Коммуникация и социальная организация волка

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 организацией.

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. Социальное поведение волков и собак сходно, у последних выделено около 90 поведенческих паттернов. Большинство их описаны и для волков. Почти все из пропущенных форм относились к второстепенным и были отмечены а последующих описаниях.

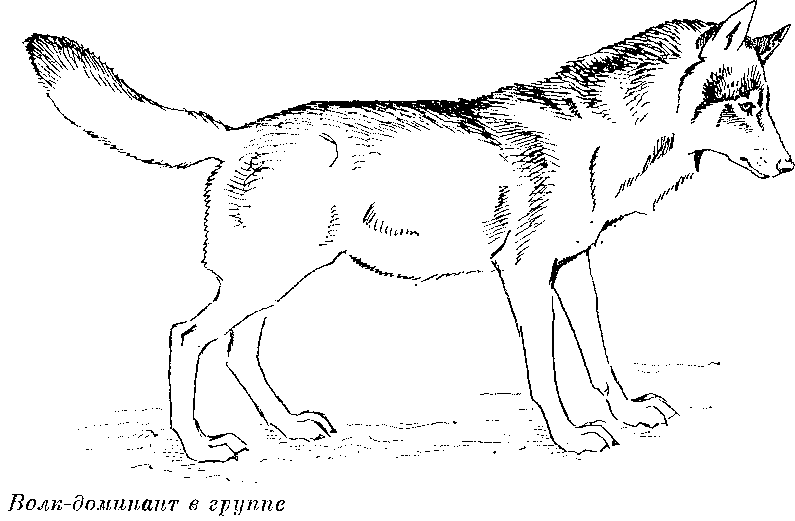
Анализируя средства экспрессии у волков, Шенкель разделял их на три категории, подчеркивая, что в реальных взаимодействиях они выступают в интегрированной форме. К первой он отнес выразительные средства периферических частей тела, таких, как морда, хвост, запаховые органы. Ко второй — ненаправленные поведенческие изменения в состоянии возбуждения: вздыбливание волос, учащение дыхания и реакция зрачков. К третьей — относятся прямые поведенческие действия, направленные па партнера, например демонстрация угроз или подчинения.

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 атомистических ситуациях можно определять следующим образом: «... обнаженные зубы, приоткрытый рот, выдвинутые вперед углы рта, сморщенная и вздутая морда, поднятые и направленные вперед уши...» характеризуют поведение угрожающего, уверенного в себе волка, высокого социального статуса. Противоположное состояние характеризуется закрытым ртом с оттянутыми далеко пазад углами, растянутой кожей на морде, прищуренными глазами, отведенными пазад и прижатыми ушами. Другие мотивационные состояния также сопровождаются определенными выражениями. Так, во время приглашения к игре морда приобретает особое игровое выражение, при котором губы растянуты горизонтально, рот слегка приоткрыт, уши отведены пазад, при этом животное совершает быстрые и неглубокие дыхательиыо движения, сопровождающиеся характерным звуком.

