

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
«ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ  
БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК»**

---

*На правах рукописи*

**Огурцов Сергей Сергеевич**

**МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРИГОДНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ  
БУРОГО МЕДВЕДЯ *URSUS ARCTOS* (LINNAEUS, 1758) НА ОСНОВЕ  
ФУНКЦИИ ВЫБОРА РЕСУРСОВ В МОЗАИЧНЫХ ЛАНДШАФТАХ  
ЮЖНОЙ ТАЙГИ**

Специальность 1.5.15 – экология

( )

Диссертация

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель –  
доктор биологических наук,  
главный научный сотрудник ИПЭЭ РАН  
Петросян В.Г.

Москва – 2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. ПРИНЦИПЫ И ПОДХОДЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРИГОДНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ И ФУНКЦИИ ВЫБОРА РЕСУРСОВ.....	14
1.1. Моделирование пригодности местообитаний: основные положения.....	14
1.2. Данные дистанционного зондирования Земли и ГИС в исследованиях пригодности местообитаний.....	17
1.3. Основные этапы моделирования пригодности местообитаний.....	19
1.3.1. Выбор предикторных переменных окружающей среды.....	21
1.3.2. Масштаб создания моделей.....	25
1.3.3. Точки встреч вида и проблема его присутствия/отсутствия на территории.....	27
1.3.4. Проверка на пространственную автокорреляцию.....	33
1.3.5. Оценка качества модели.....	37
1.3.6. Предсказания модели.....	45
1.3.7. Классификация предсказаний модели.....	46
1.4. Широко используемые методы моделирования пригодности местообитаний.....	48
1.4.1. Максимальная энтропия (MaxEnt).....	49
1.4.2. Обобщенные регрессионные модели (GLM, GAM, GLMM).....	56
1.5. Основные положения функции выбора ресурсов в экологии.....	58
1.6. Концепция моделирования пригодности местообитаний бурого медведя.....	62
1.7. Подходы к моделированию пригодности местообитаний бурого медведя.....	66
1.8. Общие представления о реальной функции выбора ресурсов бурого медведя.....	70
1.9. Значение пищевых ресурсов в жизни бурого медведя.....	78
1.10. Разница в подходах моделирования пригодности местообитаний.....	82
ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРРИТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	87
2.1. Общие сведения.....	87
2.2. Геолого-геоморфологическая характеристика.....	89
2.3. Климатические условия и гидрологический режим.....	92
2.4. Растительный покров.....	93
2.5. Животное население.....	97
2.6. Краткая история природопользования на территории исследований.....	98
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	104
3.1. Основные этапы проведения работы.....	104
3.2. Учетные маршруты по территории исследований.....	105

3.3. Методы анализа пищевого рациона бурого медведя.....	107
3.4. Моделирование пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя ...	114
3.4.1. Предикторные переменные окружающей среды .....	115
3.4.2. Подготовка переменных окружающей среды к моделированию.....	120
3.4.3. Данные о распространении пищевых ресурсов бурого медведя .....	123
3.4.4. Репрезентативность обследованной территории.....	127
3.4.5. Настройки и обучение (тренировка) моделей.....	130
3.4.6. Оценка качества (тестирование) моделей .....	131
3.4.7. Оценка вклада переменных и кривые отклика .....	132
3.4.8. Построение карт пространственного распределения .....	132
3.5. Моделирование пригодности местообитаний бурого медведя на основе реальной функции выбора ресурсов .....	133
3.5.1. Предикторные переменные пищевых ресурсов бурого медведя .....	133
3.5.2. Данные об использовании бурым медведем местообитаний .....	133
3.5.3. Решение проблемы пространственной автокорреляции.....	136
3.5.4. Процедура построения моделей RSPF.....	138
3.6. Характеристика используемого оборудования и программного обеспечения .....	147
ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА БУРОГО МЕДВЕДЯ.....	149
4.1. Общая характеристика пищевого рациона бурого медведя .....	149
4.2. Сезонная динамика пищевого рациона бурого медведя .....	152
4.3. Различие пищевого рациона бурого медведя в заповеднике и его охранной зоне.....	157
4.4. Сравнение пищевого рациона бурого медведя Центрально-Лесного заповедника с другими европейскими популяциями.....	161
ГЛАВА 5. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ БУРОГО МЕДВЕДЯ.....	167
5.1. Пищевые ресурсы бурого медведя и сезонность их потребления .....	167
5.2. Оценка качества моделей пространственного распределения пищевых ресурсов .....	169
5.3. Вклад переменных в пространственное распределение пищевых ресурсов.....	175
5.4. Карты пространственного распределения пищевых ресурсов .....	183
5.5. Выбор переменных пищевых ресурсов для построения RSPF.....	187
ГЛАВА 6. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРИГОДНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ БУРОГО МЕДВЕДЯ НА ОСНОВЕ ВЕРОЯТНОСТНОЙ ФУНКЦИИ ВЫБОРА РЕСУРСОВ .....	194
6.1. Оптимизация моделей.....	194
6.2. Диагностика моделей.....	196
6.3. Оценка качества моделей .....	201
6.3.1. Оценка качества калибровки .....	202

6.3.2. Оценка качества дискриминации .....	204
6.4. Описание общей RSPF-модели .....	210
6.5. Описание сезонных RSPF-моделей .....	217
<b>ГЛАВА 7. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БУРЫМ МЕДВЕДЕМ МЕСТООБИТАНИЙ И ИХ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ .....</b>	<b>229</b>
7.1. Общая характеристика использования бурым медведем местообитаний на основе вероятностной функции выбора ресурсов .....	229
7.1.1. Связь оценок RSPF с косвенными переменными окружающей среды .....	230
7.1.2. Связь оценок RSPF с конкретными местообитаниями .....	232
7.1.3. Периодичность использования местообитаний согласно RSPF-моделям .....	235
7.2. Значение луговых местообитаний для бурого медведя.....	238
7.2.1. Материковые луга как источник растений сем. Аріасеae .....	243
7.2.2. Материковые луга как источник муравьев.....	246
7.2.3. пойменные луга как источник травянистой растительности.....	249
7.3. Значение лесных местообитаний для бурого медведя .....	250
7.3.1. Бореальные леса как источник ягод кустарничков .....	251
7.3.2. Бореальные леса как источник травянистой растительности.....	254
7.3.3. Лиственные и смешанные леса как источник листьев осины, орехов лещины и плодов рябины.....	255
7.3.4. Лиственные и смешанные леса как источник травянистой растительности .....	259
7.4. Значение болотных местообитаний для бурого медведя .....	261
7.5. Значение заброшенных агроландшафтов для бурого медведя.....	263
7.6. Значение биотехнической подкормки для бурого медведя .....	266
7.7. Оценка использования местообитаний бурым медведем на территориях с различным типом природопользования .....	269
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>275</b>
<b>ВЫВОДЫ .....</b>	<b>278</b>
<b>ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ, ТЕРМИНЫ И ОБОЗНАЧЕНИЯ.....</b>	<b>280</b>
<b>СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>283</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ .....</b>	<b>336</b>

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** В начале XXI века особенно усиливаются глобальные экологические проблемы, связанные с сокращением биоразнообразия. Промышленные загрязнения и уничтожение местообитаний, прямое истребление отдельных видов – все это ведет уже к шестому (антропогенному) глобальному вымиранию видов (Guisan et al., 2017). Вместе с этим наши знания в экологии, особенно в тех ее областях, которые граничат с биоинформатикой и моделированием биологических процессов стремительно развиваются (Peterson et al., 2011). Мы не только расширили наши представления о живом мире и, в частности, о том, что движет распределением живых организмов и популяций видов в пространстве и времени, но и улучшили нашу способность воссоздавать и прогнозировать это распределение с помощью современных методов моделирования и геоинформационных систем (ГИС). В результате интерес к прогнозным моделям пространственно-временного распределения видов в XXI веке резко возрос (Guisan et al., 2017).

В последние годы прогнозное моделирование, основанное на оценке пригодности местообитаний, становится все более важным инструментом для решения ряда проблем в экологии, биогеографии, эволюционной биологии, охране Природы и исследованиях в области изменения климата. Моделирование можно использовать для ответа как на фундаментальные, так и на прикладные вопросы, такие как определение движущих сил распространения видов, проверка биогеографических гипотез, исследование экологической ниши, прогнозирование биологических инвазий или оценка воздействия глобальных изменений климата на биоразнообразие и распространение организмов. Такой подход все чаще применяется не только к отдельным видам или сообществам, но и к внутривидовым формам и даже генам. В настоящее время прогнозные модели все больше объединяются с другими инструментами и данными из других дисциплин, чтобы ответить на вопросы филогеографии, филогенетики, популяционной генетики и динамики популяций (Peterson et al., 2011; Guisan et al., 2017).

В своем ставшем уже классическим обзоре Антуан Гизан и Никлаус Циммерманн писали, что «анализ взаимоотношений между видом и окружающей средой всегда был центральным вопросом экологии», а «количественная оценка таких взаимоотношений представляет собой основу прогнозного биогеографического моделирования» (Guisan & Zimmermann, 2000, стр. 148). В свою очередь Ю. Г. Пузаченко также писал: «Отношение популяций любого вида к внешним условиям – ключевая предметная область биологии и экологии» (Пузаченко и др., 2010, стр. 467).

Создание адекватных моделей для предсказания распределения видов по территории – одно из наиболее значимых условий организации успешной программы по их сохранению

(Corsi et al., 2000; Hirzel et al., 2001; Pearce & Boyce, 2006; Hirzel & Le Lay, 2008; Ghoddousi, 2010). Исследования пространственного распределения применяются в разнообразных природоохранных программах, таких как сохранение исчезающих видов, исследование антропогенного влияния на природные экосистемы и организация особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (Hirzel et al., 2001; Engler et al., 2004; Johnson, Omland, 2004). Современные тенденции изменения климата и их влияние на различные виды и сообщества придают особую важность и актуальность исследованиям экологических ниш организмов (Loreau et al., 2003). Понимание использования местообитаний в свете проблем антропогенных изменений (например, связанных с застройками, вырубками, пожарами и т.п.) позволяет прогнозировать, как будет меняться характер распространения того или иного вида при определенных изменениях параметров среды обитания (Haire et al., 2000; Peterson et al., 2002).

Предпочтение местообитаний практически во всех случаях основано на выборе видом определенных ресурсов, необходимых ему для нормальной жизнедеятельности (Boyce & McDonald, 1999; Franklin, 2009). По этой причине наиболее точные и надежные модели пригодности местообитаний следует рассматривать через призму использования видом ресурсов, удовлетворяющих его основным физиологическим и экологическим потребностям. В самом общем виде способ обнаружения и измерения степени, в которой ресурс выбирается животным, может быть определен через функцию выбора ресурсов (Manly et al., 2002).

С появлением новых мощных статистических методов, алгоритмов машинного обучения и применения инструментов ГИС разработка прогнозных моделей в экологии в последние десятилетия резко увеличилась. Такие модели являются вероятностными по своей природе, поскольку они статистически связывают географическое распределение видов или сообществ с их нынешней средой обитания. Гизан и Циммерманн справедливо утверждают, что развитие прогнозных моделей согласуется со взглядом Роберта Петерса (Peters, 1991, стр. 274) на «более строго научную, более информативную и прикладную экологию» (Guisan & Zimmermann, 2000).

Бурый медведь (*Ursus arctos* L., 1758) является исчезающим видом во многих регионах Европы (Peters et al., 2015; Penteriani & Melletti, 2021), в то же время во многих областях Европейской части России он до сих пор остается фоновым и широко распространенным видом, в том числе и в Тверской области (Пажетнов, 1993). Несмотря на это, подробных исследований экологии бурого медведя в России за последние годы проведено очень мало. В то же время обширные популяции медведей в нашей стране в пределах практически непрерывного ареала позволяют получать ценные сведения как о его жизни в достаточно типичных и малонарушенных условиях, так и в условиях трансформированных ландшафтов.

Выявление местообитаний, важных для медведей в пространственном и временном контексте, является важным шагом в разработке стратегии управления и сохранения, которая могла бы включать как добычи ресурсов, так и потребности Дикой Природы (Milakovic et al., 2012). Модели пригодности местообитаний и карты, построенные на их основе, являются необходимым элементом для разработки долгосрочных стратегий и программ использования природных ресурсов (Nielsen et al., 2003).

В настоящей работе рассматривается номинативный подвид бурого медведя (*U. a. arctos*), населяющий Европу (Барышников, 2007). Многие популяции бурого медведя в Европе находятся под постоянным воздействием антропогенных факторов и ограничений, связанных с преобладанием антропогенных ландшафтов (Pop et al., 2018; Recio et al., 2020). В связи с этим, работы по изучению использования местообитаний бурым медведем на территории Центрально-Лесного биосферного заповедника (запад Европейской части России) представляют собой актуальные исследования, позволяющие взглянуть на существование медведя в малонарушенных условиях без активного пресса со стороны человека. На исследуемой территории не отмечены факторы, препятствующие расселению медведей, и можно предположить, что этот вид находится в состоянии равновесия с окружающей средой (Lobo et al., 2010). Являясь всеядным хищником и имея сложное поведение, вид хорошо приспосабливается к самой разной окружающей среде и способен существовать в различных местообитаниях. Популяционная группировка бурого медведя на исследуемой территории стабильна и существует в оптимальных для своего вида условиях уже много лет по данным многолетних учетов численности (Летопись Природы Центрально-Лесного заповедника с 1960 по 2021 гг.). В то же время уникальность территории исследования в том, что на ней сосредоточены не только малонарушенные лесные и болотные территории, но и земли, сильно трансформированные человеческой деятельностью в прошлом. На сегодняшний день эти земли постепенно возвращаются к своему прежнему облику и проходят через длительный ряд сукцессионных стадий. Таким образом, прогнозные модели, построенные для данной территории, позволяют провести прямое сравнение двух совершенно разных категорий ландшафтов и оценить их значение для популяционной группировки бурого медведя в условиях оптимального состояния. Это может предоставить ценные сведения об экологии медведей, которые позволят не только принимать управленческие решения в будущем, но и поспособствуют скорейшему созданию стратегической программы по управлению и сохранению популяций бурого медведя в России.

**Степень разработанности темы исследования.** Моделирование пригодности местообитаний является одним из самых популярных направлений современной пространственной экологии и биогеографии (Guisan et al., 2017). Ежегодно по этой теме

выходят многочисленные статьи, опубликован ряд монографий и учебных пособий, проводятся обучающие семинары. Многие практические решения по сохранению популяций или организации ООПТ по всему миру основываются на результатах прогнозного моделирования (например, Nielsen et al., 2003; Milakovic et al., 2012; Pop et al., 2018). Бурый медведь не является исключением. Для него построены модели пригодности местообитаний на большей части ареала, а во многих зарубежных странах разработка таких моделей входит в менеджмент планы по управлению популяциями (Nielsen et al., 2002; Proctor et al., 2007; Chetkiewicz & Boyce, 2009; Peters et al., 2015; Lyons et al., 2016; Penteriani et al., 2019; McClelland et al., 2020).

В то же время на территории России подобного рода исследования по бурому медведю еще не проводились. Нам известна всего одна работа по моделированию пригодности местообитаний бурого медведя, выполненная для Кроноцкого заповедника (Камчатка; Егоров и др., 2006). Тем не менее, эта работа основана на экспертной оценке, а не на алгоритмах статистической обработки данных, что значительно снижает ее ценность. Работы для других крупных хищников также единичны и представлены в основном исследованиями крупных кошачьих (Матюхина и др., 2014; Рожнов и др., 2020; Matiukhina, 2020). На сегодняшний день в России тема моделирования пригодности местообитаний развита еще достаточно слабо. Практически все опубликованные русскоязычные статьи посвящены всего одному методу и многие из них не учитывают такие важные требования как тщательная оценка моделей и организация сбора данных. Исследования, посвященные функции выбора ресурсов, в России еще не проводились. В качестве исключения важно отметить работу Д. С. Матюхиной, выполненную в США (Matiukhina, 2020).

**Цель и задачи исследования.** Целью исследования являлась разработка общей и сезонных моделей пригодности местообитаний бурого медведя на основе вероятностной функции выбора пищевых ресурсов в условиях как малонарушенных, так и антропогенно-трансформированных ландшафтов южной тайги на примере Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1) Анализ и обобщение основных теоретико-методологических подходов моделирования пространственного распределения и пригодности местообитаний видов, а также функции выбора ресурсов.
- 2) Выявление основных пищевых ресурсов бурого медведя и оценка степени их значимости в целом и в сезонной динамике.
- 3) Построение моделей пространственного распределения основных пищевых ресурсов бурого медведя.
- 4) Построение общей и сезонных моделей пригодности местообитаний бурого медведя на основе вероятностной функции выбора ресурсов.

- 5) Пространственная и сезонная характеристика использования бурым медведем местообитаний и сопряженных с ними ресурсов на территории исследований.
- 6) Сравнительный анализ территорий с различным статусом (малонарушенных и антропогенно-трансформированных) с точки зрения пригодности для бурого медведя.

**Научная новизна.** Впервые на основе значительного объема фактического материала, собранного за многолетний период полевых исследований (14 лет), проведено моделирование пригодности местообитаний бурого медведя с помощью различных современных методов (MaxEnt, GLMM, GAMM). При этом метод максимальной энтропии (MaxEnt) был применен впервые для бурого медведя в России, а GLMM был подробно рассмотрен в контексте эффективности применения для моделирования пригодности местообитаний изучаемого вида. Впервые дается общий подробный обзор теоретических основ моделирования, а каждый метод отдельно рассматривается как с теоретической, так и с практической точки зрения с выделением преимуществ и недостатков его применения. Впервые разработаны и применены методы анализа пищевого рациона бурого медведя с учетом международных достижений в этой области. Впервые применяется построение функции выбора ресурсов с теоретическим обоснованием выбранного подхода. При этом описан совершенно новый тип функции, т.н. «функция реального выбора ресурсов», в основе которой учитываются прямые ресурсные переменные и данные об использовании видом местообитаний. Разработан оригинальный подход создания моделей реальной функции выбора ресурсов на основе синтеза подхода Энглера-Хенгла, и метода максимальной энтропии (MaxEnt) с учетом пространственных сэмплинг-дизайнов и пространственной автокорреляции данных (предикторов, точек встреч и остатков модели). Впервые построен комплекс взаимосвязанных моделей, позволяющий оценить энергетическую значимость местообитаний. На основе разработанных математических моделей показано, что медведь тяготеет к антропогенно-нарушенным местообитаниям, в значительной степени используя заброшенные агроландшафты.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Разработанные модели пригодности местообитаний бурого медведя позволяют не только глубже понять сложные взаимоотношения данного вида со средой обитания, но и создают инструментарии практических приемов для сохранения популяций крупных млекопитающих. Разработанный нами комплекс теоретических и практических рекомендаций развивает моделирование пригодности местообитаний вида в различных областях науки и менеджмента. Опыт большинства стран, где обитают бурые медведи (и другие крупные хищники) наглядно продемонстрировал, что бессистемная и бесконтрольная эксплуатация природных ресурсов неизбежно ведет к сокращению численности большинства видов и как следствие – к деградации или даже разрушению целых экосистем. Во многих странах прогнозное моделирование

используется для оценок рисков и последствий при проведении любых мероприятиях по добыче природных ресурсов, прокладке дорог или строительстве. Построенные адекватные модели позволяют не только оценить потенциальный ущерб для экосистем в целом и отдельных видов, в частности, но и найти оптимальные решения по его избеганию или минимизации. В России на сегодняшний день в большинстве случаев таких действий не проводится, а разработка и использование природных ресурсов очень часто проводится без предварительных работ по оценке последствий на всех уровнях организации экосистем. В том числе это касается и бурого медведя. Имея самое большое население бурых медведей на планете, в России сформировалось потребительское и невежественное отношение к этому виду, несмотря на его культурный архетип и давнюю связь с традициями славянских и финно-угорских народов (Житенёв, 2000). Разработка и применение методов пространственно-временного моделирования, предпринятая в нашей работе, позволят начать работу по их внедрению в различные отрасли по добыче ресурсов, в первую очередь лесозаготовительных планов, планированию дорожной сети, строительству объектов инфраструктуры (часто туристической отрасли), проектированию новых ООПТ и др. Результаты нашей работы важны для сохранения бурого медведя на территории страны и наряду с другими мероприятиями позволят не допустить его исчезновения, как в свое время произошло во многих других частях мирового ареала. Кроме этого такие модели послужат основой для разработки программы бесконфликтного существования человека и медведя и смогут значительно снизить риски случаев нападения хищника на людей. Зная основные требования бурого медведя к ресурсам среды обитания и его распределение в пространстве, мы сможем лучше предсказывать возможные конфликтные ситуации с человеком, а значит, сможем их предотвращать.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Модели пригодности местообитаний, в основе которых лежат интенсивные полевые исследования и современные методы экологического моделирования с учетом всех актуальных рекомендаций, обладают хорошей прогностической способностью на основе независимого тестирования.
2. Функции выбора ресурсов позволяют получить информацию о реальном использовании видом местообитаний только в том случае, если они построены на основе фактических измерений ресурсных переменных и данных об их использовании видом.
3. Ведущими факторами пригодности местообитаний бурого медведя на исследуемой территории выступают элементы послеледникового мезорельефа, растительный покров, а также характер антропогенной трансформации территории. Все эти условия определяют распределение доступных пищевых ресурсов, и в конечном итоге пригодность местообитаний для вида.

