



УДК 599.6/.73, 59.087, 574.3

Применение искусственной нейронной сети для дешифровки данных дистанционного зондирования Земли с целью выявления природных стадий, используемых европейским лосем *Alces alces* (Linnaeus, 1758) в осенне-зимний период 2023 г.

Н.В. Седихин^{1*} и А.Ф. Вакуленко²

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

² Санкт-Петербургский государственный политехнический университет Петра Великого, ул. Политехническая, 29, 195251 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: sasha705@mail.ru

Представлена 22 марта 2023; после доработки 14 августа 2024; принята 23 августа 2024.

РЕЗЮМЕ

В статье приведены результаты использования нейронных сетей попиксельной классификации изображений для дешифровки мультиканальных космических снимков, полученных спутником Landsat 8. Природные стадии были выделены на основании различий фитоценологических характеристик участков пространства. Уровень их использования лосем определялся по встречаемости показателей присутствия лося, которыми являлись плотность размещения кучек зимних экскрементов (в весенний период) и показатель обилия окрыленных форм моноксенного эктопаразита лосей оленьей кровососки, *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758), в виде количества нападающих на учетчика особей (в летне-осенний период). Материалы, составляющие основу для дешифровки, были получены методом маршрутного учета в разных районах Ленинградской области. Высокие значения измеряемых показателей были отмечены на участках лесовозобновления, во влажных сосняках и березняках, осинниках-кисличниках, по окраинам верховых болот и на зарастающих полях – в типичных зимних кормовых стадиях лосей. По данным о максимальных значениях измеряемых показателей впервые установлена положительная корреляция показателя обилия окрыленных форм *L. cervi* с показателем физиологической активности хозяина (плотность размещения кучек «зимних» экскрементов). В статье также приведена действующая ссылка на материалы схематических карт, разработанных для части территории Ленинградской области и Санкт-Петербурга. Схема использования лосем участков местности составлена на основании относительного индекса, рассчитанного по измеряемым показателям учета. Наиболее достоверно идентифицированы участки полевых наблюдений и близлежащие к ним территории (точность 90–95%). Для участков, не затронутых полевыми наблюдениями, в статье даны комментарии об основных неточностях схем и причинах выявленных расхождений, основываясь на анализе литературных источников, посвященных аналогичной тематике исследований. Результаты исследования свидетельствуют о том, что частота нападений окрыленных форм оленьей кровососки может быть применена в качестве дополнительного критерия оценки стадийных предпочтений лося в зимний период при использовании сведений периода активного лета, а упомянутый в статье метод дешифровки может быть использован на ограниченных участках конкретных территорий, в том числе заказников, участков охотничьих хозяйств и участков лесничеств.

Ключевые слова: копытные, местообитание, нейросеть, паразиты, Северо-Запад России, следы, *Alces*

* Автор-корреспондент / Corresponding author

Application of artificial neural network for description of the Earth remote sensing data to identify natural habitats used by European elk, *Alces alces* (Linnaeus, 1758), in autumn-winter period 2023

N.V. Sedikhin^{1*} and A.F. Vakulenko²

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

² Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University, Polytechnicheskaya St. 29, 195251 Saint Petersburg, Russia; e-mail: sasha705@mail.ru

Submitted March 22, 2023; revised August 14, 2024; accepted August 23, 2024.

ABSTRACT

The paper presents the results of using neural networks of pixel-by-pixel image classification to decipher multi-channel space images obtained by the Landsat 8 satellite. Natural habitats were identified based on differences in phytocenotic characteristics of land areas. The level of use of areas by elk was determined by the occurrence of elk presence indicators, which were the density of winter excrement piles (in spring) and the abundance of winged forms of the monoxenous ectoparasite of elk, *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758), as measured by the number of individuals attacking the census taker (in the summer-autumn period). The material that forms the basis for deciphering was obtained by the route census method in different areas of the Leningrad Province. High values of the measured parameters were recorded in reforestation areas, in wet pine and birch forests, in aspen forests, on the edges of raised bogs and in overgrown fields – typical elk winter feeding habitats. Based on the data on the maximum values of the measured parameters, a positive correlation was established for the first time between the abundance of winged forms of *L. cervi* and the physiological activity of the host (the density of the piles of “winter” excrement). The paper also provides a valid reference to the material of schematic maps developed for a part of the territory of the Leningrad Province and Saint Petersburg. The scheme of the use of areas by elk is compiled on the basis of the relative index calculated from the measured parameters of the survey. Field observation areas and territories close to them were most reliably identified (90–95% accuracy). For areas not covered by field observations, the paper provides comments on the main inaccuracies of the schemes and the reasons for the identified discrepancies, based on an analysis of literary sources devoted to similar research topics. The results of the study indicate that the frequency of attacks of winged forms of *L. cervi* can be used as an additional criterion for assessing the stationary preferences of elk in the winter period using information on the period of active flight, and the decoding method mentioned in the paper can be used in limited areas of specific territories, including reserves, areas of hunting farms and district forestries.

Key words: ungulates, habitat, neural network, parasites, Northwest Russia, traces, *Alces*

ВВЕДЕНИЕ

Объекты животного мира, в частности крупные млекопитающие, являются важной частью экосистем Северо-Запада России. Тенденция к разрушению и хозяйственной трансформации различных экосистем, наблюдаемая в непосредственной близости к крупным экономическим центрам, способствует уничтожению их местообитаний. На сегодняшний момент работа по уточнению пространственного распределения видов млекопитающих и их стациальных предпочтений практически не проводится, что

нередко приводит к попаданию крупных млекопитающих в антропогенную среду и катастрофическим последствиям встреч с людьми как для животного, так и для человека.

Для таежных лесов Северо-Запада России типичным представителем растительной фауны является европейский лось, *Alces alces* (Linnaeus, 1758). Функциональная роль лося в лесных экосистемах обусловила интерес к изучению пространственного использования территории на его примере. Выявление конкретных участков геопространства, предпочитаемых и используемых лосем, способствует установле-

нию путей миграции, сезонных кочевок, индивидуальных участков обитания, о которых мало известно для территории Северо-Запада России и, в частности, для территории Ленинградской области. Здесь и далее для описания этих участков будет использован термин «станция», обозначающий участок пространства среды, обладающий совокупностью условий, необходимых для существования в нем определенного вида животных, и используемый этими животными для осуществления какой-либо определенной функции. Количественные знания об интенсивности использования лосем разных стаций позволили бы выделить комплексы лосиных местообитаний, оценить их емкость, спрогнозировать потенциальные изменения численности популяции лоса, выявить преграды для перемещений при антропогенном нарушении условий обитания и границы распространения вида.

Наиболее распространенным отечественным подходом при районировании территории по пригодности для различных видов млекопитающих является бонитировка участков местности по фитоценозу. Бонитировку чаще всего проводят по имеющимся в наличии лесоустроительным документам. Каждому обобщенному классу условий среды (например, лес, поля, болота и др.) даны уровни их соответствия требованиям кормности, защищенности и условиям воспроизводства вида на основании его особенностей биологии. К сожалению, актуальные лесоустроительные материалы не всегда доступны, но и в случае их доступности в них нет достоверных сведений о присутствии изучаемого вида.

Более сложные подходы к оценке использования млекопитающими различных территорий реализуются моделями пространственно-временного распределения, которые опираются на сведения о местонахождении и перемещениях особей исследуемого вида, полученных с помощью телеметрического оборудования (Courtois et al. 2002; Gillingham and Parker 2008a, 2008b; McLaren et al. 2009; Bjørneraas et al. 2011, 2012; Dussault et al. 2011; Joly et al. 2016). Такой метод является трудоемким и дорогостоящим, хотя и максимально точным. При таком моделировании часто используется индекс пригодности обитания – Habitat suitability index (Schamberger and O'Neil 1986; Dussault et al. 2011), прогнози-

руемые функции выбора животными различных участков среды – Resource selection function (Boyce and McDonald 1999) или функции прогнозирования их перемещений – Step selection function (Fortin et al. 2005). Данные статистические инструменты позволяют описывать относительную вероятность появления животных в тех или иных точках пространства, основываясь на заранее оцененных показателях их перемещений или доступности свойственных им угодий. Помимо телеметрических данных основу моделей могут составлять сведения о местах добычи животных (Gao 2013) и показатели следовой активности (Желтухин и др. [Zheltukhin et al.] 2007, 2009; Пузаченко и др. [Puzachenko et al.] 2010; Огурцов [Ogurtsov] 2019), свидетельствующие о пребывании вида на той или иной территории.

Геоинформационные и вычислительные технологии позволяют совершенствовать ранее апробированные методы оценки состояния растительного покрова и условий местности. Возможности искусственных нейросетей не упоминаются в отечественной литературе как доступный способ быстрой дешифровки данных дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ). Тем более редки упоминания нейросетей при выявлении участков местности, свойственных для обитания тех или иных животных. В основном, причинами этому являются принципы и результаты работы самих нейросетей, которые построены на машинном самообучении и математически слабо формализованы. В связи с этим часто возникает научный вопрос об объяснении методов достижения результатов и обоснованности их интерпретации.

