

EDN: KSFNKQ

УДК 591.5: 599.735.31

## Formation of the Behavior in Domesticated Moose (*Alces alces* L., 1758) during the First Two Years of Life

**Olga N. Sitnikova**<sup>\*a, b, c</sup>,

**Vitaliy A. Zaitsev**<sup>d</sup> and **Marina V. Sirotina**<sup>a, c</sup>

<sup>a</sup>*Kostroma State University*

*Kostroma, Russian Federation*

<sup>b</sup>*Kostroma Scientific Research Institute of Agriculture*

*Minskoye village, Russian Federation*

<sup>c</sup>*M.G. Sinitsyn State Natural Reserve “Kologrivsky Les”*

*Kologriv, Russian Federation*

<sup>d</sup>*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Problems*

*of the Russian Academy of Science*

*Moscow, Russian Federation*

Received 14.01.2022, received in revised form 19.11.2023, accepted 15.03.2024

---

**Abstract.** The study of the moose behavior ontogeny under semi-free-range conditions makes it possible to fill in the missing information on the issues of interest for researchers and moose breeders and to estimate the possibility of managing the grouping of moose in farms. The purpose of the present study was to characterize the development of behaviors – feeding, defensive, and social ones – in moose calves up to two years of age, kept without mothers, in the Kostroma Moose Farm. In addition, the behavior of farm moose was compared with the behavior of the moose in the wild. The methods included visual observations with photo and video recording, timing of moose actions, and data processing in Statistica, NextQGIS, and MapInfo programs. All behaviors of moose calves developed together with the coordination of movements, initially in the form of innate imitative reactions with further substitution, expansion of functions, and arrangement into patterns. The main pattern of feeding behavior – “rumination” – developed in parallel with the sucking and was fully formed in moose calves by the age of two months. The formation of other behavioral patterns (social, sexual behaviors) lasted from 2–2.5 months to two or more years. The ratio of defensive behavioral patterns changed with age. Social integration based on instincts and imprinting of conspecifics and the moose breeder started from the first hours of life.

---

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

\* Corresponding author E-mail address: sitnikova.olga1989@yandex.ru

ORCID: 0000-0002-4861-6141 (Sitnikova O.); 0000-0003-0953-7309 (Zaitsev V.); 0000-0002-7840-8861 (Sirotina M.)

Moose calves from different mothers were kept in a common large group. Animals showed affection to each other based on kindred, friendship, and individual preferences. The most stable subgroups were those of blood relatives, which were similar to groups of moose calves with mothers in the wild. The play hierarchy developed from the first months of life and led to a stable ranking in the general group, which gradually disintegrated by the age of 1.5 years. Moose, however, maintained distant associations with synchronous behavior. By the age of two years, the properties of the social organization of the moose in the farm had approached those of a wild population.

**Keywords:** moose calves (*Alces alces*), Kostroma Moose Farm, ontogeny of behavior, behavior types, patterns, social behavior, social hierarchy, group formation, wild moose population.

**Acknowledgments.** The authors are grateful to all employees and the management of the Sumarokovskaya Moose Farm for their assistance in research. We express our special gratitude to N. V. Sokolov for valuable advice and data.

---

Citation: Sitnikova O. N., Zaitsev V. A., Sirotnina M. V. Formation of the behavior in domesticated moose (*Alces alces* L., 1758) during the first two years of life. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2024, 17(1), 95–114. EDN: KSFNKQ

---

## **Формирование поведения одомашниваемых лосей (*Alces alces* L., 1758) до двух лет жизни**

**О. Н. Ситникова<sup>а, б, в</sup>, В. А. Зайцев<sup>г</sup>, М. В. Сиротина<sup>а, в</sup>**

*<sup>а</sup>Костромской государственной университет  
Российская Федерация, Кострома*

*<sup>б</sup>Костромской научно-исследовательский институт  
сельского хозяйства*

*Российская Федерация, село Минское*

*<sup>в</sup>Государственный природный заповедник «Кологривский лес»  
им. М. Г. Сеницына*

*Российская Федерация, Кологрив*

*<sup>г</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова  
Российская Федерация, Москва*

---

**Аннотация.** Изучение онтогенеза поведения лося при полувольном содержании позволяет восполнить недостающие сведения по интересующим исследователей и лосеводов проблемам, определить возможность управления группировкой лосей на фермах. Цель сообщения заключается в характеристике развития активностей поведения: пищевого, оборонительного, социального у лосят до двух лет жизни, содержащихся без матерей, на Костромской лосеферме. Мы сравниваем также поведение фермерских лосей с поведением лосей в природе. Методика включала визуальные наблюдения с фото- и видеосъемкой, хронометраж действий лосей, обработку данных в программах Statistica, NextQGIS, MapInfo. Все активности поведения развиваются

вместе с координацией движения, проявляясь вначале в качестве врожденных имитационных и своеобразных переадресованных реакций с дальнейшим замещением, расширением или ограничением их функций, формируя соответствующие паттерны. Основной паттерн пищевого поведения – «жвачка» – развивался параллельно с сосанием и полностью формировался к двум месяцам жизни лосят. Становление паттернов других активностей растягивается от 2–2,5 месяцев до двух и более лет (социального, сексуального поведения). Меняется соотношение паттернов оборонительного поведения. Социальная интеграция на основе инстинктов, импринтинга конспецификов, а также лосевода начинается с первых часов жизни. Лосят от разных лосих содержат в общей большой группе. Они выявляют привязанность друг к другу по родственным, дружеским отношениям, индивидуальным предпочтениям. Наиболее устойчивы подгруппы родственников, которые аналогичны группам лосят-родственников с лосихами в дикой природе. Игровая иерархия развивалась с первых месяцев жизни и привела к устойчивому порядку рангов в общей группе, постепенно распавшейся к 1,5 годам жизни лосят. Тем не менее лоси поддерживали дистантные ассоциации с синхронностью поведения. К двум годам жизни социальная организации лосей на ферме приобретала все больше свойств дикой популяции.

**Ключевые слова:** лосята (*Alces alces*), Костромская лосеферма, онтогенез поведения, активности поведения, паттерны, социальное поведение, социальная иерархия, формирование групп.

**Благодарности.** Авторы благодарят всех сотрудников и администрацию Сумароковской лосиной фермы за содействие в исследованиях. Особую признательность выражаем Н. В. Соколову за ценные советы и некоторые данные.

---

Цитирование: Ситникова О. Н. Формирование поведения одомашниваемых лосей (*Alces alces* L., 1758) до двух лет жизни / О. Н. Ситникова, В. А. Зайцев, М. В. Сиротина // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2024. 17(1). С. 95–114. EDN: KSFNKK

---

## Введение

Исследование онтогенеза поведения представляет собой значительный интерес для обоснования биологических основ управления популяциями животных, одомашнивания некоторых их видов. Это относится и к лосю в связи с экспериментами по одомашниванию в России (Кнорре, 1969, 1973; Кожухов, 1973; Bogomolova et al., 2002; Соколов, 2012; и др.), Канаде (Renecker et al., 1987; Шварц, 1990), Польше (Krzywinski et al., 1987) и других странах. Лосеводы вынуждены учитывать присущее виду поведение, свойства популяции, оценивать перспективы их модификации согласно условиям содержания.

Содержание животных в вольерах расширяет возможность исследования онтогенеза. В публикациях, характеризующих развитие поведения лося (Altmann, 1958; Кнорре, 1959, 1961; Кожухов, 1965; Markgren, 1966; Stringham, 1971, 1974; Баскин, 1978; Богомолова, Курочкин, 1980, 1984; Bogomolova et al., 2002; и др.), приводится описание тех или иных особенностей поведения преимущественно до года жизни лосят. В статье Л. К. Смирениной с соавт. (1983) характеризуется игровое и агрессивное поведение лосят возраста от 10 до 20 месяцев на лосеферме. Выделяется работа Седерлунд (Cederlund, 1987), в которой дано систематизированное описание поведения лосят-сеголетков

в загоне, и А. Н. Минаева (1992), проводившего биотелеметрические исследования на Костромской лосеферме. В настоящее время наименее известно о становлении социальных и пространственных связей между особями, кроме материнско-детских отношений и сопутствующего им поведения. Между тем изучение развития социального поведения, формирования групп в аспекте присущего лосю индивидуально-группового образа жизни, позволяет восполнить множество недостающих сведений по интересующим исследователей и лосеводов проблемам.

