



УДК 599.6.73, 574.2, 574.3

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

Н.В. Седихин^{*1, 2} и А.В. Разыграев¹

¹ Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: Nickolai.Sedikhin@zin.ru, sedoi1995@mail.ru

² Санкт-Петербургский государственный Лесотехнический университет им. С.М.Кирова, Институтский пер., д. 5. литер У, 194021, Санкт-Петербург, Россия

Представлена 11 апреля 2022; после доработки 2 августа 2022; принята 6 сентября 2022.

РЕЗЮМЕ

Проведена оценка связи посещаемости искусственных солонцов европейским лосем, *Alces alces* (Linnaeus, 1758), с биотическими и хозяйственно-антропогенными факторами на территории Ленинградской области. При анализе были использованы сведения о посещаемости 19 мест минеральной подкормки, полученные с помощью автоматических фото-видеорегистраторов (фотоловушек). Среди биотических факторов, оказывающих значимое влияние на посещаемость, выявлены отдаленность солонца от непересыхающего водного объекта и биотопическая формация по живому напочвенному покрову. Среди хозяйственно-антропогенных факторов – отдаленность солонца от населенных пунктов с численностью населения более 500 человек. Аналогично оценивалась связь половозрастной структуры регистрируемого стада с факторами из тех же категорий. Помимо этого, оценивалось влияние регистрируемой численности различных половозрастных групп друг на друга. Установлена значимая зависимость регистрации взрослых самцов от площади водно-болотных угодий и линейных объектов (ЛЭП и газопроводы), расположенных в границах 1,500 га вокруг солонца, а также от отдаленности от населенных пунктов. Установлена значимая зависимость регистрации полутораговых самцов от площади водно-болотных угодий вокруг солонца и количества регистрируемых взрослых самцов. Отмечена значимая зависимость количества регистрируемых взрослых самок от отдаленности солонца от непересыхающего водного объекта. В то же время, влияние какой-либо из групп биотопов на регистрируемую численность самок не подтверждено. Расчётный прирост на пробных участках зависел от соотношения полов регистрируемых особей. Влияние лимитирующих факторов (хищничество, кормовая база, промысловая нагрузка), действующих на популяции лосей, на пробных участках по используемым методикам не выявлено.

Ключевые слова: антропогенная нагрузка, биотоп, лось, половозрастная структура, солонец, фактор, фотоловушка, хищничество

Influence of biotic and economic-anthropogenic factors on the attendance of artificial salt licks and the sex-age structure of the flock of the European moose, *Alces alces* (Linnaeus, 1758), in the conditions of the North-West of Russia

N.V. Sedikhin^{*1, 2} and A.V. Razygraev¹

* Corresponding author / Автор-корреспондент

¹ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: Nickolai.Sedikhin@zin.ru, sedoi1995@mail.ru

² Saint-Petersburg State Forest Technical University named after S.M. Kirov, Institutskiy per., 5. lit. U, 194021, Saint-Petersburg, Russia.

Submitted April 11, 2022; revised August 2, 2022, accepted September 6, 2022.

ABSTRACT

The relationship between the attendance of artificial salt licks by European moose, *Alces alces* (Linnaeus, 1758), and biotic and economic-anthropogenic factors in the territory of the Leningrad Province was assessed. Data on the attendance of 19 mineral feeding sites obtained from automatic photo-video recorders (camera traps) were used in the analysis. Among the biotic factors that have a significant impact on attendance, the remoteness of the salt lick from the perennial water pool and the category of biotope according to the ground cover were revealed. Among the economic and anthropogenic factors – the remoteness of the salt lick from settlements with a population of more than 500 people. Similarly, the relationship between the sex-age structure of the registered moose flock with factors from the same categories was assessed. In addition, the effect of the recorded numbers of different sex-age groups on each other was assessed. A significant dependence of the registration of adult males on the area of wetlands and linear objects (power lines and gas pipelines) located within the boundaries of 1500 ha around the salt lick, as well as on remoteness from settlements, has been established. A significant dependence of the registration of yearling males on the area of wetlands around the salt lick and the number of registered adult males was established. A significant dependence of the number of registered adult females on the remoteness of the salt licks from a perennial water pool was noted. At the same time, the effect of any of the habitat groups on the recorded number of females has not been confirmed. Estimated population growth in sample areas depends on the sex ratio of registered individuals. The influence of limiting factors (predation, feed availability, hunting press) acting on moose populations in sample areas according to the methods used has not been revealed.

Key words: human pressures, biotope, moose, sex-age structure, salt lick, factor, camera trap, predation

ВВЕДЕНИЕ

Лось – коренной обитатель тайги. Основными лимитирующими факторами для популяции лосей, по мнению многих ученых, является наличие корма, уровень хищничества и промысловой нагрузки (Кулагин [Kulagin] 1932; Юргенсон и др. [Jurgenson et al.] 1935; Кнорре [Knorre] 1959; Тимофеева [Timofeeva] 1974; Верещагин и Русаков [Vereshchagin and Rusakov] 1979; Филонов [Filonov] 1983; Данилкин [Danilkin] 1999; Глушков [Glushkov] 2003a). Данные факторы являются основополагающими для определения экологической ниши вида в масштабах всего ареала. Их удобно использовать для прогноза колебаний численности в масштабах областей и субъектов федерации (Петросян и др. [Petrosyan et al.] 2009; Панченко и др. [Panchenko et al.] 2020).

На Северо-Западе России во второй половине XX века проведено достаточно много исследований по экологии и поведению лося.

Множественные источники свидетельствуют о территориальной предрасположенности особей к индивидуальным участкам обитания, но чаще всего площадь и структура таких участков не постоянна (Кнорре [Knorre] 1959; Тимофеева [Timofeeva] 1974; Gillingham and Parker 2008; Bjørneraas et al. 2012). В разных частях ареала наблюдается сезонная и половозрастная вариабельность размеров индивидуальных участков обитания (Cederlund and Okarma 1988; Cederlund and Sand 1994; Данилкин [Danilkin] 1999; Garel et al. 2008; Филь и Гордиенко [Fil and Gordienko] 2009; Beest et al. 2011; Joly et al. 2016).

Многие ученые отмечают значимость доступности минеральных кормов в распределении и поведении крупных травоядных (Jordan et al. 1973; Ayotte et al. 2008; Паничев [Panichev] 2011; Lavelle et al. 2014), однако литофагия лося на Северо-Западе РФ изучена недостаточно. В частности, малоизученным остается влияние искусственных солонцов на формирование индивидуальных участков обитания.

Охотоведы-практики солидарны во мнении, что использование лосями мест минеральной подкормки становится популяционной особенностью, характерной для участков, где реализуется данное биотехническое мероприятие. Схожая ситуация просматривается в использовании лосями засоленных крупных луж, которые получают в результате очистки крупных автомагистралей от снега и льда с помощью солей натрия. При этом авторы одного из исследований отмечают, что лоси используют только те «соляные ванны» («salt pannes»), которые находятся в границах их участка обитания (Laugian et al. 2008). Нередко выход крупных копытных на шоссе по причине солонцевания приводит к плачевным последствиям, в том числе и для человека (Leblond et al. 2007; Klassen and Rea 2008).

На актуальных (Фауна Ленобласти [Fauna Lenoblasti] 2022) и исторических примерах (Русаков [Rusakov] 1967; Тимофеева [Timofeeva] 1974) наблюдается неоднородность численности и половозрастного состава групп лосей на разных участках исследуемой территории. Целью данного исследования было определение связей посещаемости мест минеральной подкормки, численности и половозрастной структуры стада лосей, определяемых на основании наблюдений на искусственных солонцах, с природными условиями и хозяйственно-антропогенными особенностями условно ограниченных (отдаленных друг от друга) участков местности.