В данной статье представлены результаты дешифровки данных ДЗЗ с помощью нейросети для идентификации стаций, выявленных по результатам полевых изысканий, и составления ранжированных схем их использования европейским лосем, *A. alces*, на основании учета осенне-зимних следов жизнедеятельности (показателей присутствия). Одновременно произведена попытка экстраполяции данных о фитоценологических характеристиках и интенсивности использования лосями стаций опытных участков, где были проведены исследования, на большую территорию части Северо-Запада РФ. Целью работы являлось создание

картографического материала, детализирующего конкретные свойственные лосю участки местности в осенне-зимний период на территории Ленинградской области, Санкт-Петербурга и близлежащих районов других субъектов. Основными задачами исследования были: 1) количественно оценить стациальные предпочтения лося и рассчитать относительные индексы использования лосем участков местности, по которым возможно ранжирование; 2) на основании показателей учета следов жизнедеятельности определить наиболее используемые лосем станции; 3) на основании выборки опытных участков с помощью нейросети дешифровать мультиканальные спутниковые снимки Landsat на предмет наличия выявленных в «поле» станций и спрогнозировать уровень их использования лосем; 4) оценить полученные графические материалы, возможности использования современных мультиканальных изображений и применяемого подхода в аспекте изучения пространственного распределения популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследований

Полевые наблюдения были проведены на территории Ленинградской области в Выборгском, Приозерском, Всеволожском, Кингисеппском, Волосовском, Ломоносовском, Гатчинском и Лужском районах. Большую часть Ленинградской области охватывает подзона южно-таежных лесов. Условия местности являются типичными для обитания лося, однако территория населена исследуемым видом не равномерно. По разным оценкам, численность лосей на территории области на момент проведения исследования составляла 18–23 тыс. особей.

Оценка использования станций и принципы их выделения

Потребности популяции в ресурсах и территориях лучше всего определять для зимнего периода, когда запасы корма ограничены (Baigas et al. 2010) и животные минимизируют физическую активность. Однако оценить использование станций именно в период устойчивого снегового покрова непросто из-за высоких трудозатрат и пониженной мобильности пеших исследовательских групп. В связи с этим для из-

мерения интенсивности использования станций лосем были выбраны следующие два показателя: плотность размещения следов физиологической активности лося (кучек «зимних» экскрементов) (Юргенсон [Jurgenson] 1961; Глушков [Glushkov] 1988; Червонный [Chervonnyi] 2014; Юдин и Скуматов [Yudin and Skumatov] 2020) и обилие окрыленных форм оленьей кровососки, *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758), как критерий, ранее не упоминавшийся в отечественной литературе. Основным преимуществом учета выбранных показателей является то, что их оценка проводится в бесснежный период, но информация об использовании станций характеризует осенне-зимнее распределение (сентябрь–апрель, период питания древесно-веточным кормом).

Твердые «зимние» экскременты могут достоверно свидетельствовать об интенсивности использования лосями различных участков местности (Månsson et al. 2011) в осенне-зимний период. Предполагается, что показатель обилия окрыленных форм кровососок также может свидетельствовать о ранжированном выборе лосями тех или иных станций, в связи со следующими положениями: 1) кровососка является облигатным, моноксенным, при этом живородящим паразитом лосей; 2) их численность напрямую зависит от численности хозяина (Иванов [Ivanov] 1974, 1975; Балашов [Balashov] 1996); 3) паразитирование и откладка предкулолок происходит в период, аналогичный периоду поедания лосем древесно-веточных кормов (с сентября по апрель); 4) куколка, находящаяся внутри пупария (Балашов [Balashov] 2009), после падения из волосяного покрова лося полностью неподвижна и приспособлена к перенесению неблагоприятных климатических условий зимы (Kaunisto et al. 2015; Бахтушкина [Bakhtushkina] 2018); 5) в литературе отсутствуют сведения о сохранении жизнеспособности куколки более 1 года; 6) летная мускулатура у кровососки выражена слабо, поэтому мухи не перемещаются на большие дистанции и в большинстве находятся в местах своего вылупления, т. е. в местах, в которых присутствовало в осенне-зимний период некоторое количество лосей с определенным уровнем зараженности; 7) насекомое может почувствовать движущийся объект и на расстоянии, но в зависимости от условий окружающей среды

мухи могут подлетать к потенциальной жертве не более чем на 50 м (Иванов [Ivanov] 1974, 1975; Буракова [Burakova] 2002). По литературным данным, на Северо-Западе, в Фенноскандии и в Беларуси 100% особей лося подвержены паразитированию оленьей кровососки (Попов [Popov] 1965; Иванов [Ivanov] 1974, 1975; Варнаков [Varnakov] 1977; Балашов [Balashov] 1996; Kaunisto et al. 2011; Madslien et al. 2012; Samuel et al. 2012; Meier et al. 2014; Kaunisto et al. 2015). Корреляция примененных в работе показателей присутствия между собой должна характеризовать эффективность применения критерия обилия окрыленных форм оленьей кровососки для оценки уровня использования лосем различных стаций.

Сведения о показателях присутствия были собраны методом маршрутного учета. По мере прохождения маршрута для каждой пересеченной станции с помощью GPS-навигатора были определены границы, а также отмечено количество измеряемых показателей учета (кучки экскрементов / количество окрыленных форм *L. cervi*). Кучки экскрементов лосей фиксировали на трансекте шириной 3 м (по 1.5 м влево и вправо от учетчика). Окрыленных особей оленьей кровососки, нападающих на учетчика, собирали в пробирку с 75% спиртовым раствором. Видовая принадлежность кровососок была определена в лабораторных условиях на основании фондовой коллекции Зоологического института Российской академии наук (ЗИН РАН). Плотность размещения кучек экскрементов рассчитывали на основании площади, затронутой учетом, в шт./га. Показатель обилия оленьих кровососок был определен как количество нападающих на человека зафиксированных особей в течение 10 минут. Данные по показателям учета фиксировали для каждой станции.

При подготовке маршрутов планировалось оценить следующие категории стаций: лесные стации (лес) – участки, занятые средневозрастными, спелыми и перестойными древостоями; поля, с уточнением их текущего состояния [сенокос, пашня, луг (в том числе пойменный), пастбище]; нелесохозяйственные молодняки (зарастающие поля сельскохозяйственного назначения, естественные лесные поляны); вырубki (лесохозяйственные молодняки) с уточнением возраста (свежая, т. е. 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- и нефтепроводы. Водные объекты и объекты антропогенного характера (населенные пункты, дороги с асфальтовым покрытием, разрабатываемые песчаные карьеры) помимо проб в поле были дополнительно отмечены с помощью программы Google Earth Pro с априори отсутствующими данными по следам жизнедеятельности.

Лесные стации (участки со средневозрастными, спелыми и перестойными древостоями) были охарактеризованы по составу произрастающего фитоценоза. Составленная и используемая в работе упрощенная методика его оценки ориентировалась на труды Г.Ф. Морозова, В.Н. Сукачева, Е.В. Алексеева и П.С. Погребняка (Сукачев [Sukachev] 1961; Погребняк [Pogrebnyak] 1968; Сеннов [Sennov] 2022), но не включала серьезной оценки почвенно-грунтовых условий. Первичное определение происходило по преобладающей породе (ПП) (порода, наиболее представленная в верхнем ярусе). Состав пород оценивали при проходе через стацию на нескольких точках по количеству стволов: выделяли сосняки, ельники, березняки, осинники, черноольшаники, сероольшаники, ивняки и широколиственные леса. Последующее дробление лесных участков происходило по живому напочвенному покрову (ЖНП). В зависимости от преобладающей напочвенной растительности выделяли кисличники, брусничники, черничники, беломошники, сфагновые (в том числе травяно-сфагновый и сфагново-кустарничковый) и разнотравные (в том числе приручейные и пойменные) леса. К разнотравным лесным стациям относили леса, в которых в ЖНП преобладали различные виды травянистой растительности (исключая кисличник). Дополнительно, ориентируясь на виды-индикаторы, были очень грубо определены условия увлажнения стаций. Присутствие видимого количества воды в мохово-кустарниковом ярусе и ЖНП соответствовало избыточному увлажнению, и стация относилась к категории «увлажненных». Стации, при прохождении которых не было отмечено стоячей воды в живом напочвенном покрове, относили к категориям «сухих» и «свежих» стаций.

Предполагая некоторые сложности с набором наблюдений по каждой из вышеописанных категорий, были сформированы более обобщенные группы, которые в дальнейшем (см. Результаты) повлияли на достоверность созданных карт-схем. Для лесных насаждений были обобщены еловые, сосновые и лиственные леса, при этом их разделяли по типу увлажнения. К категории «вырубки» относили свежие территории вырубок, территории лесовозобновления на месте вырубок возрастом менее 5 лет, а также линии электропередач и нефте- и газопроводы. В одну категорию были обобщены разные типы болот. К молоднякам были отнесены участки лесовозобновления на местах вырубок возрастом более 5 лет, в местах пожарищ и гибели леса в связи с ветровалом, буреломом, вспышкой насекомых-вредителей, а также зарастающие участки сельскохозяйственных угодий. Остальные группы остались без изменений. На Рис. 1 представлена схема расположения участков, где были заложены маршруты.

Оценка показателя физиологической активности лося (плотность размещения кучек экскрементов) была произведена в весенние периоды (апрель–май) 2019–2021 гг., учет нападающих на человека окрыленных форм оленьей кровососки – в летне-осенние периоды (август–сентябрь) 2020–2021 гг. Суммарно было пройдено около 315 км маршрутов. В итоге было получено 1151 описание станций (528 – в весенний период / 623 – в летне-осенний), относящихся к 40 отдельным обобщенным категориям.

Индексы использования станций

Оригинальные количественные показатели учета напрямую зависят от плотности населения лося. Предполагается, что тенденции использования тех или иных станций должны быть схожими на разных территориях вне зависимости от численности обитающей группы. При множественной оценке различных станций средние показатели наиболее используемых лосями участков геопространства должны быть выше всех остальных. Полученные для каждой станции показатели учета были приведены к виду относительных индексов путем деления их значений на максимальные регистрируемые показатели в субъективно выделенных экспериментальных участках, принадлежность которых отмечена на Рис. 1.

Для выявления индексных различий между оцененными в поле станциями (Табл. 1) была использована регрессионная линейная модель дисперсионного анализа (ANOVA), реализованная в языковом пространстве R (R Core Team 2021). Чтобы уменьшить влияние отклонений от нормального распределения на результат статистической обработки, значения показателей учета предварительно логарифмировали с использованием натурального логарифма. Основным критерием подтвержденного влияния определенной категории станций на индекс использования являлась низкая вероятность полученного результата при условии справедливости гипотезы об отсутствии различий между категориями ($\Pr(> F) < 0.01$ или $p\text{-value} < 0.01$). Дополнительно использовался тест Краскела-Уоллиса и попарные сравнения по критерию Данна с поправкой Холма-Бонферрони (Pohlert 2014). Также были рассчитаны значения линейной (Пирсона) и ранговой (Спирмена) корреляций между оригинальными значениями показателей учета.

