

КОГНИТИВНОЕ И ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ВОЛКА (*Canis lupus* L.): БАРЬЕРЫ, ПРЕПЯТСТВУЮЩИЕ ВЫЕДАНИЮ ПОПУЛЯЦИИ ЛОСЯ (*Alces alces* L.) ХИЩНИКОМ

© 2024 г. В. В. Кочетков*

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,
Тверская обл., Нелидовский р-он, Заповедник, Россия

* e-mail: kvaldai@mail.ru

Поступила в редакцию 04.09.2023 г.

После доработки 22.09.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Важная составляющая жизнедеятельности животных — поведение. В статье рассмотрены две формы поведения: когнитивное, генетически закрепленное, и интеллектуальное, приобретенное как адаптация к среде обитания. Научная новизна исследования заключается в интерпретации этих форм на примере гнездостроительного, территориального и кормодобывающего поведения семей в популяционной группировке волка. Показан консерватизм когнитивного и пластичность интеллектуального, совместно обеспечивающие высокую жизнестойкость и устойчивость популяций волка в биогеоценозе. В результате сравнительного анализа было установлено, что при увеличении контактов волка с лосем (Центрально-Лесной биосферный заповедник), волка с оленем (Йеллоустонский национальный парк и юго-западная Монтана) у жертвы произошли изменения в поведении. У лосей это проявилось в повышенной настороженности, что затруднило волку приближение к жертве на расстояние для успешной атаки, а олени покинули кормные места и предпочли более безопасные местообитания с лучшим обзором для обнаружения волков — это последствия включения рефлекса естественной осторожности. Повышенная настороженность или бдительность явилась барьером от выедания жертвы хищником. Но и волк не может изменить генетически закрепленный процесс умерщвления жертвы, сменив стратегию охоты: перейти от кратковременного преследования при неудачной атаке — к длительному.

Ключевые слова: волк, лось, когнитивное и интеллектуальное поведение, гнездостроение, территориальность, кормодобывание, эффект повышенной настороженности, консерватизм и пластичность поведения

DOI: 10.31857/S0042132424010036, EDN: RYCOJY

ВВЕДЕНИЕ

Ч. Дарвин (Дарвин, 1991) считал, что зачатки разума (способность к рассуждению — *reasoning*) так же присущи многим животным, как инстинкты и способность к формированию ассоциаций (то есть способность к обучению). Разницу между психикой человека и высших животных он определял как разницу “в степени, а не в качестве”.

Рассматривая особенности поведения животных, принято считать, что действия животных могут быть наследственно обусловленными (закрепленными генетически) — безусловные рефлексы (инстинкты), а также и приобретенными особями и не входящими в генетический код последних — условные рефлексы. Безусловные рефлексы могут пропадать, возникать

и меняться, но остаются характерными чертами данного вида и имеют большое значение для его популяций (Мантейфель, 1980). В определенных ситуациях условные рефлексы, например, оборонительный рефлекс на хищника, могут преобладать над безусловными, вызывая их прекращение (Павлов, 1970).

Ранее проявления способностей к рассуждению у животных принято было считать как проявление когнитивного поведения, а у человека — интеллектуального. Но четкой границы между этими типами поведения не было. А к какому типу поведения отнести “групповое опосредованное обучение” (Мантейфель, 1980)? Не углубляясь в детали различных нюансов трактовок когнитивного и интеллектуального поведений,

выделим главное отличие — когнитивное базируется на инстинктах, заложенных на генетическом уровне (например, гнездостроительное поведение), а интеллектуальное — как совокупность всех познавательных функций индивида. “Не вызывает сомнения положение о том, что любая форма поведения включает как врожденные, так и приобретенные компоненты, и важно выявить относительную роль тех и других, но решить это натуралистические наблюдения в природе не смогут” (Слоним, 1976, с. 27). Но он же констатирует, что “уже сейчас отечественная этология располагает достаточным материалом, чтобы анализировать пути формирования поведения животных в поле” (Слоним, 1976, с. 63), то есть следует понимать так: лаборатории получили материал и предоставляют исследователям применять и интерпретировать его в полевых условиях.

Исследования этих процессов в лаборатории и в природных условиях не только углубили знания, но и выявили несоответствие полученных результатов. Поэтому было решено разделить понятия “этология” — изучение в лабораторных условиях, и “поведение” — наблюдения в природной среде обитания (или же “поведенческая экология” (Дьюсбери, 1981)). Они не только дополняют друг друга, но и выявляют расхождение в полученных результатах. Например, при изучении поведения группы волков в лаборатории исследователи расставляют особей по статусу доминирования и переносят полученные результаты на популяции. Но в природных семьях этого хищника не было зарегистрировано конфликтного или антагонистического доминирования. Есть родители и их дети, которых они должны успеть за год выкормить, воспитать и подготовить к самостоятельной жизни. Смогут ли низкоранговые особи при таком варианте создать полноценную семью?

Как правило, результаты лабораторных исследований не сразу становятся заметны для специалистов, изучающих экологию и поведение животных в природной среде обитания. Следует обратить внимание на важность выводов при изучении рефлекса естественной осторожности как ограничителя скорости когнитивного процесса (Ещенко и др., 1999). Исследуя зависимость характера обучения от выраженности рефлекса осторожности в популяции крыс Вистар, авторы пришли к следующим выводам: чем ниже была выраженность рефлекса осторожности, тем менее устойчивым оказывалось сформированное поведение. Подавление рефлекса осторожности всегда приводило к интенсификации познавательной деятельности. Авторы позволяют предположить, что рефлекс

осторожности можно рассматривать в качестве инстинктивного механизма, адаптирующего скорость работы “когнитивной машины” к реальным физиолого-биохимическим возможностям субстрата. Но является ли алгоритм включения адаптивного поведения в ответ на реакцию рефлекса осторожности под воздействием среды обитания аналогичным у хищных млекопитающих и их потенциальных жертв, а также значение ответных реакций? Ведь часть низкоранговых хищников, согласно трофической пирамиде, должны остерегаться высоко-ранговых, а последние — человека и, например, волк — медведя, лося.

Поведение вида является основным маркером, позволяющим установить не только его адаптации к состоянию среды обитания на уровне особи, семьи, популяционной группировки и популяции, но и генетически заложенные формы поведения, не подверженные изменениям под влиянием внешних факторов. В статье под когнитивным поведением понимаются проявления генетически закрепленных форм, а под интеллектуальным — приобретенные, как проявления приспособительных ответных реакций на условия среды обитания.

В ранней статье автора (Кочетков, 2012б) внимание было уделено интеллектуальному поведению волка при охотах на лося, а цель настоящей работы — на примере поведенческих особенностей популяционных группировок волка и лося на исследуемой территории указать на возможные механизмы предотвращения выедания хищником популяции жертвы. Для этого необходимо решить следующие задачи: на примере гнездового, территориального и кормодобывающего поведения волка выявить проявления интеллектуальной и когнитивной его форм; показать различия между когнитивным и интеллектуальным поведением волка; выделить особенности консерватизма когнитивного и пластичность интеллектуального поведения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран с 1975 г. по 2021 г. на контрольной территории в 1000 км²: заповедное ядро Центрально-Лесного биосферного заповедника, его охранный зона и прилегающие охотничьи хозяйства (ЦЛБЗ).

Основные методы исследования — регистрация следов жизнедеятельности волка на постоянных и временных маршрутах с последующим их картированием; тропление следов в снежный период; имитация воя волка при установлении места нахождения логова и состава семьи. Для идентификации родительских пар семей и оди-

ночных особей в летний период в след от передней правой стопы волка на почве автор вливал раствор гипса и получали слепок отпечатка. По длине (от пяточного рубца и до кончика когтей второго и третьего пальцев) и ширине (от наружного края подушечек первого и четвертого пальцев) идентифицировались индивидуальные размеры следа родительских пар семей (Кочетков, 2007). Это дало возможность выявить динамику расширения летне-осенних границ семейных участков обитания. В снежный период количественный, половой и возрастной (взрослые и молодые особи) составы семьи устанавливали при троплениях по следам, лежкам, характеру мочевых меток. При длительных троплениях выяснялся характер перемещения семьи и пары по территории, количество пересечений со следами лося, кабана, зайца-беляка, приемы и процесс охот на лося, места успешных охот, а также поведение отдельных семей и лосей (рис. 1).