Задача данного сообщения состоит в характеристике формирования основных активностей поведения лосят до двух лет жизни с количественной оценкой проявлений реакций и паттернов на разных этапах онтогенеза. Мы сопоставляли полученные результаты с известными данными, главным образом по работам Седерлунд (Cederlund, 1987) и А. Н. Минаева (1992). Особое внимание уделено развитию социального поведения, формированию особями объединений. Проводятся аналогии с некоторыми известными свойствами поведения и структуры популяции диких лосей, что, вероятно, позволит определить пути и возможности дальнейшего одомашнивания вида.

### **Материал и методика исследования**

Исследования проведены в государственном природном заказнике «Сумароковский» (36176 га), на Костромской лосиной ферме, созданной в 1963 г. в Костромской области. Данная территория приурочена к подзоне южной тайги с преобладанием ельников разных стадий возрастной сукцессии, березняков и осинников. В основные задачи деятельности лосефермы входит: а) получение продукции, прежде всего молока; б) селекционная работа, направленная на создание

продуктивного и управляемого поголовья лосей. Данные работы столкнулись со многими трудностями, что стимулировало исследование биологии вида, поведения, возможностей воспитания, генетических основ одомашнивания (Готовцев, 1983; Баскин, 1986; Минаев, 1992; Bogomolova et al., 2002; Соколов, 2012; Соколов и др., 2015; и др.). Наиболее целесообразным признано полувольное содержание лосей. Зимой всех лосей, среди взрослых особей в основном самок (что обусловлено задачами фермы), содержат в загоне – «зимнем лагере». Широкие проемы в ограде позволяют лосям свободно выходить в окружающий лес и входить обратно. В теплый сезон большая часть лосей содержится на свободном выпасе в лесу.

В 2018–2020 гг. мы изучали поведение восьми лосят, рожденных в конце апреля – начале мая 2018 г. от четырех одомашниваемых лосих (табл. 1). В период от двух часов до двух суток после рождения лосят отделяли от матерей и содержали общей группой в небольших боксах. В результате импринтинга лосята с раннего возраста ориентировались как на ухаживающего за ними человека, так и на группу особей своего возраста. Через месяц лосят выпускали в прилегающий загон, в котором в течение следующих 4 месяцев их содержали обособленной группой от других лосей, а на ночь уводили за пределы ограды лосефермы для пастбы. В снежный же период (ноябрь–февраль) в оба года исследований лосей всех возрастов уводили в специализированный загон, так называемый зимний лагерь. Затем в теплое время лосят возрастом 1–1,5 лет содержали обособленно от других возрастных групп лосей в определенном загоне площадью 5 га, куда им привозили ветви ивы, траву, подкармливали овсяной кашей. Из восьми лосят-сеголетков, рожденных в 2018 г., с мая по август 2019 года уже наблю-

Таблица 1. Исследуемые лосята 2018 г. рождения

Table 1. The studied moose calves born in 2018

Кличка лосихи	Кличка лосенка	Пол лосенка	Масса при рождении, кг
Навзикая	Навал	Самец	13,0
	Нелдай	Самец	13,2
Василиса	Весна	Самка	13,0
	Ветра	Самка	12,8
Язалия	Яндера	Самка	13,8
	Ястера	Самка	12,3
Наоми	Натуся	Самка	10,2
	Нанами	Самка	8,2

дали за четырьмя особями, так как четырех лосят продали на другие фермы (в апреле 2019 года).

Поведение лосят изучали внутри двух возрастных классов: сеголетки – класс (0–1) года, особи второго года жизни – (1–2) года или 1,5-годовалые. В статье использованы результаты более 1350 ч наблюдений за лосятами в разные сезоны года. В течение 13 суток в разные периоды регистрировали активность лосят, определяли время, затраченное на пищевое и другое поведение. Агонистическое и оборонительное поведение лосят-сеголетков подробно изучали в мае-августе 2018 г. в течение 38 суток (общее время наблюдений – 28,4 ч), лосят второго года жизни – в мае-августе 2019 г. в течение 24 суток (18 ч). Акты игрового и агрессивного поведения регистрировали в течение 309 ч.

Поведение лосей описывали, хронометрировали, применяли фото- и видеосъемку. В зависимости от задач единицами записи служили как отдельные акты поведения (действия, реакции) в их континууме, так и их блоки – паттерны (“pattern”). Скотт и Фуллер (Scott, Fuller, 1965, с. 59) определяют паттерн, как «...уникальную и независимую часть поведения, имеющую полную адаптивную функцию». Разные паттерны могут иметь

разный состав и структуру. Выделение паттернов («жвачка», «сосание», «затаивание» и др.) удобно в методическом аспекте, так как позволяет компоновать последовательность промежуточных действий, приводящих к конечному результату.

Для оценки социальных контактов между особями использовали специальные формы записи. Затем определяли среднее число актов поведения за период исследований, в среднем за час. Расчет баланса времени для пищевого поведения проводили как соотношение количества минут, потраченных на определенный паттерн за сутки или за общее время изучения.

Для характеристики поведения лосей использовали известное представление об активностях поведения: оборонительного, пищевого, социального и др. Игровое поведение по исполнению и мотивации выделяли в особую категорию, включающую многие акты другого поведения, прежде всего оборонительного, агонистического, но в ослабленной форме, например, без сильных ударов ногами или покусыв, двигательной активности. Седерлунд (Cederlund, 1987) относит к результатам игровых и агонистических контактов распад группы. Для других видов (например, кабана – *Sus scrofa* L.) показано, что игры

и агрессивные действия способствуют формированию двух линий иерархии, а также разных ассоциаций, групп и подгрупп особей (Зайцев, 1995).

Сплоченной группой считали объединение особей, придерживающихся небольших расстояний друг от друга со значительной синхронностью перемещений и поведения, и отделенной от других подобных групп или особей большими дистанциями. Группы диких лосей на небольших дистанциях между особями обычно не превышают 18 особей (Pulliainen, 1974; Филонов, 1983; Баскин, 1984; Baskin, 1994; Данилкин, 1999; Глушков, 2001; Смирнов, 2014). Подобные большие объединения чаще встречаются в периоды миграций, протяженных перемещений (далее 15–20 км). Состав животных в небольших сплоченных группах может быть разным. В лесу Ярославской и Костромской областей встречались группы разного состава: самцов, самок с лосятами и без них, смешанные группы из особей разного пола, возраста, в период гона и в другое время. Большие сплоченные группы лосей нередко рассредоточиваются на более мелкие группы и одиночки, лоси частично синхронизируют свои перемещения, формируя дистантные ассоциации (Зайцев, 1994, 2000).

«Лидером» группы считали особь, действия которой постоянно или в течение определенного времени привлекают других особей, подражающих ей. Лидер обычно определяет направление и скорость движения, место и время кормежки, отдыха и другую деятельность группы. Иерархическое положение особи в группе устанавливали по используемым актам агрессии, результатам конфликтов, в том числе таким, как «вытеснение» одного лосенка другим с места у кормушки без явной агрессии. Бывает достаточно несколько стычек, после которых один из соперников избегал конфликтов с другим.

При обработке и анализе количественных данных использовали программы MS Excel, Statistica 8 и 10, данных распределения лосей в пространстве – NextQGIS, MapInfo 7.2. В тексте использованы обозначения:  $SD$  – среднее квадратичное отклонение;  $CV$  – коэффициент вариации, %;  $\chi^2$  – хи-квадрат;  $r^2$  – коэффициент детерминации для линейной регрессии;  $r_s$  – коэффициент корреляции Спирмена. Сравнение выборок обычно проведено по критерию *WM-test* – Wilcoxon Matched Pairs Test (после теста Колмогорова-Смирнова – *KS*) для зависимых выборок. *WM-test* применяли для сравнения действий одних и тех же особей в разное время.