Спутниковые изображения

Мультиканальные спутниковые снимки Landsat 8 с разрешением 30×30 м были получены с сайта Государственной геологической службы США по ссылке <https://earthexplorer.usgs.gov/> для территории Ленинградской области. Были использованы снимки по 184, 185, 186 колонкам (path) и 17, 18, 19, 20 рядам (row) в соответствии с The Worldwide Reference System (WRS). Для работы с нейросетью были выбраны снимки за апрель 2021 г., так как на снимках присутствовало минимальное (в сравнении с другими снимками) количество облаков. Объединение снимков было проведено в программе QGIS 3.16.9 (→ raster → miscellaneous → merge). С помощью модуля Semi-Automatic Classification Plugin была произведена атмосферная коррекция снимков.

Классификация станций и создание индексных схем

В работе использовали искусственные нейронные сети попиксельной (Pixel-wise) классификации изображений. Данный подход уступает в точности сверхточным нейронным сетям, но при этом значительно упрощает процесс

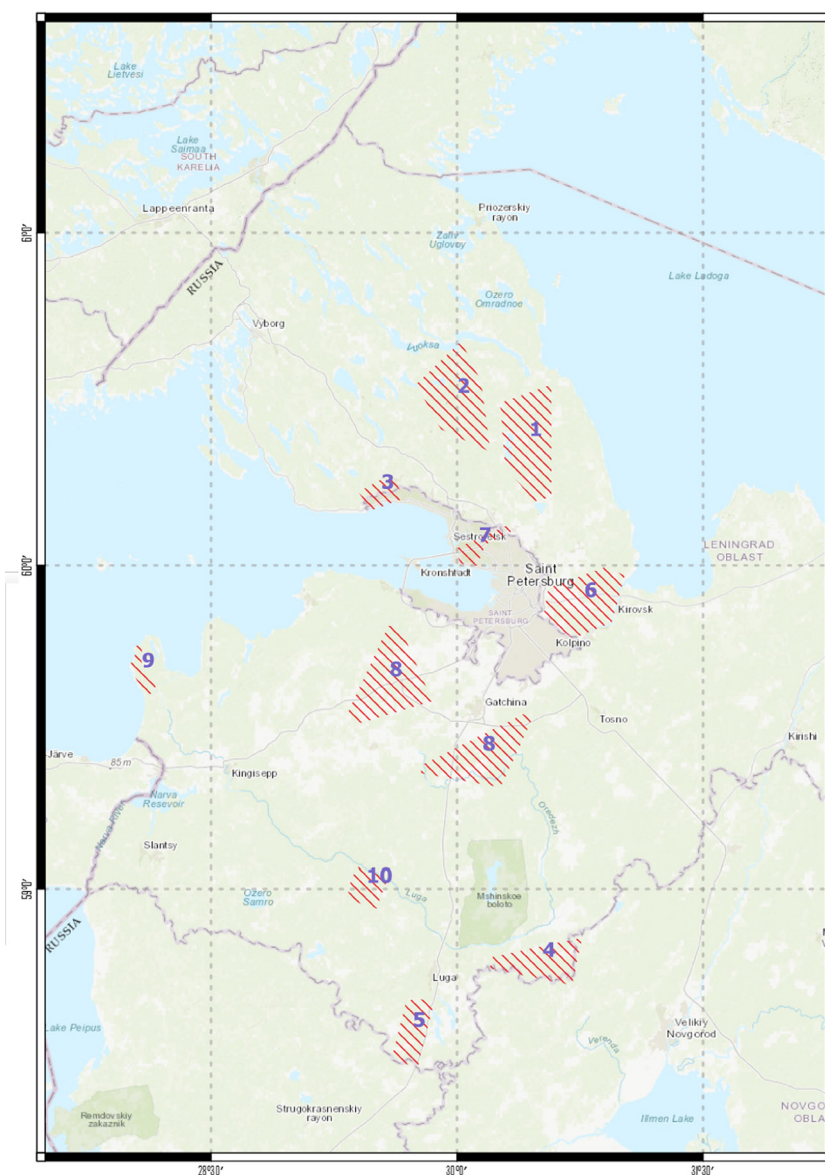


Рис. 1. Участки полевых исследований в Ленинградской области. 1 – Восточный Карельский перешеек (окрестности п. Васкелово, п. Пески, ж/д ст. Пери); 2 – Центральный Карельский перешеек (окр. п. Стеклянный, п. Мичуринское, п. Коробицино, п. Саперное); 3 – Западный Карельский перешеек (окр. п. Серово, п. Молодежное); 4 – Восточная часть Лужского района (окр. п. Покровское, п. Мошковые поляны); 5 – Юго-Западная и западная часть Лужского района (окр. п. Старая Середка, Смерди, оз. Ильжо, п. Елемцы); 6 – Южная часть Всеволожского района (окр. ж/д ст. Теплобетонная, Островки, п. Ириновка, п. Карьер-Мяглов); 7 – Санкт-Петербург (п. Лисий нос, Юнтолово, завод Nissan, п. Юкки); 8 – Юго-Запад от Санкт-Петербурга (Ломоносовский, Гатчинский, Волосовский р-ны); 9 – Запад Ленинградской области (Кургальский п-ов); 10 – Северо-Запад Лужского района (окр. д. Черенское, д. Поля).

Fig. 1. Field research sites in the Leningrad Province. 1 – Eastern Karelian Isthmus (environs of Vaskelovo settlement, Peski settlement, Peri railway station); 2 – Central Karelian Isthmus (environs of Steklyanny village, Michurinskoe village, Korobitsino village, Sapernoe village); 3 – Western Karelian Isthmus (environs of Serovo village, Molodezhnoye village); 4 – Eastern part of the Luga District (environs of Pokrovskoye village, Moshkovye Polyany village); 5 – Southwestern and western part of the Luga District (environs of Staraya Seredka settlement, Smerdi, Lake Ilzho, Yelemtsy settlement); 6 – Southern part of the Vsevolozhsk District (near Teplobetonnaya railway station, Ostrovki, Irinovka village, Karer-Myaglovo village); 7 – Saint Petersburg (Lisiy Nos settlement, Yuntolovo, Nissan plant, Yukki village); 8 – Southwest of Saint Petersburg (Lomonosovsky, Gatchinsky, and Volosovsky districts); 9 – West of the Leningrad Province (Kurgalsky Peninsula); 10 – Northwest of the Luga District (environs of Cherenkoye village, Poly village).

Таблица 1. Количественные характеристики измеряемых следов жизнедеятельности по станциям. Представлены максимальные (Max), среднее арифметическое (Mean) регистрируемых значений, 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.

Table 1. Quantitative characteristics of the measured traces of vital activity by habitats. Maximum (Max), mean values, as well as standard errors of the mean (SE) are presented. Colour grading by columns displays the sorting of values from the highest (red) to the lowest (green). The table does not contain a priori values for settlements and water bodies accepted as 0.

Название станции / Habitat	Экскременты / Pellets		Окрыленные формы <i>L. cervi</i> Winged forms of <i>L. cervi</i>	
	Протяженность, м Track length, m Measurements	Плотность, шт/га Density, psc/ha Max Mean ±SE	Протяженность, м Track length, m Measurements	Показатель обилия, шт/10 мин Abundance value, psc/10 min Max Mean ±SE
Березняк-кисличник / Oxalis birch forest	2935 / 12	94.5 16.2 8	5051 / 20	155.0 20.9 6
Березняк разнотравный / Herbaceous birch forest	7294 / 36	160.6 16.8 6	13799 / 57	54.4 5.5 1.6
Березняк сфагновый / Sphagnum birch forest	2123 / 19	326.8 37.1 19	6051 / 27	85.0 10.7 3
Березняк-черничник / Blueberry birch forest	2770 / 17	147.5 23.4 10	2789 / 15	13.3 2.9 1.2
Верховое болото / Raised bog	2231 / 12	113.3 25.8 11	5197 / 15	120.9 11.9 8
Вырубка <5 лет / Felling area <5 years ago	15756 / 40	164.7 41.9 7	7542 / 21	27.0 5.2 1.9
Вырубка 10-20 лет / Felling area 10-20 years ago	7730 / 41	764.4 80.6 22	11430 / 28	213.3 9.9 8
Вырубка 5-10 лет / Felling area 5-10 years ago	11236 / 35	388.9 89.4 14	7639 / 25	21.4 3.4 1.1
Гарь / Burn area	449 / 1	118.8 — —	289 / 1	5.6 — —
Ельник-брусничник / Lingonberry spruce forest	112 / 1	0.0 — —	—	— — —
Ельник-кисличник / Oxalis spruce forest	9379 / 36	116.6 15.7 4	18388 / 51	29.3 4.5 1.1
Ельник разнотравный / Herbaceous spruce forest	840 / 3	12.6 6.9 4	3208 / 9	18.0 3.6 2.4
Ельник сфагновый / Sphagnum spruce forest	2827 / 17	147.1 30.6 11	3894 / 13	1.5 0.1 0.1
Ельник-черничник / Blueberry spruce forest	10952 / 46	237.2 22.9 6	15422 / 43	35.0 3.3 1
Ивняк разнотравный / Herbaceous willow forest	—	— — —	131 / 1	0.0 — —
ЛЭП / Газопровод / Power line / Gas line	3830 / 19	127.0 21.0 9	7778 / 21	31.1 1.8 1.5
Нелесохозяйственные молодняки / Non-forestry young stands	4945 / 12	68.0 24.4 7	16160 / 40	81.4 6.7 2.4
Осинник-кисличник / Oxalis aspen forest	4048 / 22	325.2 53.3 18	7591 / 28	264.3 19.9 9
Осинник разнотравный / Herbaceous aspen forest	2971 / 15	34.4 4.9 2.6	1587 / 8	75.0 13.9 9
Осинник сфагновый / Sphagnum aspen forest	—	— — —	60 / 1	28.0 — —
Осинник-черничник / Blueberry aspen forest	1802 / 11	178.1 35.4 17	2572 / 7	9.5 1.4 1.4
Переходное болото / Mire	690 / 6	26.2 7.7 5	1690 / 10	10.7 1.4 1.1
Погнившее насаждение / Dead woods	1507 / 11	163.4 82.0 13	545 / 4	6.0 1.5 1.5
Пойменный лес / Floodplain forest	2038 / 7	74.1 17.1 11	3659 / 6	4.3 1.4 0.8
Поля / Fields	4107 / 15	254.5 27.3 17	11060 / 19	1.4 0.2 0.1
Редина / Open woodland	587 / 4	89.6 33.5 21	—	— — —
Свежая вырубка / New felling area <1 year ago	943 / 3	82.3 35.7 24	1053 / 3	0.0 — —
Сероольшаник-кисличник / Oxalis grey alder forest	599 / 3	107.5 38.7 35	657 / 3	0.5 0.2 0.1

Table 2. Continued.

