

УЧАСТКИ ОБИТАНИЯ И ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ВОЛКОВ В ДАУРСКИХ СТЕПЯХ

В. Е. Кирилюк^{1,2}, А. В. Кирилюк², А. Н. Минаев¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия

²Государственный природный биосферный заповедник «Даурский», Россия

e-mail: vkiriliuk@bk.ru, akiriliuk@bk.ru, moosefarmer@mail.ru

Поступила: 10.04.2019. Исправлена: 23.10.2019. Принята к опубликованию: 03.11.2019.

Работы проведены в степной зоне Центральной Азии у границы России и Монголии. С помощью GPS-трекинга (в среднем 5484 ± 1702.4 SD локаций на особь) исследованы участки обитания и перемещения четырех волков (*Canis lupus*), два из которых были взрослыми, а два – полувзрослыми, переселившимися за время наблюдений на новые участки. Изученные особи использовали оптимальные местообитания и кормовые ресурсы в условиях отсутствия лимитирующего влияния снежного покрова и низкого воздействия антропогенных факторов. Три волка жили, преимущественно, на особо охраняемых природных территориях, а двое из них занимали также трансграничную зону, используя защитный эффект межгосударственной границы. Средний размер участков обитания резидентных особей составил по MCP, 100% – $832 \text{ км}^2 (\pm 79.05 \text{ SD})$, по Кернел, 95% – $256 \text{ км}^2 (\pm 62.4 \text{ SD})$, что уступает участкам, выявленным для волков в приполярных и полярных широтах, а также, по всей видимости, в пустыне, но превосходит размеры участков в лесной зоне. Один из полувзрослых самцов в период расселения использовал 5281 км^2 . Полувзрослые волки продемонстрировали большую подвижность, чем взрослые, что отразилось в скорости их перемещений, особенно сильно в период расселения.

Ключевые слова: *Canis lupus*, Даурский заповедник, полувзрослая особь, расселение, родительская стая, Центральная Азия

Введение

За два последних десятилетия волк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) при поддержке специальных программ и инициатив постепенно расселяется как в Европе, так и в Северной Америке – в тех частях континентов, где в прошлые столетия его полностью истребили (Charpron et al., 2014; Mech, 2017). В странах Центральной Азии, где с центром в Даурском заповеднике расположен район исследований, тенденция вытеснения волка, наоборот, усилилась. Здесь хищник продолжает быть традиционным объектом охоты и регулирования численности как «вредитель» сельского и охотничьего хозяйства. В китайской части экорегиона Даурская степь волк очень малочислен, по-видимому, распространен фрагментарно и подвергается интенсивному преследованию (Yuan et al., 2008). В открытых ландшафтах Монголии, где людей очень мало, а экосистемы не претерпели сильных нарушений, целенаправленное истребление волков в 1990–2000-х гг. (Reading & Lkhagvasuren, 1998; Kaczensky et al., 2008; Olson & Fuller, 2017) привело к сокращению их численности на востоке страны в десятки раз (Кирилюк В.Е., 2019, настоящая статья). В российской части Даурских степей волк сначала

быстро нарастил численность к концу 1990-х. Затем целенаправленная охота на него, подержанная специальными мерами государства и китайским спросом, привела к новой волне сокращения численности, но ее уровень не достиг минимальных значений позднего СССР (Кирилюк В.Е., 2019, личное сообщение). Интенсивное, а часто – круглогодичное преследование волка в открытых степных ландшафтах Азии ведет к перманентному нарушению половозрастного и социального состава популяций, быстрой сменяемости доминантных особей в стаях (Kaczensky et al., 2008; Кирилюк В.Е., 2019, личное сообщение).

Исследователи, продолжая накапливать знания о биологии вида в мало нарушенных экосистемах разных природно-климатических зон (Бибиков и др., 1985; Potvin, 1988; Mech, 1992, 1994; Dupre et al., 1995; Kusak et al., 2005; Chavez & Gese, 2006), различных аспектах использования участков обитания и анализа их зависимости от тех или иных факторов (Fuller et al., 2003; Nilsen et al., 2005; Jedrzejewski et al., 2007; Rich et al., 2012; Mattisson et al., 2013), все больше уделяют внимания закономерностям расселения волков в восстанавливаемых популяциях, например в Скандинавии

(Kojola et al., 2006) или США (Wydeven et al., 2009; Jimenez et al., 2017), **адаптациям к существованию** в густонаселенных людьми районах (Kojola et al., 2016; Mech, 2017). В ряде случаев авторы проводят детальный анализ территорий отдельных стай (Ciucci et al., 1997; Kusak et al., 2005; Karamanlidis et al., 2016) или **расселения** молодых особей (Wabakken et al., 2010). Многие из последних исследований основаны на значительных выборках, полученных в результате длительной GPS-телеметрии за десятками волков с тысячами фиксаций местоположения каждой меченой особи (Jedrzejewski et al., 2007; Mattisson et al., 2013; Kaartinen et al., 2015). Такими исследованиями охвачена Северная Америка и Европа, охарактеризована пространственная организация волка в тундре, лесотундре, лесной зоне, в горах, в антропогенных ландшафтах. Имеются сведения о длительном (Kaczensky et al., 2008) и непродолжительном (Duan et al., 2016) перемещении нескольких особей в пустыне. Однако, почти ничего не известно о пространственной организации и перемещении волков в степном биоме Азии, за исключением фрагментарных данных из Северо-Восточного Китая (Yang et al., 2006; Wang et al., 2016).

Для существования подверженных сильному антропогенному прессу популяций волка большое значение имеют особо охраняемые природные территории (далее – ООПТ) и местообитания с высокими защитными условиями. Такие участки служат ядрами воспроизводства и источниками восполнения потерь в популяции. В волчьих семьях, которые не подвергаются отстрелу и преследованиям иного рода, формируется близкая к естественным половозрастная, социальная и пространственная структура. Изучение этих и иных базовых характеристик популяции так же важно, как и выявление адаптивных возможностей хищника, способствующих выживанию в сильно меняющихся условиях. Для популяций вида, населяющих степи Центральной Азии, комплекс таких знаний необходим для разработки программ сохранения, что уже стало актуальным.

Цель работы – на примере четырех меченых особей выявить общие характеристики участков обитания и перемещений в степных и лесостепных ландшафтах экорегиона Даурская степь в условиях, близких к оптимальным, и использовать полученные результаты

для постановки задач углубленного изучения пространственной организации популяций вида в степном биоме Азии. Для понимания условий, которые определяют выявленные параметры пространственно-временной организации исследованной группировки волка, детально охарактеризованы местообитания, их защищенность, обеспеченность основными кормами.

Материал и методы

Район исследований и характеристика условий обитания

Район исследований включает Даурский заповедник и заказник «Долина дзерена» в России, а также заповедник «Монгол Дагуур» в Монголии, входящие в двусторонний участок Всемирного наследия ЮНЕСКО «Ландшафты Даурии» (Kirilyuk et al., 2013) (49.83°–49.50° N, 114.25°–116.33° E) (рис. 1). Территория относится к экорегиону Даурской степи у стыка даурской лесостепи (западная часть исследованного района) и монголо-маньчжурской степи (Olson & Dinershtein, 2002) Центрально-азиатской степной подобласти Евразии (Лавренко, 1970). Преобладающие высоты – 600–1050 м н.у.м. с более низким пологим рельефом в Торейской впадине и наибольшими высотами в западной части района исследований. Климат – резко континентальный, с холодной малоснежной зимой и сухим жарким летом. Среднегодовая температура воздуха отрицательная (от 0 до -2°C). Разница предельных значений температур воздуха самого теплого и самого холодного месяцев достигает 90°C. Безморозный период – 90–110 дней. Среднегодовое количество осадков – около 300 мм. Наиболее заметно колебания годовой суммы осадков проявляются в 30-летних циклах увлажнения, оказывающих существенное влияние на биоту (Kirilyuk et al., 2012). Сплошной снежный покров образуется не каждый год, при максимумах не превышает 22–33 см.

Исследования проведены в 2015–2016 гг. Для каждого изученного участка обитания волков даны оценки уровня беспокойства, доля территории с охраняемым статусом и скрывающих хищника элементов ландшафта, а также обилие основных кормов. Плотность населения людей рассчитана для участков по официальным статистическим данным о количестве людей в селах (для случаев, когда они попали в границы участка обитания) и по данным опросов – для животноводческих стоянок. Интенсивность

движения транспорта по шоссе, проходящего через участки обитания, приведена оценочно по 10-бальной шкале. Доля станций с высокими защитными условиями (наличие леса, кустарниковой растительности, высокостебельной травянистой растительности, превышающей высоту волка) рассчитана по космоснимкам (Landsat) с верификацией на местности. Доля местообитаний, защищенных охраным статусом (территории заповедников «Даурский», «Монгол дагуур», заказника «Долина дзерена» и охранный зона заповедника «Даурский»), рассчитана в программе ArcGIS10+. Плотность населения домашних копытных приведена по данным официальной статистики для сельских поселений в России и сомона Чулуунхорот – в Монголии. Значения были скорректированы опросами на животноводческих стоянках, находящихся в пределах участков обитания изученных волков. Относительная биомасса сельскохозяйственных животных приведена по методике Бойкова и др. (2002) в «условных овцах», согласно которой лошадь соответствует 10, голова крупного рогатого скота (КРС) (*Bos taurus* subsp. *taurus* Linnaeus, 1758) – 6, верблюд (*Camelus bactrianus* Linnaeus, 1758) – 10, коза (*Capra hircus* Linnaeus, 1758) – 1, овца (*Ovis aries* Linnaeus, 1758) – 1 единице. Для российской территории плотность населения сибирской козули (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) и волка приведена по данным зимнего маршрутного учета (ЗМУ), дзерена (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777) – сплошного учета, а для монгольской части района исследований – на основе экстраполяции, скорректированной данными о встречаемости на маршрутах. Встречаемость на маршрутах (общая протяженность более 50 000 км²) применена для сравнения относительной численности волка в Монголии. Масса сибирской козули и дзерена принята равной 0.6 от единицы индекса биомассы, рассчитанной для более крупных видов копытных – основных жертв волков (Fuller, 1989; Fuller et al., 2003).

