

УДК 574.32:639.111.16

ОХОТА КАК ФАКТОР ДЕФИЦИТА ЭНЕРГИИ В ОРГАНИЗМЕ ЛОСЯ

© 2003 В.М. Глушков

Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, РАСХН, г. Киров, 610000,
E-mail: postbox@wild-res.kirov.ru

В рамках общей проблемы влияния охоты на продуктивность и численность популяций эксплуатируемых видов рассмотрена связь энергетического баланса организма с интенсивностью и продолжительностью сезона охоты. “Бег” и “переходы крупным шагом” как реакция животных на появление человека увеличивали общую протяжённость суточных перемещений до 3,3 раза в первой половине зимы и до 10 раз – во второй. На фоне наблюдаемого дефицита энергии (25% в декабре и 32% в январе) у спокойно пасущихся лосей рост дефицита под влиянием охоты происходил как за счёт увеличения общих ежедневных энергетических потребностей (на 1,3-6,5% в декабре и на 43-50 % в январе), так и за счёт уменьшения рациона и преобразованной энергии на поддержание/рост (на 60 – 67% в декабре и в 3,6-5,8 раза в январе). Абсолютная величина дефицита энергии как в декабре, так и в январе была выше у лосят (234,9 и 354,8 кДж/кг^{0,75}/день), а кратность увеличения дефицита по отношению к дефициту у спокойно пасущихся лосей (в 3,0 раза в декабре и 4,6 раза в январе) – у взрослых самок. Перемещения животных в старые леса (обладающие лучшими маскирующими свойствами) не решали, а наоборот, углубляли проблему дефицита энергии, поскольку обилие корма в старых лесах в 4,8 – 8,2 раза ниже, чем в молодняках. Стратегия выживания лосей представляет собой выбор оптимального соотношения защитных и кормовых свойств среды в зависимости от интенсивности охоты и высоты снежного покрова. Влияние интенсивности охоты на организм животных проявляется через дефицит энергии и нарушение ритмов митозов, в истощении тканей органов и мышц, изменении их химического состава и содержания витаминов, что отражается на продуктивности популяций и численности животных. Для улучшения состояния популяций требуется сократить сезон охоты, перенести его на возможно ранние сроки, изменить организацию и технологию добывания.

ВВЕДЕНИЕ

Установлено, что поздние сроки и большая продолжительность сезона охоты влекут за собой нерациональное использование животными кормовых ресурсов, потравы лесных культур, ухудшение экономики охоты за счет потери части трофеев (лучшие рога сбрасываются рано – уже с середины ноября) и мясной продукции (3-5% от уровня в октябре) за счет истощения животных из-за неполноценных кормов, а также из-за нарушения суточного ритма (Данилкин, 1999). Известно, что динамика клеточного деления в тканях организма связана с суточным ритмом активности животных и при бодрствовании снижается до минимума (Лобашев, Савватеев, 1959).

Ещё одним, довольно существенным, по нашему мнению, доводом в пользу проведения охоты в ранние сжатые сроки служит возрастание энергетических затрат организма на перемещение

животных, спасающихся от охотников. При питании в зимний период неполноценным веточным кормом нельзя ожидать дополнительного поступления энергии в организм. Поэтому выполнение “лишней” работы неизбежно увеличит дефицит энергии и катаболизм имеющихся в организме запасов – сначала гликогена, затем жира и белка (Мак-Дональд с соавт., 1970). В условиях, когда поступление энергии в организм меньше, чем её нужно для поддержания, организм и популяция в целом теряют способность к росту и размножению (Одум, 1986)¹. Это очень важное заключение подтверждает актуальность исследуемой проблемы,

¹ Энергией для поддержания принято считать сумму энергии обмена в состоянии покоя («основной» обмен) и кратной ему величины энергии, обеспечивающей минимальную активность, необходимую для выживания (Ю. Одум, т. 2, 1986, с. 70).

но надо доказать существование связи между ростом дефицита энергии в организме животных и распугивающим влиянием охоты. Суточный рацион и протяженность суточных перемещений при разной интенсивности преследования представляют объективную характеристику поглощенной и израсходованной энергии. Предварительные материалы по суточному ритму лосей и поедаемости кормов по периодам зимы опубликованы ранее (Глушков, 1974, 2001). Данные по величине основного и экологического метаболизма лосей в декабре и январе, по которым рассчитана величина превышения метаболизма при той или иной работе организма, заимствованы из публикации L. A. Kennecker and R.S. Hudson (1989).

МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ

Район исследований. Полевые работы проводили на северо-востоке Европейской части России, в подзонах средней и южной тайги, в пределах административных границ Кировской области. Главными лесообразующими породами региона являются ель обыкновенная и сибирская, сосна обыкновенная, береза и осина. На вырубках преобладает естественное возобновление берёзой и осиной. Кустарники подлеска представлены ивой, рябиной, крушиной, черёмухой. При посадках леса поддерживается принцип сохранения видового состава коренного леса: после сосны культивируется сосна, а после ели – ель. Ежегодно вырубается 0,3 – 1,1 % лесной площади области.

Климат региона континентальный, с продолжительной холодной многоснежной зимой и умеренно тёплым летом. Крайние значения температур - -50 - + 30°C. Среднегодовое количество осадков - 400– 600 мм. Средняя максимальная высота снежного покрова (в марте) - 45–85 см с колебаниями по годам от 37 до 130 см (Березина, Клировова, 1967). В первой декаде декабря и января средняя многолетняя высота снежного покрова по области равнялась 23,4 и 30,2 см, а на территории научного стационара ВНИИОЗ, где проводились работы по картированию и хронометражу суточной деятельности лосей и часть работ по изучению питания, в декабре высота снега в сосновых лесах равнялась 35 см в спелых и 45 см в молодняках, а в январе – 45 и 50 см соответственно. В темнохвойных смешанных лесах водораздела в декабре высота снега равнялась 41 см в спелых и 70 см в молодняках, а в январе – 52 см в спелых и 64 см в молодняках (Глушков, 1970).

Повидовое обилие и поедаемость кормов. Видовой состав, количество корма в ярусе поедания (0 – 2,5 м), степень утилизации (поедаемость) изучали методом пробных площадок в лесах каждой из выделенных на территории Кировской области растительных подзон. В пределах каждой подзоны пробы брали в водораздельных лесах (темнохвойные смешанные насаждения) и в террасных лесах речных долин (сосновые смешанные насаждения). Кроме различия по преобладающей коренной породе, выделенные ландшафтные группы угодий различались типом лесовозобновления после рубок: в темнохвойных лесах преобладает естественное возобновление лиственными породами, а в сосновых лесах – культурами сосны, играющими заметную роль в зимнем питании лося (Козловский, 1961, 1971; Заблоцкая, 1975). В пределах каждой из выделенных групп отдельно изучались “старые леса” и молодняки. Пробные площадки закладывали по принципу систематического отбора (Василевич, 1969), дающего возможность уточнить статус отдельных участков пастбищ, их роль в формировании запаса сезонных кормов и питании лося, поскольку известно, что кормовые свойства биотопа связаны с расстоянием от опушки (Данилов, 1934). Площадки располагали вдоль границы старого леса с молодняками (нулевой класс) и в удалении от неё в двух диаметрально противоположных направлениях, на 10 – 20 – 50 – 100 и 125 м для всех четырёх экспозиций (Ю, С, З, В) в сопоставимых по возрасту насаждениях. Максимальное в нашем исследовании расстояние от опушки, равное 125 м, обусловлено размерами лесосек (преобладали вырубки шириной 250 м) и практически не меняющимися после удаления от опушки на 125 м, обилием и поедаемостью кормов как в молодняках, так и в старом лесу (Глушков, 1980, 1986). Время проведения работ - 1 – 15 сентября, 1 – 20 января и 20 – 30 апреля, обусловлено необходимостью оценки обилия и поедаемости по периодам зимы и сезонам года. Всего обработано 593 пробных площадки (площадью 100 кв. м), из которых 240 предназначены для изучения кормовых свойств отдельных участков пастбищ. Основными показателями при расчёте сырой массы корма служили средний повидовой диаметр скуса ветки (по зимним кормам) и средняя длина обядения (ошмыгивания) листьев с побега (по летним кормам). По этим показателям были собраны образцы веток (по 10 проб с десятью ветками в каждой для каждого вида) и рассчитана масса одной поеди (табл. 1).

