—Canad. Audubon, 1961b, vol. 23, p. 145—152.
- Pimlott D.* Wolf control and management in Ontario.—Fish and Wildlife Rev., 1963, vol. 2, N 2, p. 1—7.
- Pimlott D.* Wolf predation and ungulate population.—Amer. Zool., 1967a, vol. 7, N 2, p. 267—278.
- Pimlott D.* Wolves and men in North America.—Def. Wildlife News, 1967b, p. 36—47.
- Pimlott D.* Predation and productivity of game populations in North America.—Труды IX Межд. конгр. биологов-охотников. М., 1970, с. 63—73.
- Pimlott D.* The wolf in Europe in 1973.—In: Wolves. IUCN Publ. New Ser., Suppl. Pap. N 43, Morges, Switzerland, 1975, p. 17—27.
- Pimlott D.* Conservation of the wolf in Europe. Canada's threatened species and habitats.—In: Proc. Symp. Canada's threat. Spes. and habit., Ottawa, May 20—24, 1976. Ottawa, 1976, p. 55—56.
- Pocock R.* On the feet and other external features of the Canidae and Ursidae.—Proc. Zool. Soc. London, 1914, p. 913—941.
- Pocock R.* The races of *Canis lupus*.—Proc. Zool. Soc. London, 1935, p. 647—686.
- Pocock R.* The fauna of British India including Ceylon and Birma. Mammalia. L.: Carnivora, Taylor and Francis Ltd, 1941. Vol. 2. 503 p.
- Presnall C.* The predation question — facts versus fancies.—Trans. 15th North Amer. Wildlife Conf., 1950, p. 197—206.
- Preti G., Muettterties E., Furman J.* et al. Volatile constituents of dog (*Canis familiaris*) and coyote (*Canis latrans*) anal sacs.—J. Chem. Ecol., 1976, vol. 2, N 2, p. 177—186.
- Prince J.* Comparative anatomy of the eye. Springfield; Thomas, Ill., 1956. 795 p.
- Pulliaainen E.* Studies on the wolf (*Canis lupus*) in Finland.—Ann. zool. fenn., 1965, vol. 2, N 4, p. 215—259.
- Pulliaainen E.* The status, structure and behavior of populations of the wolf (*Canis lupus* L.) along the Fenno-Soviet border.—Ann. zool. fenn., 1980, vol. 17, p. 107—112.
- Pulliaainen E., Iivanainen J., Laitinen M.* Suden elämää porojen keskellä.—Suomen luonto, 1980, vol. 39, N 3, p. 118—119, 143.
- Pulliaainen E.* The present status and ecology of the wolf in Finland and adjacent areas.—Dep. Zool. Univ. Oulu, Finland, 199.
- Pulliaainen E.* Ecology of the wolf in the settled areas of Finland.—In: The be-