Объем и методы сбора полевого материала

Использованы данные по четырем меченым особям (табл. 1). Возраст волков определен по развитию и износу зубов (Gipson et al., 2000), а статус по участию в размножении (с помощью проверки фотоловушками наличия логов с детенышами) и характеру перемещений. Для двух полувзрослых самцов выделены и отдельно проанализированы периоды перехо-

да от жизни в родовой стае, через «бродяжничество» (в статусе нерезидента), к закреплению в качестве резидента на вновь приобретенном участке. Индивидуальная характеристика социального статуса следующая.

Самка F1. Взрослая альфа самка (дважды за период наблюдения родила детенышей). Резидент в течение всего периода наблюдений.

Самец M1. В момент мечения – молодой первого года жизни, с мая – полувзрослый. С даты мечения (11.03.2015 г.) по 20.05.2015 г. находился на участке родительской стаи, не выходя за его пределы. С 21.05.2015 г. по 13.10.2015 г. находился в поиске нового участка обитания. В этот период пять раз выходил далеко за границы родительского участка и возвращался. С 14.10.2015 г. окончательно закрепился на новом участке в 28 км от родительского и перешел к образу жизни резидента (с одним дальним выходом). На этом же участке был застрелен в возрасте 3.5 года.

Самец M2. Полувзрослый. Через десять дней после мечения (27.10.2015 г.) начал осваивать соседний участок, примыкающий к территории родительской стаи. Окончательно сформировал свой участок и перестал заходить на родительскую территорию, а также совершать поисковые рейды за пределы участка с 20.07.16 г. С этого момента охарактеризован как резидент. Передатчик проработал до 14.10.2016 г.

Самец M3. Взрослый. Место в иерархии не известно. Резидент весь период наблюдения (21.01.2016–10.09.2016 гг.).

Обездвиживание волков осуществляли с применением пневматического иммобилизатора DAN-Inject с использованием ксилазина (2%) дозой 2.5–4.5 мл в зависимости от размеров животного, а также необходимости дополнительной инъекции. Волков перед иммобилизацией догоняли на автомашине. Поэтому на фоне переутомления и повышенного стресса применяли дозы меньше рекомендуемых производителем. Это снижало риски для животных, но не всегда приводило к полному обездвиживанию, что требовало страхующей фиксации с помощью сачка, аркана или других средств. Данные за первые сутки после обездвиживания, в течение которых волки отсыпались или могли совершать передвижения за пределы участка, в расчетах не использованы. Со вторых суток меченые особи, как правило, уже присоединялись к другим особям стаи.

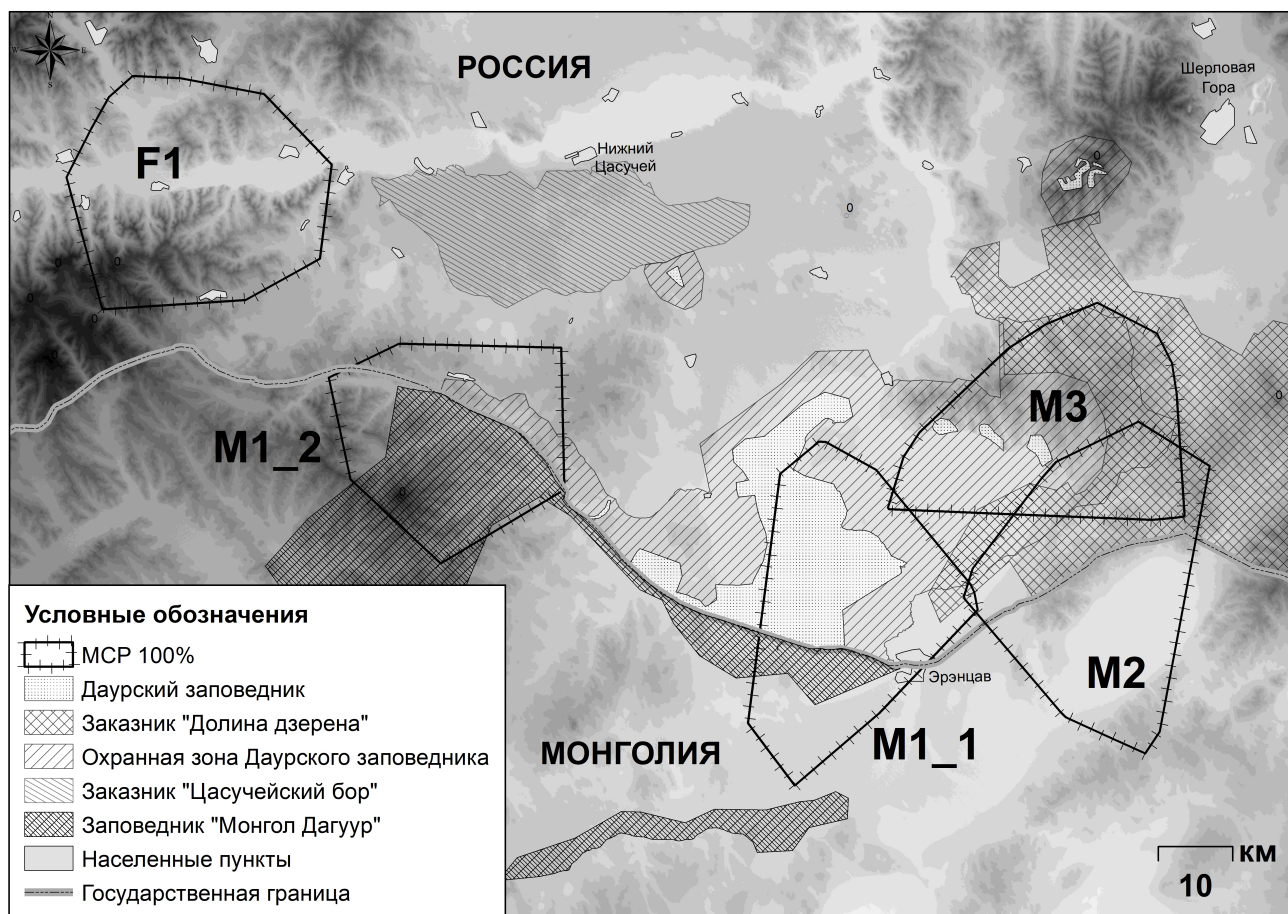


Рис. 1. Район исследований. Индивидуальные участки: F1 – самки «Хамары»; M1_1 – родительский участок самца «Пыльный»; M1_2 – новый участок самца «Пыльный»; M2 – самца «Бодрый»; M3 – самца «Ходан».

Fig. 1. Study area. Home ranges: F1 – female «Hamary»; M1_1 – natal home range of male «Pilniy»; M1_2 – a new home range of male «Pilniy»; M2 – male «Bodriy»; M3 – male «Hodan».

Таблица 1. Основные сведения о помеченных волках (*Canis lupus*)

Table 1. Main information about collared wolves (*Canis lupus*)

Кличка, (пол и номер) особи	Минимально известное количество особей в стае	Возраст при поимке	Период работы передатчика	Количество локаций
Хамары (F1)	4	3–4 года	16.05.2015–28.06.2016	6569
Пыльный (M1):	–	10–11 месяцев	11.03.2015–24.02.2016	6855
родительский участок	8	–	11.03.2015–20.05.2015	1451
участок нерезидента	–	–	21.05.2015–13.10.2015	2931
новый участок	6	–	14.10.2015–24.02.2016	2473
Бодрый (M2)	–	1.5 года	27.10.2015–14.10.2016	5403
участок нерезидента	–	–	27.10.2015–19.07.2016	4143
новый участок	6	–	20.07.2016–14.10.2016	1260
Ходан (M3)	3	5–7 лет	20.01.2016–02.09.2016	3111

Для радиомечения использованы передатчики собственного изготовления GPS/GSM типа, с GPS модулями ET-318 фирмы Globalsat (Минаев, Пуриков, 2015). Приборы запрограммированы на фиксацию местоположения каждые 60 мин., а передачу данных на сервер – один раз в сутки. В условиях отсутствия GSM

связи передатчики хранили в памяти информацию за 10–15 суток.

В анализе использовано разделение суток на темное и светлое время. Для волка M1 (взято два разных периода, когда волк был в статусе резидента) темное время принято для марта – мая с 20:00 ч. до 07:00 ч., октября – февраля с

19:00 ч. до 07:00 ч., светлое, соответственно, – 08:00–21:00 ч. и 08:00–18:00 ч.. Для волка М2 с июля по октябрь темное время с 21:00 ч. до 07:00 ч., светлое с 08:00 ч. до 20:00 ч.

