

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Зоологический институт Российской академии наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-
квалификационной работы (диссертации)

**БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ
ПОВЕДЕНИЯ ЛОСЯ, *ALCES ALCES* (LINNAEUS, 1758)
НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ**

Седихин Николай Владиславович

06.06.01 – Биологические науки

03.02.04 – Зоология

Научный руководитель:

в.н.с., к.б.н. Тихонов Алексей Николаевич

ЗИН РАН
Санкт-Петербург 2022

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования

Лось, *Alces alces* (Linnaeus, 1758), как наиболее крупный представитель семейства *Cervidae*, играет важную роль круговороте веществ в экосистемах. В условиях Северо-Запада России лось является наиболее многочисленным консументом первого порядка, потребляя в год более 5 т травянистой и древесной растительности. Популяции лося, помимо их значимой роли в круговороте веществ в экосистемах, должны позиционироваться, как естественно возобновляемый резервный запас пищи. Данное суждение становится достаточно актуальным на современном этапе развития человечества, в дополнение к тому, что лось традиционно является наиболее значимым видом охотничьих ресурсов России, Фенноскандии и Северной Америки.

На Северо-Западе России представлен европейский подвид лося – *Alces alces alces* (Linnaeus, 1758). Исследования проведенные советскими учеными (Кулагин, 1932; Юргенсон П.Б. и др. 1935; Кнорре, 1959; Тимофеева, 1974, Верещагин и Русаков, 1979; Филонов, 1983 и другие) затрагивают множество аспектов жизнедеятельности лося, но по мере развития технологического прогресса и проникновения их в различные отрасли становится очевидным, что присутствуют неточности и «белые» пятна в его биологии. В частности малоизученным остается использование лосем различных стадий, формирование индивидуальных участков обитания, реакции индивидуальных особей и микропопуляций на изменяющиеся факторы окружающей среды, а также минеральное питание, частично контролируемое человеческой деятельностью, в виде организации искусственных солонцов.

Санкт-Петербург и Ленинградская область традиционно являются территориями с высокой антропогенной нагрузкой и высоким уровнем хозяйственного освоения. Однако, в последнее время, «уничтожающая» деятельность человека приводит к резким изменениям среды обитания млекопитающих. Это последовательно влечет за собой сокращение

потенциально пригодных территорий для обитания лося, снижение продуктивности лесорастительных сообществ, трансформацию структур участков обитания, изменения путей кочевок и миграций, снижение численности в результате отсутствия пригодных для обитания территорий, измелению особей под действием лимитирующих факторов. Подтверждением этого может служить снижение численности лосей в сравнение с 60 – 70-ми годами прошлого столетия, в частности в Ленинградской области, более чем в два раза (в 60-е года 3-4 тыс. 8% от общей численности (Тимофеева, 1974); 2018-2019 – 1250 шт, 7% от общей численности).

Угнетает также факт слабо контролируемого охотничьего прессинга на популяцию лосей, происходящего по индифферентному признаку по отношению к ее половозрастной структуре. При условии недостоверности проводимых ежегодно мониторинговых мероприятий с некоторой вероятностью можно прогнозировать дальнейший спад численности.

В настоящее время ведутся попытки реформировать отрасль мониторинга и использования животных ресурсов. Однако, пока это происходит с минимальным или вообще без какого-либо уточнения имеющихся сведений об актуальном состоянии популяции и поведенческих особенностях животных. Лось не исключение, так как, являясь главным охотхозяйственным ресурсом, на него завязаны все экономические взаимоотношения охотхозяйственного сектора. Этим же обуславливается нежелание проводить достоверные мониторинговые мероприятия, т. к. при выявлении несостыковок, это повлечет снижение доходов частных охотхозяйств и реформирование состава проверяющих органов.

В данном ключе видится единственный выход – разработка независимого подхода к изучению актуального пространственного распределения лося, основанного на применении новейшего технического оборудования и методов моделирования, позволяющих выделить участки

наиболее пригодные к обитанию лосей, на основании чего оценить численность, проходную способность территорий (т. к. территория и ресурсы конечны), оценить состояние популяции и обозначить «территории выживания», необходимые для поддержания внутривидового разнообразия и сохранения устойчивой численности микропопуляций.

Упомянутая глобальная проблематика говорит о необходимости более обстоятельного исследования биотопического распределения лося и особенностей минерального питания, как важной части жизнедеятельности, затрагивающей физиологию и жизненный цикл особей.

Цель и задачи исследования

Цель работы заключается в изучении пространственно-временного распределения европейского лося, выявлении поведенческих реакций на изменяющиеся факторы окружающей среды, актуализация популяционных характеристик лося на пробных участках, изучение временных и поведенческих аспектов минерального питания (солонцевания) лося в искусственно созданных местах минеральной подкормки.

Для решения поставленных целей по мере развития исследования были сформулированы следующие задачи:

- 1) выбрать научно обоснованный метод количественной оценки использования лосем различных биотопов;
- 2) составить список представленных на территории исследования биотопов;
- 3) разработать универсальный метод оценки лесорастительных условий (биотопов) на основании составленного списка представленных биотопов;
- 4) провести полевые наблюдения и количественно оценить использование лосем различных биотопов, представленных на территории исследуемой территории;

- 5) дешифровать исследуемые участки местности, составить схемы участков наиболее пригодных для обитания лося по данным количественной оценки использования биотопов;
- 6) провести анализ многолетних наблюдений за лосями на искусственных солонцах в различных районах исследуемой территории;
- 7) оценить продолжительность и динамику солонцевания лосей по месяцам, выявить различия между группами особей;
- 8) на основании многолетних наблюдений на искусственных солонцах сравнить участки между собой и выяснить влияние биотических и антропогенно-хозяйственных факторов на солонцевание лосей и регистрируемую численность стада;
- 9) провести телеметрические наблюдения за особями лосей;
- 10) оценить перемещения и участки обитания помеченных особей.

Научная новизна работы

После длительного перерыва в научных исследованиях по искомой теме проведена работа по изучению пространственно-временного распределения лося для территории Ленинградской области. Впервые, помимо физиологических следов жизнедеятельности, для оценки использования различных типов биотопов в осенне-зимний период применялся критерий плотности окрыленных форм облигатных моноксенных паразитов лосей (*Lipoptena cervi* Linnaeus, 1758). Создан и апробирован способ дешифровки биотопов и создания схем прогнозирования наиболее используемых участков территории лосями по спутниковым снимкам путем обучения искусственных нейронных сетей. Проведены телеметрические наблюдения за 3 особями лосей. Получены наиболее достоверные сведения суточного хода и суточных/сезонных перемещений. Получены сведения о площади и сезонности участков обитания. Изучен временной и поведенческий аспект солонцевания лося в искусственно созданных местах минеральной подкормки, характерный для территории исследования.

Методом дисперсионного анализа выявлены факторы, влияющие на посещаемость солонцов, численность и половозрастную структуру регистрируемого с помощью фотоловушек стада.

Апробация работы

Результаты исследований частично представлены на научно-практических всероссийских конференциях I Чтения памяти А.А. Силантьева, посвященные 150-летию со дня рождения «Охотничье дело в России «История и современность» (Санкт-Петербург, 4-5 апреля 2018 г.) и II Чтения памяти А.А. Силантьева «Охотоведение и охотничье хозяйство России и ближнего зарубежья. Современное состояние и перспективы» (Санкт-Петербург, 4 июня 2020 г.); на международных научно-практических конференциях молодых ученых «Актуальные вопросы в лесном хозяйстве» (Санкт-Петербург, 11–12 ноября 2020 года; Санкт-Петербург, 11–12 ноября 2021 года); а также на пятьдесят третьих чтениях памяти академика Е.Н. Павловского (Санкт-Петербург, 17 марта 22).

Теоретическое и практическое значение работы

Данные о биотопическом распределении, структуре и площади индивидуальных участков местообитаний лося, а также сведения об использовании мест минеральной подкормки могут способствовать выявлению межвидовых и межклассовых взаимодействий различных популяций животных, изучению причин массовых миграций, а также использоваться при реконструкции палеоусловий и жизнедеятельности ископаемых лосей. Полученная по результатам исследований информация может лечь в основу нормативно-правовых документов, которые, в свою очередь, могут пресечь неправомерное использование популяции и лесных участков, сократить экономические убытки, рационализировать использование популяции лося.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Оценка использования биотопов и участков среды

Для измерения интенсивности использования стаций лосем в зимний период были выбраны две категории следов: плотность кучек экскрементов и плотность окрыленных форм оленьей кровососки *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758). Твердые «зимние» экскременты могут достоверно свидетельствовать об интенсивности использования лосями разных биотопов (Månsson et al., 2011) в осенне-зимний период. Предполагалось, что плотность окрыленных форм кровососок также может свидетельствовать о ранжированном выборе лосями тех или иных стаций, в связи со следующими положениями: 1) кровососка является облигатным, моноксенным, при этом живородящим паразитом лосей; 2) их численность напрямую зависит от численности хозяина (Иванов, 1974, 1975; Балашов, 1996); 3) паразитирование и откладка предкуколок происходит в период аналогичный периоду поедания лосем древесных-веточных кормов; 4) лётная мускулатура у кровососки выражена слабо, поэтому мухи не перемещаются на дальние дистанции, а в большинстве находятся в местах своего вылупления, т.е. в местах, в которых присутствовало в осенне-зимний период п-е количество лосей с п-м уровнем зараженности. По литературным данным на Северо-Западе, в Фенноскандии и в Беларуси 100% особей лося подвержены паразитированию оленьей кровососки.

Данные о плотности следов жизнедеятельности были получены методом маршрутного учета кучек экскрементов в весенние периоды (апрель-май) 2019–2021 гг. и плотности окрыленных форм оленьей кровососки в летне-осенние периоды (август-сентябрь) 2020–2021 г. По мере прохождения маршрута для каждого пересеченного биотопа с помощью GPS-навигатора были определены его границы. В программе Basemap был произведен расчет времени нахождения и протяженность маршрута по каждому биотопу. Дефекации лосей фиксировались на ленте равной 3 м. Окрыленные особи оленьей кровососки, нападающие на учетчика,

собирались в пробирку с 75% спиртовым раствором. Видовая принадлежность кровососок была подтверждена на основании фундаментальной коллекции Зоологического института Российской академии наук. Плотность кучек экскрементов рассчитывалась на основании площади затронутой учетом в шт/га. Плотность оленьих кровососок была определена как количество нападающих на человека особей в течение 10 минут. Данные по количеству следов жизнедеятельности фиксировались для каждого биотопа.

При подготовке маршрутов планировалось оценить следующие категории биотопов: поля, с уточнением их текущего состояния (сенокос, пашня, луг (в т.ч. пойменный), пастбище); нелесохозяйственные молодняки (зарастающие поля с/х назначения, естественные поляны); вырубки (лесохозяйственные молодняки), с уточнением возраста (свежая (текущего года), менее 5 лет, 5–10 лет, 10–20 лет); погибшие насаждения (бурелом, ветровал, затопление, очаг вредителей), а также затопленные насаждения и гари; болота (верховые, переходные, низинные); линии электропередач, газо/нефтепроводы и лесные территории (лес) – участки, занятые средневозрастными, спелыми и перестойными древостоями. Водные объекты и объекты антропогенного характера (населенные пункты, дороги, разрабатываемые песчаные карьеры) помимо проб в поле, были дополнительно отмечены с помощью программы Google Earth Pro с априори отсутствующими данными по следам жизнедеятельности.

По преобладающей породе (ПП) (порода, составляющая наибольшую часть верхнего яруса древостоя по запасу) визуально выделялись следующие типы лесов: сосняки, ельники, березняки, осинники, черноольшаники, сероольшаники, ивняки, широколиственные. По живому напочвенному покрову (ЖНП) выделялись следующие типы лесов: кисличник, брусничник, черничник, беломошник, сфагновый (в т. ч. травяно-сфагновый и сфагново-кустарничковый), разнотравный (в т.ч. приручейный). Типы леса по видам-индикаторам травянистой растительности в значительной степени

варьируют, поэтому тип леса «разнотравный» объединял в себя любой тип леса, где в ЖНП преобладают различные виды травянистой растительности (исключая «кисличник»).

Дешифровка биотопов и создание индексных схем использования

Для дешифровки и создания индексной схемы использования лосями биотопов использовались искусственные нейронные сети попиксельной (Pixel-wise) классификации изображений. Данный подход уступает в точности сверточным нейронным сетям, но при этом значительно упрощает процесс подготовки обучающего набора данных и последующего использования готовой обученной сети. Для создания структуры слоев, обучения и использования нейронных сетей был использован Deep Learning toolbox программной среды Matlab R2020a. Основой для дешифровки являлись снимки Landsat 8 с разрешением 30*30 м, полученные с сайта Государственной Геологической службы США для части территории Ленинградской области. Использовались снимки по 184, 185, 186 колонкам (path) и 17,18,19,20 рядам (row) в соответствии с The Worldwide Reference System (WRS). Использовались снимки за апрель 2021 года, т. к. на них присутствовало минимальное (в сравнение с другими снимками) количество облаков. Материальной базой для дешифровки служили описания биотопов и количественные характеристики их использования, измеренные по результатам полевых наблюдений. Полученные для каждого биотопа значения плотности следов жизнедеятельности были приведены к виду относительных индексов путем деления их значений на максимальные регистрируемые показатели в субъективно выделенных участках. Для выявления различий между индексными значениями категорий биотопов была использована регрессионная линейная модель дисперсионного анализа (ANOVA), реализованная в языковом пространстве R (R Core Team, 2021).

Телеметрические наблюдения

За 2021–2022 гг. 3 лося были снабжены GPS-передатчиками: 2 самца (дикие) в возрасте 4 лет и 1 года, и двухгодовалая самка (полувольное

содержание). Имобилизация и отлов объектов осуществлялись сотрудниками Ветеринарной службы Санкт-Петербурга и Ленинградской области, при помощи сотрудников профильных Комитетов. Система отслеживания животных состоит из GPS-маяков, надеваемых на животных, станции сопряжения и сайта, на котором визуализируются данные о перемещениях. Каждый час датчик фиксирует координаты при помощи GPS/GLONASS, и раз в сутки через сотовую сеть GSM отправляют смс с данными.