Название станции / Habitat	Экскременты / Pellets		Протяженность, м Кол-во измерений Track length, m Measurements		Протяженность, м Кол-во измерений Track length, m Measurements		Показатель обилия, шт/10 мин Abundance value, psc/10 min	
	Протяженность, м Кол-во измерений Track length, m Measurements	Плотность, шт/га Density, psc/ha	Max	Mean	±SE	Max	Mean	±SE
Сероопышанный разнотравный / Herbaceous grey alder forest	2579 / 15	258.2	24.4	17		2794 / 14	13.3	2.3
Сосняк-беломошник / Lichen-dominated pine forest	–	–	–	–	–	598 / 1	1.5	–
Сосняк-брусничник / Lingonberry pine forest	2114 / 10	11.4	2.1	1.4		4032 / 12	5.7	1.0
Сосняк-кисличник / Oxalis pine forest	706 / 3	9.8	3.3	3		2263 / 11	3.8	0.5
Сосняк разнотравный / Herbaceous pine forest	–	–	–	–	–	436 / 3	21.4	7.1
Сосняк сфагновый / Sphagnum pine forest	6185 / 29	330.3	35.2	16		15542 / 60	83.3	10.8
Сосняк-черничник / Blueberry pine forest	4653 / 21	104.2	7.4	5		11251 / 41	36.7	4.6
Черноопышанный разнотравный / Herbaceous black alder forest	376 / 5	26.9	5.4	5		803 / 4	23.3	14.1
Черноопышанный сфагновый / Sphagnum black alder forest	65 / 1	0.0	0.0	–	–	–	–	–
Широколиственный разнотравный / Herbaceous broad-leaved forest	–	–	–	–	–	307 / 1	0.0	–
Общий итог / Total	121379 / 528	–	–	–	–	193268 / 623	–	–

Таблица 2. Окончание.

подготовки обучающего набора данных и последующего использования готовой обученной сети.

Для каждой выявленной станции с помощью программы Basemap были получены участки треков, состоящих из наборов координат. Для них были приведены значения по индексам измеряемых показателей присутствия, рассчитанных для выбранной станции. С помощью программы Quantum GIS (QGIS версия 3.16.9) для каждой координаты были получены значения 9 каналов спутникового снимка Landsat из диапазона OLI (Operational Land Imager). После этого было произведено удаление дубликатов, так как при записи трека точки обновляются часто, и в одном пикселе 30×30 с одними и теми же характеристиками каналов может быть несколько точек, что отрицательно влияет на качество дешифровки (Boria et al. 2014). Таким образом, обучающий набор данных состоял из ≈30 000 пикселей, заранее классифицированных по 9 значениям каналов спутника и расчетным параметрам.

Используемая сеть представляет собой многослойный перцептрон с несколькими полносвязными слоями (FC), функциями активации и выходными слоями Softmax – Classification. Каждый FC слой заканчивается функцией активации Leaky ReLU с коэффициентом утечки 0.01. Были протестированы различные функции активации, и не было обнаружено значительного влияния на результат или скорость обучения сети. Полносвязные слои имеют размеры $M(n)$ ($1 < n \leq N$), где N – число FC слоев, $M(1) = 9$ (количество каналов входного изображения), $M(N)$ равно количеству выходных категорий K .

Были протестированы сети с разным количеством FC слоев и их размерами $M(n)$. Установлено, что критерий быстроедействие/точность оптимален в сети с размером $M(n)$ порядка сотен – тысяч и числом N порядка пяти. Для всех видов классификации использовали сеть следующей структуры: Input(9) – FC(256) – FC(512) – FC(1024) – FC(256) – FC(K) – Softmax(K) – Classification(K). При этом установлено, что если размеры FC слоев $M(n)$ или их число N заметно меньше указанных значений, то ошибки обучения увеличиваются до неприемлемой величины, а если больше, то точность сохраняется, но

время обучения и классификации увеличивается. Для создания структуры слоев, обучения и использования нейронных сетей был использован Deep Learning toolbox программной среды Matlab R2020a. Используемая конфигурация ПК: CPU – Intel i7-6700K, RAM – 24 Гб, GPU – Nvidia RTX2080. При этом время обучения сетей порядка 20 минут. Скорость классификации $\approx 70\,000$ пикселей в секунду.

При обучении используемый набор данных в случайном порядке разделяли на обучающий (80% от исходного размера) и проверочный (20%). Коррекция весов FC слоев при обучении происходила только с использованием обучающего набора. Проверочный набор использовали для оценки качества классификации. Все используемые в работе нейронные сети классификации обучались до точности более 95%. При обучении не происходило «переобучения» сетей, максимальная разница между точностью классификации по обучающему и проверочному набору составляла не более 5%. Натурная проверка достоверности идентификации станций была проведена в виде экспертной оценки актуальных спутниковых снимков ESRI и Google.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам полевых наблюдений кучки экскрементов чаще всего фиксировали на вырубках разного возраста, во влажных сфагновых сосняках и березняках, а также в осинниках-кисличниках. Значительное количество нападений окрыленных форм оленьей кровососки было отмечено в тех же стациях, 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. Высокие показатели обилия летных форм оленьей кровососки чаще всего были отмечены в увлажненных и захламленных стациях с большим количеством поваленных деревьев (Sedikhin and Dmitryukov 2022). Значения выявленных плотностей следов жизнедеятельности для всех оцененных станций приведены в Табл. 1.

По упомянутым выше методикам была произведена попытка с помощью нейросети дешифровать многоканальные спутниковые снимки

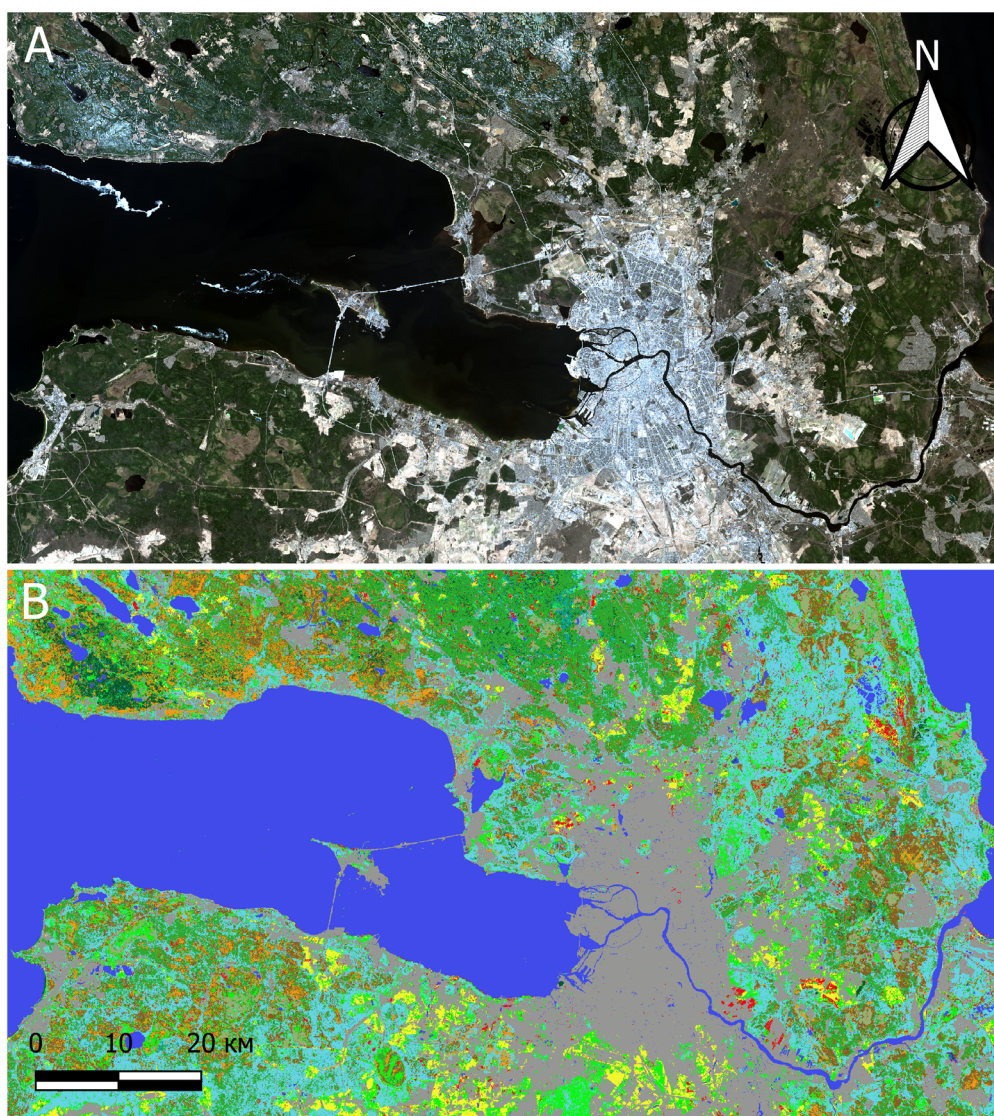
исследуемой территории по отмеченным в поле категориям станций (40 шт., см. Табл. 1), однако такая классификация не достигала необходимой точности по проверочному набору, т. е. некоторые станции ошибочно были определены другими (для некоторых участков, в частности разных лиственных типов леса, точность составляла $<50\%$). После этого была произведена дешифровка космоснимков по обобщенным категориям станций (Табл. 2). При этом точность дешифровки увеличилась до 88–100%. В результате была получена схематическая карта станций для части территории Ленинградской, Псковской и Новгородской областей, а также Санкт-Петербурга и приграничных районов Эстонии. Небольшие дешифрованные участки представлены в качестве примера на Рис. 2 и 3.