4. Территория антропогенно-трансформированной охранной зоны больше пригодна для популяционной группировки бурого медведя с точки зрения пищевой значимости, чем малонарушенная территория заповедника за счет большей обеспеченности пищевыми ресурсами и их энергетической ценности.

**Личный вклад соискателя.** Все этапы работ: проведение полевых исследований и сбор материала, разработка моделей пригодности местообитаний, подготовка всех необходимых входных данных (пре-процессинг), оценка качества построенных моделей (пост-процессинг), разработка всех алгоритмов и написание скриптов на языке R, подготовка и написание научных публикаций, целиком и полностью выполнены автором. Формулировка рабочих гипотез и обсуждение полученных в рамках диссертационного исследования данных выполнены при ведущем и непосредственном участии автора.

**Апробация работы.** В рамках работы над диссертацией автор проходил стажировку по теме «Моделирование пригодности местообитаний видов в программах по сохранению биоразнообразия» в Университете г. Овьедо (кампус Мьерес, Испания, 2019 г.) под руководством проф. Винченцо Пентериани.

Материалы диссертационной работы были представлены на 20 международных и всероссийских конференциях:

1) Третья Международная конференция молодых ученых «Биология: от молекулы до биосферы» (г. Харьков, Украина, 18–21 ноября 2008 г.);

2) Итоговая научно-образовательная конференция студентов Казанского государственного университета 2009 г. (г. Казань, 21 мая 2009 г.);

3) VIII Всероссийская конференция специалистов, изучающих медведей «Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком» (дер. Бубоницы, Тверская область, 17–21 ноября 2011 г.);

4) Всероссийская научная конференция, посвященная 80-летию Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника «Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России» (пос. Заповедный, Тверская область, 22–26 августа 2012 г.);

5) Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (X Съезд Териологического общества при РАН) (г. Москва, 1–5 февраля 2016 г.);

6) Всероссийская научно-практическая конференция «Научные исследования в заповедниках и национальных парках России» (г. Петрозаводск, 29 августа – 4 сентября 2016 г.);

7) Международный научно-практический семинар «Современные технологии в деятельности ООПТ. ГИС Нарочь» (к.п. Нарочь, Белоруссия, 11–13 мая 2016 г.);

- 8) IV Всероссийская конференция молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (г. Улан-Удэ, 23–27 июня 2016 г.);
- 9) Всероссийское совещание «Стационарные экологические исследования: опыт, цели, методология, проблемы организации» (пос. Заповедный, Тверская область, 15–19 августа 2016 г.);
- 10) Научная конференция «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных» (г. Пенза, 15–18 ноября 2016 г.);
- 11) Всероссийская научная конференция с международным участием «Современные проблемы экологии и эволюции. XXX Любичевские чтения» (г. Ульяновск, 30–31 марта 2017 г.);
- 12) Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 85-летию организации Центрально-Лесного заповедника и 100-летию заповедной системы «Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие» (пос. Заповедный, Тверская область, 14–17 августа 2017 г.);
- 13) Всероссийская научная конференция с международным участием «Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий – 3» (г. Тольятти, 18–19 сентября, 2017 г.);
- 14) Третья практическая конференция сообщества природоохранных ГИС в России «Использование ГИС и данных дистанционного зондирования Земли для охраны природы» (г. Санкт-Петербург, 27–29 октября 2017 г.);
- 15) 26th International conference on Bear Research and Management (Ljubljana, Slovenia, 16–21 September 2018);
- 16) Научная конференция «Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии» (г. Ростов-на-Дону, 17–19 апреля 2019 г.);
- 17) Чтения памяти Ю.Г. Пузаченко «Устойчивость и эволюция» (г. Москва, 20 мая 2021 г.);
- 18) Всероссийская научная конференция с международным участием «Научные основы устойчивого управления лесами, посвященная 30-летию ЦЭПЛ РАН» (г. Москва, 25–29 апреля 2022 г.);
- 19) Всероссийская конференция с международным участием «Научные исследования и экологический мониторинг на особо охраняемых природных территориях России и сопредельных стран», посвященная 90-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (пос. Заповедный, Тверская область, 15–18 августа 2022 г.);
- 20) XVI Всероссийский мирмекологический симпозиум «Муравьи и защита леса» (Звенигородская биологическая станция МГУ, Московская область, 27–31 августа 2022 г.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 27 печатных работ, в том числе 7 статей в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, принятых сокращений и терминов, списка литературы (600 источников, в том числе 508 на иностранных языках) и приложения. Общий объем работы составляет 350 страниц (включая 14 стр. приложения), содержит 41 таблицу и 106 рисунков.

**Благодарности.** Автор глубоко признателен научному руководителю д.б.н. Петросяну Варосу Гарегиновичу (ИПЭЭ РАН, Россия) за всестороннюю помощь и ценные советы при подготовке работы. Автор сердечно благодарит д.г.н. Юрия Георгиевича Пузаченко (ИПЭЭ РАН) за вдохновение, основную идею данной работы и поддержку на первых этапах ее проведения. Без его наставлений и советов эта работа не могла бы быть выполнена. Выражаю огромную благодарность своему наставнику к.б.н. Анатолию Семеновичу Желтухину (Центрально-Лесной заповедник, Россия), оказавшему неоценимую помощь во время всех полевых исследований и подготовки работы, а также всем сотрудникам отделов охраны и науки за предоставленные данные о медведях и помощь при проведении полевых работ. Автор искренне благодарит д.б.н., академика РАН Вячеслава Владимировича Рожнова (ИПЭЭ РАН) за неоценимую помощь на ключевых этапах подготовки диссертации. Отдельно хочу поблагодарить Марию Дельгадо (María del Mar Delgado, Biodiversity Research Institute, CSIC, University of Oviedo (UMIB), Мьерес, Испания), Винченцо Пентериани (Vincenzo Penteriani, UMIB), Александру Зарзо-Ариас (Alejandra Zarzo-Arias, National Museum of Natural Sciences & Universidad Autónoma, Мадрид, Испания), Киару Беттега (Kiara Bettega, UMIB), Джулию Бомбиери (Giulia Bombieri, Museo delle Scienze, Тренто, Италия) и Фредерика Далерума (Frederik Dalerum, UMIB) за помощь в обсуждении рабочих гипотез, подходов и методов моделирования, а также ценные советы по анализу данных и работе с MaxEnt. Особую благодарность выражаю к.б.н. Анатолию Александровичу Хапугину (Объединенная дирекция Мордовского заповедника и национального парка "Смольный", ТюмГУ, Россия) за помощь при работе с ботанической частью диссертации, многочисленные ценные советы и поддержку на этапе подготовки и написания основных статей. Благодарю к.б.н. Елену Борисовну Федосеву и к.б.н. Александра Валентиновича Антропова (Зоомузей МГУ, Россия) за определение проб муравьев и ос и помощь при написании энтомологической части диссертации. Также хочу поблагодарить своих близких друзей и единомышленников: к.б.н. Наталью Валерьевну Сидорчук (ИПЭЭ РАН) за постоянную поддержку и помощь на всех этапах подготовки диссертации, Сергея Геннадьевича Михалапа (ПсковГУ, Россия) за конструктивное обсуждение теоретических и практических аспектов экологического моделирования.

# ГЛАВА 1. ПРИНЦИПЫ И ПОДХОДЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРИГОДНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ И ФУНКЦИИ ВЫБОРА РЕСУРСОВ

## 1.1. Моделирование пригодности местообитаний: основные положения

Относительно недавние достижения в сфере данных о состоянии окружающей среды спровоцировали резкий скачок в развитии различных областей макроэкологии и биогеографии. Одна из этих областей включает в себя то, что было названо «моделированием пространственного распределения видов» (Species Distribution Modeling или SDM; Guisan & Zimmermann, 2000; Hirzel et al., 2002; Araújo & Guisan, 2006; Franklin, 2009), а также связанные (но, как мы считаем, ни в коем случае не эквивалентные) направления под названием «моделирование экологической ниши» (Ecological Niche Modeling или ENM; Soberón & Peterson, 2005; Soberón, 2007) и «моделирование пригодности местообитаний» (Habitat Suitability Modeling или HSM; Guisan et al., 2017). В самом прямом смысле доступность больших объемов данных, информационная технология разработки ГИС, и продвинутое вычислительные средства позволяют использовать множество приложений, которые имеют не только важное биологическое значение, но и часто могут иметь исключительную практическую, в том числе природоохранную, ценность.

По данным Йорге Лобо и его коллег вплоть до конца 2008 г. по данной тематике существовало 2333 опубликованных работы, а число разработанных методологических подходов непрерывно увеличивается для разных типов входных данных (Lobo et al., 2010). Самые ранние работы по данной теме начались в 1980-е гг., одними из первых среди которых можно считать фундаментальные труды Джона Басби (Busby, 1986) и Майка Остина с соавторами (Austin et al., 1990). Начиная с 1995 г. количество опубликованных материалов по теме SDM значительно выросло, что сделало данную тему привлекательной для многих биологов и ученых-природоохранников по всему миру (Franklin, 1995; Guisan & Zimmermann, 2000; Rushton et al., 2004; Peterson, 2006).

С самого начала появления данного способа отражения взаимосвязи вида со средой обитания возникла закономерная критика, указывающая на его недостатки. Майкл Митчелл с коллегами подробно разбирали основные критикуемые положения (Mitchell et al., 2002). Среди них они выделяли, в первую очередь, сложность верификации результатов независимыми методами, произвольность схем классификаций, в которых взаимоотношения вида со средой представлены без теоретических или практических данных о критериях благополучия вида. С дальнейшим развитием дистанционных методов субъективность и произвольность классификаций очень быстро минимизировались, и сама она стала куда более адекватной и определенной. Верификация многих моделей была также проведена с помощью независимых и

объективных методов (например, телеметрии). Так, данные телеметрии показали, что построенная SDM в целом правильно предсказывает распределение медведей в пространстве, но плохо распознает выбор местообитаний среди индивидуальных особей (Mitchell et al., 2002).

С точки зрения HSM, местообитание представляет собой отдельную географическую область (пиксель или серию пикселей), для которой известен ряд характеристик окружающей среды. Для растений это в большей степени климат, свет, почва и тип природопользования, а для животных – климат, пищевой ресурс и структура местообитания (Guisan et al., 2017). Исследования пригодности местообитаний, как правило, характеризуются применением разнообразных методов моделирования совместно с использованием ГИС-технологий для создания тематических карт распределения и пригодности местообитаний для вида (Guisan & Zimmermann, 2000; Пузаченко и др., 2010). Модель пригодности местообитания стремится скоррелировать элементы экологической ниши с наличием (или отсутствием) вида и затем спрогнозировать определяющие предикторные факторы в географическое пространство, чтобы создать предсказанную карту распределения в сходных условиях (Franklin, 2009; Guisan et al., 2017). Количественная оценка реализованной экологической ниши вида позволяет оценить пригодность местообитаний любой географической единицы, для которой известны переменные среды в виде пространственных данных, что и составляет основной принцип моделирования пригодности местообитаний. Несмотря на то, что HSM описывает пригодность в пространстве экологических переменных, он проецирует его в географическое пространство, на котором делает предсказания (Phillips et al., 2006). Территории, которые удовлетворяют требованиям биотически сокращенной ниши вида, представляют его потенциальные (фундаментальные) области распространения, а территории, которые вид населяет на самом деле – его заселенные (реализованные) области распространения. Таким образом, HSM предсказывает «моментальный снимок» реализованной экологической ниши вида в географическом пространстве за определенный период времени (определяемый данными выборки и используемыми предикторными переменными) (Guisan et al., 2017).

Прогнозы таких моделей могут обеспечить понимание охранного статуса вида или экологические ограничения в распространении особей, а также идентификацию критических местообитаний или коридоров «бутылочного горлышка» (Ghoddousi, 2010). Подобные исследования также могут быть полезны для управления популяциями (Pearce & Boyce, 2006; Lobo et al., 2010).

Согласно Эндрю Петерсону и его коллегам (Peterson et al., 2011), в понятийно-смысловой форме постановка задачи прогнозирования выглядит следующим образом. Природа выдает нам некий ответ  $Y$ . В то же время существуют два набора объясняющих переменных, в общем обозначаемых как  $X$  и  $Z$ , представляющие условия, которые оказывают влияние на  $Y$ . Разница

между двумя типами объясняющих переменных заключается в том, что  $X$  можно наблюдать, легко оценивать и визуализировать (например, это такие факторы среды как температура или высота), а  $Z$  – может включать в общей форме разные связи (например, большинство биотических взаимодействий). Реакция природы обозначается как  $Y = f(X, Z)$  для некоторой функции  $f$ . В нашем случае  $Y$  относится к присутствию или отсутствию вида ( $Y = 1$  или  $Y = 0$ ) в данном месте или в данной среде, что дает начало тому, что называется проблемой классификации. При этом  $X \subset E$ , т.е. экологическому пространству, а  $Z$  относится к другим сложным переменным, которые труднее наблюдать и характеризовать. Само понятие того, что на самом деле означают «присутствие» и «отсутствие», имеет решающее значение и имеет множество интерпретаций. То есть в функции  $f$  переменные  $X$  могут изменяться, и  $Y$  может меняться соответственно. Определяя термины, мы предполагаем, что эта функция задана с некоторым значением, хотя и неизвестным (Peterson et al., 2011).

Идея описания природных процессов посредством использования модели заключается в признании того, что самое большее, что мы можем сделать – это попытаться обнаружить зависимость  $Y$  от  $X$ , т.е.  $Y = f(X)$ . При этом зависимость от  $Z$  полностью игнорируется: мы полагаемся на то, что любые эффекты, вызванные  $Z$ , незначительны. Этот набор предположений обязательно вводит понятие возможной случайности, неполноты или даже явной ошибки, поскольку неопределенность  $Z$  может вносить некоторую изменчивость в ответ  $Y$  даже при постоянных значениях  $X$ . Модели  $\hat{f}(X)$  истинного отношения  $f(X)$  могут быть получены с помощью алгоритмов с целью аппроксимации истинного  $f$ . В нашей работе и в литературе термин «модель» часто используется как синоним слов «алгоритм», «предсказание» или «метод», представленных выражением  $\mu(G_{\text{data}}, E)$  (Guisan et al., 2017). Следовательно,  $f(X)$  оценивается с использованием заданного алгоритма  $\mu(G_{\text{data}}, E)$ . Различные алгоритмы имеют общую цель создания функций  $\hat{f}(X)$ , которые можно использовать для вычисления прогноза  $Y$  для данного  $X$ . Некоторые методы производят результат в бинарной форме 0 или 1 напрямую, так что их прогнозы имеют форму  $\hat{Y} = \hat{f}(X)$ . Другие методы выдают непрерывные выходные данные  $\hat{c}(X)$  с тем свойством, что большие значения указывают на большую вероятность присутствия. Точнее сказать, большие значения представляют области, более похожие на участки (например, пиксели), в которых был зарегистрирован вид. Степень, в которой это сходство отражает вероятность присутствия, зависит от репрезентативности входных данных. Исходя из таких  $\hat{c}(X)$  предсказаний,  $\hat{f}(X)$  определяется как  $\hat{f}(X) = 1$ , если  $\hat{c}(X) \geq u$ , и  $\hat{f}(X) = 0$ , если  $\hat{c}(X) < u$ , где  $u$  – некоторая константа, называемая «порог присутствия» (threshold of occurrence) (по Peterson et al., 2011). В случае HSM при ряде допущений мы можем интерпретировать прогнозные значения не как вероятности присутствия, а как индексы пригодности местообитаний.

Само понятие «индекс пригодности местообитания» (Habitat Suitability Index, HSI) было сформулировано Службой рыбы и дичи США в 1981 г. (United States Fish and Wildlife Service, USFWS, 1981). HSI – это количественный показатель, который характеризует качество местообитания в отношении благополучия какого-либо вида. Он может меняться от 0 (абсолютная непригодность) до 1 (абсолютная пригодность, оптимальные местообитания). При этом предполагается, что значение индекса в этих пределах отражает линейные взаимоотношения между выбранными компонентами местообитания и ожидаемой емкостью угодья. В некоторых работах (Schoen et al., 1994) данный индекс обозначается как Habitat-Sapability Index (HCI), что суть одно и то же. HSI и его отражение в виде карт представляют собой модели, которые определяют комбинации условий окружающей среды, аналогичные известным пригодным условиям обитания. В этом случае значения индекса пригодности могут быть откалиброваны на основе эмпирических данных (присутствия и отсутствия вида) или с использованием экспертных оценок (Franklin, 2009).

Важно всегда помнить, что модели пригодности местообитаний вида должны быть интерпретированы крайне осторожно, особенно в программах по сохранению популяций. Модель, какой бы хорошей она ни казалась, отражает лишь определенную часть действительности. Ю. Г. Пузаченко с коллегами уже указывали, что восприятие человеком требований вида к условиям среды, которое фактически положено в основу теории пригодности местообитаний, есть не более чем некоторое обобщение знаний экологии вида и совершенно не обязательно является строго детерминированным и истинным (Пузаченко и др., 2009). Альтернативным подходом может быть использование динамических моделей распространения, которые пока не так популярны, как описанные выше статические (Piédallu et al., 2017).

## **1.2. Данные дистанционного зондирования Земли и ГИС в исследованиях пригодности местообитаний**

В последние годы совмещение полевых данных с характеристиками окружающей среды стало намного легче благодаря дистанционной съемке, позволяющей оценить состояние и распространение ресурсов на протяженных территориях, часто труднодоступных либо высокочатратных для непосредственных полевых наблюдений (Corsi et al., 2000; Pearce & Воусе, 2006; Козлов и др., 2008; Franklin, 2010; Shores et al., 2019). Такой тип дистанционной информации, как спутниковая мультиспектральная и радарная высотная съемки, топографическая и климатическая съемки делают возможным получение данных о состоянии многочисленных параметров среды в пределах больших территорий, а ГИС-технологии

намного упрощают анализ этих данных (Hirzel & Le Lay, 2008; Franklin, 2009; Franklin, 2010; Шихов и др., 2020).

Томас Лиллесанд с коллегами (Lillesand et al., 2015) охарактеризовали дистанционную съемку (или дистанционное зондирование) как приобретение любого количества информации об объекте или пространстве без прямого вмешательства. Первыми примерами такой съемки можно считать ранние фотографии Земли с воздушного шара в 1858 г. С тех пор дистанционное зондирование Земли (ДЗЗ) технологически совершенствовалось и стало осуществляться с помощью космических аппаратов с околоземных орбит (Franklin, 2010). Это способствовало бурному развитию многих областей биологических и географических наук (Lillesand et al., 2015; Franklin, 2009; Franklin, 2010). Помимо этого, такие данные дистанционного зондирования (ДДЗ) могут успешно применяться в природоохранных проектах, позволяя динамично отслеживать изменения в состоянии природных комплексов. ДДЗ все чаще используются в экологических и биологических исследованиях, а доступность подобной информации для специалистов становится все выше (Urbano et al., 2010; Franklin, 2009; Пузаченко и др., 2010). Подобного рода технологии особенно эффективны для проведения и обеспечения исследований экологии диких животных, землепользования и ландшафтоведения (Lahoz Manfort, 2008; Кренке и др., 2011). Кроме того определение мозаичности или однородности ландшафта является одним из ключевых шагов в исследованиях пригодности местообитаний, что также обеспечивается ДДЗ (Urbano et al., 2010; Guisan et al., 2017). На сегодняшний день эти технологии развиваются такими быстрыми темпами, что пространственное разрешение съемки приближается к точности GPS (Ghoddousi, 2010). Важный вклад HSM в теорию экологической ниши заключается в возможности проверять значимость различных переменных (в том числе, полученных дистанционным способом) и оценивать их вклад во взаимоотношения вида со своей средой обитания (Hirzel & Le Lay, 2008).

Среди продуктов ДЗЗ можно выделить в первую очередь изображения спутников Landsat 5, 7, 8, 9, а также продукты MODIS, MERIS, SPOT, IKONOS, RapidEye и др. (Franklin, 2009; Franklin, 2010; Lillesand et al., 2015; Guisan et al., 2017; Шихов и др., 2020). Одним из наиболее широко используемых источников данных для изображений ДЗЗ является семейство спутников Landsat. Программа Landsat представляет собой серию спутников наблюдения Земли, находящихся под управлением NASA и Геологической службы США (USGS). Первый спутник Landsat был запущен в 1972 г., а последний (Landsat 9) – в сентябре 2021 г. К настоящему времени программа Landsat продолжает обеспечивать набор данных ДЗЗ среднего разрешения (30 м), а общий период съемки программы составляет уже 50 лет. Самый популярный спутник Landsat 8 собирает данные для всей Земли каждые 16 дней. Собранные данные доступны для бесплатной загрузки. Данные Landsat доступны в виде так называемых сцен – изображений

размером приблизительно  $180 \times 180$  км. Большинство диапазонов имеют пространственное разрешение в пикселях примерно  $30 \times 30$  м, в зависимости от широты (Guisan et al., 2017).