- havior and ecology of wolves. N. Y.; L.: Garland STPM press, 1979, p. 84—92.
- Radinski L.* Outlines of canid and felid brain evolution.— *Ant. N. Y. Akad. Sci.*, 1969, vol. 167, N 1, p. 277—288.
- Radinski L.* An example of paralelism of Carnivora brain evolution.— *Evolution*, 1974, N 3, p. 518—522.
- Radinski L.* Evolution of canid brain.— *Brain, Behav. and Evolut.*, 1973, vol. 7, N 3, p. 169—202.
- Rausch R.* Some aspects of the populati- ecology of wolves in Alaska.— *Amer. Zool.*, 1967, vol. 7, N 2, p. 253—265.
- Rausch R.* A summary of wolf studies in southcentral Alaska, 1957—1968.— *Trans. North Amer. Wildlife and Nat. Res. Conf.*, 1969, vol. 34, p. 117—130.
- Rausch R., Hinman R.* Wolf management in Alaska — an exercise in futility / Ed. R. Phillips, C. Joukel.— *Proc. 1975 Symp., Univ. Montana, Missoula, 1977*, p. 147—156.
- Risenfeld A.* Sexual dimorphism of skeletal robusticity in several mammalian orders.— *Acta anat.*, 1978, vol. 102, N 4, p. 392—398.
- Roberts T.* The mammals of Pakistan. London; Tonbridge: Ernest Benn Ltd, 1977. 364 p.
- Robinson W.* Population changes of carnivores in some coyote control areas.— *J. Mammal.*, 1961, vol. 42, N 4, p. 510—515.
- Rochon-Duwigneaud A.* Ces jeux et la vision des vertebre. P.: Masson, 1943. 1285 p.
- Rogers L., Mech D.* Interactions of wolves and black bears in Northeastern Minnesota.— *J. Mammal.*, 1981, vol. 62, N 2, p. 434—436.
- Rothman R., Mech D.* Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs.— *Anim. Behav.*, 1979, vol. 27, p. 750—760.
- Ruckmann H., Esser M.* Bestimmung der Sehscharfe (minimum separabile) sowie Dessurverhalten des Skandinavischen Berglemmings (L. lemus L.).— *Ztschr. Säugetierk.*, 1965, Bd. 30, N 1, S. 47—55.
- Rutter R., Pimlott D.* The wold of the wolf. Philadelphia; New York, 1968. 202 p.
- Saha S., Martin D., Philips A.* The mechanical properties of canine ling bones.— *Proc. 28th Anim. conf. eng. med. and biol.*, New Orleans, 1975, vol. 17, p. 491.
- Saphey G.* Traite d'anatomy des'kriptive. T. I. Osteologie. T. II. Myologie. 1888.
- Schaffer J.* Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Prokto-Läaldrüsen. Berlin; Wien: Urban Schwarzenberg, 1940. 464 S.
- Schenkel R.* Expression studies of wolves.— *Behaviour*, 1947, vol. 1, p. 81—129.
- Schenkel R.* Submission: its features and functions in the wolf and dog.— *Amer. Zool.*, 1967, vol. 7, p. 319—329.
- Scherrer P., Hilberry B., Sickle D. C., Van.* Determining the in vivo areas of contact in the Canine shoulder.— *Trans. ASME J. Biomech. Eng.*, 1979, vol. 101, N 4, p. 271—278.
- Schumacher G.* Funktionale Morphologie der Kaummuskulatur. Jena: VEB Gus-Fischer Verl., 1961. 262 S.
- Scott J.* The evolution of social behavior in dogs and wolves.— *Amer. Zool.*, 1967, vol. 7, p. 373—381.
- Scott J., Fuller J.* Genetics and social behavior of the dog. Chicago; London: Univ. Chicago press, 1965. 468 p.
- Seal U.* Molecular approaches to taxonomic problems in the Canidae.— In: *The wild canids* / Ed. M. W. Fox. N. Y.: Van Nostrand Reinhold Co, 1975, p. 27—39.
- Seal U., Plotka E., Paskard S., Mech D.* Endocrine correlates of reproduction in the wolf. I. Serum progesterone, estradiol and LH during the estrous cycle.— *Biol. Reprod.*, 1979, vol. 21, p. 1057—1066.
- Semb H.* The breaking strength of normal and immobilized cortical bon from dogs.— *Acta orthop. scand.*, 1966, vol. 37, p. 49—59.
- Senner S.* Alaska wolf wins reprieve.— *Def. Wildlife News*, 1975, vol. 50, N 4, p. 299—301.
- Senglaub K.* Wildhunde Haushunde. Neudamm etc.: Verl. J. Neumann, 1978. 240 S.
- Severinghaus C.* Note on the history of wild canids in New York.— *N. Y. Fish and Game J.*, 1974, vol. 21, p. 117—125.
- Silver H., Silver W.* Growth and behavior of the coyote-like canid of Northeren New England with observations on canid hybrids.— *Wildlife Monogr. US*, 1969, N 17.
- Simpson G.* The principles of classifica- tion and classification of mammals.—

- Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1945, N 85.
- Sisson S.* The anatomy of the domestic animals. Philadelphia; London: N. B. Saunders, 1927.
- Sheel M., Carbyn L.* The morphological relationship of gray wolves (*Canis lupus*) in national Parks of central Canada.—*Canad. J. Zool.*, 1977, vol. 55, N 4, p. 737—747.
- Skoog R.* Results of Alaksa's attempts to increase prey by controlling wolves.—*Abstr. pap. 3rd Intern. Theoriol. Congr., Helsinki, 15—20 Aug., 1982.* Helsinki, 1982, p. 228.
- Slobodkin L.* Prudent does require group selection.—*Amer. Natur.*, 1974, vol. 108, N 963, p. 665—678.
- Slovak Institute for the Care of Monuments and Nature Conservation. Status, Distribution and Problems of Protecting of Wolves in Slovakia.—*IUCN Publ. New Ser., Suppl. Pap. N 43.* Morges, Switzerland, 1975, p. 62—72.
- Soldatovic B., Tolksdorf M., Reichstein H.* Der Chromosomensatz bei verschiedenen Arten der Gattung *Canis*.—*Zool Anz.*, 1970, Bd. 184, N 3/4, S. 155—167.
- Stanley S.* An explanation for Cope's rule.—*Evolution*, 1973, vol. 27, N 1, p. 1—26.
- Steiner H.* Der Aufbau des Säugetiercorpus und Tarsus nach neueren embriologischen Untersuchungen.—*Rev. suisse zool.*, 1942, vol. 49, p. 217—223.
- Stelfox J.* Wolves in Alberta.—*Lands — Forests — Wildlife*, 1969, vol. 12, N 4, p. 18—27.
- Stenlund M.* A field study of the timber wolf (*Canis lupus*) on the superior national forest, Minnesota.—*Techn. Bull. Dep. Conserv.*, 1955, N 4, p. 55.
- Suminski P.* The wolf in Poland.—*IUCN Publ. New Ser., Suppl. Pap. N 43.* Morges Switzerland, 1975, p. 44—52.
- T(ein)O.* Eesti Mets.—*J. Jahimajandusest*, 1940, N 1.
- Tembrock G.* Acoustic behavior of mammals.—*In: Acoustic behavior of animals*/Ed. R. Buschel. L.: Elsevier Publ. Co, 1963, p. 751—783.
- Tembrock G.* Dier Lautgebung der Caniden.—*Milu*, 1976, vol. 4, N 1, p. 1—44.
- Theberge J.* Death of a legislative fossile: Ontario's wolf and coyote bounty.—*Ontario Natur.*, 1973, vol. 13, N 3, p. 32—37.
- Theberge J.* Wolves: Canadian perspective.—*In: Proc. Symp. Canada's Threat. Spec. and Habitats.* Ottawa, May 20—24, 1976. Ottawa, 1976, p. 51—54.
- Theberge J., Strickland D.* Changes in wolf numbers, Algonquin provincial park, Ontario.—*Canad. Field-Natur.*, 1978, vol. 92, N 4, p. 395—398.
- Theberge J., Fall J.* Howling as a means of communication in timber wolves.—*Amer. Zool.*, 1967, vol. 7, p. 331—338.
- Theberge J., Oosenbrug S., Pimlott D.* Site and seasonal variations in food of wolves, Algonquin park, Ontario.—*Canad. Field-Natur.*, 1978, vol. 92, N 1, p. 91—94.
- Theberge J., Pimlott D.* Observation of wolves at rendezvous site in Algonquin park.—*Canad. Field-Natur.*, 1969, vol. 83, N 2, p. 122—128.
- Thenius E.* Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena: Gustav Fischer verl., 1972. 345 S.
- Thenius E., Hofer H.* Stammesgeschichte der Säugetiere. B. etc.: Springer-Verl., 1960. 322 S.
- Threatened wildlife of the United States. US Dep. Inter. Res. Publ. 114, Mar. 1973. Wash. (D. C.). 289 p.
- Timm D., Morgan S., Wood R.* Wolf as predator on Mallards in a bait trap.—*Canad. Field-Natur.*, 1975, vol. 89, N 3, p. 322.
- Tokuriki M.* Electromyographic onol joint-mechanical studies in quadrupedal locomotion.—*Jap. J. Vet. Sci.*, 1973, vol. 35, N 5, p. 433—446.
- Toree D.* I cani villafranchiani della Toscana.—*Palaeontogr. Ital.*, 1967, vol. 63, p. 113—138.
- Van Ballenberghe V., Erickson A.* A wolf pack kills another wolf.—*Amer. Midland Natur.*, 1973, vol. 90, N 2, p. 490—493.
- Van Ballenberghe V., Mech D.* Weights, growth and survival of timber wolf pups in Minnesota.—*J. Mammal.*, 1975, vol. 56, N 1, p. 44—63.
- Van Ballenberghe V., Erickson A., Byman D.* Ecology of the timber wolf in Northeastern Minnesota.—*Wildlife Monogr.*, 1975, vol. 43, p. 43.
- Van Zyll de Jong C. G.* The distribution and abundance of the wolverine (*Gulo gulo*) in Canada.—*Canad. Field-Natur.*, 1975, vol. 89, N 4, p. 431—437.
- Versluys S.* Das Skelett. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere van Ihle. Kampen, 1927.
- Voskär J.* Sme zapovedni aj za prežitie

