

Альфа-статус, доминантность и разделение труда в волчьей стае

Л. Дэвид Мич

Biological Resources Division, U.S. Geological Survey, Northern Prairie Wildlife
Research Center, 8711 37th Street SE, Jamestown, ND 58401-7317, U.S.A.
Present address: North Central Research Station, 1992 Folwell Avenue, St. Paul,
MN 55108, U.S.A. (e-mail: Mechx002@tc.umn.edu)

Дэвид Мич — научный сотрудник Геологической службы США, профессор
Университета Миннесоты, биолог, изучающий крупных хищников с 1958 года.
Дэвид является всемирно известным экспертом по поведению и экологии
волков, охране дикой природы.

Перевод и верстка: Виталий Самигуллин, 2011.

Иллюстрации: David Mech, Department of the Interior/USGS.

Источник: «Догфренд Паблицерс» www.dogfriend.org

Оригинал:

Mech, L. David. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. Canadian Journal of Zoology 77:1196-1203. Jamestown, ND: Northern Prairie Wildlife Research Center Online. (<http://www.npwrc.usgs.gov/resource/mammals/alstat/index.htm>). (Version 16.05.2000).



Вы можете копировать, распространять и передавать это произведение другим при условии указания авторства и источника. Вы не можете использовать это произведение в коммерческих целях, изменять, преобразовывать или брать за основу своего произведения. Распространяется по лицензии “Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs”.



Краткий обзор

Господствующее мнение представляет стаю волков (*Canis lupus*) группой индивидов, которые состязаются за доминантность, но находятся под контролем «альфа» пары: альфа-самца и альфа-самки. Тем не менее, большинство исследований социальной динамики волков проводилось на неестественных группах невольных животных. В этой работе я описываю социальное устройство волчьей стаи, каким оно бывает в дикой природе, рассматриваю понятия «альфа», социальная доминантность и подчинение, а также представляю данные о взаимоотношениях членов свободно живущей стаи, основанные на литературных источниках и наблюдениях волков с острова Элсмир Северо-Западной территории Канады, собранных в течение 13 летних сезонов. Я сделал вывод, что типичная волчья стая — это семья, с родителями, направляющими действия группы в системе с разделением труда, где самки преобладают преимущественно в таких видах деятельности, как забота о потомстве и защита потомства, а самцы — преимущественно во время добычи и обеспечения пищи, а также в связанных с этим перемещениях.

Содержание

1	Введение	3
2	Методы	5
3	Результаты и обсуждение	6
3.1	Альфа-статус	6
3.2	Доминантность и подчинение членов стаи	8
3.3	Доминантность размножающихся самца и самки	13
4	Выводы	15
5	Благодарности	16

Список таблиц

1	Доминантные взаимодействия между волками размножающейся пары в отсутствие помощников (стая элсмирских волков)	9
2	Доминантные взаимодействия между волками размножающейся пары и годовалыми волками в 1993 году (стая элсмирских волков)	9
3	Доминантные взаимодействия между волками размножающейся пары и годовалыми волками в 1998 году (стая элсмирских волков)	10
4	Доминантные взаимодействия между волками размножающейся пары и двухлетними волками в 1994 году (стая элсмирских волков)	10
5	Доминантные взаимодействия между волками размножающейся пары и самкой пост-репродуктивного возраста в 1990 и 1991 годах (стая элсмирских волков)	21
6	Наблюдавшиеся попытки защиты еды в стае элсмирских волков	22

1 Введение

Волчьи стаи (*Canis lupus*) долго использовались в качестве примера поведенческих отношений между членами социальной группы. Тема социальной доминантности и альфа-статуса приобрела важное значение [42, 40, 8, 50, 52], а господствующее мнение представляет волчью стаю группой индивидов, постоянно состязующихся за доминантность, но сдерживаемых «альфа-парой»: альфа-самцом и альфа-самкой [34, 18, 19, 13, 38].

Однако большинство исследований социальной динамики волчьих стай было проведено на волках в неволе. Невольные стаи обычно формировались из волков из разных мест, которых собрали вместе и которым разрешили размножаться, когда они захотят [42, 40, 50, 52]. По всей видимости, этот подход отражал представление, что в дикой природе «стая начинает формироваться в начале зимы» [42] и предполагает определенный ежегодный сбор независимых волков (Шенкель рассматривал возможность того, что стая — это семья, как уже сообщалось Мури [34], но только в сноске).

В невольных стаях незнакомые друг другу волки формировали иерархии с доминированием с участием «альфы», «беты», «омеги» и т. д. Вероятно, в подобных группах обозначение доминантности было уместным, потому что большинство видов животных в неволе организуются таким же образом. Однако в дикой природе стая волков не является подобной группой, а представляет собой семью [34, 49, 19, 23, 2, 13], состоящую из размножающейся пары (breeding pair) и ее потомства прошлых одного–трех лет, а иногда две или три таких семьи [34, 13, 29].

Иногда стая принимает неродственного волка [46, 16, 29] или родственника одного из волков размножающейся пары [27], или умершего родителя заменяет волк извне [41, 10], а потомки противоположного пола новопривышедшего волка могут заменить своего родителя и размножаться с отчимом/мачехой [10, 26].

Такие вариации являются исключениями, но даже в подобных случаях стая состоит из размножающейся пары и их молодого потомства [19, 41, 10, 26, 39]. Стая функционирует как единица круглый год [19, 23, 25].

Когда потомство взрослеет, оно покидает стаю, начиная с девяти-месячного возраста [10, 33, 22, 11, 12]. Большинство щенков покидает стаю в 1–2 года, и только некоторые остаются до трех лет [29]. Таким образом, молодые члены составляют временную часть стаи, а единственными долгосрочными участниками стаи является размножающаяся пара. В противоположность этому, невольные стаи часто включают в себя членов, вынужденных оставаться в стае многие годы [40, 52, 6].