Хранение и анализ пространственных данных эффективно производится в ГИС. Первые HSM-исследования с применением ГИС были проведены еще в 1980-х гг. (Hodgson et al., 1988), и с тех пор их применение резко возросло в подобных работах по построению видоспецифичных карт пригодности местообитаний (Lehmann, 1998; Corsi et al., 2000; Kobler & Adamic, 2000; Chefaoui et al., 2005 и др.). Использование ГИС-технологий значительно усилило мощность экстраполяции результатов анализа взаимоотношений вида со средой обитания на большие масштабы (Corsi et al., 2000). Преимущество ГИС в возможности оперировать большим объемом пространственной информации, и, таким образом, количество переменных и масштаб предсказания могут быть существенно увеличены. ГИС могут представлять многомерное пространство экологической ниши вида, что может иметь неоценимое значение в стратегии управления популяцией или сохранения вида (Ghoddousi, 2010).

### **1.3. Основные этапы моделирования пригодности местообитаний**

Согласно Александру Хирзелю с коллегами (Hirzel et al., 2002) с поправками Эндрю Петерсона Peterson et al. (2011) в общей форме весь процесс моделирования условно можно разделить на 4 основных шага:

1) Определение области исследования, которая представляется в виде грида (полигональной сетки) с экстендом  $G$ , состоящем из  $n$  ячеек с определенным пространственным разрешением (зернистостью).

2) Создание набора точек присутствия и отсутствия вида, т.е. создание зависимой переменной, которая представляет собой набор пространственных точек распределения интересующего вида, полученный на основе наблюдений. Эти данные могут включать в себя как точки присутствия ( $G_+$ ) и отсутствия ( $G_-$ ), так и только точки присутствия ( $G_+$ ). Вместе они образуют набор тренировочных данных  $G_{data}$ .

3) Создание набора предикторных переменных, т.е. для каждой ячейки грида задается набор переменных окружающей среды, релевантных для интересующего вида. Вся совокупность значений всех переменных для  $G$  представляет собой экологическое пространство  $E$ . Ячейку грида, для которой измеряются значения всех переменных окружающей среды, принято называть ресурсной единицей (Resource unit, RU или Environment unit, EU; Calenge & Basille, 2008; Calenge, 2011) или сайтом (site; Pearce & Ferrier, 2000; Pearce & Boyce, 2006).

4) Определение функции  $\mu(G_{data}, E)$ , которая устанавливает зависимость между переменными окружающей среды и точками наблюдений, чтобы определить степень пригодности каждой ячейки  $G$  для данного вида.

В более формальном представлении процесс моделирования можно разделить на 5 этапов (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiller, 2005; Guisan et al., 2017) (Рис. 1.3.1):

- 1) создание концептуальной модели;
- 2) подготовка данных (переменных окружающей среды и наблюдений);
- 3) калибровка модели (построение/тренировка);
- 4) оценка качества модели (проверка/тестирование);
- 5) прогнозирование (предсказание/перенос – экстраполяция во времени или в пространстве).



Рисунок 1.3.1 – Обзор последовательных шагов (1–5) процесса построения модели, когда доступны два набора данных – один для построения (тренировки/обучения) модели, а другой – для ее оценки (тестирования/проверки). По Guisan & Zimmermann (2000) с поправками Guisan et al. (2017).

Создание концептуальной модели было кратко рассмотрено нами в разделе 1.1. Следующие подразделы 1.3.1 и 1.3.3 будут посвящены подготовке входных данных (переменных среды и наблюдений), оценкам качества модели (1.3.5), пространственно-временным предсказаниям и проецированию (1.3.6), а также классификации непрерывных предсказаний (1.3.7).

### 1.3.1. Выбор предикторных переменных окружающей среды

Для построения качественной модели существенное значение имеет не столько набор статистических методов, сколько использование наиболее важных предикторных переменных окружающей среды, так или иначе определяющих основу будущей модели (Guisan & Zimmermann, 2000). В HSM-исследованиях одной из главных задач является выявление не только наиболее важных, но также измеримых параметров биотических и абиотических факторов, которые определяют распространение вида по территории (Corsi et al., 2000). Известно, что тщательный выбор таких переменных с использованием имеющихся знаний о физиологии и экологии вида улучшает интерпретируемость и качество статистической модели (Austin, 2007; Synes & Osborne, 2011; Harris et al., 2013). Основные потребности любого вида в общей форме можно разделить на пищу, убежища и места размножения (Pausas et al., 1995). При использовании любых переменных среды в HSM мы предполагаем, что существует корреляция (связь) между базовыми потребностями и используемыми переменными окружающей среды (Corsi et al., 2000).

Как правило, выбор переменных среды основан на имеющихся знаниях об экологии вида и/или предварительных статистических оценках (Morueta-Holme et al., 2010). Часто выбор определяется на основе экспертной оценки (Guisan & Zimmermann, 2000; Manly et al., 2002). Затем использование разных методов позволяет найти наименьшую комбинацию переменных, обеспечивающих наилучшее соотношение (Johnson et al., 2006). Пошаговые алгоритмы автоматизируют этот процесс включения/исключения предикторов, но риск их исключения выше, из-за ложных корреляций с другими предикторами, нежели по экологическим причинам (Hirzel et al., 2002).

Ряд исследований по HSM объединяет переменные в группы (факторы), которые включают в себя важную информацию и могут быть использованы как новые переменные. К примеру, Мария Лаура Гичон и Марсело Кассини использовали метод главных компонент, разбив 26 переменных на три группы факторов, которые объясняли 60% всей информации (Guichon & Cassini, 1999). Хотя синтетические (искусственно-созданные) факторы уменьшают общую сложность системы, они могут тяжело интерпретироваться с экологической точки зрения. Такие методы, как факторный анализ экологической ниши (Ecological Niche Factor Analysis, ENFA) выделяют факторы, напрямую связанные с нишей: маргинальность и специализацию (Hirzel et al., 2002; Braunisch et al., 2008; Calenge et al., 2008).

Выбор переменных окружающей среды должен подчиняться ряду требований (Guisan & Zimmermann, 2000). Во-первых, переменные должны быть репрезентативны во времени и масштабе, т.е. быть актуальны на момент сбора информации о присутствии вида и отвечать пространственному масштабу исследований (Phillips et al., 2006; Araújo et al., 2019). Во-вторых,

они должны быть экологически релевантны (значимы) для изучаемого вида (Guisan & Zimmermann, 2000; Phillips et al., 2006; Merow et al., 2013; Guisan et al., 2017). Животные обычно реагируют на целый комплекс независимых факторов, который содержит множество переменных среды (Rydgren et al., 2003). Известно, что для наземной макрофауны такие переменные входят в категории климатических, рельефных, растительных и антропогенных (van Gils et al., 2014). Помимо этого, важно учитывать общее число таких переменных, ведь с его увеличением возрастает и сложность модели, что может привести к переобучению и, как следствие, снижению предсказательной способности (Moreno-Amat et al., 2015).

Климатические переменные и особенно температура являются одними из важнейших факторов, определяющих распределение видов, особенно на больших пространствах, поскольку оказывают непосредственное воздействие на физиологию и поведение организмов (Hirzel & Le Lay, 2008). Самым популярным источником данных о климатических переменных (в первую очередь, осадках и температуре) является база данных Worldclim (Hijmans et al., 2005; Fick & Hijmans, 2017).

Тем не менее, в нашем случае мы не рассматривали и не описывали климатическую нишу медведя по четырем основным причинам: во-первых, масштаб исследований не предполагал широкий охват, а был сосредоточен на локальной группировке особей, входящих в одну из европейских популяций; во-вторых, климатические переменные оказывают в большей степени опосредованное влияние на медведя через воздействие на растительность, которую он так или иначе использует (кормовую, защитную и т.п.); в-третьих, температурные данные изменчивы и имеют существенные перепады, что требует точной привязки точек присутствия медведя во времени, а подобная работа не возможна без использования GPS-телеметрии.

Переменные рельефа оказывают также определяющее значение, во многом тоже косвенно через воздействие на растительность. Это связано с тем, что они напрямую связаны с такими климатическими параметрами как температура и влажность и в целом определяют перераспределение тепла и влаги на территории, а значит и облик растительного покрова. Чаще всего характеристики рельефа (такие как абсолютная высота, выпуклость/вогнутость, уклон, экспозиция и т.д.) получают с помощью цифровой модели рельефа (ЦМР или DEM, Digital Elevation Model) (Maggini et al., 2002; Franklin, 2009; Guisan et al., 2017). Самыми популярными источниками данных о рельефе на сегодняшний день являются наборы GTOPO30 (разрешением примерно 1 км), SRTM (90 и 30 м) и ASTER GDEM (30 м). Характеристики рельефа на разных иерархических уровнях определяют, как микроклимат, так и ландшафтный состав и могут оказывать значительное влияние на распространение различных видов животных (Желтухин и др., 2009).

Растительный покров имеет непосредственное воздействие на распределение животных по территории и во многом его определяет. Типы растительности определяют пищевые ресурсы, убежища, станции размножения, защитные станции, присутствие соперников и многое другое (Hirzel & Le Lay, 2008; Franklin, 2009). Самым простым и доступным источником такой информации являются данные типов ландшафтного (или только растительного) покрова (landcover). Из этих данных также может быть извлечена информация о землепользовании (land-use). Данные об изменении растительного покрова и динамике землепользования являются ключевыми в вопросах сохранения биоразнообразия (Thuiller, 2007; Franklin, 2009), и очень важно, чтобы они включались в моделирование как в масштабах пространства, так и времени (Thuiller et al., 2014).

Существует большое количество различных баз данных о ландшафтных и растительных покровах. Среди наиболее популярных следует отметить IGBP и его производные на продуктах MODIS (с разрешением 500 м), GlobCover (300 м), NLCD (30 м только для США) и CORINE (100 и 250 м для Европы). Как видно, все они имеют достаточно большое разрешение для исследований на локальном уровне, а для территории России такие данные и вовсе сильно ограничены. Более подробный обзор современных источников данных о растительном покрове, доступных для территории России и СНГ приводится Макаровой и Владимировой (2020). Тем не менее, для задач моделирования пригодности местообитаний животных на локальном уровне чаще всего приходится самостоятельно генерировать такие данные с помощью дешифрирования изображений спутниковой съемки.

Применяя мультиспектральную спутниковую съемку, удастся получить разнообразные данные о свойствах растительности, с использованием как отдельных каналов, так и их комбинаций (Franklin, 2010). Наиболее информативными и популярными являются так называемые вегетационные индексы (ВИ), среди которых чаще всего используются NDVI, GNDVI, NDWI, GRVI и ARVI (Дубинин, 2006; Пузаченко и др., 2010; Черепанов, 2011). Подробнее об индексах будет изложено в подразделе 3.4.1.

Антропогенные данные включают в себя как информацию о землепользовании (лесные вырубки, пашни, сенокосы и т.п.), так и любую другую информацию, связанную с деятельностью человека (дорожная сеть, расположение населенных пунктов, предприятий и т.п.). Такая информация может извлекаться как из топографических карт, так и современных спутниковых снимков высокого разрешения (например, Sentinel-2 или Worldview-1) (Franklin, 2009). В последние годы все чаще применяются беспилотные летательные аппараты (БПЛА) для получения локальной сверхточной информации в виде ортофотопланов (Greenwood, 2015; Wich, 2015; Custers, 2016).

Проблема мультиколлинеарности (множественной корреляции) становится особо острой при больших наборах пространственных переменных (Dormann et al., 2013). Различные методы моделирования по-разному реагируют на эту проблему. Такие алгоритмы как обобщенные линейные модели (Generalized Linear Models, GLM), обобщенные аддитивные модели (Generalized Additive Models, GAM), а также максимальная энтропия (Maximum Entropy, MaxEnt) крайне чувствительны к коррелирующим между собой предикторам (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiller, 2005; Martin et al., 2012; Merow et al., 2013; Radosavljevic & Anderson, 2014 и др.), поэтому все параметры окружающей среды должны проходить проверку на мультиколлинеарность. К тому же, известно, что процедуры фильтрации переменных среды сильнее повышают качество модели по сравнению с пространственной фильтрацией точек встреч (Varela et al., 2014) и улучшают интерпретируемость (Galparsoro et al., 2009).

Чаще всего для выявления коррелирующих между собой переменных проводят ранговую корреляцию Спирмена и составляют матрицу, на основании которой среди переменных выбирают кандидатов на исключение с коэффициентом корреляции ( $r$ ) выше определенного порога. Обычно диапазон пороговых значений варьирует от 0.6 до 0.8 (Kramer-Schadt et al., 2013; Glover-Kapfer, 2015; Maiorano et al., 2015; Eriksson & Dalerum, 2018; Freire Filho & Palmeirim, 2019; Zarzo-Arias et al., 2019; Petrosyan et al., 2019; Matiukhina, 2020). Рекомендуется использовать коэффициент корреляции Спирмена, а не коэффициент корреляции Пирсона, поскольку ранговая корреляция Спирмена не делает никаких предположений о линейности во взаимосвязи между двумя переменными (Zar, 1996). Считается, что более подходящим для поиска мультиколлинеарности является VIF-тест (variance inflation factor), проведение которого предпочтительнее, чем вычисление простой корреляции, потому что он более чувствителен для скрытых связей между переменными (Guisan et al., 2017; Thapa et al., 2018). Его применение хорошо дополняет обычную ранговую корреляцию (Zuur et al., 2009). Кроме того, мультиколлинеарность необходимо проверять не только на подготовленном наборе данных предикторов, но также и на конкретных их значениях, отобранных для тренировки моделей (т.е. непосредственно области построения модели).

Существуют и такие методы моделирования, которые являются невосприимчивыми к мультиколлинеарности, например ENFA, где заложен анализ главных компонент (Hirzel et al., 2002). При использовании этого метода, во-первых, снимается требование к независимости переменных, а во-вторых, совершенно не обязательно располагать предварительными сведениями о связях вида со средой обитания и важности для него определенных переменных (Hirzel et al., 2002; Nawaz et al., 2014).

### 1.3.2. Масштаб создания моделей

Масштаб моделей пригодности местообитаний определяется двумя характеристиками: пространственным разрешением и экстендом (протяженностью или охватом) (Ciarniello et al., 2007b; Franklin, 2009; Guisan et al., 2017). При этом модели могут быть очень чувствительны к обеим характеристикам (Soberón & Peterson, 2005; Meyer & Thuiller, 2006), в частности модели для бурого медведя (Ciarniello et al., 2007b; Mateo-Sánchez et al., 2015). В то же время нет никаких очевидных указаний относительно того, какой масштаб подходит, потому что такой выбор будет зависеть от экологии вида и задач исследования (Boyce et al., 2002). Так, Лана Циарниелло с коллегами выявили различные экстенды HSM для бурого медведя, которые подходят для решения конкретных практических задач (Ciarniello et al., 2007b). Они использовали экстенд всей территории исследования, индивидуального участка особи и заданного буфера на основе суточных перемещений. Эти авторы установили, что неверный выбор масштаба может привести к ошибочным выводам, а порой и катастрофическим решениям в области охраны и управления популяциями бурого медведя.

Масштаб является фундаментальной характеристикой в исследованиях пригодности местообитаний, потому что (1) масштаб схемы выборки влияет на силу связи вида с местообитаниями, и (2) экологические процессы, включая выбор местообитания, могут происходить на разных пространственно-временных уровнях (Boyce, 2006). Например, некоторый параметр местообитания, пригодный для вида в мелком масштабе, может иметь небольшую ценность, если он не расположен в пределах ландшафта, содержащего другие необходимые для вида условия. Кроме того, параметр местообитания, полезный в одном масштабе, может быть вредным в другом (Ciarniello et al., 2007b). Еще Дуглас Джонсон (Johnson, 1980) предположил, что выбор местообитания – это иерархический процесс, в котором наши наблюдения за отношениями вида со средой могут изменяться в зависимости от пространственного масштаба.

С теоретической точки зрения, если модели должны быть полностью релевантными, важно признать, что разрешающая способность грида, на который создаются модели, в идеале должна быть соизмерима с масштабом взаимодействия ресурса и его потребителя, характерного для данной ниши (Peterson et al., 2011; Guisan et al., 2017). По сути, это утверждение означает то, что, по крайней мере, одно положение имеет отношение к пониманию взаимосвязи между нишами и областями распределения – пространственный масштаб, наиболее подходящий для изучения потребления ресурсов и результатов биотических взаимодействий. Как правило, это разрешение, при котором выражены элтоновские ниши, которое для многих наземных позвоночных и растений составляет от  $10^{-6}$  до  $10^{-2}$  км<sup>2</sup> (Peterson et al., 2011). Однако такое разрешение непрактично при попытке выразить области распределения, поэтому необходимо

агрегировать тысячи ячеек при элтоновском разрешении, чтобы достичь размеров ячеек, которые имеют смысл для описания географических диапазонов (т.е. гриннелловских разрешений). Изменение масштаба разрешений – одна из основных теоретических проблем, вызывающих трудности при попытках связать гриннелловские и элтоновские ниши. Стоит еще раз подчеркнуть, что в каждом конкретном случае детали будут зависеть от вида и его аутоэкологии (Peterson et al., 2011).

В нашем случае рассматривается локальный уровень HS-моделирования – область исследования, ограниченная отдельной ООПТ с населяющей ее популяционной группировкой бурого медведя. Данная территория обладает выраженной гетерогенностью ландшафта, совмещая в себе как различные типы леса, так и разнообразные открытые пространства, а также переходные формы. Разнообразие трофических связей медведя с другими видами даже в пределах одного местообитания достаточно велико. Например, в условиях Центрально-Лесного заповедника только на одном материковом лугу площадью 30 га в течение периода бодрствования бурый медведь может активно потреблять минимум 4 вида травянистой растительности, 3 вида муравьев, посевной овес и яблоки в заброшенном саду. С этой точки зрения одна подобласть ниши Гриннелла (материковый луг) включает в себя как минимум 9 подобластей элтоновских ниш. В связи с этим нами было выбрано пространственное разрешение 30 м, как наиболее чувствительное для микростаций бурого медведя в пределах одного местообитания. Кроме того, данный уровень является оптимальным с точки зрения используемых ДДЗ, поскольку и снимки Landsat и продукт SRTM имеют разрешение 30 м. Выбор пространственного разрешения согласно разрешению предикторов также считается хорошим решением, если не противоречит поставленным задачам, и согласуется с основными рекомендациями относительно разрешения для HS-моделей (Boyce, 2006). Несмотря на критику подобного крупномасштабного уровня, он достаточно распространен в HSM-исследованиях по всему миру (Chefaoui et al., 2005; Xuezhhi et al., 2008; Желтухин и др., 2009; Pettorelli et al., 2009; Qi et al., 2009; Пузаченко и др., 2010; van Gils et al., 2012; Nazeri et al., 2014; Neupane et al., 2019), в том числе в моделях для бурого медведя (Mace et al., 1999; Boyce et al., 2002; Boyce & Waller, 2003; Nielsen et al., 2006; Ciarniello et al., 2007a, 2007b; Chetkiewicz & Boyce, 2009; Milakovic et al., 2012; Peters et al., 2015). Скот Нильсен с коллегами в одной из своих работ подчеркивали, что модели, строящиеся на кормовых отношениях медведя, должны обладать разрешением меньше 100 м для адекватного отображения как растительных ресурсов, так и их пищевых связей с медведем (Nielsen et al., 2003). Более того, ряд исследований доказал, что модели, построенные для разрешения 25 м, оказались лучше, чем те, что были построены для 500 м, в том числе для GLM и ENFA (Engler et al., 2004). В свою очередь, известны некоторые модели MaxEnt, построенные даже для разрешения 5 м (Halvorsen et al., 2016).

### 1.3.3. Точки встреч вида и проблема его присутствия/отсутствия на территории

Как правило, при создании моделей пригодности местообитаний предварительно необходимо сделать ряд допущений. В первую очередь предполагается, что наблюдаемое нами пространственное размещение особей вида по территории действительно отражает его экологические требования. Большинство HS-моделей предполагают, что вид, так или иначе, обитает в пригодных местообитаниях (точки присутствия или **presence**) и не обитает (избегает) непригодных мест (точки отсутствия или **absence**). Тем не менее, на практике такие отношения между экологической нишей и распределением вида не столь однозначны (Lobo et al., 2010). Вид может отсутствовать в принципиально пригодных условиях и, наоборот, присутствовать в непригодных. Такому противоречию есть несколько объяснений. Это, во-первых, возможный неполноценный сбор данных о присутствии вида. Такое, как правило, происходит из-за избирательности сбора данных (например, фиксация только токовищ, гнезд или лежек), скрытого образа жизни вида, его низкой плотности или недостаточности квалификации полевого исследователя. При наличии необходимых навыков и должной подготовки подобные расхождения могут быть сведены к минимуму, но погрешность данных будет всегда только увеличиваться, если вероятность регистрации «отсутствия» будет больше в пригодных местах, чем в непригодных (Hirzel & Le Lay, 2008).

Ложная регистрация отсутствия вида (FA, fallacious или **falls absences**) может быть вызвана разными причинами. Александр Хирзель и Гвенаэль Ле Лэй определили среди них следующие: географические барьеры или препятствия, мешающие нормальному распределению особей по потенциально пригодной территории; локальное вымирание, вызванное изменениями окружающей среды или стохастическими факторами; малая площадь территории, неспособная обеспечить жизнеспособную популяцию; альтернативные местообитания, которые могут использовать виды-генералисты, меняя их в течение одного сезона; биотические взаимодействия (сукцессионные стадии, конкуренция, хищничество и т.п.) (Hirzel & Le Lay, 2008). Кроме этого присутствие животного в подходящем местообитании может быть не зарегистрировано из-за попытки животного избежать наблюдателей, либо даже из-за своеобразного поведения отдельных особей (Mertzanis et al., 2008). Лобо с коллегами определяли такие отсутствия как случайные (contingent absences), т.е. вид отсутствует в потенциально пригодных экологических и климатических условиях в виду действия некоторых ограничивающих сил (Lobo et al., 2010).