Наиболее достоверно были идентифицированы участки полевых наблюдений и близлежащие к ним территории (точность 90–95%). Дешифровка участков, на которых наблюдения не проводились, сопровождалась следующими неточностями: 1) части полей, участки верховых и переходных болот могли быть дешифрованы как молодняки; 2) разреженные насаждения с преобладающим вторым ярусом также могли быть дешифрованы как вырубки или молодняки; 3) некоторые поля (в частности, пашни) дешифровались как антропогенная среда или же как вырубки или молодняки, в зависимости от наличия травянистого покрова; 4) прибрежная растительность дешифровалась как влажный ельник; 5) части «молодых» вырубок из-за неравномерного зарастания (или оставления куртин леса) дешифровались как молодняки или сухие и свежие лиственные леса. Также были неточны зоны с уникальными условиями местности, которые не были затронуты полевыми маршрутами. К ним относятся разработки торфяников, пашни, низовые болота, островная растительность.

Для построения индексной схемы использования станций были применены значения от 0 до 0.125, характеризующие мало используемые лесом станции, и равные или превышающие 0.125 как наиболее используемые (0.125 определен как средневзвешенный индекс по обоим показателям учета). Принцип классификации спутникового снимка по категориям использования не отличался от метода дешифровки природных

Таблица 2. Используемые категории для дешифровки станций при проведении натурных исследований и обобщенные категории при классификации станций с помощью нейросети.**Table 2.** Categories used to decode habitats in field studies and generalized categories in classifying habitats using a neural network.

Исходно выделенные категории станций Initially (in the field) identified categories of habitats	Категории станций для дешифровки нейросетью Categories of habitats for neural network decryption
Антропоген / Built environments	Антропоген / Built environments
Верховое болото / Raised bog	Болото / Wetlands
Переходное болото / Mire	
Водный объект / Water bodies	Водный объект / Water bodies
Вырубка <5 лет / Felling area <5 years ago	Вырубка / Felling area
ЛЭП/Газопровод / Power line/Gas line	
Свежая вырубка / New felling area <1 year ago	
Вырубка 10–20 лет / Felling area 10–20 years ago	Молодняк / Young stands
Вырубка 5–10 лет / Felling area 5–10 years ago	
Гарь / Burn area	
Нелесохозяйственные молодняки / Non-forestry young stands	
Погибшее насаждение / Dead woods	
Поля / Fields	Поля / Fields
Ельник-брусничник / Lingonberry spruce forest	Сухой или свежий ельник / Dry or fresh spruce forest
Ельник-кисличник / Oxalis spruce forest	
Ельник разнотравный / Herbaceous spruce forest	
Ельник-черничник / Blueberry spruce forest	
Березняк-кисличник / Oxalis birch forest	Сухой или свежий лиственный лес Dry or fresh deciduous forest
Березняк разнотравный / Herbaceous birch forest	
Березняк-черничник / Blueberry birch forest	
Ивняк разнотравный / Herbaceous willow forest	
Осинник-кисличник / Oxalis aspen forest	
Осинник разнотравный / Herbaceous aspen forest	
Осинник-черничник / Blueberry aspen forest	
Пойменный лес / Floodplain forest	
Редина / Open woodland	
Сероольшанник-кисличник / Oxalis grey alder forest	
Сероольшанник разнотравный / Herbaceous grey alder forest	
Черноольшанник разнотравный / Herbaceous black alder forest	
Широколиственный разнотравный / Herbaceous broad-leaved forest	
Сосняк-беломошник / Lichen-dominated pine forest	
Сосняк-брусничник / Lingonberry pine forest	
Сосняк-кисличник / Oxalis pine forest	Сухой или свежий сосняк / Dry or fresh pine forest
Сосняк разнотравный / Herbaceous pine forest	
Сосняк-черничник / Blueberry pine forest	Увлажненный ельник / Wet spruce forest
Ельник сфагновый / Sphagnum spruce forest	
Березняк сфагновый / Sphagnum birch forest	Увлажненный лиственный лес Wet deciduous forest
Осинник сфагновый / Sphagnum aspen forest	
Черноольшанник сфагновый / Sphagnum black alder forest	Увлажненный сосняк / Wet pine forest
Сосняк сфагновый / Sphagnum pine forest	



Цветовые обозначения станций / Color designations of habitats

Битые пиксели / Broken pixels	Увлажненный лиственный лес / Wet deciduous forest
Сухой или свежий ельник / Dry or fresh spruce forest	Увлажненный сосняк / Wet pine forest
Водные объекты / Water bodies	Антропоген / Built environments
Вырубка / Felling area	Сухой или свежий лиственный лес / Dry or fresh deciduous forest
Сухой или свежий сосняк / Dry or fresh pine forest	Увлажненный ельник / Wet spruce forest
Молодняк / Young stands	Болото / Wetlands
	Поля / Fields

Рис. 2. Часть исследуемой территории с классифицированной схемой станций в окрестностях Санкт-Петербурга. А – Оригинал снимка со спутника Landsat 8 (каналы RGB); В – Схема расположения станций.

Fig. 2. Part of the study area with a classified scheme of habitats in the vicinity of Saint Petersburg. А – Original image from the Landsat 8 satellite (RGB channels); В – Scheme of habitats.

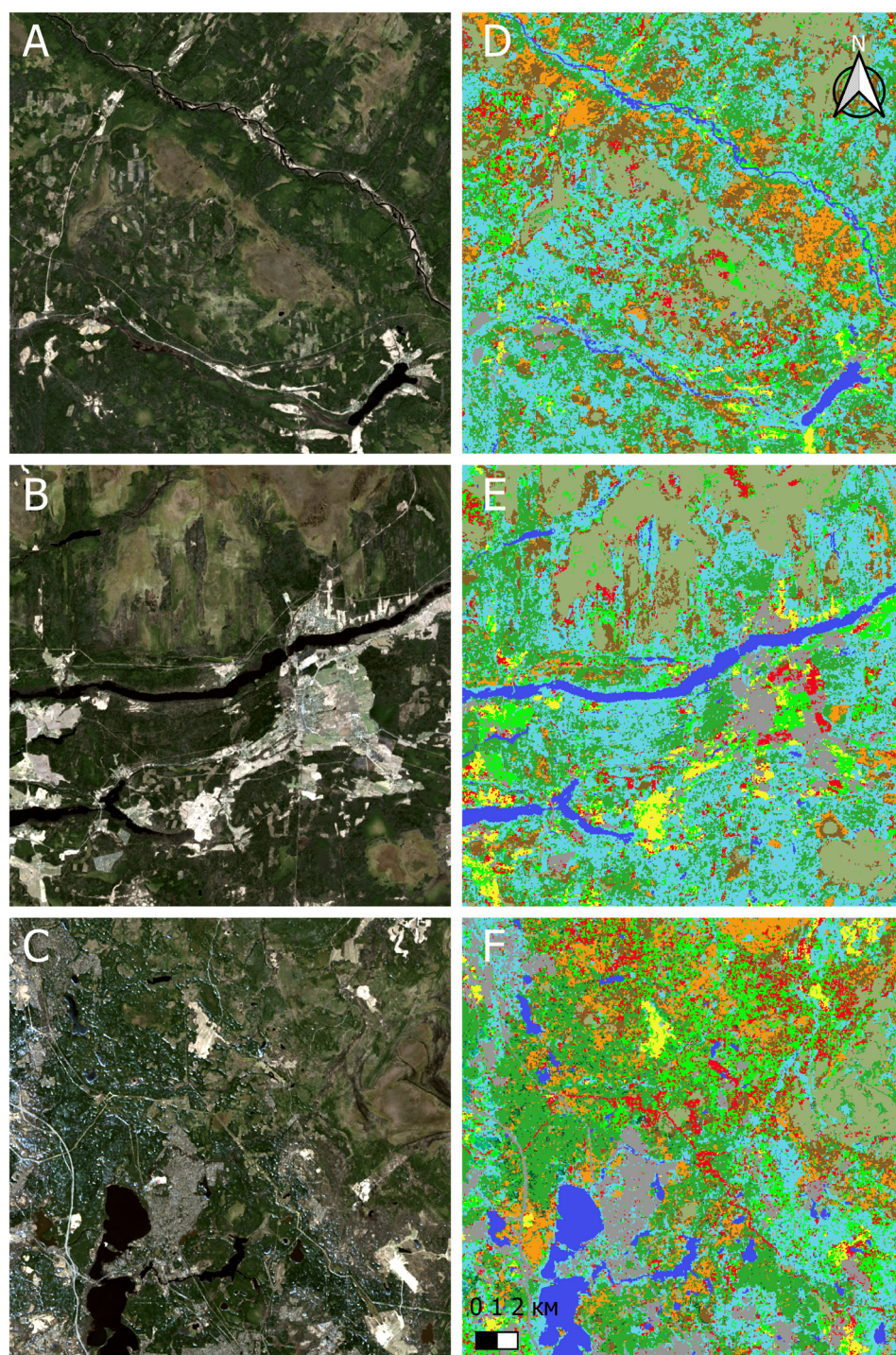


Рис. 3. Схемы расположения стаций на опытных участках. А, В, С – Оригинал снимка со спутника Landsat 8; D, E, F – Схема расположения биотопов. А, D – Окрестности деревни Черенское; В, Е – Окрестности поселка Оредеж; С, F – Окрестности поселков Васкелово, Пески. Градации стаций как на Рис. 2.