Попытки спроецировать информацию о поведении групп неродственных невольных волков на семейные структуры стай в естественной среде обитания привели к серьезным недоразумениям. Такой подход аналогичен попытке сделать выводы о динамике человеческой семьи на основе изучения людей в лагерях для беженцев. Особенно ошибочным стало представление об альфа волке, как о «главаре», который управляет группой «соотечественников» схожего возраста [42, 40, 7, 50, 52, 17, 47].

Поскольку волки долго подвергались истреблению [49], их было сложно исследовать в дикой природе [20], и поэтому информация о социальных взаимодействиях членов свободно живущих волчьих стай аккумуляровалась медленно. Мало известно о взаимодействиях в естествен-

ных условиях между размножающимися самцами и самками, о роли каждого из них в стае, а также о том, как доминантность связана с этими отношениями.

Социальное поведение диких волков рядом с логовом наблюдало только несколько исследователей. Однако Мури [34] приводит только краткий рассказ, Кларк [2] в неопубликованных тезисах представляет только краткие выводы об иерархических отношениях в стае, а Хабер [13] описывает свою интерпретацию социальной иерархии стаи, но не предоставляет никаких подкрепляющих доказательств. Таким образом, никто пока еще не квантифицировал иерархические отношения в дико живущей волчьей стае.

В этой работе, изучая понятия «альфа» и «социальная доминантность», а также представляя информацию о доминантных отношениях между членами свободно живущих волчьих стай, я постарался внести ясность в представления о социальном порядке естественных стай и расширить наши знания о социальной динамике волчьей стаи.

2 Методы

Исследование проводилось в летние периоды с 1986 по 1998 годы на острове Элсмир, Северо-Западной территории Канады ($80^{\circ}N$, $86^{\circ}W$). Там волки охотятся на арктических беляков (*Lepus arctic*), овцебыков (*Ovibos moschatus*), карибу Пири (*Rangifer tarandus pearyi*) и живут достаточно далеко от мест, где их могут эксплуатировать и преследовать люди, поэтому они относительно мало боятся человека [23, 24]. В течение 1986 года я приучал стаю волков к моему присутствию и подкреплял приучение каждое следующее лето. Каждое лето стая жила на одной и той же территории и обычно пользовалась тем же логовом или близлежащими логовами. Приучение позволило мне быть с волками ежедневно, различать их индивидуально и регулярно их наблюдать с дистанции от одного метра [23, 24, 35].

Мы делали заметки каждый раз, когда один волк позами (постурально) выражал подчинение другому волку. Обычно такой знак уважения характеризовался облизыванием морды доминантного животного в позе «активного подчинения» [43, рисунок 5], аналогичной той, которую описал Дарвин [4] у домашних собак. Часто такое поведение наблюдалось, когда животное возвращалось в зону логова после добычи пищи (foraging). Иногда вернувшееся животное отрыгивало пищу просящему волку [23, 30]. Другое наблюдаемое поведение включало «придавливание» (“pinning”), или пассивное подчинение [43], когда доминантный волк угрожал другому, который затем «пресмыкался», а также «стояние над другим» (“standing over”), когда один волк вставал над другим — который часто лежал с безразличием, — но в редких случаях нюхал

гениталии другого волка. Я не считаю «стояние над другим» доминантным поведением [32].

Далее представлено краткое изложение обобщений, задокументированных в прошлых источниках, а также новые открытия.

3 Результаты и обсуждение

3.1 Альфа-статус

Под «альфой» подразумевается наивысший ранг в некоторой иерархии, поэтому по определению альфа-волк — это волк высшего ранга. Поскольку иерархии волков в неволе делятся по половому признаку, выделяют альфа-самца и альфа-самку [42].

Историю представлений об альфа-статусе можно проследить по исследованиям, где предпринимались попытки выделить будущих альф в пометах невольных волков. Так, например, считалось, что «эмоциональная реактивность доминантного волчонка, *потенциальной* (курсив мой) альфа-особи стаи, может быть в известной мере отличима от активности подчиненных особей» и что «следовательно, возможно отличать характеристики темперамента или эмоциональной реактивности *потенциальных альфа-особей, или волков-лидеров*, (курсив мой) и подчиненных особей» [8, стр. 299]. Более того, «В нормальных полевых условиях, видимо, невозможно, чтобы пугливые, низкоранговые волки могли размножаться» [7, стр. 307]. Такой взгляд предполагает, что ранг является врожденным или формируется в раннем возрасте и что одним волком предначертанно руководить стаей, тогда как другим нет.

В противоположность этому взгляду, я предполагаю, что все молодые волки являются потенциальными производителями и что, когда они размножаются, они автоматически становятся альфами [19]. Даже в невольных стаях особи приобретают или теряют альфа-статус [51], поэтому у волков нет врожденного неизменного социального статуса, хотя щенки волков в неволе и демонстрируют физиологические и поведенческие различия, связанные с социальным рангом [8, 9]. Во-вторых, волки в неволе хорошо размножаются, и мне не известны случаи, когда бы пара зрелых, отделенных от остальной группы невольных волков не смогла бы размножаться, как было бы в случае, если они наследовали низкий ранг и поэтому не могли размножаться.

В-третьих, в дикой природе большинство волков уходят из своих родных стай и пытаются создать пару с такими же волками, создать потомство и сформировать собственные стаи [41, 10, 33, 22, 12, 29]. Мне не известны волки, которые бы прожили достаточно долго и, навсегда покинув свою родную стаю, так и не смогли бы дать потомство.