Подобные просчеты неизбежны и являются существенной проблемой SDM и HSM-исследований (Le Maitre et al., 2008; Lobo et al., 2010; Piédallu et al., 2017). Если такие ошибки наиболее вероятно ожидаемы, то следует применять HSM только с данными о присутствии вида (Chefaoui & Lobo, 2008; Hirzel & Le Lay, 2008). Кроме того, данные об отсутствиях могут

быть доступны для грубого масштабного анализа местообитаний, но их очень трудно собрать для анализа в масштабах индивидуальных участков обитания животных (Manly et al., 2002).

В отличие от ложных (случайных) отсутствий, истинные отсутствия (ТА, **true absences**) определяются исключительно непригодными экологическими или климатическими условиями для вида. Лобо с коллегами называли их экологическими отсутствиями (environmental absences) (Lobo et al., 2010). Даже в этом случае причины их возникновения могут быть различны. Животные могут действительно отсутствовать, потому что среда обитания не подходит для вида или потому, что они еще не колонизировали всю подходящую область или их отсутствие является временным (Martin et al., 2005). По всем этим причинам отсутствие наблюдения в данном месте не может быть надежно интерпретировано как истинное отсутствие, поэтому в большинстве случаев можно полагаться только на данные о присутствии. Недостаток данных об отсутствии в большинстве исследовательских подходов, которые до сих пор применялись для изучения пригодности местообитаний, является одной из основных проблем, которые должны решить экологи (Hirzel et al., 2002; Soberón & Peterson, 2005). В большей степени это касается животных (особенно мобильных), а не растений.

Лобо с коллегами выделяли еще и третий тип отсутствий, в который они объединили все ошибки при сборе пространственных данных, связанные с его неполнотой и предвзятостью (Lobo et al., 2010). Они назвали их методологическими отсутствиями (methodological absences). Этот тип отсутствий может представлять собой наиболее важный источник неопределенности для изучения закономерностей и процессов, лежащих в основе географического распределения видов (так называемый дефицит Уоллеса; Whittaker et al., 2005). Таким образом, в соответствии со схемой ниш, предложенной Йорге Собероном (Soberón, 2007; Soberón & Nakamura, 2009), случайные отсутствия будут за пределами реализованной, но внутри фундаментальной ниши, экологические отсутствия будут за пределами как реализованной, так и фундаментальной ниши, а методологические отсутствия будут как в реализованной, так и в фундаментальной нише (Lobo et al., 2010).

Вероятность возникновения каждого типа отсутствий на территории варьирует в зависимости от пространственной и экологической удаленности местоположения от условий, преобладающих в известных точках присутствия. Из этого следует, что экологические отсутствия будут более вероятны в тех местах, где экологические условия находятся далеко от комплекса условий, в которых был обнаружен вид. И наоборот, случайные отсутствия будут более вероятными в территориально удаленных местах с благоприятными условиями окружающей среды, тогда как вероятность обнаружения методологических отсутствий будет выше в экологически благоприятных местах, расположенных ближе всего к известным точкам присутствия (Lobo et al., 2010).

Помимо этого, также возможна ложная регистрация присутствия вида (FP, fallacious или **falls presences**), которая может возникнуть по двум основным причинам: 1) при высокой плотности животных в локальных привлекательных местообитаниях часть из них вынуждена «оседать» на окружающих малопригодных территориях (так называемые sink-populations и sink-habitats, Pulliam, 2000; Guisan et al., 2017); 2) высокая подвижность особей и как следствие широкие миграции и перемещения через непригодные местообитания (Hirzel et al., 2004). Чтобы минимизировать риски подобных ошибок необходимо включать в выборку точки, однозначно связанные с благополучием вида (например, гнезда и логова вместо отпечатков лап или визуальных встреч).

Исходя из вышесказанного, большинство подходов, а, следовательно, и методов моделирования можно разделить на две основные группы: те, что используют данные только о присутствии (**presence-only**) и те, что используют данные как о присутствии, так и об отсутствии вида (**presence/absence**) (Peterson et al., 2011; Guisan et al., 2017). Отдельно стоят подходы, которые занимают промежуточное положение. В самом начале формирования HSM-подходов моделирование с помощью данных только о присутствии подвергалось существенной критике (Zaniewski et al., 2002), но уже сегодня является приоритетным направлением для многих задач.

Целый ряд таких методов, как обобщенные линейные модели (Mladenoff et al., 1999; Glenz et al., 2001), обобщенные аддитивные модели (Guisan & Zimmermann, 2000) и деревья классификации (Classification Trees) (Jerina et al., 2003) построены на алгоритмах работы с данными типа «присутствие/отсутствие», что является их ограничением. Очень часто исследователь обладает лишь данным о присутствии, что является препятствием для использования методов «присутствия/отсутствия». В то же время принято считать, что последние более надежны при наличии достоверных данных об отсутствиях (Chefaoui & Lobo, 2008).

Одним из возможных способов компенсации отсутствий является использование информации из всей (или только части) области исследования, называемой «фоном» (background) и объединение их с существующими данными о присутствии (Elith et al., 2006; Peterson et al., 2011). Такой подход использования данных называется «присутствие/фон» (**presence/background**). Фоновые точки призваны отразить условия окружающей среды, в которой существует вид (доступные условия), чтобы противопоставить их условиям, в которых вид был обнаружен. Больше всего это соответствует «used/available» подходу в функциях выбора ресурсов (Manly et al., 2002) и признается многими исследователями (Ghoddousi, 2010; Franklin, 2009). Данный подход используется в таких методах анализа как максимальная энтропия (MaxEnt; Phillips et al., 2006), ENFA (Hirzel et al., 2002) и GARP (Genetic Algorithm for

Rule-set Prediction) (Stockwell & Peters, 1999; Elith et al., 2006; Peterson et al., 2011). При этом фоновые точки генерируются случайным образом и почти никак не контролируются исследователем (в случае ENFA) или контролируются лишь частично посредством поправочного файла-маски (bias-file) (в случае MaxEnt) (Phillips et al., 2009).

Последним подходом является способ объединения данных о присутствии с так называемыми псевдо-отсутствиями (pseudo-absences). Такой подход называется соответственно «присутствие/псевдо-отсутствие» (**presence/pseudo-absence**). Точки псевдо-отсутствий призваны для того, чтобы отразить условия, в которых с большой вероятностью вид отсутствует. Надежность псевдо-отсутствий зависит от характеристики самого вида (Hirzel et al., 2001), его численности (Kéry et al., 2010) и методов сбора данных (MacKenzie & Royle, 2005). Если вероятность надежных псевдо-отсутствий для растений достаточно высока, то для мобильных животных (в частности, млекопитающих) она может быть не столь высокой (Bouse et al., 2002; Johnson et al., 2006; Smulders et al., 2010). При этом всегда остается вероятность, что среди них могут встретиться ложные отсутствия (Franklin, 2009). Таким образом, псевдо-отсутствия это не достоверные, но предполагаемые отсутствия, а фоновые точки – это случайная комбинация всех условий среды. Подход с псевдо-отсутствиями используют в тех случаях, когда исследователь обладает данным лишь о присутствии, но хочет использовать «presence/absence» методы моделирования (Chefaoui & Lobo, 2008). Это спорный случай, который оправдан лишь при определенных условиях.

Способ отбора точек псевдо-отсутствия до сих пор является дискуссионным вопросом. Самый распространенный способ их создания – это случайная выборка из большого набора ячеек (сайтов) всей исследуемой области (Stockwell & Peters, 1999; Kobler & Adamic, 2000; Franklin, 2009). Такой метод рандомизации является наиболее простым и не требует особых допущений (Keating & Cherry, 2004). Кроме того, этот метод подходит для обычных видов, признаки присутствия которых, легко идентифицировать. По сути, в таком виде данный отбор ничем не отличается от подхода «presence/background». При этом в некоторых случаях сайты, соответствующие присутствиям, могут быть удалены из случайного набора фона, или может быть исправлена некоторая систематическая ошибка выборки путем создания корректирующей области выбора (**bias-area** или **bias-file**, Phillips et al., 2009; Barbet-Massin et al., 2012). Известно, что географическая или экологическая область, в которой производится выборка этих псевдо-отсутствий, существенно влияет на производительность модели (Zaniewski et al., 2002; Van derWal et al., 2009; Barbet-Massin et al., 2012).

Существует множество других способов выбора псевдо-отсутствий, например, за пределами определенного буфера вокруг точек присутствий (Hirzel et al., 2001; Van derWal et al., 2009; Ghoddousi, 2010) или по определенной маске (Elith et al., 2010), с помощью point-

process моделей (Warton & Shepherd, 2010; Renner et al., 2015), отбором на основе пороговых значений наиболее значимых предикторов (Le Maitre et al., 2008) и другие (Zaniewski et al., 2002; Engler et al., 2004; Chefaoui & Lobo, 2008; Phillips et al., 2009; Barbet-Massin et al., 2012). Многие из этих способов, в частности случайный выбор точек по территории исследования, были подвергнуты обоснованной критике (Lobo et al., 2010).

На наш взгляд, наиболее интересным выглядит подход генерации псевдо-отсутствий Энглера-Хенгла. Изначально, Робин Энглер с коллегами (Engler et al., 2004), предложил генерировать псевдо-отсутствия на основе уже построенных моделей «присутствия/фона». В их подходе ENFA использовалась для генерации так называемых «псевдо-отсутствий», которые затем добавлялись к исходным данным о присутствиях и использовались для построения GLM. Результатом ENFA (или любой другой модели с «присутствием/фоном») являлась карта индексов пригодности местообитаний (HSI в шкале от 0 до 100%). Отображая области с низким HSI, мы можем оценить, где вероятность появления вида очень мала, а затем случайным образом сгенерировать новый набор взвешенных точек псевдо-отсутствий в этих областях. На втором этапе с помощью этих созданных точек и известных присутствий строилась уже итоговая модель «присутствия/отсутствия» (например, GLM или GAM) (Engler et al., 2004; Jiménez-Valverde et al., 2008; Hengl et al., 2009). Таким образом, выявление непригодных местообитаний с помощью профильных методов позволяет нам генерировать надежные псевдо-отсутствия для моделирования «присутствия/отсутствия» (Chefaoui & Lobo, 2008). Доказано, что GLM, которые построены с использованием точек псевдо-отсутствий, взвешенных на основе карт ENFA, превосходят таковые модели, построенные лишь на случайных точках псевдо-отсутствий (Engler et al., 2004).

При таком подходе возникает проблема с определением правила, по которому происходит отбор псевдо-отсутствий. Так, Энглер с коллегами выбирал точки псевдо-отсутствия только в непригодных областях согласно построенной карте ENFA. Непригодные области определялись по заданному пороговому значению – 0.3 согласно Engler et al. (2004). Чуть позже Томислав Хенгл с коллегами признали такое сочетание факторного анализа и GLM наиболее перспективным, поскольку в нем используется лучшее из двух методов (Hengl et al., 2009). Эти авторы расширили идею Энглера и его коллег, предложив вычислительную процедуру, которая дополнительно объединяет оценку плотности (ядерное сглаживание), анализ экологических ниш (ENFA) и геостатистику (регрессионный кригинг). В таком подходе псевдо-отсутствия отбирались не только на основе информации о пригодности местообитаний, но и их географическом положении (Hengl et al., 2009). Известно, что точки псевдо-отсутствий, созданные вдали (в первую очередь, в экологическом пространстве) от точек присутствия увеличивают объяснительную способность моделей (Chefaoui & Lobo, 2008). Помимо этого

Хенгл с коллегами предложили выбирать псевдо-отсутствия не только лишь в непригодных местообитаниях, а пропорционально индексу пригодности местообитаний. Это выглядит более реалистично для такого эвритопного вида, как бурый медведь, для которого на исследуемой территории в принципе не существует абсолютно непригодных местообитаний. Точки псевдо-отсутствий, полученные с помощью этого метода, можно рассматривать как промежуточный методологический подход между «presence-only» и «presence/absence» моделями, который особенно полезен, когда точные данные о неиспользовании недоступны (Chefaoui & Lobo, 2008; Sillero & Barbosa, 2021).

Следующей проблемой является выбор числа точек псевдо-отсутствия. Как отмечают Брайан Манли с коллегами очень важно минимизировать ошибки выборки, отбирая данные таким образом, чтобы они были полностью репрезентативными для исследуемой области (Manly et al., 2002). Это означает, что достаточно большое количество точек выбирается случайным образом из ландшафта, чтобы контрастировать с точками присутствия. Трент МакДональд предлагает использовать на несколько порядков больше псевдо-отсутствий, чем присутствий при применении экспоненциальной модели (McDonald, 2003). Моргана Барбет-Массин с коллегами установили, что для GLM и GAM наилучшие результаты предсказаний достигаются при использовании большого количества псевдо-отсутствий (например, 10 000) с одинаковыми весами присутствия и отсутствия (Barbet-Massin et al., 2012). Это согласуется с выводами относительно числа точек в MaxEnt (Phillips & Dudík, 2008). Роза Шефауи и Йорге Лобо также советуют брать большое число точек псевдо-отсутствий, но предостерегают от экстремальных значений (Chefaoui & Lobo, 2008). В этом случае оптимальным числом псевдо-отсутствий считается в 10 раз больше чем число точек присутствий (Chefaoui & Lobo, 2008; Jiménez-Valverde et al., 2008).

В то же время для RSF-исследований по бурому медведю существуют другие подходы. Так, Марк Бойс и Джон Уоллер брали на несколько порядков больше точек доступности, чем точек использования (Boyce & Waller, 2003). Скотт Нильсен с коллегами для построения своих RSF-моделей для гризли использовали 1000 случайных точек в пределах годовых участков обитания меченых медведей (Nielsen et al., 2002). Брайан Милакович с коллегами для RSF-моделей гризли на каждую точку использования выбирали 5 случайных точек доступности также в пределах участков обитания (Milakovic et al., 2012), а Кейт Твинхэм с коллегами выбирали 10 таких точек (Twynham et al., 2021). При этом во многих RSF с применением логистической регрессии число точек псевдо-неиспользования равняется числу точек использования (Mace et al., 1999; Duprè et al., 2000; Engler et al., 2004; Ghoddousi, 2010; Fernández et al., 2012; Hodder et al., 2014; Peters et al., 2015; Proctor et al., 2015 и др.).

Следует учитывать, что последняя стратегия (равная пропорция присутствий/псевдо-отсутствий) оправдана лишь при достаточно большом числе точек присутствий (несколько тысяч и больше). В противном случае модель не сможет правильно классифицировать многие местообитания, т.к. информации о тех из них, что не используются видом, будет просто не достаточно. Также число таких точек сильно зависит от общей площади территории исследований.

При выборе слишком большого числа точек псевдо-отсутствий возникает другая проблема – аппаратно-вычислительной мощности компьютера, который будет строить на их основе модель. Так, например, мы провели эксперимент и установили, что полный цикл построения и оценки 1000 различных вариантов модели GLM при равном сочетании присутствий/псевдо-отсутствий (1000 + 1000 точек) занимал 11 часов (процессор Intel Core i7 7<sup>th</sup> Gen., 16 Гб RAM), при сочетании 1 присутствие на 10 псевдо-отсутствий (1000 + 10 000 точек) – 16 часов, а при сочетании 1 присутствие на 100 псевдо-отсутствий (1000 + 100 000 точек) – 28 часов.

Также установлено, что лучшей стратегией выбора псевдо-отсутствий для регрессионных моделей является случайный выбор (Barbet-Massin et al., 2012). Благодаря применению в ГИС различных инструментов рандомизации, создание таких случайных наборов не составляет проблемы (Pearce & Yu, 2006). Тем не менее, для каждого конкретного исследования следует всегда рассматривать свой индивидуальный подход и проверять различные варианты.

Антуан Гизан с коллегами в очередной раз подчеркивают два ключевых правила для уменьшения последующих проблем со статистическим методом, который использует присутствие в сочетании с псевдо-отсутствием (Guisan et al., 2017). Во-первых, важно ограничить область исследования реалистичной областью. Было показано, что использование большого, но нереалистичного размера для выборки псевдо-отсутствий отрицательно влияет на модель и ее прогнозы (Van derWal et al., 2009; Elith et al., 2010). Во-вторых, случайная выборка псевдо-отсутствий – это стратегия с наименьшими предположениями, и ее следует использовать по умолчанию, если нет веских аргументов в пользу другого, более специфичного подхода (Barbet-Massin et al., 2012).

#### **1.3.4. Проверка на пространственную автокорреляцию**

Пространственная автокорреляция (spatial autocorrelation, SAC) в общем виде выражает степень сходства данных в географическом пространстве. Экологические или биологические переменные, измеряемые в пространстве, обычно не имеют случайного распределения и, следовательно, по своей сути содержат некоторую пространственную структуру (Dormann et al., 2007). SAC может содержать как переменная отклика (точки присутствия или отсутствия), так и

сами предикторные переменные. Это может создать проблемы при анализе, поскольку большинство стандартных статистических методов предполагают, что отдельные наблюдения в наборе данных полностью независимы друг от друга (Santika & Hutchinson, 2009; Anderson & Gonzalez, 2011; Guisan et al., 2017). Еще в 1999 г. Леннон предположил, что основной проблемой является именно автокорреляция переменной отклика; если эта переменная не является пространственно автокоррелированной, пространственная структура независимых переменных не имеет значения (Lennon, 1999).

В своем общем виде SAC отражает первый закон географии Уолдо Р. Тоблера: «Все связано со всем остальным, но близкие вещи связаны больше, чем далекие» (Tobler, 1970). Автокорреляция обычно возникает из-за того, что наблюдения, близкие друг к другу во времени или пространстве, вероятно, будут более похожими, чем наблюдения, которые более широко разделены. Таким образом, автокоррелированные наблюдения не являются независимыми и могут мешать статистическому выводу. Положительная автокорреляция увеличивает вероятность ошибки I рода, а это означает, что мы можем сделать вывод о существовании закономерности, хотя на самом деле ее не существует. Масштаб выборки и автокорреляция тесно связаны. При редкой выборке в очень большом масштабе, например, для моделирования распространения вида, единицы ресурсов могут быть по существу независимыми и не автокоррелированными в пространстве. С другой стороны, GPS-телеметрия предоставляет огромные объемы данных, получаемых с короткими интервалами, так что данные часто сильно автокоррелированы как в пространстве, так и во времени (Bouse, 2006). Влияние SAC на параметры модели и ее предсказательную силу до сих пор является дискуссионным вопросом, которому посвящено достаточно много исследований (Dormann et al., 2007; Santika & Hutchinson, 2009; Crase et al., 2012 и др.).

Когда наши наблюдения не являются независимыми, эффективное число степеней свободы, используемое во многих статистических расчётах, связанных с моделями (например, для выбора модели) больше не соответствует кажущемуся количеству наблюдений (Legendre, 1993; Legendre et al., 2002; Crase et al., 2014). Поэтому некоторые расчеты могут быть неточными или даже неправильными (Crase et al., 2014). Нет простого способа проверить, независимы ли наши наблюдения, особенно в биологических системах, где виды взаимодействуют друг с другом и расселяются по соседним участкам. Можно оценить пространственную автокорреляцию в остатках модели, но это дает информацию только о пространственных паттернах, а не о процессах, стоящих за этими паттернами. Это означает, что никто не может знать наверняка, зависят ли данные от биологических процессов или наблюдаемые закономерности просто являются результатом скрытых пространственно

сгруппированных переменных окружающей среды, которые влияют на распределение видов (Guisan & Thuiller, 2005; Crase et al., 2012).

Проверка на пространственную автокорреляцию является обязательной процедурой любого HSM-исследования (Pearson et al., 2007; Elith & Leathwick, 2009; Santika & Hutchinson, 2009; Merckx et al., 2011). Для этого существует несколько процедур, среди которых наиболее популярны расчет индекса Морана (Moran Index; Moran, 1950), построение диаграммы Мантеля или коррелограмм (Guisan & Thuiller, 2005; Gutiérrez et al., 2005; Guisan et al., 2017).

Индекс I Морана является наиболее часто используемой оценкой степени пространственной автокорреляции. Значение этого индекса может быть положительным, отрицательным и нулевым. Значение индекса, близкое к 1 (положительная пространственная автокорреляция), указывает на то, что наблюдается пространственная группировка похожих значений. Значение индекса, близкое к -1 (отрицательная пространственная автокорреляция), наоборот, свидетельствует, что группируются разнородные значения. Нулевое значение (или очень близкое к нему) обычно указывает на отсутствие автокорреляции (Santika & Hutchinson, 2009).

Визуально оценить степень пространственной автокорреляции можно с помощью построения коррелограммы. Коррелограмма представляет собой график значений индекса I Морана в зависимости от евклидова расстояния между точками (Legendre & Fortin, 1989) и является наиболее простым и удобным способом визуализации SAC (Gutiérrez et al., 2005; Zuur et al., 2009).