- vlka.—Pamiętki przyrody, 1979, N 5, s. 34—35.
- Walls G.* The vertebrate eye and its adaptive radiation. Grandbrook, Mich.: Bl. Hile, 1942. 785 p.
- Webb R.* Wolf management in Manitoba.—In: Proc. Symp. on Wolf Manag. in Selected Areas of North America. Chicago, Ill., 1970, p. 16—18.
- Weise T., Robinson W., Hook R., Mech D.* An experimental translocation of the eastern timber wolf.—Audubon Conserv. Rep., 1975, N 5, p. 28.
- Welis M., Bekoff M.* An observation study of scent-marking in coyotes (*Canis latrans*).—Anim. Behav., 1981, vol. 29, p. 332—350.
- Wolf B.* Fauna fossilis cavenorum. Fossilium Catalogus, 1938. vol. I, p. 1—192; vol. II, p. 1—196; 1939. vol. I, p. 193—240; vol. II, p. 97—208.
- Wolfe M., Allen D.* Continued studies of the status, socialisation and relationships of Isle Royale wolves 1967 to 1970.—J. Mammal., 1973, vol. 54, N 3, p. 611—635.
- Wood F., Wood D.* Animals in danger: The story of vanishing american wildlife. N. Y., 1948. 181 p.
- Woolpy J., Ginsburg B.* Wolf socialization on a study of temperament in a wild social species.—Amer. Zool., 1967, N 7.
- Woolpy J.* The social organization of wolves.—Natur. Hist., 1968, vol. 77, N 5, p. 46—55.
- Workmann W.* Metrische Untersuchungen an Schadel von Coyoten, Wolfen und Hunden.—Zool. Anz., 1971, Bd. 186, H. 5/6, S. 435—464.
- Wynne-Edwards V.* Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburg; London, 1962. 653 p.
- Young S., Goldman E.* The wolves of Norht America. Wash.: Publ. Amer. Wildlife Inst., 1944. 636 p.
- Zimen E.* On the regulation of pack size in wolves. Max Plank physiol. Inst. für Verbolten-Arbeitsgruppe. Wuppertal, 1971.
- Zimen E.* Social factors regulating pack size and natality rate in wolves.—In: Abstr. XIth Intern. Congr. Game Biol., Stockholm, 1973. Stockholm, 1974, p. 165.
- Zimen E.* On the regulation of pack size in wolves.—Ztschr. Tierpsychol., 1976a, N 3, S. 300—341.
- Zimen E.* Verhaltensmodell im ökosystem Wölfe.—Bild. wiss., 1976b, vol. 13, N 1, p. 36—45.
- Zimmerman A.* Zur vergleichende Anatomie der Corpogelenks.—Tierzücht. Mitt., 1928, Bd. 15.
- Zollitsch H.* Metrische untersuchungen an schädeln adulter wildwolfe und goldschakale.—Zool. Anz., 1969, Bd. 182 H. 3/4, S. 153—182.