Волки демонстрируют значительные вариации в возрасте, в котором они покидают стаю, в дистанции, в направлении и других характери-

стиках этого вида поведения (см. источники выше), но они, вероятно, связаны с внутривыводковыми вариациями, обсуждаемыми выше [8, 9]. Тем не менее, если только взрослеющий член стаи не наследует позицию, позволяющую ему размножаться с неродным родителем в его собственной стае [10, 26], рано или поздно он уйдет из стаи и попытается размножиться где-то еще. Обозначение высокорангового волка альфой подчеркивает его ранг в иерархии доминирования. Однако в естественных волчьих стаях альфа-самец и альфа-самка — это всего лишь размножающиеся животные, родители стаи, а борьба за доминантность в другими волками встречается редко, если вообще встречается. В течение 13 летних сезонов наблюдений за стаями острова Элсмир, я не видел ни одного подобного случая.

Таким образом, называть волка альфой обычно столь же неуместно, как называть альфой родителя-человека или родителя-олени. Каждый родитель доминантен в отношении к своему потомству, поэтому термин «альфа» не несет в себе никакой дополнительной информации. Почему бы не называть альфа-самку самкой-родителем, размножающейся самкой, матриархом или просто матерью? Такое обозначение подчеркивает не доминантный статус животного, который является незначительной информацией, а роль основателя стаи, которая является важной информацией.

Единственный случай, для которого мы по-прежнему могли бы хотеть использовать термин «альфа», так это в относительно редких крупных стаях волков, состоящих из нескольких пометов. Хотя генетические отношения между матерями в таких стаях неизвестны, среди них, вероятно, есть первоначальный матриарх и одна или несколько дочерей, а среди отцов, вероятно, патриарх и неродственные «усыновленные» волки [29]. В подобных случаях более старые размножающиеся волки, вероятно, являются доминантными в отношении более молодых размножающихся волков и, по всей видимости, могут быть названы альфами. Доказательством такой точки зрения могла бы быть ситуация, когда более старший размножающийся волк доминировал бы в распоряжении едой или перемещениях стаи.

Но дело здесь не столько в терминологии, сколько в тех ошибках, которые из нее вытекают: жесткой, основанной на силе иерархии доминантности.

Без сомнений, степень, с которой эти утверждения могут применяться к другим видам животных, значительно разнится, но этот вопрос выходит за рамки этой статьи. Примечательно, однако, что аналогичные утверждения могут быть сделаны применительно к гиеновидным собакам (*Lycaon pictus*), экологически схожим с волками [21]. Тогда как одни исследователи не наблюдают рангового поведения у этого вида животных [15, 5], другие применительно к ним свободно используют термин «альфа» [3].

3.2 Доминантность и подчинение членов стаи

Понятие, природа и важность иерархии доминантности, или порядка клевания [44], многих видов животных находятся под сомнением (см. обобщение в [48]). Аналогично и в естественной волчьей стае доминантность не проявляется в качестве порядка клевания (pecking order) и имеет, очевидно, гораздо меньше значения, чем предполагалось в исследованиях волков в неволе [42, 43, 40, 50, 52, 17]. В естественной волчьей стае правила доминантности совершенно не похожи на правила порядка клевания группы похожих индивидов, соревнующихся за ранг.

Единственная последовательная демонстрация ранга в естественно живущих стаях — это позы животных во время социальных взаимодействий. Доминантные волки принимают классическую вольчью стоячую позу с поднятым (хотя бы горизонтально) хвостом, а подчиненные опускаются и «съёживаются» [4]. Фактически, в установлении дружеских отношений или сокращении социальной дистанции подчинение может быть столь же важным, как и доминантность.

Шенкель [43], отмечавший важность подчинения, выделял два основных типа — активное и пассивное подчинение. Он считал, что активное подчинение происходит от попрошайничества пищи. Я нахожу подчинение и попрошайничество неотличимыми. Выпрашивающий пищу, или подчиненный, волк возбужденно подходит к другому волку, размахивая хвостом, прижимая уши и «подлизывая» его рот. Второй волк, в зависимости от обстоятельств, может оторвать или не оторывать пищу [30]. При пассивном подчинении подчиненный волк переворачивается на бок или на спину, а доминантный волк обнюхивает его пах или гениталии [43]. На острове Элсмир активное подчинение было более распространенным.

В этой стае все члены, включая размножающуюся самку, постурально подчинялись размножающему самцу, как активно, так и пассивно [43]. Годовалые и двухгодовалые волки и одна самка пост-репродуктивного возраста подчинялись обоим размножающимся волкам. Это правило работало вне зависимости от состава стаи: для размножающейся пары или для размножающейся пары с щенками (Таблица 1); для размножающейся пары с годовалыми волками (Таблица 2); для размножающейся пары с годовалыми волками и щенками (Таблица 3); для размножающейся пары с щенками и двухлетними помощниками (Таблица 4) или для размножающейся пары с щенками и самкой пост-репродуктивного возраста (Таблица 5).

То, что эти правила подчинения помогают поддерживать дружеские отношения, было наглядно продемонстрировано во время наблюдений 22 июня 1991 года. Пост-репродуктивная самка возвращалась на территорию логова с очень сухой тушей зайца — более интересным развлечением, чем пища. Вместо того, чтобы отнести тушу прямо к щенкам, ста-

Таблица 1: Доминантные взаимодействия в летние периоды между размножающимися волками с острова Элсмир в отсутствие помощников (auxiliaries), то есть количество раз, когда волки доминировали над другими или подчинялись другим.

Год	Размножающийся самец	Размножающаяся самка	Щенки присутствуют?
1992	9	0	Да
1996	21	0	Да
1998	4	0	Нет

Примечание: Взаимодействия были преимущественно активным подчинением, но включают три случая пассивного подчинения [43]; сюда не входят «стояние над другим», а также взаимодействия с участием пищи, кроме «попрошайничества» (“food-begging”).

Таблица 2: Доминантные взаимодействия между размножающимися волками и годовальными волками из стаи с острова Элсмир в 1993 году (щенков не было, а родителями были животные, описанные в Таблице 1), то есть количество раз, когда одни волки доминировали над другими или подчинялись другим.