Границы территорий семей определялись по крайним точкам зарегистрированных следов конкретной семьи. Перемещения лосей на маршрутах фиксировались в течение снежного периода для понимания характера перемещений и оседлости на участках обитания в естественной среде обитания и нарушенной (вырубки, окраины деревень, полей (рис. 1)).

С 2004 г. при сборе полевого материала применялся навигатор Garmin GPS 60, а впоследствии — Garmin GPSMAP 62s. Данные полевых исследований в дальнейшем были включены в

банк данных в программах Excel 2003 и MapInfo Professional 8.5 SCP.

По следам волка во все сезоны года пройдено около 2500 км, а по маршрутам — более 19000 км (пешком, на лыжах, на лошади, на велосипеде, на снегоходе). В летний период было установлено ориентировочное местонахождение логова (на участке в 2,5 км²) у 53 семей, осмотрены логова у 18 семей; в зимний период определены территории обитания у 24 семей, трех пар и семи одиночных особей. Приемы охот и процесс умерщвления лося волками определялся по результатам осмотра 127 охот (успешных и неудачных). Подробно методика и примеры изложены в статье автора (Кочетков, 2012а).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечалось выше, любые акты животных поведенческого характера обязательно включают в себя наследственно обусловленные и приобретенные действия, то есть проявления когнитивного и интеллектуального планов являются единым целым. Рассмотрим это на примере особенностей гнездового, территориального и кормодобывающего поведения популяционной группировки волка в ЦЛБЗ.

Гнездовое поведение

Роды у самок волка проходят в специально обустроенном месте — логове. Основные требования к его территориальному расположению

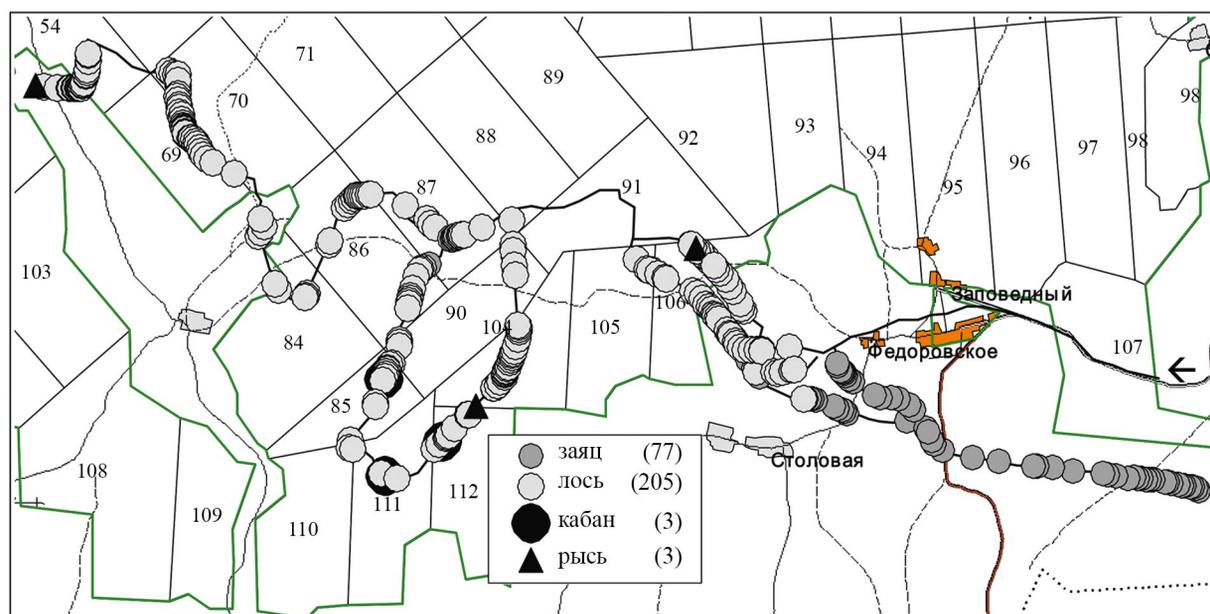


Рис. 1. Перемещения Столоватской пары по семейному участку обитания в поисках жертвы. 15 февраля 1979 г.

— защита от неблагоприятных погодных условий, безопасность, источник воды и кормовые ресурсы. Место для логова самка выбирает заранее, в границах семейной территории. Если необходимость рожать волчат в обустроенном логове является когнитивным проявлением, то есть генетически обусловленным процессом, то его месторасположение является результатом интеллектуального поведения. Последнее очень лабильно и основано на приспособительных реакциях к конкретным условиям. Самка выбирает место для логова с учетом территориального размещения потенциальных жертв. При низкой обеспеченности основными кормами, как это наблюдалось в последнее десятилетие, семейная пара может отсутствовать более месяца на территории будущего летнего участка обитания с логовом, сохраняя плотность потенциальных жертв, в первую очередь диких копытных.

В ЦЛБЗ логова обнаруживали под стволами ветровальных еловых деревьев, в барсучьей норе, поленнице дров, а в Кувшиновском р-не Тверской обл. — в подполе дома заброшенной деревни. Наблюдались семейные традиции в выборе места под логово. Горбуновская семья устраивала его на заповедной территории возле ручья, речки в глухом участке леса; Белейкинская — на краю поля, возле речки, ручья; Устинская — на краю зарастающих вырубок, а в качестве водопоя пользовалась водой из дренажных канав, ручьев. Место под логово устраивают в комфортных условиях. Для переходов часто используют дороги, просеки. Логово Горбуновской семьи находилось на берегу р. Тюдьма в 20 м от квартального столба, логово Столоватской семьи — возле ручья в 100 м от поля и в 70 м от просеки.

С переходом выводка на мясную пищу, родители уже вдвоем обеспечивают его необходимым количеством еды. Структурная организация использования территории в ЦЛБЗ в районе логова была характерна для всех семей волка: логово, маршруты в разных направлениях от логова, мочевые метки и экскременты (с поскребками и без), что следует рассматривать как когнитивное поведение, то есть генетически закрепленная форма организации участка обитания семьи для эффективного использования ее ресурсов (рис. 2).

“Верная” структура троп от логова способствует эффективному использованию кормовых ресурсов семейной территории обитания. Во-первых, периодичность посещения мест обитания потенциальных жертв снижает у них настороженность, что повышает шансы хищника на успешную охоту. “Плановый” обход участков обитания жертв “по графику” подтверждается тропами от логова. Во-вторых, у лосей,

основного объекта охот волка, в первые три дня после рождения лосята ходят еще с трудом, но еще через пять дней они не отстают от матери (Калецкий, 1978). Поэтому важно найти самку с детенышем в первые 8–10 дней после отела. Посещение разных мест обитания лося в разных направлениях в этот период повышает шансы на обнаружение самки с лосенком.

Маршруты с экскрементами и мочевыми метками (чем ближе к логову, тем заметнее тропа и плотнее расположены экскременты и мочевые метки) расширяют зону действия сигнальных биологических полей, что важно в летний сезон как расселяющимся молодым и полувзрослым особям, оставляющим своих родителей и семейную территорию в поисках особи противоположного пола для создания семьи, так и вновь образованным родительским парам, формирующим свою семейную территорию. Следовательно, такая структура является проявлением когнитивного поведения, идентичного для всех популяций волка и направлена на информирование других особей о наличии в данном месте семейной пары. Многочисленные наблюдения исследователей и охотников подтверждают правило, что на близость логова указывают заметные тропы волков, плотность расположения экскрементов и мочевых меток с поскребками.

Присутствие человека вблизи логова не всегда включало рефлекс опасности. Нередко реакция родителей на антропогенный фактор проявлялась только при активном внимании человека к их следам в районе логова. Логово № 1 (рис. 2) было случайно обнаружено таксаторами при описании выделов в северной части 44 квартала. Следы инспекторов на просеках заповедника, а затем и таксаторов волки встречали часто, но опасности для них они не представляли. Семья переместилась в другое место, лишь когда лесостроители потревожили их в районе логова.

При угрозе обнаружения выводка родители переходят в другое место, формируя аналогичную “гнездовую” структуру, или же меняют тактику передвижений на скрытный режим: уходят и возвращаются разными маршрутами, не набивая заметной тропы, и, при возможности, вблизи логова передвигаются по стволам ветровальных деревьев. Следовательно, когнитивное поведение остается прежним — сохраняется структура маршрутов, но вносятся поправки интеллектуального плана — максимально скрытный подход к логову.