По каждому объекту были рассчитаны средние перемещения в течение часа, суточный ход, суточное перемещение и площадь индивидуального участка обитания. Суточный ход рассчитывался как сумма всех расстояний (м) от каждого местоположения до следующего, регистрируемых в течение 24-часового интервала с момента регистрации исходного местоположения. Суточное перемещение определялось как расстояние от исходного местоположения до местоположения через 24 часа

Площадь участка обитания была оценена по двум методам: 1) Minimum convex polygon - MCP (Mohr, 1947; Hayne, 1949; Gregory, 2017); 2) Concave polygon (Alpha Shape) с пороговыми значениями 0.3 и 0.1 (где 1 – это выпуклая форма, т.е. MCP). Расчеты были проведены в программе QGIS 3.16.9. Уточнение времени освоения участка обитания и сезонности его изменений проводились по графику, учитывающему изменение его площади по методу MCP. Для оценки биотопического распределения объекта №1 были использованы полученные с помощью искусственной нейросети схемы местности.

Мониторинг в местах минеральной подкормки и анализ солонцевания

Для дистанционного наблюдения за лосями в местах сезонной концентрации были использованы камеры фотоловушки. Наблюдения за лосями были проведены на 21 искусственном солонце разного времени закладки/организации (от 2 до 20 лет), сооруженных в комлевых частях

перестойных осин в результате закладки в распил крупных кусков каменной соли NaCl в трех районах Ленинградской области: Всеволожском, Тосненском и Лужском. Единицей расчета посещаемости солонцов являлось количество независимых посещений. Под независимым посещением подразумевается посещение искусственного солонца одним лосем или группой лосей (только самкой с сеголетками) с целью удовлетворения минерального голода, отличающееся от предыдущего посещения индивидуальностью особи или перерывом в солонцевании (отсутствия животного в зоне действия камеры) более 30 минут (Rea et al., 2013).

Для каждого независимого посещения фиксировались дата, время начала, продолжительность посещения, и основные описательные сведения о посетившем солонец лосе. Статус посещения определялся следующим образом: «литофагиальное» посещение отмечалось, когда особь приступила к солонцеванию, и «проходное», когда особь прошла мимо или же не приступала к поглощению соли на протяжении всего периода посещения.

Для всех посетивших солонец лосей определялся пол и относительный возраст особи (взрослый(ая), полуторагодовалый(годовалый) (ая), сеголеток). Индивидуальность и половозрастная принадлежность особей была определена по морфологическим и косвенным признакам, основными из которых являлись размер и форма пантов/рогов, размер и форма серьги, наличие и форма повреждений от комплекса гнуса на задней поверхности голеней и в области ахилловых сухожилий, другие визуально идентифицируемые травмы органов и тканей, (в частности разрывы ушных раковин, шрамы, грыжи), особенности линьки (характерное расположение выщербин в шерстном покрове в период апрель – июль), присутствие и количество сеголетков (для самок), относительные размеры тела и цвет шерсти (для годовалых особей и сеголетков). Сведения о каждой зарегистрированной отдельной особи были занесены в сводную таблицу, с привязкой медиаданных для моментального сравнения особей в течение периода наблюдений и между периодами (годами).

Для определения морфотипов серги и рогов были проанализированы и объединены сведения о зарегистрированных полутороговых и взрослых особях. Форма и относительные размеры серги были определены субъективно по материалам, полученным в период отсутствия большей части волосяного покрова (май – июль). В качестве примеров выделяемых форм серги были использованы фотоматериалы, на которых особь изображена сбоку, или в профиль. Выявление морфотипов серги особей, регистрируемых в остальное время года, основывалось на опытных данных о волосяном покрове уже определенных типов. Для определения типов рогов использовались фотографические материалы, полученные в заключительный период формирования пантов (июль – август) и после очистки рогов от кожных покровов (сентябрь – ноябрь). В качестве примеров форм рогов были подобраны изображения, на которых рога (или панты) были запечатлены «сверху», т. е. фронтальной стороной по направлению к объективу фотокамеры.

Характеристики продолжительности и сезонности солонцевания были рассчитаны для следующих групп особей: взрослые самцы, полутороговые (годовалые) самцы; взрослые одиночные самки; полутороговые (годовалые) самки; взрослые самки с сеголетком (ами); взрослые самки с полутороговыми (годовыми) особями.

При анализе характеристик посещений в течение года не выделялись обособленные периоды времени, а использовались даты начала и конца месяцев как основные границы изучаемых периодов. Для выявления различий в продолжительности посещаемости солонцов между группами особей и расчетными категориями посещений по месяцам был использован критерий *t*-Стюдента. Для визуализации периодов наиболее активного посещения в течение суток были созданы круговые графики с использованием кроссплатформенного открытого диалекта языка Basic – QB64.

Для оценки цикличности в посещении мест минеральной подкормки были использованы сведения о 118 наиболее достоверно идентифицированных особях разного пола и возраста. Для каждой особи были построены графики посещений в течение периодов мониторинга (Рис.2А). Был проведен расчет количества временных интервалов между посещениями (каждое с каждым) и построена графическая интерпретация количества интервалов по величине (в днях) для каждой особи (Рис.2В). Пики такого графика демонстрируют наиболее частый временной интервал между посещениями. При волновом характере распределения данных на графиках «В» особей включали в группу с выраженной цикличностью посещения солонцов. Промежутки в посещении солонцов продолжительностью более 100 дней не учитывали, так как они являются проявлением сезонной или годичной цикличности. На основании данных всех особей, отобранных для данной работы, были построены графики зависимостей продолжительности посещений от продолжительности предыдущих посещений и продолжительности перерыва от продолжительности предыдущего посещения.

Оценка влияния биотических и антропогенно-хозяйственных факторов на посещаемость солонцов и популяционные характеристики регистрируемого стада

Для каждой из точек наблюдения (для каждого искусственного солонца) были оценены следующие факторы: характеристики биотопа, в котором организован искусственный солонец; тип древесной растительности в биотопе по преобладающей породе; тип растительности в биотопе по живому напочвенному покрову, биотопические особенности территории вокруг (1,5 тыс.га) точки наблюдения (значения площадей (га) по 5 группам биотопов: антропоген, болота, вырубки, поля, линейные объекты), расстояние до ближайшего непересыхающего водного объекта (м); «возраст» искусственного солонца (лет); расстояние до ближайшего соседнего искусственного солонца (м); количество солонцов (шт) на

экспериментальном участке; проведение охоты (да/нет); количество добытых особей (шт) на экспериментальном участке; расстояние до ближайшего населенного пункта (м), расстояние до ближайшего населенного пункта с численностью населения не менее 500 человек (м), расстояние до ближайшей дороги с покрытием (м); присутствие (да/нет) и кол-во особей (шт), рассчитанные по видам крупных млекопитающих – медведь (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758), волк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758), кабан (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758).

В качестве зависимых переменных выступали число независимых посещений и характеристики стада (общее количество регистрируемых особей, количество особей по группам «взрослые самцы», «полутороогодовалые (годовалые самцы)», «взрослые самки (все)», «взрослые самки с сеголетками», «полутороогодовалые (годовалые) самки», «сеголетки»). Также были рассчитаны следующие значения: прирост популяции (доля сеголетков от всего стада (кол-ва разных регистрируемых особей за период наблюдения, рассчитано только для периода расчета «год»)), соотношение полов (все ♂ / все ♀, не учитывались сеголетки), соотношение взрослых особей и полутороогодовалых. Для точек мониторинга, на которых наблюдение велось несколько лет подряд, было рассчитано соотношение полутороогодовалых особей текущего года к сеголеткам прошлого года.

Группы факторов анализировались в масштабе месяцев (month) и периодов наблюдений (period). Относительное количество зарегистрированных особей было по половозрастным группам было рассчитано методом деления на количество фотоловушка-суток в текущем месяце (или периоде наблюдений), таким образом приведя показатель в формат кол-во особей в единицу времени (фотоловушка-сутки). Посещаемость также определялась относительным показателем количества независимых посещений в единицу времени.

Основным критерием подтвержденного влияния того или иного фактора являлась низкая вероятность полученного результата при условии

справедливости гипотезы об отсутствии различий между группами ($Pr(>F) < 0.01$ или $p\text{-value} < 0.01$). Для подтверждения влияния использовалась регрессионная линейная модель дисперсионного анализа (ANOVA), реализованная в языковом пространстве R. Помимо оценки статистической значимости различий между группами, были рассчитаны значения линейной корреляции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопическое распределение

При полевых наблюдениях было проведено 1151 описание биотопа (528 – в весенний период/ 623 – в летне-осенний), из которых 40 уникальных. Пройдено около 315 км рабочего маршрута. Максимальное количество дефекаций фиксировалось на вырубках разного возраста, во влажных сосняках и березняках и в осинниках-кисличниках. Значительное количество окрыленных форм оленьей кровососки было встречено в схожих биотопах, а также в березняках-кисличниках, ельниках-черничниках, по окраинам верховых болот и на зарастающих полях. Кучки экскрементов, как правило, встречались в кормовых угодьях или в местах точечных кормежек у поваленных осин. Оленьи кровососки чаще всего были отмечены в увлажненных и захламленных биотопах.

По упомянутым методикам была произведена попытка классифицировать отмеченные в поле биотопы (табл.1), однако исходные категории показали низкие значения точности между собой (для некоторых категорий $< 50\%$). Для классификации с помощью нейросети были использованы более емкие категории: ***антропоген, водные объекты, вырубки, молодняки, болота, поля, сухие или свежие лиственные леса, увлажненные лиственные леса, сухие или свежие ельники, увлажненные ельники, сухие или свежие сосняки, увлажненные сосняки.*** При этом точность дешифровки между группами увеличилась до 88–100%. В результате была получена схематическая карта биотопов для части территории Ленинградской области и Санкт-Петербурга (Приложение 1).

Для построения индексной схемы пригодности были использованы значения от 0 до 0.125, характеризующие малоприспособные условия для обитания лоса, и более или равные 0.125 как наиболее пригодные (0.125 определен как средневзвешенный индекс по обоим группам следов) (Приложение 2). По результатам дисперсионного анализа выявлено, что по количеству дефекаций значительно отличаются молодняки ($p < 0.001$) – в них индекс в среднем выше, чем во всех остальных категориях. В то же время, по количеству окрыленных форм значительно отличаются влажные лиственные леса, однако отличаются не от всех категорий ($p < 0.05$). При сравнении индексов категорий биотопов суммарно обоих следов жизнедеятельности значительно отличаются только молодняки ($p < 0.01$).

Таблица №1

Название биотопа	Экскременты				Окрыленные формы оленьей кровососки			
	Протяженность, м	Плотность шт/га			Протяженность, м	Плотность шт/10 мин		
		Max	Mean	±SE		Max	Mean	±SE
Березняк-кисличник	2935	94,5	16,2	8,18	5051	155,0	20,9	8,47
Березняк разнотравный	7294	160,6	16,8	6,05	13799	54,4	5,5	1,61
Березняк сфагновый	2123	326,8	37,1	19,46	6051	85,0	10,7	3,29
Березняк-черничник	2770	147,5	23,4	10,15	2789	13,3	2,9	1,21
Верховое болото	2231	113,3	25,8	11,20	5197	120,9	11,9	8,00
Вырубка <5 лет	15756	164,7	41,9	6,72	7542	27,0	5,2	1,92
Вырубка 10-20 лет	7730	764,4	80,6	22,27	11430	213,3	9,9	7,57
Вырубка 5-10 лет	11236	388,9	89,4	14,34	7639	21,4	3,4	1,14
Гарь	449	118,8	-	-	289	5,6	-	-
Ельник-брусничник	112	0,0	-	-	-	-	-	-
Ельник-кисличник	9379	116,6	15,7	4,46	18388	29,3	4,5	1,08
Ельник разнотравный	840	12,6	6,9	3,70	3208	18,0	3,6	2,35
Ельник сфагновый	2827	147,1	30,6	11,19	3894	1,5	0,1	0,12
Ельник-черничник	10952	237,2	22,9	6,17	15422	35,0	3,3	1,01
Ивняк разнотравный	-	-	-	-	131	0,0	-	-
ЛЭП/ Газопровод	3830	127,0	21,0	9,26	7778	31,1	1,8	1,48
Нелесообразные молодняки	4945	68,0	24,4	7,39	16160	81,4	6,7	2,36
Осинник-кисличник	4048	325,2	53,3	18,35	7591	264,3	19,9	9,37
Осинник разнотравный	2971	34,4	4,9	2,56	1587	75,0	13,9	9,17
Осинник сфагновый	-	-	-	-	60	28,0	-	-
Осинник-черничник	1802	178,1	35,4	16,52	2572	9,5	1,4	1,35
Переходное болото	690	26,2	7,7	4,93	1690	10,7	1,4	1,06
Погибшее насаждение	1507	163,4	82,0	13,37	545	6,0	1,5	1,50
Пойменный лес	2038	74,1	17,1	10,96	3659	4,3	1,4	0,83
Поля	4107	254,5	27,3	16,95	11060	1,4	0,2	0,10
Редина	587	89,6	33,5	21,43	-	-	-	-
Свежая вырубка	943	82,3	35,7	24,38	1053	0,0	-	-
Сероольшанник-кисличник	599	107,5	38,7	34,52	657	0,5	0,2	0,18
Сероольшанник разнотравный	2579	258,2	24,4	17,48	2794	13,3	2,3	1,24
Сосняк-беломошник	-	-	-	-	598	1,5	-	-
Сосняк-брусничник	2114	11,4	2,1	1,42	4032	5,7	1,0	0,51
Сосняк-кисличник	706	9,8	3,3	3,26	2263	3,8	0,5	0,37
Сосняк разнотравный	-	-	-	-	436	21,4	7,1	7,14
Сосняк сфагновый	6185	330,3	35,2	15,66	15542	83,3	10,8	2,15
Сосняк-черничник	4653	104,2	7,4	5,07	11251	36,7	4,6	1,46
Черноольшанник разнотравный	376	26,9	5,4	5,38	803	23,3	14,1	5,30
Черноольшанник сфагновый	65	0,0	0,0	-	-	-	-	-
Широколиственный разнотравный	-	-	-	-	307	0,0	-	-
Общий итог	121379				193268			

Табл. 1. Количественные характеристики измеряемых следов жизнедеятельности по биотопам. Представлены максимальные (Max), средние (Mean) значения, а также стандартные ошибки среднего (SE). Цветовая градация по столбцам отображает сортировку значений от максимального (красный) к минимальному (зеленый). В таблице отсутствуют априори принятые как 0 значения населенных пунктов и водных объектов.

Для проверки полученных результатов по индексной карте обоих следов жизнедеятельности были использованы местоположения 1 лося (♂, 4,5 года), снабженного GPS-датчиком. Использовались данные о местоположении в осенне-зимний период (октябрь 2021 - март 2022). Суммарно 70% (2981 из 4278) точек попали в зону, где прогнозируются наличие хотя бы одного из следов жизнедеятельности. К сожалению, только 23% местоположений отмечено в зонах с высоким индексом пригодности для

лося. Данное соотношение, по мнению авторов, свидетельствует о неудовлетворительном результате индексной карты.