	Р.Сц	Р.Са	Г.Са1	Г.Сц	Г.Са 2	О.Ко
Р.Сц	–	0	0	0	0	0
Р.Са	3	–	0	0	0	3
Г.Са1	3	2	–	0	4	9
Г.Сц	4	3	0	–	0	7
Г.Са2	4	3	0	0	–	7
Год.?	3	2	0	0	0	5
О.Ко	17 ^a	10 ^a	0	0	4	31

Легенда: здесь и далее Р.Сц – Родитель-самец, Р.Са – Родитель-самка, Г.Са1 – Годовалая самка 1, Г.Сц – Годовальный самец, Г.Са2 – Годовалая самка 2, Год.? – Годовальный ?, О.Ко – Общее количество.

Примечание: Сюда не входят «стояние над другим», а также взаимодействия с участием пищи, кроме «попрошайничества» (“food-begging”).

^a — для взаимодействий родитель-самец – родитель-самка $\chi^2 = 0.94$, $P = 0.33$, $df = 1$.

Таблица 3: Доминантные взаимодействия между размножающимися волками и годовальными волками из стаи с острова Элсмир в 1988 году (щенки присутствуют, родитель-самец тот же, что и в 1990–1996 годах), то есть количество раз, когда одни волки доминировали над другими или подчинялись другим.

	Р.Сц	Р.Са	Г.Сц	Г.Са	О.Ко
Р.Сц	–	0	0	0	0
Р.Са	2	–	1	0	3
Г.Сц	8 ^a	4	–	1	13
Г.Са	5 ^b	9	0	–	14
О.Ко	15	13	1	1	30

Примечание: Сюда не входят «стояние над другим», а также взаимодействия с участием пищи, кроме «попрошайничества» (“food-begging”).

^a — Включает одну короткую последовательность из пяти подчинений.

^b — Включает одну короткую последовательность из четырех подчинений.

Таблица 4: Доминантные взаимодействия между размножающимися волками и двухлетними волками^a из стаи с острова Элсмир в 1994 году (щенки присутствуют, а родители те же, что и в Таблицах 1 и 2), то есть количество раз, когда одни волки доминировали над другими или подчинялись другим.

	Р.Сц	Р.Са	Дв.Са	Дв.Сц	О.Ко
Р.Сц	–	0	0	0	0
Р.Са	13	–	2 ^b	2	17
Дв.Са	8	9	–	4	21
Дв.Сц	4	0	0	–	4
О.Ко	25 ^c	9 ^c	2	6	42 ^c

Легенда: Дв.Са — двухлетняя самка, Дв.Сц — двухлетний самец.

Примечание: Сюда не входят «стояние над другим», а также взаимодействия с участием пищи, кроме «попрошайничества» (“food-begging”).

^a — это годовалые волки из Таблицы 2.

^b — один из этих разов родитель-самка доминировала двухлетнюю самку 15 минут. Другой раз, когда было неясно, кто доминировал, родитель-самка или двухлетняя самка, не учитывается.

^c — для взаимодействий родитель-самец – родитель-самка $\chi^2 = 3.99$, $P = 0.05$.

рая самка пошла другой дорогой и покорно отдала ее размножающемуся самцу, который мгновенно выхватил тушу. Он отклонил просьбы старой самки и даже размножающейся самки и сам жевал тушу 20–30 минут.

Среди других общих правил доминантности единственное, которое я заметил, было связано с запаховыми маркировками, владением и доставкой пищи. Касательно запахового маркирования: и размножающийся самец и размножающаяся самка маркируют, а подчиненные нет, если только они не соревнуются за доминирование [36, 1]. Я не видел исключения этого правила. Касательно владения и доставки пищи: если в стае были щенки или годовалые волки, я наблюдал, что размножающийся самец или отрыгивал или бросал пищу самке, или разрешал ей взять пищу у него, или доставлял пищу напрямую к щенкам.

Помимо доставки пищи обнаружилось, что вокруг рта каждого волка существует зона владения [19], и вне зависимости от ранга претендента владелец старается сохранить пищу для себя, что было также замечено Локвудом [17] у невольных волков. Волки любого ранга могут попробовать украсть пищу у другого волка любого ранга, но при этом каждый волк будет защищать свою еду (Таблица 6). По всей видимости, доминантные волки обычно больше преуспевают в воровстве еды, но размер выборки слишком мал, чтобы делать окончательные выводы.

Два других вида поведения среди членов стаи могли быть связаны с доминантностью, но для уверенных выводов эти данные недостаточны. Имеется в виду «стояние над другим» и «обнимание» [32]. При «стоянии над другим» один волк может стать над лежащим волком [42], разместив свой пах над носом лежащего волка. Иногда лежащий волк нюхает пах или гениталии стоящего волка.

Шенкель [42] видел «стояние над другим» только в «мирные» времена и, видимо, не рассматривал это поведение, как связанное с доминантностью. В случае с «обниманием» (“hugging”), моя выборка была недостаточно большой (5), чтобы определить, связано ли это с доминантностью [32].

Приведенные выше правила доминантности, которые включают в себя естественный, основанный на возрасте порядок с размножающейся парой во главе и потомством или неразмножающимися волками в качестве подчиненных, настолько автоматичны, что они редко ставятся под вопрос. В этом отношении социальные взаимодействия между членами естественных волчьих стай являются намного более спокойными и мирными, чем описанные Шенкелем [42] и Цименом [52] для невольных волков, что также отмечает Кларк [2]. Щенки подчиняются взрослым и более старшим братьям и сестрам так же автоматически и мирно. Когда у щенков формируется ранговый порядок и происходит ли это вообще — это предмет споров (сравните [50] и [9, 13]). Я не могу пролить свет на этот вопрос. Но даже среди годовалых и двухлетних волков наблюдалось очень мало демонстраций ранга (Таблицы 2–5).