Таблица 1
Данные для расчета сырой массы урожая кормов и рациона лося ($M \pm m$)

Показатели	Вид растений							
	ива	осина	береза	ряби-на	таволга	ки-прай	сосна	пихта
Средний диаметр ветки в точке скуса, мм	2,9 $\pm 0,17$	4,0 $\pm 0,12$	2,3 $\pm 0,1$	4,2 $\pm 0,14$	-	-	3,9 $\pm 0,12$	3,7 $\pm 0,13$
Средняя длина участка ветки (побега) с объединенными листьями, см	31 $\pm 1,66$	24 $\pm 1,23$	27 $\pm 1,47$	29 $\pm 1,01$	21 $\pm 0,69$	29 $\pm 1,01$	-	-
Средний вес одной ветки без листьев, г	1,6 $\pm 0,14$	4,8 $\pm 0,15$	1,0 $\pm 0,12$	3,3 $\pm 0,15$	-	-	9,4 $\pm 0,33$	10,1 $\pm 0,42$
Средний вес листьев с одной ветки (побега), г	5,2 $\pm 0,21$	5,9 $\pm 0,20$	7,6 $\pm 0,12$	7,4 $\pm 0,31$	8,8 $\pm 0,14$	12,6 $\pm 0,31$	-	-

Обилие и поедаемость зимних кормов по растительным зонам области изучались на площадках, закладываемых по участкам со средними для данной группы угодий значениями обилия и поедаемости. В молодняках естественного возобновления и культурах площадки располагали в 50 м от западной или восточной кромки леса и не ближе 125 м от северной и южной кромок. В старом лесу все площадки размещали не ближе 150 м от любой из опушек. Дополнительным требованием стандартизации учётных работ было обязательное размещение пробных площадок в зоне постоянного обитания лосей, определяемое по расстоянию от ближайшего населенного пункта до встречи первого следа лося (Глушкин, 1997).

В подзоне средней тайги зона учёта кормов начиналась в 8 км от ближайшего населенного пункта, в южной тайге – в 6 км, а в хвойно-широколиственных лесах – не ближе 4 км. Листственные молодняки изучались на участках естественного возобновления 8 – 12-летнего возраста, а хвойные – в культурах сосны 12 – 17-ти лет. Распределение проб на втором этапе работ по группам угодий и участкам области дано в таблице 2. Как и в предварительном исследовании, на площадках подсчитывали число стволов, число веток поедаемого диаметра на каждом стволе в ярусе поедания, общее повидовое число веток и скусов на площадке.

Суточный рацион. В летний период видовой состав корма лося изучали по показателю “поедаемость”, а также по содержимому рубца добывших 4 взрослых лосей (3 самца добыты в июне и 1 самка – в июле). Массу летнего суточного рациона определяли по данным хронометража суточной деятельности полуурчной лосихи при спокойной пастьбе в лесных угодьях стационара ВНИИОЗ. За 40 часов 35 минут в августе и 61 час 10 минут в начале сентября лосиха прошла с остановками на отдых 9250 м (около 2350 м в сутки), при этом зарегистрировано 16650 скусов (4230 за сутки, или 1,8 скуса на 1 м перемещений).

В поедях в августе преобладали листья осины, берёзы и рябины, а в первой декаде сентября осину заменили ивы, малина, крушина. В августе масса одной поеди составляла 6,97 г, а в сентябре – 6,8 г. Масса суточного рациона (сырой вес листьев) – соответственно, 29,5 и 28,8 кг. Протяженность жировок в тёмное время суток определялась по расстоянию между местом пребывания вечером (в 20⁰⁰ – 20³⁰) и на рассвете следующего дня (лосиху обнаруживали по звуку колокольчика).

Фактическое расстояние, пройденное лосем за ночь, определяли умножением замеренного расстояния на коэффициент кривизны 1,3, полученный при картировании дневных жировок. Масса корма, съеденного в тёмное время суток, определялась умножением массы одной поеди на число скусов на 1м и на пройденное за ночь расстояние.

Таблица 2

Количество пробных площадок по природным зонам, участкам области и группам угодий

Растительные подзоны	Участки области	Число площадок по группам угодий			
		старые леса		молодняки	
		еловые	сосновые	лиственные	сосновые
Средняя тайга	Северо-восточный	9	6	20	7
Южная тайга	Северо-западный	10	7	12	8
Южная тайга	Центральный	20	18	46	40
Хв.-широколиствен. леса	Южный	30	26	58	36
Итого	Область	69	57	136	91

Зимний рацион лося изучали методом тропления суточных наследов с регистрацией числа скусов по видам растительности (Насимович, 1948; Тимофеева, 1974). Отдельно анализировали материал троплений в ноябре – декабре и в январе

марте. Массу корма, съеденного за сутки, определяли с использованием табличных данных для расчёта массы корма. Расчёты по урожаю кормов, суточному рациону и энергетике питания лося производили, оперируя сырой массой кормов, ивиду того, что данные по калорийности кормов в справочнике М.Ф. Томме (1964) приведены к сырой массе. Всего закартировано 35 полных суточных наследов (23 в I и 12 во II периоды зимы). При многодневном троплении специально спугиваемых (1 или 2 раза в день) животных также регистрировали количество съеденного за сутки корма и общую протяженность суточного хода, а, кроме того, фиксировали расстояние, пройденное рысью и крупным шагом. В группах лосей поеди регистрировали, как правило, у одного животного, отличающегося по форме (размеру) следов или кормовому поведению. В семейных группах картирование наследа и регистрацию поедей производили и у самки, и у лосенка. Пол и возраст взрослых лосей (с градацией: полузврелый, средневозрастный, старый) определяли по форме и размеру следа и калового “орешка”, а также по размеру лежки и месту расположения мочевого пятна на снегу относительно следов задних конечностей (Гептнер и др., 1961; Язан, 1972).

Суточный ритм и бюджет времени. Общие сведения о времени активности – отдыха лосей в течение суток (11 – 13 часов в первой половине зимы и 10 – 14 часов во второй, Е.П. Кнорре и Е.К. Кнорре, 1959) уточняли по результатам специальных троплений. Выполнено более 200 неполных троплений “вдогон”, когда расстояние от начала тропления до лося было не более 4 жировок, т.е. меньше суток. При выполнении этой работы каждое отдельное тропление позволяло уточнить один

из выбранных параметров дневного ритма лосей, а именно: время окончания утренней или дневной жировки, время начала дневной или вечерней жировки. По этим данным определяли продолжительность отдыха в промежутке между утренней и дневной и между дневной и вечерней жировками, а также время дневной жировки у спокойно пасущихся лосей. Суть этих работ заключалась в установлении визуального (реже, по звуку) наблюдения в период перехода от активности к покоя или от покоя к активности с целью определения точного времени смены периодов активности и покоя.

Тропление потревоженных накануне лосей (после одно- или двукратного спугивания) начинали на следующий день с места, где было прекращено преследование накануне. К троплению приступали рано утром, ещё затемно, для того, чтобы до 9 часов утра, когда в стандартной ситуации лоси заканчивают жировку и ложатся, приблизиться к ним и, не спугивая, установить визуальное наблюдение с целью фиксирования времени прекращения жировки и укладывания на лёжку. После этого, лосей спугивали и производили картирование “в пятую” от лёжек до места прекращения преследования накануне. Особое внимание обращалось на расстояние, пройденное быстрыми аллюрами – рысью и крупным шагом, а также протяженность вечерней и ночных жировок. Одним из фиксируемых элементов расстояния, пройденного лосем после спугивания, была дистанция “перехода” крупным шагом, которым напуганный лось завершал оборонительную реакцию. Обычная последовательность элементов оборонительного поведения лосей – бег – крупный шаг – текущая жизнедеятельность. Как правило, они разделяются между собой остановками животного, но иногда крупный шаг постепенно переходил в мелкий, а затем в жировочный. Эту особенность требовалось учитывать при определении дистанции перехода. В результате таких троплений определяли изменения ночного ритма лосей, потревоженных челове-

ком. За основу ночного ритма лосей использовали данные Е.П. и Е.К. Кнорре (1959), полученные при хронометраже одомашненных лосей, спокойно пасущихся в лесу. Влияние спугивания накануне на дневной ритм лосей на следующие сутки изучали троплением "вдогон" до установления визуального контакта, т.е. также, как и при уточнении дневного ритма спокойно пасущихся лосей. Кроме явно различимых отклонений, таких как уменьшение числа жировок и лёжек, требовалось установить скорость движения при жировке, которая в таких случаях, как правило, была выше, чем при спокойной пастьбе. Данные по протяженности перемещений на жировках и быстрыми аллюрами через скорость движения переводили во временные показатели с целью определения суточного ритма у потревоженных животных и корректировки стандартного бюджета времени (Глушков, 1974).