## Результаты и обсуждение

### *Поведение лосят в возрасте до года*

Реакции, присущие паттернам пищевого поведения, либо предопределяли развитие реакций другого паттерна, либо сочетались с другим актом по мере взросления лосенка и возможности использования разной пищи (рис. 1). В первые часы жизни лосенка наблюдается причмокивание (поступательные движения нижней челюсти в отсутствие пищевых объектов), которое сопровождалось обследованием, поиском сосков матери в первой фазе развития поведения, во второй фазе: облизывание морды, обнюхивание соска и сосание (табл. 2). В первую неделю жизни отмечали также боковые движения челюстей – врожденные движения, которые происходят до того, как возникает возможность жевания, так как во рту лосенка на этой стадии отсутствуют посторонние твердые объекты, покусывание – движения челюстей, направленные на какой-либо объект. Подобные акты, характеризующие «оральный автоматизм» (Джурович и др., 1984), отмечены также Седерлунд (Cederlund, 1987), Л.М. Баскиным (1978), А.Н. Минаевым (2003).

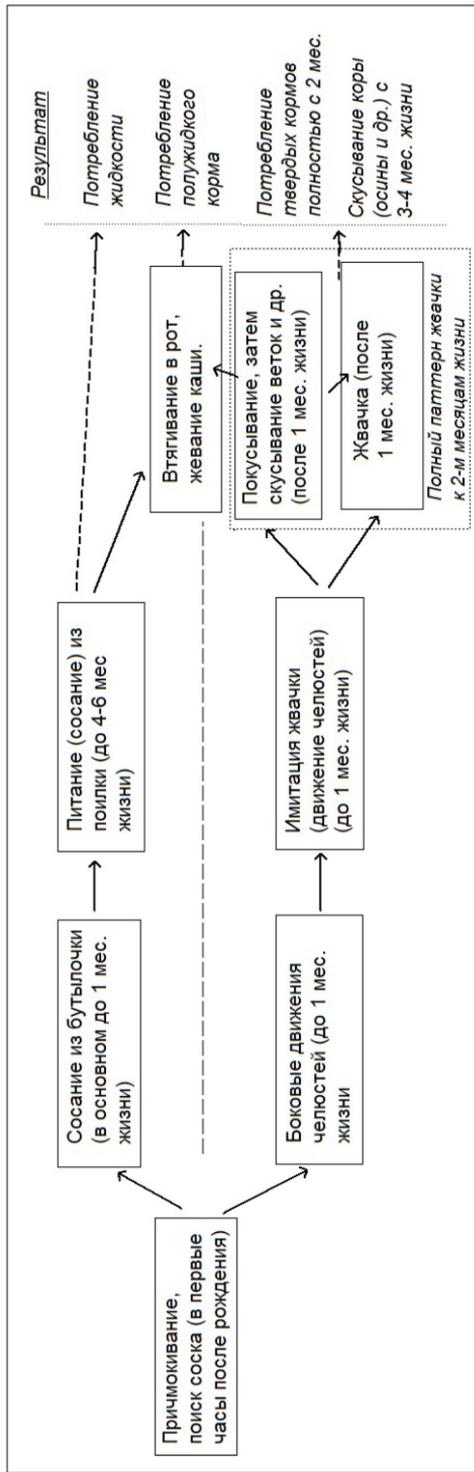


Рис. 1. Схема развития паттернов пищевого поведения лосят-сеголетков, содержащихся без матерей

Fig. 1. A schematic showing development of feeding behavior patterns in moose calves-under-yearlings kept without mothers

Таблица 2. Число актов (за час; в скобках – стандартное отклонение *SD*) нескольких активностей поведения, регистрируемое у лосят-сеголетков в мае-августе 2018 г. при содержании в загонеTable 2. The number of acts (per hour; in brackets – standard deviation *SD*) of several behaviors recorded in moose calves-under-yearlings kept in a pen during May -August 2018

Активности поведения	Элементы поведения (раз/час)	Лосята и нумерация их рангов иерархии							
		Навал	Нелдай	Весна	Ветра	Яндера	Ястера	Натуся	Нанами
		1	2	3	4	5	6	7	8
Пищевое	Причмокивание (за первые 24 ч жизни)	0,5	0,38	0,58	0,54	-	-	-	0,25
	Боковые движения челюстями	0,38	0,42	0,50	0,67	0,46	0,29	0,13	0,13
	Сосание из соски (до 1 мес. жизни)	0,23	0,29	0,23	0,23	0,23	0,23	0,23	0,29
Социальная, агонистическое поведение	Направленный удар передними копытами	0,07 (0,30)	0,04 (0,22)	0	0,03 (0,18)	0	0	0	0
	Ненаправленный удар передними копытами	0,03 (0,16)	0,04 (0,22)	0	0	0,07 (0,30)	0	0	0,03 (0,16)
	Направленный удар задними копытами	0,07 (0,30)	0,07 (0,31)	0	0	0	0	0	0
	Ненаправленный удар задними копытами	0,03 (0,16)	0	0,06 (0,30)	0,03 (0,16)	0	0	0	0
	Кусание партнера	0,04	0,04	-	-	-	0,08	-	-
	Преследование партнера бегом	0,07 (0,30)	0,03 (0,16)	0	0	0	0	0	0
Оборонительная	Затаивание	0,14	0,21	0,18	0,21	0,18	0,18	0,21	0,39
	Бегство	0,18	0,14	0,25	0,25	0,21	0,18	0,21	0,28

Примечание: «-» – отсутствие данных

Лосиха кормит лосят лежа только во время первого кормления (Минаев, 1992). При первых кормлениях из соски лосевод поднимал голову лосенка вверх и имитировал расстояние до вымени матери в положении стоя. Бутылочку с соской использовали только в первый месяц жизни. Далее лосят переводили на кормление молоком из поильника. Молочную подкормку применяли до 4-х месяцев жизни, что соответствует периоду молочного кормления диких лосят (Кнорре, 1959, 1961; Кожухов, 1965). Однако в эксперименте ло-

сята сосали лосиху и дольше – до 4,5–6,5 месяцев (Минаев, 1992). У лосят не наблюдали «проглатывание земли», которое отмечали ряд авторов (Кнорре, 1959; Stringham, 1971; Cederlund, 1987; Минаев, 1992). Вероятно, что минеральная подкормка, предоставляемая лосят на лосеферме в настоящее время, и присутствующая жвачным в форме литофагии (Healy et al., 1970; Паничев, 2011; и др.), обеспечивает потребности животных.

Основной пищевой паттерн – «жвачка» – постепенно развивался с раннего воз-

раста параллельно с сосанием (рис. 1). Уже в первые часы жизни лосята жевали зеленые листья. Их глотание начиналось с возраста двух-трех недель. С месячного возраста растения составляли заметный компонент рациона, и их нечастое потребление небольшими порциями сопровождалось жвачкой с отрыжкой и повторным пережевыванием. В полной мере паттерн жвачки формировался с двух месяцев жизни, когда лосята начали быстро откусывать тонкие побеги деревьев, что сопровождалось пережевыванием, проглатыванием, отрыжкой и повторным пережевыванием начавшейся перевариваться пищи. Защита от конкурентов определенной бутылочки с соской и постоянного места кормления у лосят отсутствовала. Обычно первыми к соску, позже к поилке, направлялись самцы. После формирования паттерна жвачки с августа время, затрачиваемое лосятами на поедание твердых кормов, заняло в среднем 17,4 % за сутки. На откусывание, первую и повторные жвачки, глотание и отрыжку лосята затрачивали около 19 % времени. Откусы коры происходили в среднем 7,6 раза за сутки.