В настоящем исследовании, по результатам экспертной оценки наибольшая точность в дешифровке биотопов наблюдается в экспериментальных участках, где и были заложены маршруты. Это подтверждается при классификации проверочного набора. К сожалению, высокая точность определения категорий между собой не гарантирует достоверное определение биотопа в реальности на участках местности не затронутой полевыми исследованиями.

В отличие от дешифровки биотопов расчетные индексы пригодности показали достаточно низкий уровень достоверности выходной схемы, хотя по проверочной выборке данные также достигают уровня 95% точности. В некоторой степени это объяснимо. Говоря о дефекациях, проблема наиболее заметна в насаждениях, пройденных постепенными рубками. Разрешение Landsat не позволяет увидеть участки богатые кормовой растительностью (интенсивное возобновление осины, рябины, ивы) в прореженных волоками спелых насаждениях. Фактические условия под пологом леса не могут быть оценены и дешифрованы по данным со спутника, а только предположены на основании некоторой вероятности.

Ошибки, связанные с предполагаемыми значениями плотности оленьей кровососки также объяснимы. Лёт имеет свою динамику и особенности: пик наблюдается в период с 15.08 по 15.09., т.е. в течение всего периода лета наблюдается неоднородность количества окрыленных особей (Попов, 1965; Madslien et al., 2012; Paakkonen, 2012; Paakkonen et al., 2014). Погода также влияет на лёт оленьей кровососки. Наряду с этим, абсолютно не изучены аспекты выживаемости пупариев в разных лесорастительных условиях, мало изучены эффекты «накопления» мух во влажных биотопах за счет увеличения продолжительности их жизни (Буракова, 2002).

В целом, представляется вероятным, что данные по пригодности угодий южнее Санкт-Петербурга положительно смещены в сторону значений

плотностей особей *Lipoptena* (т.к. там находятся более влажные леса) и в сторону значений плотности кучек экскрементов на Карельском перешейке. Особенности этих следов жизнедеятельности, в любом случае, сужают реальные зоны, используемые лосем. Видится объективным, что в результате проектирования схем получились не зоны пригодности для обитания лося, а зоны, где может быть прогнозируемо зафиксировано достаточно большое относительное количество следов жизнедеятельности, в случае присутствия в этих зонах исследуемого объекта.

Перемещения свободноживущих лосей, индивидуальные участки обитания

Основные количественные характеристики перемещений объектов представлены в таблице №2,3,4. Сведения о площади участков обитания представлены в таблице №5. В течение мая 2021 года объект очертил маршрутом большую часть летнего участка обитания. Начиная с 2.06 наблюдается стабилизация изменений участка обитания (Рис.1). С июня по сентябрь значительного изменения участка обитания не происходило. Гон прошел в границах участка, освоенного за летние месяцы. 11.10.21 начались хаотичные перемещения в границах летнего участка обитания и 21.10 лось его покинул. За вторую половину октября, ноябрь и декабрь лось сдвинулся на ~32 км к Северо-Западу от летнего участка обитания. 2.01.22 самец прекратил продолжительные перемещения и стал осваивать зимний участок обитания. В течение почти четырех месяцев находился на ограниченном озером участке местности равном 1105 га (по методу МСР). С 27.04.22 по 5.05.22 лось совершил переход общим направлением на юго-восток, суммарно равный 57,6 км, при этом перемещение составило 36,3 км. 5.05.2022 лось появился на территории расчетного летнего участка обитания (по данным 2021 г) (Приложение 3).

В соответствие с дешифровкой биотопов, проведенной искусственной нейронной сетью, летом лось использовал следующие станции: увлажненный сосняк (9% местоположений), сухой или свежий ельник (11%), молодняк (15%), сухой или свежий сосняк (26%), сухой или свежий лиственный лес (32%). В остальных биотопах фиксировалось 7% местоположений объекта. В границах зимнего участка обитания местоположения объекта фиксировались в увлажненных сосняках и болотах 6%, сухих или свежих сосняках (14%),

Таблица №2

Объект	Год	Месяц	Перемещение в час, м					
			N	Медиана	0.25-квантиль	0.75-квантиль	Min	Max
№1 Самец 4–5 лет	2021	Апрель	338	30	15	72	0	2000
	2021	Май	663	43	17	110	0	2000
	2021	Июнь	623	53	20	147,5	0	2400
	2021	Июль	680	45,5	19	129	0	1500
	2021	Август	633	48	21	111	0	1300
	2021	Сентябрь	590	50	18	166	0	1500
	2021	Октябрь	660	47	19	140,5	0	1700
	2021	Ноябрь	684	41	13	123	0	2000
	2021	Декабрь	730	29	8	111	0	2700
	2022	Январь	738	23	11	68	0	2100
	2022	Февраль	656	19	11	37	0	361
	2022	Март	738	23	11	53	0	2000
	2022	Апрель	699	34	15	89,75	0	1700
	2022	Май	665	51	21,75	124	0	1200
	2022	Июнь	657	53	19	148,25	0	2200
	2022	Июль	613	36	16	84	0	2200
№2 Самец 1 год	2022	Май-Июнь	433	68,5	21	171	0	2400
№3 Самка 2 года	2022	Май-Июнь	669	33	13	99	0	3500

Табл. 2. Основные количественные характеристики перемещений объектов в течение часа. N – количество измерений. Min/Max – минимальные/ максимальные значения.

молодняках (18%), сухих или свежих ельниках (24%), сухих или свежих лиственных лесах (31%). По телеметрическим данным было обнаружено 2 искусственных солонца, которые посещались им с определенной цикличность.

Годовалый самец за весь период наблюдений освоил зону, равную 6977 га по методу МСР. 12.06.22 выявлена гибель особи с характерными следами жизнедеятельности крупного медведя (отпечатки, перелом позвоночника, повреждения тела от лап/зубов).

Двухгодовалая лосиха, освоив 33 тыс. га по методу МСР, спустя месяц вернулась в места постоянного содержания и отелилась. Значительная

часть местоположений отмечена в непосредственной близости с водными объектами (озерами, заболоченными ручьями).

Таблица №3

Объект	Год	Месяц	Суточный ход (расчет по часам), м					
			N	Медиана	0.25-квантиль	0.75-квантиль	Min	Max
№1 Самец 4–5 лет	2021	Апрель	314	2073	804	4194	534	6910
	2021	Май	630	2461	1245	5064	688	10479
	2021	Июнь	594	4369	2221	6334	709	13012
	2021	Июль	649	2854	1865	4657	891	7493
	2021	Август	600	2476	1775	3158	974	6402
	2021	Сентябрь	554	3635	2680	4482	1138	9053
	2021	Октябрь	633	2910	2117	3767	1099	11263
	2021	Ноябрь	660	2268	1648	3615	466	6109
	2021	Декабрь	708	2320	1634	3527	315	18705
	2022	Январь	714	1234	728	2472	261	10860
	2022	Февраль	633	677	606	849	429	1742
	2022	Март	715	976	760	1252	310	3774
	2022	Апрель	674	1640	1292	2138	716	20149
	2022	Май	640	3171	2291	4434	941	12956
	2022	Июнь	627	4298	2557	5705	901	12041
	2022	Июль	578	2551	1425	5535	509	13788
№2 Самец 1 год	2022	Май-Июнь	385	4297	2668	5746	783	10137
№3 Самка 2 года	2022	Май-Июнь	590	2015	1442	3511	525	18167

Табл. 3. Основные количественные характеристики суточного хода объектов (в течение 24-х часов), рассчитанные для каждого часа. Обозначения как в таблице №2.

Расчетные значения перемещений и территорий, осваиваемых лосями, наиболее близки к значениям исследований, проведенным в Канаде (Stenhouse et al., 1995; Courtois et al., 2002; Osko et al., 2004; Gillingham and Parker, 2008ab; Jacqmain et al., 2008; McLaren et al., 2009; Baigas et al., 2010).

Что касается зон концентраций, в нашем исследовании оценка площади участка обитания не была проведена по методу KDE, однако, единичные кормовые участки взрослого самца зимой, с наибольшей плотностью его местоположений не превышали 20 га. В то же время, актуальная выборка достаточно мала, чтобы сделать обобщенные выводы о перемещениях и

индивидуальных участках лосей на территории Ленинградской области. По расчетным данным также можно отметить, что все лоси в любой сезон года в 75 процентах случаев не перемещались за час на более, чем 200 м от предыдущей точки. Это значение может характеризовать спокойное состояние животного.

Таблица №4

Объект	Год	Месяц	Суточное перемещение (расчет по часам), м					
			N	Медиана	0.25-квантиль	0.75-квантиль	Min	Max
№1 Самец 4–5 лет	2021	Апрель	337	247	110	2121	9	5340
	2021	Май	653	522	162	1951	2	6134
	2021	Июнь	614	1649	264	3077	5	9957
	2021	Июль	673	1027	392	2149	16	4921
	2021	Август	618	912	441	1652	7	3134
	2021	Сентябрь	580	1293	793	1905	44	5435
	2021	Октябрь	656	1374	436	2020	10	10668
	2021	Ноябрь	683	1057	497	2168	21	4927
	2021	Декабрь	729	1206	604	1873	2	20403
	2022	Январь	737	454	192	1095	6	9169
	2022	Февраль	656	195	122	322	3	1009
	2022	Март	738	221	124	411	8	2456
	2022	Апрель	694	540	314	824	15	18798
	2022	Май	661	1094	590	2122	6	9217
	2022	Июнь	648	1604	761	2471	11	8247
	2022	Июль	584	1248	186	3240	4	6851
№2 Самец 1 год	2022	Май-Июнь	408	1431	786	3113	22	8518
№3 Самка 2 года	2022	Май-Июнь	624	619	252	2500	11	18231

Табл. 4. Основные количественные характеристики суточного перемещения объектов (в течение 24-х часов), рассчитанные для каждого часа. Обозначения как в таблице №2.

Взрослый самец более активно перемещался летом чем зимой, что вполне логично. Однако, на его примере наблюдаются сезонные кочевки и кардинальные смены зимнего и летнего участков обитания. Наибольший участок обитания отмечен при продолжительной осенней кочевке, которую по ранее приведенным сведениям из Канады можно считать сезонной миграцией. Сведения об используемых станциях имеют некоторую

погрешность в связи с особенностями дешифровки. В то же время данные позволяют заключить, что сомкнутые насаждения имеют первостепенное значение в жизни объекта №1 как в летний период так и в зимний.

Таблица №5

№	Пол	Возраст	Период сезонного обитания	МСР, га	Concave polygon (Alpha Shape) Коэффициент 0.3*, га	Concave polygon (Alpha Shape) Коэффициент 0.1*, га
1	Самец	4–5 лет	Весь период	66691,9	45558,3	27450,7
			Лето 2021	6652,5	5111,2	3392,6
			Осень 2021	33540,7	14589,3	9300,6
			Зима 2022	1105,1	719,1	274
			Лето 2022	9219,4	5949,7	3452,5
2	Самец	1 год	Весь период	6977,6	1919,8	606,7
3	Самка	2 года	Весь период	33177,7	2819,4	865,9

Табл. 5. Площади участков обитания наблюдаемых объектов. *- где 1 является выпуклой оболочкой, т. е. МСР

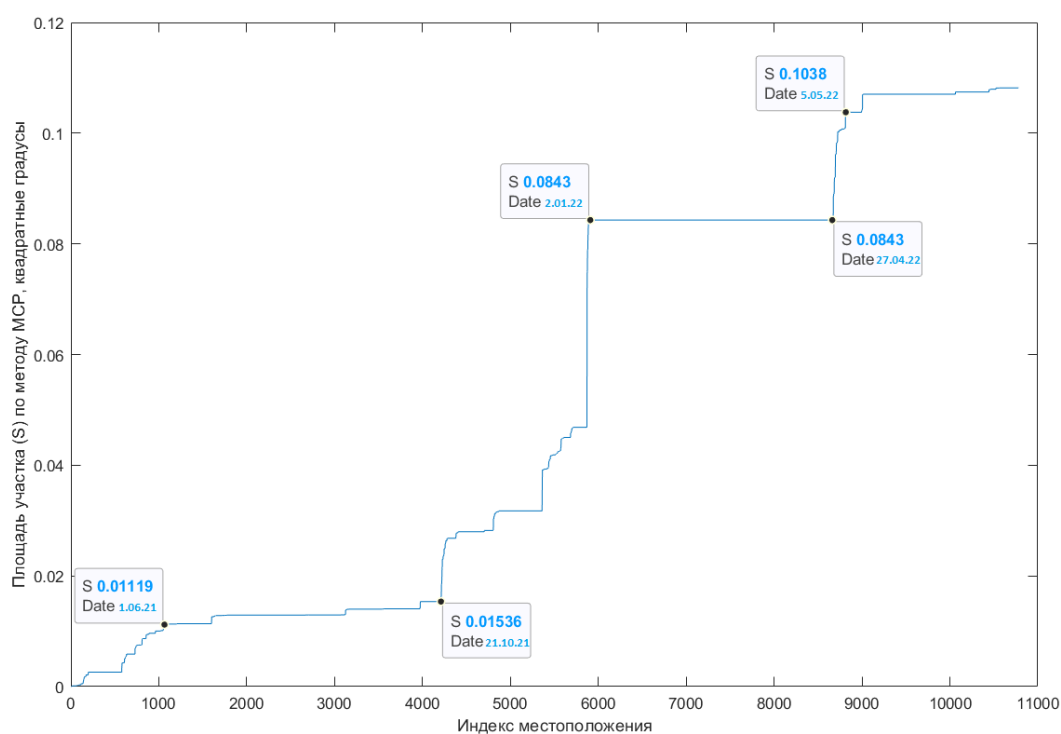


Рисунок 1. Изменение площади участка обитания взрослого самца по методу МСР.

Процент использования вырубок и болот несколько занижен на основании неточностей дешифровки, но основные тенденции наблюдаются в использовании именно хвойных и лиственных богатых насаждений, вероятно, с густым подлеском из кормовых растений.

Сведения о годовалом самце и двухгодовалой самке позволяют уточнить некоторые количественные характеристики площадей индивидуальных участков обитания. Сравнение с предполагаемой оценкой Кнорре (1959) и других упомянутых авторов позволяет сделать заключение, что любой вывод о площади участка обитания будет зависеть от метода оценки. После реинтродукции лоси, в поисках удовлетворяющих их условий обитания, охватывали переходами территорию в несколько тысяч гектар, что значительно превышает оценочные значения из советских источников. Некоторые данные по вогнутым оболочкам, совпадают с ранее озвученными цифрами, вероятно, характеризуя именно участки «спокойного» существования.