Ежедневные энергетические потребности и энергетические ресурсы организма. Для определения общих ежедневных энергетических потребностей организма лося при разной интенсивности преследования и продолжительности сезона охоты в качестве основы использована величина основного и экологического метаболизма, определённая Л. Ренекером и Р. Хадсоном (Renecker, Hudson, 1986) методом непрямой калориметрии у 7 взрослых самцов и самок в загоне. Величину обменной энергии по каждому виду жизнедеятельности в течение суток они сопоставили с частотой сердечных сокращений (ЧСС), получив при этом уравнения регрессии величины затрат энергии по ЧСС. В наблюдениях за двумя взрослыми свободно пасущимися самками методом телеметрии регистрировали ЧСС для каждого вида жизнедеятельности в течение года, и по предварительно составленным уравнениям рассчитывали энергетические потребности у свободно пасущихся лосей для каждого вида жизнедеятельности за сутки в течение года (Renecker, Hudson, 1989). Установленные в цитируемых работах уровень превышения (сверх основного обмена) энергетических затрат на специфические виды деятельности и закономерная пропорциональность превышения экологического метаболизма над основным по каждому виду деятельности: на лёжке (бодрствование и пережёвывание пищи), на жировке (передвижение, скусывание побегов, питьё, поедание снега, коры, настороживание и контроль окружающей обстановки), при переходах и беге, для каждого месяца имели своё значение, но кратность (или %) превышения сохранялась постоянной. Эта закономерность использована в нашей работе для расчёта

приростных затрат энергии у модельных лосей: сеголетка, взрослой самки и взрослого самца с исходной массой на начало декабря 145, 320 и 410 кг, по фактическим параметрам выполняемой работы и бюджету времени в условиях изменяющейся интенсивности и продолжительности охот. Бюджет времени корректировали по числу лёжек, пройденному расстоянию и скорости передвижения на разных аллюрах. Величину затрат энергии на тот или иной вид специфической деятельности при изменившемся под влиянием охоты суточном ритме и бюджете времени определяли для каждого вида деятельности путём умножения величины прироста затрат (по данному виду жизнедеятельности) на время деятельности и на обменную массу тела ($BW^{0,75}$). Общие ежедневные энергетические потребности организма определяли как сумму приростных затрат и основного метаболизма в данном месяце.

По средней массе и составу рациона, определенным при троплении животных, отнесенных к модельным категориям, с помощью справочных материалов (Томме, 1964) определяли химический состав и массу переваримых веществ. Количество преобразованной энергии, поступившей с кормом, рассчитывали по тепловым коэффициентам, равным: жир – 9,3 ккал/г (39,1 кДж/г), протеин – 4,5 ккал/г (18,9 кДж/г), углеводы – 4,1 ккал/г (17,2 кДж/г), Н.Ш. Перельдик с соавторами (1981). Кроме того, учитывали величину коэффициента использования чистой энергии в ходе обмена веществ (0,82) и коэффициента эффективности использования преобразованной энергии для поддержания физиологического состояния (0,71). Метод расчёта преобразованной энергии на поддержание/рост заимствован из публикации Л. Ренекера и Р. Хадсона (1989).

Данные пробных площадок обработаны статистическими методами. Остальные материалы, учитывая не инструментальные методы их получения, обработаны по значениям средней арифметической.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Протяженность суточных перемещений. Суточный ход спокойно пасущихся, не напуганных лосей имел характер равномерно чередующихся жировок и лёжек с несколько меньшей (по длине) второй ночной жировкой и более продолжительными утренней (до 9⁰⁰) и вечерней (после 16⁰⁰) жировками. Первая ночная (22⁰⁰-24⁰⁰) и дневная (12⁰⁰-14⁰⁰) были примерно равной протяженности. В отдельных случаях утренняя или вечерняя жировка совмещалась с небольшим переходом - до

130 м максимально, а в среднем - 48-79 м у животных разных половозрастных групп. Причиной переходов служило увеличение скорости ветра (Глушков, 1976). У спокойно пасущихся лосей такие переходы зарегистрированы только в первой половине зимы. Расстояние суточных перемещений спокойно пасущихся одиночных лосей и самок с потомством в первой половине зимы колебалось от 744 до 782 м, а во второй половине было чуть меньше - 673-740 м.

После однократного спугивания, отождествляемого в данной работе с низкой интенсивностью охоты, суточный ход лосей состоял из расстояния, пройденного рысью ($V=8$ км/ч), отрезка, пройденного крупным шагом ($V=4$ км/ч), и чередующихся жировок и лёжек. По сравнению с перемещениями спокойно пасущихся лосей, общая протяжённость суточного хода однократно напуганных лосей возрасла в первой половине зимы на 46-287%, а во второй - на 297-376%. Минимальная протяжённость перемещения была у лосят, а максимальная у взрослых самцов. В группе "самка-лосёнок" разница в протяжённости суточного перемещения (520 м в I половине зимы и 180 м во второй) не приводила к разрыву связи. Максимальная дистанция между лосихой и лосёнком при движении рысью не превышала 120 м, причём такое отставание лосёнка было кратковременным на последнем этапе движения рысью перед сменой аллюра на крупный шаг. При нахождении лосёнка на лёжке лосиха, не окончившая жировку или вставшая на жировку до того, как поднялся лосёнок, двигается вокруг него по спирали с максимальным радиусом не более 40-45 м, постоянно сохраняя при этом визуальный контакт. Взрослый самец не поддерживает "солидарности" (выражение О.И. Семёнова-Тян-Шанского), проходит быстрыми аллюрами в два-три раза большее расстояние и теряет связь с семейной группой (Язан, Глушков, 1973; 1977).

После двукратного спугивания («интенсивная охота») в первой половине зимы общая протяжённость суточных перемещений возрасла на 244-318%, а во второй - на 798-1012% (до 10 раз), при этом дистанция бегства возрасла по сравнению с однократным спугиванием в 3-7 раз в первой половине зимы и в 1,5-3,5 раза во второй, но при этом расстояние перехода (крупный шаг со средней скоростью 4 км/ч) уменьшалось в первой половине зимы в 2-8 раз, а во второй - в 3-5 раз.

Число лёжек и жировок сокращалось до 4 в первой половине зимы у лосёнка, а во второй половине зимы - до 3 у лосёнка и до 4 у взрослых лосей.

Бюджет времени. Время, затраченное на лежание при спокойной пастьбе, во второй половине зимы увеличивалось почти на два часа. При увеличении интенсивности преследования время лежания в I-й половине зимы немного росло, а во второй - сокращалось.

Затраты времени на жировки при спокойной пастьбе уменьшались во II половине зимы примерно на 2 часа. По мере увеличения интенсивности преследования происходило сокращение времени жировок: в I половине зимы - у всех животных, а во второй - у телят и самцов.

Затраты времени на переходы и бег возрастили у всех животных, преследуемых человеком.

В I половине зимы увеличение в большей мере касалось затрат на бег, а во второй - на переходы (табл. 3).

Ежедневные энергетические потребности. Общие ежедневные энергетические потребности (ОЕЭП) организма определяются как сумма затрат энергии на различные виды деятельности (Reinecker, Hudson, 1989). Величина основного обмена оценивалась ими у животных при дремоте лежа с опущенной на туловище головой и составляла 12,5 кДж/час/кг^{0,75} в декабре и 11,4 кДж/час/кг^{0,75} в январе. На основании указанных величин мы рассчитали суточную величину основного обмена у животных, использованных в модельных расчетах в данной работе (табл. 4). Показанная в работе Ренекера и Хадсона тесная связь между приращением энергии на обеспечение жизнедеятельности и основным обменом ($r=0,74-0,85$, $se=0,014-2,59$) делает правомерным расчет удельной величины превышения экологических затрат над основными (табл. 5) и использование полученных значений превышения для вычисления "экологической" составляющей ОЕЭП.

"Экологическая" составляющая общих ежедневных энергетических потребностей организма при разной интенсивности преследования рассчитана по затраченному времени (табл. 3), величине приращения затрат при разных видах деятельности (табл. 5) и массе тела $BW^{0,75}$ по состоянию на начало расчетного месяца по данным Ю.П. Язана (1961) и Е.П. Кнопре (1961).

Таблица 3

Бюджет времени за сутки в первой и второй половине зимы

Интенсивность преследований	Животные	Лежащие		Жировки		Переходы		Бег	
		Количество лежек	Время лежания, ч.	Протяженность, км	Затрачено времени, ч.	Протяженность, км	Время, ч.	Протяженность, км	Время, ч.
Первая половина зимы (XI-XII)									
Спокойная пастьба	Лосё-нок	5	12,90	0,696	11,09	0,05	0,013	-	-
	Самка	5	12,83	0,721	11,16	0,05	0,013	-	-
	Самец	5	12,99	0,720	11,00	0,05	0,013	-	-
Однократное спугивание	Лосё-нок	5	13,20	0,624	10,75	0,37	0,093	0,136	0,017
	Самка	5	13,10	0,927	10,77	0,43	0,108	0,157	0,020
	Самец	5	13,17	0,772	10,50	1,15	0,288	0,378	0,047
Двукратное спугивание	Лосё-нок	4	13,58	0,98	10,30	0,12	0,03	0,730	0,091
	Самка	5	13,43	1,002	10,43	0,19	0,047	0,740	0,093
	Самец	5	13,64	1,450	10,20	0,15	0,038	0,950	0,119
Вторая половина зимы (I-III)									
Спокойная пастьба	Лосё-нок	4-5	15,5	0,673	8,5	-	-	-	-
	Самка	5	14,5	0,738	9,5	-	-	-	-
	Самец	5	14,0	0,690	10,0	-	-	-	-
Однократное спугивание	Лосё-нок	4	15,63	1,140	8,14	0,795	0,199	0,195	0,024
	Самка	5	14,29	1,265	9,43	1,015	0,254	0,220	0,027
	Самец	5	13,79	0,883	9,8	1,480	0,370	0,247	0,031
Двукратное спугивание	Лосё-нок	3	15,26	1,078	7,7	4,05	1,01	0,247	0,031
	Самка	4	13,23	1,357	9,7	4,117	1,03	0,350	0,044
	Самец	4	14,41	0,99	8,2	5,10	1,28	0,890	0,111