Контакты лосят с матерью на лосеферме (первая стадия социальной интеграции) прерывались не позднее вторых суток после рождения. Однако за это время у лосенка в достаточной мере формировался образ вида, что затем подкреплялось контактами с другими лосями. Второй этап развития социального поведения начинался с формирования лосеводами общей группы и естественной реакции сгучивания, обеспечивающей лучшую терморегуляцию и контакты между особями. С первых часов жизни развивалась реакция следования за лидером, в природе за матерью, на ферме – за лосеводом и за лосенком-лидером. Проявления агонистического и игрового поведения происхо-

дили после первых 6–7 суток жизни, когда у лосенка в достаточной мере формировалась координация движений, и к 2–4 дням жизни они были способны к бегу. «Бодание», характерное для игрового поведения, имеет полифункциональное значение при несколько разном исполнении. В виде толчков вверх и вперед оно наблюдалось при подходе к соску матери и стимуляции экскреции молока. Бодание вымени отмечала также Седерлунд (Cederlund, 1987). Лосята также толкали головой поильник вплоть до 2–2,5 месяцев жизни. Кроме того, у самцов, особенно у Нелдая, с возраста 6–7 месяцев в сентябре наблюдали бодание кустов и однажды копание Нелдаем грунта передними ногами. Однако А. Н. Мишаев (1992) наблюдал подобные действия у лосят в возрасте около месяца, в играх особей обоего пола с 20–30 дней жизни – элементы турнирного поведения самцов: параллельное шествие с партнером, движение с приподнятой головой и изогнутой шеей. Лосята бодали кусты и копали в присутствии других самцов. В природе такое поведение у взрослых самцов обычно реализуется также в группах с другими самцами (Зайцев, 2000).

В игровом поведении выделено шесть основных действий: толкание (с «наваливанием» боком одной особи на другую), бодание (у самцов, самок), в том числе при инициации игры, удары копытом, покусывание – подергивание за волосяной покров разных частей тела другой особи. Последние два действия лосята применяли с гораздо меньшей силой (касание), чем во время явной агрессии, при выражении недовольства лосенком соседства с другим. Затем нередко происходило игровое преследование партнера. Локомоторные игры в одиночку: подпрыгивание на месте, брыкание задними ногами нечасто происходили с 4–6 дней после рождения, когда постепенно развивалась координация движений.

Первое проявление игрового взаимодействия зафиксировано в возрасте 6 дней. Вначале наблюдалось толкание и бодание головой. К 3–4 неделям появилось слабое покусывание за волосяной покров другой особи и преследование, затем удары копытами. В играх более взрослых сеголетков (табл. 3) наиболее часто регистрировали толкание соседа (в среднем 0,66 раза в час за период активности лосят) и бодание головой – 0,29 раза в час. Эти паттерны доминировали в игровом поведении у лосят до года жизни: 55,8 % – толкание, 25 % – бодание головой. Реже отмечали удары копытом (6,6 %) и покусывание (12,6 %). Самцы в играх друг с другом применяли «бодание» чаще, чем в играх с самками.

С возраста 1–1,5 месяца в играх и самцов, и самок появились элементы, присущие сексуальному поведению: попытки вспрыгивания на партнера, еще раньше – флемен. Одомашниваемые лосихи демонстрировали такие действия в основном до возраста 3–4 лет, пытались вскочить не только на другую лосиху, но и на доярку. Более часто (с конца августа по конец сентября 2014 г. три раза за 14 дней; данные Н.В. Соколова) такое поведение характерно для лосей возраста от двух до трех лет по отношению к более молодым, особенно, 1,5-годовалым и самцам, и самкам.

В агонистическом, а также и в оборонительном поведении мы выделяли следующие акты: «направленный удар передними копытами», т.е. по другому лосю, в том числе через сетку забора, «ненаправленный удар передними копытами» не по лосю, а в сторону от него, в воздухе, также и «направленный...» и «ненаправленный удар задними копытами», «преследование» лосенка другим» (табл. 2). «Ненаправленные...» удары часто сопровождалось вначале фырканием, прижиманием ушей, иногда одиночными ударами передней ногой о землю, подобием

«царапания» почвы, что, вероятно, показывало недовольство присутствием соседа и имело характер предупреждения. В группе сеголетков удары ногами регистрировали нечасто, и их число за час наблюдений существенно варьировало (0,32 в час;  $SD = 0,316$ ;  $n = 38$ ). Количество всех ударов передними ногами (0,21 в час;  $SD = 0,493$ ;  $n = 38$ ) несущественно ( $WM\text{-test} - z = 0,560$ ;  $p = 0,575$ ) превышало число ударов задними ногами (0,14 в час;  $SD = 0,518$ ;  $n = 38$ ). Синхронизацию ударов сразу нескольких лосят по соседям наблюдали всего один раз.

Наибольшее количество элементов агрессивного поведения, включающего направленные удары ногами, демонстрировал лосенок Навал – 0,14 ударов в час (Нелдай – 0,11, от 0 у Яндеры, Ястеры, Натуси, Весны и Нанами до 0,03 у Ветры). Навал выделен впоследствии в качестве лидера и доминанта ( $\alpha$ -особь) общей группы лосят. Удары передними копытами Навала по соседней особи или в ее сторону с фырканием и прижиманием ушей, дальнейшим коротким преследованием нередко было направлено на Нанами – не родственную ему по матери, имеющую при рождении наименьшую массу среди лосят (табл. 1). Лосята-самки, например, в группе «Яндера–Ястера» демонстрировали преимущественно возможность нанесения прямого удара ногами или покусывали за волосы. В целом характерна отрицательная связь рангового положения особи (в форме 1, 2...n) с числом ударов, нанесенных партнерам, демонстраций агрессии:  $r^2 = 0,761$ ;  $p = 0,005$ .

Преследование одного лосенка другим бегом после стычки присуще прежде всего самцам (табл. 2). Лосята, обычно подвергающиеся нападениям в группе, имеющие невысокий иерархический ранг, убегали даже при приближении к ним другого лосенка. Так, Нанами в этих случаях нередко стремительно

удалялась на десятки метров, обособлялась от группы на длительное время.

Число наблюдений бегства обусловлено нередко случайным появлением каких-либо неопределенных для лосят тревожащих стимулов, объектов. Однако отмечалось устойчивое уменьшение числа случаев бегства по мере взросления лосят с 1,85 в час ( $SD = 1,814$ ;  $n = 20$ ) в мае-июне до 0,5 в час ( $SD = 0,857$ ;  $n = 18$ ) в июле-августе: *WM-test* –  $z = 2,314$ ;  $p = 0,021$ .

Дикие лоси нередко подпускают автотранспорт на более близкие расстояния, чем человека в лесу. На этом в 1990-х гг. был основан способ браконьерской их добычи с колесных тракторов в ярославских лесах (Зайцев, 2006). Лоси гибнут и при столкновении с тепловозами, выходя к железнодорожному полотну на пастьбу среди молодой поросли осины и ивы. Однако на лосеферме звуки приближающегося трактора, машины служили причиной бегства сеголетков до 2–3 месяцев их жизни. С июля лосята постепенно привыкали к подобным звукам и в августе подпускали работающий трактор на 10–20 м. С началом регулярной подкормки осенью и зимой реагирование лосят на трактор менялось на противоположное. Все лоси при звуках работающего трактора устремлялись к месту подкормки, пытались овладеть кормом еще до начала его выгрузки. Все эти факты свидетельствуют, что период повышенного реагирования на неопределенные стимулы, не свойственные естественной среде обитания, как на вероятную опасность, у лосят в основном заканчивается в июле.