Рассмотрим проявления интеллектуального поведения волка при обустройстве логова в общих чертах в разных природных зонах. Места расположения выводковых гнезд самки находили в норах барсуков, лисиц, бобров, сурков,

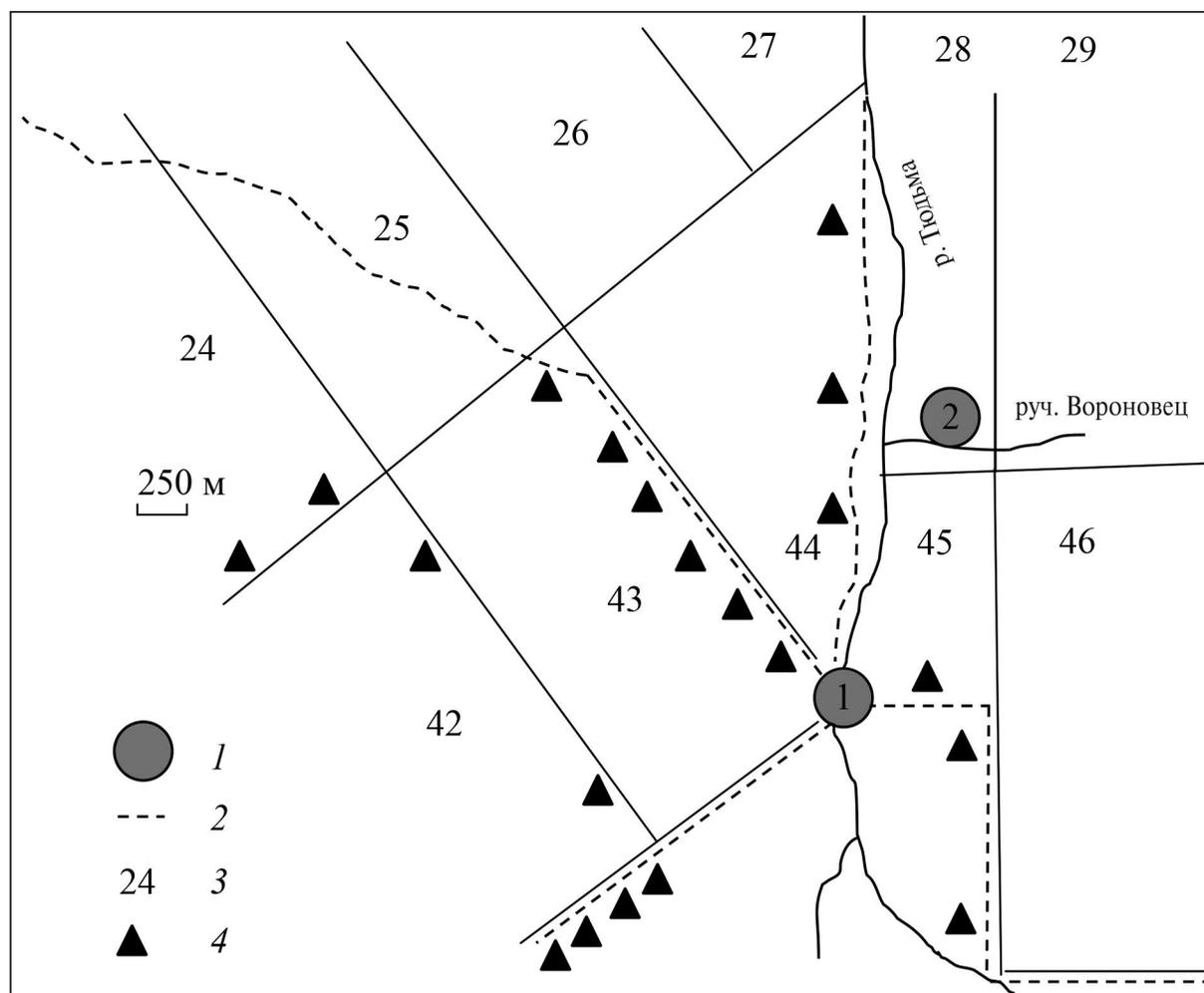


Рис. 2. Картограмма размещения логова и троп Горбуновской семьи в июле 1976 г. 1 — место логова (1 — в 1976 г., 2 — в 1957 г.), 2 — тропа волков, 3 — номер квартала заповедника, 4 — экскременты (по: Кочетков, 2015).

песцов, шакалов, под валежиной, выворотнем, в густом еловом подросте, под кучей сучьев, в разрытом старом муравейнике, в дупле упавшего дерева, в древесных завалах, в корнях дуба, старой медвежьей берлоге, в неглубокой ямке, в земляном валу, под нависшим обрывом или кустом в поле, в развалинах старой лесной избушки, в заброшенной деревне, в развалинах чабанских зимовок, среди камней, в расщелинах скал, пещерах, в самостоятельно вырытых норах или же устраивали вне нор на небольшой площадке среди густого бурьяна, тальника или тростника, в скирдах соломы или сена. Место под логово выбирали около родника, болотца, озера, ручья, реки, солончака, снежника (в горах) и даже возле источников горько-соленой воды (Макридин, 1978; Федосенко и др., 1978; Козловский, 1996). В густо заселенных людьми регионах волки приспособляются к хозяйственной деятельности

человека. Например, в Одесской обл. в условиях сельскохозяйственного освоения ландшафта волки часто меняют месторасположение выводка, уводя щенков сначала в посевы хлебов, а затем в поля кукурузы, подсолнечника. Смена мест не только позволяла сохранить выводок, но и полнее использовать корма на семейной территории (Гурский, 1978). Обозначенные выше разнообразные варианты обустройства логова подчеркивают высокую пластичность интеллектуального поведения семей волка в разных частях его ареала.

Родители вначале приносят части крупной жертвы к логову, позже приводят волчат к убоям лося, а затем, после поедания, возвращаются обратно. Например, родители Устинской семьи 7 августа 1979 г. привели выводок к убитому лосю в 96 квартале заповедного ядра за 7 км от логова, но затем, через 6 дней, вернулись обратно.

Лишь осенью семья оставляет логово, переходя на активный образ жизни, осваивая новые участки обитания и расширяя границы семейной территории, что является проявлением консервативности когнитивного поведения, то есть генетически заложенной формой поведения — переход от оседлости к активному перемещению по семейной территории. Это связано не только с увеличенными потребностями в пище подросших волчат, но и обучению их приемам охоты на диких и домашних животных и передаче по наследству правил использования кормовых ресурсов семейной территории.

Район логова для волков ассоциирует с безопасной территорией. Это подтверждается на основе изучения направления выхода особей из оклада при охотах с флагами. 32 волка или 91% пересекли флаги в направлении логова и только три особи выбрали иной путь. Выбор в сторону логова предпочли взрослые (16 особей) и молодые (16 особей); из разных семей; в декабре и марте (Кочетков, 2015). Вероятно, такую реакцию следует считать также проявлением когнитивного поведения: сохранение в памяти безопасного места, которое в данном контексте выполняет район логова.

Отметим, что у волка спектр размещения логов весьма широк: от естественных укрытий до антропогенных; в случае опасности они меняют расположение логова или переходят на режим “повышенной осторожности”, что способствует большей сопротивляемости негативным воздействиям среды обитания. Для сравнения, сурки или суслики копают норы на возвышенных местах с невысокой травой; птицы устраивают гнезда на деревьях и земле. Они привязаны к своим местообитаниям, поэтому и более уязвимы.

Территориальное поведение

Структура сети постоянных и временных маршрутов, а также часто и редко посещаемых местообитаний связаны с сезонностью и биологическими ритмами семей волка. В начале летнего периода размеры семейно-гнездового участка семьи не превышают 65 км², но в конце лета составляют 120–150 км². Темпы увеличения семейного участка были более высокими у пар, чьи логова располагались на территории заповедного ядра. Это связано с меньшим разнообразием биотопов, по сравнению с охотничьими хозяйствами, и, как следствие, меньшей доступностью и кормностью угодий.

В первую очередь осваиваются небольшие участки, затем все больше и в снежный период под контролем уже вся семейная территория, включающая логовишный район, охотничьи

участки, постоянные и временные переходы. Структура территории семьи и характер ее использования запоминаются молодыми особями, и при формировании ими родительских пар они придерживаются этого варианта, что является, на наш взгляд, проявлением сигнальной наследственности (или преемственности) (Лобашев, 1961; Мантейфель, 1980) в семейных группах в результате биологического контакта поколений (Промптов, 1929). “Происходит как бы передача по наследству ненаследственной информации, не входящей в генетическую структуру организма, но через подражание и память передающейся из поколения в поколение и в то же время постоянно изменяющейся адекватно изменениям факторов среды с каждым последующим поколением” (Мантейфель, 1980, с. 111).