Таблица 4

Основной (базальный) метаболизм лосей, рассчитанный по величине обменной энергии при дремоте лежа (по L. A. Renecker and R.J. Hudson, 1989)

Животные	Декабрь (12,5 кдж/час/кг ^{0,75})			Январь (11,4 кдж/час/кг ^{0,75})		
	Масса тела, кг	Обменная масса, кг ^{0,75}	Основной метаболизм, кдж/сут./особь	Масса тела, кг	Обменная масса, кг ^{0,75}	Основной метаболизм, кдж/сут./особь
Лосенок (♂♀)	145	41,78	12534,0	145	41,78	12534,0
Самец (ad)	410	91,11	27333,0	400	89,44	24471,5
Самка (ad)	320	75,66	22698,0	316	74,95	20506,0

Расчеты показали, что при спокойной пастьбе ежедневные затраты энергии в январе снижались по сравнению с декабрьскими у лосят на 20%, у взрослых самцов – на 10%, взрослых самок – на 15%. После однократного спугивания затраты стали больше, чем при спокойной пастьбе, однако снижение затрат в январе имело место только у гелят (-13%) и самок (-4%). После повторного спугивания получен большой прирост затрат в январе по сравнению с декабрьскими затратами: у лосят на 14%, самок на 24%, самцов на 28% (табл. 6). В

декабре увеличение интенсивности преследования вызывало значительно меньший (в 30-50 раз) прирост энергозатрат по сравнению с январем.

Кормовые ресурсы. В ярусе поедания (2 м от уровня снега) подсчитано общее число веток поедаемого диаметра с выделением числа откусенных веток. В среднем, на площадке в молодняках учтено 1319, а в “старых” лесах - 160 веток, из которых 69 в молодняках и 20 в старых лесах съедены лосем (табл. 7).

Таблица 5

Удельная величина превышения экологического метаболизма над основным у взрослых, свободно пасущихся самок лося, кДж/час/кг^{0,75} (по L. A. Renecker and R.J. Hudson, 1989)

Вид жизнедеятельности или работы, выполняемой организмом животного	Удельная величина экологического метаболизма и его превышения над основным			
	Декабрь		Январь	
	Метаболизм	Превышение	Метаболизм	Превышение
Дремота лежа с опущенной головой (основной обмен)	12,5	0	11,4	0
В положении лежа – бодрствование, пережевывание и прочее	14,3	1,83	12,7	1,27
Жировка	18,57	6,07	17,69	6,29
Переходы	19,8	7,3	46,3	34,9
Бег	60,5	48,0	70,0	58,6

Таблица 6

Экологическая составляющая (сверх основного обмена) общих ежедневных энергетических потребностей, кДж/особь

Жизнедеятельность (работа)	Лосенок (♀♂)		Самец (ad)		Самка (ad)	
	Декабрь BW=145 кг	Январь BW=145 кг	Декабрь BW=410 кг	Январь BW=400 кг	Декабрь BW=320 кг	Январь BW=316 кг
Спокойная пастьба						
Лежание	986,3	822,4	1849,0	1590,2	1776,4	1380,2
Жировка	2812,5	2233,8	6083,4	5625,8	5125,3	4478,6
Переходы	3,96	-	8,65	-	7,2	-
Итого:	3802,8	3056,2	7941,1	7216	6908,9	5858,8
После однократного спугивания						
Лежание	1009,2	829,3	2195,9	1566,4	1813,8	1360,2
Жировка	2720,2	2139,2	5806,9	5513,3	4946,2	4445,6
Переходы	41,8	290,2	184,5	1154,9	59,7	664,4
Бег	34,1	58,8	205,5	162,5	72,6	118,6
Итого:	3805,3	3317,5	8392,8	8397,1	6892,3	6588,8
После двукратного спугивания						
Лежание	1032,2	809,7	2274,2	1636,8	1859,4	1259,3
Жировка	2632,4	2023,5	5641,0	4613,1	4790,0	4572,9
Переходы	9,1	1472,7	25,3	3995,5	25,96	2694,2
Бег	180,5	75,9	520,4	581,8	337,7	193,3
Итого:	3854,2	4381,8	8460,9	10827,2	7013,1	8719,7

Повидовое количество съеденных веток и их масса дают представление о роли отдельных видов растительности в зимнем питании лося: почти половину зимнего рациона составляла осина (44,4%), несколько меньше (38,1%) сосна (18,9%) и пихта (19,2%), ивы (9,3%) и рябина (7,6%). Береза (0,5%) и прочие виды (0,1%), в числе которых были крушинка, можжевельник, дуб, орешник и ель, не имели существенной роли в зимнем питание. Очевид-

но также, что почти 10-кратная разница обилия корма в молодняках и старых лесах играла важную роль в зимнем существовании лосей, поскольку старые леса и молодняки имеют различный микроклимат, снеговой покров и маскирующие свойства (Новиков, 1953; Рихтер, 1945). При переходе лосей в старые леса для потребления 16 кг веточного корма животным требуется пройти в 4,4 раза большее расстояние (табл. 8).

Таблица 7

Обилие, поедаемость и масса отдельных видов растительности в зимнем рационе лося
(средние данные на 353 пробных площадках по 100 м²)

Вид растительности	Число веток в ярусе поедания, экз. ($\bar{X} \pm m$)		Число съеденных веток, экз. ($\bar{X} \pm m$)		Масса съеденного сырого корма, г		Всего съедено	
	Молодняки и культуры (n=227)	Приспевающие и спелые леса (n=126)	Молодняки и культуры	Приспевающие и спелые леса	Молодняки и культуры	Приспевающие и спелые леса	Грамм	% от 408,5 г.
Осина (<i>Populus tremula</i>)	339,6±51,2	12,1±4,9	36,6±7,0	1,12±0,37	175,7±33,6	5,4±1,8	181,1	44,4
род Ивы (<i>g. Salix</i>)	183,8±42,5	21,2±6,1	19,9±3,9	3,8±1,4	31,8±6,2	6,1±2,2	37,9	9,3
Рябина (<i>Sorbus aucuparia</i>)	24,9±5,1	35,6±5,8	2,7±0,88	6,8±2,1	8,9±2,9	22,4±6,9	31,3	7,6
Березы (<i>Betula pubescens</i> , <i>B. verrucosa</i>)	543,5±83,6	18,5±6,8	1,8±0,47	0,28±0,1	1,8±0,47	0,28±0,1	2,1	0,5
Сосна (<i>Pinus sylvestris</i>)	192,7±70,8	14,6±5,4	6,8±1,4	1,4±0,36	63,9±13,2	13,3±3,4	77,2	18,9
Пихта (<i>Abies alba</i>)	26,4±9,2	53,8±17,2	0,98±0,68	6,8±2,2	9,9±6,8	68,7±22,2	78,6	19,2
Прочие поедаемые виды	7,9±3,1	4,3±1,7	0,12±0,07	0,08±0,03	0,2±0,01	0,1±0,05	0,3	0,1
Всего на пробной площадке	1319	160	69	20	292,2	116,3	408,5	100,0

Таблица 8

Протяженность суточных жировок лося в старом лесу и молодняках (модельные расчеты)

Лосиные пастбища	Урожай веточных кормов (без березы) на 100 м ² , г	Количество корма на 1 м жировочного пути (1,7 м ²), г	Съедено лосем на 1 м жировочного пути (зона объедания кроны = 120°), г	Расчетная протяженность жировки (м) для потребления 16 кг кормов
Старые леса	892	15,3	5,1	3137
Молодняки	4050	68,6	22,6	708

Энергетическая ценность рациона. Регистрация съеденного корма при троплении показала различия в поедаемости перечисленных в табл. 7 видов по периодам зимы: в первой половине зимы посдались преимущественно лиственные, а во второй – хвойные породы (табл. 9).

Масса съеденного корма и количество поступившей в организм энергии также зависели от периода зимы, но в большей степени были связаны с интенсивностью преследования: в первой половине зимы интенсивное преследование вело к уменьшению массы рациона и преобразованной энергии на 38-40%, а во второй – на 72-83% (табл. 10).

Энергетический баланс. Общие ежедневные энергетические потребности, рассчитанные как сумма величины основного метаболизма (см. табл. 4) и экологической составляющей общих ежедневных энергетических потребностей (табл. 6), при спокойной пастьбе имели тенденцию к уменьшению с декабря по январь у всех животных, особенно у взрослых самцов и самок. Поэтому уменьшение в январе поступившей с кормом и преобразованной энергии было частично компенсировано снизившимися расходами энергии, что симметрично росту отрицательного баланса организма.