Считается, что социальные трения могут нарастать во время периода размножения [42], но фактически в большинстве естественных стай есть только одна размножающаяся пара, что должно исключать такие трения. Самый ранний из известных возрастов, в котором дикие волки могут размножаться — 22 месяца [45], а некоторые особи достигают половой зрелости не раньше четырех лет [13, 28]. Поскольку большинство волков покидают стаю до двух лет, и почти все волки делают это до трех лет [22, 12, 29], в большинстве стай нет источника для соперничества за размножение.

Таким образом, только в относительно редких стаях с несколькими размножающимися парами может быть напряженное соперничество вроде того, о котором сообщал Хабер [13] в период размножения в его необычной стае. С другой стороны, по крайней мере некоторые различия в наблюдавшихся случаях «враждебности» могут быть связаны с различными точками зрения наблюдателей. Летом 1994 года я изредка видел напряженное «придавливание» двухлетней самки ее матерью, которое некоторые могли бы назвать «враждебным». Но для меня это поведение выглядело всего лишь тем видом взаимоотношений, которое я наблюдал между матерью и ее отбившимся от рук щенком. В любом случае, во время моего исследования такой вид взаимодействий не был распространенным.

Что касается высокоранговых животных, отстаивающих какой-либо практический контроль над подчиненными, то природа таких взаимодействий крайне условна. Так, например, если стая поймала крупную добычу вроде взрослой особи американского лося (*Alces alces*), то члены стаи всех рангов (возрастов) собираются вокруг туши и едят одновременно без каких-либо видимых ранговых привилегий [18, 13]. Тем не менее, если добыча меньшего размера, как, например, теленок овцебыка, доминантные животные (размножающаяся пара) могут есть первыми и контролировать, когда будут кушать подчиненные [23, 35].

Аналогично щенки являются подчиненными обоим родителям и старшим братьям и сестрам, но их кормят преимущественно родители и даже их более взрослые (доминантные) братья и сестры [30]. С другой стороны, родители доминируют над более старшим потомством и, если есть недостаток в еде, ограничивают их потребление пищи в пользу маленьких щенков. Таким образом, наиболее практичный эффект социальной доминантности состоит в том, что доминантная особь может выбирать, как распределять еду.

Помимо этого, единственная ранговая привилегия в естественных ситуациях, о которой мне известно, проявляется в том, что высокоранговые щенки более настойчивы в соревновании за еду, которую им приносят взрослые, и иногда сопровождают взрослых в походах за пищей в более раннем возрасте, чем это делают подчиненные особи [13].

3.3 Доминантность размножающихся самца и самки

Отношения между размножающимся самцом и размножающейся самкой сложны и требуют дополнительного изучения. Касательно доминантных ролей «альфа-самцов» и «альфа-самок» в их взаимоотношениях и отношениях с подчиненными в стаях невольных волков существуют противоречивые представления. Этот вопрос также тесно связан с вопросом лидерства, но не обязательно полностью с ним совпадает [31].

Есть ли у каждого пола своя иерархия доминантности, это предмет споров. Как отмечают Ван Хоофф и другие [47, стр. 248], Шенкель [42] и Цимен [52] утверждают, что у невольных волков каждый пол имеет свою независимую иерархию. Однако результаты исследований диких волков расходятся с этим утверждением. Данные Кларка [2] показывают, что размножающийся самец доминирует над всеми волками, а размножающаяся самка доминирует над всеми волками, кроме размножающегося самца. Хабер [13, стр. 203] утверждает, что среди диких волков, которых он изучал, самцы обычно доминируют, но «с небольшим количеством исключений». Мои данные согласуются с тем, что размножающиеся самцы доминируют позуально (позами тела), и только однажды я наблюдал, как размножающийся самец позуально подчинился самке (Таблицы 1–5).

Несогласие по поводу отношений между размножающимися самцами и самками вытекает, вероятно, и значительных различий в среде обитания и составе стаи между невольными и естественными волчьими стаями, которые обсуждались ранее. Таким образом, было бы полезно описать типичные взаимодействия между размножающимся самцом и самкой в естественных стаях, поскольку эти взаимодействия до сих пор не были описаны.

Когда размножающиеся самец и самка разделены, узнают друг друга, а затем встречаются, размножающаяся самка приближается к самцу в типичной подчиненной позе: с опущенным или поджатым между лапами хвостом, в полуприседе или лежа на земле, с поджатыми ушами и поднятым носом, облизывая рот самца [42]. Самец при этом стоит спокойно, иногда поднимая хвост горизонтально.

В летние периоды, когда у наблюдаемой мной стаи были щенки или годовалые волки, такие встречи чаще всего происходили рядом с ними, когда самец возвращался после поисков пищи. Его реакцией на приветствие самки было бросить пищу, которую он держал в пасти, и/или оторвать [30]. Затем самка съедала еду сама или давала ее потомству. Я не видел разницы между приветствием вроде этого, которое заканчивалось отрыванием, и теми, которые не заканчивались таким образом. В 1998 году, когда у размножающейся пары не было потомства, каждая из четырех встреч наблюдаемой мною пары происходила сразу, когда самка возвращалась после временного раздельного похода за пищей или

раздельного запаса добычи (caching). Каждый раз возвращаясь и встречая самца, самка принимала позу активного подчинения, и в один из этих разов она демонстрировала подчинение примерно 90 секунд. Однажды, когда размножающаяся самка настойчиво преследовала другого волка, самец перегнал ее (17 июня 1991 года), и она моментально подчинилась. Из этих наблюдений разумно предположить, что размножающаяся самка была подчиненной размножающегося самца.

Тем не менее, практический смысл такого пострурального подчинения остается неясным. Это поведение, очевидно, не всегда предполагает выпрашивание еды. К примеру, во время встречи в 1998 году самка демонстрировала описанную выше позу, обладая при этом длинной костью, с которой она только что съела много мяса. Самец, не евший по меньшей мере несколько часов, пытался взять у нее кость. Но несмотря на попытки самца украсть кость, длившиеся больше одного часа, самка оборонительно щелкала на него зубами и сохранила кость за собой.