Семейный участок обитания волка, вне зависимости от лабильности его размеров и границ, структурирован стандартно, включая в себя район логова, охотничьи участки, постоянные и временные маршруты и переходы. Его территория является не только местом для проживания и пропитания семьи, но и площадкой для воспитания и обучения молодых особей, в том числе и передачей по наследству “свежей” информации. Например, в ЦЛБЗ с зарастанием лесных дорог между деревьями, сенокосных и пахотных полей, вырубках, отсутствием посевов озимых культур изменяется размещение кормовых ресурсов и, естественно, структура охотничьих участков, маршрутов и переходов волка.

Так же происходит и передача особенностей сигнальных полей: накопление рядом поколений фиксированной в среде информации и ее использование последующими поколениями. Такой способ передачи информации по своему значению равен кодированию информации в геноме или воспитанию потомства родителями у высших животных и возможен только на популяционном уровне (Наумов, 1973). Этим обеспечивается адаптация к конкретным условиям жизни каждого поколения за счет “достройки” основных функциональных систем организма (Симкин, 1973).

Интересны особенности использования кормового потенциала семейного участка обитания. В период низкой численности популяционной группировки волка в ЦЛБЗ регистрировались единичные нападения на домашних животных — при изобилии и доступности государственного и частного скота на фоне высокой численности диких животных. В фазе роста количество нападений и ущерб скотоводству значительно возросли, но на пике численности и ее снижении (на фоне заметного сокращения популяций лося и кабана) существенно уменьши-

лись (Кочетков, 2018). Аналогичная динамика этого процесса наблюдалась в США и Италии: даже отмечалось сокращение числа нападений за 2–3 года до пиковой численности популяций (Treves et al., 2002; Gazzola et al., 2008) — то есть, правило “больше волка — больше ущерб животноводству” не подтвердилось. Это проявление сигнальной наследственности, но, вероятно, с перспективой на будущие поколения — сохранить в долговременной памяти особенности охот на домашних животных.

В период низкой численности популяционной группировки волка в ЦЛБЗ размер семейных территорий был больше, а в фазе роста численности — меньше (рис. 3).

При увеличении численности популяционной группировки (ЦЛБЗ) и популяции (территория Тверской обл.) волка наблюдались рост числа семей и уплотнение участков обитания, менялась конфигурация границ, но не наблюдались конфликтные ситуации с новыми семьями. Следовательно, когнитивное поведение волка выражено в самой возможности лабильности размера и границ семейной территории. Такие изменения наблюдаются ежегодно: если стабильны семьи, то изменения незначительны.

Приведем примеры интеллектуального поведения. Охотничьи участки и перемещения в пределах семейной территории популяционной группировки не были постоянными и зависели от погодных условий и размещения кормовых ресурсов. Зимой волки прокладывали маршруты по местам, обеспечивающим возможность встречи с жертвой и перемещение с наименьшими энергетическими затратами. Использо-

вали для маршрутного обследования семейного участка обитания дороги, следы от снегоходов, речки. По дороге или речке, в местах вероятной встречи с лосями, волки часто шли цепью, что позволяло при обнаружении жертвы атаковать без промедления. Как правило, такие нападения происходили при нахождении лося не далее 50 м от дороги или речки. Например, в феврале 1978 г. на 3-километровом маршруте семьи по р. Ночна на расстоянии до 50 м в обе стороны от русла учтено 27 лежек лосей двухдневной давности в кормовых участках. При глубине снега 53 см волки проваливались на поле на 18 см, а на реке — на 13 см. При высоком и рыхлом снежном покрове передвигались в ельниках, где снега было мало, а в морозы вели поиск жертвы в кормовых участках лосей, передвигаясь, не проваливаясь, по затвердевшим следам этих копытных.

В летний период родительская пара охотилась на зайца-беляка, кормящегося молодыми растениями в посевах озимых хлебов: один волк шел по кромке леса, а второй — передвигался параллельным курсом в 50 м от края поля. Обнаружив волка, заяц убежал к лесу и становился добычей второго участника охоты.

Кормодобывающее поведение

Рассматривая охотничье поведение волка, авторы публикаций единогласны во мнении, что его приемы очень разнообразны и выбор способа добычи основывается на знании конкретного участка местности для успешной атаки (Федосенко и др., 1978; Вырыпаев, 1980; Павлов, 1982; Кудактин, 1982; Корытин, Бибииков, 1985).

Не постоянен и видовой состав жертв, зависящий от условий среды обитания. В качестве примера приведем проявления сигнальной преэмптентности в охотах семей волка на кабана и бобра. В связи с потеплением зим, уменьшением высоты снежного покрова численность популяции кабана увеличилась, что отразилось и на питании волка. В ЦЛБЗ на кабанов волки начали успешно охотиться с 1972 г. В Дарвинском заповеднике в 1973–1986 гг. добыто всего лишь три особи, но в прилегающих к заповеднику Брейтовском и Весьегонском районах — 11 особей. Если соотношение в добыче волка между лосем и кабаном в процентном соотношении в заповеднике составило 98.1 : 2.9, то в районах — 20.6 : 73.4 (Нестеренко, 1989). Кабаны в Карелии были замечены в конце 1960-х гг., но успешно охотиться на них волки начали через 10 лет, а с 1980-х гг. они стали их обычной жертвой (Данилов, 2005).

В ЦЛБЗ только у одной семьи была обнаружена шерсть бобра в экскрементах в 1976 г.



Рис. 3. Пространственное размещение участков обитания семей волка в ЦЛБЗ зимой 1975/76 гг. (темная заливка) и 1979/80 гг. (светлая заливка).

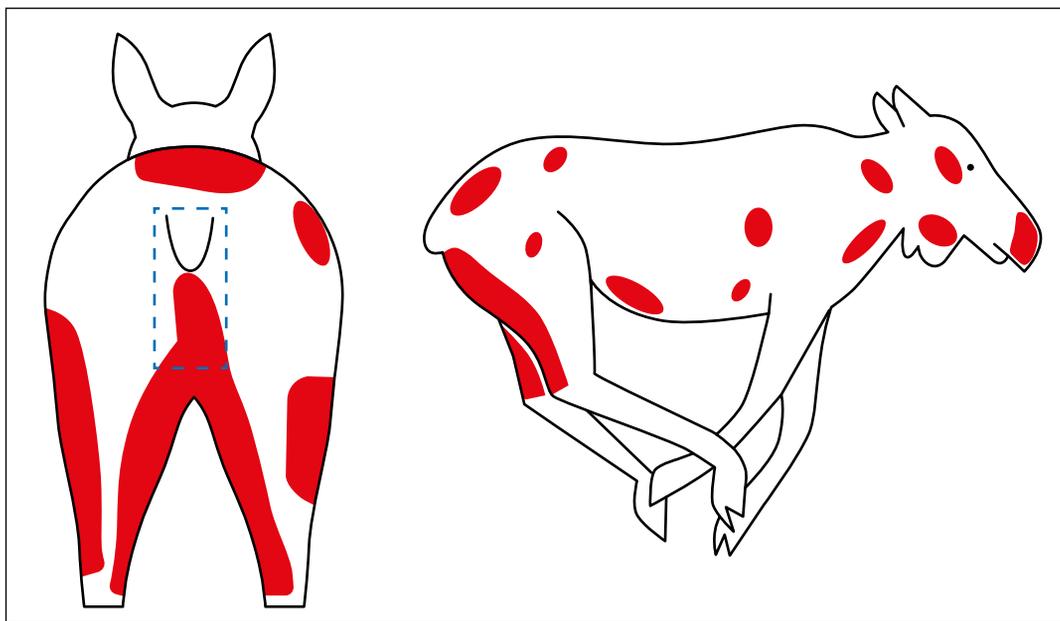


Рис. 4. Места нанесения хваток волком лосю, обобщенная схема (по: Кочетков, 2012а).

В последующие годы в рационе волка бобр не регистрировался и лишь с 2006 г. он стал присутствовать в питании семей и одиночек волка. Аналогичная ситуация отмечалась и с акклиматизированными в Западной Сибири европейскими бобрами, на которых волки долго не охотились (Бондарев, 2002).