В условиях преследования величина отрицательного баланса энергии увеличилась в декабре в основном за счет снижения поступившей энергии с кормом, а в январе – как за счет снизившегося поступления, так и за счет возросших расходов энергии.

Кривые роста дефицита энергии при увеличении интенсивности преследования человеком показывают наличие прямой тесной связи между интенсивностью охоты и количеством поступающей и расходуемой организмом энергии: увеличение беспокойства вызывает уменьшение преобразованной энергии корма и увеличение общих ежедневных энергетических потребностей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Протяженность суточных перемещений. Установленное нами уменьшение (во второй половине зимы) суточных перемещений спокойно пасущихся лосей на 6-10% не противоречит общей тенденции снижения подвижности лосей по ходу зимы. В качестве причин называются увеличение глубины снега, ухудшение кормовой базы и понижение температуры воздуха, вынуждающие животных экономить энергию (Черных с соавт., 1980). По опубликованным данным, протяженность суточного хода в начале зимы составляла 4,5-5,1 км, а в конце – 1,8-3,2 км (Мельников, Ко-

чергин, 1984). По материалам ЗМУ из 22 областей Европейской части России, протяженность суточного хода во второй половине зимы составила 2,7-7 км (Кузякин, Ломанов, 1986). На лосеферме Печоро-Ильчского заповедника свободно пасущиеся в лесу лоси проходили в начале зимы до 8 км за сутки, но во второй половине зимы, особенно в морозную погоду, могли несколько суток жить на площади 0,1 га (Кнорре, 1959).

По данным Тимофеевой (1974) со ссылкой на первоисточники, средняя протяженность суточного хода лося на Кольском полуострове составляла 800 м, в печорской тайге – 300-3000 м, в Финляндии – 340 м. Протяженность, равную 3500-3900 м (Архангельская обл., Б.Т. Семенов, 1957), она считает ошибочно завышенной. В Ленинградской области средняя протяженность суточного хода в первой половине зимы составляла 1540 м, а во второй – 1287 м, причем жировочный путь составлял соответственно только 55 и 82,5% указанных расстояний, а остальная часть пути приходилась на переходы. Мотивацию переходов автор цитируемой работы не указывает, но подчеркивает, что звери зимой, особенно в ее второй половине, “буквально не делают лишнего шага без крайней необходимости и стараются как можно дольше кормиться на одном месте”. Эта “крайняя необходимость” имеет, по-видимому, экзогенное происхождение. Перемещением реализуется пассивно-оборонительная реакция на приближение хищника или человека. Это обычная реакция не только лося, но и большинства диких животных. Миграции также могли вносить свой вклад в увеличение протяженности суточных перемещений. По-видимому, мотивы не имеют значения при получении материалов троплений в целях учета (ЗМУ), по которым в цитируемых работах сделана часть выше указанных оценок протяженности суточных переходов, но понятие “спокойно пасущиеся животные” в данном исследовании исключает наследы как мигрирующих, так и напуганных человеком животных. В карточках троплений на качественно выполненных схемах суточного хода участки “бег”, “крупный шаг” или “переход” бывают выделены специальными указателями, но, кроме того, они выделяют себя сами – по степени прямолинейности и односторонности хода можно судить о мотивах и скорости перемещения лося на том или ином отрезке наследа. Из 120 карточек троплений лося в Кировской области в 1982 – 1986 гг. в 39 карточках были выделены участки “бегства”, “перехода” и “жировки”. При средней протяженности хода, равной 2018 м, только 582 м приходилось на жировочный путь.

Таблица 9

Видовой состав рациона по периодам зимы, %

Вид растений	Количество сырой массы в рационе	
	XI-XII	I-III
Осина (<i>Populus tremula</i>)	64,0	10,0
род Ивы (<i>g Salix</i>)	18,7	5,0
Рябина (<i>Sorbus aucuparia</i>)	13,7	-
Сосна (<i>Pinus sylvestris</i>)	-	74,4
Пихта (<i>Abies alba</i>)	3,0	10,0
Прочие	0,6	0,6

Таблица 10

Суточный энергетический ресурс самца, самки и лосенка при разной интенсивности преследования в первой и второй половине зимы

Интенси- вность пресле- дований челове- ком	Лосенок (♂♀)			Самец взрослый			Самка взрослая		
	Масса сырого корма, г	Масса ¹⁾ перева- римых ве- ществ, г	Преобразо- ванная ²⁾ энергия на поддержа- ние, кДж/сут/сосьбъ	Масса сырого корма, г	Масса ¹⁾ перева- римых ве- ществ, г	Преобразо- ванная ²⁾ энергия на поддержа- ние, кДж/сут/сосьбъ	Масса сырого корма, г	Масса ¹⁾ перева- римых ве- ществ, г	Преобразо- ванная ²⁾ энергия на поддержа- ние, кДж/сут/сосьбъ
Первая половина зимы (XI-XII)									
Без пре- следова- ния	BW ^{0,75} 145 кг			BW ^{0,75} 410 кг			BW ^{0,75} 320 кг		
	6500	959,4	10675,6	16000	2361,6	26278,4	15000	2214	24636,0
Слабое (одно- кратное спути- вание)	5500	811,8	9033,2	14000	2066,4	22993,6	13000	1918,8	21351,2
Сильное (дво- кратное спути- вание)	4000	590,4	6569,6	10000	1476,0	16424	9000	1328,4	14781,6
Вторая половина зимы (I-III)									
Без пре- следова- ния	BW ^{0,75} 145 кг			BW ^{0,75} 400 кг			BW ^{0,75} 316 кг		
	7000	1028,9	12165	12500	1837,3	21723,1	12000	1763,8	20854,2
Слабое пресле- дование	4000	587,9	6951,4	8300	1219,9	14424,2	7400	1087,7	12860,1
Сильное пресле- дование	1200	176,4	2085,4	3500	514,4	6082,5	2300	338,1	3997,1

Примечание: масса сырого корма определена по данным троплений суточных наследов и регистрации количества поедий по видам растительности с завышением и округлением; 1) масса переваримых веществ определена по химическому составу растений в рационе (Томме, 1964); 2) преобразованная энергия с учетом а) тепловых коэффициентов [жир – 9,3 ккал/г (39,1 кДж), протеин – 4,5 ккал/г (18,9 кДж), углеводы – 4,1 ккал/г (17,2 кДж)]; б) коэффициента использования чистой энергии в ходе обмена веществ (0,82); в) коэффициента эффективности использования преобразованной энергии для поддержания физиологического состояния (0,71) (Renecker and Hudson, 1989).

Остальное расстояние лоси преодолевали бегом (273 м) и крупным шагом (1162 м). О.И. Семенов-Тян-Шанский (1948) отмечал, что напуганный приближающимся человеком лось убегает в противоположном направлении на дистанцию до 300 м, а затем идет крупным шагом пока не успокоится, после чего ложится или начинает жировати. Последнее зависело от того, какой вид суточной жизнедеятельности, согласно суточного ритма активности, соответствовал времени нормализации поведения. При повторном спугивании дистанция бега увеличивалась в 2-4 раза. Эти наблюдения подтверждают наши экспериментальные данные по перемещениям лосей после однократного спугивания и подчеркивают принципиальные различия суточных перемещений спокойно пасущихся и напуганных животных.

Бюджет времени. В Печоро-Илычском заповеднике свободно пасущиеся в лесу лоси в первой половине зимы на лежке проводили 13 часов, а 11 часов были активны в положении стоя. Во второй половине зимы время отдыха увеличивалось, а время активности сокращалось на 1 час. По нашим наблюдениям, во второй половине зимы время на лежке, в режиме "спокойная пастьба", у лосихи равнялось 14,5, у лосенка 15,5 часа, а у самца-14,0 часов. Лосенок пропускал вторую ночную жировку (~1,5 часа) или позже вставал на утреннюю жировку, чем вынуждал лосиху раньше заканчивать вторую ночную жировку и менее активно коротиться в начале утренней жировки. У преследуемых животных в первой половине зимы продолжительность отдыха росла за счет меньшего времени жировок. Хотя общая протяженность жировочного хода возрастила до 35%, увеличение скорости движения с 40-45 м в час до 78-90 м на двух первых после спугивания жировках и несколько более высокая скорость движения (55-60 м/час) на утренней и дневной жировке на следующий день создавали уменьшение суточных затрат времени на жировку, который и использовался на дополнительный отдых. Относительно короткие расстояния, пройденные крупным шагом (0,2-1,2 км) и рысью (0,1-0,9 км), из-за большой скорости движения (4 и 8 км/ч) занимали в суточном бюджете времени не более 1,25%.