Солонцевание лосей

Лоси посещают искусственные солонцы круглогодично, однако, наиболее активно в мае-августе. В остальные месяцы наиболее важными периодами солонцевания являются апрель и октябрь. Все данные по продолжительности солонцевания без учета перерывов, включая проходные посещения, имеют вид экспоненциального распределения, при $\lambda = (29.7 \pm 1.2) \cdot 10^{-3} \text{ min}^{-1}$ (доверительная вероятность - 95%). Данные продолжительности посещений по каждой из половозрастных групп, а также данные продолжительности только литофагиальных посещений имеют вид гамма-распределения, $k = 1.76 \pm 0.087$; $\theta = 21.20 \pm 1.501 \text{ min}$ (Доверительная вероятность - 95%).

В таблице №6 представлены результаты средней продолжительности по основным категориям данных и выделенным половозрастным группам. Средняя продолжительность литофагиальных посещений без учета перерывов по критерию t-Стьюдента достоверно отличается ($p < 0.05$) от

продолжительности литофагиальных посещений с учетом перерывов и продолжительности всех посещений, включая проходные.

Таблица №6

Группы данных	N	R ²	$\lambda \pm 2\sigma$, мин ⁻¹	$k \pm 2\sigma$	$\theta \pm 2\sigma$ мин	Средневзвешенное значение продолжительности, мин $\pm 2\sigma$
Все зарегистрированные продолжительности солонцевания	4420	0.997	0.0297 ± 0.00112	-	-	33.7 $\pm$ 1.3
Литофагиальные посещения без учета перерывов	3587	0.991	-	1.76 $\pm$ 0.09	21.20 $\pm$ 1.50	37.3 $\pm$ 4.5
Литофагиальные посещения с учетом перерывов	3587	0.995	-	1.73 $\pm$ 0.06	19.17 $\pm$ 0.94	33.2 $\pm$ 2.8
Взрослые самцы	1019	0.982	-	1.84 $\pm$ 0.12	19.59 $\pm$ 1.83	36.1 $\pm$ 5.8
Взрослые одиночные самки	541	0.985	-	1.65 $\pm$ 0.15	22.57 $\pm$ 3.03	37.2 $\pm$ 8.4
Взрослые самки с сеголетками	841	0.990	-	1.71 $\pm$ 0.11	20.65 $\pm$ 1.82	35.4 $\pm$ 5.3
Взрослые самки с полуторагодовальными	91	0.973	-	1.26 $\pm$ 0.24	33.02 $\pm$ 9.03	41.6 $\pm$ 19.3
Сеголетки самцы	84	0.976	-	1.83 $\pm$ 0.32	17.09 $\pm$ 4.23	31.3 $\pm$ 13.2
Сеголетки самки	94	0.995	-	2.87 $\pm$ 0.15	14.46 $\pm$ 1.37	41.5 $\pm$ 6.1
Полуторагодовальые самцы	307	0.989	-	1.96 $\pm$ 0.17	12.70 $\pm$ 1.50	24.9 $\pm$ 5.0
Полуторагодовальые самки	610	0.994	-	2.08 $\pm$ 0.13	13.48 $\pm$ 1.14	28.0 $\pm$ 4.1

Табл.6. Основные характеристики модельных рядов плотностей вероятности по группам данных (N – количество измерений по группе, шт)

Что касается продолжительности солонцевания групп особей – достоверные различия выявлены между взрослыми особями и полуторагодовальными особями. Различия между взрослыми самцами, взрослыми самками с сеголетками, и взрослыми одиночными самками не достоверны. Также достоверно не отличается продолжительность посещений взрослых самок с полуторагодовальными особями, сеголетков самок и взрослых одиночных самок. Максимальное время пребывания лоса на солонце составляет 328 минут (взрослая самка, периоды солонцевания чередуются с отдыхом на лежке). Максимальная продолжительность чистого времени солонцевания составляет 220 минут (полуторагодовальная самка, май),

максимальное время солонцевания взрослой особи – 186 минут (взрослый самец, июль).

Следует отметить, что во всех половозрастных группах средняя продолжительность солонцевания близка к получасу. В то же время она незначительно меняется по месяцам. Наименьшая средняя продолжительность наблюдалась у самцов в мае и сентябре, а у самок - в мае и июле. Полученные данные наиболее близки к аналогичными из Северной Америки (Jordan et al., 1973; Fraser and Hristienko, 1981; Risenhoover and Peterson, 1986; Ayotte et al., 2008).

Говоря о суточной активности лосей на солонцах (Приложение 3), можно отметить высокую активность в темное время или сумеречное время суток, при этом пик посещаемости наступает в течение 1–3 часов после заката. Наибольшее число посещений (глобальный максимум = 97) было отмечено в июне в 23:28. Также визуально отмечено изменение активности по месяцам. Условными границами, при которых наблюдается изменение характера суточной активности посещений, служат периоды естественного изменения жизненного цикла лосей – май и сентябрь. Для апреля, октября и ноября характерно мозаичное распределение периодов активности в течение суток, однако, для осенних месяцев, в отличие от апреля просматривается привязанность пиков к предрассветному и послезакатному периодам. Зимние месяцы представлены наименьшей посещаемостью, однако, вероятно, суточная активность сходна с активностью в осенний период.

В зависимости от места и года мониторинга, на каждом солонце было зарегистрировано от 5 до 33 различных особей. Наибольшее количество различных особей, посетивших солонец, было отмечено в мае ($n = 18$), июне ($n = 20$) и октябре ($n = 20$). Чаще всего лоси посещают солонцы в одиночку (65,9% случаев) или небольшими группами из двух (19,3%) или трех особей (13,1%). При этом большую часть этих групп составляют самки с сеголетками. Также часто встречаются группы из двух годовалых

«близнецов» как самцов, так и самок. Группы более четырех особей (1,7% случаев) состоят из разновозрастных животных.

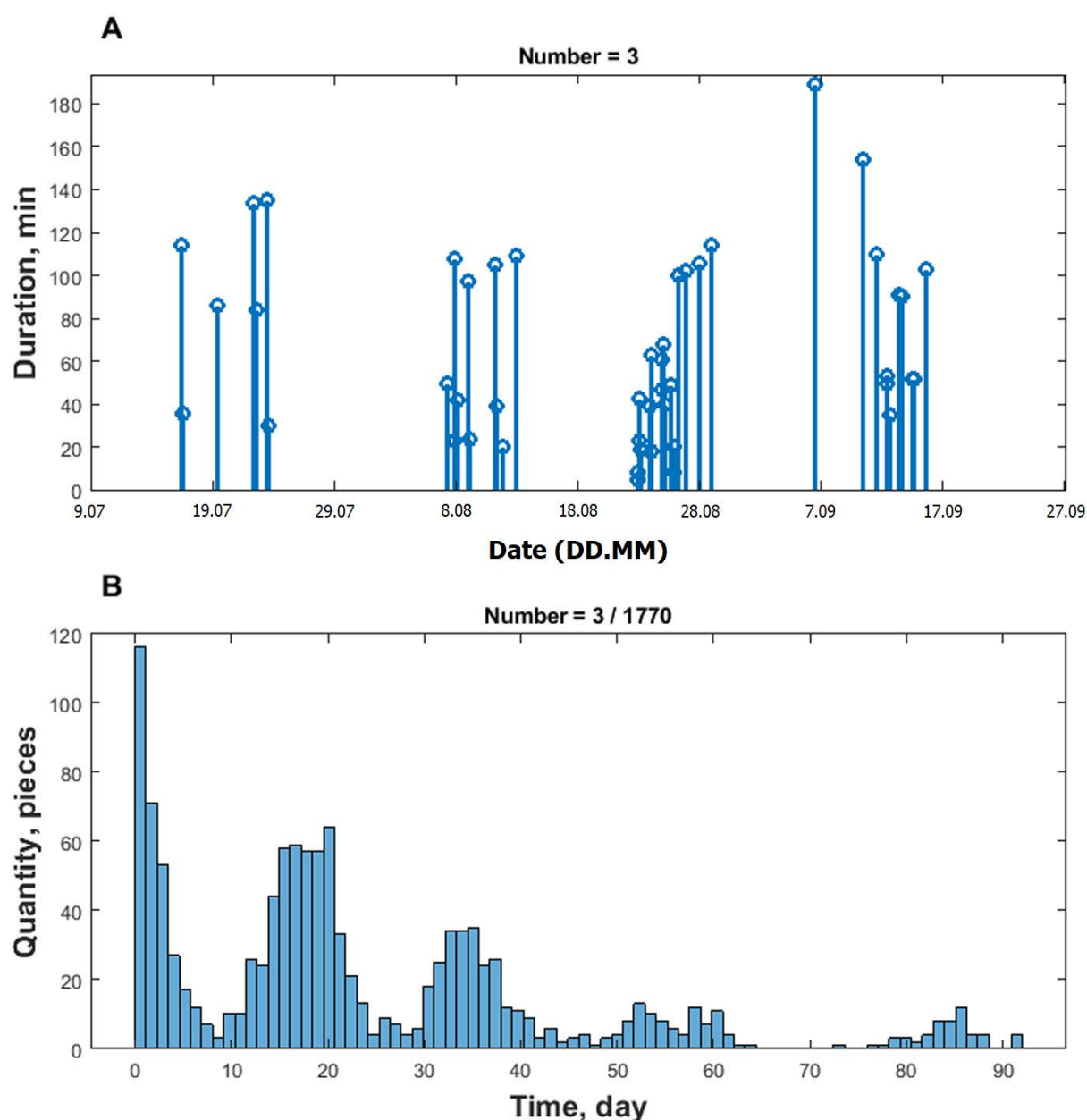


Рисунок 2. Цикличность солонцевания взрослой самки, Тосненский район: А – схема посещений солонца с указанием продолжительности посещений (Duration), мин; ось абсцисс, Date (DD.MM) – дата в формате «день.месяц»; В – распределение продолжительности временных интервалов между посещениями, дни (Time, day). Ось ординат – количество зарегистрированных интервалов, шт (Quantity, pieces). Number – порядковый номер лося из выборки / количество измеренных посещений данной особи.

Количество посещений одного и того же солонца разными особями варьируется от 1 до 19 в день (чаще всего 1–5–95% случаев), в среднем

$2,11 \pm 0,46$ (гамма-распределение, $R^2 = 0,99$; $p < 0,05$). Процент посещений в месяц варьируется от нуля в марте до 100% в июне. В среднем насчитывается около трети ($34,9\% \pm 20,8\%$) дней месяца, в которые регистрируются посещения (гамма-распределение $R^2 = 0,98$; $p < 0,05$).

В период с апреля по ноябрь общий характер цикличности солонцевания следующий: по данным 85% особей, у которых отмечена цикличность солонцевания, лось посещает солонец в течение одного или нескольких (до 5) дней подряд, по 1–11 (в 95% случаев 1–3) раз в сутки. Временной промежуток между группами посещений индивидуально варьирует, составляя в большинстве случаев (76%) 10–20 дней (Рис.2). Иногда цикл между группами посещений бывает более коротким, 7–10 дней (37%). Выявлено, что минимальное значение перерыва между посещениями линейно зависимо от продолжительности предыдущего солонцевания.

На основании результатов телеметрических наблюдений за взрослым самцом можно заявить, что лоси довольно быстро находят имеющиеся в границах их индивидуального участка обитания искусственные солонцы и постоянно, с некоторой периодичностью, целенаправленно перемещаются к ним, в каких бы станциях они не были расположены, в том числе относительно не используемых.

Индивидуальная изменчивость серьги и рогов лося

При обработке данных мониторинга субъективно выделялись следующие типы серьги:

- 1) «Сосулька» – длинная, тонкая, с кожистым «основанием» (незначительным расширением в месте крепления к шее) или без такового (Рис.3);
- 2) «Капля» – очень короткая, округлой или чуть вытянутой формы;
- 3) «Складка» – широкая, большая серьга сложной формы, начинающаяся, как правило, в зоне между нижними челюстями и заканчивающаяся на шее. Форма серьги «складка» представлена тремя подтипами: «треугольная», «округлая», «алебардическая». Названия подтипов складчатой серьги даны из-за сходств с ассоциируемыми формами предметов.

У самок чаще всего была отмечена серьга типа «сосулька» – в среднем у $48\% \pm 4,7\%$ (здесь и далее Среднее (Mean) $\pm$ Стандартная ошибка (Standard error (SE)), $n = 6$) от всех регистрируемых самок. «Капля» отмечена в среднем у $37\% \pm 8,5\%$ самок. «Складка» была отмечена очень редко – $1\% \pm 0,9\%$. Наряду с этим у самцов, наоборот, чаще всего встречалась «складка» – $41\% \pm 2,0\%$. Серьга типа «сосулька» отмечена в среднем у $30\% \pm 5,9\%$ самцов. «Капля» была определена в среднем у $14\% \pm 5,0\%$ регистрируемых самцов. В среднем у $13\% \pm 6,9\%$ самок и у $15\% \pm 3,0\%$ самцов определение серьги было затруднено

Подтипы складчатой серьги были проанализированы только по самцам, так как за все периоды мониторинга было зарегистрировано только 2 самки с треугольным типом складчатой серьги. При этом они регистрировались 2 года подряд на одних и тех же точках, отдаленных друг от друга более чем на 70 км. «Округлая» форма встречалась в среднем у $28\% \pm 5,3\%$ самцов, имеющих складчатую форму серьги, «треугольная» у $31\% \pm 6,9\%$, «алебардическая» у $42\% \pm 5,9\%$.