В задачи исследования входила проверка следующих конкретных гипотез: 1) влияет ли категория и тип растительности в биотопе, где организован солонец, на посещаемость солонца; 2) влияет ли возраст организации солонца на посещаемость; 3) влияет ли проведение охоты на территории вокруг точек наблюдения на численность регистрируемых лосей и посещаемость солонцов; 4) влияет ли площадь различных категорий биотопов вокруг солонца на численность регистрируемых лосей и посещаемость; 5) влияет ли регистрация крупных хищников и кабанов на число регистрируемых особей лося разных половозрастных групп; 6) влияет ли соотношение половозрастных групп на посещаемость солонцов той или иной половозрастной группой; 7) влияет ли количество сеголетков прошлого года на количество

регистрируемых полутороговых особей текущего года. Также в рамках исследования была задача – оценить влияние полового и возрастного соотношений регистрируемых особей на расчетную продуктивность местного стада. Половозрастные соотношения были соотнесены между собой по месяцам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследуемая территория

Исследование было проведено на Северо-Западе России в Ленинградской области. В ее границах расположены разные фитогеографические районы, относящиеся к двум основным зонам – южнобореальной и гемибореальной (Сенников [Sennikov] 2005). Лесорастительные условия территории типичны для обитания лосей. Дробление участков территории чаще всего происходит за счет крупных автомобильных дорог, которые являются опасной преградой для передвижения крупных млекопитающих. Обособленные участки местности неравномерно освоены хозяйственной деятельностью, имеют разную антропогенную нагрузку и разный уровень развития инфраструктуры. По разным оценкам численность лосей на территории составляет 18–21 тыс. особей. Общее количество искусственных солонцов на территории области неизвестно.

Исследование проведено на 11 пробных участках, расположенных друг от друга на расстоянии более 10 км во Всеволожском (3), Тосненском (1) и Лужском (7) районах. Территории, на которых проведено исследование, арендуют 3 охотпользователя (ВРООиР, ЛООиР, ЛУО-ОХ), в полном объеме выполняющие мероприятия по ведению охотхозяйственной деятельности, охране и контролю использования объектов животного мира в соответствии с законодательством РФ. На каждом из участков наблюдение проводилось на 1–4 искусственных солонцах, всего мониторинг проведен в 19 обособленных местах минеральной подкормки. Каждый солонец представляет собой заполненное каменной солью (NaCl) углубление или полость в высоком пне или поваленном стволе дерева, чаще всего осины (*Populus tremula*). Расстояние между ближайшими друг к другу солонцами на участках варьировало от 390 до 2460 м. Выбор точек мо-

нитинга был определен возможностью постоянной (раз в месяц) проверки и обслуживания камер-фотоловушек, а также заинтересованностью арендаторов в проведении данного исследования. Большая часть исходных данных была получена самостоятельно Седихиным Н.В. при поддержке сотрудников охотпользователей.

Характеристики мониторинга

Всего были проанализированы 42 периода мониторинга (сумма периодов наблюдений по каждому солонцу) (период наблюдения по одному солонцу – от 4 до 12 месяцев). Количество активных фотоловушко-суток составило 8477 дней. Сумма активных месяцев, в течение которых велся мониторинг, по всем солонцам составила 330 мес. Мониторинг в основном был приурочен к месяцам, в которые отмечена активная посещаемость солонцов – с апреля по ноябрь. Период наблюдений приурочен к биологическому циклу лосей и начинался в апреле текущего года, а завершался в марте следующего года.

Анализируемые факторы

Для каждой из точек наблюдения были оценены следующие факторы, объединенные в группы:

1. Биотопические особенности точки наблюдения. К ней относились характеристики биотопа, в котором организован искусственный солонец (лес, редина, опушка, «открытый» и «закрытый» комплекс трансформированных угодий); тип древесной растительности в биотопе по преобладающей породе (ПП) (ельник, березняк, сосняк); тип растительности в биотопе по живому напочвенному покрову (ЖНП) (кисличная формация, сфагново-болотная формация, травяная формация, черничная формация).

2. Биотопические особенности территории вокруг точки наблюдения. К данной группе факторов относятся значения площадей (га) по 5 группам биотопов (антропоген – площадь населенных пунктов и дорог регионального и федерального значения; болота – площадь верховых и переходных болот, заболоченных долин ручьев и рек/берегов озер, сосняков сфагново-болотной формации; вырубki – площадь молодняков и участков, пройденных рубкой не

более 20 лет назад, зарастающих полей сельскохозяйственных угодий; поля – площадь культивируемых открытых участков (сенокос, пашня, культуры); линейные объекты – площади ЛЭП и газо/нефтепроводов), а также расстояние до ближайшего непересыхающего водного объекта (м). Площади биотопов были рассчитаны в зоне 1,5 тыс. га, равноудаленной вокруг солонца. Площади и расстояния были рассчитаны по космоснимкам, предложенным в программе Google Earth Pro, ориентируясь на таксационные описания и пешую рекогносцировку местности участков. Точность полученных данных достаточна для выявления регрессионных трендов. В свою очередь точки мониторинга по отношению к непересыхающим водным объектам были разделены на 2 группы – «до 500 м» и «более 500 м» – для проверки более обобщенной гипотезы.

3. Охотхозяйственная деятельность. К данной группе факторов относится «возраст» искусственного солонца (лет); расстояние до ближайшего соседнего искусственного солонца (м); количество солонцов (шт.) на экспериментальном участке, но не более 5000 м между крайними солонцами; проведение охоты (да/нет) и количество добытых особей (шт.) на экспериментальном участке. Вся информация получена от уполномоченных представителей охотпользователя, на территории охотничьего хозяйства которого проведены исследования.

4. Антропогенная нагрузка. К данной группе факторов относится 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). Информация о расстоянии получена с помощью сервиса Google Earth Pro, информация о численности населенных пунктов уточнена на сайте Wikipedia [Settlements of the Leningrad Province] 2022).

5. Видовой состав крупных млекопитающих точки мониторинга. Данная группа состоит из двух показателей: присутствие (да/нет) и количество особей (шт.), рассчитанные по видам крупных млекопитающих – медведь (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758), волк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758), кабан (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758), регистрируемых на точках мониторинга.

Зависимые переменные

1. Характеристики мониторинга. В данную группу включено количество фотоловушка-суток по месяцам и периодам наблюдений и количество так называемых «независимых посещений» (Rea et al. 2013). Под независимым посещением подразумевается посещение искусственного солонца одним лосем или группой (самкой с сеголетками) лосей для удовлетворения минерального голода, отличающееся от предыдущего посещения индивидуальностью особи или перерывом в солонцевании более 30 мин. Перерыв определяется отсутствием особей в кадре фотоловушки (Седихин [Sedikhin] 2021a, 2021b). Эти данные использовали далее для расчета посещаемости в единицу времени (см. ниже).

2. Характеристики стада. В данной группе переменных были рассчитаны значения регистрируемых особей по периодам и месяцам. Расчет был проведен по следующим половозрастным группам: общее количество регистрируемых особей, взрослые самцы, полуторагодовалые (годовалые) самцы, взрослые самки (все), взрослые самки с сеголетками, полуторагодовалые (годовалые) самки, сеголетки. Были рассчитаны следующие значения: прирост популяции (доля сеголетков от всего стада (количество разных регистрируемых особей за период наблюдения, рассчитано только для периода расчета «год»)), соотношение полов (все ♂ / все ♀, не учитывались сеголетки), соотношение взрослых особей и полуторагодовых. Для точек мониторинга, на которых наблюдение велось несколько лет подряд, было рассчитано соотношение полуторагодовых особей текущего года к сеголеткам прошлого года. Индивидуальность и половозрастная принадлежность особей была определена по морфологическим и косвенным признакам, основными из которых являются рога/панты, серьга, визуально идентифицируемые травмы органов и тканей, особенности линьки и присутствие сеголетков (Седихин [Sedikhin] 2020, 2021a, 2020b).

Основные материалы с информацией о расположении солонцов, характеристикой их посещаемости, характеристикой представленных на близлежащей территории биотопов, некоторые графические материалы и объемы

выборки по предлагаемым к ознакомлению рисункам доступны в виде .kmz, .tiff, .txt, и .xlsx файлов на веб-сервисе для хостинга GitHub по ссылке github.com/SedikhinNick/Salt_licks_Supplementary

Здесь и далее представлены несколько положений, ориентируясь на которые будет вестись изложение результатов и обсуждение. В первую очередь исходили из положения о том, что лоси при удовлетворяющих их условиях окружающей среды ведут оседлый образ жизни, т. е. держатся на ограниченном участке территории. Можно считать, что регистрация особей на солонцах свидетельствует о пребывании в течение некоторого времени этих же особей на неопределенно близком расстоянии к данной точке. Посещение солонцов одними и теми же особями с разной частотой (Седихин [Sedikhin] 2021a) свидетельствует о некотором периодичном постоянстве в использовании территории особями, что в свою очередь подтверждается данными телеметрии и троплений (Зайцев [Zaitsev] 2017). Пока невозможно дать точный прогноз, характеризующий пространственно-временное распределение лосей вокруг солонца, но, ориентируясь на их посещаемость и половозрастную принадлежность, можно проанализировать их взаимоотношения с детерминированными условиями, характерными для той или иной точки наблюдения. Аналогична ситуация с остальными крупными млекопитающими. При регистрации того или иного вида потенциально предполагается, что особи этого вида могут в любой момент находиться на территории вокруг солонца.