Е.К. Тимофеева (1974), анализируя собственные и литературные данные, делает заключение, что скорость передвижения на жировке в начале зимы выше, чем в конце, но в любом случае она не превышает 150 м/час. Методы косвенной оценки скорости жировочного хода, в частности, по количеству съеденных побегов (ссылается на работу

Джиковского (1967)), она считает некорректными и, по-видимому, справедливо, если говорить о количестве скусов вообще, не учитывая интенсивность объедания отдельных растений, находящихся на жировочном пути. При картировании суточных наследов групп лосей разница в интенсивности объедания и скорости движения бывает замечена не только по количеству съеденных на растении веток и диаметру скуса, но и по степени извилистости хода. У самцов старше 2 лет отличительная черта уже заметна, а у взрослых бывает хорошо выражена. Независимо от того, находится ли он в группе или один, самец двигается более прямолинейно, не сворачивая к каждому растению, находящемуся в стороне от линии движения. Он останавливается только у более крупных кустов, но не обходит их кругом или хотя бы наполовину, как делает лосиха с лосенком, а объедает только со стороны подхода и двигается дальше в намеченном им направлении. Больший, чем у самок и лосят, диаметр скушенных веток - еще одна отличительная черта питания самцов.

При троплении жиравших лосей методом «вдогон» мы определяли разницу в скорости движения отдельных животных в группе по указанным выше признакам, а после спугивания замеряли расстояние между ближним и более удаленным от нас лосями в точках, где звери прекратили жировку и обратились в бегство. Сопоставлением разницы в пройденном расстоянии с оценкой скорости зверей, сделанной во время тропления, производилась корректировка в оценке скорости или, наоборот, подтверждалась правильность сделанных оценок, но, в любом случае, постепенно повышалась точность оценки скорости передвижения по характеру жировки. В наших материалах скорость жировки колебалась от 42 до 145 м/час, что почти совпадает с диапазоном скоростей (36-155 м/час), установленных методом прямого хронометража (Тимофеева, 1974). Перерасчет времени отдыха при разной интенсивности преследования производили, вычитая сумму расчетного времени активности (бег, переход, жировка) из 24.

Отсутствие более простых, чем прямой хронометраж или наш метод, оценок скорости передвижения лосей на жировке и бюджета времени в целом оставляет пока место для дальнейших уточнений полученных нами оценок.

Ежедневные энергетические потребности. Однаковая величина основного метаболизма у спокойно пасущихся лосей, полученная методом непрямой калориметрии ($310 \text{ кДж/кг}^{0.75}/\text{сутки}$) и по частоте сердечных сокращений (273-300

кДж/кг^{0,75}/сутки), а также устойчивость пропорциональности величины приращения расхода энергии при специфических видах деятельности основному метаболизму на протяжении всего года (Renecker, Hudson, 1986; 1989) создают корректную основу для определения общих энергетических потребностей организма за сутки по сумме основного метаболизма и величины приращения при специфических видах деятельности, соотнесенной с обменной массой тела ($BW^{0,75}$) и бюджетом времени при модифицированных параметрах суточного ритма и выполняемой работы в условиях меняющейся интенсивности преследования.

Энергия основного обмена в декабре-январе, рассчитанная по частоте сердечных сокращений (300-273 кДж/кг^{0,75}/сутки), близка к среднему межвидовому значению энергии основного обмена (293 кДж/кг^{0,75}/сутки), но меньше энергии на поддержание (550 кДж/кг^{0,75}/сутки) (Schwartz et., al, 1988). Показанное в таблице 6 снижение приростного (экологического) метаболизма от декабря к январю у свободно пасущихся лосей и увеличение его в связи с увеличением интенсивности преследования отражают две противоположные тенденции в изменении основного и экологического метаболизма при пассивных (дренота лежа, бодрствование в положении лежа, жевание) и активных (жировка, переходы, бег) формах жизнедеятельности - затраты энергии на пассивные формы жизнедеятельности к январю снижались, а на активные возрастили. По этой же причине при увеличении преследования один и тот же бюджет времени на активные формы жизнедеятельности давал большие затраты энергии в январе. Поскольку затраты времени на переходы и бег в январе также возрастили, увеличение экологического метаболизма было непропорционально больше увеличения приростных затрат. В общих чертах, изменение ежедневных энергетических потребностей за счет варьирования расходов при движении подтверждено и у канадских лосей, но специально эта зависимость там не изучалась. В нашей работе остались не учтеными затраты энергии, связанные с испугом животных при появлении человека. Судя по увеличению частоты пульса, достигающей у напуганных человеком животных трехкратной величины (Knoppe, 1959), прирост затрат энергии, хотя и на короткий период, неизбежен. Л. Ренекер и Р. Хадсон отмечали, что при первом обнаружении человека частота пульса у лося возрастила на 45%, но в течение 15 сек. нормализовалась полностью до исходного уровня. После повторного испуга частота сердечных сокращений возрастила в

2,24 раза, а уменьшение и нормализация длились более 5 мин. Величина энергозатрат при этой фазе поведения оценивалась в 30 кДж/час/кг^{0,75}, т.е. почти в 3 раза выше нормы. Этот пример показывает большую вероятность некоторого занижения ОЕЭП в наших расчётах.

Кормовые ресурсы. Метод подсчета на пробных площадках повидового обилия и поедаемости кормов и использования усредненного диаметра и веса скушенных побегов каждого вида для определения роли различных растений и местообитаний в зимнем питании лося признан всеми специалистами, изучавшими зимнюю экологию лося (Козловский, 1971; Боровик, 1975; Никулин, 1979; Дунин, Козло, 1992). Использование систематического отбора мест закладки пробных площадок (Глушкин, 1980; 2001) мы рассматриваем как способ адекватного отображения кормовых свойств двух генерализованных групп лосиных пастбищ – молодняков и старых лесов, отличающихся по обилию и поедаемости веточных кормов в 8 и 3,5 раза соответственно. Максимальное превышение продуктивности по хвойным кормам (50,2 раза) было отмечено в культурах сосны в возрасте 12-14 лет, а по лиственным (21 раз) – на участках естественного возобновления спустя 5-8 лет после вырубания спелых темнохвойных лесов (Глушкин, 2001). В Канаде продуктивность угодий по зимним кормам лося возрастила на восьмой год после сплошных рубок в 50 раз (Telfer, 1970). Эти факты согласуются с нашими данными и не противоречат общей закономерности повышения продуктивности фитоценозов в начальной фазе сукцессионного ряда (Александрова, 1964), но показывают, что в результате вырубания леса она проявляется в более выраженной, зримой форме катастрофического характера. Кроме того, ежегодное пополнение вырубленных площадей растягивает период повышенной продуктивности фитоценозов. Участки с максимальной продуктивностью не исчезают, а лишь меняют свое место: молодняки, прошедшие возраст максимальной продуктивности, дополняются за счет более поздних рубок леса молодняками, достигшими возраста максимальной продуктивности. Ежегодное сохранение участков с максимальной продуктивностью зимних кормов – наиболее важный положительный фактор в зимней жизни лося (Knoppe, 1959).

Не менее важный факт – диаметрально противоположные защитные (маскирующие) свойства молодняков и старых лесов. Предпочтение лосем защитности (в случае преследования охотником) перед кормностью предполагает необходимость

потреблений животных в старые леса, где необходимый для поддержания зимнего рациона в 16 кг жировочный путь почти в 5 раз длиннее, чем в молодняках.

Суточный рацион лося. Большинство видов растений, числящихся в списке поедаемых лосем 1750 и даже 355 видов по В.Г. Гептнеру с соавт., 1961), являются случайными, малозначащими и составляют в рационе не более 1% (Кнорре, 1959). Количество видов, определяющих зимнее питание лосей, невелико и составляет 2-6, но не более 10-19 (Калецкий, 1967; Саблина, 1973; Данилкин, 1999). Практически все исследователи, занимавшиеся питанием лося, подтверждают преобладание в рационе в первой половине зимы лиственных кормов, а во второй – хвойных (Дунин, 1989; Семенов-Тян-Шанский, 1948; Тимофеева, 1974). Причина такого предпочтения заключается в различном химическом составе (Козловский, 1961; Дунин, 1974), в частности в большем содержании неизмерзающей воды в хвойной растительности (Чапухин, 1978), но в большей мере определяется высоким урожаем хвойных пород – массой корма на единицу площади (Тимофеева, 1974). Наше исследование подтвердило данные Е.П. Кнорре (1959) о том, что к марта количество съедаемого лосем за сутки корма уменьшается почти в два раза. Мнение о том, что сокращение рациона у самок меньше (25-30%), а у телят вообще не происходит (Hjeliord et.al., 1994), подтвердили и наши данные.