Fig. 3. Schemes of habitat locations in the experimental areas. А, В, С – Original image from the Landsat 8 satellite; D, E, F – Scheme of habitats; А, D – Environs of Cherenskoye village; В, Е – Environs of Oredezh settlement; С, F – Environs of Vaskelovo settlement and Peski settlement. Gradations of habitats as in Fig. 2.

стаций. По результатам дисперсионного анализа значений индексов, рассчитанных для оцененных в поле категорий стаций, выявлено, что по плотности кучек экскрементов значимо отличаются молодняки ($p < 0.001$) – для них индекс использования в среднем был выше, чем во всех остальных категориях. В то же время, по количеству окрыленных форм кровососки значимо отличались влажные лиственные леса, однако отличие было отмечено не от всех категорий, а только от вырубок, полей и увлажненных ельников ($p < 0.01$). При сравнении стаций по совокупному индексу обоих показателей учета только молодняки значимо ($p < 0.01$) в большую сторону отличались от полей, сухих и свежих хвойных и лиственных лесов и от влажных ельников.

Файлы карт-схем доступны для свободного ознакомления по ссылке <https://drive.google.com/drive/folders/1PtIr4TWHRkZUDVSqdFbeGbKX-ZiWrzDo?usp=sharing>. Представленные карты для территории Ленинградской области и Санкт-Петербурга созданы впервые. Отдельно по используемым показателям схемы значительно отличаются друг от друга (Рис. 4С–D). В результате их сложения с помощью «Калькулятора растров» в QGIS были получены зоны пересечения этих схем. На Рис. 4Е представлены только те зоны, где значения каждого индекса использования по обоим показателям учета не были равны 0.

Достоверно выявлено, что максимальные значения показателей учета по оцененным стациям положительно коррелируют друг с другом ($r = 0.52$, $p < 0.01$; $\rho = 0.47$, $p < 0.01$). Результат умеренной положительной корреляционной связи этих двух параметров представляется достаточно важным, учитывая то, что маршруты по оценке показателей учета не повторяли друг друга, а корреляция была посчитана по значениям для аналогичных стаций.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для территории исследования впервые проведена работа по сплошной дешифровке космоснимков для выявления стаций и территорий, пригодных для обитания лося в осенне-зимний период, на основании информации с экспериментальных участков. Подход к дешифровке,

примененный в этой работе, основан на сопоставлении измеряемых количественных параметров в различных типах угодий со сведениями дистанционного зондирования. Нейросеть, создавая множественные нелинейные модели регрессии на основании значения пикселя по п-му количеству каналов, прогнозирует категорию стации и относительное количество возможных следов. Такой подход, как и любой другой, имеет свои ограничения.

Требуется отметить, что в работе не использовались орографические, ландшафтные, антропогенные и биотические условия местности (например, присутствие хищников), которые упоминаются как существенные в других аналогичных исследованиях (Пузаченко и др. [Puzachenko] 2010; Огурцов [Ogurtsov] 2019; Жу и др. [Zhu et al.] 2019). Учесть и оценить их лимитирующее влияние на распределение лося крайне трудоемко и не всегда представляется возможным.

Некоторые специалисты отмечают, что необходимо использовать снимки разных сезонов года для более точной дешифровки местности и моделирования мест обитаний видов, проявляющих сезонную смену стаций (в том числе лося) (Коросов и Зорина [Korosov and Zorina] 2016; Огурцов [Ogurtsov] 2019). В литературе упоминаются некоторые различия в использовании лосями стаций осенью – ранней зимой и поздней зимой – ранней весной (Тимофеева [Timofeeva] 1974; Филонов [Filonov] 1983; Данилкин [Danilkin] 1999). Это могло бы аргументировать использование для дешифровки нескольких спутниковых сцен, датируемых разными месяцами. Однако по выбранным показателям присутствия возможно выявить и спрогнозировать использование территорий лосем только за весь осенне-зимний период, а не конкретную его часть. Из-за этого невозможно сделать градацию зимней сезонности использования стаций. Тем более нельзя проанализировать стациональное распределение лося в весенне-летний период.

Важно отметить, что Ленинградская область представляет собой зону высокой антропогенной и хозяйственной нагрузки. Сложение множества изображений разных временных периодов повлечет за собой неточности определения вырубок и быстрорастущих молодняков,

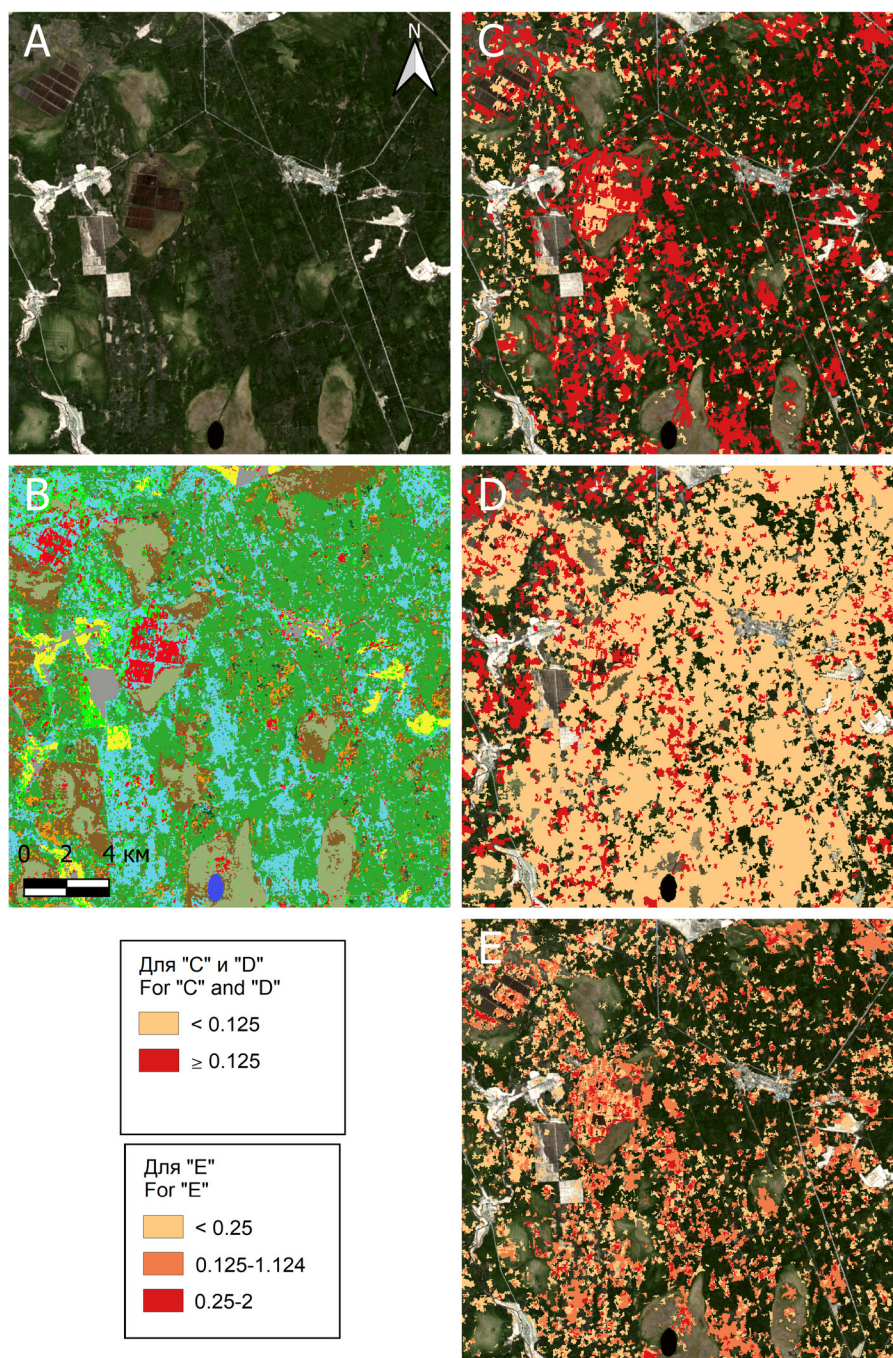


Рис. 4. Схема стаций и пригодных для обитания лося участков местности на части территории Государственного природного комплексного заказника «Лисинский» (окрестности деревни Лисино-Корпус). А – Оригинал снимка со спутника Landsat 8; В – Схема расположения стаций; С – Схема пригодности территорий по следам физиологической активности (плотность кучек «зимних» экскрементов); D – Схема пригодности территорий по плотности крылатых форм *L. cervi*; E – Объединенная схема по следам жизнедеятельности. Градации стаций как на Рис. 2.

Fig. 4. Scheme of habitats and areas suitable for moose habitation on part of the territory of the “Lisinsky” State Natural Complex Reserve (near Lisino-Korpus village). A – Original image from the Landsat 8 satellite; B – Scheme of habitat locations; C – Scheme of suitability of territories based on traces of physiological activity (density of “winter” excrement pellets); D – Scheme of suitability of territories based on the density of winged forms of *L. cervi*; E – Combined scheme for traces of vital activity. Gradations of habitats as in Fig. 2.

являющихся наиболее ценными кормовыми станциями для лося. При работе с космоснимками, по мнению авторов, необходимо использовать актуальные изображения с датой съемки, максимально приближенной к исследуемому периоду.