Методы анализа

Группы факторов анализировали в масштабе месяцев и периодов наблюдений. Авторы рассчитали относительное количество зарегистрированных особей по половозрастным группам методом деления на количество фотоловушка-суток в текущем месяце (или периоде наблюдений), таким образом приведя показатель в формат количества особей в единицу времени (фотоловушка-сутки). Посещаемость также определяли относительным показателем количества независимых посещений в единицу времени.

Для решения поставленных задач использовали регрессионную линейную модель дис-

персионного анализа (ANOVA), реализованную в языковом пространстве R (R Core Team 2021). Основным критерием подтвержденного влияния того или иного фактора являлась низкая вероятность полученного результата при условии справедливости гипотезы об отсутствии различий между группами ($P > F$) < 0.01 или $p\text{-value} < 0.01$). Чтобы уменьшить влияние отклонений от нормального распределения на результат статистической обработки, исходные данные предварительно по возможности логарифмировали с использованием натурального логарифма. Также использовали тест Краскела–Уоллиса и попарные сравнения по критерию Данна с поправкой Холма–Бонферрони (Pohlert 2014). Помимо оценки статистической значимости различий между группами, были рассчитаны значения линейной корреляции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Посещаемость солонца

Посещаемость солонцов (количество независимых посещений / фотоловушка-сутки) сильно зависит ($p\text{-value} < 0.01$) от точки мониторинга и района наблюдений. Низкие p -значения (высокая статистическая значимость различий) получены при сравнении групп солонцов по посещаемости с разным количеством зарегистрированных особей (чем больше выявлено особей, тем больше посещений). Высокая статистическая значимость различий получена при сравнении групп солонцов, по-разному удаленных от населенных пунктов и городов (чем дальше, тем больше посещений). Между сфагново-болотной группой типа растительности биотопа солонца по ЖНП и остальными группами наблюдается высокая значимость различий по количеству посещений (Рис. 1А). Посещаемость экспериментальных участков значимо различается в зависимости от количества солонцов на участке.

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 количеству добытых

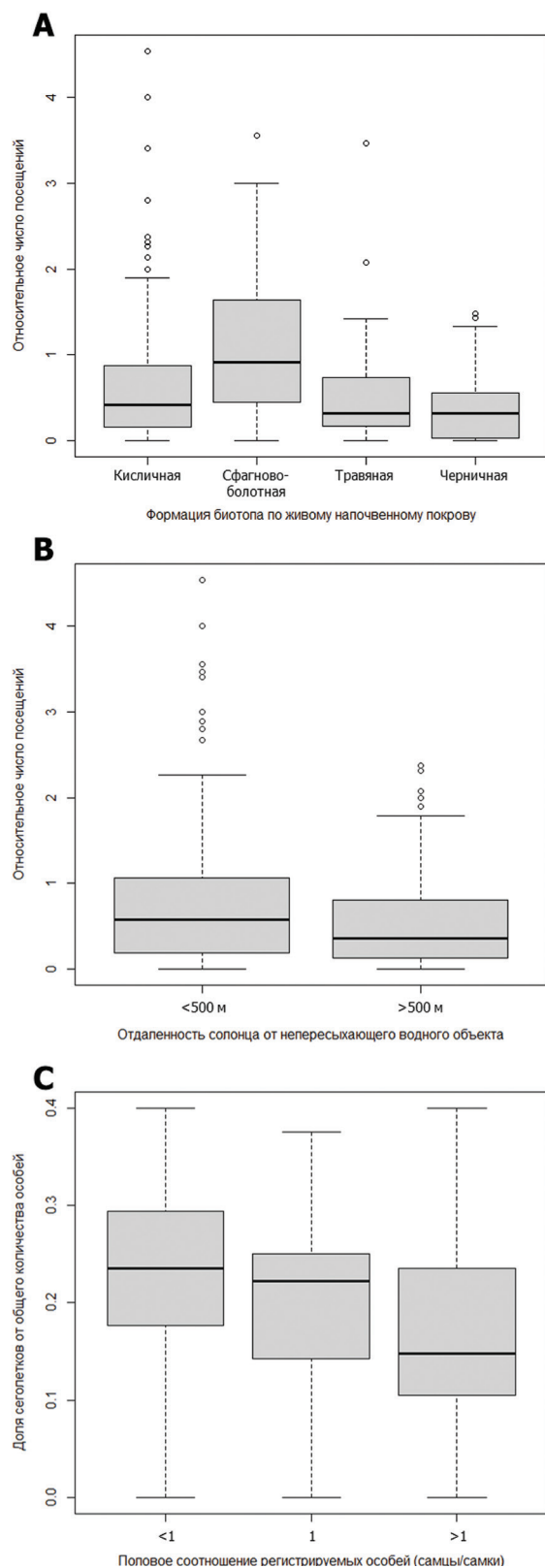
лосей во время официально разрешенных сроков охоты. Значимые различия в посещаемости между группами с разным возрастом создания солонца также не выявлены.

При сравнении посещаемости групп солонцов, отличающихся по расстоянию до ближайшего непересыхающего водного объекта, статистически значимые различия выявлены при анализе данных по месяцам ($p\text{-value} < 0.01$). При анализе данных по периодам наблюдений значимой зависимости не выявлено ($p\text{-value} > 0.01$). При разделении точек наблюдения на 2 группы – «менее 500 м до непересыхающего водного объекта» и «более 500 м...» наблюдается статистически значимое различие; при этом более высокая посещаемость фиксируется в группе солонцов, расположенных ближе к водному объекту, т.е. на расстоянии до 500 м ($p\text{-value} < 0.01$) (Рис. 1В).

Численность регистрируемых лосей

Между точками наблюдений выявлены статистически значимые различия по количеству регистрируемых особей. Также значимые различия в количестве регистрируемых особей отмечены между точками мониторинга при оценке факторов антропогенного воздействия (расстояние до города, ближайшего населенного пункта, дороги). Статистически значимые различия отмечены при сравнении участков с разной промысловой нагрузкой (на участках, где не проводится охота, посещаемость выше).

Не выявлено зависимости ($p\text{-value} > 0.01$) численности регистрируемых особей от таких факторов, как биотоп солонца, тип растительности биотопа по ПП, возраст солонца, количество близлежащих солонцов и расстояние до ближайшего соседнего. Между сфагново-болотной группой типа растительности биотопа солонца по ЖНП и остальными группами наблюдается высокая значимость различий. В ней зафиксировано наибольшее среднее количество регистрируемых особей. Не выявлена статистическая зависимость численности регистрируемых особей от присутствия крупных хищников и кабанов. Результат характерен для обоих масштабов данных. Влияние расстояния до ближайшего непересыхающего водного объекта на количество регистрируемых особей также достоверно не подтверждено.



Влияние совокупности угодий вокруг солонца

Выявлена высокая статистическая значимость различий при сравнении численности регистрируемых самцов по группам площадей биотопов вокруг солонца. Количество взрослых самцов зависит от площади болот и линий электропередач/газопроводов. При этом с площадью болот наблюдается слабая статистически значимая прямая корреляция ($r_{\text{month}} = 0.2$ (по месяцам), $p\text{-value} < 0.01$), с площадью линейных объектов – обратная ($r_{\text{period}} = -0.46$ (по периодам), $p\text{-value} < 0.01$; $r_{\text{month}} = -0.23$, $p\text{-value} < 0.01$). Среднее количество регистрируемых самцов снижается по мере увеличения болотных территорий до 500 га вокруг солонца, а затем резко возрастает (Рис. 2А). При анализе регистрации полутороговых самцов схожая тенденция отмечена только для болот ($r_{\text{month}} = 0.26$, $p\text{-value} < 0.01$).

При регрессионном анализе численности регистрируемых самок по периодам статистическая значимость различий ($p\text{-value} < 0.05$) отмечена для групп солонцов с разной площадью вырубков. При этом выявляется обратная корреляция числа самок и площади вырубков ($r_{\text{period}} =$

Рис. 1. А – посещаемость (количество независимых посещений / фотоловушко-сутки для данных по месяцам) солонцов с разными формациями живого напочвенного покрова в биотопе, в границах которого расположен исследуемый солонец; В – посещаемость (количество независимых посещений / фотоловушко-сутки для данных по месяцам) солонцов с разной отдаленностью от непрерывающего водного объекта; С – расчетный прирост (общее количество регистрируемых сеголетков к общему количеству регистрируемых особей по периоду) по группам регистрируемого полового соотношения особей (количество регистрируемых самцов / количество регистрируемых самок по месяцам). На боксплотах жирной линией обозначена медиана. Нижняя и верхняя границы бокса соответствуют интерквартильному размаху (q_1 – q_3), «усы» обозначают размах min – max , кружки – выпадающие значения.