У спокойно пасущихся лосей суточный энергетический ресурс, рассчитанный по химическому составу растений в рационе, по данным для первой половины зимы (лосенок – 254 кДж/кг^{0,75}, самка – 324 кДж/кг^{0,75}, самец – 288 кДж/кг^{0,75}) сопоставим с данными Ренекера и Хадсона для взрослых самок в декабре (278 кДж/кг^{0,75}). Поступление энергии с кормом во второй половине зимы, по нашим данным (289, 278 и 244 кДж/кг^{0,75} у телят, самок и самцов соответственно), оказалось выше, чем в цитируемом исследовании (197 кДж/кг^{0,75}). Наши данные показывают, что у лосенка потребление корма и энергии по сравнению с первой половиной зимы возросли, а у взрослых животных – снизились. Аналогичная динамика поступления энергии у лосенка и взрослой самки по периодам зимы наблюдалась в Норвегии (Hjeliord et.al., 1994).

Показанное в таблице 10 сокращение потребляемого корма и энергии под воздействием исследования в первой половине зимы до 1,66 раза почти сопоставимо с сокращением, по сравнению с декабрям, поступающей энергии в январе у спо-

койно пасущихся лосей в Канаде (1,41). Величина сокращения поступлений у преследуемых лосей во второй половине зимы (3,6-5,8 раза) весьма существенна. В литературе нет сведений о питании преследуемых лосей. В работе Е.П. Кнорре (1959) даны примеры сокращения приема пищи летом под влиянием кровососущих насекомых, а зимой – в сильные морозы. Судя по величине сердечных сокращений и дистанции бегства, возрастающих при повторном спугивании, для дикого лося человек является наиболее сильным раздражителем, и оборонительная реакция на его появление и преследование способна значительно снижать или полностью подавлять пищевые реакции. Поэтому я не считаю установленное расчетами большое сокращение поступающей в организм энергии у преследуемых во второй половине зимы лосей как не свойственное данному виду или ошибочное. Некоторые отклонения в расчетах могли быть допущены по двум причинам.

1). Из-за поедания самками с потомством более качественного корма (веток меньшего диаметра). У лося это явление известно (Херувимов, 1984; Дунин, 1989; Гордиюк, 1993), но в нашей работе оценка питательных свойств корма для самцов, самок и телят произведена по веткам одного и того же диаметра, поскольку в справочнике по химическому составу кормов нет необходимой дифференцировки данных по диаметру веток. Исследования в Норвегии показали зависимость перевариваемости веточного корма у лосей не только от вида растений (у бересклета минимальная, а ивы максимальная), но и от диаметра ветки, характеризующего ее возраст. Увеличение диаметра с 2 до 10 мм снижало перевариваемость у ивы в 1,72, а у бересклета в 2,48 раза (Hjeliord et.al., 1982).

2). Из-за отсутствия в справочниках данных о химическом составе и кормовых свойствах отдельных видов растительности, в частности пихты (*Abies alba*), эпифитных лишайников вида *Usnea barbata* и грибов-трутовиков *Fomes* и *Phellinus*, их содержание в рационе (по массе и энергии) пришлось заменить можжевельником. (Поедание лосем древесных лишайников и грибов-трутовиков отмечено после максимальных переходов дважды напуганных животных во второй половине зимы).

Указанные недостатки, по-видимому, несколько повлияли на точность расчетов в деталях, но вряд ли оказались на порядке величины сокращения поступившей энергии.

Энергетический баланс. Полученный в наших расчетах дефицит обменной энергии у спокойно пасущихся лосей (-10,2-32%) сопоставим с вели-

чиной дефицита энергии в декабре у спокойно пасущихся самок лося в Канаде (-27,3%). Выводы, сделанные О. Хьюлиордом с соавторами (1982) о том, что для нулевого баланса энергии лосю в 300 кг достаточно 8,1 кг сырого корма, не стыкуются с нашими данными, по которым лосиха с массой тела 320 кг поедала в декабре 15 кг корма и продолжала терять массу, имея дефицит энергии 10,2%. В январе при рационе в 12 кг и массе тела 316 кг дефицит возрос до 21%. Можно думать, что большое влияние на формирование отрицательного баланса у свободно пасущихся лосей оказывали низкие кормовые свойства пастбищ в Канаде и в России, поскольку другие причины - масса рациона и протяженность перемещений, характеризующая порядок расхода энергии, оставались в пределах оптимума. При всем этом, есть данные, что сочетание двух негативных факторов - низкое качество и недостаток корма, определяли дефицит энергии в организме лося зимой. В опытах на лосеферме наблюдали продолжающееся снижение упитанности при норме рациона 4 кг на 100 кг массы тела (для лося массой 410 кг это составило бы 16,4 кг корма, а для животного с массой 320 кг - 12,8 кг), что сопоставимо с массой рациона и проявлением дефицита энергии в наших наблюдениях. Стабилизация энергетического баланса в опытах на лосеферме была достигнута добавлением в рацион комбикорма (0,3 кг), картофеля (1,0 кг) и добавок из солей органических кислот (Вебер, Кочанов, 1976).

Характер динамики массы тела лосей в течение года с максимумами в июле-августе и минимумами в марте-мае (Кнорре, 1961) говорит о том, что в зимних условиях ни пищевые адаптации, ни летние накопления не обеспечивают стабилизацию энергетического баланса и возмещения энергозатрат даже в оптимизированной по фактору беспокойства среде обитания. Повышенный расход энергии на перемещения быстрыми аллюрами при спасении от преследования не только многократно увеличивает дефицит энергии, ведущий к катаболизму и деградации тканей организма, что неизбежно в такой ситуации (Калабухов, 1946). Сопровождающие этот процесс нарушения суточного ритма снижают митотическую активность в тканях и органах, поскольку нормальный ритм митозов также нарушается и при активности снижается до минимума. Повторные нарушения ритма активности ведут к истощению организма (Лобашев, Савватеев, 1959). Действие преследования (охоты) на организм лося идет двумя путями: 1) через дефицит энергии и катаболизм и 2) через на-

рушения деления клеток, - но приводят к единой "цели" - истощению организма. Последствия этого, как было процитировано в начале статьи - "потеря способности к росту и размножению". Отмечаемые изменения химического состава мышечных тканей лосей, добытых после длительного преследования (Житенко, 1971) и увеличение гибели животных в конце зимы по неустановленным причинам или с диагнозом "гельминтозы легких" (Berg, 1976) и "от старости" (Глушков, 1988) вполне могут быть отнесены к последствиям дефицита энергии и истощения. Полученные выводы подтверждают тезис Ю. Одума (1986) о том, что "энергия - общий знаменатель всех систем и процессов, как природных, так и созданных человеком".

ВЫВОДЫ

- Спокойно пасущиеся лоси проходили за сутки 744-782 м в первой половине зимы и 673-740 м - во второй. Дефицит энергии в организме составлял, соответственно, 25 и 32% от общих ежедневных потребностей организма.

- Появление человека вызывало бегство животных и увеличение общей протяженности перемещения за сутки тем большее, чем интенсивнее было преследование, и дальше от начала зимы был период охоты.

- Повышенная подвижность животных, проявляющаяся при спугивании животных человеком, сопровождалась ростом энергетических затрат при одновременном сокращении преобразованной энергии корма.

- Причина уменьшения рациона заключалась в низком обилии кормов в старом лесу, где лоси предпочитали укрываться от преследования человеком.

- Влияние охоты на рост дефицита энергии в организме животных во второй половине зимы было в десятки раз больше, чем в начале зимы.

- Пропорциональность между дистанцией суточных перемещений и величиной дефицита энергии в организме животных дает основание рассматривать миграции лосей как поиск условий для сокращения дефицита энергии.

- Дефицит энергии и нарушение ритма митозов истощают ткани организма. Изменяются химический и витаминный состав мяса, что ухудшает пищевые свойства и уменьшает массу продукции.

- В целях улучшения состояния популяций лося и повышения качества продукции потребуется установить короткий сезон охоты в начале зимы