Если пространственная автокорреляция присутствует, это может вызвать дополнительные проблемы, если HSM проецируются в будущее. Известно, что в таких случаях прогнозы для будущих состояний климата приводят к более значительным сдвигам по сравнению с моделями, которые учитывают пространственную автокорреляцию, хотя в текущих условиях оба подхода могут генерировать аналогичные результаты (Crase et al., 2014).

Одна из проблем SAC заключается в том, что иногда очень сложно выявить ее причину. Она может быть вызвана как предвзятым сбором данных (например, в наиболее доступных участках), так и экологическими особенностями отдельных видов, которые обитают в строго ограниченных условиях (Merckx et al., 2011).

Проблема влияния SAC на моделирование с помощью MaxEnt до сих пор остается дискуссионной. Устранение влияния пространственной автокорреляции в переменной отклика требует анализа остатков модели MaxEnt. В контексте статистического тестирования это не пространственная структура в исходной переменной отклика, но возможная пространственная автокорреляция в остатках модели, которая может иметь большое значение (Crase et al., 2012; Kühn & Dormann, 2012). Фактическая переменная отклика Q, моделируемая MaxEnt,

представляет собой вероятность того, что одна конкретная ячейка присутствия  $i_0$ , выбранная случайным образом из всех ячеек истинного присутствия, окажется ячейкой  $i$  (Halvorsen, 2013). Этот вектор  $Q$ , однако, неизвестен и не может быть получен путем преобразования вектора переменной отклика (точек встреч). Соответственно, остатки модели не могут быть рассчитаны с помощью обычной процедуры, как «наблюдаемые значения минус прогнозируемые значения» (например, Hastie et al., 2009). С точки зрения машинного обучения остатки для моделей MaxEnt еще не разработаны. Таким образом, влияние пространственной автокорреляции в переменной отклика на результаты моделирования оценивается на основе теоретических рассуждений (Halvorsen et al., 2016). Ряд исследований не обнаружил какого-либо значимого влияния SAC на предсказательную способность моделей MaxEnt (Halvorsen et al., 2016), тогда как другие выявили завышение оценок AUC при наличии SAC (Veloz, 2009; Merckx et al., 2011).

Проблема пространственной автокорреляции также актуальна для RSF-моделей (Boyce, 2006), потому что логистическая регрессия подразумевает независимость наблюдений (Hosmer & Lemeshow, 2000).

Долгое время считалось, что проблему SAC можно решить простым прореживанием точек встреч (Boyce et al., 2002), которой пользуются многие авторы (Coudun & Gégout, 2007). Этот способ существенно снижает долю информации, доступную для обучения модели (что может быть неприемлемо для редких видов). При этом известно, что фильтрация (разреживание) точек присутствия вида позволяет лишь решить проблему кластеризованности, вызванную погрешностью при сборе данных, но не решает проблему пространственной автокорреляции как таковой (Sillero & Barbosa, 2021). Пространственная автокорреляция может наблюдаться не только в точках присутствия, но, как уже было сказано, и в остатках модели, а также других входных данных, например предикторных переменных (Roberts et al., 2017; Valavi et al., 2019; Sillero & Barbosa, 2021). Таким образом, чтобы полностью избавиться от SAC, необходимо учитывать пространственную автокорреляцию в самих точках присутствия (их кластеризованность), предикторных переменных и остатках модели. Также известно, что следует избегать пространственной автокорреляции между тренировочными и тестовыми точками, чтобы гарантировать независимость между этими датасетами (Araújo et al., 2019). Иными словами должны быть использованы пространственно-независимые наборы данных тренировочных и тестовых точек (Valavi et al., 2019; Sillero & Barbosa, 2021).

Для HSM было предложено несколько различных решений проблемы SAC, включая «spatial eigenvector mapping», модели авторегрессии (autocovariate logistic regression), обобщенные оценочные уравнения (generalized estimating equations, GEE), «wavelet-revised models» (WRM) и многие другие (Dormann et al., 2007; Santika & Hutchinson, 2009; Crase et al., 2012; Carl et al., 2018). Самым простым решением также является включение географических

координат точек встреч непосредственно в саму модель (этот метод получил название анализ тренда поверхности или «trend surface analysis») (Legendre 1993), однако может быть применен лишь в случае регрессионных моделей (например, Gutiérrez et al., 2005; Mellert et al., 2011). Кроме того, существуют целые расширения регрессионных моделей (например, модели со смешанными эффектами), одной из задач которых является учет SAC в самой структуре модели.

### 1.3.5. Оценка качества модели

Одной из главных задач при создании HSM является не только построение, но и оценка качества модели, ее предсказательной точности или силы (Guisan & Thuiller, 2005; Barry & Elith, 2006). С возросшей популярностью экологического моделирования все больше и больше возникает необходимость оценки адекватности и качества модели (Warren & Seifert, 2011; Muscarella et al., 2014). Согласно большинству проведенных исследований, чтобы улучшить эти оценки, существуют два подхода: 1) видо-специфичные настройки программы (species-specific tuning) или сглаживание (smoothing), которые могут повысить представительность модели; 2) пространственно-независимое обучение (калибровка) и проверка (оценка точности) модели, которые могут уменьшить степень переобучения, связанной с погрешностью данных (Elith et al., 2010; Anderson & Gonzalez, 2011; Elith et al., 2011; Warren & Seifert, 2011; Merow et al., 2013; Muscarella et al., 2014). Эти два подхода особенно актуальны, когда целью исследования является экстраполяция результатов обучения модели на территории, отличные от той, где проводился сбор данных, или в случае прогнозирования сценариев в будущее (Elith et al., 2010). Тем не менее, на практике эти приемы редко соблюдаются из-за их трудоемкости и временных затрат (Phillips & Dudík, 2008).

В моделях с использованием данных «presence/absence» оценки, как правило, производятся на основе построенной матрицы сопряженности (two-way confusion matrix) и сравнении предсказанных значений с набором проверочных или наблюдаемых (при отсутствии проверочных). Самой простой оценкой точности модели, которую можно вычислить из матрицы сопряженности, является расчет **общей точности (overall accuracy)** – доли правильно предсказанных точек (ячеек) (как присутствия, так и отсутствия вида на территории) (Allouche et al., 2006). Стоит отметить, что эту оценку критиковали за приписывание высоких значений оценок качества моделям для редких видов (Manel et al., 1999). Два других альтернативных параметра, которые часто извлекают из матрицы сопряженности это чувствительность и специфичность. **Чувствительность (sensitivity)** – это доля реальных точек присутствия, которые были предсказаны моделью как гипотетические присутствия (т.е. правильно распознанные присутствия вида, true presences, TP), что таким образом представляет **ошибки**

**омиссии** (вероятность того, что модель правильно распознает присутствия). **Специфичность (specificity)** – это доля реальных точек отсутствия, которые были предсказаны моделью как гипотетические отсутствия (т.е. правильно распознанные отсутствия вида, true absences, TA), что является оценкой **ошибок комиссии** (вероятность того, что модель правильно распознает отсутствия). По сути, это обычные ошибки первого и второго рода при проверке статистических гипотез. Эти характеристики независимы друг от друга, если мы проводим сравнения между моделями, и они также независимы от распространенности. **Распространенность (prevalence)** – это доля участков (сайтов, ячеек), где вид был реально обнаружен. Как правило, распространенность всегда больше у обычных видов и меньше у редких (Guisan et al., 2017).

Простыми словами ошибки оmissии можно представить так: модель говорит, что вида нет, а на самом деле он там есть. Ошибки комиссии в свою очередь можно интерпретировать следующим образом: модель предсказывает местообитание пригодным, хотя на самом деле оно не пригодно. Уровень оmissии (пропуска) определяет долю точек присутствия, оказавшихся за пределами предсказанной области при бинарной классификации (Boria et al., 2014). Таким образом, уровень оmissии представляет информацию как о дискриминирующей способности модели, так и о ее переобучении, основываясь на конкретных пороговых значениях. Чем меньше уровень оmissии, тем лучше предсказательная способность модели (лучше дискриминация между пригодными и непригодными местообитаниями). Переобученные модели имеют уровень оmissии выше теоретически ожидаемого значения (Shcheglovitova & Anderson, 2013; Radosavljevic & Anderson, 2014; Boria et al., 2014). Более подробно о различных оценках, рассчитываемых на основе матрицы сопряженности, изложено у Kienast et al. (2012) и Guisan et al. (2017). Применение некоторых из них приводится нами далее (см. подраздел 6.3.2).

Тем не менее, несмотря на множество исследований в области выбора лучших оценок качества моделей, прийти к единому мнению специалистам пока так и не удалось (Lobo et al., 2008; Peterson et al., 2011; Warren & Seifert, 2011; Muscarella et al., 2014; Guisan et al., 2017). Точно можно утверждать, что все оценки качества можно разделить на порог-независимые и порог-зависимые показатели (Boria et al., 2014), некоторые из которых вкратце рассматриваются далее как для «presence/absence», так и для «presence-background» моделей. Общей рекомендацией является использование несколько различных оценок качества, чтобы представлять информацию о различных аспектах предсказательной силы модели (Guisan et al., 2017).

В качестве меры условной предсказательной способности всех моделей самым популярным порог-независимым показателем как для «presence/absence», так и для «presence-background» моделей является площадь под кривой (area under the curve, **AUC**) графика

«receiver operating characteristic» (ROC) (Hanley & McNeil, 1982). AUC – это широко применяемый показатель, с помощью которого производят оценку качества и точности предсказательной способности HS-моделей. Со времени первого предложения использовать его в качестве оценки точности HSM (Fielding & Bell, 1997), множество работ рекомендовало его применение (Brotons et al., 2004; Lobo et al., 2010; Milanese, 2014; Préau et al., 2018; Robin et al., 2020 и др.).

Значения AUC варьируют от 0 до 1, где 1 означает превосходную предсказательную способность модели, а 0.5 – предсказание на уровне случайности (Elith et al., 2006; Hirzel et al., 2006). Предсказательная способность модели со значением  $AUC > 0.7$  считается хорошей (Kramer-Schadt et al., 2013; Zarzo-Arias et al., 2019). Некоторые авторы приводят более строгую шкалу оценок AUC:  $AUC < 0.5$  – контр-предсказания (отрицательная взаимосвязь между наблюдениями и предикторами);  $0.5 < AUC < 0.6$  – «провальные» предсказания;  $0.6 < AUC < 0.7$  – плохое качество;  $0.7 < AUC < 0.8$  – удовлетворительное качество;  $0.8 < AUC < 0.9$  – хорошее качество;  $AUC > 0.9$  – превосходное качество (Araújo et al., 2005). Наиболее адекватной и в то же время строгой оценкой является  $AUC_{test}$  – способность модели правильно предсказать пригодность местообитания для случайной точки присутствия, которая не была использована для обучения модели (а вернее правильно различить случайную точку присутствия от случайной точки фона; Phillips, 2010; Merow et al., 2013; Syfert et al., 2013). Помимо этого, для оценки переобучения модели используется  $AUC_{diff}$ , которая рассчитывается как  $(AUC_{train} - AUC_{test})$ . Чем меньше разница между значениями, тем меньше степень переобучения модели (Warren & Seifert, 2011; Boria et al., 2014).

Тем не менее, показатель AUC подвергся серьезной критике и не рекомендуется для использования в качестве основного в оценке точности модели (Lobo et al., 2008; Warren & Seifert, 2011). Известно, что значение AUC сильно зависит от размера территории исследования и распространенности. Так, если территория исследований небольшая или точки локализованы лишь в некоторой ее части и имеют маленькое распространение по всей области, то значение AUC будет заведомо выше. Также доказана сильная зависимость данного параметра от кластеризованности точек встреч и проведения тестирования на зависимых данных (Veloz, 2009). Кроме того было продемонстрировано, что оценка AUC может быть сильно зависима от сложности (сложности) модели, имея тенденцию возрастать с увеличением числа параметров модели (Moreno-Amat et al., 2015). Отмечено, что различные методы моделирования могут по-разному достигать близких значений AUC. К примеру, MaxEnt делает это, избегая ошибок комиссии, тогда как GARP – ошибок оmissии (Peterson et al., 2007). Ряд исследователей (Phillips & Elith, 2010; Warren & Seifert, 2011) предлагают в качестве альтернативы AUC применять AIC или ROC-plots, о которых будет сказано ниже.

## Оценки качества моделей, построенных с использованием «presence/absence» данных

Сравнение вероятностей присутствия, полученных на основе модели (предсказания), с бинарными данными о присутствии/отсутствии (наблюдения) связано с некоторыми сложностями. В зависимости от уровня точности прогнозов, большое количество предсказанных значений может соответствовать лишь одному наблюдаемому состоянию (присутствию или отсутствию). Это означает, что можно рассматривать бинарные значения с точки зрения непрерывных вероятностей, или, наоборот, непрерывные предсказания с точки зрения бинарных значений. Такой дуализм приводит к двум типам оценок, известным как оценки **калибровки (calibration)** и **дискриминации (discrimination)** соответственно (Guisan et al., 2017). Калибровку можно определить как «степень, в которой модель правильно предсказывает условную вероятность присутствия» (Phillips & Elith, 2010), а дискриминацию – как «способность различать занятые и незанятые участки» (Pearce & Ferrier, 2000).

Некоторые оценки качества (например, уже упомянутая AUC) представляет собой только оценку дискриминации, тогда как другие (например, «point-biserial correlation») учитывают как дискриминацию, так и калибровку (Guisan et al., 2017). Таким образом, используя лишь AUC (как в подавляющем большинстве работ), мы проводим однобокие оценки, которые лишь частично характеризуют качество наших моделей.

Для проверки калибровки моделей принято использовать стандартный **калибровочный график (calibration plot)**, общая суть которого сводится к разбиению всех предсказанных вероятностей на равные классы (например,  $k = 10$ ) и отображению доли присутствий в каждом классе вдоль прямой линии градиента вероятности присутствия. Логично предположить, что хорошая модель будет иметь высокие частоты отсутствий в классах низкой вероятности присутствия и высокие частоты присутствий в классах высокой вероятности присутствия. Иными словами, чем ближе точки всех классов лежат к диагональной прямой, тем лучше калибровка (Pearce & Ferrier, 2000; Phillips & Elith, 2010).

Еще более информативно представлять такие оценки в виде **PAC plots (presence-absence calibration plots; Phillips & Elith, 2010)** – калибровочных графиков с добавлением сглаживающей кривой и ее доверительных интервалов. При этом калибровка модели тем лучше, чем ближе кривая функции к диагональной прямой, а ее доверительные интервалы уже (Phillips & Elith, 2010). Классы предсказаний, диагональ которых находится в пределах доверительных интервалов, представляют собой классы, в которых предсказания и наблюдения можно считать статистически идентичными (Guisan et al., 2017).

Оценка дискриминации представляет собой тип сравнения непрерывных предсказаний с бинарными наблюдениями с точки зрения самих предсказаний, поэтому они должны быть переведены в бинарное состояние. Из-за этого оценка дискриминации основана на **пороговых**

значениях (**threshold values**) (Guisan & Zimmermann, 2000). Два самых популярных порог-зависимых показателя для определения дискриминирующей способности моделей это **PCC** (percent correctly classified) и **Cohen's Kappa** (Cohen, 1960), которую чаще всего рассчитывают для стандартного порога 0.5 ( $Kappa_{0.5}$ ) (Moisen & Frescino, 2002; Allouche et al., 2006; Phillips & Elith, 2010; Shirk et al., 2018; Penteriani et al., 2019).

Кроме этого существуют порог-независимые оценки дискриминации трех типов. В качестве показателей первого типа применяют максимизированную **Kappa** (**maxKappa**). При этом порог, который максимизирует значение показателя, определяется путем автоматического перебора всех возможных порогов от 0 до 1 с некоторым шагом (Guisan et al., 2017; Shores et al., 2019). Значения обеих **Kappa** оцениваются по следующей шкале:  $K$  ниже 0.40 – слабая модель; от 0.40 до 0.75 – хорошая; выше 0.75 – превосходная (Landis & Koch, 1977). **Kappa** объединяет в себе информацию об ошибках оmissии и комиссии с правильно предсказанными отсутствиями и присутствиями. **График пороговых ошибок (error threshold plot)** позволяет отобразить изменения этих показателей относительно чувствительности и специфичности по всем пороговым значениям, чтобы увидеть, как их вариации соотносятся с вариациями в частоте правильно предсказанных присутствий и отсутствий. С помощью таких графиков возможно визуально оценить дискриминирующую способность моделей.

В качестве порог-независимой метрики второго типа обычно используется уже описанный показатель **AUC**. Порог-независимой оценкой третьего типа является **коэффициент точечной бисериальной корреляции** ( $r_{pb}$  или **COR**; Linacre, 2008; Phillips & Elith, 2010), который измеряет силу связи между бинарными наблюдениями и непрерывными предсказанными вероятностями. Его преимущество в том, что он является мерой как калибровки, так и дискриминации (Phillips & Elith, 2010). Математически он эквивалентен коэффициенту корреляции Пирсона и, соответственно, также находится в диапазоне от -1 до +1 (Linacre, 2008). У него существует два ограничения: 1) как и в случае с коэффициентом корреляции Пирсона, непрерывная переменная должна иметь форму нормального распределения; 2) диапазон его значений становится более ограниченным по мере того, как отношение бинарной переменной склоняется от пропорции 50/50, что сказывается как на интерпретации значений, так и на проверке значимости (Guisan et al., 2017).

### **Оценка моделей, построенных с использованием «presence/background» данных**

Самые простые оценки, какие можно провести для «presence-background» подходов являются **Absolute Validation Index (AVI)** и **Contrast Validation Index (CVI)**, которые очень популярны, например, при проверке качества моделей ENFA (Hirzel et al., 2004, 2006; Sattler et al., 2007; Pettorelli et al., 2009; Qi et al., 2009; Nazeri et al., 2014 и др.). AVI представляет собой

долю точек присутствия, попадающих в категорию пригодных местообитаний выше заданного порога. Его значения варьируют от 0 до 1. CVI – это AVI, скорректированный с помощью его же теоретически ожидаемого значения, т.е. случайной модели (предсказывающей присутствие вида везде). Значение этого индекса лежит в диапазоне от 0 до 0.5 (Hirzel et al., 2006; Guisan et al., 2017). Тем не менее, есть мнение, что AVI и CVI не всегда могут хорошо оценивать дискриминирующую способность моделей (Nazeri et al., 2014).

Еще более надежной оценкой можно считать **индекс Бойса**, который оценивает насколько сильно предсказанные моделью значения отличаются от случайно ожидаемых (Boyce et al., 2002). Значения индекса находятся в диапазоне от -1 до +1 и представляет собой ранговую корреляцию Спирмена между отношением предсказаний и ожиданий и средним значением каждого класса пригодности местообитаний. Положительные значения, близкие к 1, указывают на высокую прогностическую способность модели (соответствие распределения предсказанных значений распределению тестовых); близкие к 0 – распределение не отличается от случайного, -1 – наблюдается обратный эффект. Считается, что индекс Бойса лучше показывает различия и является более точным и надежным критерием прогнозирующей способности (Boyce et al., 2002; Hirzel et al., 2006; Strubbe & Matthysen, 2008; Di Cola et al., 2017). Его непрерывная модификация (**Continuous Boyce Index, CBI**) часто используется для оценки качества предсказаний моделей как MaxEnt, так и ENFA (Hirzel et al., 2006; Sattler et al., 2007; Strubbe & Matthysen, 2008; Falcucci et al., 2009; Pettorelli et al., 2009; Qi et al., 2009; Nazeri et al., 2014; Carretero & Sillero, 2016). Поскольку индекс Бойса, по сути, представляет собой коэффициент корреляции Спирмена, мы расцениваем значения  $\geq 0.7$  (высокая корреляция) как хорошие оценки качества (Hirzel et al., 2006).

Большую популярность приобрело использование такого показателя, как **TSS (True Skill Statistic; Allouche et al., 2006)**, который пришел на замену уже описанной нами метрики каппы Коэна (Cohen's kappa). По большому счету, это ее модификация для «presence-only» данных, потому что каппа обычно дает слишком заниженные оценки для данных только с присутствиями. TSS включает в себя как оценку чувствительности, так и специфичности и может быть выражен следующей формулой: чувствительность + специфичность – 1 (Allouche et al., 2006). Шкала оценки качества модели для нее выглядит следующим образом: 0–0.4 – плохое качество, 0.4–0.55 – приемлемое, 0.55–0.7 – хорошее, 0.7–0.85 – очень хорошее, 0.85–0.99 – превосходное (Monserud & Leemans, 1992). Поскольку TSS является порог-зависимой величиной, для его расчета необходимо выбрать порог. Одним из рекомендуемых является MaxSSS-порог (maximum sum of sensitivity & specificity; Frans et al., 2018). В отличие от AUC, TSS не зависит от размеров территории исследования и распространенности, а также учитывает, как чувствительность, так и специфичность, что делает его оптимальным выбором

во многих исследованиях (Allouche et al., 2006; Lobo et al., 2008; Liu et al., 2013; Shirk et al., 2018; Penteriani et al., 2019). Следует иметь в виду, что поскольку TSS основан на специфичности (т.е. доли правильно предсказанных отсутствий), он наносит определенные ограничения в случае, когда исследователь имеет дело не с отсутствиями, а с фоновыми точками (Merow et al., 2013).