Своеобразное реагирование лосят до шести-семи дней жизни на тревожные стимулы выражалось в вытягивании тела и как бы прижимании стоя его к земле. Е.П. Кнорре (1961) и Седерлунд (Cederlund, 1987) предполагают, что такое предрасполо-

женное реагирование характерно до окончания периода импринтинга конспецификов и при недостаточно развитой реакции бегства. Затаивание лежа – паттерн пассивно-оборонительного поведения, появлялось у лосят в первые часы жизни. Позднее затаивание было нередким в случаях, когда лосята подходили к месту пастьбы лосихи, и самка приближалась к лосятам. Последние, в свою очередь, ложились в траву, прижимали уши и неподвижно лежали до тех пор, пока лосиха не удалялась на расстояние больше 10 м. Данное поведение у самки-лосенка Нанами регистрировали в 2,1 раза чаще, чем у Навала и в 1,6 раза чаще, чем в среднем в выборке. Число затаиваний у лосят уменьшилось с мая-июня (2,15 в час;  $n = 20$ ;  $SD = 1,872$ ;  $CV = 87,05$  %) к началу июля и в августе (0,22 в час;  $n = 18$ ;  $SD = 0,428$ ;  $CV = 192,51$  %): *WM-test* –  $z = 2,919$ ,  $p = 0,004$ . Подражание действиям друг друга обусловило почти одновременное затаивание двух-шести лосят группы в 36 случаях из 43 регистраций в мае-июне. Но в июле-августе отметили всего 4 разрозненных случая затаивания за 18 часов.

Родственные и дружеские связи, формирующаяся иерархия и индивидуальные особенности особей способствовали тому, что с переводом из боксов в загоны лосята начинали распределяться по подгруппам из 2–4 особей. В первую подгруппу входили два брата самца: Навал и Нелдай с примкнувшими к ним двумя сестрами от другой матери: Весна, Ветра. Подгруппа характеризовалась повышенной частотой и разнообразием проявлений агрессии и игр (174) в отличие от второй подгруппы с невысокими показателями и более ограниченным набором агрессивных и игровых (60) действий (табл. 2, 3). Различия между подгруппами для распределений с последовательным порядком рангов от высокого к низшему внутри первой ( $\bar{x}_1 = 8,3$ ;

$SD = 8,254$ ) и второй ( $\bar{x}_2 = 4,6$ ;  $SD = 6,384$ ) подгрупп существенны:  $\chi^2 = 117,70$ ,  $df = 12$ ,  $p < 0,001$ . Во вторую подгруппу входили две сестры: Яндера ( $\alpha$ ), Ястера, к которым примыкала лосенок-самка Натуся. Реже в данную подгруппу входила Нанами, которая, однако, часто держалась обособленно от лосят двух подгрупп. Такой состав подгрупп сохранялся и на пастбище ночью. В подгруппах выделялись более сплоченные объединения из двух родственных по матери лосят. Подгруппы формировались с раннего возраста, и их состав сохранялся весь первый год жизни лосят.

Инициатор обычно побеждал в игре, но в некоторых случаях лосята игнорировали его действия. В подгруппе «Яндера – Ястера» последняя обычно инициировала игры, первая – стычки. Ветра очень редко наносила прямые удары, Весна только демонстрировала такую возможность, как и Нанами. Ранг особи (в форме: 1, 2, 3...N) в общей группе одногодков вполне определенно ( $r_s = -0,719$ ;  $p < 0,05$ ) связан с ее массой при рождении

(табл. 1). Игры происходили чаще между родственными особями – в 60 % от 224 игр. На двух родственников приходилось в среднем 56 игр ( $n = 4$ ;  $SD = 37,37$ ); на двух любых неродственных лосят – 5,8 ( $n = 24$ ;  $SD = 10,77$ ). Значительное число игр (30 %) со всеми лосятами инициировал и выигрывал Навал. Нередко наблюдали его игры с доминантом второй подгруппы Яндерой (38 игр), а также между самками субдоминантами своих подгрупп Ястерой и Ветрой (56 игр). Нелдай, проигрывающий Навалу в агрессивных контактах, инициировал в паре с последним почти столько же игр, как и Навал с Нелдаем, используя такой же набор актов (*WM-test*:  $z = 1,826$ ;  $p = 0,068$ ), но ограничивал число игр с самками. Последние не инициировали конфликты и игры с самцами-братьями.

#### Особенности поведения лосей второго года жизни

Пищевое поведение, связанное с использованием обычных для лося кормов, у лосей

Таблица 3. Вид и число игровых актов между лосятами-сеголетками (за 309 часов наблюдений)

Table 3. The type and number of play acts between moose calves-under-yearlings (for 309 hours of observations)

		Партнер							
		Навал	Нелдай	Весна	Ветра	Яндера	Ястера	Натуся	Нанами
Инициатор, победитель	Навал	-	p24; b16; k3; t5	t9	t7	p28; b9; p1	0	k14; t4	k3; t3
	Нелдай	p26; b20; k6; t7	-	0	0	0	0	k2	0
	Весна	0	0	-	p15; b7; k2; t5	0	0	0	0
	Ветра	0	0	p18; b13	-	0	p16; b16	0	0
	Яндера	0	0	0	0	-	0	0	0
	Ястера	0	0	0	p17; k3; t4	p19; b4	-	0	t4
	Натуся	0	0	0	0	0	k3	-	p14; b6; t2
	Нанами	0	0	0	0	0	0	b12	-

Обозначения: p – толкание; b – бодание; k – удары копытом; t – кусание; цифры после букв показывают, сколько раз наблюдали эти действия.

Таблица 4. Время (мин/сутки, среднее  $\pm$  SD), затрачиваемое лосятами разных возрастных групп на основные акты пищевого поведения, и число раз питания корой осины за часTable 4. Time (minutes per day; average  $\pm$  SD) spent by moose calves of different age groups on the main acts of eating behavior and the number of times of feeding on aspen bark per hour

Кличка лосенка	Время, затрачиваемое лосятами на разные действия					
	Лосята от 2 до 12 месяцев жизни			Лосята второго года жизни		
	Жвачка, полные циклы	Поедание твердого корма	Откусы коры (раз/час)	Жвачка	Поедание твердого корма	Откусы коры (раз/час)
Навал	314,8 $\pm$ 16,4	251,1 $\pm$ 20,1	0,34	335,6 $\pm$ 19,8	231,7 $\pm$ 19,3	0,63
Нелдай	306,6 $\pm$ 14,3	243,6 $\pm$ 19,4	0,54	-	-	-
Весна	297,3 $\pm$ 14,5	254,9 $\pm$ 18,3	0,46	304,3 $\pm$ 15,1	221,8 $\pm$ 18,2	0,96
Ветра	297,3 $\pm$ 14,5	254,9 $\pm$ 18,3	0,46	-	-	-
Яндера	317,9 $\pm$ 13,3	261,6 $\pm$ 19,2	0,17	218,4 $\pm$ 12,2	242,6 $\pm$ 19,6	0,70
Ястера	312,6 $\pm$ 13,7	257,9 $\pm$ 20,8	0,42	363,5 $\pm$ 11,2	239 $\pm$ 17,3	1,08
Натуся	308,3 $\pm$ 12,9	243,2 $\pm$ 20,4	0,38	-	-	-
Нанами	301,4 $\pm$ 13,1	237,2 $\pm$ 19,9	0,25	-	-	-

данной возрастной группы не отличается от поведения более взрослых лосей. Баланс времени, затрачиваемого на жвачку и питание твердым кормом, у каждого лосенка остался почти таким же, как и у сеголетков (табл. 4). Однако в сравнении с сеголетками в 2,5 раза увеличилось число погрызов коры деревьев, особенно с весны до осени, что связано, вероятно, с полным развитием пищеварительной системы.

Если у лосят-сеголетков многие взаимодействия в итоге сводились в игровую форму (с незавершенными результатами), то у лосят класса возраста (1–2) года игровое поведение стало появляться реже. К сентябрю и позднее оно почти заместилось на паттерны агрессивного и оборонительного поведения, увеличилось число агонистических актов. «Направленные удары» ногами четыре оставшиеся особи использовали заметно чаще (0,88 в час;  $SD = 0,711$ ), чем те же сеголетки (0,25 в час;  $SD = 0,523$ ): *WM-test*;  $z = 2,346$ ;  $p = 0,019$ , чаще преследовали партнера. Навал нередко в стычках бодал партнера, у самок бодание

не замечено. «Ненаправленные удары» передними и задними ногами (0,08 в час;  $SD = 0,277$ ) наблюдали гораздо реже, чем «направленные удары» в мае-июне (0,77;  $SD = 0,725$ ): *WM-test*;  $z = 2,366$ ;  $p = 0,017$ ; «ненаправленные удары» задними ногами в ответ на агрессию или приближение партнера – несколько реже, чем передними (табл. 5).