Несомненно, при более частой актуализации описаний местности и сужении исследуемых территорий точность дешифровки будет повышаться. Однако особенности конкретной местности в момент съемки могут серьезно влиять на результат дешифровки. Так, по оценкам авторов, не стаявший полностью снеговой покров в апреле может повлиять на распознавание породного состава хвойных древостоев. Разреженные сосняки-черничники в северной части снимка (Приозерский район, Карельский перешеек) частично были идентифицированы нейросетью как сухие или свежие ельники.

К сожалению, как мы убедились на примере спутниковых изображений других периодов (март, июнь, июль), любая сцена дополнительно будет ограничена возможностями спутника (территорией снимка) и погодными условиями. Например, осенние и зимние спутниковые снимки исследуемой территории, которые также можно было бы дешифрировать, практически недоступны из-за сильной облачности. Из ограничений самих снимков были выявлены битые пиксели и неотлаженность выравнивания снимков между собой при объединении. Также наблюдаются различия в значениях каналов съемки при дешифровке аналогичных станций на склеенных снимках соседних (или перекрывающих друг друга) зон пролетов спутника.

У используемых показателей присутствия лося также есть свои недостатки. Главная причина, по которой карты-схемы отличаются друг от друга по используемым показателям, кроется в частоте «производства» этих следов. Также на это влияет плотность населения лося и его распределение в пространстве. Южнее Санкт-Петербурга схема, созданная по данным о физиологической активности (Рис. 4С), в среднем демонстрирует меньшие по площади зоны, нежели схема, полученная по данным о количестве окрыленных форм липоптены. Севернее города ситуация обратная. Вероятно, данные по использованию станций южнее Санкт-Петербурга

в большей степени основаны на результатах учета окрыленных форм, так как в однородных массивах лесов (коих больше на юге области) плотность лося и его кормовая (и физиологическая) деятельность конкретно локализованы на небольших участках, а проходные крупные станции могут быть определены только наличием разного количества окрыленных кровососок. Напротив, на Севере комплексы вырубок и недорубов (небольших оставленных лесных массивов) создают сочетание равноиспользуемых мест обитаний. Поэтому представляется вероятным, что выявленные зоны положительно смещены в сторону значений плотности кучек экскрементов на Карельском перешейке и количественных показателей присутствия особей *Lipoptena* для остальной части исследуемой территории.

Стоит также отметить, что при выделении используемых лосем станций, оцененных по показателю плотности размещения кучек экскрементов, неточность дешифровки наиболее заметна в сомкнутых лесных насаждениях с обильно представленной кормовой растительностью (осина, рябина, ива) под пологом основного древостоя. Такие фитоценоотические условия не могут быть оценены по данным со спутника. В частности, еловый лес с густым кормовым подростом и еловый лес без такового будут представлены на спутниковом снимке аналогичными пикселями. За счет этого нейросеть не может спрогнозировать различия, которые в действительности существуют, и поэтому некоторый объем информации о пригодных и используемых местах обитания теряется из поля зрения исследователя.

При использовании индекса обилия оленьей кровососки ошибки экстраполяции наблюдаются в участках прибрежной и островной (неисследованных) зон. Мы предполагаем, что это связано с высокой влажностью, наблюдаемой также в заболоченных лесах, где были отмечены высокие показатели обилия окрыленных форм. Следует напомнить, что данный показатель ранее не применялся при выделении используемых лосем местообитаний, и, в целом, сама кровососка еще недостаточно изученный объект со своими экологическими и региональными особенностями. Лёт кровососки имеет свою динамику: пик лёта в Ленинградской области наблюдается в пе-

риод с 8–10 августа по 18–20 сентября (Sedikhin and Dmitryukov 2022), а в течение всего периода лета (порядка 90 дней) наблюдается неоднородность количества окрыленных особей. Погода достоверно влияет на лёт оленьей кровососки (Mysterud et al. 2016). Малоизученными остаются аспекты выживаемости пупариев в разных лесорастительных условиях и эффекты «накопления» живых мух во влажных прохладных стациях за счет увеличения продолжительности их жизни (Попов [Popov] 1965). Также не изучены связи численности окрыленных форм с интенсивностью зараженности хозяев для территории исследования. Помимо лося, на территории Ленинградской области обитают еще европейская косуля [*Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758)], пятнистый (*Cervus nippon* Temminck, 1838) и благородный (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) олени, которые также являются хозяевами оленьей кровососки. Однако мы утверждаем, что их актуальная численность (Фауна Ленобласти [Fauna of the Leningrad Province] 2022) в сравнении с лосем крайне мала, чтобы сильно влиять на стациальное распределение мух.

В связи с вышеперечисленными недостатками требуются улучшения методики исследования и соотнесение результатов со схемами, полученными с помощью специализированных моделей, упомянутых во введении. На наш взгляд, требуется редактирование методического расчета относительных индексов использования стаций лосем, так как в данной работе их рассчитывали исходя из максимального регистрируемого показателя. В случае если на экспериментальном участке реальная зона с наивысшим значением показателей не была затронута маршрутами, то наибольший индекс априори получает стация, в действительности имеющая более низкие показатели. Для минимизации такой ошибки требуется увеличение выборки и количества опытных участков.

В качестве замены относительного индекса, рассчитанного по количеству кучек экскрементов, можно было бы использовать количественный параметр, выраженный в лосе-днях (Юргенсон [Jurgenson] 1961) для характеристики количественного использования конкретного участка местности, т. е. фактически сколько потребовалось бы одному лосю находиться в точке пространства (или стации) для оставления

измеренного количества кучек экскрементов. Отмечается, что число дефекаций индивидуально и сезонно варьирует от 5 до 48 кучек в день (Тимофеева [Timofeeva] 1974). Среднесуточное количество зимних дефекаций, напротив, незначительно колеблется в небольших пределах, по разным оценкам, от 12 до 20 (Семенов-Тян-Шанский [Semenov-Tyan-Shansky] 1948; Юргенсон [Jurgenson] 1961; Лебедева [Lebedeva] 1986). Зная предположительную половозрастную структуру стада на экспериментальном участке, возможно ввести некоторый коэффициент для оценки относительного показателя в виде лосе-дней по стациям.

Изменение расчета относительного числа оленьих кровососок более сложно и трудоемко. Необходимо исследовать и вводить переменные условий среды, температурных режимов, поправки лёта на погоду в местах проведения полевых наблюдений, интенсивности местной зараженности стада и среднего количества паразитирующих особей в соответствии с половозрастной характеристикой микропопуляций хозяев. Необходимо провести множественные исследования динамики лёта для разных стаций, затем ввести поправочные коэффициенты по каждому фактору.

Таким образом, результаты настоящей работы свидетельствуют о том, что без дополнительных исследований показатель обилия оленьей кровососки, полученный на основании измерений за весь период регистрации окрыленных форм, нежелательно применять в качестве единственного критерия, определяющего стациальные предпочтения лося в осенне-зимний период. Данный показатель может выполнять некоторую уточняющую функцию при использовании значений, измеренных в период массового лёта. Положительная корреляция максимальных зарегистрированных значений применяемых в работе показателей свидетельствует о схожих паттернах их распределения в выделенных стациях.

На настоящий момент разработанная схема пригодных для лося местообитаний является единственным реальным источником, позволяющим выделить территории, где, предположительно, может быть зафиксировано значительное количество выбранных показателей использования (кучек экскрементов и окрыленных форм

липоплены), которые постфактум констатируют длительное или многочисленное присутствие лося в этих местах в предшествующий осенне-зимний период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Впервые установлена положительная корреляция частоты нападения на человека окрыленных форм облигатного моноксенного эктопаразита лося *L. cervi* с показателем плотности физиологической активности хозяина (плотность размещения кучек «зимних» экскрементов). Совместно с другими следами присутствия лосей показатель обилия окрыленных форм оленьей кровососки может быть применен в качестве критерия, уточняющего использование стадий европейским лосем в осенне-зимний период, но с некоторыми вышеописанными ограничениями.

Испытанный метод экстраполяции данных о стадияльных предпочтениях европейского лося, основанный на применении нейронной сети попиксельной классификации для дешифровки данных мультиканальных спутниковых снимков Landsat по результатам полевых выборок, свидетельствует о неравномерности достоверных совпадений результатов по территории исследования. Наиболее точная идентификация исследованных стадий и уровня их использования лосем наблюдается на близлежащих к опытным участкам территориях. К сожалению, высокий уровень точности определения стадий на опытных участках не гарантирует достоверную дешифровку снимка на участках местности, не затронутой полевыми исследованиями. В связи с этим только часть предложенных схематических карт можно использовать в качестве практического материала.

Примененный метод районирования использования территорий лосем требует доработки, в частности, принцип расчета относительных индексов и методов оценки использования местообитаний. Планируются дальнейшие исследования с уточнением и реформированием используемых в настоящей статье методик для вычисления индексов, добавлением в расчет других следов жизнедеятельности (в том числе телеметрических наблюдений за перемещениями особей), а также проверка прогнозируемого

результата нейросети с помощью моделей пригодности угодий, вычисленных методом максимальной энтропии и другими.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность кандидату биологических наук, доценту и заведующему кафедрой геоботаники и экологии растений Санкт-Петербургского государственного университета Денису Сергеевичу Мирину за консультации и помощь при планировании методов оценки стадий и картографической обработки материалов исследования. Также авторы выражают особую благодарность магистранту биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета Арсению Владимировичу Дмитрюкову за помощь в проведении полевых сборов и измерений. Работа выполнена в рамках госзадания ЗИН РАН № 122031100282-2.