### **Оценки моделей с использованием зависимых и независимых данных**

Известно, что одной из самых частых проблем моделирования в MaxEnt является **переобучение модели (overfitting)** (Phillips, 2010; Merow et al., 2013; Radosavljevic & Anderson, 2014 и др.). Причиной этого может стать слишком большое число предикторов, наличие шума (выбросов) в данных или же большое число параметров модели (Anderson & Gonzalez, 2011; Merckx et al., 2011). Оно также случается, когда модель строит тестовые данные слишком тесно к точкам сбора (в пространстве переменных среды), что делает ее слабо генерализованной и не позволяет хорошо проводить независимые оценки (Phillips, 2010). Для оценки точности и предсказательной способности модели используют, как правило, тот же набор данных о присутствии вида, на основе которого обучают и саму модель, выделяя в нем тестовую и тренировочную подвыборки соответственно. Иными словами, тестовые данные не являются независимыми от тренировочных. Известно, что в результате пространственной автокорреляции они могут не представлять реалистичного тестирования качества модели, приводя к переоценке ее представительной способности (Veloz, 2009; Merckx et al., 2011; Radosavljevic & Anderson, 2014). К тому же, возможные погрешности в переменных среды и сборе самих данных сохраняются для обеих подвыборок и, следовательно, влияют как на обучение, так и на проверку качества модели (Veloz, 2009; Halvorsen, 2012).

Руне Хальворсен с коллегами определили три типа переобучения (Halvorsen et al., 2016): Тип I – более сложная модель имеет более низкую прогностическую эффективность на независимых данных, чем более простая модель; Тип II – более сложная модель не имеет значительно лучших прогностических характеристик на независимых данных, чем более простая модель; и Тип III – более сложная модель с более высокой прогностической эффективностью на независимых данных, чем более простая модель, не соответствует реалистичным общим кривым экологической реакции (Halvorsen et al., 2016).

По этим причинам, проверочные данные должны быть максимально независимыми от тренировочных и не содержать тех же погрешностей при их сборе (sample bias). Когда таких данных нет, чаще всего применяют различные процедуры разбиения (сплиттинга или сабсэмплинга), например, с помощью применения k-мерной кросс-валидации, когда все данные разделяются на k равных по размеру групп и модель строится отдельно по каждой, а

тестирование происходит с помощью всех остальных ( $k-1$ ) групп (Phillips, 2010; Glover-Kapfer, 2015). Известно, что кросс-валидация в большинстве случаев справляется с переобучением (Merckx et al., 2011). Таким образом проводится тестирование большинства HSM (Reutter et al., 2003; Sattler et al., 2007; Unger et al., 2008; Xuezhhi et al., 2008; Qi et al., 2009 и др.). В случае MaxEnt возможно проведение такой кросс-валидации по различным паттернам, например шахматной доски (checkerboard) (Muscarella et al., 2014). Тем не менее, такая кросс-валидация является зависимой оценкой. При этом существует особая разновидность – блоковая кросс-валидация (Roberts et al., 2017) со стратегией пространственных блоков, которая позволяет получать независимые сабсеты (подмножества) тренировочных и тестовых данных (Valavi et al., 2019).

Есть и другой вариант – тестирование с помощью данных, собранных независимо от тех, на основе которых строится модель. Как уже отмечалось выше, оценка качества модели, проведенная на тех же данных, на которых строилась (обучалась) модель, дает переоценку ее производительности. Таким образом, успешная проверка такой модели еще не означает, что она действительно пригодна для конкретного практического применения (Araújo et al., 2005; Austin, 2007). По этой причине использование независимых наборов данных для проведения процедур проверки качества моделей вместо традиционно используемых кросс-валидаций и других методов ресамплинга и разбиения данных рекомендовано многими учеными (Manel et al., 1999; Pearce & Ferrier, 2000; Araújo et al., 2005; Austin, 2007; Kienast et al., 2012; Halvorsen, 2012 и др.). В то же время, как справедливо отмечает ряд авторов (Pearce & Ferrier, 2000; Phillips & Elith, 2010), в большинстве работ независимые тестовые наборы данных продолжают игнорироваться. Некоторые авторы считают наиболее приемлемым совмещение кросс-валидации с независимыми оценками (Guisan & Zimmermann, 2000). Независимое тестирование является наиболее подходящим для HSM-исследований (Hirzel et al., 2006; Traill & Bigalke, 2007; Braunisch et al., 2008; Falcucci et al., 2009; Valle et al., 2011; Martin et al., 2012) и RSF (Hebblewhite et al., 2014; Peters et al., 2015) и входит в число золотых правил SDM (Araújo et al., 2019). Тестирование моделей, выполненное на независимых данных, понижает значения критериев качества, но при этом сама ценность таких моделей возрастает (Araújo et al., 2005; Austin, 2007; Veloz, 2009).

Несмотря на большое разнообразие и широкое использование различных показателей, самым важным критерием качества модели является ее экологическая значимость. Как известно, оценка HSM должна в первую очередь включать проверку того, согласуется ли форма реакции на экологический предиктор с ожидаемой экологической теорией (Austin, 2007). С одной стороны, реалистичность любой модели возрастает вместе со способностью включенных в нее переменных объяснять пригодность местообитания для вида. С другой стороны, мы

оптимизируем точность модели, если заботимся только об ее предсказательной силе, а не о биологической значимости. При этом может случиться так, что те переменные, которые дают наиболее точные прогнозы, биологически оказываются не очень актуальными (Kienast et al., 2012). Поэтому Майк Остин справедливо советовал не полагаться исключительно на успех прогнозов при оценке моделей и всегда проверять их с точки зрения экологической значимости (Austin, 2007).

### 1.3.6. Предсказания модели

Результаты HSM, строго говоря, могут быть отнесены только к тем местам, откуда поступали данные, т.е. к обучающей выборке и только за период их сбора. Распространение (перенос) таких результатов на иные пространственно-временные масштабы уже подразумевает некоторое искажение действительности. Тем не менее, обобщения все-таки возможны. Как правило, генерализация может идти по трем осям, для которых осуществляются предсказания: переменных среды (для переменных, не охваченных выборкой); пространства (для территории, не охваченной выборкой); и времени (для времени до или после периода сбора данных выборки). Для всех трех видов обобщение может носить характер интерполяции или экстраполяции. **Интерполяция** имеет место быть, когда обобщение касается данных, находящихся внутри пространства выборки. К примеру, если речь идет о территориальном аспекте, то это означает осуществление предсказаний для территории, ограниченной минимально выпуклым полигоном, охватывающим крайние точки сбора данных. В случае со временем – периода, охватываемого самыми ранними и самыми поздними сроками сбора. **Экстраполяция** подразумевает под собой распространение данных за пределами пространства выборки. Обычно степень обобщения обратно пропорциональна размеру выборки, т.е. чем она меньше, тем более сильное обобщение придется выполнять. Интерполяция параметров среды более предпочтительна, чем их экстраполяция, но оба подхода должны применяться крайне ответственно и обдуманно, поскольку взаимоотношения вида со средой на иных уровнях масштаба могут оказаться отличными (Peterson, 2006; Hirzel & Le Lay, 2008).

Вместе с тем существуют определенные предостережения по поводу обобщений. Так, к примеру, Хирзель и Ле Лэй (Hirzel & Le Lay, 2008) не советуют проводить обобщения, когда речь идет о частных нишах (Selander, 1966) (молодые/взрослые, самцы/самки, воспроизводство/миграция или сезонные вариации; Martínez-Meyer et al., 2004), указывая на сложность их правильной интерпретации.

Согласно Кэролин Мейер и Уилфриду Тьюллеру, одним из наиболее важных приложений HSM является картирование пригодности местообитаний, т.е. представление результатов прогнозирования в географическом пространстве в виде карт (Meyer & Thuiller, 2006).

Полученные карты получили множество разных названий: поверхности экологической реакции («ecological response surfaces», согласно Lenihan, 1993); биогеографические модели распределения видов («biogeographical models of species distributions», согласно Guisan et al., 2006), пространственные прогнозы распределения видов («spatial predictions of species distribution», согласно Austin, 2002), предсказательные карты («predictive maps», согласно Franklin, 1995), прогнозы встречаемости («predictions of occurrence», согласно Rushton et al., 2004) или прогнозные карты распространения (predictive distribution maps, согласно Rodríguez et al., 2007). В отечественной науке используется термин карты индекса пригодности местообитаний (Habitat Suitability Index Map, HSI; Пузаченко и др., 2009).

### 1.3.7. Классификация предсказаний модели

Классификация карт непрерывных значений вероятностей присутствия или HSI на классы разной степени пригодности/присутствия всегда являлась проблемой для большинства моделей (Hirzel et al., 2006; Strubbe & Matthysen, 2008). Во многих работах классификация местообитаний проводится на основе выбранных равных промежутков (например, квартилей). Таким образом, все значения индексов разбиваются на равные категории (обычно 3 или 4; Chefaoui et al., 2005; Santos et al., 2006; Falcucci et al., 2009; Galparsoro et al., 2009; Caruso et al., 2015). Для разделения местообитаний на классы различной степени пригодности рекомендуется использовать оценку кривой непрерывного индекса Бойса (Boyce et al., 2002; Hirzel et al., 2006; Strubbe & Matthysen, 2008; Nawaz et al., 2014). Для визуализации тренда кривой Бойса и расчета доверительных интервалов для значений каждого класса пригодности местообитаний обычно проводится процедура k-мерной кросс-валидации и строятся средние значения. Намного чаще требуется характеризовать местообитания не по степени пригодности, а лишь разбить их на два класса (пригодные и непригодные). Для такой бинарной классификации местообитаний используется пороговый метод (Guisan et al., 2017).

Выбор пороговых значений для разделения вероятностей на пригодные/непригодные является, пожалуй, одной из самых дискуссионных тем HSM. Несмотря на ряд публикаций, выпущенных на данную тему (Liu et al., 2005, 2013) окончательного мнения о том, какой порог стоит выбирать, до сих пор не сложилось.

Некоторые авторы советуют использовать такие пороги как MTP (Minimum training presence), 10TP (10% training presence test omission rate,  $OR_{10}$ ) и ETSS (Equal training sensitivity & specificity) (Young et al., 2011; Su et al., 2018). Другие настаивают на применении порога maxSSS (Maximizing the sum of sensitivity & specificity; Liu et al., 2013) или минимального cloglog-порога обучения присутствия (Minimum training presence cloglog threshold, также известный как Lowest/Least Presence Threshold, LPT; Boria et al., 2014).

**МТР** снижает ошибку оmissии, но при этом завышает ошибку комиссии. Если мы хотим минимизировать оба варианта ошибок, МТР – не лучший выбор. Кроме того, использование порога МТР оправдано только тогда, когда мы уверены в качестве наших точек встреч.

Другой порог, например **10ТР**, более консервативный и не такой односторонний, как МТР. Этот порог выбирает те значения, которые гарантируют, что 90% известных точек встреч в тестовой выборке были классифицированы как присутствия и 10% были неправильно классифицированы как отсутствия (Maiorano et al., 2015). Он устанавливает границу по значению, которое исключает 10% всех тестовых точек с наименьшим предсказанием (Anderson & Gonzalez, 2011) и имеет ожидаемый уровень оmissии равный 0.10 (Boria et al., 2014). Пороговое значение 10ТР является одним из самых популярных в моделировании в MaxEnt (Young et al., 2011; Farashi et al., 2016; Eriksson & Dalerum, 2018; Thapa et al., 2018; Zarzo-Arias et al., 2019), хотя также подвергается критике (Liu et al., 2013).

В качестве порога для разделения предсказаний на дискретные классы (пригодные/непригодные местообитания) Лиу с коллегами рекомендовали использовать **maxSSS** порог (Liu et al., 2013), который обозначен в терминологии MaxEnt как порог для максимального обучения чувствительности и специфичности (Maximum training sensitivity & specificity threshold). Авторы аргументировали это тем, что в отличие от других порогов maxSSS обладает как хорошей чувствительностью, так и специфичностью, поэтому на его основе они рекомендовали проводить бинарную классификацию (Liu et al., 2013). В то же время, в том случае, когда мы не располагаем данными об отсутствии, не стоит полагаться на оценки, которые оперируют специфичностью. В то же время этот порог хорошо использовать при наличии «presence/absence» данных (Penteriani et al., 2019). Этот порог максимизирует случаи, когда модель правильно определяет отсутствие вида (TNR) и пропускает его присутствия (FPR). Данный порог часто используется в работах по сохранению редких видов, когда ложные предсказания присутствия могут сильно увеличить реальное распространение (Ferraz et al., 2012; Vale et al., 2014).

**Минимальный cloglog-порог обучения присутствия** устанавливает границу по самому меньшему значению предсказания для любого пикселя, который используется для тестирования модели (Anderson & Gonzalez, 2011) и имеет ожидаемый уровень оmissии, равный нулю (Boria et al., 2014).

Стоит сказать, что каждый раз приходится выбирать порог, который наиболее адекватно описывает распределение именно в данном конкретном случае, и смотреть на реалистичность его предсказаний, основываясь на хороших знаниях об экологии вида (Young et al., 2011).

#### 1.4. Широко используемые методы моделирования пригодности местообитаний

Развитие методов моделирования пригодности местообитаний начиналось с различных методов многомерного анализа данных: гауссовской логистической регрессии, дискриминантного анализа, анализа по расстояниям Махаланобиса, искусственных нейронных сетей и др. (Guisan & Zimmermann, 2000; Hirzel et al., 2002). Несмотря на разные подходы этих методов, всех их объединяли общие принципы: 1) территория исследования моделируется в виде раstra, состоящего из равновеликих ячеек; 2) зависимая величина представляется в виде данных о присутствии/отсутствии исследуемого вида в наборе охваченных локаций (ячеек); 3) независимые величины представлены набором характеристик среды, выраженных количественно для каждой ячейки; 4) функция переменных среды калибруется таким образом, чтобы максимально корректно классифицировать ячейки как пригодные или непригодные для вида (Hirzel et al., 2002).

На сегодняшний день существует множество разнообразных методов моделирования пригодности местообитаний, отвечающих разными способами, по сути, на один и тот же вопрос (Guisan et al., 2017). Любой исследователь рано или поздно встает перед проблемой выбора подходящего метода для анализа собственных данных. И хотя уже вышло значительное число публикаций, где сравниваются и оцениваются различные методы (Hirzel et al., 2001; Brotons et al., 2004; Elith et al., 2006; Tsoar et al., 2007; Oppel et al., 2012; Abade et al., 2014; Carretero & Sillero, 2016; Silva et al., 2017; Pr eau et al., 2018), выбор оптимального метода все равно довольно затруднителен и зависит от конкретных задач и навыков исследователя. В то же время, многие авторы единодушно признают, что для более уверенных выводов о предпочтении видом местообитаний необходимо использовать разные подходы на одном и том же наборе данных или так называемое ансамблевое моделирование (ensemble modeling; Ara ujo & New, 2007; Elith & Leathwick, 2009; Guisan et al., 2017; Pr eau et al., 2018).

В рамках исследований экологической ниши бурого медведя на территории исследований автор применял разные методы, включая: MaxEnt (Огурцов, 2019), GNESFA (Огурцов, 2020а), ENFA (Огурцов, 2020б). В настоящей работе мы решили взять в качестве основного метода обширное семейство регрессионных анализов (GLM и GAM и их расширения), которые относятся к «presence/absence» подходам, а в качестве вспомогательного и промежуточного оставить традиционный «presence/background» подход в виде MaxEnt. Все описанные нами методы были очень популярны в свое время и представляют показательный ретроспективный взгляд на развитие методов HSM и SDM. Так, GLM и GAM были основными рабочими инструментами в 90-х и начале 2000-х гг. ENFA доминировал в данной области все 2000-е гг. вплоть до начала широкого использования MaxEnt, который занял лидирующую позицию с 2010-х и продолжает ее занимать в настоящее время.

### 1.4.1. Максимальная энтропия (MaxEnt)

На сегодняшний день использование метода максимальной энтропии (Maximum Entropy, MaxEnt), реализованного в одноименной программе Maxent (Phillips et al., 2004, 2006), является, пожалуй, самым популярным подходом в моделировании пригодности местообитаний различных видов (Peterson et al., 2007; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Halvorsen et al., 2016; Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2020). Такая популярность обусловлена несколькими причинами: во-первых, MaxEnt использует данные только о присутствии вида, что является наиболее простым и удобным с точки зрения их сбора (Li & Guo, 2011); во-вторых, он обладает высокой точностью прогнозирования по сравнению с другими подходами (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013); и в-третьих, является достаточно простым в использовании (Kramer-Schadt et al., 2013). Этот метод широко применяется для моделирования потенциального распространения редких и угрожаемых видов (Clements et al., 2012; Thapa et al., 2018), моделирования экологических ниш (Kalkvik et al., 2011), построения прогнозов о будущем распространении видов в связи с изменениями климата (Priti et al., 2016; Moya et al., 2017; Su et al., 2018), а также исследования последствий и предсказаний инвазий (Callen & Miller, 2015; Yiwen et al., 2016) или эпизоотий (Fekede et al., 2018).

С помощью MaxEnt выполнено множество работ по разным видам растений (van Gils et al., 2012; Remya et al., 2015; Дудов, 2016; Banerjee et al., 2017) и животных (Pearson et al., 2007; Ferraz et al., 2012; Лисовский, Оболенская, 2014; Биатов, Пономарева, 2016; Kalboussi & Achour, 2017; Thapa et al., 2018; Freire Filho & Palmeirim, 2019; Petrosyan et al., 2019), в том числе и по крупным хищникам (Матюхина и др., 2014; Bassi et al., 2015; Garrote et al., 2018; Eriksson & Dalerum, 2018). По бурому медведю работы с помощью MaxEnt выполнены для большинства популяций Европы (Mateo-Sánchez et al., 2014; van Gils et al., 2014; Maiorano et al., 2015; Ziółkowska et al., 2016; Zarzo-Arias et al., 2019 и др.), некоторых районов Северной Америки (Libal et al., 2011), а также некоторых стран Азии (Farashi et al., 2016; Su et al., 2018). В России подобные исследования по медведю впервые были выполнены автором (Огурцов, 2019).

Теоретические предпосылки построения моделей в MaxEnt подробно описаны (Phillips et al., 2004, 2006; Phillips, Dudík, 2008; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Phillips et al., 2017), в том числе в русскоязычной литературе (Лисовский, Дудов, 2020). В общих словах, программа использует принцип максимальной энтропии, чтобы связать данные о присутствии вида с характеристиками окружающей среды (функциями предикторов) и рассчитать на основе этого относительные вероятности распространения вида в пространстве (Phillips et al., 2006; Лисовский, Дудов, 2020). Сам принцип максимальной энтропии постулирует, что должны выбираться те модели, которые максимально схожи с первоначальными ожиданиями, а также соответствуют данным (Jaynes, 1957; Dudík et al., 2004). Первоначальные ожидания – это наше

первоначальное распределение (постулируемое априори распределение), которое отражает ожидания пользователя о вероятностном распределении до построения модели. Обычно это равномерное распределение в географическом пространстве, означающее, что все ячейки грида имеют априори равную вероятность содержать особь/присутствие вида. Таким образом, идея MaxEnt состоит в том, чтобы оценить распределение целевого вида, найдя распределение максимальной энтропии (т.е. наиболее близкое к равномерному) с учетом ограничения, согласно которому ожидаемое значение каждой функции предиктора в этом оценочном распределении соответствует его эмпирическому среднему значению (Phillips et al., 2004).

С точки зрения экологического пространства, MaxEnt сравнивает между собой два распределения: предикторов окружающей среды в точках присутствия вида или  $f_1(z)$  и этих же предикторов в пределах всей исследуемой территории (вернее в наборе ее фоновых точек) или  $f(z)$  (Elith et al., 2011). При этом для расчета  $f_1(z)$  выбирается распределение, максимально близкое к  $f(z)$ . В этом случае  $f(z)$  представляет собой нулевую модель для  $f_1(z)$ , потому что без информации о присутствии вида мы не можем утверждать о его предпочтении определенных условий окружающей среды, т.е. мы будем ожидать, что он занимает исследуемую область переменных среды пропорционально их доступности на территории. Таким образом, расстояние между  $f(z)$  и  $f_1(z)$  представляет собой относительную энтропию  $f_1(z)$  относительно  $f(z)$ , также известную как расстояние (расхождение) Кульбака-Лейблера. Расстояние Кульбака-Лейблера измеряет удаленность друг от друга двух вероятностных распределений или иными словами является мерой схожести предсказанного распределения к постулируемому (Phillips & Dudík, 2008). В итоге, минимизация относительной энтропии в пространстве переменных среды соответствует максимизации энтропии в географическом пространстве (Elith et al., 2011).

При построении моделей в MaxEnt наибольшее внимание необходимо уделить ее настройкам и выбору гиперпараметров: предвзятости при сборе данных (sampling bias), выбору фоновых точек (background data), выбору функций предикторов (features) и манипуляции с параметром множественной регуляризации (Elith et al., 2011; Kramer-Schadt et al., 2013; Merow et al., 2013; Radosavljevic & Anderson, 2014). Изучению качества предсказаний модели MaxEnt в зависимости от ее настроек и манипуляций с исходными данными посвящено множество исследований (Merow et al., 2013; Radosavljevic & Anderson, 2014; Boria et al., 2014; Varela et al., 2014; Moreno-Amat et al., 2015 и др.). Достаточно большое число работ используют настройки MaxEnt по умолчанию (Mateo-Sánchez et al., 2014; Maiorano et al., 2015; Su et al., 2018), либо изменяют их незначительно (van Gils et al., 2014), что очень часто приводит к нереалистичным моделям.