Число затаиваний у оставшихся четырех лосят в ответ на незнакомые стимулы, при приближении к ним взрослых лосей имело неявную тенденцию снижения с мая-июня (0,42 в час;  $SD = 0,669$ ;  $n = 8$ ) к июлю-августу (0,25;  $SD = 0,453$ ;  $n = 9$ ): *WM-test* –  $z = 0,674$ ;  $p = 0,50$ . У лосей возраста (1–2) года затаивание в мае-июне 2019 г. наблюдали реже, чем в те же месяцы 2018 г.: *WM-test* –  $z = 2,090$ ;  $p = 0,037$ . Для июля-августа, однако, различия незначительны. Неопределенная тенденция, связанная с числом тревожащих стимулов, характерна для активного избегания: с 0,86 в час ( $SD = 0,964$ ;  $n = 21$ ) у сеголетков до 1,0 в час ( $SD = 1,216$ ;  $n = 24$ ) у особей класса (1–2) года: *WM-test* –  $z = 1,569$ ;  $p = 0,117$ .

Таблица 5. Число актов (за час; в скобках – стандартное отклонение *SD*) нескольких активностей поведения, регистрируемое у лосят второго года жизни в мае-августе 2019 г.

Table 5. The number of acts (per hour; standard deviation *SD* in brackets) of several behaviors recorded in one-year-old moose calves during May-August 2019

Активности поведения	Элементы поведения	Лосята и нумерация их рангов иерархии			
		Навал	Весна	Яндера	Ястера
		1	2	3	4
Социальная, агонистическое поведение	Направленный удар передними копытами	0,67 (0,51)	0,34 (0,44)	0,06 (0,21)	0,11 (0,28)
	Ненаправленный удар передними копытами	0,28 (0,42)	0	0,06 (0,21)	0
	Направленный удар задними копытами	0,11 (0,28)	0	0	0
	Ненаправленный удар задними копытами	0	0,11 (0,28)	0	0,11 (0,28)
	Бодание головой	0,06 (0,21)	0	0	0
	Преследование	0,38 (0,25)	0,11 (0,28)	0	0,06 (0,21)
Оборонительная	Затаивание	0,12 (0,28)	0,06 (0,21)	0,06 (0,21)	0,22 (0,38)
	Бегство	0,12 (0,28)	0,45 (0,48)	0,39 (0,44)	0,45 (0,48)

К возрасту 1,5–2 года среди лосят сохранялось явное доминирование и лидирование Навала ( $\alpha$ -особь), наиболее часто демонстрирующего агрессию (рис. 2). Число всех ударов копытами по соседу у Навала наблюдалось в 2,5 раза чаще, чем среднее значение по выборке и в 11,2 раза чаще, чем у лосихи Яндеры. Но акты пассивного и активного оборонительного поведения (затаивание, бегство) у Навала мы отмечали почти в два раза реже среднего значения по группе и в три раза реже, чем у лосихи Ястеры.

Преобладание игровых паттернов у лосят в возрасте до года, замещающих агонистическими действиями, привело к формированию иерархии (вначале в игровой форме), устойчивого порядка рангов и лидированию Навала в общей группе и первой подгруппе уже на первом году жизни, во второй подгруппе у особей второго года жизни – Яндеры. В общей группе поддерживалась линейная иерархия. При отсутствии четырех особей из прежнего состава группы лосиха Весна

заняла второе ранговое положение ( $\beta$ ), лосихи Яндера и Ястера – последующие ранги ( $\gamma$ ,  $\Omega$ ). Как и у сеголетков, среди более старших лосят выделялась ассоциация родственных по матери особей. При отсутствии Нелдая, его в группе с Навалом заменила Весна. Эти лосята, составляющие первую подгруппу, инициировали большее число агрессивных действий (38 из 44 наблюдений), чем сестры Яндера и Ястера второй подгруппы. При возросшем количестве агрессивных актов среди лосей они были направлены, однако, не только на обычно проигрывающих стычки особей своего возраста (табл. 3), но и на лосят нового поколения, над которыми они явно доминировали.

Группы из двух особей, присущие распределению сеголетков, при изменившемся составе характерны и для более старших лосят в загоне и при выпасе в лесу. Большинство (до 80 %) лосей, в том числе сеголетки, в загоне также образовывали небольшие сплоченные группы. При этом общие группы лосят,

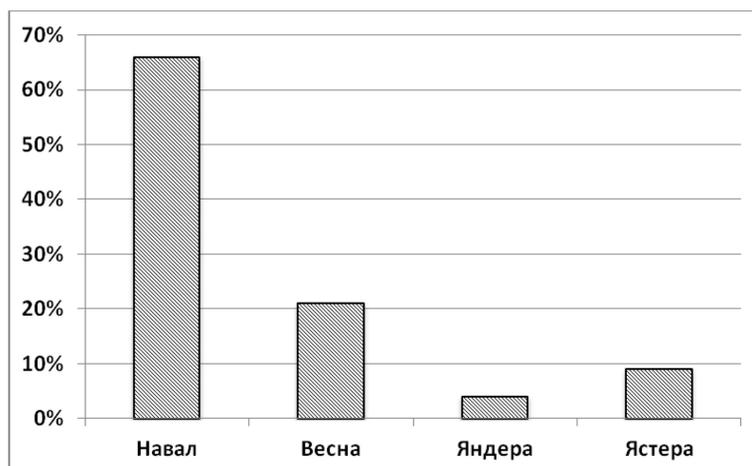


Рис. 2. Проценты частот проявлений агонистического поведения лосят второго года жизни

Fig. 2. Percentages of frequencies of agonistic behavior in one-year-old moose calves

ранее придерживающихся друг друга, постепенно распадались, 1,5-годовалые лоси нередко покидали свою группу и присоединялись к более старшим особям, особенно к 2,5–3-годовалым лосям.

Пассивный оборонительный паттерн – затаивание, характерный для лосят-сеголетков в случае встречи с другим лосем, особенно с рождения до конца июня, замещался на действия, обусловленные социальной мотивацией. Согласно результатам исследований в Центральной России, 1–2-годовалые особи, особенно самцы, наиболее часто примыкают к разным ассоциациям, обычно объединяются в группы с самцами разного возраста, в которых доминируют более старшие особи, примыкают к самкам, в том числе вместе со старшими самцами, в период гона выявляют сексуальное поведение (следование за самкой, флемен). В январе-марте в группах самцов они также иногда лидировали в движении (Зайцев, 1994). Лидирование, подобное регулярному первенству лосенка Навала на ферме, не обязательно соотносится с высоким иерархическим рангом у особей одного пола.

Полученные результаты, как и данные других авторов (Markgren, 1966; Cederlund, 1987; Минаев, 1992; Stringham, 1971, 1974; Смиренина и др., 1983; Bogomolova et al., 2002; и др.), безусловно, не характеризуют всего разнообразия отношений между лосятами. Немного данных и об иерархических в целом социальных контактах и связях и в разных объединениях диких лосей. В смешанных группах лосей в России, Северной Америке, Скандинавии (Skuncke, 1949; Кнорре, 1973; Sweanor, Sandegren, 1987; Зайцев, 1994, 2000; Franzmann, Schwartz, 2007) отмечено проявление агрессии самок с лосятами и доминирование их над самцами зимой, лидирование в движении и др. Разные способности особей к социальной интеграции при формировании ассоциаций на ферме согласуются с разнообразием, подвижностью социальной и пространственной организации популяции диких лосей. Следует выделить самку-сеголетка Нанами, имеющую небольшой иерархический ранг среди одногодков, стремление к уединению на значительных расстояниях от группы, что также согласуется с результатами исследований лосей дикой популяции. В объеди-

нении лосей, перемещающихся рассредоточенной – дистантной группой (Зайцев, 2000), не раз встречали молодых лосих, отстающих от других лосей на расстояния вплоть до 1–7 километров, остающихся на прежних участках, затем перемещающихся вслед за объединением.