Оглавление

Предисловие	5
Глава первая	
Происхождение и история волка (Н. К. Верещагин)	11
Глава вторая	
Систематика и изменчивость (В. Е. Соколов, О. Л. Россолимо)	21
Таксономическая структура рода <i>Canis</i>	21
Внутривидовая изменчивость	25
Таксономическая структура вида <i>C. lupus</i>	40
Глава третья	
Ареал и его изменение (Н. Ф. Реймерс, Д. И. Бибииков)	51
К истории ареала во II тысячелетии н. э.	51
Ареал в XX в.	59
Глава четвертая	
Морфология	64
Внешний вид и движение (В. М. Смирин)	64
Кожный покров (В. Е. Соколов, Т. И. Неклюдова, Т. В. Перфилова)	67
Скелет (Г. А. Гиммельрейх, С. Ф. Манзий, В. И. Клыков, К. П. Мельник, О. Я. Пилипчук)	125
Мускулатура (Г. А. Гиммельрейх, С. Ф. Манзий, В. С. Коток, В. Ф. Мороз, О. Я. Пилипчук)	175
Сердечно-сосудистая система (М. Ф. Ковтун, Л. П. Осинский)	226
Пищеварительная система (Т. Б. Саблина, Г. К. Жарова)	240
Морфометрия внутренних органов (П. Г. Козло, А. Н. Филимонов, А. Я. Бондарев)	254
Весовые особенности крови, скелета, костного мозга и мускулатуры (П. А. Коржуев, Т. Х. Спасская)	259
Увеличение размеров одновозрастных волков в XX в. (С. Е. Раменский, В. С. Смирнов, И. Г. Гурский, М. П. Павлов)	261
Орган зрения (Ф. В. Андреев)	267
Глава пятая	
Поведение	278
Онтогенез пищевого поведения (Я. К. Бадридзе)	278
Элементарная рассудочная деятельность и сложные формы поведения (Л. В. Крушинский, Е. Н. Мычко, М. Н. Сотская, А. В. Шубкина)	284
Коммуникация и социальная организация (Н. Г. Овсяников, А. Д. Поярков, В. П. Бологов)	295
Охотничье поведение (С. А. Корытин, Д. И. Бибииков)	311
Глава шестая	
Питание и биоценоотические отношения	325
Питание (Н. Н. Руковский)	325
Воздействие волка на диких копытных животных (К. П. Филонов, М. Л. Калецкая)	336
Взаимоотношения с другими хищными млекопитающими (Е. Н. Матюшкин)	355

Взаимоотношения с птицами — падальщиками (Д. И. Бибиков, Е. Н. Матюшкин)	370
Воздействие волка на домашних животных (С. Г. Приклонский)	374
Глава седьмая	
Размножение и структура популяции	378
Размножение (П. И. Данилов, И. Г. Гурский, А. Н. Кудактин)	378
Возрастная структура и соотношение полов (В. С. Смирнов, Н. С. Корытин)	389
Пространственная структура (Д. И. Бибиков, А. Н. Филимонов)	408
Использование территории, перемещения (Д. И. Бибиков, А. Н. Кудактин, А. Н. Филимонов)	415
Последствия нарушения структуры популяции волка (Л. С. Рябов)	431
Глава восьмая	
Численность и особенности образа жизни по регионам	447
Сопредельные с СССР страны (В. И. Караваева, Д. И. Бибиков)	447
СССР (Д. И. Бибиков, С. Г. Приклонский, А. Н. Филимонов)	452
Крайний Север (В. П. Макридин, Н. К. Железнов, Е. И. Громов, Г. И. Чувашов)	467
Прибалтика (А. Я. Прусайте, М. Каал, А. Вульф)	476
Северо-Запад европейской части СССР (П. И. Данилов, О. С. Русаков, И. Л. Туманов)	479
Белоруссия (Н. Г. Козло, Э. Б. Банад)	483
Украина и Молдавия (И. Г. Гурский)	487
Северный Кавказ (А. Н. Кудактин)	493
Грузия и Армения (Т. К. Бараташвили)	497
Азербайджан (В. П. Литвинов, Ю. Х. Гидаятв)	501
Туркмения (Н. Ишадв)	503
Узбекистан (Д. И. Бибиков, Г. И. Ишунин, В. И. Тарянников)	504
Киргизия (В. А. Вырышаев)	507
Таджикистан (А. И. Соков)	510
Казахстан (А. К. Федосенко, В. А. Фадеев, А. Н. Филимонов)	513
Западная Сибирь (А. Я. Бондарев, Б. С. Юдин)	519
Алтай (А. Я. Бондарев, Г. Г. Собаковский)	522
Красноярский край, Иркутская и Читинская области (М. А. Лавов)	529
Тува (М. Н. Смирнов, В. В. Шурыгин)	535
Бурятия (В. Т. Носков)	537
Якутия (Ю. В. Лабутин, В. П. Вшивцев)	539
Юг Дальнего Востока (С. П. Кучеренко)	543
Глава девятая	
Отношение к волку и управление его популяциями	547
Эволюция отношения человека к волку (Д. И. Бибиков, В. И. Караваева, Л. Л. Стишковская, Л. С. Богословская)	547
Волк — объект охоты (Р. В. Дормидонтов)	554
Волк на заповедных территориях (К. П. Филонов, М. Л. Калецкая)	557
Управление популяциями (Д. И. Бибиков, С. Г. Приклонский, А. Н. Филимонов)	562
Литература	572