Анализ питания волка позволяет установить приоритет в выборе охотничьих объектов. В ЦЛБЗ в 1976–1997 гг. рацион шести семей составили следующие основные компоненты питания (в %% встречаемости, $n = 1228$ экскрементов): лось — 46.2–67.0; кабан — 6.3–22.2; заяц-беляк — 5.0–22.0; бобр — 0.0–3.9; домашние животные — 2.6–11.8 (Кочетков, 2014). В 2015/2016 биологическом году (в %%; $n = 42$) показатели были следующими: лось — 28, кабан — 38, заяц — 7, бобр — 16, теленок — 5, енотовидная собака, белка и голубь — 6. Несмотря на снижение встречаемости лося, 66% рациона составили дикие копытные.

Следовательно, основу питания популяционной группировки волка составляют дикие копытные, в первую очередь — лось, что является проявлением когнитивного поведения, то есть генетически закрепленный стимул к охоте на диких копытных животных. Как общепризнанный факт, в зависимости от местообитаний популяции волка в том или ином месте ареала, объекты его охот — разные виды животных, как диких,

так и домашних, но основа рациона — это обитающие в данном регионе копытные животные. В питании волка наблюдалось доминирование других видов при росте численности последних или в нарушенных экосистемах при низкой численности диких копытных животных. Например, в Алгонкинском национальном парке с сокращением численности основной жертвы — белохвостого оленя — доля его в питании волка упала с 80.5 до 36.0%, а размножившихся бобров увеличилась с 7.0 до 55.0% (Theberge, Strickland, 1978).

Охота волка на лося проходит в два этапа: первый — применение различных способов, чтобы войти в контакт с жертвой для нанесения хваток, и второй — умерщвление лося, наноса укусы в определенные части тела. Значит, умерщвление жертвы есть проявление когнитивного поведения, закрепленного на генетическом уровне. Оно не зависит ни от состояния среды обитания, ни от применяемого приема охоты. Места нанесения хваток лосю подтверждают знание волком уязвимых мест жертвы (Кочетков, 2012а). В ЦЛБЗ большинство хваток наносилось в промежность — 42.5%, бедро, голень — 29.6, шею — 16.5, а наименьшее — в брюхо — 3.5, голове — 3.5, грудь — 2.6, бок — 0.9 и крестец — 0.9% (рис. 4.).

Нанося хватки в промежность, бедро и голень волки “подрезают” сухожилия и лишают жертву

маневренности, а укусы в грудь, шею связаны с нарушением целостности крупных вен или легкого и быструю смерть из-за воздушной эмболии.

При охотах на лося волки применяли разнообразные приемы: преследование, загон, нагон, скрадывание, охват, тропление, отсечение теленка (Кочетков, 2012а). Длительное преследование не характерно для охот этого хищника, и успех зависел от грамотно применяемого в каждом конкретном случае приема. Разнообразие приемов есть проявление интеллектуального поведения, потому что связано с применением того или иного способа в зависимости от особенностей местности. Например, если есть топкие места, чистый лед реки или озера, ветроломные участки леса, волки стремятся загнать жертву в это место. Аналогично вели себя волки, учитывая особенности местности, при охотах на копытных животных и в других частях ареала (Ишадов, 1977; Вырыпаев, 1980; Кудактин, 1982; Mech, 1970). Охотничье поведение волка основывается на знании излюбленных мест обитания лося — это кормовые места: речные уремы, зарастающие вырубki, сенокосы и пашни, граница леса с полем, ветровальные участки леса. В зимний период в местах обитания лося можно выделить кормовые пятна (изредка посещаемое место кормежки) и кормовые участки (часто посещаемое место с лежками, экскрементами, покусками, заломами и задирами). Частота повторного посещения кормовых участков составила от 2 до 33 дней, а мест успешной охоты на лося — от 15 до 30 дней: эти посещения связаны с использованием остатков жертвы в голодные периоды семьи. При удачной охоте на лося жертва поедается

не полностью, что является когнитивным поведением, имеющим значение не только для волка (подпитка в сложные периоды), но и для сообщества животных, обеспечивая белковой пищей отдельные виды млекопитающих и птиц в зимний сезон. Следовательно, генетически закреплены функции волка как потребителя кормовых ресурсов, так и “хранителя” биологического разнообразия сообществ.

Частота контактов хищника с жертвой зависит от соотношения численности волка и лося. Динамика численности популяционной группировки волка в ЦЛБЗ представлена на рис. 5.

В ЦЛБЗ численность лося в 1975 г. на контрольной территории в 1000 км² составляла 320–350 особей (при плотности 3.2–3.5 особи на 1000 га), в 1977 г. — 3.0, в 1978 г. — 2.6, в 1979 г. — 1.2, в 1980 г. — 0.7, в 1981 г. — 0.9, в 1982 г. — 1.7, в 1983 г. — 0.8 особи на 1000 га. По данным Калининского (Тверского) областного общества охотников и рыболовов численность популяции лося в регионе также была высокой: в 1976 г. — 17616 особей, в 1977 г. — 18080, в 1978 г. — 19548. Снижение регистрировалось в последующие годы: по данным авиаучета в 1984 г. было учтено 12000, в 1985 г. — 8000 особей.

В 2015–2022 гг. численность группировки лося в ЦЛБЗ была низкой, особенно в заповедном ядре, она сократилась до 18 особей на 210 км² (при высокой численности здесь обитало 60–75 особей). На это указывают изменения в социальной структуре популяционных группировок волка и лося (рис. 6).

Согласно диаграмме, в популяционной группировке лося преобладали одиночные особи

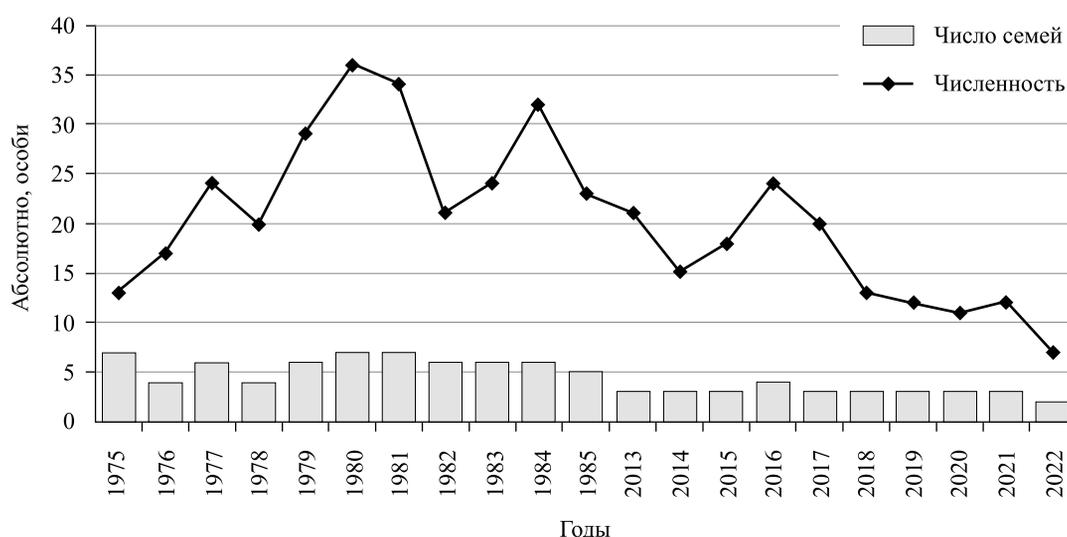


Рис. 5. Динамика числа семей и численности популяционной группировки волка с 1975 г. по 1985 г. и с 2013 г. по 2022 г.