Естественные репродуктивные группы, т.е. лосята с лосихами, с начала рождения лосят и в основном до следующего периода родов у диких лосей не превышают 3–4 особей, включая лосиху. Тем не менее формирование в боксах и загоне больших групп лосят-сеголетков, а в «зимних лагерях» концентраций сплоченных групп и одиночек многих лосей не противоречит данным, полученным в природе. В некоторых случаях лосихи вместе с лосятами дикой популяции концентрировались часть суток на небольших площадях (по 2–4 лосихи с лосятами на  $\approx 0,5$ –1 га леса, в пределах видимости друг друга). Каждая лосиха находилась со своим потомством, и лосята из разных групп, вероятно, не имели долгих тесных контактов друг с другом. Затем лосихи со своими лосятами расходились, собирали корм, но ко времени длительного дневного отдыха вновь собирались на небольших участках (Зайцев, 2000). Дружеские связи между лосихами отмечены и на лосеферме нами и А. Н. Минаевым (1992). Непродолжительные концентрации до 11–14 лосей наблюдали в период гона (в сентябре–октябре) в Ярославской области (Зайцев, 1994). Сосредоточение на 5–7 га леса четырех лосих в местах родов и с новым потомством происходило каждую весну в 1980–2000-х гг. на биостанции ИПЭЭ РАН в Костромской области. Тем не менее на ферме лосята имели возможность более тесных контактов со многими сверстниками, что приводило, в нашем случае, к развитию социальных связей, иерархии среди особей общей группы.

## Заключение

Согласно результатам, все активности поведения развиваются с раннего возраста лосят вместе с развитием координации движений, проявляясь вначале в качестве врожденных имитационных и своеобразных переадресованных реакций с дальнейшим замещением, расширением или ограничением их функций в соответствии со своим назначением для особей разного пола (для «бодания», «покусывания», элементов сексуального, турнирного поведения и др.). Наиболее раннее полное развитие характерно для паттернов, обеспечивающих жизнедеятельность и развитие организма: «сосания» в первые часы жизни, «жвачки» к двум месяцам жизни при совмещении этих паттернов в период смешанного питания до 4–6,5 месяцев. Становление паттернов других активностей растягивается вплоть до двух и более лет (социального, сексуального). Время развития паттернов, обеспечивающих жизнедеятельность и социальную интеграцию, остается достаточно постоянными в разных условиях содержания, что характеризует видовую специфику онтогенеза поведения.

Социальная интеграция на ферме начинается с первых минут жизни лося, когда в основном формируется образ вида на основе врожденных установок, реакции скупивания и импринтинга конспецификов (также лосевода). Еще в первый месяц жизни при содержании общей группой лосята объединяются с родственниками, другими особями, что свидетельствует о ранней способности к индивидуальному опознаванию конспецификов. Привязанность лосят друг к другу на основе родства, дружеских отношений и предпочтений способствует формированию сплоченных подгрупп внутри общей группы. Наиболее устойчивы подгруппы родственных по матери особей, что имеет основу в консолидации лосят-родственников в дикой популяции.

В социальных взаимодействиях лосят выявлены значительные индивидуальные, групповые особенности. Для доминирующих особей характерно, но не всегда, наибольшее число актов игрового и агонистического поведения при общей небольшой частоте данных контактов в группе. Игровая иерархия, развивающаяся с первых месяцев жизни лосят, к 1,5-годам почти полностью заместилась на иерархию, основанную на агрессивных контактах.

К июлю-августу первого года жизни значительно изменилось соотношение паттернов оборонительного поведения при замещении пассивно-оборонительных паттернов на активно-оборонительные. Реагирование на стимулы, не характерные для естественной среды обитания и воспринимающиеся

лосятами как, вероятно, опасные до 2–3 месяцев жизни, менялось на противоположное при подкреплении привлекательным стимулом.

Содержание на ферме больших групп лосят без матерей и концентраций взрослых лосей имеет предпосылки в поведении лосей дикой популяции. Однако к двум годам жизни социальная организация лосей на ферме приобретает все больше свойств дикой популяции. Анализ результатов изучения поведения и структуры популяции фермерских лосей в сравнении с дикими лосями, чье поведение формировалось в течение длительной эволюции, позволяет оценить и избежать ошибок в опытах по одомашниванию и наметить оптимальный режим содержания лосей на фермах.

#### Список литературы / References

- Баскин Л. М. (1978) Поведение новорожденных копытных. *Природа*, 7: 96–106 [Baskin L. M. (1978) Behavior of newborn ungulates. *Nature* [Priroda], 7: 96–106 (in Russian)]
- Баскин Л. М. (1984) Лось. *Животный мир южной тайги*. Соколов В. Е. (ред.) Москва, Наука, с. 45–72 [Baskin L. M. (1984) Moose. *Animal world of the southern taiga*. Sokolov V. E. (ed.) Moscow, Nauka, p. 45–72 (in Russian)]
- Баскин Л. М. (1986) Поведение лося и domestикация. *Биология и использование лося: обзор исследований*. Москва, Наука, с. 71–87 [Baskin L. M. (1986) Moose behavior and domestication. *Biology and use of moose: A review of research*. Moscow, Nauka, p. 71–87 (in Russian)]
- Богомолова Е. М., Курочкин Ю. А. (1980) Импринтинг как фактор консолидации в формировании поведенческих функциональных систем новорожденного лосенка. *Копытные фауны СССР*. Москва, Наука, с. 279–281 [Bogomolova E. M., Kurochkin Yu. A. (1980) Imprinting as a factor of consolidation in the formation of behavioral functional systems of a newborn moose calf. *Ungulates of the USSR*. Moscow, Nauka, p. 279–281 (in Russian)]
- Богомолова Е. М., Курочкин Ю. А. (1984) Роды у лосих. Поведение лосихи и новорожденного лосенка. *Зоологический журнал*, 63(11): 1713–1724 [Bogomolova E. M., Kurochkin Yu. A. (1984) Calving of moose cows. Moose cow behavior and newborn calf. *Zoological Journal* [Zoologicheskii Zhurnal], 63(11): 1713–1724 (in Russian)]
- Глушков В. М. (2001) Лось. *Экология и управление популяциями лося*. Киров, 317 с. [Glushkov V. M. (2001) Moose. *Ecology and management of moose populations*. Kirov, 317 p. (in Russian)]
- Готовцев В. В. (1983) Проблемы разведения и селекции лосей при их domestикации. *Проблемы domestикации животных*. Л. В. Давлетова (ред.) Москва, Институт эволюционной мор-

фологии и экологии животных им. А. Н. Северцова, с. 135–136 [Gotovtsev V. V. (1983) Problems of raising and breeding of moose during their domestication. *Problems of animal domestication*. L. V. Davletova (ed.) Moscow, A. N. Severtsev Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, p.135–136 (in Russian)]

Данилкин А. А. (1999) *Олени (Cervidae)*. Москва, ГЕОС, 552 с. [Danilkin A. A. (1999) *Deer (Cervidae)*. Moscow, GEOS, 552 p. (in Russian)]

Джурович В. М., Витакова А. Н., Михайлов А. П., Богомолова Е. М., Курочкин Ю. А. (1984) *Методические рекомендации по выращиванию молодняка лосей, содержанию и доению лосих*. Кострома, 28 с. [Dzhurovich V. M., Vitakova A. N., Mikhailov A. P., Bogomolova E. M., Kurochkin Yu. A. (1984) *Guidelines for raising young moose, keeping and milking moose*. Kostroma, 28 p. (in Russian)]

Зайцев В. А. (1994) Пространственная структура популяции лося центральной части Европейской России. *Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 99(3): 3–14 [Zaitsev V. A. (1994) Elk population spatial structure of European Russia central part. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series* [Byulleten moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii], 99(3): 3–14 (in Russian)]