Даже если активное подчинение размножающейся самки самцу было действительно выражением выпрашивания еды, а не подчинением, нужно иметь в виду факт, что иногда размножающаяся самка пассивно подчиняется [43] самцу. Я наблюдал это трижды на острове Элсмир (Таблица 1), но никогда не видел, чтобы размножающийся самец пассивно подчинялся самке. Поскольку пассивное подчинение не имеет ничего общего с попрошайничеством, эти наблюдения являются, по всей видимости, ясным доказательством подчинения.

Размножающиеся самец и самка равноценно участвуют в охоте — и на теленка, и на взрослого овцебыка, — и кушают вместе друг с другом, хотя иногда и отстраняют от добычи годовалых волков. Родители вместе охотятся на зайцев, хотя в охоте, где участвуют годовалые волки, размножающийся самец более настойчив, чем самка [25].

И размножающийся самец и размножающаяся самка делали запаховые метки. Каждый из них может инициировать двойную маркировку [13, 41], и это зависит от того, кто из них находится впереди в определенный момент времени во время перемещения. Например, 16 июля 1993 года во время четырехкилометрового путешествия, размножающаяся пара волков с острова Элсмир три раза оставляла двойные метки; самец инициировал две из них. Для маркировки мочой и самец и самка задирают заднюю лапу, хотя самец задирает лапу выше, что связано, вероятно, с его анатомией; иногда в связи с маркированием оба волка роют землю.

Во время ранних стадий ухаживания за щенками в размножающейся паре есть четкое разделение труда, когда самка заботится и кормит щенят в логове [37], а самец охотится и приносит еду в логово самке и щенкам [30].

Самец демонстрирует обязанность оставлять еду размножающейся самке. Так, например, 8 июля 1992 года, когда элсмирские самец и самка

были равноудалены от меня в разных направлениях, я кинул самцу тушу взрослого зайца весом примерно 5 килограммов. Самец схватил тушу, но самка мгновенно бросилась на него, выхватила тушу из его пасти и унесла в логово. Самец не предпринял никаких попыток удержать или вернуть тушу. Затем я дал ему второго зайца того же размера. Он съел голову, а остальную часть туши отнес самке, которая находилась в полукилометре от того места. Самка зарыла тушу. Аналогичные тесты с более мелкими тушами дают те же результаты.

Однако размножающаяся самка безраздельно господствует в вопросе удержания других членов стаи на расстоянии от маленьких щенков, особенно когда им меньше трех недель. В стае элсмирских волков было обычным делом, что размножающаяся самка бежала к маленьким щенкам каждый раз, когда к ним приближались самец или любой другой волк.

Более того, размножающийся самец постурально подчинялся каждый раз, когда приближался к самке, заботящейся о маленьких щенках. 27 июня 1990 года я наблюдал, как размножающийся самец шел к самке в логово, «возбужденно размахивая хвостом и виляя телом». Аналогично 18 мая 1990 года в национальном парке Денали (Аляска), я наблюдал, как размножающийся самец с радио-меткой 251 из стаи «Хэдквотэрс» [29], приближаясь к размножающейся самке 307, которая находилась в логове с щенками, начал идти «раскачивающейся походкой», виляя хвостом и задней частью туловища, как это делают подчиненные при приближении к доминантному индивиду. Самка вышла из логова, и самец отрыгнул ей пищу. Эти случаи были единственными, когда я наблюдал, как размножающийся самец вел себя подчиненно перед каким-либо другим волком. Очевидно, это показывает, что прежде чем щенки выйдут из логова, размножающаяся самка временно доминирует даже над размножающимся самцом.

Размножающаяся самка заботится и защищает щенков больше любого другого члена стаи. К примеру, матери были единственными членами стаи, которых я видел поднимающими и переносящими щенков. Более того, один раз я наблюдал, как размножающаяся самка из стаи с острова Элсмир вела себя наиболее агрессивно в отношении овцебыка, который подошел к входу в логово [31]. Это согласуется с наблюдениями Джо-слина [14] и Кларка [2]. С другой стороны, Мури [34] сообщает о том, что наиболее агрессивно прогонял медведей гризли (*Ursus arctos*) с территории логова с щенками размножающийся самец.

4 Выводы

Приведенные выше наблюдения показывают, что по крайней мере в летний период социальные взаимодействия между членами волчьей стаи

по интенсивности и качеству мало отличаются от взаимодействий между членами любой другой группы родственных индивидов. Даже столь широко «разрекламированная» иерархия доминантности в волчьей стае является, прежде всего, естественным отражением возрастной, половой и репродуктивной структуры группы, где размножающийся самец постурально (позами) доминирует над другими членами стаи, а размножающаяся самка получает еду от самца во время заботы о щенках.

Таким образом, типичную волчью стаю нужно рассматривать как семью, в которой взрослые родители направляют деятельность группы и распределяют лидерство над группой в системе разделения труда, где самка доминирует преимущественно в таких видах деятельности как забота и защита щенков, а самец преимущественно во время добычи и обеспечения пищей, а также в связанных с этой деятельностью перемещениях [31].

Демонстрация доминантности редка, кроме случаев соревнования за еду. В этих случаях демонстрация доминантности позволяет родителям монополизировать пищу и распределить ее самому молодому потомству. Активное подчинение является, по всей видимости, в первую очередь жестом выпрашивания еды или мотиватором для ее добычи [19]. Роль активного и пассивного подчинения во взаимодействиях между размножающимися самцом и самкой в отсутствие потомства требует дополнительного исследования.