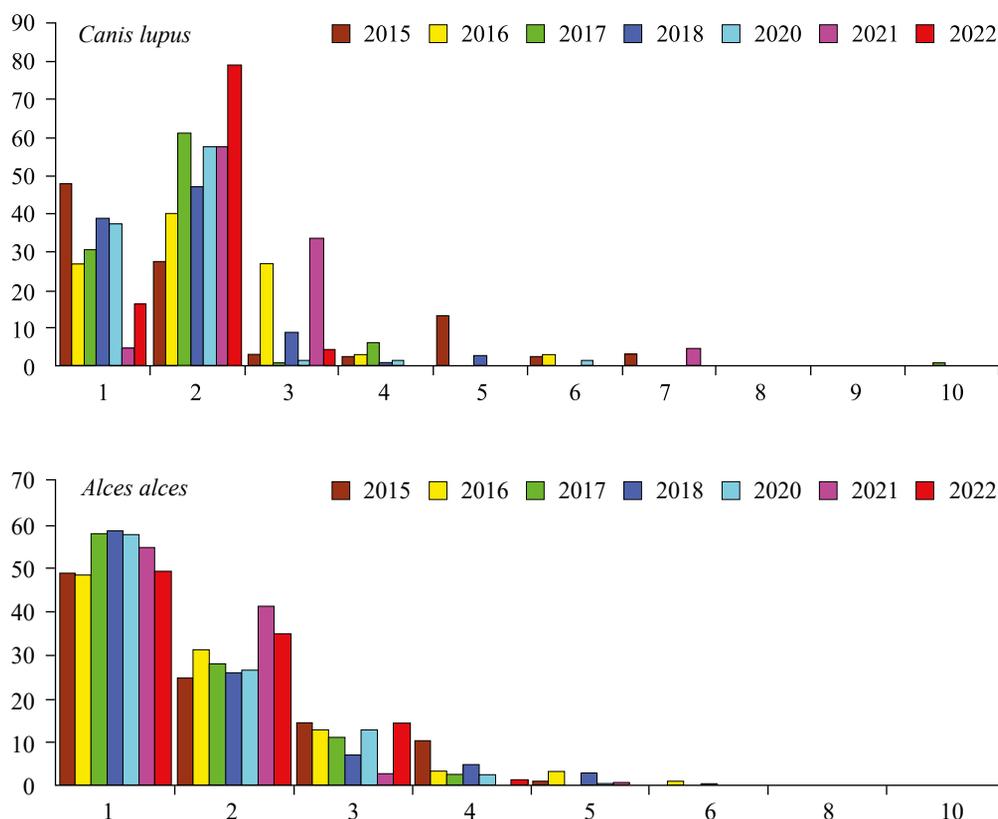


Рис. 6. Особенности многолетней динамики социальной структуры волка (*Canis lupus*) и лося (*Alces alces*). По оси абсцисс: количество особей в группе, по оси ординат: частота встречаемости групп в процентах.

(49.0–59.0%) и группы, состоящие из двух особей (25.0–41.0%). Но чем выше в популяции доля таких социогрупп и меньше показатель стадности, тем ниже численность. Так, при плотности населения лося свыше 10–12 особей на 1000 га число групп из трех и более лосей достигает 35.7–50.1%, при низкой — одиночные особи составляют до 42.8% на фоне невысокого показателя стадности (Зайцев, 1994).

Ежегодные наблюдения на постоянных маршрутах в снежный период также подтверждают низкую плотность популяционной группировки лося, не превышающую 0.5 особей на 1000 га за последние 8 лет.

В течение 10 лет (1975–1985 гг.) в ЦЛБЗ обнаружено 108 мест охот волка на лося (79 убоев), в период 2015–2023 гг. — 8 убоев (рис. 7).

В 1981 г. в ЦЛБЗ учтено 20 убоев лося, в 1982 г. — 17, что является показателем хорошей доступности и обеспеченности кормом популяционной группировки волка. Это подтверждается и состоянием добытых охотниками волков:

подкожный жир был на всем туловище, а у молодых особей его толщина на спине достигала 1 см.

В зимний сезон 2015/2016 гг. в ЦЛБЗ и на прилегающих территориях обнаружено лишь 4 добытых волками лося, в 2016/2017 гг. — 4, в 2017/2018 гг. — 3, в 2020/2021 гг. — 1, в 2022/2023 гг. — 2, что указывает на низкие численность жертвы и эффективность охот семей хищника. В 1981 г. в среднем одна семья добыла 4 лося, в 1982 г. — 4.3. Напротив, в период с 2015 г. по апрель 2023 г. регистрировалось присутствие трех семей (только в 2016 г. — 4) и обнаружено 14 убоев, в среднем на год — 1.8, а на одну семью — от 0 до 1.3 лося. Если пересчитать на одного семейного волка (без одиночек), то в 1981 г. этот показатель был равен 1.05, в 1982 г. — 1.22, а в период с 2016 по зиму 2023 гг. колебания составили от 0 до 0.27. Почему успешных охот стало меньше?

Численность популяционной группировки лося снизилась до 40–50 особей на 1000 км². Увеличился пресс на бобра и кабана. Волки чаще стали посещать подкормочные площадки для

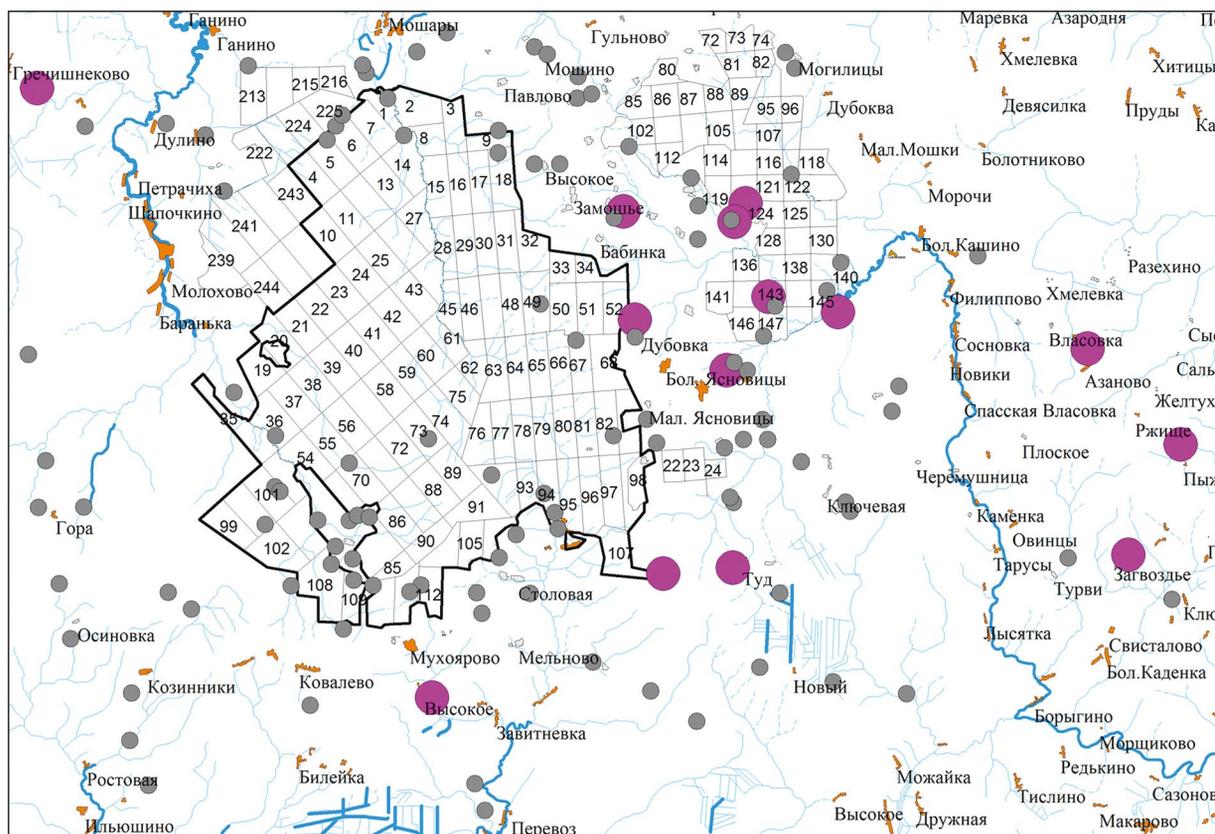


Рис. 7. Пространственное размещение убоев лося в период 1975–1985 гг. (серая заливка) и в 2015–2023 гг. (крупно, цветная заливка); жирной ломаной линией выделена территория заповедного ядра.

кабана и успешно охотиться на молодых особей в стаде. Увеличилась встречаемость шерсти бобра в экскрементах волка. Если ранее поиск жертвы на участке обитания семьи определялся размещением лося, то в последние годы заметно возросла посещаемость рек и ручьев, населенных бобрами.