Статистический анализ

В период с марта 2015 г. по октябрь 2016 г. по четырем волкам получены 21 938 фиксации местоположения (табл. 1). Среднее число полученных локаций для одной особи – 5484 (± 1702.4 SD, min–max: 3111–6855), средняя продолжительность работы передатчика – 295 дней (± 84.8 SD, min–max: 176–368 дней).

Применены два широко используемых метода расчета площади участков обитания – минимально выпуклого полигона (minimum convex polygon, далее – MCP) и Кернел (Fixed Kernel, далее – FK) (Worton, 1987, 1989; White & Garrot, 1990). Первый из них характеризует размеры, а второй – интенсивность использования пространства. Недостатки этих методов, в большей степени – применение 100% фиксаций при MCP, известны (Downs & Horner, 2010), а новые методические подходы адекватнее и детальнее отражают структуру участка обитания (Getz & Wilmers, 2004; Bath et al., 2006; Galton & Duckham, 2006; Downs & Horner, 2009; Byrne et al., 2014). Тем не менее, примененными в работе методами, особенно MCP, в литературе накоплен значительный объем данных, характеризующих участки обитания вида в разных частях ареала. Это позволяет проводить сравнительные исследования.

Участки обитания волков рассчитаны с использованием программ: GoogleEarth, ArcGIS 10+, MOExcel 7.0. Для определения площади и структуры участков обитания применены метод MCP – 100%, т.е. включающего все точки фиксации, и метод FK, которым рассчитали два варианта: полигоны с 50% (ядро участка) и 95% вероятностью встреч. Точки местоположения, относящиеся к периодам расселения полу-взрослых волков М1 и М2 в расчете площади участков обитания в период расселения не использованы. Для сравнения площади участков волков использовали тест Стьюдента.

Для оценки распределения полученного массива точек проведен пространственный кластерный анализ с использованием функции Ripley's K (ESRI, 2019) в ArcGIS 10+. Его результаты свидетельствуют, что отдельно наблюдаемые значения K (observed K), характе-

ризующие местоположение волков на предполагаемых индивидуальных участках, имеют кластерное распределение и полученных точек достаточно для анализа.

Параметры перемещений (скорость и средняя длина суточного хода) рассчитаны для суммы отрезков стабильного (имеющего только непрерывные почасовые фиксации) накопления точек локации. Общая доля отрезков непрерывной работы навигатора в ошейниках разных волков составила от 78.0% до 97.2% от суммарной продолжительности его работы. Запрограммированная в устройствах фиксация местоположения один раз в час уменьшает действительную дистанцию, пройденную животными между соседними точками. Корректирующая поправка, позволяющая определить действительную дистанцию между соседними локациями, не применена, поскольку собственных данных для ее расчета недостаточно, а имеющиеся значения такой поправки (например, Musiani et al., 1998) определены для другой природно-климатической зоны.

Результаты

Условия обитания

Степень защищенности местообитаний, а также характеристику основных антропогенных факторов и кормовых ресурсов на исследованных участках обитания волков демонстрирует табл. 2. При продвижении с северо-запада на юго-восток доля местообитаний с сильно изрезанным рельефом и древесно-кустарниковой растительностью постепенно снижается, а доля пологих низкотравных степей увеличивается. Участок обитания резидентной самки F1 не включает территорий с охраным статусом, как у остальных изученных особей, но представлен намного большей долей стадий с хорошими ремизными условиями. Основные кормовые ресурсы волков: дзерен (наиболее доступен в зимнее время), сибирская косуля, заяц-толай (*Lepus tolai* Pallas, 1778), на востоке района исследований в летнее время также – тарбаган (*Marmota sibirica* Radde, 1862). Домашние сельскохозяйственные животные представлены овцами и козами, КРС, лошадьми (*Equus ferus* subsp. *caballus* Linnaeus, 1758) и на двух участках – верблюдами. Плотность населения диких копытных и домашнего скота в пределах участков обитания изученных волков высокая или очень высокая (табл. 2).

Таблица 2. Условия обитания меченых волков (*Canis lupus*) в Даурских степях
Table 2. Habitat features of collared wolves (*Canis lupus*) in Daurian steppe

Участки волков	Плотность населения людей, проживающих на участке, человек / км ²	Интенсивность движения транспорта по шкале от 1 до 10 баллов	Доля покрытых лесом, кустарниками и высокими травами местообитаний, %	Доля местообитаний, защищенных охранным статусом, %	Плотность населения домашних копытных в условиях овцах, ос. / км ²	Зимняя совокупная плотность населения козули и дзерена, ос. / км ²	Индекс биомассы диких копытных на 1000 км ²	Плотность населения волков на 1000 км ²	Индекс биомассы диких копытных на одного волка
F1	0.42	2	65	0	2.7	3.8	2280	18	127
M1_1	1.5	1	19	74	6.7	10.7	6420	33	195
M1_2	0.5	1	11	62	2.2	7.8	4680	23	204
M2	0.04	3	9	44	13.3	20.8	12480	27	462
M3	0.05	1	6	98	13.4	4.1	2460	15	164
Среднее значение	0.5	–	22	55.6	7.6	9.4	5664	23.2	236.4

Общая плотность населения волков в исследованном районе в 2015 и 2016 гг. колебалась в пределах 10–40 ос. / 1000 км². Но на ООПТ она была примерно в 2–3 раза выше, чем на сопредельных участках. В сопредельной части Монголии, если не считать зону обитания трансграничных стай, распространение волка носило фрагментарный характер; за период с 1990-х по 2010-е гг. встречаемость хищников на маршрутах сократилась в 10–25 раз. Обеспеченность видоспецифичными кормами была высокой. На одного волка, при широком спектре дополнительных кормов, приходилось в среднем 236 единиц индекса биомассы диких копытных или 393 (212–770) усредненных особей дзерена и козули.

Участки обитания

Результаты расчетов, характеризующие участки обитания волков, представлены в табл. 3 и на рис. 2.

Участки обитания F1 и M3 отражают длительный период жизни волков-резидентов. Самцы M1 и M2, взрослея, сменили свой социальный статус. Для M1 показан весь период его жизни в период расселения. Сначала этот самец отразил территорию обитания родительской стаи. Затем делал многократные попытки расселения, вел себя как нерезидент и освоил большую площадь (MCP, 100% – 5281 км²), посетив территории не менее 5–6 соседних стай. M1 окончательно сформировал новый участок на значительном удалении (около 28 км) от территории родительской стаи в середине октября в возрасте полутора лет. Самец M2 закрепился на соседнем с родительской стаей участке в возрасте, примерно, два года и три месяца.

Различия площади участков обитания (MCP, 100%) у взрослых F1, M1_1 (как отражение участка родительской стаи), M3 и у полувзрослых волков M1_2, M2, несмотря на то, что у последних охвачен меньший период, статистически не значимы ($t = 0.39$, $df = 3$, $p = 0.73$). Это свидетельствует о том, что занятые полувзрослыми самцами новые участки за охваченный период стабилизировались и, по-видимому, в значительной мере отразили территории их новых стай. Площадь интенсивно использованной части участков всех волков (FK, 95%) в среднем составляет 256.7 км² или около трети от 100% MCP, а ядра (FK, 50%) – всего 30.2 км² (2.24–5.68% от 100% MCP).

Участок обитания F1 построен (рис. 2-1) на наиболее репрезентативном материале и характеризует участок размножающейся самки-доминанта (Mech, 1999). Расположенные внутри участка обитания самки два малых села с редко расположенными домами и животноводческие стоянки входят в 95% FK, так же, как и неинтенсивно используемая трасса. В ядре участка (FK, 50%) находились логова самки в оба сезона размножения, в том числе резервные и временные. Эта ключевая часть участка обитания занимает поросшую плотным кустарником пойму реки и сильно пересеченную, но открытую местность к югу от реки. Высокая степень закрытости и рельефной изрезанности местообитаний даже в условиях охотничьего пресса обеспечивает стаю F1 комфортными условиями существования. Это отражается в полноценном пространственном использовании участка.

Таблица 3. Размеры участков обитания волков (км²) в Даурских степях, рассчитанные разными методами
Table 3. Wolf's home range size (km²) in Daurian steppe, estimated with different methods

Волки	Участки обитаний, рассчитанные разными методами, км ²		
	МСР, 100%	FK, 50%	FK, 95%
За весь период			
F1	876	34	302
M1 1	849	19	198
M1 2	704	40	311
M1 (нерезидент)	5281	–	–
M2	911	35	290
M3	820	23	179
M2 (нерезидент)	1370	–	–
Среднее значение*	832	30.2	256
SD	79.05	8.8	62.4
По условным сезонам года**			
Самка F1			
Апрель – июнь	625	9.64	169
Июль – октябрь	708	23.76	251
Ноябрь – март	704	44.12	325
Самец M3			
Апрель – июнь	307	8.66	95.05
Июль – октябрь	390	6.47	75.8
Ноябрь – март	633	16.68	137.7

Примечание: *Среднее значение, стандартное отклонение рассчитаны только для волков в статусе резидент.