5 Благодарности

Этот проект был поддержан Национальным Географическим Обществом, Службой рыбных ресурсов и дикой природы США, Национальной биологической службой США (ныне подразделением биологических ресурсов Геологической службы США), а также Северо-центральной экспериментальной лесной станцией при Департаменте сельского хозяйства США. За помощь в логистике также выражаю большую признательность Проекту Полярного Континентального Шельфа (PCSP), Службе Национальных Ресурсов Канады, метеорологическим службам, Агентству по охране окружающей среды Канады, а также компании “High Arctic International”. Разрешения были выданы Департаментом возобновляемых источников энергии, а также Ассоциацией охотников фьорда Грайз Северозападных территорий Канады. Также помощь в логистике предоставляли полевые ассистенты: Л. Адамс, Л. Боитани, Д. Бойд, Н. Гегдоде, К. Джонсон, Дж. Хатчинсон, Н. Гибсон, Т. Лебовски, М. Мауле, М. Ортиц, Дж. Паккард, Р. Петерсон, Р. Рим, Л. Шаффер, Р. Стернал и Ю. Свейн. Я также благодарен Р. О. Петерсону за критику рукописи и предложенные усовершенствования. Это статья выполнена в рамках проекта PCSP 003298.

Список литературы

- [1] Asa, C. S., Mech, L. D., Seal, U. S., and Plotka, E. D. 1990. The influence of social and endocrine factors on urine-marking by captive wolves (*Canis lupus*). *Horm. Behav.* 24:497-509.
- [2] Clark, K. R. F. 1971. Food habits and behavior of the tundra wolf on central Baffin island. Ph.D. thesis, University of Toronto. Toronto, Ont. [Available from the National Library of Canada, Ottawa, Ont.]
- [3] Creel, S., and Creel, N. M. 1996. Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates. *Behav. Ecol.* 8:298-306.
- [4] Darwin, C. 1877. The expressions of the emotions in man and animals. Translated by J. V. Carus. 3rd ed. Stuttgart, Germany.
- [5] Estes, R. D., and Goddard, J. 1967. Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *J. Wildl. Manage.* 31:52-70.
- [6] Fentress, J. C., Ryon, J., McLeod, P. J., and Havkin, G. Z. 1987. A multi-dimensional approach to agonistic behavior in wolves. In *Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research*. Edited by H. Frank. Dr. W. Junk Publishers, Boston, pp. 253-274
- [7] Fox, M. W. 1971a. Ontogeny of socio-infantile and socio-sexual signals in canids. *Z. Tierpsychol.* 28:185-210.
- [8] Fox, M. W. 1971b. Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective. *Behaviour*, 41:298-313.
- [9] Fox, M. W., and Andrews, R. V. 1973. Physiological and biochemical correlates of individual differences in behavior of wolf cubs. *Behaviour*, 46:129-140.
- [10] Fritts, S. H., and Mech, L. D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* No. 80.
- [11] Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl. Monogr.* No. 105.
- [12] Gese, E. M., and Mech, L. D. 1991. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969-1989. *Can. J. Zool.* 69:2946-2955.
- [13] Haber, G. C. 1977. Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a sub-arctic ecosystem. Ph.D. thesis, University of British Columbia. Vancouver.

- [14] Joslin, P. W. B. 1966. Summer activities of two timber wolf (*Canis lupus*) packs in Algonquin Park. M.Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, Ont.
- [15] Kuhme, W. 1965. Freilandstudien zur Soziologie des Hyänenhundes. *Z. Tierpsych.* 22:495-541.
- [16] Lehman, N. E., Clarkson, P., Mech, L. D., Meier, T. J., and Wayne, R. K. 1992. A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30:83-94.
- [17] Lockwood, R. 1979. Dominance in wolves—useful construct or bad habit. In *Symposium on the Behavior and Ecology of Wolves*. Edited by E. Klinghammer. Garland STPM Press, New York, pp. 225-245.
- [18] Mech, L. D. 1966. The wolves of Isle Royale. National Park Service Fauna Ser. No. 7, Washington D. C.
- [19] Mech, L. D. 1970. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. Doubleday Publishing Co., New York.
- [20] Mech, L. D. 1974. Current techniques in the study of elusive wilderness carnivores. In *Proceedings of XIth International Congress of Game Biologists*, Stockholm, Sweden, 3-7 September 1973. Edited by I. Kjerner and P. Bjurholm. Swedish National Environment Protection Board, Stockholm, pp. 315-322.
- [21] Mech, L. D. 1975. Hunting behavior in two similar species of social canids. In *The wild canids*. Edited by M. W. Fox. Van Nostrand Reinhold Co., New York, pp. 363-368.
- [22] Mech, L. D. 1987. Age, season, distance, direction, and social aspects of wolf dispersal from a Minnesota pack. In *Mammalian dispersal patterns*. Edited by B. D. Chepko-Sade, and Z. T. Halpin. University of Chicago Press, Chicago. pp. 55-74.
- [23] Mech, L. D. 1988. The arctic wolf: living with the pack. Voyageur Press, Stillwater, Minn.
- [24] Mech, L. D. 1995a. A ten-year history of the demography and productivity of an arctic wolf pack. *Arctic* 48:329-332.
- [25] Mech, L. D. 1995b. Summer movements and behavior of an arctic wolf, *Canis lupus*, pack without pups. *Can. Field-Nat.* 109:473-475.
- [26] Mech, L. D., and Hertel, H. H. 1983. An eight year demography of a Minnesota wolf pack. *Acta Zool. Fenn.* 174:249-250.