Fig. 1. А – the attendance (number of independent visits / camera trap-day for monthly data) of salt licks by the category of biotope, within which the studied salt lick is located, according to the ground cover; В – the attendance (number of independent visits / camera trap-day for monthly data) of salt licks with different remoteness from a perennial water pool; С – estimated population growth (total number of registered calves / total number of registered individuals for the period) by groups of registered sex ratio of individuals (number of registered males / number of registered females by months). The bold line inside the box indicates the median. The bottom and the top borders of the box are the 25th and 75th percentiles (1st and 3rd quartiles). The “whiskers” are the extreme values, the circles are outliers.

–0.47, p -value <0.01). При анализе данных по месяцам непараметрическими методами выявляются небольшие подъемы численности для некоторых площадей вырубок. При сравнении групп солонцов с разными характеристиками площадей окружающих биотопов по количеству выявленных самок с сеголетками статистически значимых регрессий не найдено.

У полутораговых самок отмечена прямая корреляция с площадью вырубок и молодых ($r_{\text{month}} = 0.14$, p -value <0.01). Однако, в отличие от взрослых самок, статистически значимые различия наблюдаются при анализе данных по месяцам, а не по периоду. Для значений зарегистрированных особей обратная линейная корреляция с площадью антропогена отмечена только для взрослых самцов ($r_{\text{month}} = -0.21$, p -value <0.01). Вполне очевидный факт отрицательной связи численности большинства половозрелых групп лосей и площади окружающих населенных пунктов (антропогена) подтверждается лишь с использованием непараметрического критерия Краскела–Уоллиса (см. Рис. 3, доступен по адресу – github.com/SedikhinNick/Salt_licks_Supplementary)

Стоит отметить, что при анализе каждой группы биотопов наблюдается специфичность регистрации половозрелых групп, не связанная с общими тенденциями. Газопроводы и ЛЭП (Рис. 3) могут быть организованы с учетом специфики местности, и эта же специфика местности, к примеру, в виде обширных территорий болот (Рис. 4), влияет на количество и распределение лосей в пространстве, поэтому мы видим всплеск численности в неожиданных местах (статистически значимые при *post-hoc*-сравнениях по критерию Данна с поправкой Холма–Бонферрони).

Половозрастные характеристики стада

Регистрируемые численности тех или иных половозрелых групп также были проанализированы на предмет влияния разных факторов, в том числе проанализирован аспект влияния друг на друга. Количество взрослых самцов, посещающих солонец, достоверно зависит от удаленности точки мониторинга от населенных пунктов и городов. Низкие p -значения получены при сравнении точек, по-разному удаленных от городов и населенных пунктов, по

численности регистрируемых взрослых самцов (Рис. 2В). Коэффициент корреляции при оценке связи числа выявленных взрослых самцов с расстоянием до ближайшего населенного пункта с численностью людей более 500 чел. по периоду наблюдения равен 0.71 при p -value <0.01 ($r_{\text{month}} = 0.46$, p -value <0.01). При анализе остальных факторов значимых различий между точками мониторинга по численности взрослых самцов выявлено не было.

Отмечено, что число регистрируемых полутораговых самцов значимо зависит от количества взрослых самцов ($r_{\text{period}} = 0.65$, p -value <0.01; $r_{\text{month}} = 0.48$, p -value <0.01) и, скорее всего, не зависит от числа выявленных самок любой другой группы ($r_{\text{month}} = 0.014$, p -value = 0.78 для группы «взрослые самки»). При анализе остальных факторов значимых различий между точками мониторинга по численности полутораговых самцов выявлено не было.

По регистрируемой численности самок высокая статистическая значимость различий получена при сравнении солонцов, отдаленных от непересыхающего водного объекта по категориям до 500 м и более 500 м. При этом для всех остальных половозрелых групп отмечена низкая значимость различий по данному фактору. Не выявлено зависимости числа регистрируемых взрослых самок (p -value >0.01) от биотопов, в которых расположен солонец, от растительности в биотопе и охотхозяйственных аспектов организации солонца. Также не выявлено зависимости числа регистрируемых самок с сеголетками от присутствия крупных хищников. К тому же не выявляется значимая зависимость количества регистрируемых взрослых самок от расстояния до населенного пункта и города. Не выявлена зависимость численности полутораговых самок ни от одного из перечисленных факторов.

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 (Рис. 2С). При сравнении месяцев по соотношению числа регистрируемых взрослых особей и полутораговых также отмечена высокая статистическая значимость различий. В мае, июне

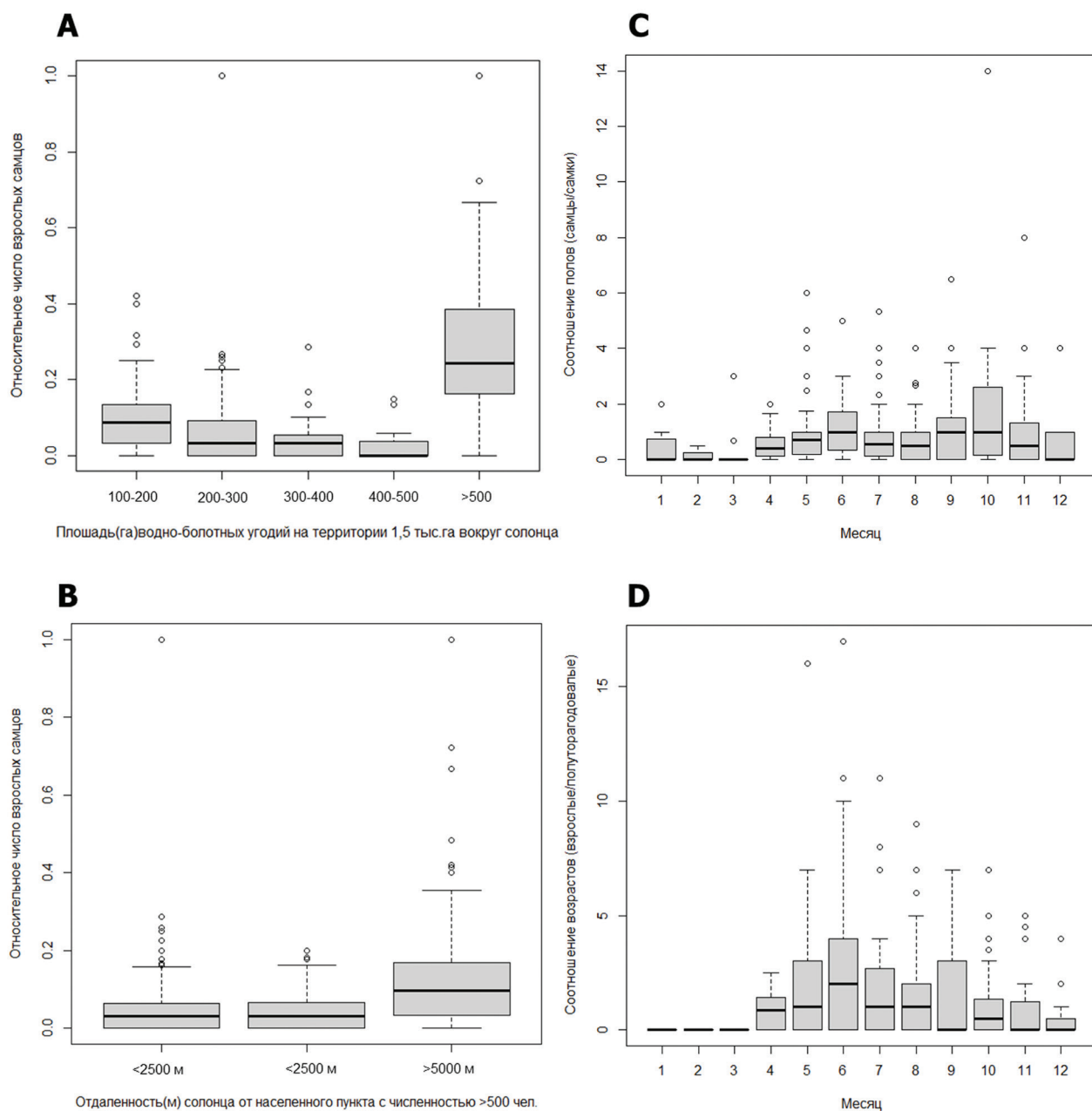


Рис. 2. А – количество регистрируемых взрослых самцов (количество взрослых самцов / фотоловушка-сутки по месяцам) на солонцах с разной площадью (га) водно-болотных угодий в границах равноудаленной территории в 1.5 тыс. га; В – количество регистрируемых взрослых самцов (количество взрослых самцов / фотоловушка-сутки) на солонцах с разной отдаленностью от населенного пункта с численностью более 500 человек; С – половое соотношение (количество регистрируемых самцов / количество регистрируемых самок) по месяцам (1–12); D – возрастное соотношение (количество регистрируемых взрослых особей / количество полугорногодовалых регистрируемых особей) по месяцам (1–12). Обозначения как на Рис. 1.