**Рассматриваемые условные сезоны года: апрель – июнь (роды, выводковый период), июль – октябрь (обучение молодых охоте и нажировка), ноябрь – март (зимовка, брачный период).

Note: * Mean and standard deviation are calculated only for residents.

**Conditional seasons of year: April – June (breeding season), July – October (pups training and acquiring), November – March (wintering, mating season).

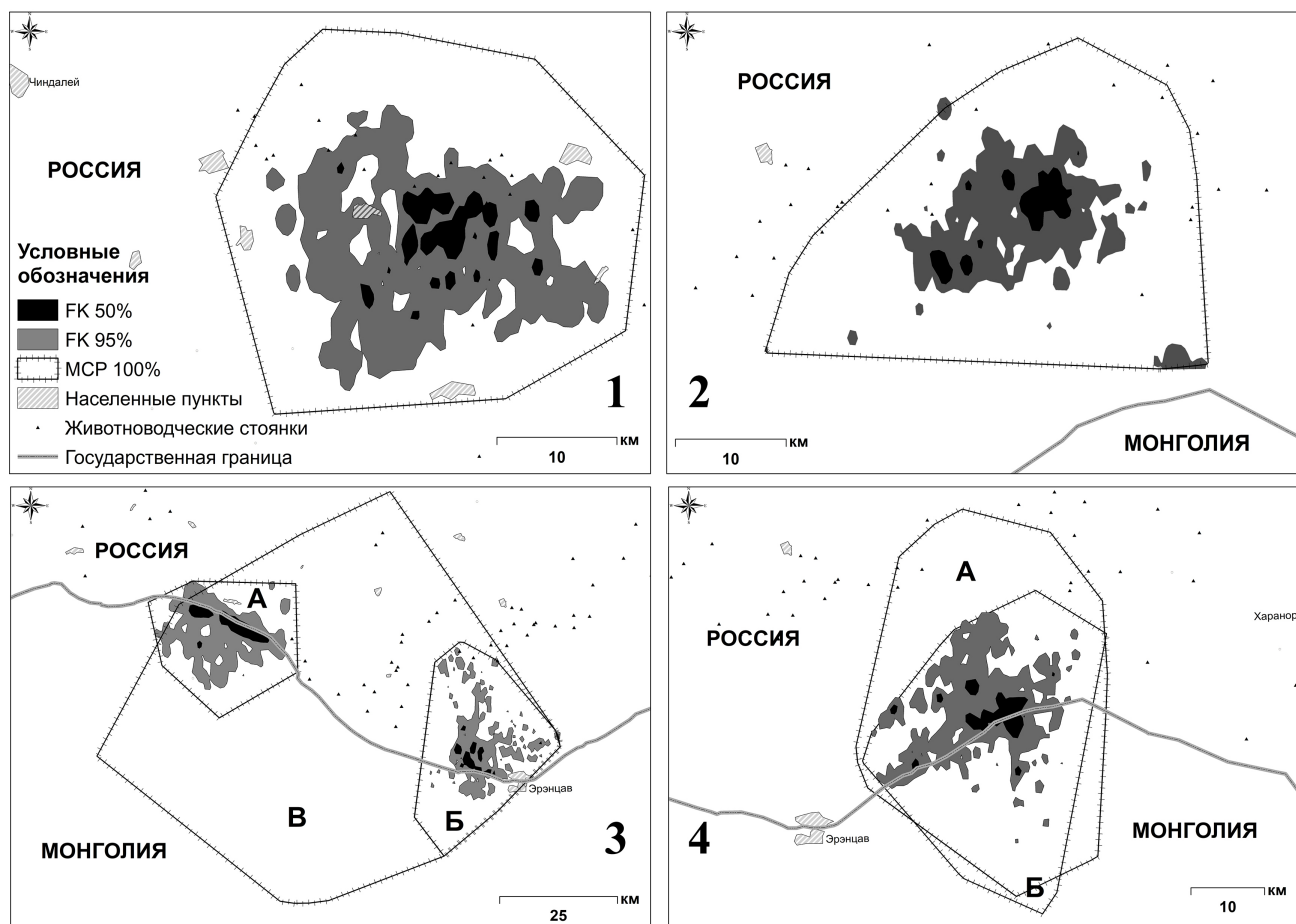


Рис. 2. Участки обитания волков (*Canis lupus*). Обозначения: 1 – F1; 2 – M3; 3 – M1 (А – новый участок обитания, Б – родительский участок, В – участок в статусе нерезидента); 4 – M2 (А – участок в статусе нерезидента, Б – новый участок обитания).
Fig. 2. Wolf's (*Canis lupus*) home range. Designations: 1 – F1; 2 – M3; 3 – M1 (A – new home range, Б – natal home range, В – nonresident home range); 4 – M2 (A – nonresident home range, Б – new home range).

Оба участка обитания М1 находились в зоне прохождения границы между Россией и Монголией. Первый участок, относящийся к периоду жизни в родительской стае, большей частью располагался на российской территории (91% от 100% МСР) в пределах Даурского заповедника и его охранной зоны. С монгольской стороны участок охватывал зону интенсивного сельскохозяйственного использования в окрестностях села. Крайне небезопасную монгольскую часть участка М1 посещал, преимущественно, в темное время суток (83% локаций пришлось на темное время суток, $n = 284$). Дневки самца М1, наоборот, почти всегда (97.3%, $n = 1749$) находились в России. Здесь же располагалось логово его родителей. При жизни на территории родительской стаи М1 регулярно (4–6 раз в месяц) посещал логово взрослых особей с родившимися детенышами, что показали его локации. Новый участок М1, занятый им после расселения, наоборот, на монгольской территории занимал безлюдную часть заповедника «Монгол Дагуур». Российская часть была представлена населенной людьми зоной с интенсивным преследованием волков. В связи с этим, на новом участке 96% ($n = 373$) времени нахождения М1 на российской территории приходилось на темное время суток, а 98% ($n = 823$) дневных мест отдыха располагалось в Монголии. Такая избирательность отражается и на доле интенсивно ис-

пользуемой FK 95% – 84.5% от ее площади на первом участке и лишь 23.2% – на втором участке приходилось на российскую часть. Представленные данные свидетельствуют об активном использовании волком М1 государственной границы как линии, резко ограничивающей опасную и безопасную части участка. Для М2 эта закономерность не столь очевидна, что связано с меньшими отличиями в угрозах в российской и монгольской частях его участка.

Наиболее равноценные данные по сезонным различиям в использовании участков получены для взрослых F1 и М3. 100% МСР самки в течение года не менялся. В то же время наиболее используемые 95% FK и 50% FK увеличились от весны к зиме, отразив большую ее подвижность в зимний период. Волк М3 наибольшую площадь использовал в зимний период и ранней весной, что обусловлено, в том числе, его недельным участием в гоне на территории соседней стаи.

Перемещения

Средние суточные перемещения половозрелых М1 и М2 достоверно больше, чем у взрослых F1 и М3 ($t = 8.84$; $p = 0.001$) (табл. 4). Самый большой средний суточный ход у половозрелых волков был в период расселения, меньше – у половозрелых особей после перехода к жизни резидента и наименьший – у взрослых волков резидентов.

Таблица 4. Скорость перемещения волков (*Canis lupus*) и ее сезонная динамика в Даурских степях

Table 4. Wolf's (*Canis lupus*) movements: speed and season dynamics in Daurian steppe

Показатель \ Волк	F1	M3	M1	M2
Процент рабочего времени передатчика, %	89.7	78.0	97.2	84.2
Средний суточный ход \pm SD, км, в т.ч.:	24.9 \pm 14.1; $n = 269$	25.8 \pm 16.3; $n = 128$	32.67 \pm 16.9; $n = 284$	39.9 \pm 33.7; $n = 223$
Апрель – июнь	26.4 \pm 15.8; $n = 81$	27.5 \pm 13; $n = 51$	26.4 \pm 17.6; $n = 73$	36.4 \pm 18.7; $n = 50$
Июль – октябрь	25.1 \pm 13.1; $n = 88$	35 \pm 21.9; $n = 27$	38.4 \pm 17.3; $n = 105$	49.8 \pm 51.5; $n = 66$
Ноябрь – март	23.5 \pm 13.2; $n = 99$	18.2 \pm 11.7; $n = 50$	31.4 \pm 13.9; $n = 106$	35.1 \pm 21.3; $n = 107$
Средняя скорость \pm SD, км/ч, в т.ч.:	1.04 \pm 0.6; $n = 6453$	1.1 \pm 0.7; $n = 3082$	1.4 \pm 0.7; $n = 6826$	1.7 \pm 1.4; $n = 5348$
Апрель – июнь	1.1 \pm 0.7; $n = 1937$	1.2 \pm 0.5; $n = 1230$	1.08 \pm 0.73; $n = 1751$	1.5 \pm 0.8; $n = 1196$
Июль – октябрь	1.04 \pm 0.6; $n = 2128$	1.5 \pm 0.9; $n = 656$	1.6 \pm 0.72; $n = 2533$	2.07 \pm 2.2; $n = 1592$
Ноябрь – март	0.97 \pm 0.5; $n = 2388$	0.75 \pm 0.5; $n = 1196$	1.32 \pm 0.6; $n = 2542$	1.46 \pm 0.9; $n = 2560$
Максимальная скорость, км/ч	9.0	8.1	20.4	15.6

Полностью прослежена фаза расселения половозрелого самца М1. При жизни в пределах территории родительской стаи суточный ход М1 не превышал ход взрослых F1 и М3 в аналогичный период. Во время расселения М1, ведя поиски нового участка, совершил шесть дальних рейдов в разных направлениях. При этом он удалялся от участка обитания в среднем на 32.5 км (min–max: 25.0–72.8 км, $n = 6$), преодолевая при таких поисках в среднем 97.1 км (min–max: 60.2–153.2 км, $n = 6$) по территориям соседних стай. Средняя скорость таких перемещений М1 была почти в три раза выше обычной и составляла 80.3 км/сутки и 3.4 км/ч, а максимальная, соответственно – 97 км/сутки и 20.4 км/ч. Закрепившись на новом участке и перейдя к жизни резидента, М1 оставался все еще более подвижен, чем изученные взрослые.