Contents

Preface	5
Chapter one	
Discending and history of the wolf (N. K. Vereshchagin)	11
Chapter two	
Taxonomy and variability (V. E. Sokolov, O. L. Rossolimo)	21
Tyxonomic structure of the genus <i>Canis</i>	21
Intraspecific variability	25
Structure of the species <i>Canis lupus</i>	40
Chapter three	
Range and its modification (N. F. Reimers, D. I. Bibikov)	51
On the history of the range the year two thousand A. D.	51
The range in the 20th century	59
Chapter four	
Morphology	64
Exterior and movement (V. M. Smirin)	64
Skin (V. E. Sokolov, T. I. Nekludova, T. V. Perfilova)	67
Skeleton. (G. A. Gimmelreikh, S. F. Manzyi, V. J. Klikov, K. P. Melnik, O. Ya. Pilipchuk)	125
Muscles (G. A. Gimmelreikh, S. F. Manzyi, V. S. Kotok, V. F. Moroz, O. Ya. Pilipchuk)	175
Cardiovascular system (M. F. Kovtun, L. P. Osinsky)	226
Gastro-intestinal system (T. B. Sablina, G. K. Zharova)	240
Morphometry of internals (P. G. Kozlo, A. N. Filimonov, A. Ya. Bondarev)	254
Weight peculiarities of blood, skeleton, marrow and muscles (P. A. Korzhuyev, T. Kh. Spasskay)	259
Increase in size of the wolves of the same age in the 20th century (S. E. Ramensky, I. G. Gursky, M. P. Pavlov)	261
Organ of sight (F. V. Andreyev)	267
Chapter five	
Behavior	278
Ontogenesis of feeding behavior (Ya. K. Badridze)	278
Elementary intellectual activities and complex forms of behavior (L. V. Krushinsky, E. N. Mychko, M. G. Sotskaya, A. V. Shubkina)	284
Communication and social organization (N. G. Ovsyanikov, A. D. Poyarkov, V. P. Bologov)	295
Hunting behavior (S. A. Korytin, D. I. Bibikov)	311
Chapter six	
Feeding and biocoenotic relationships Feeding (N. N. Rukovsky)	325
Influence of wolf predation on wild ungulates (K. P. Filonov, M. L. Kaletskaya)	336

Relationships with other predatory mammals (E. N. Matjushkin)	355
Relationships with birds-scavengers (D. I. Bibikov, E. N. Matjushkin)	370
Relationships with domestic animals (S. G. Priklonsky)	374
Chapter seven	
Reproduction and population structure	378
Reproduction (P. I. Danilov, I. G. Gursky, A. N. Kudaktin)	378
Age structure and sex ratio (V. S. Smirnov, N. S. Korytin)	389
Spacial structure (D. I. Bibikov, A. N. Filimonov)	408
Territoriality, movements (D. I. Bibikov, A. N. Kudaktin, A. N. Filimonov)	415
Results of wolf population disturbances (L. S. Ryabov)	431
Chapter eight	
Numbers and peculiarities of mode of existence in different regions	447
Countries conterminous to the USSR (V. I. Karavayeva, D. I. Bibikov) . . .	447
USSR (D. I. Bibikov, S. G. Priklonsky, A. N. Filimonov)	452
North (V. P. Makridin, N. K. Zheleznov, E. I. Gromov, G. I. Chuvashov) . . .	467
Baltic republics (A. Ya. Prusaite, M. Kaal, A. Volf)	476
North-West (P. I. Danilov, O. S. Rusakov, I. L. Tumanov)	479
Byelorussia (P. G. Kozlo, E. B. Banad)	483
Ukraine and Moldavia (I. G. Gursky)	486
North Caucasus (A. N. Kudaktin)	493
Georgia, Armenia (T. K. Baratashvili)	497
Azerbaijan (V. P. Litvinov, Yu. Kh. Gidayatov)	501
Turkmenistan (N. Ishadov)	503
Uzbekistan (D. I. Bibikov, G. I. Ishunin, V. I. Taryannikov)	504
Kirgizia (V. A. Vyrypayev)	507
Tadzhikistan (A. I. Sokov)	510
Kazakhstan (A. K. Fedosenko, V. A. Fadeyev, A. N. Filimonov)	513
West Siberia (A. Ya. Bondarev, B. S. Yudin)	519
Altai (A. Ya. Bondarev, G. G. Sobansky)	522
Krasnoyarsk territory, Irkutsk and Chita regions (M. A. Lavov)	529
Tuva (M. N. Smirnov, V. V. Shurigin)	535
Buriatia (V. T. Noskov)	537
Yakutia (Yu. V. Labutin, V. P. Vshivtsev)	539
South Far East (S. P. Kucherenko)	543
Chapter nine	
Attitude towards wolf and its population management	547
Evolution of man's attitude towards wolf (D. I. Bibikov, V. I. Karavayeva, L. L. Stishkovskaya, L. S. Bogoslovskaya)	547
Wolf as a hunting animal (R. V. Dormidontov)	554
Wolf on protected areas (K. P. Filonov, M. L. Kaletskaya)	557
Population management (D. I. Bibikov, S. G. Priklonsky, A. N. Filimonov)	562
Literature	572