Fig. 2. А – the number of registered adult males (number of adult males / camera trap-day for monthly data) on salt licks with different areas (ha) of wetlands within the boundaries of an equidistant territory of 1.500 ha; В – the number of registered adult males (number of adult males / camera trap-day for monthly data) on salt licks with different remoteness from a settlement with a population of more than 500 people; С – sex ratio (number of registered males / number of registered females) by months; D – age ratio (number of registered adults / number of registered yearlings) by months. Designations as in Fig. 1.

и сентябре наблюдается значительно большее количество регистрируемых взрослых особей, чем полуторагодовалых (Рис. 2D). 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 ($p\text{-value} > 0.01$).

Помимо этого, при анализе влияния половозрастных групп друг на друга выявлено, что число регистрируемых сеголетков прошлого года положительно влияет на число регистрируемых полуторагодовалых особей текущего года ($r_{\text{period}} = 0.6$, $p\text{-value} < 0.01$). Не выявлена зависимость числа регистрируемых особей, посетивших соседние к наблюдаемой точке мониторинга солонцы, от расстояния до ближайшего из них и числа солонцов на экспериментальном участке. 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) (Рис. 1C). Не выявлены значимые различия ($p\text{-value} > 0.01$) по приросту популяции при сравнении групп солонцов с разными значениями количества и присутствия крупных хищников. Также не выявлены значимые различия ($p\text{-value} > 0.01$) по приросту популяции при сравнении групп солонцов с разными половозрастными соотношениями (отношение числа взрослых особей к полуторагодовалым). Соотношение между регистрируемыми полуторагодовалыми особями текущего года и сеголетками прошлого года в среднем составляет 1.03 ($SE = \pm 0.04$; $n=22$)

ОБСУЖДЕНИЕ

Стоит отметить, что выборка анализируемых данных имеет некоторые особенности. У относительного показателя выявленных особей и относительного числа посещений есть важная черта, которая может влиять на результаты анализа. Чем меньше по количеству фотоловушка-суток был мониторинг, тем выше будет показатель при регистрации нескольких особей. В случае если мониторинг длился 5 фотоловушка-суток, и в это время регистрируется 5 разных лосей, то показатель будет 1, а если мониторинг длился 10 дней и зарегистрировано также 5 лосей, то это – 2 разных значения показателя (отличающиеся в 2 раза). В действительности же численность может быть одинаковой. Корреляция численности регистрируемых особей и количества фотоловушка-суток для данных по периоду имеет коэффициент -0.54 ($p\text{-value} < 0.01$), а для данных по месяцам – -0.1 ($p\text{-value} < 0.05$), поэтому для более объективных выводов желательно использовать результаты анализа данных по месяцам. Это – методологическая особенность, которую на сегодняшний момент невозможно исключить вследствие не всегда стабильной работы самих камер слежения. Но так как большая часть материала собрана в период наиболее активного посещения лосями солонцов с мониторингом максимального (до 100% от возможного) времени, на наш взгляд, выборка достаточна для детерминации основных трендов зависимостей.

Согласно результатам, характеристика биотопа и его категория очень опосредованно влияет на посещаемость. Достоверно не подтверждено, что посещаемость солонца серьезно зависит от категории, в которой находится солонец, будь то лес или молодняки. Высокая посещаемость и регистрация большего количества особей на солонцах, находящихся в сфагновой формации, вероятно, является просто индикатором выбора лосями тех или иных местообитаний в летний период года.

Значимое влияние возраста солонца на посещаемость не отмечено, так как сравнивали солонцы разных возрастов (от 1 до 20 лет) с малой выборкой по каждому из возрастов. Объединение в обособленные группы по возрасту не производили. Разница, вероятно существует

только между вновь организованным местом минеральной подкормки (1–2 года) и остальными. Численность лосей на территории более значимо влияет на посещаемость. По авторским данным новоорганизованные солонцы активно начинают посещать уже спустя 2 года. Важно, чтобы в периоды активного посещения в солонцах присутствовала соль. Ее наличие влияет на продолжительность и частоту посещений (Седихин Н.В., неопубликованные данные [Sedikhin N.V., unpublished data]). 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. В настоящем исследовании пробные участки были разграничены условно, так как находились на расстоянии более 10 км друг от друга, а количество солонцов было известно только для территории, используемой арендатором. С одной стороны, логично, что лоси могут равномернее распределиться по территории в ключе использования большего числа мест минеральной подкормки; с другой стороны, в исходных данных при анализе участков с 1 точкой мониторинга нет сведений о том, на каком расстоянии находятся другие солонцы у соседних арендаторов. Для объективного сравнения участков с разным количеством солонцов необходимо унифицировать площадь пробного участка и измерить плотность солонцов на нем.

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. Возможно, при анализе данных по дням «проведение охоты» как фактор беспокойства покажет другие результаты. Это, в свою очередь, довольно трудоемкое наблюдение, так как в большинстве случаев сведения о проведении охоты не находятся в свободном доступе. Кроме того, фактор незаконной охоты, которая имеет место быть, отследить практически невозможно.

Говоря о факторах антропогенной нагрузки, в некоторых случаях наблюдается зависимость регистрируемой численности только от значения расстояния до городов, а не всех населенных пунктов. Дело в том, что населенные пункты, ближайшие к солонцам, могут состоять из нескольких (до 10 жилых дворов) участков, особенно в Лужском районе. В таких местах беспокойство будет минимальным, а вот фактор отдаленности от населенных пунктов с численностью более 500 человек показывает более закономерный тренд. В данном случае этот фактор просто объясняет связь распределения лосей с центрами человеческой деятельности, которыми могут быть не только крупные города. В литературе отмечено, что любое постоянно присутствующее беспокойство будет иметь отрицательное воздействие на жизнедеятельность лосей и увеличивать их перемещения (Глушков [Glushkov] 2003a, 2003b; Соколов и Баранов [Sokolov and Baranov] 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 упоминаются 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 ней не учитывали. В то же время результаты свидетельствуют в пользу следующего паттерна: чем ближе солонец расположен к воде, тем охотнее и чаще лоси его посещают. Так как процесс солонцевания на исследуемой территории связан с употреблением кристаллов хлорида натрия, лосю необходимо разбавлять поглощенный объем соли водой, а, возможно, и совмещать с потреблением водно-болотной растительности. Наряду с этим, лоси в летние периоды подвержены атакам гнуса и жаре. Особи снижают эти воздействия погружением в воду или грязь. В оптимальных условиях перемещения также будут минимизированы, поэтому предпочтение солонцов, расположенных в непосредственной близости к водным объектам, в сравнении с другими закономерно.

Говоря о влиянии территории вокруг солонцов на структуру и количество регистрируемых особей, стоит отметить, что самки с сеголетка-

ми 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 стадий. Обратная корреляция численности взрослых самок с площадью вырубок не логична, так как они, теоретически, представляют собой наиболее кормные угодья. Однако в североамериканских исследованиях отмечено, что у лосих наблюдается увеличение площади индивидуального участка обитания при высокой доле сплошных рубок на территории исследований (Courtois et al. 2002). При этом в масштабах индивидуальных участков лоси предпочитают приспевающие смешанные и хвойные леса сплошным рубкам, которые, в свою очередь, используют только в первой половине зимы. Полученный нами результат, скорее всего, является следствием объединения всех типов вырубок по растительным условиям и возрасту в одну группу. В связи с этим площадь вырубок будет, скорее, индикатором хозяйственной нагрузки, нежели характеристикой запасов кормов.