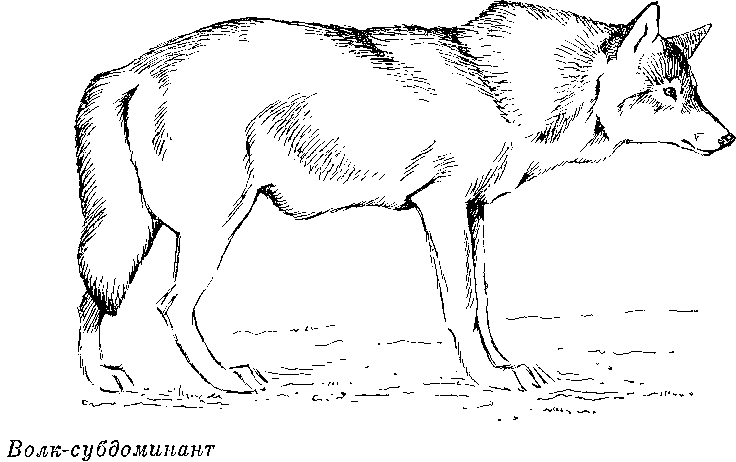
Другое важное средство выражения состояния у волка — его хвост. В спокойном состоянии он свободно опущен вниз, угрожающий волк держит хвост напряженно поднятым вверх над линией спины, вплоть до вертикального положения, при этом за счет вздыбливания волос увеличивается ого размер. Низкорапговые волки при социальном взаимодействии низко опускают хвост, часто поджимая его между ног. В движениях хвоста важна быстрота и амплитуда. Свободное помахивание хвостом наблюдается во взаимодействиях дружелюбного характера. Во время ритуала приветствия помахивание хвостом осуществляется интенсивно, в этом случае «виляние» может охватывать всю заднюю часть корпуса. Низкорапговые волки, приветствуя доминантой, могут вилять задиой частью корпуса с поджатым хвостом. Быстрое, короткое помахивание хвостом характерно для волка в агрессивном состоянии. Мич отмечает полезность учета положений хвоста при наблюдениях взаимодействия зверей в естественных условиях, его позиция хорошо видна с большой дистанции.

Если поведенческие реакции двух первых категорий иосят в значительной степени автоматический характер и хорошо предсказуемы, то направленное поведение волков гораздо сложнее и динамичнее. Око позволяет выразить очень широкий диапазон мотивационных состояний, переходов между ними и индивидуальность каждого волка. Шенкель подчеркивал, что охарактеризовать поведение волка только как серию предсказуемых статических элементов поведения невозможно В ходе социального общения действия волков могут широко меняться в направленности и интенсивности, что зависит не только от исходных условий взаимодействия, по является результатом непрерывного взаимного влияния партнеров друг на друга.

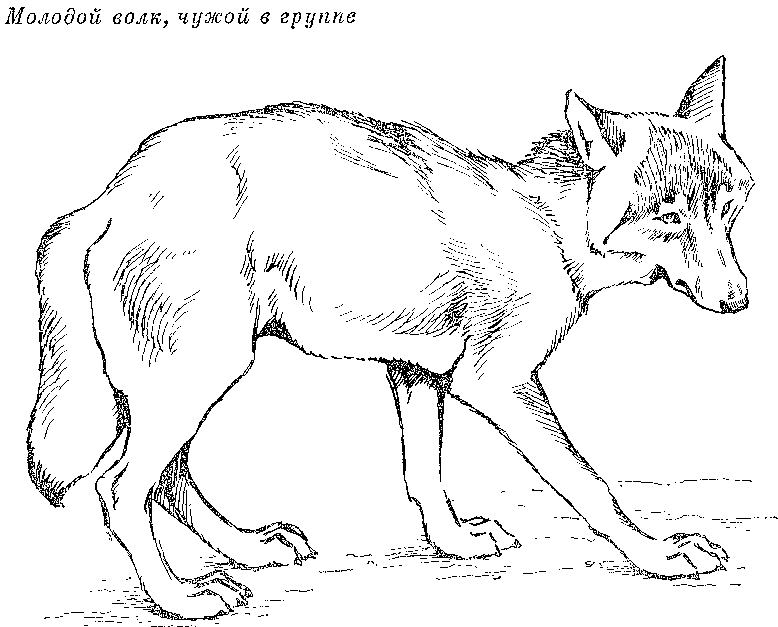
В групповом поведении волков сильно выражены агонистические формы взаимодействий, связанные с социальным соревнованием. В стабилизированных стаях настоящие драки происходят крайне редко, взаимодействия имеют форму демонстраций, в которых выявляется социальный ранг животного. Очень характерная для высоко-ранговых зверей демонстрация — «фиксированный взгляд», когда волк пристально •смотрит на партнера, часто высоко подняв хвост.