ЛИТЕРАТУРА

- Baigas P., Olson R., Nielson R., Miller S. and Lindzey F. 2010.** Modeling seasonal distribution and spatial range capacity of moose in southeastern Wyoming. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, **46**: 89–112.
- Bakhtushkina A.I. 2018.** Survivability of imaginal forms of deer louse flies (Diptera, Hippoboscidae). *Russian Journal of Parasitology*, **12**(3): 23–26. [In Russian]. <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2018-12-3-23-26>
- Balashov Yu.S. 1996.** The fluctuations of abundance of the deer louse-fly *Lipoptena cervi* (Hippoboscidae) in forests of the North-West Russia. *Parazitologiya*, **30**(2): 182–184. [In Russian].
- Balashov Yu.S. 2009.** Parasitism of ticks and insects on terrestrial vertebrates. Nauka, Saint Petersburg, 357 p. [In Russian].
- Bjørneraas K., Solberg E.J., Herfindal I., Van Moorter B., Rolandsen C.M., Tremblay J.-P., Skarpe C., Sæther B.-E., 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.-E., van Moorter B. and Rolandsen C.M. 2012.** Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia*, **168**(1): 231–243. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2072-3>

- Boria R.A., Olson L.E., Goodman S.M. and Anderson R.P. 2014.** Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, **275**: 73–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>
- Boyce M.S. and McDonald L.L. 1999.** Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**(7): 268–272. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01593-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01593-1)
- Burakova O.V. 2002.** Should we be afraid of the deer ked *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae). *RAT-info*, **2**(42): 16–19. [In Russian].
- Chervonnyi V.V. 2014.** Comparative analysis of different methods of accounting ungulates and their evaluation. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*, **17**(28): 86–94. [In Russian].
- 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.
- Danilkin A.A. 1999.** Deer (*Cervidae*). Mammals of Russia and adjacent regions. GEOS, Moscow, 552 p. [In Russian].
- Dussault C., Courtois R. and Ouellet J.-P. 2011.** A habitat suitability index model to assess moose habitat selection at multiple spatial scales. *Canadian Journal of Forest Research*, **36**: 1097–1107. <https://doi.org/10.1139/x05-310>
- Fauna of the Leningrad Province 2022.** Committee for the Protection, Control and Regulation of the Use of Wildlife of the Leningrad Province. Available from: https://lenobl.ru/opendata/7842387513-fauna_organ_reestr_1_7/ (accessed 20 August 2024) [In Russian].
- Filonov K.P. 1983.** Elk. *Lesnaya promyshlennost'*, Moscow, 246 p. [In Russian].
- Fortin D., Beyer H.L., Boyce M.S., Smith D.W., Duchesne T. and Mao J.S. 2005.** Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, **86**: 1320–1330. <https://doi.org/10.1890/04-0953>
- Gao Y. 2013.** Seasonal moose habitat selection in Minnesota. Available at: <https://gis.smumn.edu/GradProjects/GaoY.pdf> (accessed 1 October 2022)
- Gillingham M.P. and Parker K.L. 2008a.** 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.
- Gillingham M.P. and Parker K.L. 2008b.** 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*, **44**: 41–63.
- Glushkov V.M. 1988.** The amount of feed consumed by moose and the number of defecations in various types of land. In: S.A. Korytin (Ed.). Rationalization of methods of studying hunting animals: Methodological recommendations. All-Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov: 47–54. [In Russian].
- Ivanov V.I. 1974.** On the damage done by *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae) in Byelorussia. *Parazitologiya*, **8**(3): 252–253. [In Russian].
- Ivanov V.I. 1975.** On the attacks on humans by *Lipoptena cervi* L. (Diptera, Hippoboscidae). *Medical Parasitology and Parasitic Diseases*, **4**: 491–495. [In Russian].
- Joly K., Sorum M.S., 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.
- Jurgenson P.B. 1961.** Elk's census and their winter activity evaluation in forest areas of temperate zone by the counting of number of spring defecation. *Proceedings of the Prioksko-Terrasny Reserve*, **3**: 19–28. [In Russian].
- Kaunisto S., Harkonen L., Niemela P., Roininen H. and Ylönen H. 2011.** Northward invasion of the parasitic deer ked (*Lipoptena cervi*), is there geographical variation in pupal size and development duration? *Parasitology*, **138**(3): 354–363. <https://doi.org/10.1017/S0031182010001332>
- Kaunisto S., Ylönen H. and Kortet R. 2015.** Passive sinking into the snow as possible survival strategy during the off-host stage in an insect ectoparasite. *Folia Parasitologica*, **62**: 038. <https://doi.org/10.14411/fp.2015.038>
- Korosov A.V. and Zorina A.A. 2016.** Ecological applications of Quantum GIS: a textbook for students of biological specialties. Izdatelstvo PetrGU, Petrozavodsk, 211 p. [In Russian].
- Lebedeva N.L. 1986.** Methods of counting the number. In V.E. Sokolov (Ed.). Biology and use of the elk. Research Review. Nauka, Moscow: 109–116. [In Russian].
- Madslie K., Yttrhus B., Viljugrein H., Solberg E.J., Bråten K.R. and Mysterud A. 2012.** Factors affecting deer ked (*Lipoptena cervi*) prevalence and infestation intensity in moose (*Alces alces*) in Norway. *Parasites & Vectors*, **5**: 251. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-251>
- Månsson J., Andrén H. and Sand H. 2011.** Can pellet counts be used to accurately describe winter habitat selection by moose *Alces alces*? *European Journal of Wildlife Research*, **57**: 1017–1023. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0512-3>
- McLaren B.E., Taylor S. and Luke S.H. 2009.** How moose select forested habitat in Gros Morne National Park, Newfoundland. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, **45**: 125–135.
- Meier C.M., Bonte D., Kaitala A. and Ovaskainen O. 2014.** Invasion rate of deer ked depends on spatiotemporal variation in host density. *Bulletin of*

- Entomological Research*, **104**: 314–322. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000042>
- Mysterud A., Madslie K., Herland A., Viljugrein H. and Ytreshus B. 2016.** Phenology of deer ked (*Lipoptena cervi*) host-seeking flight activity and its relationship with prevailing autumn weather. *Parasites & Vectors*, **9**: 95. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1387-7>
- Ogurtsov S.S. 2019.** Brown bear (*Ursus arctos*) habitat suitability and distribution modelling in the southern taiga subzone using the method of maximum entropy. *Nature Conservation Research*, **4**(4): 34–64. [In Russian]. <https://doi.org/10.24189/ncr.2019.061>
- Pogrebnyak P.S. 1968.** General forestry. Second edition, revised. Kolos, Moscow, 440 p. [In Russian].
- Pohlert T. 2014.** The pairwise multiple comparison of mean ranks: package (PMCMR). R package. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.PMCMR>
- Popov A.V. 1965.** The life cycle of louse-flies *Lipoptena cervi* L. and *Stenopteryx hirundinis* L. (Diptera, Hippoboscidae). *Entomological Review*, **44**(3): 573–583. [In Russian].
- Puzachenko Yu.G., Zheltukhin A.S. and Sandler-sky R.B. 2010.** Hunting taxation methods for in-farm management using remote information. Available at: http://www.sevin.ru/ecosys_services/game/game_method.pdf (accessed 26 October 2022) [In Russian].
- 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/>
- Samuel B., Madslie K. and Gonynor-McGuire J. 2012.** Review of deer ked (*Lipoptena cervi*) on moose in Scandinavia with implications for North America. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, **48**: 27–33.
- Schamberger M.L. and O'Neil L.J. 1986.** Concepts and constraints of habitat-model testing. In: J. Verner, M.L. Morrison and C.J. Ralph (Eds). *Wildlife 2000: Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. University of Wisconsin Press, Madison: 5–10.
- Sedikhin N.V. and Dmitryukov A.V. 2022.** 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. <https://doi.org/10.1134/s0013873822020075>
- Semenov-Tyan-Shansky O.I. 1948.** Elk on the Kola Peninsula. *Trudy Laplandskogo gosudarstvennogo zapovednika*, **2**: 92–162. [In Russian].
- Senov S.N. 2022.** Forest science and forestry: textbook. Third edition revised and supplemented. Lan', Saint-Petersburg, 336 p.
- Sukachev V.N. 1961.** General principles and procedure in the study of forest types. In: V.N. Sukachev and S.V. Zonn (Eds). *Methodological guidelines for the study of forest types*. Second edition, revised and expanded. Izdatelstvo AS USSR, Moscow: 11–122. [In Russian].
- Timofeeva E.K. 1974.** Elk (ecology, distribution, economic value). Izdatelstvo Leningradskogo Universiteta, Leningrad, 167 p. [In Russian].
- Varnakov A.P. 1977.** Deer louse-fly in the European taiga. *Trudy Vsesoyuznogo sel'skhozoyajstvennogo instituta zaochnogo obrazovaniya*, **138**: 78–81. [In Russian].
- Yudin A.A. and Skumatov D.V. 2020.** The assessment of moose numbers with the help of their excrements accounting in springtime. *Far East Agrarian Bulletin*, **4**(56): 124–133.
- Zheltukhin A.S., Puzachenko Yu.G., Kozlov D.N., Sandler-skiy R.B. and Korablev N.P. 2007.** Implementation of the modern methods of collection and analysis of the field materials while mapping habitats of mammals and birds in the nature reserves and estimating its quality. *Trudy Tsentral'no-Lesnogo Gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika*, **5**: 227–244. [In Russian].
- Zheltukhin A.S., Puzachenko Yu.G. and Sandler-skiy R.B. 2009.** The quality of animal habitats estimated from track activity and remote sensing data. *Contemporary Problems of Ecology*, **2**(3): 176–184. <https://doi.org/10.1134/s1995425509030035>
- Zhu S., Qu Y., Liu Y., Dobrynin D.V., Sukhova O.V., Kotlov I.P., Sandler-skiy R.B., Yachmennikova A.A. and Rozhnov V.V. 2019.** The structure of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) potential habitats and evaluation of its prey in the Taipingou National Park (China) based on remote sensing data. *Issledovanie Zemli iz kosmosa*, **4**: 60–86. [In Russian]. <https://doi.org/10.31857/S0205-96142019460-86>