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 стадий 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. Вероятно, подбирая модель поведения, молодые быки следуют за более взрослыми, повторяя их перемещения по территории и поведение по отношению к самкам. Результаты показывают, что чем больше фиксируется разных взрослых быков, тем больше фиксируется полутороговых. В то же время после гона в ок-

тябре наблюдаются множественные посещения единичными взрослыми быками, или группами быков; при этом довольно часто фиксируется посещение самками в присутствии именно полутороговых особей (Седихин Н.В., неопубликованные данные [Sedikhin N.V., unpublished data]). Возможное объяснение кроется в снижении половой активности взрослых самцов в октябре и «предоставлении» места возле стельной самки более молодым особям, которые, в свою очередь, повторяют поведение половозрелых самцов. Общий тренд для всех групп, очевидно, связан с долей антропогена на территории.

Наиболее интересны с практической точки зрения закономерности взаимодействия разных половозрастных групп и влияние их на продуктивность части популяции, обитающей на данной территории. В апреле взрослые стельные самки прогоняют сеголетков прошлого года, которые, в свою очередь, начинают существовать независимо от самки. Коэффициент соотношения полутороговых особей текущего года к сеголеткам прошлого года должен частично показать реакцию полутороговых лосей на агрессивное поведение самок весной и ответить на вопрос, остаются ли они на территории, на которой обитали целый год до этого. По результатам отмечено, что в среднем коэффициент близок к 1.

В начале периода мониторинга (в апреле) камера еще фиксирует сеголетков прошлого года, и независимо от того, перестали они посещать этот солонец или нет, позже фиксирует разных проходных особей в течение лета, осени, зимы. Можно сделать заключение, что в местах, где присутствовали сеголетки, при высокой выживаемости в зимний период будет в следующем сезоне наблюдаться присутствие полутороговых особей. Однако, сколько из них покидает территорию обитания материнской самки, а сколько остается на длительный период и какие факторы влияют на сохранение многолетнего индивидуального участка обитания, неизвестно. Для статистически значимых выводов о проявлении филопатрии у лосей необходимо провести дополнительное исследование с увеличением выборки. Наряду с этим, по результатам настоящего исследования значимого влияния на продуктивность популяции полутороговые особи не оказывают.

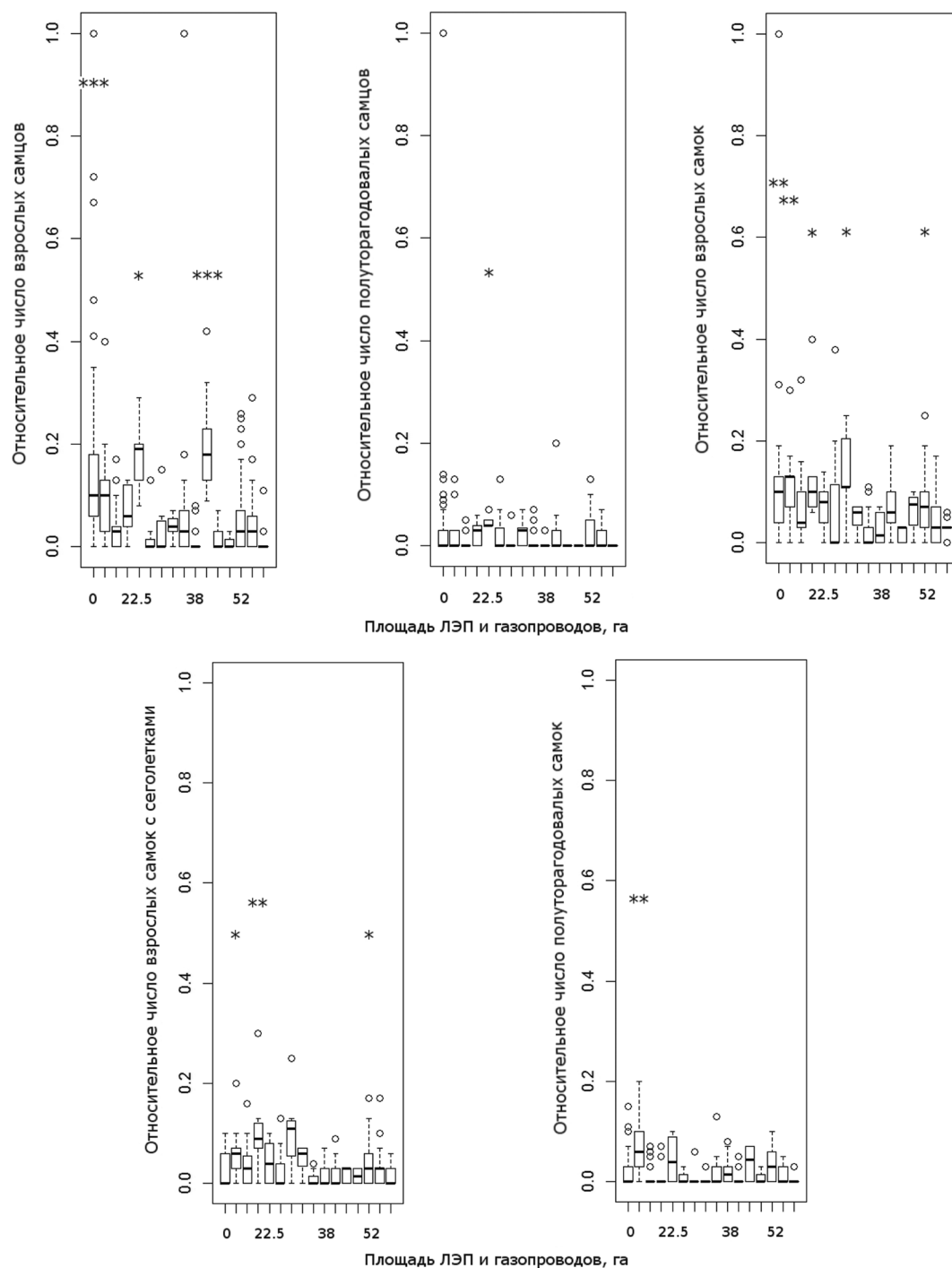


Рис. 3. Количество регистрируемых особей различных половозрастных групп на солонцах с разной площадью ЛЭП/газопроводов в зоне 1,5 тыс. га вокруг точек наблюдения. Отмечены следующие р-значения при сравнении с площадями с наиболее низким относительным числом лосей той же категории: * – $p = 0.02-0.001$; ** – $p = 2 \cdot 10^{-4}-6 \cdot 10^{-6}$; *** – $2 \cdot 10^{-7}-2 \cdot 10^{-9}$.

Fig. 3. The number of recorded individuals of different sex and age groups on salt licks with different areas of power lines / gas pipelines in 1.5 thousand hectares around the observation points. The following p-values were noted when compared with areas with the lowest relative number of moose of the same category: * – $p = 0.02-0.001$; ** – $p = 2 \cdot 10^{-4}-6 \cdot 10^{-6}$; *** – $2 \cdot 10^{-7}-2 \cdot 10^{-9}$.