Количественные соотношения в системе волк–лось затронули и качественные изменения в поведении хищника и жертвы. В охотах семей обнаружены новые проявления интеллектуального поведения: если ранее волки готовили атаку на лося после обнаружения, то в настоящее время отмечен новый прием у одной семейной пары. Возвращаясь по ранее пройденному маршруту и запомнив места кормежек лосей, волки неожиданно на зарастающем поле с шага перешли на прыжки и пробежали так 100 м к козьей иве, на которой были следы покусов лося и рядом старая лежка, надеясь, вероятно, встретить здесь лося.

Чем выше численность лося, тем реже “встречи” с волком. При низкой численности жерт-

вы вероятность контактов возрастает, и у лося включается адаптационный механизм — эффект повышенной настороженности (Павлов, 1970; Ещенко и др., 1999). Чем чаще волки попадают в зону внимания лосей, тем короче период “забывания” встреч с хищником, тем продолжительнее сохраняется состояние настороженности и поэтому результативность охот хищника снижается.

Вторая причина — когнитивное поведение, проявляющееся в особенностях генетически запрограммированного процесса охоты: от атаки на лося до его гибели волки не преследуют жертву длительное время. При неудачном нападении, то есть хищники не смогли приблизиться к жертве на необходимую дистанцию для нанесения хваток или жертва смогла уйти от атакующих, преследовали жертву на дистанции 30–200 м; по данным Н. Москвина (1978) для условий Тверской обл. — 20–300 м. При обнаружении лося волки начинают атаку с 30 м, а расстояние от начала атаки и до места гибели животного составило от 30 до 725 м, то есть это расстояние

умерщвления жертвы, когда волки сумели приблизиться к жертве для нанесения удачных хваток. В Белоруссии пара волков бросилась к находившимся на лежке лосям с расстояния в 20–25 м от их маршрута. Преследовали 70–80 м. Другого лося, самку, убили на лежке, не дав ей подняться (Поярков, 1980).

Акцентирую внимание на минимальной дистанции до жертвы, которая при неуспешных и успешных охотах составляла 30 м, то есть успешность атак хищника возможна, если удалось приблизиться к жертве на небольшое расстояние. Суточная активность у лося полифазная, во все сезоны: летом и осенью 5–6 периодов покоя чередуются с 5–6 периодами активности, а в зимний период пики активности и отдыха чередуются 7–10 раз. На отдых уходит 62% всего времени, на передвижение — 20% и питание — 18% (Калецкий, 1978). Следовательно, идеальные условия для успешной атаки, если во время обнаружения лосей они кормятся (переходят от куста к кусту ивы, откусывают части веток или ломают их), но на питание у них уходит всего 18% времени. Большую часть суток лоси лежат, но у них хороший слух и обоняние: лось, благородный и северные олени улавливают запахи на расстоянии до 1000 м, а волк — до 100 м (Корытин, 1979). Поэтому осторожно подойти на 30 м, не обнаружив себя, — непросто. Если удалось приблизиться и атаковать, и пока лось поднимется с лежки и бросится бежать, волки успеют нанести несколько удачных хваток, а при благоприятных ситуациях (например, направление ветра, непогода) атаковать жертву на лежке. Учитывая эти сложности, семьи применяли и такой прием интеллектуального поведения: охватывали с двух сторон место ранее успешной охоты на лося или его кормового участка. Если жертва оказывалась в кольце — нападали.

Следовательно, столь эффективно охотиться, как при высокой численности жертвы, волки не в состоянии и, следовательно, элиминировать лося полностью не могут, так как этому противодействует, с одной стороны, возросшая насыщенность жертвы, а с другой — когнитивное поведение хищника, не позволяющее ему изменить генетически заложенный процесс умерщвления жертвы.

Влияние волка (*Canis lupus* L.) на территориальное и пищевое поведение оленей (*Cervus elaphus* L.) отмечают и ученые из США. Появление этого хищника после 75-летнего отсутствия, вызвало следующие изменения в повадках оленей. В юго-западной Монтане вдоль 3000-метрового участка р. Галлатин с притоком исследовали восстановление ивы Бута (*S. boothii*). Там, где долина реки относительно узкая (высокий

риск хищничества), ивы начали отрастать в 1999 г. и к 2002 г. были относительно высокими (150–250 см). В отличие от этого, высота ивы на более широком участке долины, на открытой местности притока и на возвышенном участке (все с низким риском хищничества), как правило, оставалась низкой (<80 см). При появлении волков олени ушли из кормных угодий (узкая долина) в наиболее безопасные места, где, находясь на возвышенном участке, могли заранее обнаружить приближение этих хищников (Ripple, Beschta, 2004).

В Йеллоустонском национальном парке наблюдали за поведением 85 самок оленей в летний и зимний сезоны в двух вариациях: ближе 30 м от ближайшего препятствия для бегства и более 30 м. Уровень бдительности животных был значительно выше при вхождении в 30-метровую зону или при приближении на это же расстояние к краю хвойного леса (Halofsky, Ripple, 2008). Таким образом, сработал рефлекс естественной осторожности, который вызвал изменения в территориальном и пищевом поведении (меньше времени затрачивали на поедание растительности, так как чаще поднимали голову и осматривались). С появлением волков маралы стали вести себя гораздо осторожнее: кормиться стали быстро, постоянно оглядываясь и прислушиваясь, передвигаться стали с частыми остановками (Собанский, 2008).

В Алгонкинском национальном парке при сокращении численности белохвостого оленя увеличилась доля размножившегося бобра в питании волка, но снизилась — оленя (Theberge, Strickland, 1978). Авторы связывают нарушения в рационе питания с изменениями численности между этими видами: больше белохвостого оленя — чаще встречи с ним, меньше — реже, следовательно, выгоднее охотиться на чаще встречающихся бобров. Не вдаваясь в анализ сколько бобров заменят одного добытого оленя, учитывая эффективность охот на эти виды, полагаю, что эти изменения следует рассматривать как включение адаптационного механизма — эффект повышенной настороженности и, как следствие, снижение успешных охот. Подтверждают это и результаты исследований в провинции Квебек (Канада). Было установлено (Messier, Crête, 1985), что при плотности лося более 5 особей на 1000 га популяция жертвы не контролировалась волками; при плотности 4 особи на 1000 га пресс волков значительно возрос, оказывая регуляционное влияние на популяцию лося; при плотности 2 особи на 1000 га пресс волков был незначительным, и хищники более широко использовали альтернативные пищевые ресурсы.

Гипотетические модели функционирования системы хищник—жертва не столь объективны: в их основе зачастую короткие ряды полевых наблюдений или изначально неверная гипотеза. Так, авторитетнейший специалист в области изучения экологии и поведения волка Дэвид Мич (Mech, 1966), опираясь на гипотезу, что колебания численности хищника и жертвы взаимосвязаны, спрогнозировал дальнейшие изменения в динамике популяционных группировок волка и лося на о. Айл-Ройаль, но взял за основу короткий промежуток наблюдений за этими видами. Последующие исследования опровергли этот прогноз.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере гнездового, территориального и кормодобывающего поведения популяций волка показаны особенности когнитивной и интеллектуальной его форм. Роды в специальном гнезде (логове), веерная структура маршрутов с маркировкой экскрементами и мочевыми метками с поскребами (сигнальными биологическими полями), переход выводка семей волка осенью с оседлости на активные передвижения в границах семейной территории, непостоянство размеров и границ семейных территорий, процесс умерщвления лося (жертвы), приоритет в охотах на диких копытных животных — это проявления когнитивного поведения, закрепленного на генетическом уровне и поэтому являющегося консервативным, не меняющимся под воздействием среды обитания.

Разнообразие мест расположения выводковых гнезд самки волка, быстрая смена охотничьих участков и маршрутов перемещения семей волка как реакция на изменения окружающей среды, применение разнообразных способов добычи копытных животных с учетом конкретного места охоты, знание мест размещения потенциальных жертв на территории семьи — это проявления интеллектуального поведения, которое следует рассматривать как приспособительную реакцию к условиям среды обитания, чутко реагирующей на ее изменения. В этом заключается пластичность этого вида поведения.

Когнитивное и интеллектуальное поведение выступают в качестве единого инструмента, обеспечивающего высокую жизнестойкость популяций волка, способствуя большей устойчивости вида в биогеоценозе.