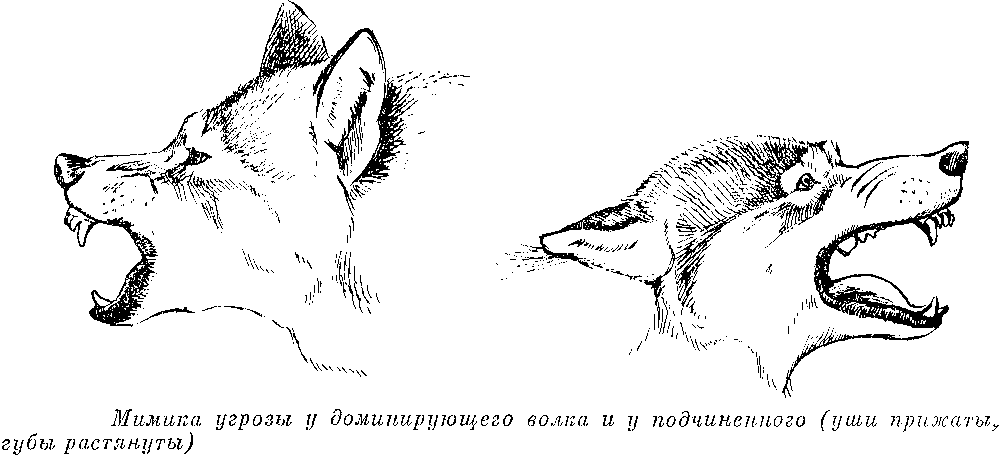
волк-субдоминант



Волк-доминант



Молодой волк, чужой в группе



Мимика угрозы у доминирующего волка и у подчиненного

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». 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 начать вылизывать гениталии стоящего. Это взаимодействие происходит только между близкими животными.

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 па партнера — «прижимание к земле», происходит, когда он придавливает партнера к земле, хватая его зубами за шею или морду. Демонстрация — «угроза укуса» — зверь обнажает зубы и пристально смотрит на партнера, уши его подняты и направлены вперед, лапы напряжены, хвост дрожит, волосы па холке и крестце вздыблены, язык может высовываться между зубами. При этом зверь издает глухое клокочущее 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. 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, нередко, совершает лизательные движения языком. При этом он отворачивает голову и укусы направляет скорее в пространство, чем на противника.

В социальном поведении волков ярко выражены демонстрации подчинения. Шенкель определяет подчинение, как специфический комплекс поведения, который характеризуется «... комбинацией неполноценности и позитивной социальной тенденции и не содержит элементов враждебности или навязчивости». Мотивационная основа подчинения — «...импульс или тенденция низшего к достижению дружественной или гармоничной социальной интеграции».

Существует две формы подчинения: активное и пассивное. При активном подчинении волк припадает к земле с низко опущенным хвостом, 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 перед 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 дружественность, 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. Инициатива при этом исходит от подчиняющегося.

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. Не имеющий возможности избежать столкновения пришелец проявляет 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. Настоящие драки бывают при встрече двух стай на границе территории.

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. 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. 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. Источниками запаховых сигналов могут быть моча, кал, вагинальные выделения, а также выделения анальных и прекаудальных желез и слюна. Специальных работ по установлению информационной значимости разных запахов у волка практически нет. Кое-что известно лишь для собак, а именно: показано, что наибольшая информация передается с мочой. Полевые наблюдения показывают, что волки четко определяют по моче состояние течки у самки. 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. Предполагают, что фекалии могут нести информацию не только о виде, но, вероятно, о поле животного.

Выделения анальных желез не передают информацию о физиологическом состоянии самки. Фокс 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. к. постоянно поддерживают близкий контакт. Передаваемая с запахом прекаудальных желез информация не изучалась. Можно лишь предполагать, что она имеет какое-то коммуникационное значение, если не самостоятельное, то в сочетании с запахом мочи. Так, Шенкель отмечает, что волки 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 уринации: 1) волк метит, 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. 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 нетерриториальных волков мечение в значительной степени подавлено. Значительное усиление запахового мечения наблюдается у волков во время гона и при образовании новых пар. 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 уринации волки оставляют запах, потираясь о предметы шерстью или катаясь, но, вероятно, основная функция этого поведения — самомочение от источника сильного запаха. Этот феномен подробно описан и назван тергоровой реакцией. У взрослых зверей тергоровая 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. Паттерны обонятельного поведения включают область головы, шеи и ано-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 рявкает, рычит, лает, жалобно просительно повизгивает, визжит от боли и воет» — писал Н.А. Зворыкин.