- [27] Mech, L. D., and Nelson, M. E. 1990. Non-family wolf, *Canis lupus*, packs. *Can. Field-Nat.* 104:482-483.
- [28] Mech, L. D., and Seal, U. S. 1987. Premature reproductive activity in wild wolves. *J. Mammal.* 68:871-873.
- [29] Mech, L. D., Adams, L. G., Meier, T. J., Burch, J. W., and Dale, B. W. 1998. *The wolves of Denali*. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- [30] Mech, L. D., Wolf, P. C., and Packard, J. M. 1999. Regurgitative food transfer among wild wolves. *Can. J. Zool.* 77:1192-1195.
- [31] Mech, L. David. 2000¹. Leadership in Wolf, *Canis lupus*, packs. *Canadian Field-Naturalist* 114(2):259-263.
- [32] Mech, L. David. 2001. “Standing over” and “hugging” in wild wolves, *Canis lupus*. *Canadian Field-Naturalist* 115(1):179-181.
- [33] Messier, F. 1985. Solitary living and extra-territorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Can. J. Zool.* 63:239-245.
- [34] Murie, A. 1944. *The wolves of Mount McKinley*. U.S. National Park Service Fauna Ser. No. 5. Washington, D.C.
- [35] National Geographic Society. 1988. *White wolf*. National Geographic Explorer video. National Geographic Society, Washington, D.C.
- [36] Packard, J. M. 1989. Olfaction, ovulation, and sexual competition in monogamous mammals. In *Neural control of reproductive function*. Edited by J. Lakoski, J. Perez-Polo, D. K. Rassin. Alan R. Liss, Inc., New York. pp. 525-543.
- [37] Packard, J. M., Mech, L. D., and Ream, R. R. 1992. Weaning in an arctic wolf pack: behavioral mechanisms. *Can. J. Zool.* 70:1269-1275.
- [38] Peterson, R. O. 1977. *Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale*. U.S. National Park Service Sci. Monogr. Ser. 11, Washington, D.C.
- [39] Peterson, R. O., Woolington, J. D., and Bailey, T. N. 1984. *Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska*. Wildl. Monogr. No. 88.
- [40] Rabb, G. B., Woolpy, J. H., and Ginsburg, B. E. 1967. Social relationships in a group of captive wolves. *Am. Zool.* 7:305-311.

¹На момент выхода работы статьи [31, 32] еще не были опубликованы, но внесены в список литературы для удобства чтения — прим. пер.

- [41] Rothman, R. J., and Mech, L. D. 1979. Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. *Anim. Behav.* 27:750-760.
- [42] Schenkel, R. 1947. Expression studies of wolves. *Behaviour*, 1:81-129.
- [43] Schenkel, R. 1967. Submission: its features and function of the wolf and dog. *Am. Zool.* 7:319-329.
- [44] Schjelderup-Ebbe, T. 1922. Beitrage zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Z. Psychol.* 88:225-252.
- [45] Seal, U. S., Plotka, E. D., Packard, J. M., and Mech, L. D. 1979. Endocrine correlates of reproduction in the wolf. *Biol. Reprod.* 21:1057-1066.
- [46] Van Ballenberghe, V. 1983. Extraterritorial movements and dispersal of wolves in southcentral Alaska. *J. Mammal.* 64:168-171.
- [47] van Hooff, J.A.R.A.M., and Wensing, J.A.B. 1987. Dominance and its behavioral measures in a captive wolf pack. In *Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research*. Edited by H. Frank. Dr. W. Junk Publishers, Boston. pp. 219-252.
- [48] Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- [49] Young, S. P., and Goldman, E. A. 1944. *The wolves of North America: Part 1*. General Publishing Company, Ltd., Toronto, Ont.
- [50] Zimen, E. 1975. Social dynamics of the wolf pack. In *The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution*. Edited by M. W. Fox. Van Nostrand Reinhold Co., New York. pp. 336-368.
- [51] Zimen, E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. *Z. Tierpsychol.* 40:300-341.
- [52] Zimen, E. 1982. A wolf pack sociogram. In *Wolves of the world*. Edited by F. H. Harrington, and P. C. Paquet. Noyes Publishers, Park Ridge, NJ. pp. 282-322.

Таблица 5: Доминантные взаимодействия между размножающимися волками и самкой пост-репродуктивного возраста из стаи с острова Элсмир в летние периоды 1990 и 1991 годов (щенки присутствуют, а родитель-самец тот же, что и в другие годы исследования, кроме 1998 года), то есть количество раз, когда одни волки доминировали над другими или подчинялись другим.

	Р.Сц	Р.Са ^a	ПР.Са ^b	О.Ко
Р.Сц	–	1 ^c	0	0
Р.Са ^a	35	–	1	36
ПР.Са ^b	26	17	–	43
О.Ко	61	18	1	80 ^d

Легенда: здесь и далее ПР.Са — самка пост-репродуктивного возраста.

Примечание: Сюда не входят «стояние над другим», а также взаимодействия с участием пищи, кроме «попрошайничества» (“food-begging”).

^a — годовалая самка 1988 года (Таблица 1) и родитель-самка в 1990–1996 годах.

^b — родитель-самка в 1988 и 1989 годах (Таблица 1).

^c — приближаясь к самке и щенкам в логове, самец подчинился.

^d — $\chi^2 = 12.64$, $P < 0.001$, $df = 1$.

Таблица 6: Наблюдавшиеся попытки защиты пищи от других волков по стае^a с острова Элсмир.

Дата	Обладатель пищи	Претендент	Результат
1988-02-26	Щенки/Г.Са ^b	Р.Са	Успешный
1988-07-01	Г.Са Щенок ^c	Р.Са Г.Сц	Успешный Неуспешный
1988-07-05	Г.Са	Р.Са	Успешный
1988-07-27	Г.Са Р.Сц Р.Сц	Г.Сц Г.Са Г.Сц	Неуспешный Неуспешный Успешный
1990-08-05	Р.Сц	ПР.Са	Неуспешный
1991-06-22	ПР.Са	Р.Сц	Успешный
1993-07-11	Г.Са	Г.Са	Неуспешный
1994-07-16	Щенки и Г.Сц	Г.Са	Неуспешный
1996-07-15	Щенки/Р.Са	Р.Сц ^d	Успешный
1998-07-07	Р.Са	Р.Сц	Неуспешный

^a — не включает случаев, когда размножающаяся самка берет еду у размножающегося самца.

^b — годовалая самка принесла еду щенкам и щелкала зубами на размножающуюся самку, когда та украла еду.

^c — годовалая самка, принесящая зайца, стояла на охране возле щенка.

^d — размножающаяся самка не смогла остановить размножающегося самца.