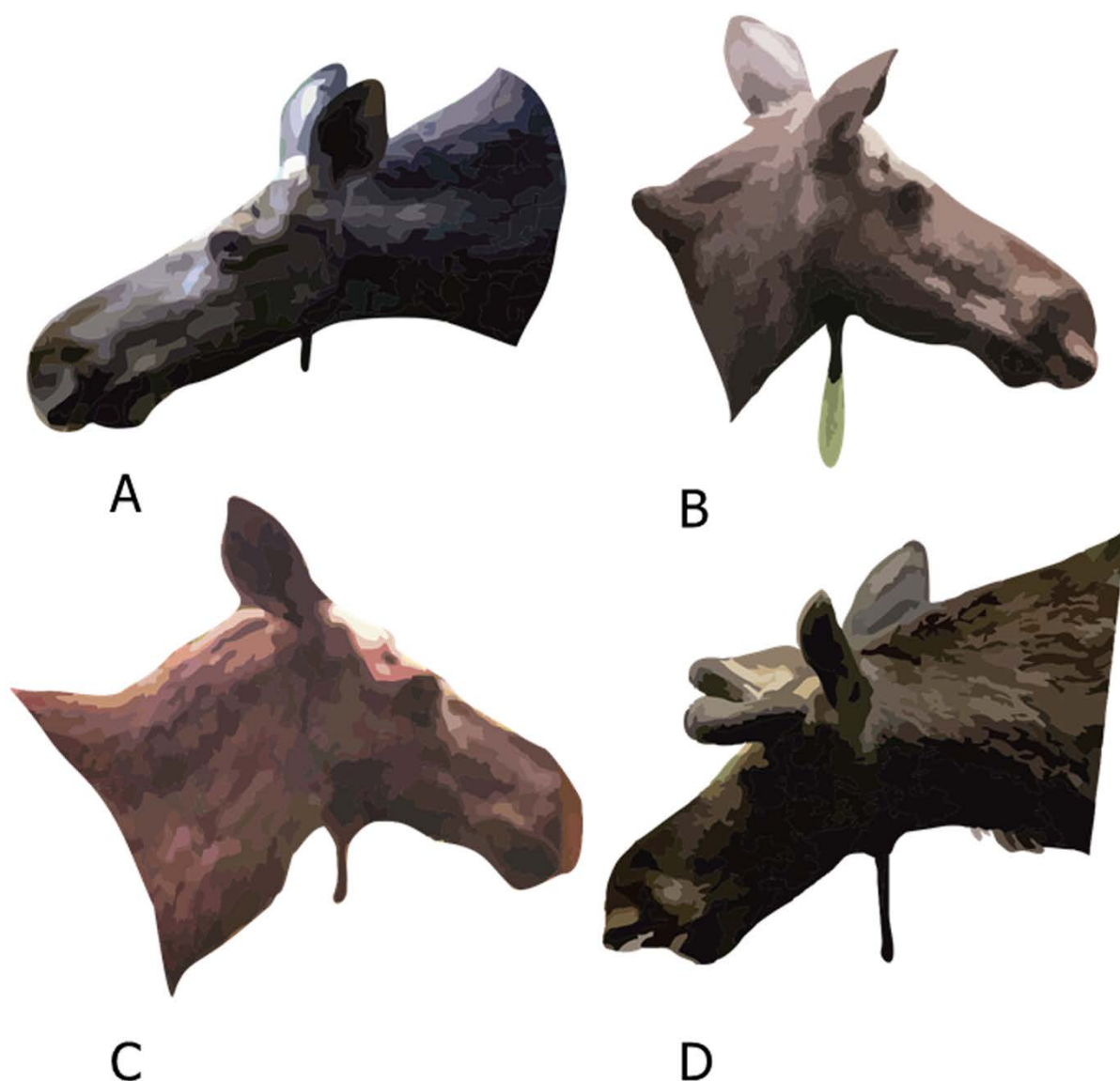


Рисунок 3. Примеры серьги «Сосулька» (A-D) отмеченные на территории Ленинградской области

Большой вклад в описание формы, размеров и особенностей роста серьги внес североамериканский зоолог Тиммерманн, изучая подвиды американского лося, (*A. americanus gigas*, *A.a. andersoni*, *A.a. shirasi*, *A.a. americanus*) в центральном регионе Онтарио, Канада (Timmermann, 1979; Timmermann et. al., 1985). По его выводам более крупную серьгу имеют самцы, при этом с возрастом форма ее меняется, и представленные формы в целом более разнообразны чем у самок. Длинная тонкая серьга может отваливаться, что также отмечал Кнорре Е.П. (1959), а кожный вырост в основании может увеличиваться и становиться более широким и

мешковидным. Сравнивая исследования Тиммерманна с актуальной информацией можно было бы сделать предположение о том, что серьга у самцов в Ленинградской области меняется с возрастом от формы «сосулька», превращаясь в «складку». При этом «алебардическая» серьга наблюдается у быков 6–10 лет, а «треугольная» и «округлая» у быков более старшего возраста. У самок, в свою очередь, либо формируется длинная тонкая серьга, затем отмерзает, превращаясь в «каплю», либо изначально формируется короткая маленькая серьга, позиционируемая автором как «капля», развиваясь после 10 лет в небольшую «складку». Можно предположить, что самок с формой серьги «складка» отмечено крайне мало из-за того, что множество особей не доживают до возраста старше 10 лет. Однако, форма «складки», вероятно, варьирует не только от возраста, но и от места отсечения серьги «сосульки». Отмечено, что «складка» в основании «сосульки» у самцов может появиться уже в 3,5 летнем возрасте, а затем после отпадения у основания представлять треугольную складку не мешковатой, а более оформленной подтянутой формы. Вероятно, редкие случаи регистрации огромной «алебардической» серьги и очень длинной серьги «сосульки» могут быть связаны с тем, что в условиях переменного климата Ленинградской области серьга не всегда отмерзает и отпадает в определенном возрасте.

Говоря о рогах, были выделены следующие субъективные формы: «спичак», «вилочник», «олeneвидный», «цельно-лопатообразный», «двойной (или разделенный) лопатообразный», «смешанный», «переходный», «аномальный». Ниже представлены субъективные характеристики, по которым определялись типы рогов у особей:

- 1) «Спичак» – рог представлен одним отростком (характерен для полутороговых особей);
- 2) «Вилочник» – основной ствол рога как у «спичака», заканчивается двумя короткими отростками (характерен для полутороговых особей);

- 3) «Оленевидный» тип – рога без лопатообразных утолщений (далее утолщение) между основными отростками, характеризуются ограниченным количеством удлинённых (чаще до 5) глазных отростков (an) (Россов R.I. цит. по Северцов, 1951)., на которых происходит (или не происходит) дальнейшее ветвление на короткие отростки, иногда образующие между собой утолщения в разных плоскостях, с прогнозируемым отсутствием лопатообразных утолщений;
- 4) «Лопатообразный» тип – рога со сформированным утолщением между глазными (an) и задними отростками (pn). По материалам наблюдений было выделено 2 формы: «Цельная» – рога имеющие утолщения между всеми глазными отростками an; «Двойная» («Разделенная») – рога со сформированным ветвлением и утолщением на глазном отростке a1, а также с утолщениями между остальными глазными отростками, при этом, без (или с минимальным) утолщением между a1 и a2, захватывающее первый задний отросток p1. В случае если глазной отросток a1 не имеет ветвления, но присутствуют остальные перечисленные свойства, то рога также относятся к типу «двойной лопатообразной формы» (Рис.4).
- 5) «Смешанный» тип – рога, у которых длины глазных отростков (an), от края утолщения между ними, визуально превышают толщину утолщения, формируемую с ними задними отростками (pn), а также в случае если один из рогов имеет некое лопатообразное утолщение, не представленное на втором роге.
- 6) «Переходный» тип – развитые рога с двумя и (или) тремя хорошо выраженными отростками (чаще всего 1 глазничным и 1 задним), однако, отнесение к какому-либо из типов затруднительно из-за высокой вероятности появления любой формы (олeneвидной или лопатообразной) в последующем развитии (характерны для молодых

самцов до 5 лет), характеризующиеся переходным состоянием от простых рогов («спичак», «вилочник») до рогов устоявшейся формы;

- 7) «Аномальный» тип – рога, формирующие изначально несколько отростков из розетки, расходящиеся в разные стороны; или рога, представляющие собой один (или два) очень коротких отростка; или рога, имеющие искривленные (или извилистые) тонкие отростки; или рога типа «Тюльпан», которые представляют собой несколько разнонаправленных отростков (часто противоположно направленных), расходящихся в стороны друг от друга из относительно одной точки штанги рога.

Порядка $23\% \pm 4,7\%$ быков ежегодно были зарегистрированы с лопатообразными рогами, $25\% \pm 4,5\%$ с оленевидными, со смешанными рогами в среднем фиксировалось $15\% \pm 2,6\%$ самцов, переходные рога были отмечены у $8\% \pm 2,1\%$. Ежегодно фиксировалось $18\% \pm 1,8\%$ спичаков и вилочников и $5\% \pm 1,7\%$ быков с аномальными рогами. У $7\% \pm 1,6\%$ быков было затруднено определение рогов вследствие непродолжительной регистрации их в начальный период роста пантов (апрель, май). Лопатообразные рога чаще отмечены в Лужском и Тосненском районах ($31\% \pm 3,9\%$ и $27\% \pm 5,5\%$ соответственно), чем во Всеволожском ($14\% \pm 4,7\%$). Напротив, «спичаки» и «вилочники» чаще регистрировались во Всеволожском районе ($21\% \pm 4,6\%$).

В литературе чаще всего упоминается 2 формы рогов у лося – оленевидная и лопатообразная. Мнения о существовании двух основных типов поддерживаются и используются множеством исследователей (Bubenik, 1973; Тимофеева, 1974; Филонов, 1983; Данилкин, 1999; Боескоров, 2001). Согласно более поздним источникам, оленевидная форма характерна европейскому лосю (*A. alces*), а американскому (*A. americanus*) характерна лопатообразная (Данилкин, 1999; Боескоров, 2001, Филь и Гордиенко, 2009). Однако, есть сведения о том, что у уссурийского (подвид американского, *A.*

americanus cameloides), на рогах не развивается лопатообразное утолщение и количество отростков у взрослых особей ограничено (Кулагин, 1932; Филонов, 1983; Боескоров, 2001; Филь и Гордиенко, 2009).

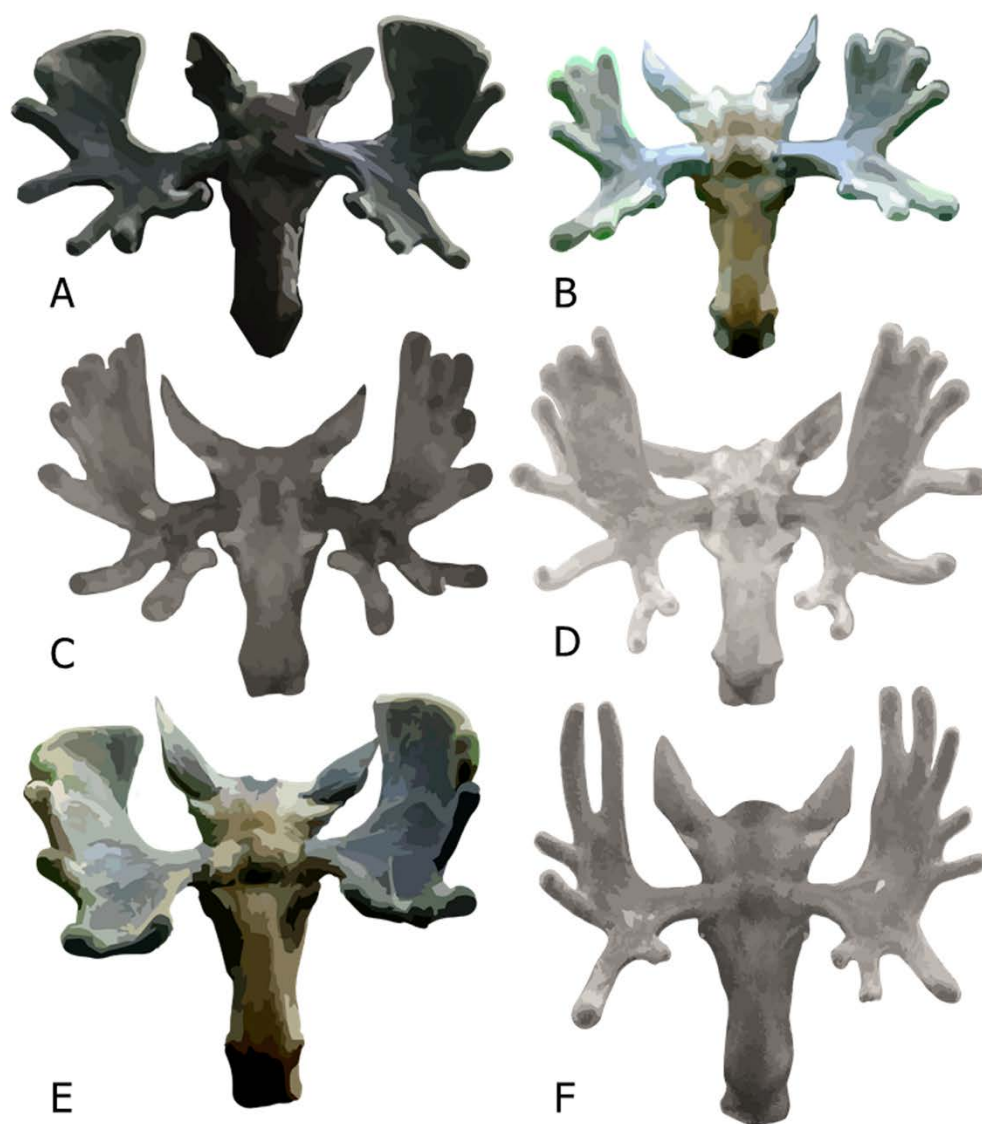


Рисунок 4. Примеры лопатообразных рогов, отмеченные на территории Ленинградской области, на разных этапах развития: А и В – двойная лопата, С, D, E, F – цельная лопата.

Помимо этого, множество источников свидетельствует о наличии других форм, а именно: «спичак» – рога с единственным длинным отростком, «вилочник» или «вилки» – рога с двумя отростками, которые являются скорее возрастным индикатором (Кнорре и Шубин, 1959; Язан,

1987). Также упоминается «смешанная» форма рогов, или «средняя» (orig. «intermediate»), или «промежуточная», когда наблюдатель затрудняется отнести их к «лопатообразной» или «оленовидной» группе рогов (Данилкин, 1999; Engan, 2001; Nygrén et al., 2007; Макарова, 2015). На основании этих данных были выделены аналогичные группы в настоящем исследовании.

По данным настоящих наблюдений, если соотнести всех лосей, не имеющих лопаты, определенных в исследовании как «взрослые», то соотношение оленевидной формы к лопатообразной составит в среднем 3:1. В то же время, соотнеся формы согласно данному в статье определению, результат будет другим – 2,3:3. Называть рога, имеющие 1–2 оформленных отростка оленевидной формой, по мнению автора, ошибочно, так как нет четкого представления о том, сформирует ли особь в более старшем возрасте другую форму рогов (в идеальных условиях дожив до 5–10 возраст).