В ЦЛБЗ и Йеллоустонском национальном парке критическое расстояние, определяющее возможность успешной атаки между хищником и жертвой, на примере волка и лося, волка и оленя, составило 30 м. Поэтому для жертвы

важно своевременно обнаружить хищника за пределами этой дистанции, что достигается переходом на режим повышенной настороженности или бдительности. Это является защитным барьером, препятствующим выеданию жертвы хищником, так как когнитивные особенности поведения волка при умерщвлении жертвы препятствуют изменить этот, генетически закрепленный, процесс на иную стратегию охоты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит работников службы охраны Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника за оказанную помощь в сборе полевого материала по экологии и поведению волка. Автор признателен редакции журнала за добросовестное исполнение своих обязанностей и тактичность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания по теме “Динамика явлений и процессов в южнотаежном комплексе Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника” (1-22-87-1).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Подтверждаю, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарев А.Я. Волк юга Западной Сибири и Алтая: монография. Барнаул: Изд-во Барнаульского гос. пед. ун-та, 2002. 178 с.
- Вырытаев В.А. Об охотничьем поведении волка (*Canis lupus*) в Тянь-Шане // Зоол. журн. 1980. Т. 59 (12). С. 1870–1874.
- Гурский И.Г. Волк в северо-западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83 (3). С. 29–38.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 337 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Л.: Наука, 1991. 544 с.
- Дьюсбери Д.А. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир, 1981. 479 с.
- Еценко О.В., Шпинькова В.Н., Никольская К.А., Костенкова В.Н. Рефлекс осторожности как ограничитель скорости когнитивного процесса // Успехи соврем. биол. 1999. Т. 119 (3). С. 303–310.

- Зайцев В.А.* Пространственная структура популяции лося центральной части Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99 (3). С. 3–14.
- Ишадов Н.И.* Численность и поведение волка в Каракумах // Вопросы териологии: поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 213–220.
- Калецкий А.А.* Лось // Крупные хищники и копытные звери. Лес и его обитатели. М.: Лесная пром-сть, 1978. С. 87–129.
- Козловский И.С.* Волк Северо-Востока европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров: ВНИИОЗ, 1996. 24 с.
- Корытин С.А.* Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во московского университета, 1979. 223 с.
- Корытин С.А., Бибиков Д.И.* Охотничье поведение // Волк (Происхождение, систематика, морфология, экология). М.: Наука, 1985. С. 311–324.
- Кочетков В.В.* Динамика и структура популяций волка в фазе роста численности при антропогенном прессе: особенности и закономерности // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 2. С. 229–238.
- Кочетков В.В.* Волк (*Canis lupus*) и лось (*Alces alces*): умерщвление жертвы // Успехи соврем. биол. 2012а. Т. 132 (3). С. 259–267.
- Кочетков В.В.* Интеллектуальное поведение волка (*Canis lupus*) при охотах на лося (*Alces alces*): новый взгляд на взаимоотношения хищника и жертвы // Успехи соврем. биол. 2012б. Т. 132 (4). С. 405–419.
- Кочетков В.В.* Особенности питания семей волка (*Canis lupus* L.) в Центрально-Лесном заповеднике // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий / Мат. науч.-практ. конф., посвященной 20-летию Государственного природного заповедника "Полистовский", 9–11 октября 2014 г., поселок Бежаницы, Псковская обл.: Великолукская городская типография, 2014. С. 92–98.
- Кочетков В.В.* Филопатрия и дисперсия в популяции волка // Сиб. экол. журн. 2015. № 3. С. 388–397.
- Кочетков В.В.* Новый аспект в понимании биоценотической роли домашних копытных животных в жизни волка (*Canis lupus* L.) // Экология. 2018. № 1. С. 1–9.
- Кудактин А.Н.* Охотничьи повадки волков на Западном Кавказе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87 (1). С. 24–30.
- Лобашев М.Е.* Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. С. 3–11.
- Макридин В.П.* Волк // Крупные хищники и копытные звери. Лес и его обитатели. М.: Лесная пром-сть, 1978. С. 8–50.
- Мантейфель Б.П.* Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. 220 с.
- Москвин Н.* Волк Молого-Шекснинского междуречья // Охота и охотн. хоз-во. 1978. № 2. С. 26–28.
- Наумов Н.П.* Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34 (6). С. 808–817.
- Нестеренко В.В.* Формирование специализации питания волка на примере его взаимоотношений с кабаном в зоне южной тайги // Экология, поведение и управленческие популяциями волка / Сб. науч. трудов. М., 1989. С. 96–102.
- Павлов Д.С.* Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 1970. 145 с.
- Павлов М.П.* Волк. М.: Лесная пром-ть, 1982. 208 с.
- Поярков А.Д.* Некоторые черты поведения волков, выявленные методом тропления // Поведение волка. М.: АН СССР, 1980. С. 111–122.
- Промптов А.Н.* Плейотропная геновариация Polimorpha у *D. funebris* // Журн. эксперим. биол. 1929. Т. 5 (3–4). С. 149–181.
- Симкин Г.Н.* Запечатления и модификационные формы поведения животных // Зоол. журн. 1973. Т. 52 (10). С. 1437–1450.
- Слоним А.Д.* Среда и поведение: формирование адаптивного поведения. Л.: Наука, 1976. 211 с.
- Собанский Г.Г.* Звери Алтая. Ч. 1: Крупные хищники и копытные. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 414 с.
- Федосенко А.К., Жиряков В.А., Грачев Ю.А.* Материалы по экологии и поведению волка в Северном Тянь-Шане и Джунгарском Алатау // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83 (3). С. 5–18.
- Halofsky J.S., Ripple W.J.* Fine-scale predation risk on elk after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA // Oecologia. 2008. V. 155. P. 869–877. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0956-z>
- Gazzola A., Capitani C, Mattioli L., Apollonio M.* Livestock damage and wolf presense // J. Zool. 2008. № 274. P. 261–269.
- Mech L.D.* The wolves of Isle-Royale // US Nat. Park Serv. Fauna Ser. 7. Wash. 1966. 210 p.
- Mech L.D.* The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. N.Y., Garden City: The Natural History Press, 1970. 384 p.
- Messier F., Crête M.* Moose–wolf dynamics and the natural regulation of moose populations // Oecologia. 1985. V. 65 (4). P. 503–512. <https://doi.org/10.1007/BF00379664>
- Ripple W. J., Beschta R.L.* Wolves, elk, willows, and trophic cascades in the upper Gallatin Range of Southwestern Montana, USA // Forest Ecol. Manag. 2004. V. 200. P. 161–181. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.06.017>
- Theberge J.B., Strickland D.R.* Changes in wolf numbers, Algonquin provincial park, Ontario // Can. Field. Natur. 1978. V. 92 (4). P. 395–398.
- Treves A., Jurewicz R.R., Naughton-Treves L. et al.* Wolf depredation on domestic animals in Wisconsin, 1976–2000 // Wildlife Soc. Bull. 2002. V. 30 (1). P. 231–241.

Cognitive and Intellectual Behavior of the Wolf (*Canis lupus L.*): Barriers Preventing the Breeding of a Population of Elk (*Alces alces L.*) by a Predator

V. V. Kochetkov*

Central Forest State Natural Biosphere Reserve, Tver region, Nelidovsky district, Reserve, Russia

** e-mail: kvaldai@mail.ru*

An important component of animal life is behavior. The article examines two forms of behavior: cognitive, genetically fixed, and intellectual, acquired as an adaptation to the environment. The scientific novelty of the study lies in the interpretation of these forms using the example of nest-building, territorial and foraging behavior of families in the wolf population group. The conservatism of the cognitive and the plasticity of the intellectual are shown, which together ensure high vitality and stability of wolf populations in the biogeocenosis. As a result of a comparative analysis, it was found that with increasing contacts between a wolf and a moose (Central Forest Biosphere Reserve), and a wolf and a deer (Yellowstone National Park and southwestern Montana), changes in behavior occurred in the prey. In moose, this manifested itself in increased alertness, which made it difficult for the wolf to approach the prey at a distance for a successful attack, and deer left feeding areas, but with an increased risk of attack by a predator, and preferred safer habitats with better visibility to detect wolves. These are the consequences of turning on the natural caution reflex. Increased alertness or vigilance was a barrier against the predator eating the prey. But the wolf cannot change the genetically fixed process of killing the victim by changing the hunting strategy: moving from a short-term pursuit in case of an unsuccessful attack to a long one.

Keywords: wolf, elk, cognitive and intellectual behavior, nest building, territoriality, foraging, the effect of increased alertness, conservatism and plasticity of behavior