Самец М2 отслежен в конечной фазе расселения на новый участок, соседний с родительским. К этому времени дальние поисковые перемещения он уже не совершал. Однако показатели его подвижности (средний суточный ход и скорость) также были достоверно выше, чем у взрослых ($t = 7.15$; $p = 0.001$). Это объясняется тем, что взрослые волки делали обход границ территории стаи раз в 2–3 недели, а половозрелые, только сформировавшие участок, чаще – раз в 10–15 дней.

У наблюдаемых самцов достоверно наибольшая средняя дистанция суточного хода и максимум скорости приходится июль – октябрь, в сравнении с другими периодами года ($t_{\text{km/day}} = 4.96$; $p = 0.001$; $t_{\text{km/h}} = 4.95$; $p = 0.001$). Для самки эти сезонные отличия не выявлены.

Обсуждение

Пространственная структура участков у всех изученных волков сходна. Она имеет высокую степень защищенности в виде природоохранного статуса территории или высокой ремизности биотопов и не подвержена каким-либо чрезмерным изменениям под воздействием антропогенных факторов. Наличие заповедника с охранной зоной по периметру, заказника и межгосударственной границы в значительной мере компенсирует недостаток местообитаний с хорошими ремизными условиями на участках трех самцов. Исследованные волки эффективно использовали государственную границу, а также ООПТ, располагая места дневок в безопасной зоне, посещая опасную часть участка преимущественно в темное время суток. Все окрестности вокруг из-

ученных волчьих участков заняты другими стадами. Это создает конкурентное напряжение при использовании территории резидентами и перемещении нерезидентов. Индекс биомассы диких копытных на участках меченых волков сравним со средними значениями во многих североамериканских и европейских популяциях (Fuller et al., 2003, Mattisson et al., 2013). Плотность населения диких копытных в районе работ – одна из наибольших в России, а сибирской косули – на два порядка выше среднего значения плотности населения европейской (*Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758)) и сибирской косули в стране, близкой к 0.1 ос. / км² (Данилкин, 2009). Большое количество вольно выпасаемых домашних копытных значительно расширяет спектр кормов в районе исследований. Благодаря малой высоте снежного покрова и резкому сезонному увеличению численности дзерена (Кирилук, Луцкеина, 2017) зимний период, не оказывает дополнительного негативного воздействия, свойственного более высоким широтам. Таким образом, условия существования волков в исследованном районе близки к стабильно оптимальным.

В работах, обобщающих исследования влияния различных факторов на размеры участков обитания волка, показано, что они зависят от плотности населения основных видов-жертв и увеличиваются по мере продвижения от средних к высоким широтам. Однако выявлены и другие причины, часто нарушающие или нивелирующие такую зависимость. К ним относятся уменьшение размеров территорий стай при росте плотности населения волков, доступность добычи, охотничья специализация стаи и обилие второстепенных кормов, а также энергетическая стоимость содержания стай больших территорий, в частности, в полярных широтах (Fuller et al., 2003; Jedrzejewski et al., 2007; Mattisson et al., 2013).

Рассчитанные в нашей работе методом МСР, 100% размеры годовых участков обитания волков в Даурской степи (832 ± 79 SD, $n = 5$) в 2–4 раза превышают таковые в лесной зоне средней полосы Европы и Северной Америки (Forshner et al., 2003; Эрнандес-Бланко и др., 2005; Chavez & Gese, 2006; Jedrzejewski et al., 2007; Mancinelli et al., 2018). Вместе с тем, они в полтора и более раз уступают участкам волков в приполярной и полярной областях (Ballard et al., 1997; Mattisson et al., 2013; Kaartinen et al., 2015). Мы это связываем с тем, что в степной зоне, по сравнению с лесной, относительно легкие условия для перемещений волков, нет лимитирующего

воздействия снежного покрова и, в то же время, – значительно меньшая представленность биотопов с высокими защитными условиями. На наш взгляд, при равной обеспеченности кормами это обстоятельство стимулирует волчьи стаи в степной зоне иметь большие по размерам территории, не затрачивая для их содержания чрезмерную энергию. Однако и в нашем случае интенсивно используемые части участков обитания, которые демонстрирует метод ФК, 95%, примерно в три раза меньше участков, рассчитанных методом МСР, 100%.

В районе исследований, благодаря наличию ООПТ и эффекту биотона, у границы степи и лесостепи имеется стабильная всесезонная кормовая база, поддерживающая относительно высокую плотность населения волка. Однако по мере продвижения к южным границам степной зоны и в зону пустыни, где перемещения волка также ничем не затруднены, а дикие копытные живут в условиях сезонной номадности, следует ожидать увеличения территорий стай. Об этом в некоторой степени свидетельствуют отрывочные сведения о радиотелеметрии волков в монгольской Гоби (Kaczensky et al., 2008) и в сходных местообитаниях в Синьдзян-Уйгурском автономном округе Китая (Duan et al., 2016), хотя они отражают ситуацию чрезмерной эксплуатации волчьих популяций.

В районе исследований разброс в площади участков обитания волков незначительный, в отличие от различий в качестве местообитаний и насыщенности кормовыми ресурсами. Известно, что численность дзерена в зоне, занятой мечеными волками, в последние 12–15 лет увеличилась примерно в 10 раз, обеспечив хищников быстрым увеличением кормовых ресурсов (Кирилук, Лушекина, 2017). Тем не менее, площадь участков волков осталась сравнительно большой. Это может свидетельствовать о том, что выявленные размеры участков обитания для Даурских степей близки к минимальным значениям и уже не зависят от обеспеченности кормами.

На этапе расселения наблюдаемые нами полувзрослые самцы совершали скоротечные и высокоскоростные рейды вне территорий родительских стай. Освоенная ими зона при этом в одном случае была близка по площади к участкам обитания волков-резидентов, во втором – превосходила их в несколько раз, что известно и для других частей ареала (Kojola et al., 2006; Mancinelli et al., 2018). В некоторых случаях

волки способны уходить на многие сотни километров от родительской территории (Wabakken et al., 2010). Среди нерезидентов встречаются и полувзрослые, и ушедшие из стаи взрослые особи (Mech & Boitani, 2003). Таким образом, неправильное определение статуса волка может вызвать некорректный существенный разброс и многократное завышение итоговых значений в оценке размера участка обитания. Крайне опрометчиво в одной выборке оценивать пространственные характеристики волков-резидентов и волков-нерезидентов.

Заключение

В работе впервые для степной зоны Азии детально рассмотрены близкие к годовым участки обитания четырех волков. Размеры участков обитания волков степной зоны Даурского эко-региона в 2–4 раза больше, чем у волков, живущих в лесной зоне средней полосы Европы и Северной Америки. Тем не менее, они в полтора и более раз меньше, чем в приполярных и полярных широтах и, по-видимому, меньше, чем в зоне пустыни. Выявленные средние размеры участков (МСР, 100% – 832 ± 79.05 км², ФК, 95% – 256 ± 62.4 км²) близки к минимально возможным, так как их уменьшения на фоне значительного улучшения кормовой базы не отмечено. Это обстоятельство, вероятно, связано с дефицитом биотопов, имеющих высокие защитные условия, и легкостью перемещения во все сезоны года. Полувзрослые волки демонстрируют большую подвижность, чем взрослые, в особенности, – в период расселения.

В районе исследований волчьи стаи эффективно используют защитные функции ООПТ и межгосударственной границы. А их группировка в Даурском заповеднике и окрестностях, по-видимому, служит воспроизводственным ядром для сопредельных и удаленных территорий, истощенных направленным истреблением. Роль таких ядер воспроизводства, как источников восполнения истощенных популяций, требует специальных исследований. В этой связи, рассмотренный комплекс ООПТ представляет собой удобный полигон для дальнейшего изучения пространственной организации волков в степной зоне.

Благодарности

Авторы выражают признательность инспекторскому составу Даурского заповедника, оказавшему большую практическую помощь в полевых работах, в особенности, в мечении волков.