Зайцев В. А. (1995) Иерархические отношения и поведение кабанов в конфликтных ситуациях. *Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 100(4): 16–29 [Zaitsev V. A. (1995) Hierarchy relations and behavior of *Sus scrofa* L. in conflict situations. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series* [Byulleten moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii], 100(4): 16–29 (in Russian)]

Зайцев В. А. (2000) Использование участков обитания и пространственная структура популяций у лесных копытных Artiodactyla. *Зоологический журнал*, 79(4): 397–411 [Zaitsev V. A. (2000) The use of home ranges and the spatial structure of populations of forest ungulates Artiodactyla. *Zoological Journal* [Zoologicheskii Zhurnal], 79(4): 397–411 (in Russian)]

Зайцев В. А. (2006) *Позвоночные животные северо-востока Центрального региона России (виды фауны, численность и ее изменения)*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 513 с. [Zaitsev V. A. (2006) *Vertebrate animals in the North-East of the central region of Russia (fauna species, number and its changes)*. Moscow, KMK Scientific Press, 513 p. (in Russian)]

Кнорре Е. П. (1959) Экология лося. *Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. 7*. Сыктывкар, с. 5–122 [Knorre E. P. (1959) Ecology of moose. *Proceedings of the Pechero-Ilych Reserve. Issue 7*. Syktyvkar, p. 5–122 (in Russian)]

Кнорре Е. П. (1961) Итоги и перспективы одомашнивания лося. *Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. 9*. Сыктывкар, с. 5–113 [Knorre E. P. (1961) Results and prospects of moose domestication. *Proceedings of the Pechero-Ilych Reserve. Issue 9*. Syktyvkar, p. 5–113 (in Russian)]

Кнорре Е. П. (1969) Изменение поведения лося в процессе его одомашнивания. *Поведение животных и проблема одомашнивания*. Москва, Наука, с. 13–20 [Knorre E. P. (1969) Changes in the behavior of moose in the process of domestication. *Animal behavior and the problem of domestication*. Moscow, Nauka, p. 13–20 (in Russian)]

Кнорре Е. П. (1973) История и итоги проведенных опытов по одомашниванию лося. *Одомашнивание лося*. Москва, Наука, с. 12–16 [Knorre E. P. (1973) History and results of experiments on the domestication of moose. *Domestication of moose*. Moscow, Nauka, p. 12–16 (in Russian)]

Кожухов М. В. (1965) Гигиена лосеводства. *Биология и промысел лося. Вып. 2*. Москва, Россельхозиздат, с. 162–218 [Kozhukhov M. V. (1965) Hygiene of moose farming. *Biology and hunting of moose. Issue 2*. Moscow, Rosselkhozizdat, p. 162–218 (in Russian)]

Кожухов М. В. (1973) Итоги 20-летней экспериментальной работы по одомашниванию лося в Печоро-Илычском заповеднике. *Одомашнивание лося*. Москва, Наука, с. 17–27 [Kozhukhov M. V. (1973) Results of 20-year experimental work on the domestication of moose in the Pechora-Ilych Reserve. *Domestication of the moose*. Moscow, Nauka, p. 17–27 (in Russian)]

Минаев А. Н. (1992) *Поведение лося в условиях доместикации (биотелеметрическое исследование)*. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Москва, ИЭМЭЖ РАН, 20 с. [Minaev A. N. (1992) *Behavior of moose under domestication conditions (biotelemetric studies)*. Abstract of PhD dissertation. Moscow, IEMEA RAS, 20 p. (in Russian)]

Минаев А. Н. (2003) Лось как домашнее животное России. *Агроэкологический вестник*, 5: 17–19 [Minaev A. N. (2003) Moose as a domestic animal in Russia. *Agroecological Bulletin* [Agroekologicheskii vestnik], 5: 17–19 (in Russian)]

Паничев А. М. (2011) *Литофагия. Геологические, экологические и биомедицинские аспекты*. Христофорова Н. К. (ред.) Москва, Наука, 149 с. [Panichev A. M. (2011) *Lithophagy. Geological, ecological and biomedical aspects*. Khristoforova N. K. (ed.) Moscow, Nauka, 149 p. (in Russian)]

Смиренина Л. К., Миронова Л. В., Алексеевский А. В. (1983) О взаимоотношениях в группе одомашниваемых лосей. *Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 88(1): 35–39 [Smirenina L. K., Mironova L. V., Alexeevskiy A. V. (1983) On the interactions in a group of domesticated European elks. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series* [Byulleten moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii], 88(1): 35–39 (in Russian)]

Смирнов М. Н. (2014) *Лось и кабан в Центральной Сибири*. Красноярск, Сибирский федеральный университет, 298 с. [Smirnov M. N. (2014) *Moose and wild boar in Central Siberia*. Krasnoyarsk, Siberian Federal University, 298 p. (in Russian)]

Соколов Н. В. (2012) *Лось европейский и его одомашнивание*. Кострома, Авантитул, 152 с. [Sokolov N. V. (2012) *The European moose and its domestication*. Kostroma, Avantitul, 152 p. (in Russian)]

Соколов Н. В., Соколов А. Н., Ситникова О. Н. (2015) Модернизация технологии передержки лосят. *Вестник ветеринарии*, 2: 69–71 [Sokolov N. V., Sokolov A. N., Sitnikova O. N. (2015) Modernized elk calves corralling technology. *Veterinary Bulletin* [Vestnik veterinarii], 2: 69–71 (in Russian)]

Филонов К. П. (1983) *Лось*. Москва, Лесная промышленность, 248 с. [Filonov K. P. (1983) *Moose*. Moscow, Lesnaya promishlennost, 248 p. (in Russian)]

Шварц Ч. С. (1990) Лосеводство в Северной Америке. *Третий Международный симпозиум по лосю*. Сыктывкар, с. 179 [Schwartz Ch. S. (1990) Moose breeding in North America. *The Third International Symposium on Moose*. Syktyvkar, p. 179 (in Russian)]

Altmann M. (1958) Social integration of the moose calf. *Animal Behaviour*, 6(3–4): 155–159

Baskin L. M. (1994) Population ecology of the moose in the Russian southern taiga. *Alces*, 30: 51–55

Богомолова Е. М., Курочкин Ю. А., Минаев А. Н. (2002) The study of moose behavior on the Kostroma moose farm. *Alces*, Supplement 2: 37–40

Cederlund B.-M. (1987) Parturition and early development of moose (*Alces alces* L.) calves. *Swedish Wildlife Research*, Supplement 1, Part 1: 399–422

Franzmann A. W., Schwartz C. C. (2007) *Ecology and management of the North American moose*. Boulder, The University Press of Colorado, 784 p.

Healy W.B., McCabe W. J., Wilson G.F. (1970) Ingested soil as a source of microelements for grazing animals. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 13(3): 503–521

Krzywinski A., Niedbalska A., Krzywinska K. (1987) Collection and freezing semen of the moose bull. *Swedish Wildlife Research*, Supplement 1, Part 2: 761–765

Markgren G. (1966) A study of hand-reared moose calves. *Viltrevy*, 4(1): 1–42

Pulliaainen E. (1974) Seasonal movements of moose in Europe. *Naturaliste Canadien*, 101(1–2): 379–392

Renecker L. A., Hodson R. J., Lynch G. W. (1987) Moose husbandry in Alberta, Canada. *Swedish Wildlife Research*, Supplement 1, part 2: 775–780

Scott J.P., Fuller J.L. (1965) *Genetics and the social behavior of the dog*. Chicago, London, University of Chicago Press, 468 p.

Skuncke F. (1949) *Algen – Studier, jakt och vard*. Stockholm, P.A. Nordstedt & Söner, 400 p. (in Swedish)

Stringham S. (1971) Calf behavior and the cow-calf bond in moose. *Alaska Cooperative Wildlife Research Unit. Quarterly Progress Report, April – June, 22*. p. 793–796

Stringham S. F. (1974) Mother-infant relations in moose. *Naturaliste Canadian*, 101: 325–369

Sweanor P. Y., Sandegren F. (1987) Agonistic interaction and association rates of wintering moose. *Swedish Wildlife Research*, Supplement 1: 793–796