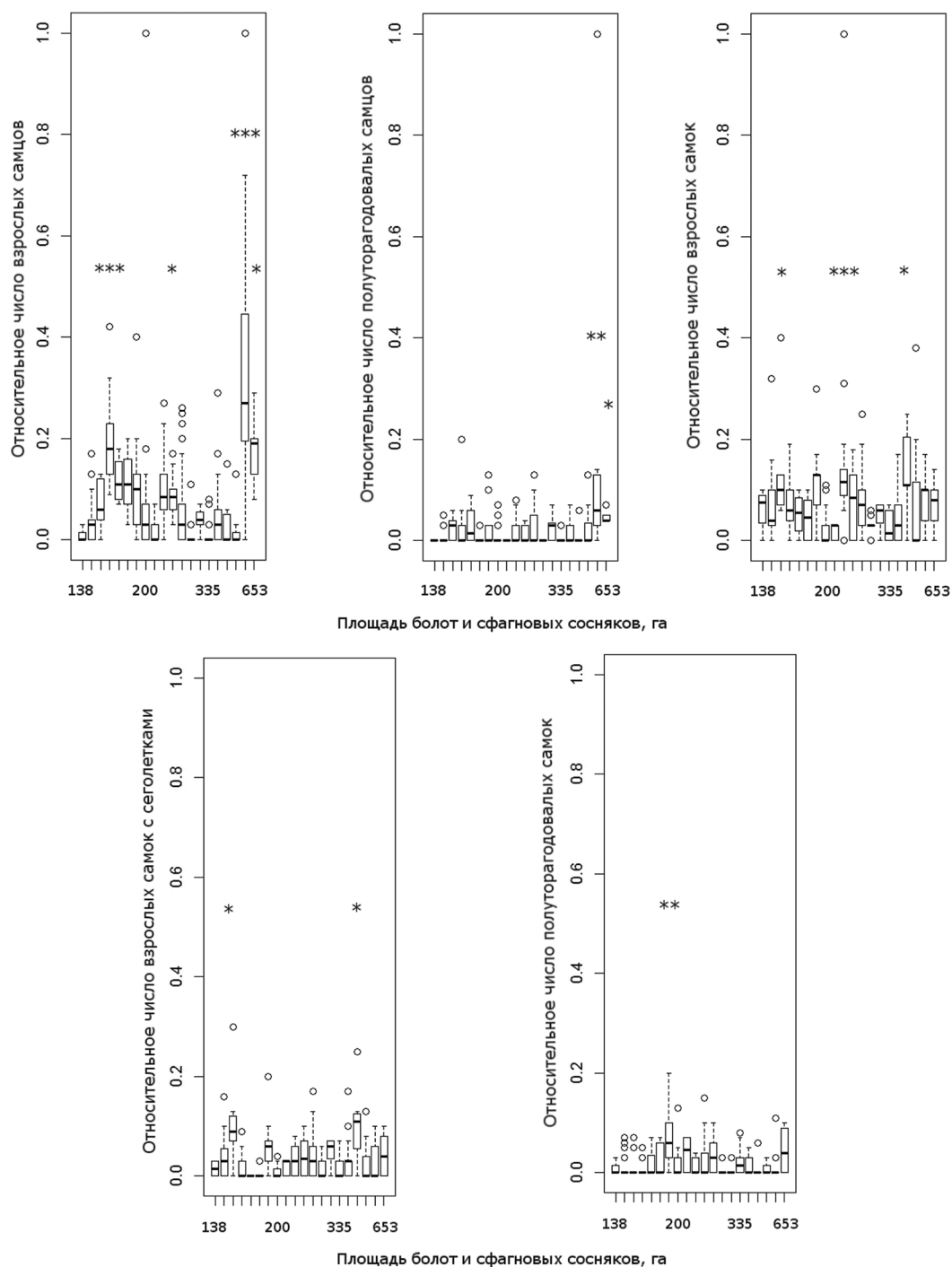


Рис. 4. Количество регистрируемых особей различных половозрастных групп на солонцах с разной площадью болот и сфагновых сосняков в зоне 1,5 тыс. га вокруг точек наблюдения. Обозначения как на приложении 1.

Fig. 3. The number of recorded individuals of different sex and age groups on salt licks with different areas of bogs and sphagnum pine forests in 1.5 thousand hectares around the observation points. Designations as in supplementary 1.

Также при анализе отмечено, что прирост популяции (процентное соотношение сеголетков от всех особей) выше там, где регистрируется меньше самцов. Результат подтвержден в обоих масштабах данных. Наиболее вероятное объяснение заключается во внутривидовой конкуренции за места солонцевания. Возможно, что лосихи с сеголетками избегают тех мест, где постоянно присутствует значительный контингент самцов. Дополнительно к этому самцы выбирают более отдаленные участки обитания от населенных пунктов, имеют больший участок обитания, могут сосуществовать с крупными хищниками. Такие паттерны, совместно с усиливающейся антропогенной деятельностью по фрагментации ландшафтов, могут серьезно влиять на формирование сезонных участков, используемых разными половозрастными группами.

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 [Pavlov] 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. В ином случае следует сделать заключение, что данных, используемых в выборке, не хватает для подтверждения гипотезы об отрицательном влиянии хищничества на численность особей и выбор ими тех или иных мест обитаний. Возможно, что необходимо сделать более углубленный анализ по промежуткам времени. Кабаны, в свою очередь, также часто регистрируемые на солонцах и анализируемые в данной работе как некие пространственные конкуренты, не оказывают серьезного влияния на лосей. Уникальные случаи регистрации встреч кабанов

и лосей на солонцах позволяют утверждать, что в большинстве случаев ретироваться приходится именно кабанам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам данного исследования с уверенностью можно сообщить, что больше всего на посещаемость солонцов и регистрируемую численность особей 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 станций. Расчетный прирост на пробных участках зависит от соотношения полов регистрируемых особей. Посещаемость солонцов, расположенных ближе 500 м к непересыхающим водным объектам, выше, чем в группе, расположенной дальше. Зависимости от остальных факторов подтверждаются слабо или не подтверждаются. Необходимо провести дополнительные наблюдения на большей территории, при этом стандартизировать выделение пробных участков для проверки зависимости посещаемости от плотности солонцов на участке.

Наряду с этим, нельзя не замечать исторический характер развития участков, на которых был проведен мониторинг. Активная хозяйственная и антропогенная деятельность на Карельском перешейке может быть причиной низкой плотности крупных хищников. При этом активно проводимая лесозаготовительная деятельность увеличивает запасы кормов, пригодных для потребления лосем, а высокий охотхозяйственный прессинг влияет на смещение половозрастного соотношения в сторону самок. «Дикие» участки Лужского и Тосненского районов более пригодны к освоению взрослыми самцами.

Несомненно, дальнейшее развитие антропогенной и хозяйственной деятельности в Ленинградской области будет приводить к сокращению пригодных для обитания угодий и фрагментации ландшафтов. На наш взгляд, необходимо усилить работу по созданию особо

охранных природных территорий в наиболее близких к крупным городам районах. При этом необходимо, чтобы они составляли по площади не менее 50 тыс. га, а также нужно законодательно закрепить невозможность проведения там уничтожающей хозяйственной деятельности (под которой понимается создание карьеров, асфальтированных и железных дорог различного значения, коттеджных поселков, ИЖС и СНТ) и дополнительно регулировать рекреационную деятельность. В ином случае сохранить устойчивое сообщество с крупными млекопитающими на этих территориях не получится.

Данное исследование имеет не только теоретическое, но и весомое практическое значение для отраслей народного хозяйства, так как это может быть еще одной отправной точкой формирования пространственно-временных моделей распределения крупных растительноядных животных с ориентировкой на доступные методы наблюдения за живой природой.

ЛИТЕРАТУРА

- Ayotte J.B., Parker K.L. and Gillingham M.P. 2008. Use of Natural Licks by Four Species of Ungulates in Northern British Columbia. *Journal of Mammalogy*, **89**(4): 1041–1050. <https://doi.org/10.1644/07-mamm-a-345.1>
- Beest F. M. van, Rivrud I. M., Loe L. E., Milner J.M. and Myrsterud A. 2011. What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology*, **80**(4): 771–785. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01829.x>
- Bjørneraas K., Solberg E.J. & Herfindal I., Moorter B., Rolandsen C.M., Tremblay J., Skarpe C., Sæther B., Eriksen R. and Astrup R. 2011. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*, **17**(1): 44–54. <https://doi.org/10.2981/10-073>
- Bjørneraas K., Herfindal I., Solberg E.J., Sæther B., van Moorter B. and Christer M. R. 2012. Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia*, **168**: 231–243 <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2072-3>
- Boertje R.D., Gasaway W.C., Grangaard D.V. and Kellyhouse D.G. 1988. Predation on moose and caribou by radiocollared grizzly bears in east central Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **66**(11): 2492–2499. <https://doi.org/10.1139/z88-369>
- Cederlund G. and Okarma H. 1988. Home range and habitat use of adult female moose. *Journal of Wildlife Management*, **52**(2): 336–343. <https://doi.org/10.2307/3801246>
- Cederlund G. and Sand H. 1994. Home-Range size in relation to age and sex in moose. *Journal of Mammalogy*, **75**(4): 1005–1012. <https://doi.org/10.2307/1382483>
- Courtois R., Dussault C., Potvin F. and Daigle G. 2002. Habitat Selection by Moose (*Alces alces*) in Clear-Cut Landscapes. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, **38**: 117–192. Available at: <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/519>
- Dahle B., Wallin K., Cederlund G., Persson I. L., Selvaag L. S. and Swenson J. E. 2013. Predation on adult moose *Alces alces* by European brown bears *Ursus arctos*. *Wildlife Biology*, **19**(2): 165–169. <https://doi.org/10.2981/10-113>
- Danilkin A.A. 1999. Deer (*Cervidae*). Mammals of Russia and adjacent regions. GEOS, Moscow, 552 p. [in Russian].
- Fauna Lenoblasti. 2022. Komitet po okhrane, kontrolyu i regulirovaniyu ispolzovaniya zhivotnogo mira Leningradskoy oblasti. Available from: http://db.fauna.lenobl.ru/opendata/7842387513-fauna_organ_reestr/reestr_html.php (accessed 1 April 2022). [In Russian].
- Fil V.I. and Gordienko V.N. 2009. Moose of the Kamchatka Region. Kamchatpress, Petropavlovsk-Kamchatsky, 236 p. [In Russian].
- Filonov K.P. 1983. Moose. Lesnaya promyshlennost', Moscow, 246 p. [In Russian].
- Garel M., Solberg E.J., Sæther B., Grøtan V., Tufto J. and Heim M. 2008. Age, Size, and Spatiotemporal Variation in Ovulation Patterns of a Seasonal Breeder, the Norwegian Moose (*Alces alces*). *The American naturalist*, **173**(1): 89–104. <https://doi.org/10.1086/593359>
- Gillingham M. P. and Parker K. L. 2008. 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*, **44**: 7–20. Available at: <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/33>
- Glushkov V.M. 2003a. Ecological Basis for Moose Population Management in Russia. 2003. Dissertation abstract for the degree of Doctor of Biological Sciences in the specialty 06.02.03 - fur farming and hunting science. Moscow. 48 p. [In Russian].
- Glushkov V.M. 2003b. Hunting as factor of energy deficit in moose organism. *Vestnik ohotovedenia*, **1**(1): 18–35. [In Russian].
- Harris G., Nielson R., Rinaldi T. and Lohuis T. 2014. Effects of winter recreation on northern ungulates with focus on moose (*Alces alces*) and snowmobiles.