В специальной работе по вокализации Темброк разделяет вокализацию млекопитающих па 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. Оно издается волком при агрессивных взаимодействиях. Фырканье издает настороженный зверь. Часто матерые фыркают в присутствии волчат, предупреждая их об опасности. Вероятно, фырканье — сигнал неголосового 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 па 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 па него и от боли. Визг блокирует агрессию. В акустическом репертуаре волков есть еще писк и чихание. 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 и уже потом падает. Джо Слип видит значение лая в предупреждении чужаку или как сигнал тревоги. To же неоднократно наблюдал и В.П. Болотов. Взрослый самец-волк лаял и этим останавливал хор волчат и молодой волчицы.

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 воя за сотни метров, а другой, находясь в километрах, слышит его прекрасно. Пол и возраст по вою хорошо различают на слух. Матерый воет басисто и длинно, в однократном варианте 20—25 сек. При имитации воя матерого волка человек испытывает затруднение. Голос матерой волчицы выше и короче. Ее вой более сложен, дик и заунывен. 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 закапчивая вой подскуливанием, повизгиванием, лаем. В еще большей степени это характерно для прибылых поздней осенью и зимой. Вой волчат летом — всплеск какофонии звуков.

Харрипгтон и Мич 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 выделили три типа начала 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 гармоники, 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 и серого волков упоминалось, что у волков есть еще комбинированный вой и хоровой вой; б — модификация, в которой частота звука периодически меняется. Мы регистрировали б-модификацию и у волков, хотя и реже, чем у шакалов. В вое волков в-модификацией мы называем хор молодых и переярков. Почти всегда «концерт» начинается с а-модификации, затем следуют б- и потом б-модификации. Это наиболее полная схема воя семьи волков. В некоторых случаях происходит выпадение б-модификации.

Пространственное расположение воющих зверей показывает следующие закономерности. Хор молодых располагается в окрестностях дневки, сигнал а- и б-модификации можно слышать, как правило, вдалеке от нее. Для шакалов а- и б-модификации — сигнал призыва молодых к дневке, куда взрослые приходят их кормить. Вероятно, некоторые другие варианты воя волков могут выполнять ту же функцию.

Широко известна склонность волков отвечать воем па схожие звуки. По этому свойству разные семьи волков могут сильно отличаться. По нашим наблюдениям, волки активно перекликались с шакалами, причем обычно они старались провыть последними и часто из-за этого подавали голос дважды. Индивидуальные отличия, характерные для волка, проявляются как в реакции на звуковой сигнал, так и в тоне и тембре ответного воя. По наблюдениям В.П. Болотова, в одной стае волчица отличалась удивительной отзывистостыо. Она отвечала на подвыв одна 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 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 матерые 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. Болотовым перекличка двух взрослых волков. Звери уходили все дальше от логова и несколько раз перекликались. Вполне возможно, что воем волчица собирает молодых на спевку, куда приходит их кормить. Ответ же молодых служит сигналом матери, что ее команда принята. Н.Я. Динник давно описал подобную перекличку. Удаление от стаи какого-то зверя тоже может быть причиной воя. 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, перебегавшая дорогу. Матерый и три прибылых 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. 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.

Социальная организация. Наличие информационных связей обусловливает 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. 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. Сомнительна и возможность успешного выращивания щенков при отсутствии крупной добычи. 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. Не все волки, встреченные в одиночку, могут быть отнесены к категории одиночных волков. 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. Особенно часты разъединения стаи и распад ее на группы летом. 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. Наибольший, зарегистрированный размер стаи — 36 волков указан для Аляски; для нее известны стаи из 20 и 21 и 14—22 зверей для о-ва Айл-Ройал. В СССР самая большая среди известных стай состояла из 16 волков, обычно же в разных регионах — из 5—11 животных.