На примере полученных данных можно отметить, что во Всеволожском районе (ближайшем к Санкт-Петербургу) в среднем фиксируется значительно больше быков молодого возраста с рогами «спицами», «вилками» и аномальной формы. Факторами, способствующими сокращению числа особей с «лопатообразной» формой рогов, могут быть сокращение мест обитания и разнообразной кормовой базы, высокий охотхозяйственный прессинг и участие более молодых самцов в спаривании. То же отмечается различными авторами при вероятном объяснении причин ухудшения физиологического состояния лосей в других частях ареала.

Факторы, влияющие на посещаемость солонцов и популяционные характеристики регистрируемого стада

Посещаемость солонцов (кол-во независимых посещений / фотоловушка-сутки) сильно зависит ($p\text{-value} < 0.01$) от точки мониторинга и района наблюдений. Между точками наблюдений выявлены статистически значимые различия по количеству регистрируемых особей, с чем вероятно и связана напрямую разница в посещаемости. Высокая статистическая значимость

различий получена при сравнении групп солонцов, по-разному удаленных от населенных пунктов и городов (чем дальше, тем больше посещений).

Не выявлено зависимости посещаемости ($p\text{-value} > 0.01$) от категории биотопа и растительных условий биотопа (тип по ПП), в котором расположен солонец, от расстояния до ближайшего соседнего солонца. Также не выявлены статистически значимые различия при анализе групп точек по фактору присутствия крупных хищников и по количеству добытых лосей во время официально разрешенных сроков охоты. Значимые различия в посещаемости между группами с разным возрастом создания солонца также не выявлены.

При сравнении посещаемости групп солонцов, отличающихся по расстоянию до ближайшего непересыхающего водного объекта ($p < 0.01$). Выявлена высокая статистическая значимость различий при сравнении численности регистрируемых самцов по группам площадей биотопов вокруг солонца. При регрессионном анализе численности регистрируемых самок по периодам статистическая значимость различий ($p\text{-value} < 0.05$) отмечена для групп солонцов с разной площадью вырубок. При сравнении групп солонцов с разными характеристиками площадей окружающих биотопов по количеству выявленных самок с сеголетками статистически значимых различий не найдено. У полуторагодовых самок отмечена прямая корреляция с площадью вырубок и молодняков ($r_{\text{month}} = 0.14$, $p\text{-value} < 0.01$).

Для значений зарегистрированных особей обратная линейная корреляция с площадью антропогена отмечена только для взрослых самцов ($r_{\text{month}} = -0.21$, $p\text{-value} < 0.01$). Количество взрослых самцов зависит от площади болот и линий электропередач/газопроводов. Стоит отметить, что при анализе каждой группы биотопов наблюдается специфичность регистрации половозрастных групп, не связанная с общими тенденциями. К примеру, газопроводы и ЛЭП могут быть организованы с учетом специфики местности, не учтенной в исследовании, и эта же специфика местности

влияет на численность лосей, поэтому мы видим всплеск численности в неожиданных местах.

Отмечено, что число регистрируемых полугодовых самцов значимо зависит от количества взрослых самцов ($r_{\text{period}} = 0.65$, $p\text{-value} < 0.01$; $r_{\text{month}} = 0.48$, $p\text{-value} < 0.01$) и, скорее всего, не зависит от числа выявленных самок любой другой группы ($r_{\text{month}} = 0.014$, $p\text{-value} = 0.78$ для группы «взрослые самки»).

По регистрируемой численности самок высокая статистическая значимость различий получена при сравнении солонцов, отдалённых от непересыхающего водного объекта по категориям до 500 м и более 500 метров. При этом для всех остальных половозрастных групп отмечена низкая значимость различий по данному фактору.

Отмечена высокая статистическая значимость различий в соотношении полов (количество регистрируемых самцов/ количество регистрируемых самок) в разные месяцы. Наиболее высокие показатели данного соотношения отмечены в октябре, сентябре и июне.

Отмечено, что различие в посещаемости солонцов имеет высокую значимость при анализе точек мониторинга по соотношению полов без группировки данных. Однако, при делении исходных данных на 3 группы («больше самок» (значения < 1), «больше самцов» (> 1), «одинаково» (1)) отмечена низкая значимость различий между ними. Проведение охоты на том или ином участке, вероятно, значимо не влияет на соотношения регистрируемых особей по полу и возрасту ($p\text{-value} > 0.01$).

При сравнении значений прироста популяции (числа сеголетков от общего количества зарегистрированных за период особей) отмечено, что параметр отрицательно зависит от количества регистрируемых взрослых самцов ($r_{\text{period}} = -0.59$, $p\text{-value} < 0.01$), от соотношения полов ($r_{\text{period}} = -0.47$, $p\text{-value} < 0.01$) и от соотношения особей из репродуктивного ядра ($r_{\text{period}} = -0.51$, $p\text{-value} < 0.01$). Выявлена высокая статистическая значимость различий ($p\text{-value} < 0.01$) в приросте популяции между группами с соотношением полов

<1 (самцов меньше, чем самок), 1 (самцов и самок одинаковое количество), >1 (самцов больше, чем самок)

Согласно результатам, характеристика биотопа и его категория очень опосредованно влияет на посещаемость. Значимое влияние возраста солонца на посещаемость не отмечено, так как сравнивались солонцы разных возрастов (от 1 до 20 лет) с малой выборкой по каждому из возрастов. Разница вероятно существует только между вновь организованным местом минеральной подкормки (1–2 года) и остальными. Численность лосей на территории более значимо влияет на посещаемость.

На участках с несколькими солонцами можно предполагать тенденцию большей посещаемости в местах с меньшим количеством солонцов, но результаты анализа недостаточны, чтобы достоверно сделать вывод об этом. Охота несомненно влияет на численность популяции, но на используемых в исследовании участках проведение охоты на копытных и отстрел максимум 1–2 особей скорее всего не может значимо повлиять на регистрацию животных и посещаемость.

Говоря о данных по месяцам, более значимое различие отмечается опосредованно, так как охота априори приурочена к месяцам (сентябрь–декабрь) с низкой посещаемостью по сравнению с летним периодом. Говоря о факторах остальной антропогенной нагрузки, в некоторых случаях наблюдается зависимость регистрируемой численности только от значения расстояния до городов, а не всех населенных пунктов. В литературе отмечено, что любое постоянно присутствующее беспокойство будет иметь отрицательное воздействие на жизнедеятельность лосей и увеличивать их перемещения (Глушков, 2003, Соколов и Баранов, 2007, Bjørneraas et al., 2011, Harris et al., 2014).

Расстояние до водного объекта, как один из факторов, было выбрано по причине того, что в некоторых Североамериканских исследованиях упоминается различия в посещаемости влажных и сухих естественных солонцов (Beest et al., 2011). В данной работе все солонцы были

организованы в комлевой части осины, однако засоленность и влажность почвы под ним не учитывались. В то же время результаты свидетельствуют в пользу следующего паттерна - чем ближе солонец расположен к воде, тем охотнее и чаще лоси его посещают.

Говоря о влиянии территории вокруг солонцов на структуру и количество регистрируемых особей стоит отметить, что самки с сеголетками проявляют избирательность в использовании территорий, поэтому хорошо выраженной зависимости от какой-либо категории угодий в настоящем исследовании не отмечено. По литературным данным (Timmermann and McNicol, 1988, Stenhouse et al., 1995, Bjørneraas et al., 2012) у этой группы фиксируется наименьшая площадь индивидуального участка обитания и наблюдается некий баланс в использовании кормовых и защитных стаций.

У самцов, в свою очередь, наблюдается нелинейная привязка к водно-болотным угодьям. При этом они, вероятно, избегают фрагментированных территорий (высокая доля ЛЭП) и территорий с высокой антропогенной нагрузкой. Выбор самцами типов среды обитания с преобладанием болот и водной растительности подтверждает гипотезу о выборе ими стаций с оптимальным соотношением защитных условий в летний период и наличием нужного запаса кормов, удовлетворяющих высокие энергетические потребности (Bjørneraas et al., 2012). Наряду с этим, наблюдается зависимость регистрации количества полутороговых самцов от взрослых.

В апреле взрослые стельные самки прогоняют сеголетков прошлого года, которые в свою очередь начинают существовать независимо от самки. Коэффициент соотношения полутороговых (годовалых) особей текущего года к сеголеткам прошлого года близок к 1, что, косвенно, указывает на то, что некоторая часть годовалых особей остается на территории обитания материнских самок и далее.

Также при анализе отмечено, что прирост популяции (процентное соотношение сеголетков от всех особей) выше там, где регистрируется

меньше самцов. Достоверно не отмечена влияние хищничества на посещаемость и количество регистрируемых особей. В свою очередь, присутствие на той или иной территории крупных хищников также может быть следствием отсутствия антропогенной нагрузки. По наблюдениям коллег из Норвегии (Swenson et al. 2007, Dahle et al., 2013), при низкой численности бурые медведи не представляют весомую угрозу для лосей. В то же время в Северной Америке фиксируется особо крупный ущерб от охоты этих хищников на молодняк (Boertje et al., 1988). В отличие от медведей, волки всегда отмечались как основные хищники, нападающие на все половозрастные группы лосей (Павлов 1982, Månsson et al. 2017), при этом кардинально меняющие их поведение. Судя по результатам настоящего исследования, регистрация хищников на точке мониторинга не может быть достоверным индикатором влияния хищничества на численность особей или их биотопическое распределение

ВЫВОДЫ

- 1) По результатам измерений плотности следов жизнедеятельности лоси в осенне-зимний наиболее часто используют зарастающие вырубki 5–20-летнего возраста, сфагновые сосняки и березняки, а также сомкнутые смешанные насаждения с высоким проективным покрытием ивы (*Salix* sp.) и других кормовых растений.
- 2) Созданный и апробированный метод для дешифровки биотопов и классификации пригодности угодий, путем обучения нейросетей на основании данных следовой активности, показал высокий уровень результатов, однако требует значительной доработки.
- 3) Представляется вероятным, что плотность окрыленных форм оленьей кровососки может быть адекватным критерием для оценки использования лосем биотопов, однако, требуются дополнительные исследования для расчета более независимого относительного индекса.
- 4) Телеметрические наблюдения за опытными объектами позволяют с некоторой вероятностью отметить, что лоси в условиях Ленинградской

области ведут сезонно-оседлый образ жизни. Площади участков обитания сезонно отличаются. Перемещения спокойно пасущегося лося не превышают 200 м/ч. Результаты наиболее схожи с Канадскими.

- 5) Лоси посещают искусственные солонцы круглогодично, однако, наиболее активно в мае-августе. Во всех половозрастных группах средняя продолжительность солонцевания близка к получасу. Отмечается высокая активность в темное и сумеречное время суток, при этом пик посещаемости наступает в течение 1–3 часов после заката. Чаще всего лоси посещают солонцы в одиночку (65,9% случаев) или небольшими группами из двух (19,3%) или трех особей (13,1%).
- 6) Посещаемость солонцов лосем на северо-западе РФ имеет циклический характер. В то же время периодичность посещений индивидуально варьирует. Посещаемость солонцов лосем в течение года является фрактальным периодическим процессом, как минимум с двумя частотами. Паттерн цикличности выглядит следующим образом: каждая группа посещений состоит из нескольких (1–11 раз в день) периодов солонцевания в течение 1–5 дней подряд, затем следует перерыв от 10 до 20 дней, затем следует повторение группы посещений. Данный характер солонцевания свойственен большинству особей, постоянно регистрируемых на искусственных солонцах.
- 7) Распределение регистрируемых особей лося по предложенным морфотипам рогов и серьги может быть рассмотрено как одно из качеств, характеризующее состояние и особенности популяции на ограниченной территории. Предложенные формы и типы косвенно сориентированы на возрастные группы и физиологическое состояние особей.
- 8) Больше всего на посещаемость солонцов, численность и половозрастную структуру стада лосей, регистрируемого на солонцах, влияет антропогенная группа факторов, а именно отдаленность от населенных пунктов с численностью более 500 человек. Влияние

лимитирующих факторов (хищничество, кормовая база, промысловая нагрузка), действующих на популяции лосей, на пробных участках по используемым методикам не выявлено. Отмечено, что самцы сильно тяготеют к водно-болотной группе стаций. Расчётный прирост на пробных участках зависит от соотношения полов регистрируемых особей. Посещаемость солонцов, расположенных ближе 500 метров к непересыхающим водным объектам, выше, чем в группе, расположенной дальше.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

Статьи

Седихин Н.В., Масайтис В.В. Посещаемость солонцов лосем (*Alces alces* L.) в весенне-летний период на территории Ленинградской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТУ, 2018. - Вып. 222

Седихин Н. В. Цикличность и индивидуальность в солонцевании лосей, *Alces alces* (Linnaeus, 1758), на территории северо-запада Российской Федерации // Труды Зоологического института РАН. – 2021. – Т. 325. – № 3. – С. 348-363. – DOI 10.31610/trudyzin/2021.325.3.348. – EDN ESYMUB.

Sedikhin N.V. The salt licking activity of the European Moose (*Alces alces* Linnaeus, 1758) in the Leningrad region of Russia: temporal and behavioral aspects. Russian Journal of Theriology, 20(2): 158–172.

Sedikhin N.V., Dmitryukov A.V. Density of Winged Forms of the Deer Ked *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758) in Different Biotopes and Intensity of Infestation of Its Main Host in Leningrad Province // Entomological Review 102, 227–235 (2022).

Приняты к печати после рецензирования

Седихин Н. В. Индивидуальная изменчивость серьги и рогов европейского лося, *Alces alces* (Linnaeus 1758), на территории Ленинградской области по результатам мониторинга с помощью фотоловушек на

искусственных солонцах // Трансформация экосистем. – 2022. – Т. – № ...
– С. ...

В редакции после правок

Седихин Н. В., Разыграев А.В. Влияние биотических и хозяйственно-антропогенных факторов на посещаемость искусственных солонцов и половозрастную структуру стада европейского лося, *Alces alces* (Linnaeus, 1758), в условиях Северо-Запада России // Труды Зоологического института РАН. – 2022. – Т. ... – № ... – С. ...