- European Journal of Wildlife Research*, **60**: 45–58. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0749-0>
- Joly K., Sorum M., Craig T. and Julianus E. 2016.** The effects of sex, terrain, wildfire, winter severity, and maternal status on habitat selection by moose in North-Central Alaska. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, **52**: 101–115. Available at: <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/165>
- Jordan P.A., Botkin D.B., Dominski A.S., Lowendorf H.S. and Belovsky G.E. 1973.** Sodium as a critical nutrient for the moose of Isle Royale. *Proceedings of the North American Moose Conference Workshop*, **9**: 13–42.
- Jurgenson P.B., Kaplanov L.G. and Knise A.A. 1935.** Elk and its hunting (ecology, distribution and elk hunting). Typography «Gudok», Moscow, 155 p. [In Russian].
- Klassen N. A. and Rea R. V. 2008.** What do we know about nocturnal activity of moose? *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, **44**: 101–109. Available at: <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/40>
- Knorre E.P. 1959.** Ecology of the Moose. *Trudy Pechoro-Ilychskogo gosudarstvennogo zapovednika*, **7**: 5–122. [In Russian].
- Kulagin N.M. 1932.** Moose of the USSR. Tipographia Akademii Nauk USSR, Leningrad, 120 p. [In Russian].
- Lavelle M.J., Phillips G.E., Fischer J.W., Burke P.W., Seward N.W., Stahl R.S., Nichols T.A., Wunder B.A. and VerCauteren K.C. 2014.** Mineral licks: motivational factors for visitation and accompanying disease risk at communal use sites of elk and deer. *Environmental Geochemistry and Health*, **36**: 1049–1061. <https://doi.org/10.1007/s10653-014-9600-0>
- Laurian C., Dussault C., Ouellet J.-P., Courtois R., Poulin M. and Breton L. 2008.** Behavioral adaptations of moose to roadside salt pools. *Journal of Wildlife Management*, **72**: 1094–1100. <https://doi.org/10.2193/2007-504>
- Leblond M., Dussault C., Ouellet J.-P., Poulin M., Courtois R. and Fortin J. 2007.** Management of roadside salt pools to reduce moose-vehicle collisions. *Journal of Wildlife Management*, **71**: 2304–2310. <https://doi.org/10.2193/2006-459>
- Månsson J., Prima M.C., Nicholson K.L., Wikenros C. and Sand H. 2017.** Group or ungroup – moose behavioural response to recolonization of wolves. *Frontiers in Zoology*, **14**: 10. <https://doi.org/10.1186/s12983-017-0195-z>
- Panchenko D., Serova L., Danilov P., Shakun V. and Kozorez A. 2020.** On the dynamics of the moose population in the Northern periphery of the range and in the ecological optimum zone. *Principy èkologii*, **2**: 60–70. [In Russian]. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2020.10622>
- Panichev A.M. 2011.** Lithophagy: geological, ecological and biomedical aspects. Nauka, Pacific Institute of Geography RAS, Moscow, 149 p. [In Russian].
- Pavlov M.P. 1982.** Wolf. Lesnaya promyshlennost', Moscow, 208 p. [In Russian].
- Petrosyan V.G., Dergunova N.N., Bessonov S.A., Nazarova K.A. and Omelchenko A.V. 2009.** Evaluation of number dynamics and sex-age structure of moose populations (*Alces alces* L.) in Russia with the use of simulation model and long-term monitoring data. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, **1**: 7. Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-dinamiki-chislennosti-i-polovozrastnoy-struktury-populyatsiy-losya-alces-alces-l-v-rossii-s-ispolzovaniem-imitatsionnoy-modeli-i> (accessed 27 March 2022).
- Pohlert T. 2014.** The pairwise multiple comparison of mean ranks: package (PMCMR). R Package. Available at: <http://CRAN.Rproject.org/package=PMCMR> (accessed 27 September 2021)
- R Core Team. 2021.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <https://www.R-project.org/>
- Rea V.R., Hodder D.P. and Child K.N. 2013.** Year-round Activity Patterns of Moose (*Alces alces*) at a Natural Mineral Lick in North Central British Columbia, Canada. *Canadian wildlife biology and management*, **1**(1): 36–41.
- Rusakov O.S. 1967.** Movements of number of elk and it's distribution in Leningrad Province. A.G. Bannikov (Ed.). *Biologiya i promysel losya*. Rossel'hozizdat, Moscow, **3**: 63–71.
- Sedikhin N.V. 2020.** Intravital, visually recognisable injuries of external organs and tissues of moose (*Alces alces* L.) as distinctive features of individuals. Proceedings of All Russian Conference “The Anatoly Silantiev Memorial Readings”. Saint Petersburg State Forest Technical University, Saint Petersburg, 118 p. [In Russian].
- Sedikhin N.V. 2021a.** Cyclicity and individuality in the salt licking by moose, *Alces alces* (Linnaeus, 1758), in the North-West of the Russian Federation. *Proceedings of the Zoological Institute*, **325**(3): 348–363. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.3.348>
- Sedikhin N.V. 2021b.** 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. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.20.2.05>
- Sennikov A.N. 2005.** Phytogeography of Northwest Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions). *Proceedings of Karelian Research Centre of RAS*, **7**: 206–243. [In Russian].
- Settlements of the Leningrad Province. 2022.** Wikipedia: The Free Encyclopedia. Available at: https://ru.wikipedia.org/wiki/Населённые_пункты_Ленинградской_области (accessed 28 March 2022).

- Sokolov N.V. and Baranov A.V. 2007.** Moose and hunting press. *Sovremennye problemy prirodnopol'zovaniya, ohotovedeniya i zverovodstva*. (1) Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/los-i-press-ohoty> (accessed 26 March 2022). [In Russian].
- Stenhouse G., Latour P., Kutny L. and Glover G. 1995.** Productivity, Survival, and Movements of Female Moose in a Low-Density Population, Northwest Territories, Canada. *ARCTIC*, **48**(1): 57–62. <https://doi.org/10.14430/arctic1224>
- Swenson J. E., Dahle B., Busk H., Opseth O., Johansen T., Söderberg A., Wallin K. and Cederlund G. 2007.** Predation on Moose Calves by European Brown Bears. *The Journal of Wildlife Management*, **71**(6): 1993–97. <https://doi.org/10.2193/2006-308>
- Timmermann H.R. and McNicol J.G. 1988.** Moose habitat needs. *The Forestry Chronicle*, **64**: 238–245. <https://doi.org/10.5558/tfc64238-3>
- Timofeeva E.K. 1974.** Elk (ecology, distribution, economic value). Izdatelstvo Leningradskogo Universiteta, Leningrad, 167 p. [In Russian].
- Vereshchagin N.K. and Rusakov O.S. 1979.** Ungulates of the North-West of the USSR (history, lifestyle and economic use). Nauka, Leningrad, 309 p. [In Russian].
- Zaitsev V.A. 2017.** Habitat areas and groups of moose (*Alces alces*). Lebedev A.V. (ed.). Scientific works of the state nature reserve “Kologrivsky forest”. *Sbornik nauchnih trudov: Kologriv: State reserve “Kologrivsky forest”*. **1**: 113–122 [in Russian].