## Подготовка точек встреч и выбор фоновых точек

Одной из фундаментальных гипотез в HSM является предположение о том, что территория одинаково доступна для обследования (Merow et al., 2013), а значит была равномерна и систематически охвачена исследованиями (Phillips et al., 2009; Royle et al., 2012; Kramer-Schadt et al., 2013). На практике модели MaxEnt, как правило, основаны на точках встреч, которые были собраны с определенной долей погрешности: при их сборе посещались либо наиболее доступные места, либо наиболее изученные (Phillips et al., 2009; Ruiz-Gutierrez & Zipkin, 2011; Boria et al., 2014). В свою очередь, погрешность при сборе данных приводит к погрешности в оценке вклада характеристик среды, которые переоцениваются в местах более доступных или более привлекательных для сбора данных и, следовательно, переобучают модель (Kramer-Schadt et al., 2013; Merow et al., 2013; Boria et al., 2014). Между прочим, исследования показали, что еще до недавнего времени большинство моделей не учитывали такие погрешности (Varela et al., 2014) и около 87% моделей, построенных в MaxEnt, имеют подобные погрешности в сборе данных (Yackulic et al., 2013).

Предвзятость в сборе данных является достаточно серьезной проблемой для многих HSM-исследований (Merow et al., 2013). Известно, что предсказания MaxEnt сильно чувствительны к погрешностям подобного рода (Anderson & Gonzalez, 2011; Kramer-Schadt et al., 2013). Если не учитывать характер сбора данных, то это может привести к предсказаниям не реальной пригодности местообитаний для изучаемого вида, а предсказаниям пригодности местообитаний для сбора самих данных (Anderson & Gonzalez, 2011), что, в свою очередь, может стать причиной серьезных ошибок и упущений в принятии управленческих решений (Phillips et al., 2009).

Есть два возможных пути решения этой проблемы: коррекция точек встреч (Boria et al., 2014; Radosavljevic & Anderson, 2014; Varela et al., 2014) и применение различных пространственных фильтров или манипуляция с фоновыми данными (Phillips et al., 2009; Syfert et al., 2013). Среди возможных вариантов коррекции точек встреч наиболее популярным является их разреживание и удаление пространственно-агрегированных кластеров (Boria et al., 2014; Su et al., 2018). Этот уровень коррекции точек нивелирует неизбежную неоднородность при сборе данных, уравнивая частоты посещений различных участков территории между собой.

Чтобы учесть предвзятость при сборе данных (sampling bias) и одновременно снизить уровень случайности в выборе фоновых точек лучше всего создавать фоновые точки в пределах определенной области (background area), ограниченной по какому-то правилу. Эта область (маска) указывается MaxEnt в качестве поправочного файла (bias file), который ограничивает программу в выборе фоновых точек. Эта область также получила названия «landscape of interest» или просто «study area» (Elith et al., 2011; Raes, 2012). Даже сегодня не существует

четких правил, как нужно выбирать эту область, и вопрос этот остается дискуссионным до сих пор (Rotllan-Puig & Traveset, 2021). Проще всего это сделать по методу минимального выпуклого полигона, построенного по точкам присутствия вида. Принято считать, что увеличение числа фоновых точек более 10 000 не приводит к улучшению модели (Phillips & Dudík, 2008; Vaasch et al., 2010), тем не менее, число таких точек должно подбираться индивидуально и зависит как от объема грида, так и от экологии вида.

В рамках наших исследований мы тестировали опытным путем различные варианты такой области и числа фоновых точек: в пределах минимального выпуклого полигона вокруг всех точек встреч, в пределах различных буферов вокруг точек встреч, в пределах всех пройденных маршрутов. По результатам оценки качества модели оказалось, что последний вариант позволяет строить наиболее сильные модели и, таким образом, является самым предпочтительным в нашем случае. При этом число точек должно соответствовать числу всех пикселей, охваченных маршрутами (неопубликованные данные автора).

### **Выбор функций предикторов и параметра множественной регуляризации**

В отличие от большинства подходов, MaxEnt извлекает не сами предикторы, а так называемые числовые признаки (features) для каждого предиктора или «функции предикторов», т.е. их трансформированную форму (Лисовский, Дудов, 2020). Такие функции могут быть получены простой математической трансформацией предиктора и бывают следующих типов: линейные (linear), квадратичные (quadratic), их произведения/взаимодействия (product), пороговые (threshold) и нелинейные (hinge). Выбор этих самых функций в конечном итоге определяет тип и характер зависимости предсказаний от значений предиктора, которые мы сможем наблюдать на кривых отклика (response curves).

Мы можем выбрать сразу много различных функций предикторов, которые будут использованы при построении модели, и тогда получим сложные нелинейные кривые, которые иногда сложно биологически интерпретировать. Или взять одну-две функции, чтобы построить простые кривые, более однозначные при интерпретации (Merow et al., 2013). Ряд авторов считает, что выбор функций предикторов оказывает наибольший эффект на сложность модели, поскольку существенно ограничивает число используемых параметров (Moreno-Amat et al., 2015). В то же время другие авторы указывают на меньшее влияние выбора функций предикторов на производительность моделей по сравнению с коррекцией сбора данных (sampling bias) (Syfert et al., 2013). Чаще всего лучшим решением является выбор лишь некоторых функций (например, линейных и квадратичных, как рекомендовали Syfert et al., 2013) или же ограниченном их сочетании.

Выбор значения параметра множественной регуляризации (regularization multiplier, RM) должен соответствовать оптимальному как для тестирования данных, так и для предотвращения переобучения модели (Phillips, 2010; Merow et al., 2013). Параметр множественной регуляризации – это своеобразная внутренняя защита MaxEnt от переобучения. Он препятствует включению в модель дополнительных параметров, уменьшая таким образом ее прирост (Merow et al., 2013). RM действует согласованно для всех функций предикторов, выступая как коэффициент (бета-множитель), на который умножается каждое значение регуляризации, которое соответствует каждой функции (Phillips & Dudík, 2008). Более высокие значения RM штрафуют за включение параметров, таким образом, создавая менее сложные модели, чем по умолчанию (т.е.  $RM = 1$ ). Кроме того, бета-множитель ограничивает число функций, включенных в модель, в зависимости от количества присутствий (чем больше данных, тем больше функций можно добавить; Merow et al., 2013). Установлено, что использование базовых настроек MaxEnt (когда  $RM = 1$ ) приводит к переобученным моделям с заниженной предсказательной способностью (Anderson & Gonzalez, 2011; Moreno-Amat et al., 2015; Halvorsen et al., 2016). Чаще всего следует выбирать значения  $RM > 1$ , что с одной стороны увеличивает предсказательную силу модели, а с другой – препятствует ее переобучению (Shcheglovitova & Anderson, 2013; Muscarella et al., 2014; Radosavljevic & Anderson, 2014; Moreno-Amat et al., 2015).

Выбор оптимальных значений гиперпараметров модели MaxEnt – это долгая и ресурсозатратная процедура. Существует несколько различных способов ее выполнения. Самым простым является выбор некоторых предопределенных значений гиперпараметров и их поочередное использование для построения модели в различных комбинациях с последующей оценкой качества. Такой способ получил название «**поиск по гриду**» или «grid search» (Vignali et al., 2020a). Он является наиболее долгим и ресурсозатратным в зависимости от первоначального выбора допустимых значений гиперпараметров (Muscarella et al., 2014). Возможной альтернативой является «**случайный поиск**» или «random search», в основе которого лежит случайных выбор лишь некоторых заранее предустановленных значений гиперпараметров (Vignali et al., 2020a).

Одним из возможных способов выбора наилучшей комбинации функций предикторов, параметра множественной регуляризации, а также числа фоновых точек может быть выбор с помощью **информационного критерия Акаике** (Akaike's information criterion, AIC; Akaike, 1974), его скорректированной формы для малых выборок ( $AIC_c$ ) и разницы между ним и его минимальным значением ( $\Delta AIC$ ; Burnham & Anderson, 2002). Известно, что информационные критерии (AIC и BIC) превосходят AUC в способности оценивать адекватность моделей при их выборе (Warren & Seifert, 2011) и широко для этого используются (Moreno-Amat et al., 2015;

Eriksson & Dalerum, 2018). Так, в частности, AUC не в состоянии оценить «goodness-of-fit» модели, ее комплексность (сложность) или увеличение числа ложных отсутствий, вызванного использованием фоновых точек (Lobo et al., 2008; Warren & Seifert, 2011; Moreno-Amat et al., 2015). В то же время AIC – это сбалансированная статистика, которая учитывает как «goodness-of-fit», так и число параметров модели (Johnson & Omland, 2004), которая позволяет выбирать модели оптимальной сложности (Warren & Seifert, 2011).

Однако недостатком как «поиска по гриду», так и «случайного поиска» является то, что они не используют никакой информации, полученной во время итерации через пространство конфигурации гиперпараметров, для повышения производительности модели. В связи с этим был разработан «генетический алгоритм», реализованный в R-пакете «SDMtune», который учитывает эту особенность (Vignali et al., 2020a).

Общая схема генетического алгоритма представлена на рисунке 1.4.1. Алгоритм начинается с создания первоначальной случайной «популяции» моделей (при помощи алгоритма «random search») с заданным «размером популяции». «Жизнеспособность» (fitness) популяции (т.е. качество ее моделей-особей) измеряется с помощью выбранной оценочной метрики (AICc, TSS или AUC), вычисленной на тестовом наборе данных, в результате чего происходит ранжирование моделей от лучших к худшим (Vignali et al., 2020a).

Во время оценки «жизнеспособности» недообучение контролируется путем обеспечения того, чтобы модели, для которых метрика оценки качества, вычисленная для набора тестовых данных, оказалась выше, чем метрика, вычисленная для набора тренировочных данных, ранжировались на последних позициях. В этот момент начинается процесс отбора, в ходе которого некоторые модели («особи») выбираются в соответствии с их «жизнеспособностью» из исходной «популяции» для создания первого «поколения». Существует два критерия отбора. Во-первых, сохраняется predeterminedенная доля «наиболее жизнеспособных» моделей (тех, что оказались ранжированы на первых позициях). После этого небольшая часть малоэффективных моделей (то есть тех, которые не были выбраны как «наиболее жизнеспособные») случайным образом оставляется, чтобы сохранить больше вариаций в популяции и уменьшить вероятность того, что алгоритм попадет в локальный оптимум (Vignali et al., 2020a).

Сохраненные модели затем подвергаются процессу оптимизации: их «скрещивают» (т.е. объединяют) для создания других «особей» и для повторного достижения predeterminedенного размера «популяции». В этом процессе две модели, называемые «родителями», случайным образом выбираются из сохраненных моделей («выбранных особей»), чтобы «размножиться» и сгенерировать «потомка». Эта новая модель случайным образом наследует значение каждого гиперпараметра (ГП) от одного из «родителей». Данный процесс получил название «кроссовер» (Vignali et al., 2020a).

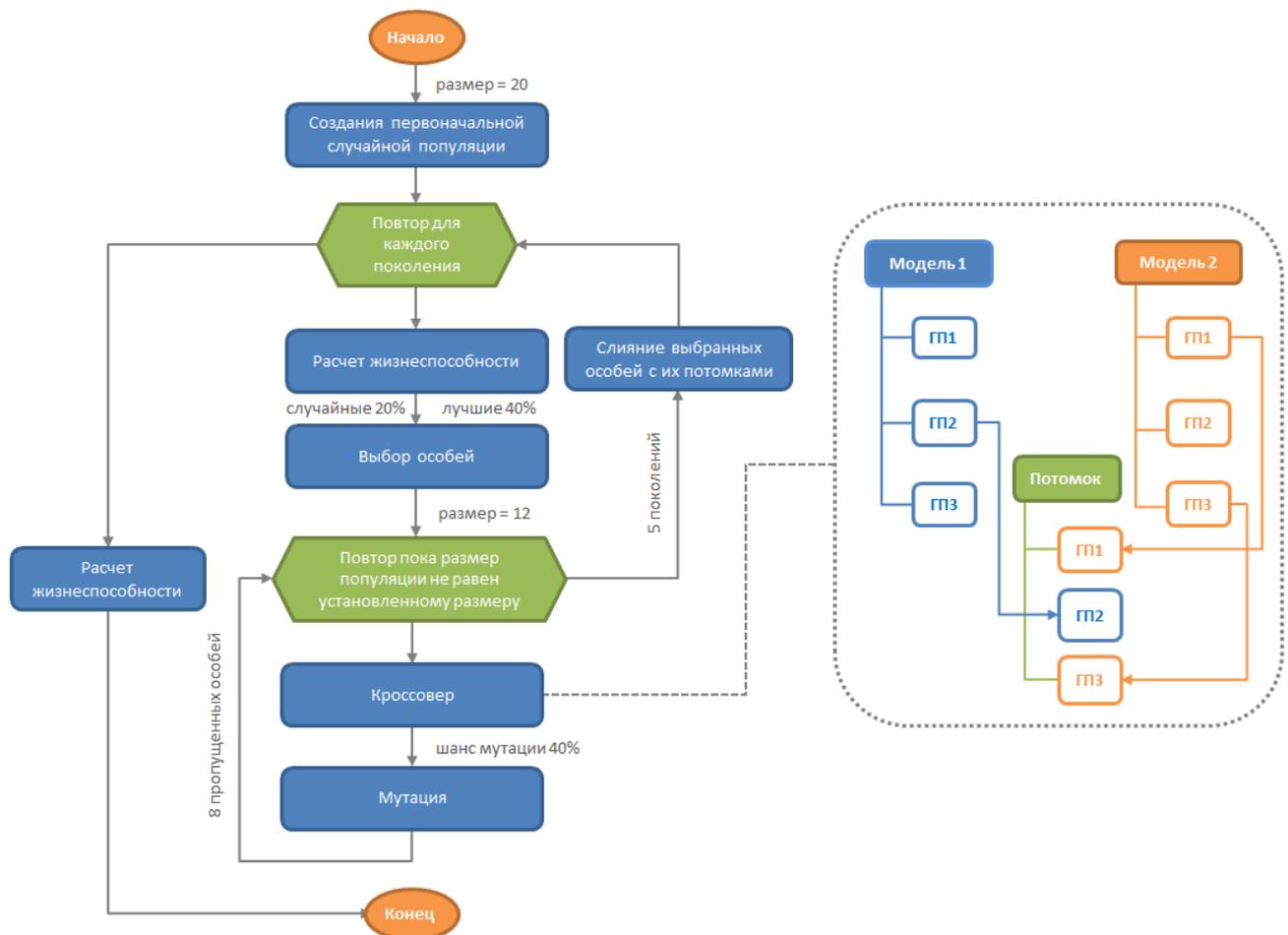


Рисунок 1.4.1 – Блок-схема, иллюстрирующая шаги генетического алгоритма, реализованного в функции «optimModel» R-пакета «SDMtune», с оранжевыми овалами, представляющими начало и конец алгоритма, синими прямоугольниками – основные операции, выполняемые алгоритмом, и зелеными шестиугольниками – итерационные циклы. Серым цветом показаны значения по умолчанию, используемые функцией, где «размер» указывает исходный размер популяции; «лучшие» – доля сохраненных лучших моделей; «случайные» – доля сохраненных случайных менее эффективных моделей; «шанс мутации» – вероятность того, что событие мутации произойдет. «Лучшие» и «случайные» предоставляются в виде пропорции к исходному размеру популяции. В пунктирной рамке показан принцип кроссовера, во время которого две модели («родители»), случайно выбранные из отображенных «особей», объединяются для создания дочерней модели («потомка»), которая наследует значения первого и третьего гиперпараметров (ГП) от Модели 2, а второго – от Модели 1. Схема представлена по Vignali et al. (2020a).

На этапе кроссовера с предопределенной вероятностью добавляется шанс «мутации» для увеличения вариации в «популяции». Когда запускается «мутация», один из гиперпараметров модели выбирается случайным образом, и его значение случайным образом выбирается из доступных, но не содержащихся у «родителей» (Vignali et al., 2020a).

Как только популяция достигает установленного размера, «жизнеспособность» вычисляется снова, и процесс повторяется для количества поколений, указанного в функции. Пользователь может установить все аргументы: размер популяции, количество поколений, доли как лучших, так и худших моделей, которые будут сохранены в каждом поколении, а также вероятность мутации во время кроссовера, но также определены значения по умолчанию, которые будут работать в большинстве случаев (см. Рисунок 1.4.1) (Vignali et al., 2020a).

#### **1.4.2. Обобщенные регрессионные модели (GLM, GAM, GLMM)**

Возможности регрессионного анализа широко применяются в экологии. Одна из областей, в которой их использование оказалось особенно полезным – это моделирование пространственного распределения видов и пригодности местообитаний (Guisan et al., 2002; Elith & Leathwick, 2009; Guisan et al., 2017). Два метода регрессионного анализа стали по-настоящему доминирующими в этом направлении – обобщенные линейные модели (Generalized Linear Model, GLM) и обобщенные аддитивные модели (Generalized Additive Model, GAM) (Pearce & Ferrier, 2000; Guisan et al., 2002; Heegaard, 2002; Pearce & Boyce, 2006; Franklin, 2009). Среди GLM наибольшее распространение получил ее частный случай в виде логистической регрессии (Guisan & Zimmermann, 2000; Rushton et al., 2004; Austin, 2007).

Эти методы являются хорошо известными направлениями в обширном семействе регрессионного анализа. Основное их преимущество заключается в умении работать с бинарным типом данных (присутствие/отсутствие) (Rushton et al., 2004; Austin, 2007). Еще 15–20 лет назад GLM и GAM широко применялись в различных областях исследования экологических ниш и были одними из самых популярных подходов для построения SDM и HSM (Franklin, 1995; Zimmermann & Kienast, 1999; Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan et al., 2006; Elith & Leathwick, 2009; Guisan et al., 2017). Пик их популярности пришелся на 1990-е и 2000-е гг. (Mace et al., 1996; Guisan & Zimmermann, 2000; Austin, 2002; Guisan et al., 2002 и др.). На сегодняшний день применение регрессионного анализа в области SDM значительно сократилось в пользу более современных подходов. Тем не менее, его методы до сих пор считаются надежными во многих ситуациях (Elith & Leathwick, 2009; Guisan et al., 2017), а иногда даже превосходят по точности такие более современные методы как MaxEnt (Duque-Lazo et al., 2016).

Происхождение GLM и GAM связано с работами Дэвида Кокса (Cox, 1968) и последовавшими за этим исследованиями (Nelder & Wedderburn, 1972; McCullagh & Nelder, 1983; Hastie & Tibshirani, 1990). Популярность этих методов определялась их способностью оперировать со множеством распределений данных и сочетанием с традиционными методами, используемыми в дисперсионном анализе (Guisan et al., 2002; Elith & Leathwick, 2009). Одна из первых работ по GLM в контексте SDM, которая впоследствии стала классической, была выполнена для предсказания пространственного распространения нескольких видов деревьев в Австралии еще в 1989 г. (Nicholls, 1989). GAM был представлен для SDM-исследований чуть позже (Yee & Mitchell, 1991).

Регрессионные модели (GLM и GAM) особенно широко применялись для растений (Brown, 1994; Bio et al., 1998; Leathwick, 1998; Lehmann, 1998; Zimmermann & Kienast, 1999; Frescino et al., 2001; Mellert et al., 2011; Shirk et al., 2018). Для различных групп позвоночных животных тоже проведено достаточно много исследований, например, для рыб (Beger & Possingham, 2008), амфибий (Johnson et al., 2002; Elith et al., 2010), рептилий (Compton et al., 2002), птиц (Osborne & Tigar, 1992; Tobalske, 2002; Manning et al., 2004) и млекопитающих (Jaberg & Guisan, 2001), в том числе медведей (Mace et al., 1996; Apps et al., 2004; G uthlin et al., 2011; Fern andez et al., 2012; Martin et al., 2012; Mateo-S anchez et al., 2016).

Несмотря на то, что регрессионные методы уже довольно редко используются в SDM, GLM и ее частный случай в виде логистической регрессии до сих пор остается самым популярным статистическим инструментом построения RSF (Meyer & Thuiller, 2006) и очень часто используются для оценки использования местообитаний бурым медведем (Mace et al., 1999; Nielsen et al., 2002; Boyce & Waller, 2003; Ciarniello et al., 2007a; Proctor et al., 2007; Milakovic et al., 2012; Peters et al., 2015; Proctor et al., 2015). В то же время одной из самых больших проблем GLM является необходимость наличия данных об отсутствии (неиспользовании). В большинстве исследований, посвященных мобильным видам животных, получить такие данные крайне трудно, поэтому многие экологи используют псевдо-отсутствия (псевдо-неиспользования). Способ получения таких псевдо-отсутствий является сложным и дискуссионным вопросом до сих пор, о чем мы уже упоминали ранее (см. подраздел 1.3.3).