Литература

- Бибиков Д.И., Кудактин А.Н., Филимонов А.Н. 1985. Использование территории, перемещение // Волк / Д.И. Бибиков (ред.). М.: Наука. С. 415–431.
- Бойков Т.Г., Харитонов Ю.Д., Рупышев Ю.А. 2002. Степи Забайкалья: Продуктивность, кормовая ценность, рациональное использование и охрана. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН. 232 с.
- Данилкин А.А. 2009. Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности. М.: Товарищество научных изданий КМК. 310 с.
- Кириллюк В.Е., Лушекина А.А. 2017. Современное состояние дзерена (*Procavia gutturosa*: Bovidae) в России // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2(Suppl. 1). С. 81–99. DOI: 10.24189/ncr.2017.018
- Лавренко М.Н. 1970. Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти Степной области Евразии // Ботанический журнал. Т. 55(12). С. 511–526.
- Минаев А.Н., Пуриков А.В. 2015. Современные средства радиопрослеживания одомашниваемых лосей // Лосеводство: проблемы, поиски, решения: сборник статей межрегиональной научно-практической конференции (9 июня 2015 г.). Кострома: ИД «Кандлер». С. 110–120.
- Эрнандес-Бланко Х.А., Поярков А.Д., Крутова В.И. 2005. Организация семейной группы волков (*Canis lupus lupus*) в Воронежском биосферном заповеднике // Зоологический журнал. Т. 84(1). С. 80–93.
- Ballard W.B., Ayres L.A., Krausman P.R., Reed D.J., Fancy S.G. 1997. Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska // Wildlife Monograph. Vol. 135. P. 3–47.
- Bath S.K., Hayter A.J., Cairns D.A., Anderson C. 2006. Characterization of home range using point peeling algorithms // Journal of Wildlife Management. Vol. 70(2). P. 422–434. DOI: 10.2193/0022-541X(2006)70[422:C OHRUP]2.0.CO;2
- Byrne M.E., McCoy J.C., Hinton J.W., Chamberlain M.J., Collier B.A. 2014. Using dynamic Brownian bridge movement modeling to measure temporal patterns of habitat selection // Journal of Animal Ecology. Vol. 83(5). P. 1234–1243. DOI: 10.1111/1365-2656.12205
- Chapron G., Kaczensky P., Linnell J.D., von Arx M., Huber D., Andrén H., López-Bao J.V., Adamec M., Álvares F., Anders O., Balčiauskas L., Balys V., Bedő P., Bego F., Blanco J.C., Breitenmoser U., Brøseth H., Bufka L., Bunikyte R., Ciucci P., et al. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes // Science. Vol. 346(6216). P. 1517–1519. DOI: 10.1126/science.1257553
- Chavez A.S., Gese E.M. 2006. Landscape use and movements of wolves in relation to livestock in a Wildland-agriculture matrix // Journal of Wildlife Management. Vol. 70(4). P. 1079–1086. DOI: 10.2193/0022-541X(2006)70[1079:LUAMOW]2.0.CO;2
- Ciucci P., Boitani L., Francisci F., Andreoli G. 1997. Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy // Journal of Zoology. Vol. 243(4). P. 803–819. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb01977.x
- Downs J.A., Horner M.W. 2009. A Characteristic-Hull Based Method for Home Range Estimation // Transactions in GIS. Vol. 13(5–6). P. 527–537. DOI: 10.1111/j.1467-9671.2009.01177
- Downs J.A., Horner M.W. 2010. Effects of point pattern shape on home range estimates // Journal of Wildlife Management. Vol. 72(8). P. 1813–1818. DOI: 10.2193/2007-454
- Duan X.N., Chu W.W., Wang Y., Du C.C., He L., Chu H.J. 2016. The largest gray wolf (*Canis lupus*) home ranges in the world may exist in the Mount Kalamaili Ungulate Nature Reserve, Xinjiang, China // Acta Theriologica Sinica. Vol. 36(4). P. 452–458. DOI: 10.16829/j.slx.201604010
- Dupre E., Corsi F., Boitani L. 1995. Potential distribution of the wolf in Italy: a multivariate based GIS model // Conference on European wolf migration. Neuchatel (Schwitzerland). P. 1–12.
- ESRI. 2019. Multi-Distance Spatial Cluster Analysis (Ripley's K Function). In: ArcMap 10.3. Available from: <http://desktop.arcgis.com/en/arcmap/10.3/tools/spatial-statistics-toolbox/multi-distance-spatial-cluster-analysis.htm>
- Forshner S.A., Paquet P.C., Burrows F.G.M., Neale G.K., Wade K.D., Samuel W.M. 2003. Demographic patterns and limitation of Grey Wolves, *Canis lupus*, in and near Pukaskwa National Park, Ontario // Canadian Field Naturalist. Vol. 118(1). P. 95–104. DOI: 10.22621/cfn.v118i1.889
- Fuller A., Mech L.D., Cochrane J.F. 2003. Wolf populations dynamics // Wolves behaviour, ecology, and conservation / L.D. Mech, L. Boitani (Eds.). Chicago: University of Chicago Press. P. 161–191.
- Fuller T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota // Wildlife Monograph. Vol. 105. P. 3–45.
- Galton A., Duckham M. 2006. What is the region occupied by a set of points // GIScience: International Conference on Geographic Information Science / M. Raubal, H.J. Miller, A.U. Frank, M.F. Goodchild (Eds.). Vol. 4197. Berlin: Springer. P. 81–98. DOI: 10.1007/11863939_6
- Getz W.M., Wilmers C.C. 2004. A local nearest-neighbor convex-hull construction of home ranges and utilization distributions // Ecography. Vol. 27(4). P. 489–505. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2004.03835.x
- Gipson P.S., Warren B.B., Ronald M.N., Mech L.D. 2000. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear // Journal of Wildlife Management Vol. 64(3). P. 752–758. DOI: 10.2307/3802745
- Jedrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jedrzejewska B., Kowalczyk R. 2007. Territory size of wolves *Canis lupus*: Linking local (Bialowieza Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns // Ecography. Vol. 30(1). P. 66–76. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2007.04826.x

- Jimenez M.D., Bangs E.E., Boyd D.K., Smith D.W., Becker S.A., Ausband D.E. 2017. Wolf dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008 // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 81(4). P. 581–592. DOI: 10.1002/jwmg.21238
- Kaartinen S., Antikainen H., Kojola I. 2015. Habitat model for recolonizing Wolf (*Canis lupus*) population in Finland // *Annales Zoologici Fennici*. Vol. 52(1–2). P. 77–89. DOI: 10.5735/086.052.0207
- Kaczynsky P., Enkhsaikhan N., Ganbaatar O., Walzer C. 2008. The Great Gobi B Strictly Protected Area in Mongolia – refuge or sink for wolves *Canis lupus* in the Gobi? // *Wildlife Biology*. Vol. 14. P. 444–456. DOI: 10.2981/0909-6396-14.4.444
- Karamanlidis A., Hernando M. de G., Georgiadis L., Kusak J. 2016. Activity, movement, home range and habitat use of an adult gray wolf in a Mediterranean landscape of northern Greece // *Mammalia*. Vol. 81(1). P. 95–99. DOI: 10.1515/mammalia-2015-0091
- Kirilyuk V.E., Obyazov V.A., Tkachuk T.E., Kirilyuk O.K. 2012. Influence of Climate Change on Vegetation and Wildlife in the Daurian Ecoregion // *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World* / M.J.A. Werger, M.A. van Staaldunin (eds.). New York – London: Springer Dordrecht Heidelberg. P. 397–424.
- Kirilyuk O., Kirilyuk V., Maksakovsky N., Kobyakova S., Goroshko O., Tkachuk T., Butorin A., Namkhay A., Urtnasan N., Tseveenmyadag N., Oyungerel B., Dashdorj K., Khapp H.D., Golde A. 2013. Landscapes of Dauria. Potential Serial Transnational World Heritage Property (The Russian Federation and Mongolia). Moscow: Annie. 61 p.
- Kojola I., Aspi J., Hakala A., Heikkinen S., Ilmoni C., Ronkainen S. 2006. Dispersal in an expanding wolf population in Finland // *Journal of Mammalogy*. Vol. 87(2). P. 281–286. DOI: 10.1644/05-MAMM-A-061R2.1
- Kojola I., Hallikainen V., Mikkola M., Gurarie E., Heikkinen S., Kaartinen S., Nikula A., Nivala V. 2016. Wolf visitations close to human residences in Finland: The role of age, residence density, and time of day // *Biological Conservation*. Vol. 198. P. 9–14. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.03.025
- Kusak J., Skrbinšek A.M., Huber D. 2005. Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia // *European Journal of Wildlife Research*. Vol. 51(4). P. 254–262. DOI: 10.1007/s10344-005-0111-2
- Mancinelli S., Boitani L., Ciucci P. 2018. Determinants of home range size and space use patterns in a protected wolf (*Canis lupus*) population in the central Apennines, Italy // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 96(8). P. 828–838. DOI: 10.1139/cjz-2017-0210
- Mattisson J., Sand H., Wabakken P., Gervasi V., Liberg O., Linnell D., Rauset G.R., Pedersen H.Ch. 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors // *Oecologia*. Vol. 173(3). P. 813–825. DOI: 10.1007/s00442-013-2668-x
- Mech L.D. 1992. Day time activity of wolves during winter in Northeastern Minnesota // *Journal of Mammalogy*. Vol. 73(3). P. 570–571. DOI: 10.2307/1382025
- Mech L.D. 1994. Regular and homeward travel speeds of arctic wolves // *Journal of Mammalogy*. Vol. 75(3). P. 741–742. DOI: 10.2307/1382524
- Mech L.D. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 77(8). P. 1196–1203. DOI: 10.1139/z99-099
- Mech L.D. 2017. Where Can Wolves Live and How Can We Live with Them? // *Biological Conservation*. Vol. 210(Part A). P. 310–317. DOI: 10.1016/j.biocon.2017.04.029
- Mech L.D., Boitani L. 2003. Wolf social ecology // *Wolves: behavior, ecology and conservation*. Chicago: University of Chicago Press. P. 1–34.
- Musiani M., Okarma H., Jędrzejewski W. 1998. Speed and actual distances travelled by radiocollared wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland) // *Acta Theoretica*. Vol. 43(4). P. 409–416. DOI: 10.4098/AT.arch.98-51
- Nilsen E.B., Herfindal I., Linnell J.D.C. 2005. Can intraspecific variation in carnivore home-range size be explained using remote-sensing estimates of environmental productivity? // *Ecoscience*. Vol. 12(1). P. 68–75. DOI: 10.2980/i1195-6860-12-1-68.1
- Olson D.M., Dinershtein E. 2002. The Global 200: priority ecoregions for global conservation // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Vol. 89(2). P. 199–224. DOI: 10.2307/3298564
- Olson K.A., Fuller T.K. 2017. Wildlife hunting in eastern Mongolia: economic and demographic factors influencing hunting behavior of herding households // *Mongolian Journal Biological Sciences*. Vol. 15(1–2). P. 37–46. DOI: 10.22353/mjbs.2017.15.05
- Potvin F. 1988. Wolf movements and population dynamics in Papineau-Labelle reserve, Quebec // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 66(6). P. 1266–1273. DOI: 10.1139/z88-185
- Rich L.N., Mitchell M.S., Gude J.A., Sime C.A. 2012. Anthropogenic mortality, intraspecific competition, and prey availability influence territory sizes of wolves in Montana // *Journal of Mammalogy*. Vol. 93(3). P. 722–731. DOI: 10.1644/11-MAMM-A-079.2
- Reading R.P., Lkhagvasuren B. 1998. The commercial harvest of wildlife in Dornod Aimag, Mongolia // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 62(1). P. 59–71. DOI: 10.2307/3802264
- Wabakken P., Sand H., Kojola I., Zimmermann B., Arneimo J., Pedersen H., Liberg O. 2010. Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 71(5). P. 1631–1634. DOI: 10.2193/2006-222
- Wang L., Ma Y.P., Zhou Q.J., Zhang Y.P., Savolainen P., Wang G.D. 2016. The geographical distribution of grey wolves (*Canis lupus*) in China: a systematic review // *Zoological Research*. Vol. 37(6). P. 315–326. DOI: 10.13918/j.issn.2095-8137.2016.6.315