В работе

Седихин Н.В., Вакуленко А.Ф. Применение искусственных нейронных сетей при моделировании участков обитания европейского лося *Alces alces* (Linnaeus, 1758) на основании осенне-зимних следов жизнедеятельности

Седихин Н.В., Минаев А.Н. Результаты телеметрических наблюдений за лосями *Alces alces* (Linnaeus, 1758) на территории Ленинградской области и Санкт-Петербурга

Тезисы

Седихин Н.В. Опыт использования фотоловушек для выявления индивидуальных особенностей лося (*Alces alces* L.) и учета численности популяции // Чтения памяти А.А. Силантьева, посвящённые 150-летию со дня рождения: Охотничье дело в России. История и современность / Материалы всероссийской конференции, Санкт-Петербург, 4-5 апреля 2018 г. / под ред. В.В. Масайтиса и М.А. Николаевой. – СПб.: СПбГЛТУ, 2018. – 128 с. (С. 87–90.) DOI: 10.21266/SPBFTU.2018.SIL.1

Седихин Н.В. Прижизненные визуально распознаваемые травмы наружных органов и тканей лосей (*Alces alces* L.) как индивидуальные признаки особей // Охотоведение и охотничье хозяйство России и ближнего зарубежья. Современное состояние и перспективы (Чтения памяти А.А. Силантьева) / Материалы всероссийской научно-практической конференции, Санкт-Петербург, 4 июня 2020 г. / под редакцией В. В. Масайтиса, М. А.

Николаевой. – СПб.: СПбГЛТУ, 2020. – 118 с. (С. 82-85) DOI: 10.21266/SPBFTU.2020.SILANTIEV

Седихин Н. В., Дмитриюков А.В. Оленья кровососка (*Lipoptena cervi*) как вредоносный фактор для лесного хозяйства России и современные направления исследований // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве : Материалы IV международной научно-практической конференции молодых ученых, Санкт-Петербург, 11–12 ноября 2020 года. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, 2020. – С. 193-198. – EDN ZVMKLL.

Седихин Н. В., Ирхина Е. С. Сезонные перемещения свободноживущего европейского лося, *Alces alces* (Linnaeus, 1758), снабженного GPS-ошейником Актуальные вопросы лесного хозяйства: материалы V международной молодежной научно-практической конференции, Санкт-Петербург, 11–12 ноября 2021 года / Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, 2021. – С. 88-91. – EDN HTQYRL

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Балашов Ю.С. Изменения численности оленьей кровососки *Lipoptena cervi* (Hippoboscidae) в лесах Северо–Запада России // Паразитология. – 1996. – № 30 (2). – С. 182–184.
2. Боескоров Г.Г. Систематика и происхождение современных лосей. – Новосибирск: Наука, 2001. – 120 с.
3. Буракова О.В. Стоит ли опасаться оленьей кровососки *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae) // РЭТ–Инфо. – 2002. – № 2 (42). – С. 16–19.
4. Верещагин Н.К., Русаков О.С. Копытные Северо–Запада СССР (история, образ жизни и хозяйственное использование). – Ленинград: Наука, 1979. – 309 с.
5. Глушков В.М. Охота как фактор дефицита энергии в организме лося // Вестник охотоведения. – 2003. – Т. 1, № 1. – С. 18–35.
6. Данилкин А.А. Олени (Cervidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. – Москва: ГЕОС, 1999. – 552с.
7. Иванов В.И. О вредоносности оленьей кровососки *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae) в Белоруссии // Паразитология. – 1974. – № 8 (3). – С. 252–253.
8. Иванов В.И. К антропофилии оленьей кровососки *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae) // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1975. – № 4. – С. 491–495.
9. Кнорре Е.П. Экология лося // Тр. Печоро–Илычского гос. Заповедника. – 1959. – № 7. – С. 5–122.
10. Кнорре Е.П., Шубин Г.Г. Определение возраста лося // Труды Печоро–Илычского заповедника. – 1959. – №7. – С. 123–132.
11. Кулагин Н.М. Лоси СССР. – Ленинград: Типография Академии Наук СССР, 1932. – 120 с.
12. Макарова Д. С. Соотношение трофейной оценки европейских и восточносибирских лосей // Аграрная наука Евро-Северо-Востока - 2015. - Т. 46, № 3. - С. 66–70.

13. Павлов М.П. Волк. – Москва: Лесная промышленность, 1982. – 208 с.
14. Попов А.В. Жизненный цикл мух-кровососок *Lipoptena cervi* L. и *Stenopteryx hirundinis* L. (Diptera, Hippoboscidae) // Энтомологическое обозрение. – 1965. – № 44 (3). – С. 573–583.
15. Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. - Москва: Издательство академии наук СССР, 1951. - Т.1. - 172 с.
16. Соколов Н.В., Баранов А.В. Лось и Пресс охоты // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2007. – №1. – С. 406–407.
17. Тимофеева Е.К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). – Ленинград: изд. Ленинград университета, 1974. – 167 с.
18. Филонов К.П. Лось. – Москва.: Лесная промышленность, 1983. – 246 с.
19. Филь В.И., Гордиенко В.Н. Лось Камчатского края. Петропавловск–Камчатский: Камчатпресс, 2009. – 236 с.
20. Юргенсон П.Б., Капланов Л.Г., Кнize А.А. Лось и его промысел (распространение, экология и промысел лосей). – Москва: Типография «Гудок», 1935. – 155 с.
21. Язан Ю.П. Сколько лет лосю? // Охота и охотничье хозяйство – 1987. – № 8. – С.12–13.
22. Ayotte J.B., Parker K.L., Gillingham M.P. Use of Natural Licks by Four Species of Ungulates in Northern British Columbia // Journal of Mammalogy. – 2008. – V. 89, № 4. – P. 1041–1050.
23. Baigas P., Olson R., Nielson R., Miller S., Lindzey F. Modeling seasonal distribution and spatial range capacity of moose in southeastern Wyoming // Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose. – 2010. – V. 46. – P. 89–112.
24. Beest (van) F.M, Rivrud I.M, Loe L.E, Milner J.M, Mysterud A. What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? // Journal of Animal Ecology. – 2011. – V. 80. № 4. – P. 771–785.

25. Bjørneraas K., Solberg E. J., Herfindal I., Moorter B., Rolandsen C., Tremblay J., Skarpe C., Saether B., Eriksen R., Astrup R. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human–altered landscape // *Wildlife Biology*. – 2011. – V. 17. – P. 44–54.
26. Bjørneraas K., Herfindal I., Solberg E.J., Sæther B., van Moorter B. & Rolandsen C.M. Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore // *Oecologia*. – 2012. – V.168. № 1. – P.231–243.
27. Boertje R.D., Gasaway W.C., Grangaard D.V., Kellyhouse D.G. Predation on moose and caribou by radiocollared grizzly bears in east central Alaska// *Canadian Journal of Zoology*. – 1988. – V. 66. – P. 2492–2499.
28. Bubenik A. B. Hypothesis concerning the morphogenesis in moose antlers // *Proceedings of the North American Moose Conference and Workshop*. - 1973. - V. 9. - P. 195–231.
29. Courtois R., Dussault C., Potvin F., Daigle, G. Habitat Selection by Moose (*Alces Alces*) in Clear–Cut Landscapes // *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*. – 2002. – V. 38. – P. 117–192.
30. Dahle B., Wallin K., Cederlund G., Persson I. L., Selvaag L. S. and Swenson J. E. Predation on adult moose *Alces alces* by European brown bears *Ursus arctos* // *Wildlife Biology* - 2013. - V.19, №2. - P. 165–169.
31. Engan J. H. Changes in the relationship between palmate and cervine antlers in moose (*Alces alces*) in southeastern Norway // *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*. – 2001. – V. 37. – P. 79–88.
32. Fraser D., Hristienko H. Activity of moose and white–tailed deer at mineral springs // *Canadian Journal of Zoology*. – 1981. – V. 59, № 10. – P. 1991–2000.
33. Gillingham M. P., Parker K. L. The importance of individual variation in defining habitat selection by moose in Northern British Columbia // *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*. – 2008a. – V. 44. – P. 7–20.

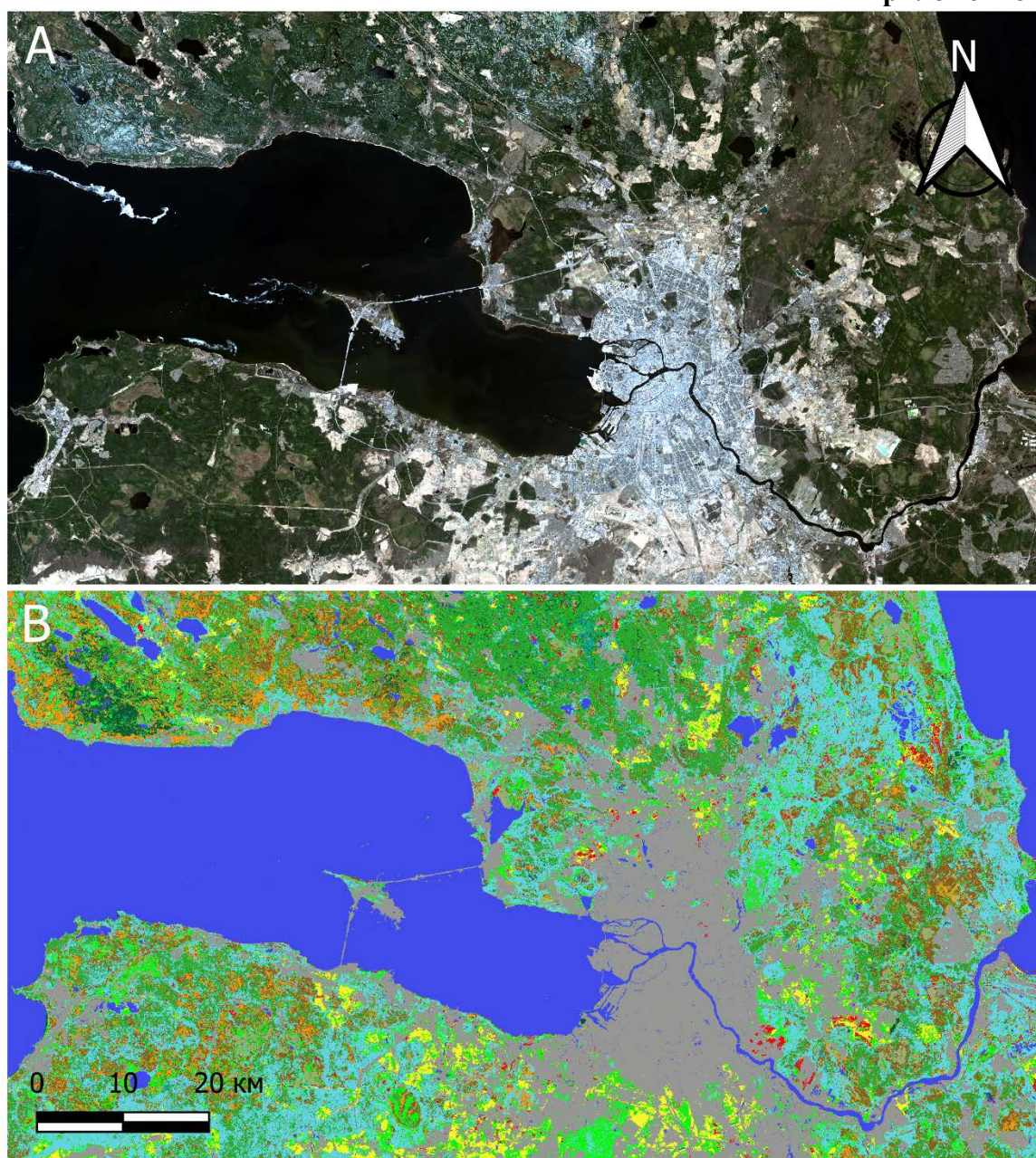
34. Gillingham M. P., Parker K. L. Differential habitat selection by moose and elk in the Besa–Prophet area of Northern British Columbia // *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*. – 2008b. – V. 44. – P. 41–63.
35. Gregory T. Home range estimation / In A. Fuentes (Ed.), *The International encyclopedia of primatology*. – John Wiley & Sons Inc., 2017. – P. 1 – 4.
36. Harris G.M., Nielson R.M., Rinaldi T., Lohuis T. Effects of winter recreation on northern ungulates with focus on moose (*Alces alces*) and snowmobiles // *European Journal of Wildlife Research*. – 2014. – V. 60. – P. 45–58.
37. Hayne D. W. Calculation of size of home range // *Journal of Mammalogy* - 1949. - V.30.- P.1–18. Gregory, 2017
38. Jacqmain H., Dussault C., Courtois R., Bélanger L. Moose–habitat relationships: integrating local Cree native knowledge and scientific findings in northern Quebec // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2008. – V. 38, № 12. – P. 3120–3132.
39. Jordan P.A., Botkin D.B., Dominski A.S., Lowendorf H.S. and Belovsky G.E. Sodium as a critical nutrient for the moose of Isle Royale // *Proceedings of the North American Moose Conference Workshop*. - 1973.- V.9. - P.13–42.
40. Madslien K., Ytrehus B., Viljugrein H., Solberg E.J., Bråten K.R., Myrseth A. Factors affecting deer ked (*Lipoptena cervi*) prevalence and infestation intensity in moose (*Alces alces*) in Norway // *Parasites and Vectors*. – 2012. – V. 5. – P. 251.
41. Månsson J., Andrén H., Sand H. Can pellet counts be used to accurately describe habitat selection by moose *Alces alces*? // *European Journal of Wildlife Research*. – 2011. – V. 57. – P. 1017–1023.
42. Månsson J., Prima M.C., Nicholson K.L., Wikenros C., Sand H. Group or ungroup – moose behavioural response to recolonization of wolves // *Frontiers Zoology*. – 2017. – V. 14, № 10.

43. McLaren B. E., Taylor S., Luke S. H. How moose select forested habitat in Gros Morne National Park, Newfoundland // *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*. – 2009. – V. 45. – P. 125–135.
44. Mohr C. O. Table of Equivalent populations of North American small mammals // *American Midland Naturalist*. – 1947. – V. 37. – P. 223–249.
45. Nygrén T., Pusenius J., Tiilikainen R., Korpelainen J. Moose antler type polymorphism: age and weight dependent phenotypes and phenotype frequencies in space and time // *Annales Zoologici Fennici*. – 2007. – V. 44, № 6. – P. 445–461.
46. Osko T.J., Hiltz M.N., Hudson R.J., Wasel S.M. Moose Habitat Preferences in Response to Changing Availability // *The Journal of Wildlife Management*. – 2004. – V. 68, №3. – P. 576–84.
47. Paakkonen T. Ecophysiology of the deer ked (*Lipoptena cervi*) and its hosts/ In: Pasanen P., Vornanen M., Peiponen K. (eds). *Dissertations in Forestry and Natural Sciences* №66. – Joensuu. Publications of the University of Eastern Finland, 2012. – 83 pp.
48. Paakkonen T., Nieminen P., Roininen H., Mustonen A.M. Salt licks do not increase local densities of the deer ked, *Lipoptena cervi*, an abundant ectoparasite of cervids // *Medical and Veterinary Entomology*. – 2014. – V. 28, № 3. – P. 307–313.
49. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2021. Available at: <https://www.R-project.org/>.
50. Rea V.R., Hodder D.P. and Child K.N. Year-round Activity Patterns of Moose (*Alces alces*) at a Natural Mineral Lick in North Central British Columbia, Canada // *Canadian wildlife biology and management*. – 2013. – V. 1, № 1. – P. 36–41.
51. Risenhoover K.L., Peterson R.O. Mineral licks as a sodium source for Isle Royale moose // *Oecologia*. – 1986. V. 71. – P. 121–126.