В издательстве «Наука»

готовятся к печати:

Изучение и охрана редких и исчезающих видов животных фауны СССР — 10 л.

В сборник включены материалы Всесоюзной школы «Изучение и охрана редких и исчезающих видов животных», посвященные как общим вопросам охраны природы, так и более конкретным вопросам охраны отдельных видов животных в различных регионах страны. Для зоологов, экологов, работников заповедников и любителей природы.

Млекопитающие в наземных экосистемах — 20 л.

В книге рассмотрены особенности взаимосвязи млекопитающих с растительностью различных географических зон (тундры, лесов, степей, пустынь). Описаны взаимосвязи млекопитающих с компонентами наземных экосистем. Показана многообразная средообразующая деятельность млекопитающих: влияние на формирование пространственной структуры наземных экосистем, микрорельефа, комплексного покрова аридных территорий. При этом использованы дистанционные аэрометоды. Для экологов, зоологов, ботаников и биогеографов.

Книги можно предварительно заказать в магазинах Центральной конторы «Академкнига», в местных магазинах книготоргов или потребительской кооперации без ограничений.

ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ КНИГ ПОЧТОЙ ЗАКАЗЫ ПРОСИМ НАПРАВЛЯТЬ ПО АДРЕСУ:
117192 Москва, Мичуринский проспект, 12, магазин «Книга — почтой» Центральной конторы «Академкнига»;
197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7, магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига»,
ИЛИ В БЛИЖАЙШИЙ МАГАЗИН «АКАДЕМКНИГА».

Волк

Происхождение, систематика,
морфология, экология

*Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР*

*Редактор издательства
Т. Н. Маркова*

*Художник
С. А. Литвак*

*Художественный редактор
Н. Н. Власик*

*Технические редакторы
Т. В. Полякова, Ф. М. Хенوخ*

Корректоры Т. С. Козлова, Б. И. Рывин

ИБ № 27305

Сдано в набор 08.05.84

Подписано к печати 14.01.85

Т-01010. Формат 70×90¹/₁₆

Бумага типографская № 1

Гарнитура обыкновенная

Печать высокая

Усл. печ. л. 44,46 Усл. кр. отт. 44,93

Уч.-изд. л. 48,2

Тираж 6 300 экз. Тип. зак. 347

Цена 3 р. 20 к.

*Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука»*

117864 ГСП-7, Москва В-485

Профсоюзная ул., 90

*2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6*

USSR Academy of Sciences

A.N. Severtsov Institute
of Evolutionary Animal
Morphology and Ecology

Scientific Council
for Biosphere Problems

MAB

Soviet Committee
for the UNESCO Programme
„Man and Biosphere”

Species
of the Fauna of the USSR
and the Contiguous
Countries

The Wolf

3 p. 20 k.



Nauka Publishers