- White G.C., Garrot R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. New York: Academic Press. 383 p.
- Worton B.J. 1987. A review of models of home range for animal movement // *Ecological Modelling*. Vol. 38(3–4). P. 277–298. DOI: 10.1016/0304-3800(87)90101-3
- Worton B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization in home-ranges studies // *Ecology*. Vol. 70(1). P. 164–168. DOI: 10.2307/1938423
- Wydeven A.P., Van Deelen T.R., Heske E. 2009. Recovery of gray wolves in the great lakes region of the United States: An endangered species success story. New York: Springer. 350 p.
- Yang H.J., Zhang H.H., Dou H.S., Shen X.Q., Yan W.B., 2006. Home Range and Habitat Utilization of Wolves during Winter in Hulunbuir, Inner Mongolia // *Journal of Northeast Forestry University* Vol. 34(4). P. 52–53. DOI: 10.13759/j.cnki.dlxb.2006.04.019
- Yuan B.D., Zhang H.H., Bao L.M., Dou H.S. 2008. Wolf Predation on Livestock in Dalai Lake Nature Reserve Inner Mongolia // *Chinese Journal of Zoology*. Vol. 43(3). P. 81–86.
- ### References
- Ballard W.B., Ayres L.A., Krausman P.R., Reed D.J., Fancy S.G. 1997. Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska. *Wildlife Monographs* 135: 3–47.
- Bath S.K., Hayter A.J., Cairns D.A., Anderson C. 2006. Characterization of home range using point peeling algorithms. *Journal of Wildlife Management* 70(2): 422–434. DOI: 10.2193/0022-541X(2006)70[422:COHRUP]2.0.CO;2
- Bibikov D.I., Kudaktin A.N., Filimonov A.N. 1985. Use of area, movement. In: D.I. Bibikov (Ed.): *Wolf*. Moscow: Nauka. P. 415–431. [In Russian]
- Boykov T.G., Kharitonov Yu.D., Rupyshev Yu.A. 2002. *Trans-Baikal Steppes: Productivity, feed value, rational use and protection*. Ulan-Ude: BCS SB RAS. 232 p. [In Russian]
- Byrne M.E., McCoy J.C., Hinton J.W., Chamberlain M.J., Collier B.A. 2014. Using dynamic Brownian bridge movement modeling to measure temporal patterns of habitat selection. *Journal of Animal Ecology* 83(5): 1234–1243. DOI: 10.1111/1365-2656.12205
- Chapron G., Kaczensky P., Linnell J.D., von Arx M., Huber D., Andrén H., López-Bao J.V., Adamec M., Álvares F., Anders O., Balčiauskas L., Balys V., Bedő P., Bego F., Blanco J.C., Breitenmoser U., Brøseth H., Bufka L., Bunikyte R., Ciucci P., et al. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346(6216): 1517–1519. DOI: 10.1126/science.1257553
- Chavez A.S., Gese E.M. 2006. Landscape use and movements of wolves in relation to livestock in a Wildland-agriculture matrix. *Journal of Wildlife Management* 70(4): 1079–1086. DOI: 10.2193/0022-541X(2006)70[1079:LUAMOW]2.0.CO;2
- Ciucci P., Boitani L., Francisci F., Andreoli G. 1997. Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. *Journal of Zoology* 243(4): 803–819. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb01977.x
- Danilkin A.A. 2009. Wild ungulate population dynamics in Russia: hypotheses, factors, patterns. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 310 p. [In Russian]
- Downs J.A., Horner M.W. 2009. A Characteristic-Hull Based Method for Home Range Estimation. *Transactions in GIS* 13(5–6): 527–537. DOI: 10.1111/j.1467-9671.2009.01177
- Downs J.A., Horner M.W. 2010. Effects of point pattern shape on home range estimates. *Journal of Wildlife Management* 72(8): 1813–1818. DOI: 10.2193/2007-454
- Duan X.N., Chu W.W., Wang Y., Du C.C., He L., Chu H.J. 2016. The largest gray wolf (*Canis lupus*) home ranges in the world may exist in the Mount Kalamaili Ungulate Nature Reserve, Xinjiang, China. *Acta Theriologica Sinica* 36(4): 452–458. DOI: 10.16829/j.slx.201604010 [In Chinese]
- Dupre E., Corsi F., Boitani L. 1995. Potential distribution of the wolf in Italy: a multivariate based GIS model. In: *Conference on European wolf migration*. Neuchatel (Schwitzerland). P. 1–12.
- ESRI. 2019. Multi-Distance Spatial Cluster Analysis (Ripley's K Function). In: *ArcMap 10.3*. Available from: <http://desktop.arcgis.com/en/arcmap/10.3/tools/spatial-statistics-toolbox/multi-distance-spatial-cluster-analysis.htm>
- Forshner S.A., Paquet P.C., Burrows F.G.M., Neale G.K., Wade K.D., Samuel W.M. 2003. Demographic patterns and limitation of Grey Wolves, *Canis lupus*, in and near Pukaskwa National Park, Ontario. *Canadian Field Naturalist* 118(1): 95–104. DOI: 10.22621/cfn.v118i1.889
- Fuller A., Mech L.D., Cochrane J.F. 2003. Wolf populations dynamics. In: L.D. Mech, L. Boitani (Eds.): *Wolves behavior, ecology, and conservation*. Chicago: University of Chicago Press. P. 161–191.
- Fuller T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monograph* 105: 3–41.
- Galton A., Duckham M. 2006. What is the region occupied by a set of points. In: M. Raubal, H.J. Miller, A.U. Frank, M.F. Goodchild (eds). *GIScience: International Conference on Geographic Information Science*. Vol. 4197. Berlin: Springer. P. 81–98. DOI: 10.1007/11863939_6
- Getz W.M., Wilmers C.C. 2004. A local nearest-neighbor convex-hull construction of home ranges and utilization distributions. *Ecography* 27(4): 489–505. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2004.03835.x
- Gipson P.S., Warren B.B., Ronald M.N., Mech L.D. 2000. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear. *Journal of Wildlife Management* 64(3): 752–758. DOI: 10.2307/3802745
- Hernandez-Blanco J.A., Poyarkov A.D., Krutova V.I. 2005. Wolf (*Canis lupus lupus*) pack organization at the Voronezh Biosphere Reserve. *Zoologicheskii Zhurnal* 84(1): 80–93. [In Russian]
- Jedrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jedrzejewska B., Kowalczyk R. 2007. Territory size of wolves *Canis lupus*: Linking local (Bialowieza Primeval

- Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography* 30(1): 66–76. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2007.04826.x
- Jimenez M.D., Bangs E.E., Boyd D.K., Smith D.W., Becker S.A., Ausband D.E. 2017. Wolf dispersal in the Rocky Mountains, Western United States: 1993–2008. *Journal of Wildlife Management* 81(4): 581–592. DOI: 10.1002/jwmg.21238
- Kaartinen S., Antikainen H., Kojola I. 2015. Habitat model for recolonizing Wolf (*Canis lupus*) population in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 52(1–2): 77–89. DOI: 10.5735/086.052.0207
- Kaczensky P., Enkhsaikhan N., Ganbaatar O., Walzer C. 2008. The Great Gobi B Strictly Protected Area in Mongolia – refuge or sink for wolves *Canis lupus* in the Gobi? *Wildlife Biology* 14: 444–456. DOI: 10.2981/0909-6396-14.4.444
- Karamanlidis A., Hernando M. de G., Georgiadis L., Kusak J. 2016. Activity, movement, home range and habitat use of an adult gray wolf in a Mediterranean landscape of northern Greece. *Mammalia* 81(1): 95–99. DOI: 10.1515/mammalia-2015-0091
- Kirilyuk V.E., Lushchekina A.A. 2017. Current status of *Procapra gutturosa* (Bovidae) in Russia. *Nature Conservation Research* 2(Suppl. 1): 81–99. DOI: 10.24189/ncr.2017.018
- Kirilyuk O., Kirilyuk V., Maksakovsky N., Kobyakova S., Goroshko O., Tkachuk T., Butorin A., Namkhay A., Urtnasan N., Tseveenmyadag N., Oyungerel B., Dashdorj K., Khapp H.D., Golde A. 2013. *Landscapes of Dauria. Potential Serial Transnational World Heritage Property (The Russian Federation and Mongolia)*. Moscow: Annie. 61 p.
- Kirilyuk V.E., Obyazov V.A., Tkachuk T.E., Kirilyuk O.K. 2012. Influence of Climate Change on Vegetation and Wildlife in the Daurian Ecoregion. In: M.J.A. Werger, M.A. van Stalduinen (eds.). *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World*. New York – London: Springer Dordrecht Heidelberg. P. 397–424.
- Kojola I., Aspi J., Hakala A., Heikkinen S., Ilmoni C., Ronkainen S. 2006. Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy* 87(2): 281–286. DOI: 10.1644/05-MAMM-A-061R2.1
- Kojola I., Hallikainen V., Mikkola M., Gurarie E., Heikkinen S., Kaartinen S., Nikula A., Nivala V. 2016. Wolf visitations close to human residences in Finland: The role of age, residence density, and time of day. *Biological Conservation*. 198: 9–14. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.03.025
- Kusak J., Skrbinšek A.M., Huber D. 2005. Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia. *European Journal of Wildlife Research* 51(4): 254–262. DOI: 10.1007/s10344-005-0111-2
- Lavrenko M.N. 1970. Provincial division of the Central Asian subregion of the Steppe region in Eurasia. *Botanicheskii Zhurnal* 55(12): 511–526. [In Russian]
- Mancinelli S., Boitani L., Ciucci P. 2018. Determinants of home range size and space use patterns in a protected wolf (*Canis lupus*) population in the central Apennines, Italy. *Canadian Journal of Zoology* 96(8): 828–838. DOI: 10.1139/cjz-2017-0210
- Mattisson J., Sand H., Wabakken P., Gervasi V., Liberg O., Linnell D., Rauset G.R., Pedersen H.Ch. 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* 173(3): 813–825. DOI: 10.1007/s00442-013-2668-x
- Mech L.D. 1992. Day time activity of wolves during winter in Northeastern Minnesota. *Journal of Mammalogy* 73(3): 570–571. DOI: 10.2307/1382025
- Mech L.D. 1994. Regular and homeward travel speeds of arctic wolves. *Journal of Mammalogy* 75(3): 741–742. DOI: 10.2307/1382524
- Mech L.D. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* 77(8): 1196–1203. DOI: 10.1139/z99-099
- Mech L.D. 2017. Where Can Wolves Live and How Can We Live with Them? *Biological Conservation* 210(Part A): 310–317. DOI: 10.1016/j.biocon.2017.04.029
- Mech L.D., Boitani L. 2003. Wolf social ecology. In: *Wolves: behavior, ecology and conservation*. Chicago: University of Chicago Press. P. 1–34.
- Minaev A.N., Purikov A.V. 2015. Modern tools of tracking the domesticated elks. In: *Elk breeding: problems, searches, solutions: a collection of articles of the interregional scientific and practical conference (9 June 2015)*. Kostroma: NP «Kantsler». P. 110–120. [In Russian]
- Musiani M., Okarma H., Jedrzejewski W. 1998. Speed and actual distances travelled by radiocollared wolves in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Acta Theriologica* 43(4): 409–416. DOI: 10.4098/AT.arch.98-51
- Nilsen E.B., Herfindal I., Linnell J.D.C. 2005. Can intraspecific variation in carnivore home-range size be explained using remote-sensing estimates of environmental productivity? *Ecoscience* 12(1): 68–75. DOI: 10.2980/i1195-6860-12-1-68.1
- Olson D.M., Dinershtein E. 2002. The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89(2): 199–224. DOI: 10.2307/3298564
- Olson K.A., Fuller, T.K. 2017. Wildlife hunting in eastern Mongolia: economic and demographic factors influencing hunting behavior of herding households. *Mongolian Journal Biological Sciences* 15(1–2): 37–46. DOI: 10.22353/mjbs.2017.15.05
- Potvin F. 1988. Wolf movements and population dynamics in Papineau-Labelle reserve, Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 66(6): 1266–1273. DOI: 10.1139/z88-185
- Rich L.N., Mitchell M.S., Gude J.A., Sime C.A. 2012. Anthropogenic mortality, intraspecific competition, and prey availability influence territory sizes of wolves in Montana. *Journal of Mammalogy* 93(3): 722–731. DOI: 10.1644/11-MAMM-A-079.2
- Reading R.P., Lkhagvasuren B. 1998. The commercial harvest of wildlife in Dornod Aimag, Mongolia. *Journal of Wildlife Management* 62(1): 59–71. DOI: 10.2307/3802264

- Wabakken P., Sand H., Kojola I., Zimmermann B., Arnemo J., Pedersen H., Liberg O. 2010. Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf. *Journal of Wildlife Management* 71(5): 1631–1634. DOI: 10.2193/2006-222
- Wang L., Ma Y.P., Zhou Q.J., Zhang Y.P., Savolainen P., Wang G.D. 2016. The geographical distribution of grey wolves (*Canis lupus*) in China: a systematic review. *Zoological Research* 37(6): 315–326. DOI: 10.13918/j.issn.2095-8137.2016.6.315 [In Chinese]
- White G.C., Garrot R.A. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. New-York: Academic Press. 383 p.
- Worton B.J. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling* 38(3–4): 277–298. DOI: 10.1016/0304-3800(87)90101-3
- Worton B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization in home-ranges studies. *Journal Ecology* 70(1): 164–168. DOI: 10.2307/1938423
- Wydeven, A.P., Van Deelen, T.R., Heske, E. 2009. *Recovery of gray wolves in the great lakes region of the United States: An endangered species success story*. New York: Springer. 350 p.
- Yang H.J., Zhang H.H., Dou H.S., Shen X.Q., Yan W.B., 2006. Home Range and Habitat Utilization of Wolves during Winter in Hulunbuir, Inner Mongolia. *Journal of Northeast Forestry University* 34(4): 52–53. DOI: 10.13759/j.cnki.dlxb.2006.04.019 [In Chinese]
- Yuan B.D., Zhang H.H., Bao L.M., Dou H.S. 2008. Wolf Predation on Livestock in Dalai Lake Nature Reserve Inner Mongolia. *Chinese Journal of Zoology* 43(3): 81–86. [In Chinese]

WOLF'S HOME RANGE AND MOVEMENTS IN DAURIAN STEPPE

Vadim E. Kirilyuk^{1,2}, Anastasia V. Kirilyuk², Alexander N. Minaev¹

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Russia

²Daursky State Nature Biosphere Reserve, Russia

e-mail: vkiriliuk@bk.ru, akiriliuk@bk.ru, moosefarmer@mail.ru

We have studied habitats and movements of four wolves (*Canis lupus*), using GPS-tracking (an average of 5484 ± 1702.4 SD locations per individual). The study has been carried out in the steppe zone of Central Asia near the Russian–Mongolian border in 2015–2016. Two of the wolves were adults, while two were sub-adults dispersed into new areas during the study period. The considered individuals used favourable habitats and feed sources during the absence of a limiting influence of snow cover and very low impact of human factors. Three of the four wolves lived mainly in Protected Areas. Two of them occupied the cross-border zone using the protection effect of the interstate border. The average size of the home range of resident individuals was 832 ± 79.05 km² (100% MCP, minimum convex polygon method), and 256 ± 62.4 km² (95% FK, Kernel method). The obtained values rank second after sites studied for wolves in polar and subpolar latitudes, and, perhaps, they are higher than data obtained in deserts. But our data are higher than the ones obtained in the forest zone. One of the sub-adult males used 5281 km² during the dispersal period. Sub-adult wolves showed a higher mobility than adults. It was reflected in the speed of their movement, especially during the dispersion period.

Key words: *Canis lupus*, Central Asia, Daursky State Nature Reserve, dispersion, natal pack