и исключить применение "распугивающих" способов охоты.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.-Л., т.3. 1964, с.300-447.
- Бересина Е.Х., Клиросова В.П. Климат и растительность Кировской области // В кн. Природа Кировской области Киров, 1967, с.116-132, 180-236.
- Боровик А.А. Использование усредненного веса скушенных побегов для определения кормовой продуктивности лесных угодий // Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана. М. 1975, с.158-159.
- Васильевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л. 1969. 232 с.
- Вебер А.Э., Кочанов Н.Е. Обмен электролитов в организме лося зимой // Тр. Печоро-Илычского государственного заповедника, вып. 13. 1976. с. 103-110.
- Геннер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т.1. Парнокопытные и непарнокопытные. М. 1961. 776 с.
- Глушков В.М. Материалы к бонитировке лосиных угодий в бассейне р. Чепцы // Тр. КСХИ "Охотоведение" т.22., вып.52, Киров, 1970, с.143-152.
- Глушков В.М. К вопросу о суточном ритме лосей в зимний период // Сб. научно-технической информации ВНИИОЗ "Охота-пушнина-дичь", вып. 46, Киров, 1976, с.35-41.
- Глушков В.М. Особенности экологии лося в охотничьих угодьях бассейна р. Вятки. Автoref. дисс. кан. биол. наук, М. 1980, 22 с.
- Глушков В.М. Лесохозяйственная деятельность человека как фактор радикальных изменений кормовых свойств угодий и пространственной структуры популяций // В кн. IV съезд Всесоюзного териологического общества. Т.1, М. 1986с. 184-185.
- Глушков В.М. Этолого-экологические аспекты динамики гибели лосей в природе // Поведение охотничьих животных: Сб. научн. тр. ВНИИОЗ. Киров. 1988. с. 46-57.
- Глушков В.М. Лось, Экология и управление популяциями. Издательство Вятка. Киров. 2001, 320 с.
- Гордиюк Н.М. Особенности питания и использования территории лосями разного пола и возраста на южном Урале // МОИП, Отд. биол. т. 98, вып. 3. 1993, с. 80-90.
- Данилкин А.А. Олени (*Cervidae*). Сер. Млекопитающие России и сопредельных регионов. М. 1999. 552 с.
- Данилов Д.Н. Охотничьи угодья и кормовая производительность при сплошно-лесосечных рубках в еловых лесах. М. 1934. 63 с.
- Дунин В.Ф. Химический состав и питательная ценность зимнего древесно-веточного корма лося // Сб. "Березинский заповедник", вып. 3, Минск, 1974, с. 32-35.
- Дунин В.Ф. Особенности питания лосей в зимний период // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. Тез. докладов, ч. 1, М. 1989, с. 124-125.
- Дунин В.Ф., Козло П.Г. Лось в Белоруссии. Наука и техника. Минск, 1992. 206 с.
- Житенко П. Факторы, влияющие на качество мяса диких животных // Охота и охотное хозяйство, №2, 1973, с. 22-23.
- Заблоцкая Л.В. Экологическое значение для копытных долин широтного течения рек // Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана. Тез. докладов. М. 1975, с. 171-172.
- Калабухов Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Ж-л Общей биологии, т. 7 № 6, 1946, с. 417-433.
- Калецкий А.А. Корма лосей в зимний период и общегодовой объем потребления кормов // Сб. "Биология и промысел лося", вып. 3, М. 1967, с. 221-237.
- Кнопре Е.П. Экология лося // Тр. Печоро-Илычского государственного заповедника, вып. 7. 1959. с. 5-122.
- Кнопре Е.П. Итоги и перспективы одомашнивания лося // Тр. Печоро-Илычского государственного заповедника, вып. 9. 1961. с. 5-114.
- Кнопре Е.П., Кнопре Е.К. Материалы по изучению некоторых физиологических особенностей лося // Тр. Печоро-Илычского государственного заповедника, вып. 7. 1959 с. 133-167.
- Козловский А.А. Регулирование численности лосей в лесном хозяйстве // Автореф. дисс. кан. с/х наук, Елгава, 1961, 16 с.
- Козловский А.А. Лесные охотничьи угодья М. 1971. 362 с.
- Кузякин В.А., Ломанов И.К. Факторы, влияющие на длину суточного хода лося в европей-

- ской части РСФСР // Вопросы учета охотничьих животных. М. 1986, с. 5-21.
- Ланина Л.Б. Опыт изучения пастищ лося в Печоро-Илычском заповеднике // Тр. Печоро-Илычского государственного заповедника, вып. 7. 1959, с. 182-212.
- Лобашев М.Е., Савватеев В.Б. Физиология суточного ритма животных. М.-Л. 1959. 260 с.
- Мак-Дональд П., Эдвардс Р., Гринхалдж Дж. Питание животных. М. 1970, 502 с.
- Мельников Е., Кочергин С. Суточный ход лося // Охота и охотничье хозяйство, № 12. 1984, с.13.
- Насимович А.А. Опыт изучения экологии млекопитающих путем зимних троплений // "Зоологический журнал", т.27, вып. 4, 1948, с. 371-372.
- Никулин В.Ф. О изучении зимнего питания лося // Инф. Материалы "Млекопитающие Уральских гор", Свердловск, 1979, с. 52-53.
- Одум Ю. Экология. М. 1986. ч. 1. 328 с.
- Перельдик Н.Ш., Милованов Л.В., Ерин А.Т. Кормление пушных зверей. М. 1981, 334 с.
- Саблина Т.Б. Основные корма лося в различных местах его обитания // Сб. "Одомашнивание лося". М. 1973, с. 40-53.
- Семенов-Тян-Шанский О.И. Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского государственного заповедника, вып.2. 1948, с. 91-162.
- Тимофеева Е.К. Питание и лесохозяйственное значение лося на северо-востоке Ленинградской области // Сб. "Биология и промысел лося", вып. 2. М. 1965. с. 136-158.
- Тимофеева Е.К. Лось Л. 1974. 167 с.
- Томме М.Ф. Корма СССР. Состав и питательность. Изд. 4-е. М. 1964. 448 с.
- Херувимов В.Д. Некоторые особенности зимнего питания лосей // "Экология". №3, 1984. с. 42-47.
- Чащухин В.А. О тепловом режиме зимнего питания лосей // Бюлл. МОИП. Отд. биолог. т. 83 №1. 1978. с. 40-42.
- Чермных Н.А., Рошевский М.П., Новожилова Э.А. Копытные животные в условиях Севера. (Газоэнергетический обмен и сердечная деятельность). Л. 1980. 170 с.
- Щеклеин С.Л. Почвенно-географическое районирование // В кн. Природа Кировской области, Киров. 1967. С. 163-180.
- Язан Ю.П. Биологические особенности и пути хозяйственного освоения популяции мигрирующих лосей печорской тайги // Тр. Печоро-Илычского государственного заповедника, вып. 9. 1961, с. 202-216.
- Язан Ю.П. Охотничьи звери Печорской тайги. Киров. 1972. 383 с.
- Язан Ю.П., Глушков В.М. Поведение лосей в снежный период // Сб. научно-технической информации ВНИИОЗ "Охота-пушнина-дичь", вып. 40-41, Киров. 1973, с.67-72.
- Язан Ю.П., Глушков В.М. Поведение лосей // Охота и охотничье хозяйство. №4. 1977, с. 14-15.
- Berg W.E. Mortality of Moose in Northwestern Minnesota. // Minn. Wildlife Res. Quart. 36, № 1, 1976, p. 1-10.
- Hjeliord O., Sundstol F., Haagendrud H. The nutritional value of browse to moose // J.Wildlife Manag. 46. №2. 1982. p.333-343.
- Hjeliord O., Saether B.-E., Andersen R. Estimating energy intake of free-ranging moose cows and calves through collection of feces// Can. J. Zool., 72. № 8. 1994, p.1409-1415.
- Schwartz C., Hubbert M., Franzmann A. Energy requirements of adult moose for winter maintenance. // J.Wildlife Manag. 52. № 1. 1988, p.26-33.
- Telfer E. Relationships between logging and big game in eastern Canada.// Pulp and Pap. Mag. Can. 71. № 19. 1970. p. 69-74.
- Renecker L., Hudson R. Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of moose. //Can.J.Zool., 64. № 2. 1986. p.322-327.
- Renecker L., Hudson R. Ecological metabolism of moose in aspen-dominated boreal forests, central Alberta // Can.J.Zool. 67. № 8. 1989. p.1923-1928.

HUNTING AS FACTOR OF ENERGY DEFICIT IN MOOSE ORGANISM

V.M. Glushkov

Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (VNII Oz), the Russian Academy of Agriculture Sciences (RASCHN), 79 Engels Street, Kirov, 610000, Russia. E-mail: postbox@wild-res.kirov.ru

Within the framework of general problem of influence of hunting on productivity and quantity of populations of exploited species, the author considers the link of energetic balance of organism with intensity and duration of hunting season. "Running" and "large pace marching" as reaction of animals to appearance of people increased the total length of daily migration to 3,3 times in the first half of winter and to 10 times – in the second. Against the background of observed energy deficit (25% in December and 32% in January) of calmly grassing mooses growth of deficit influenced by hunting was caused both due to increase of daily energy demands (by 1,3-6,5% in December and by 43-50 % in January), both due to reduction in ration and dissipated energy for maintenance/growth (by 60 – 67% in December and 3,6-5,8 times in January). Young mooses showed higher absolute value of energy deficit both in December and January (234,9 and 354,8 $\text{kJ/kg}^{0,75}/\text{day}$), and ratio of deficit increase towards deficit of calmly grassing mooses (3,0 times in December and 4,6 times in January) – of mature does. Migration of animals to old forests (where they can be better hidden from people) did not solve but rather aggravated the problem of energy deficit, since abundance of feeding-stuffs in old forests 4,8 – 8,2 times less than in young forests. Strategy of moose survival implies a choice of optimum correlation between protection and feeding properties of environment depending on intensity of hunting and height of snow covering. Influence of intensity of hunting on organism of animals is manifested through energy deficit and disturbance of mitosis rhythms, attenuation tissue of organs and muscles, changing their chemical composition and vitamin content, which influences productiveness of populations and numbers of animals. For improvement of state of populations it is necessary to cut the hunting season, to open it earlier, to change organization and technology of hunting.