Рауш, проследив динамику численности волков па Аляске, пришел к выводу, что средний размер стаи отражает уровень их численности в данном районе. Величину стаи могут определять экологические и социальные факторы. В числе первых — фактор оптимальной охоты и эффективной кормежки. 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 предположил, что экологические факторы являются второстепенными. Так, фактор оптимальной охоты проявляется, по-видимому, как общая тенденция в эволюционном процессе, но не ограничивает отклонение размера стаи от оптимума: при охоте большой стан 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, чем может прокормиться у туши. Впоследствии эти представления получили экспериментальное подтверждение и развитие в работах Зимена, создавшего цельную модель социоэкологии 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, при питании оленями они меньше, и еще меньше — косулями и баранами Далла. Отсюда он заключает о зависимости величины стаи волков от плотности их популяции и от размера основной жертвы. Свои заключения он подтвердил 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 па о-ве Айл-Ройал.

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 но зависит непосредственно от размера жертв, так как с оленем или жертвой меньшего размера эффективно справляются и два волка. А.Н. Кудактпн показал для условий Кавказского заповедника, что пара волков добывают благородного оленя даже более эффективно, чем стая. Вероятно, несколько хищников необходимы при нападении па кабана и лося. Но и в этом случае непосредственно участвует в убийстве добычи лишь часть стаи; для лося обычно это 5— 6 зверей. Таким образом, и нижний предел величины стаи определяет по 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, но просто охотятся, отдыхают и передвигаются вместе, но при этом они действуют координирование. В условиях неволи можно объединить вместе несколько волков так, чтобы они не дрались, по 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.

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 я 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 па доминировании, па присутствии и узнавании лидера». В роли вожака стаи выступает, как правило, альфа—самец. Есть две стороны этой роли — привилегия и лидерство. Последнее выражается в руководстве и направлении активности стаи. Вожак выступает в роли организатора охоты, поднимает стаю с отдыха, направляет ее движение, протаптывает тропу в глубоком снегу. Функцию лидера в определенных ситуациях может выполнять и альфа-самка, 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. 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». 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. 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. животных по их социальным рангам можно выстроить в ряд, где особь каждого ранга доминирует над всеми ниже стоящими и подчиняется всем, кто выше. Выделение двух параллельных иерархических систем 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 разнополыми.

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. 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. При недостатке пищи альфа-самка приобретает исключительное «право на размножение», что имеет большое значение для регуляции размера стаи. При нормальных условиях доминирующее положение сохраняется за одними и теми же животными в течение ряда лег. В большой стабильной стае, кроме альфа-пары, могут быть еще три категории волков: 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 «откалываются» 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. Зимен показал, что волки первой категории составляют так называемое ядро — «костяк» стаи, включающее, кроме альфа-пары, еще несколько животных. Эти звери поддерживают наиболее тесный контакт, и в установившейся стае среди них наблюдается наименьшая агрессия. Волки ядра могут нападать на подчиненных сообща, что приводит к быстрому разрешению конфликта.

Доминирующие волки контролируют поведение других членов стаи. Высматривая, вынюхивая и выслушивая низкоранговых зверей стаи, они модифицируют их социальную активность. Однако поведение подчиненных волков также может играть роль в формировании структуры стаи. 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. Смертность под влиянием взаимодействий с собратьями высока среди молодых в раннем возрасте. Среди взрослых такие случаи немногочисленны, например, при нападении стаи на чужака, хотя могут быть и другие варианты. Так, стая убила своего альфа-самца, когда тот повредил ногу. Смертность от социальных взаимодействий резко возрастает в плохих экологических условиях, 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. 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. При очень глубоком нарушении структуры стай и популяций начинаются контакты с собаками.