52. Stenhouse G., Latour P., Kutny L., Glover G. Productivity, Survival, and Movements of Female Moose in a Low-Density Population, Northwest Territories, Canada. // Arctic. – 1995. – V. 48, № 1224.
53. Swenson J.E., Dahle B., Busk H., Opseth O., Johansen T., Söderberg A., Wallin K., Cederlund G. Predation on Moose Calves by European Brown Bears // The Journal of Wildlife Management. – 2007. – V. 71, № 6. – P. 1993–1997.
54. Timmermann H.R. Morphology and anatomy of the moose (*Alces alces*) bell and its possible functions / A Thesis for the degree of Master of Science. - Lakehead University: Department of biology. Thunder Bay, Ontario, 1979. - 90 p.
55. Timmermann H.R., Lankester M.W., Bubenik A.B. Morphology of the bell in relation to sex and age of moose (*Alces alces*) // Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose. – 1985. - V. 21. - P. 419–446.
56. Timmermann H.R., McNicol J.G. Moose habitat needs // The Forestry Chronicle. – 1988. – V.64. – P.238–245.

ПРИЛОЖЕНИЯ

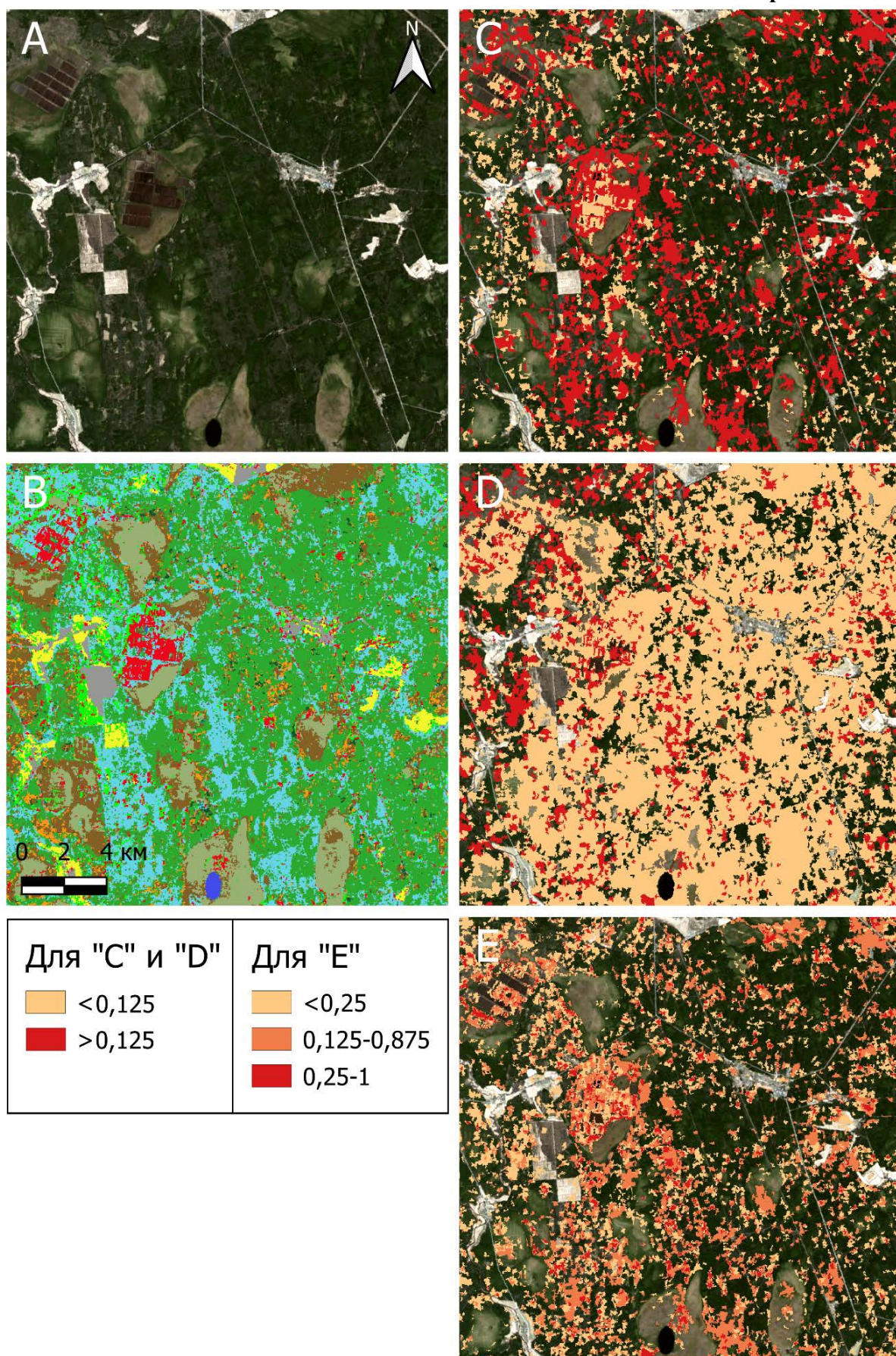
Приложение 1



Цветовые обозначения биотопов

Битые пиксели	Увлажненный лиственный лес
Сухой или свежий ельник	Увлажненный сосняк
Водный объект	Антропоген
Вырубка	Сухой или свежий лиственный лес
Сухой или свежий сосняк	Увлажненный ельник
Молодняк	Болото
	Поля

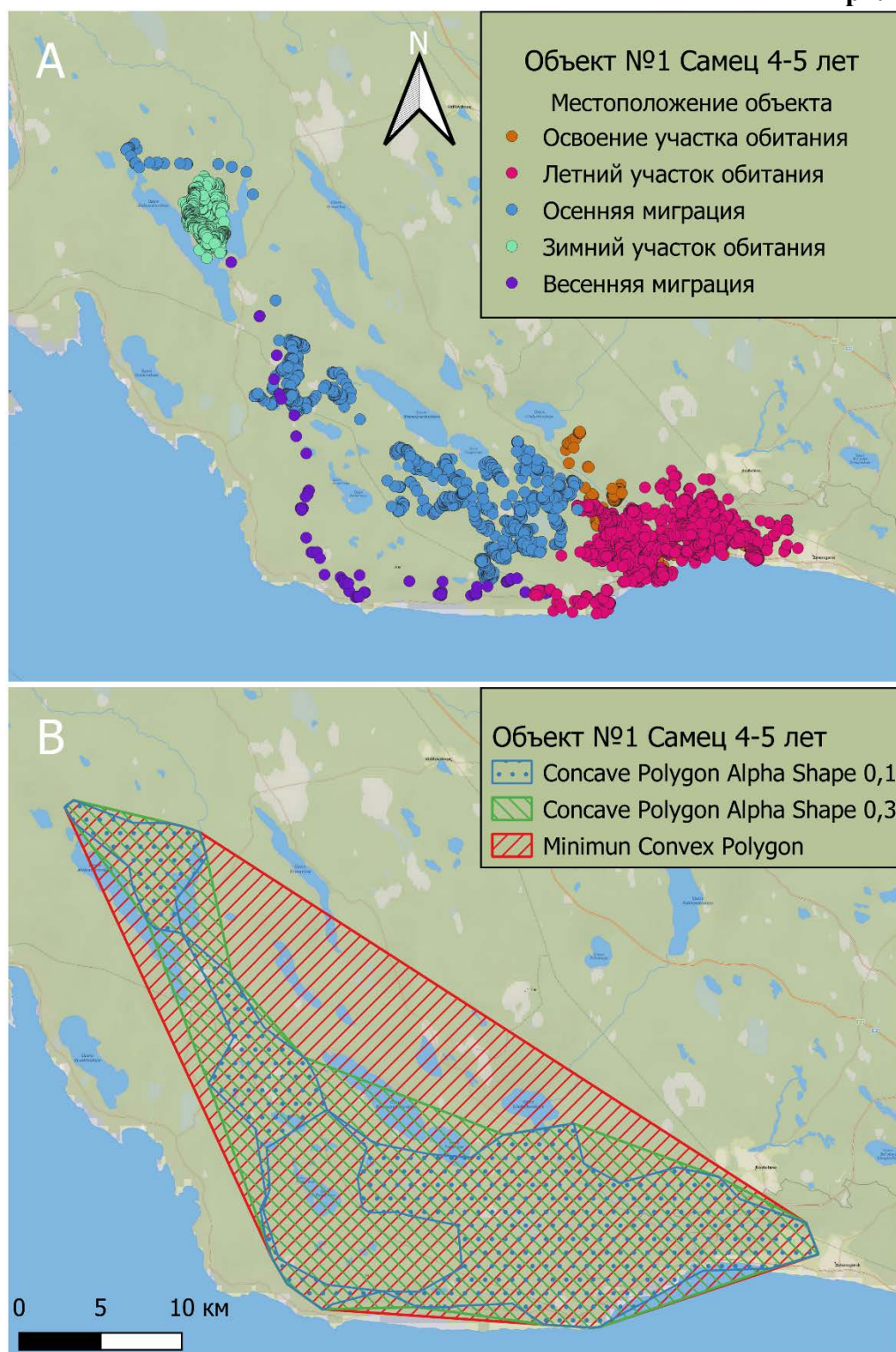
Приложение 1. А – оригинал снимка Landsat 8 (каналы RGB); В – результат обучения нейросети – схема биотопов для территории Санкт-Петербурга и окрестностей.



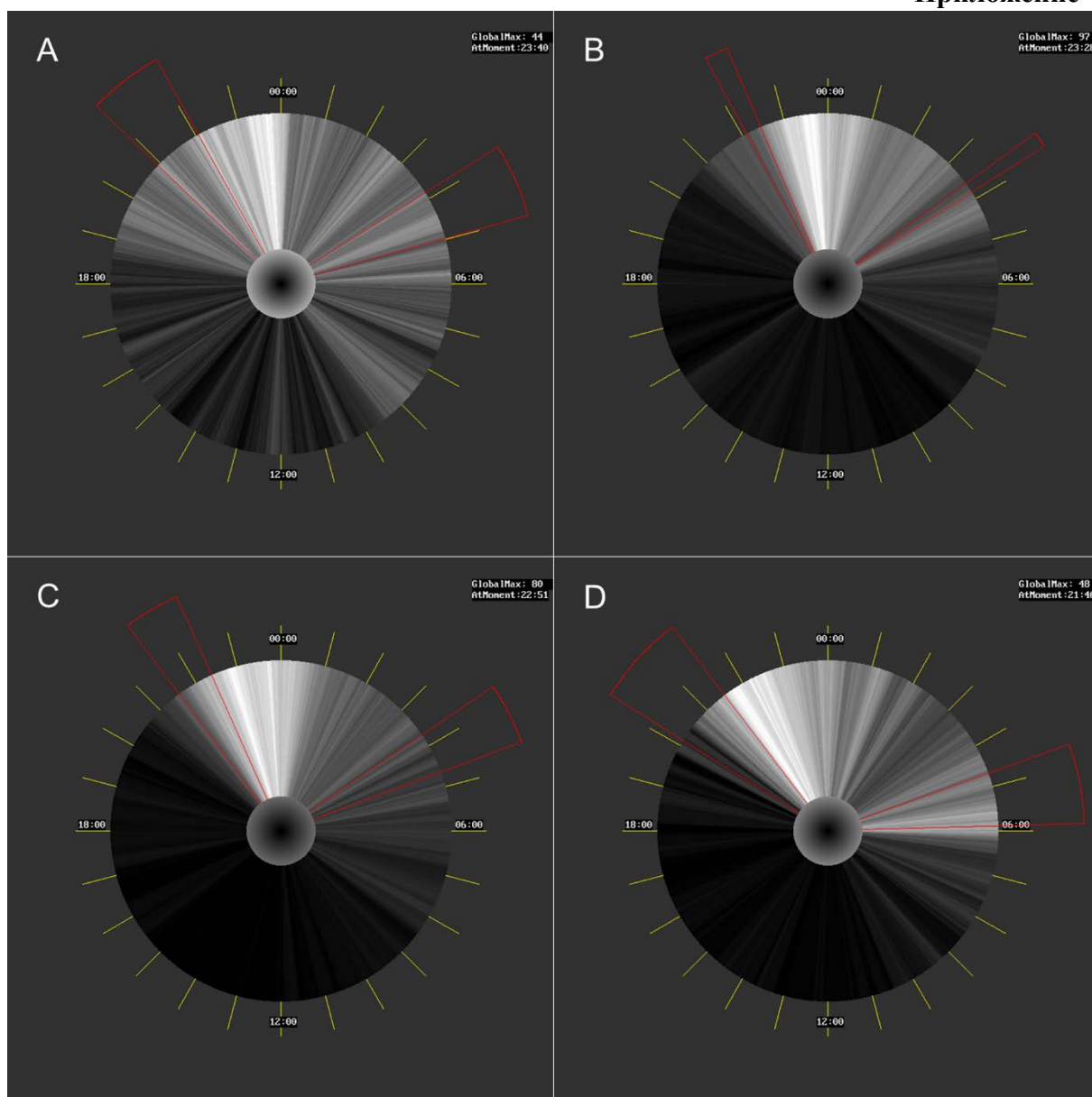
Приложение 2. Примеры индексных карт для территории в окрестностях Лисино-Корпус (Ленинградская область). А – оригинал снимка Landsat; В – схема биотопов (обозначения

как в приложении 1); С – индексная схема по данным о плотности кучек экскрементов; D – плотности окрыленных форм *Lipoptena cervi*; E – суммарная индексная схема по данным обоим следов жизнедеятельности.

Приложение 3



Приложение 3. А – сведения о местоположениях взрослого самца, снабженного GPS-датчиком в период с 16.04.21 по 1.08.22; В – схемы участка обитания, обрисованные разными методами.



Приложение 4. Графики суточной активности лосей на искусственных солонцах для мая (A), июня (B), июля (C), августа (D). «Global max» – максимально зарегистрированное количество пересечений (присутствия лосей на солонце) в точке времени «At moment».