Моделирование при помощи GLM и GAM подходит только в том случае, если наблюдения (точки встреч) являются независимыми (Hosmer & Lemeshow, 2000; Zuur et al., 2009), что очень редко случается в HSM. В самом деле, если не рассматривать музейные образцы, то исследователи очень часто собирают данные, которые коррелируют между собой в пределах каких-либо групп. Чаще всего это временные группы (сезоны года или сами года) или пространственные группы (участки местности или типы ландшафта). Во всех этих случаях мы сталкиваемся с повторяющимися пространственными паттернами точек (replicated spatial point

patterns, согласно Bell & Grunwald (2004)). Самым популярным вариантом в RSF-исследованиях по медведю является зависимость от индивидуальных особей в случае данных телеметрии.

Во всех случаях, когда данные не являются независимыми, т.е. наблюдается временная или пространственная автокорреляция, следует использовать расширения GLM и GAM – обобщенные линейные (аддитивные) смешанные модели со случайным эффектом (Generalized Linear (Additive) Mixed Effect Models, GL(A)MM) (Zuur et al., 2009).

Смешанные модели особенно полезны, когда данные не являются независимыми. Проблема отсутствия независимости наблюдений может быть успешно решена путем применения случайных эффектов (Bell & Grunwald, 2004; Zuur et al., 2009). Случайные эффекты широко применяются в когортных схемах, анализах выживаемости и других иерархических дизайнах, когда наблюдаются отдельные особи или сами наблюдения объединены в группы (Bell & Grunwald, 2004; Gillies et al., 2006). Смешанные модели со случайными эффектами стали стандартным подходом к анализу данных из сложных проектов, включая репликацию, повторные измерения или множественные источники вариации.

Смешанные модели – это регрессионные модели, которые включают фиксированные эффекты (где предполагается, что все уровни интересующего эффекта известны и представлены) и случайные эффекты (где уровни эффекта считаются случайными выборками из совокупности значений эффектов). Случайные эффекты могут учитывать отсутствие независимости внутри групп, например выборки внутри отдельных особей, отдельных групп особей, популяций или наблюдений внутри групп (Breslow & Clayton, 1993). Хотя Николас Эбишер с коллегами (Aebischer et al., 1993) впервые предложили использовать случайные эффекты в исследованиях выбора ресурсов, немногие из них включали случайные эффекты в модели выбора ресурсов или распределения видов в целом (см. обзоры Rushton et al., 2004; Guisan & Thuiller, 2005). Разработки обобщенных линейных смешанных моделей распространяют дизайны со случайными эффектами на переменные с биномиальным откликом (Breslow & Clayton, 1993; Bell & Grunwald, 2004; Skrondal & Rabe-Hesketh, 2004) и, таким образом, на моделирование выбора ресурсов (Gillies et al., 2006; Hebblewhite & Merrill, 2008). Более подробно о смешанных моделях изложено у Элэйна Зуура с коллегами (Zuur et al., 2009).

### **1.5. Основные положения функции выбора ресурсов в экологии**

Предпочтение местообитаний практически во всех случаях основано на выборе видом определенных ресурсов, необходимых ему для нормальной жизнедеятельности (Boyce & McDonald, 1999; Franklin, 2009). Согласно Бойсу и МакДональду (Boyce & McDonald, 1999) если мы знаем распределение ресурсов, от которых зависит вид, то распределение и обилие этого вида может быть выражено через **функцию выбора ресурсов (Resource Selection**

**Function, RSF**, Manly et al., 2002). Функции выбора ресурсов все чаще используются для получения информации о важнейших ресурсах, необходимых для управления и сохранения редких, находящихся под угрозой и исчезающих видов в сложных социально-экологических ландшафтах (Nielsen et al., 2002, 2010).

Сама идея SDM/HSM также тесно связана с идеей функции выбора ресурсов, что было отмечено еще Бойсом и его коллегами (Boyce et al., 2002). Предпочтение местообитаний, которое описывает выбор ресурсов животными, тесно связано с количественными методами, разработанными для его оценки (Franklin, 2009). Функция выбора ресурсов объединяет различные типы статистических моделей, которые прогнозируют вероятность использования единицы ресурса, а сами методы RSF в значительной степени пересекаются с методами HSM и SDM (Boyce et al., 2002; Manly et al., 2002; Boyce, 2006; Johnson et al., 2006).

Согласно определению, RSF – это любая функция (например, из статистической модели), которая пропорциональна вероятности использования местообитания (ресурса) организмом (Manly et al., 2002). Единицы, «выбираемые» (предпочитаемые) животными (например, пиксели или ячейки грида), рассматриваются как «ресурсы». RSF включает ряд коэффициентов, которые количественно определяют силу избегания или предпочтения для конкретных ковариат (предикторных переменных) среды обитания. Таким образом, RSF в самом общем виде представляет собой способ обнаружения и измерения степени, в которой ресурс выбирается или избегается животным (Manly et al., 2002).

RSF обычно связывает использованные и доступные ресурсы (ячейки или сайты), т.н. «used/available», или используемые и неиспользуемые ресурсы, т.н. «used/unused», с переменными окружающей среды для прогнозирования использования ресурса видом, предполагая, что вероятность использования прямо пропорциональна значимости ресурсов в исследуемой области (Meyer & Thuiller, 2006). Предикторные переменные, связанные с этими ресурсами, могут быть как непосредственно переменными самого ресурса, так и его ковариатами (Boyce et al., 2002).

RSF может принимать различную форму, начиная от обобщенной линейной модели до таких многомерных методов, как композиционный анализ или коэффициенты предпочтения (selection ratio) (Manly et al., 2002). Самым популярным статистическим инструментом для построения RSF является GLM и ее частный случай в виде логистической регрессии (Meyer & Thuiller, 2006). Этот метод очень часто используется, в том числе, для оценки использования местообитаний бурым медведем (Mace et al., 1999; Duprè et al., 2000; Nielsen et al., 2002; Boyce & Waller, 2003; Ciarniello et al., 2007a; Proctor et al., 2007; Milakovic et al., 2012; Proctor et al., 2015). На сегодняшний день построение RSF все чаще проводится при помощи GLMM, чтобы

учесть пространственно-временную автокорреляцию (Gillies et al., 2006; Hebblewhite & Merrill, 2008; Peters et al., 2015; Denny et al., 2018; Recio et al., 2020; Twynham et al., 2021).

Согласно Манли с коллегами (Manly et al., 2002) общий вид RSF для логистической регрессии в случае дизайна «использования/доступности» может быть записан следующим образом:

$$w(x) = \exp(\beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n + \beta_0)$$

Где  $w(x)$  – это функция выбора ресурсов, а  $\beta_n$  – коэффициенты выбора (предпочтения), основанные на предикторных переменных  $x_n$ . Коэффициенты уравнения представляют вклад каждой переменной в объяснение выбора ресурсов видом относительно случайной доступности. Связь и сила каждой переменной определяется знаком каждого коэффициента (отрицательный или положительный) и силой (значение р-уровня значимости). Значительные отрицательные коэффициенты предполагают избегание, тогда как значимые положительные коэффициенты предполагают предпочтение. При этом сами значения функции представляют относительную вероятность использования видом каждой уникальной комбинации переменных, т.н. баллы RSF или  $RSF_{score}$  (Mace et al., 1999).

Рассмотренный вариант RSF опирается на дизайн «использование/доступность» (used/available). Существует другой вариант функции, где применяется более сложный подход «использование/неиспользование» (used/unused). В этом случае входные данные несут информацию не только об использовании ресурса, но также и о его неиспользовании. Модель, построенная по таким данным, дает уже абсолютные вероятности использования единицы «ресурса» (ячейки грида или пикселя). Такие модели были названы **вероятностными функциями выбора ресурса (Resource Selection Probability Functions, RSPF; Manly et al., 2002)**. Уравнение логистической регрессии в данном случае принимает следующий вид:

$$w(x) = \frac{\exp(\beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n + \beta_0)}{1 + \exp(\beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n + \beta_0)}$$

Концепции экологической ниши и выбора ресурсов схожи – иногда ниша рассматривается в терминах границ гиперпространства, в котором может существовать вид, но эти границы или ограничения просто представляют собой выбор среды обитания в самом широком масштабе – ареал вида. RSF рассматриваются с точки зрения вероятности использования ресурса по отношению к его доступности, то есть выбора мобильными организмами местообитаний. Но кривые реакции видов в гиперпространстве Хатчинсона также предполагают вероятность

использования ресурсов, поэтому концепции на самом деле не так уж и отличаются (Franklin, 2009).

Определение того, какие ресурсы выбираются чаще других, представляет особый интерес, поскольку дает фундаментальную информацию о природе животных и о том, как они удовлетворяют свои потребности в выживании (Manly et al., 2002). Часто предполагается, что вид будет выбирать ресурсы, которые лучше всего удовлетворяют его жизненные потребности, и что ресурсы высокого качества будут выбраны больше, чем ресурсы низкого качества. Доступность различных ресурсов, как правило, неоднородна по своей природе, и использование может меняться по мере изменения доступности. Следовательно, используемые ресурсы следует сравнивать с доступными (или неиспользованными) ресурсами, чтобы сделать правильные выводы относительно их выбора. Когда ресурсы используются непропорционально их доступности, использование считается избирательным.

Использование ресурса определяется его количеством, которое потребляется животным (или популяцией животных) в фиксированный период времени. Доступность ресурса – это количество, доступное животному (или популяции животных) в течение того же периода времени. Можно различать доступность (availability) и обилие (abundance), определяя последнее как количество ресурса в окружающей среде. Хотя выбор (selection) и предпочтение (preference) часто используются в литературе как синонимы, здесь они определяются по-другому: выбор – это процесс, при котором животное выбирает ресурс, а предпочтение – это вероятность того, что ресурс будет выбран, если он будет представлен наравне с другими (Johnson, 1980). Однако следует отметить, что ресурсный элемент может быть очень предпочтительным, но если его трудно найти, то он не может быть использован в больших количествах. И наоборот, если ресурсы, которые менее предпочтительны, являются единственными доступными, то они могут по необходимости составлять значительную долю используемых ресурсов (Petrides, 1975; White & Garrott, 1990).

Причины, по которым тот или иной ресурс выбирается или избегается, напрямую не раскрываются при оценке степени предпочтения или избегания. Например, невозможно быть уверенным в том, что какой-либо ресурс непригоден только потому, что он редко используется. Возможно это так, но располагая только данными о наличии ресурса и его использовании точно утверждать это невозможно. Однако если мы узнаем, что существует выбор в пользу какого-то ресурса, тогда это отправная точка для дальнейшего углубленного изучения (Petrides, 1975).

Чаще всего такие исследования касаются выбора корма или местообитания. Выбор пищи может осуществляться среди различных видов добычи или среди ее размеров, пола, возраста, цвета, формы, компонентов и т.д. Выбор местообитания может осуществляться среди различных категорий дискретных местообитаний (например, открытое поле, лес, скальник,

болото, озеро) или среди непрерывного набора атрибутов среды обитания, таких как проективное покрытие кустарников, расстояние до воды, высота леса и т.д. Таким образом, наблюдаемые переменные могут быть дискретным, непрерывным или некоторым их сочетанием.

Область применения RSF может быть очень обширна, начиная от оценок влияния антропогенной активности на диких животных и оценки кормовой емкости местообитаний до популяционных исследований и оценок численности отдельных группировок (Manly et al., 2002). Нам больше всего интересуют ситуации, в которых исследования выбора ресурсов играют наиболее важную роль, включая оценку индексов пригодности местообитаний (HSI).

Модель RSF можно представить как форму индекса пригодности местообитания (HSI; US Fish and Wildlife Service, 1981), но в отличие от него, она всегда основана на статистической модели. Некоторые модели HSI создаются с использованием мнения экспертов и других подходов, не связанных напрямую со статистической оценкой, тогда как модели RSF всегда оцениваются непосредственно на основе эмпирических данных.

Модели выбора ресурсов все чаще используются для получения информации о важнейших ресурсах, необходимых для управления и сохранения редких, находящихся под угрозой и исчезающих видов в сложных социально-экологических ландшафтах (Nielsen et al., 2002). Хотя раньше вероятностные свойства для прогнозирования встречаемости таких моделей подвергались сомнению (Keating & Cherry, 2004), сегодня они обеспечивают объективную и пояснительную основу для оценки выбора и качества местообитаний в разных масштабах в пределах отдельных особей или целых популяций (Nielsen et al., 2002; Lyons et al., 2003; Mosnier et al., 2008; Hiller et al., 2015; Duquette et al., 2017; Lone et al., 2018; Bai et al., 2020).

### **1.6. Концепция моделирования пригодности местообитаний бурого медведя**

Крупные животные нуждаются в достаточно больших территориях, обеспечивающих их жизненные потребности. Такие территории, как правило, представлены богатым по разнообразию комплексом биотопов, имеющих дифференцированное значение для разных видов. Знание особенностей размещения конкретного вида на участке местности, а также значение комплекса экологических условий для его благополучия являются ключевым моментом в стратегии сохранения популяции. В связи с этим разработке моделей пригодности местообитаний для крупных млекопитающих уделяется большое внимание (Hirzel & Le Lay, 2008).

Базовые требования вида могут быть условно определены как пищевые, защитные и репродуктивные (Pausas et al., 1995). Когда мы используем те или иные переменные окружающей среды, мы предполагаем наличие корреляции между ними и основными

требованиями вида (Corsi et al., 2000). Бурый медведь, являясь генералистом и обладая значительным по площади участком обитания, имеет множественные связи со средой, что определяет высокие требования к данным, характеризующим его пространственное размещение, необходимым для адекватной интерпретации взаимодействий вида с окружающим пространством (Corsi et al., 2000).

HS-модели для медведей (гризли и барибала *Ursus americanus*, Pallas, 1780) долгое время строились без пространственной организации данных (Mitchell et al., 2002). Одни из самых первых исследований местообитаний бурого медведя с применением ДДЗЗ, а именно мультиспектральных космических снимков были проведены в рамках проектов по исследованию гризли долины Йеллоустоун (США) при тесном сотрудничестве с NASA (Varney et al., 1974). Одной из первых работ с использованием ГИС в данной области по барибалу было исследование Пауэлла с коллегами (Powell et al., 1997). Дешифрирование космоснимков позволяет идентифицировать многие значимые местообитания медведя, но далеко не все. Так, космоснимки пока не способны различать отдельные виды травянистых растений, которые важны для медведя или даже крупные участки ягодников, которые находятся под пологом леса. В таких ситуациях приходится проводить полевые геоботанические описания и с определенной долей погрешности интерполировать результаты об обилии видов на другие участки со схожими условиями, распознаваемые по снимкам (Varney et al., 1974).

Бурый медведь – это крупный эврифаг, который населяет большое разнообразие местообитаний. Среди специалистов распространено мнение, что такого крупного хищника, индивидуальный участок которого может занимать от 1400 до 160 000 га, следует рассматривать как животное целого ландшафта, а не конкретного местообитания (Harris & Kangas, 1998; Schoen, 1990; Schoen et al., 1994; Nielsen et al., 2002).

На сегодняшний день выполнено достаточное количество работ по моделированию пригодности местообитания бурого медведя на всем протяжении его ареала за исключением России. В США и Канаде такие исследования являются традиционными и проводятся с 1980-х годов (Schoen et al., 1994; Mace et al., 1996; Mitchell et al., 2002; Nielsen et al., 2002; Turney & Roberts, 2004). Особое развитие в этих странах получили именно RSF-модели, как наиболее прикладные и пригодные для исследования популяций на локальном уровне. Так, для США такие модели построены во всех штатах Северо-Запада: Аляска (Goldstein et al., 2010), Вашингтон (Lyons et al., 2016), Айдахо (Boyce & Waller, 2003) и Монтана (Mace et al., 1996, 1999). Для Канады RSF-модели построены для провинций Альберта (Nielsen et al., 2002, 2003; Chetkiewicz & Boyce, 2009; Denny et al., 2018) и Британская Колумбия (Ciarniello et al., 2003, 2007a, 2007b; Proctor et al., 2007; Milakovic et al., 2012). Отдельные исследования были выполнены для общего региона, включающего указанные территории (Proctor et al., 2015).

Большинство RSF-моделей для медведей построено по данным телеметрии (Nielsen et al., 2003; Proctor et al., 2015; Pop et al., 2018). Модели RSF построены также и для многих других видов медведей (Lyons et al., 2003; Mosnier et al., 2008; Hiller et al., 2015; Duquette et al., 2017; Lone et al., 2017; Bai et al., 2020).

Помимо Северной Америки HS-моделирование для бурого медведя также широко развито в Восточной Европе (Kusak & Huber, 1998; Jerina et al., 2003; Fernández et al., 2012), а также в Пиренеях (Piédallu et al., 2017), Кантабрийских горах (Penteriani et al., 2019; Zarzo-Arias et al., 2019), Апеннингах (Maiorano et al., 2015), Альпах (Peters et al., 2015), странах Ближнего Востока (Farashi et al., 2016) и Центральной Азии (Su et al., 2018).

Интересно отметить, что самая первая работа по разработке модели пригодности местообитаний в России была выполнена именно по бурому медведю и с использованием экспертной оценки (Егоров и др., 2006). Таким образом, она может быть отнесена ко второй исторической фазе SDM-исследований (Guisan & Thuiller, 2005).

Широкое разнообразие пищевых связей со средой делает моделирование пригодности местообитаний медведя затруднительным, ведь в каждый конкретный сезон года при всем многообразии пригодных местообитаний медведи будут использовать лишь некоторые из них (Turney & Roberts, 2004; Munro et al., 2006). При этом сезонное распределение медведей по территории зависит, в первую очередь, от пищевых ресурсов, но оно во многом определяется полом, возрастом и социальным статусом животных (Turney & Roberts, 2004). В то же время значение некоторых местообитаний может быть значительно выше, поскольку они привлекают к себе множество медведей (обильно плодоносящие ягодники, нерестовые реки и т.п.) либо это места с жизненно-важными характеристиками (типы почв, пригодные для рытья берлог, склоны определенной экспозиции и т.п.; Turney & Roberts, 2004). В то же время дорожная сеть практически полностью избегается медведями и в некоторых случаях используется только для перемещений (McLellan & Shackleton, 1988; Mattson, 1990; Mace et al., 1996).

Как правило, при моделировании пригодности местообитаний происходит определение значений ряда показателей, которые отражают наиболее важные и в то же время потенциально ограниченные ресурсы медведей. Эти показатели отражают отношение распределения критически важных ресурсов к благополучию медведя.

Пригодность местообитания бурого медведя определяется следующими критериями: пищевой значимостью, защищенностью (ремизностью), берложной значимостью, репродуктивной значимостью и антропогенным влиянием (Kusak & Huber, 1998; Mitchell et al., 2002). Антропогенное влияние играет большую роль для популяций медведя Западной, Центральной и Восточной Европы (Peters et al., 2015; Fernández et al., 2012), где удаленность от антропогенных территорий и защищенность в виде лесного покрова часто выступает ведущими

факторами. В своей работе мы рассматриваем лишь период бодрствования вида. Поэтому берложная значимость нами не учитывается. Поскольку территория исследований на 80% покрыта слабо фрагментированными лесами, а человеческая деятельность выражена слабо, критерии защищенности и антропогенного влияния не являются первостепенными. В результате именно пищевая значимость выступает решающим критерием при выборе медведем местообитаний.

В самых общих чертах, оптимальные местообитания для бурого медведя в умеренной зоне представляют собой участки мозаичных лесов ранней стадии спелости и естественные открытые пространства вдали от дорог, но поблизости от леса для обеспечения укрытий (Milakovic et al., 2012). Известно, что потеря таких местообитаний может привести к снижению численности популяций (McLellan & Hovey, 2001).

Известно, что наиболее целесообразно представлять модель пригодности местообитаний бурого медведя, опираясь на модели пищевых предпочтений и использования пищевых ресурсов, которые подкреплены картами привлекательности по сезонам года, отражающими значения основных кормов, местообитаний и активности их посещений (Nielsen et al., 2003; Munro et al., 2006). Карты, полученные в рамках подобного подхода, позволяют еще глубже и полнее изучить нужды и требования медведей. Уже достаточно давно ученые отметили, что размещение бурого медведя определяется, главным образом, его потребностями в питании или как писал об этом П. Б. Юргенсон: «Питание почти всегда оказывается решающим фактором в экологии» (Юргенсон, Юргенсон, 1951). Иными словами, можно сказать, что ниша «местообитания» медведя определяется в большей степени его трофической нишей.

Среди всего многообразия HSM для бурого медведя следует немного подробнее остановиться именно на функциях выбора ресурсов. Как уже было отмечено ранее, с их помощью выполнено множество исследований по выявлению предпочтений и использованию местообитаний для различных популяций бурого медведя Европы (Peters et al., 2015; Pop et al., 2018; Recio et al., 2020; Twynham et al., 2021), США (Mace et al., 1999; Boyce & Waller, 2003; Goldstein et al., 2010; Proctor et al., 2015; Lyons et al., 2016) и Канады (Nielsen et al., 2002, 2003; Ciarniello et al., 2007a, 2007b; Proctor et al., 2007; Chetkiewicz & Boyce, 2009; Nielsen et al., 2010; Milakovic et al., 2012). На основе моделей RSF проводится поиск экологических коридоров во фрагментированных местообитаниях медведей (Chetkiewicz & Boyce, 2009; Peters et al., 2015), а также делаются прогнозы на новые территории (Mace et al., 1999; Boyce & Waller, 2003). С помощью RSF разрабатываются стратегии управления и сохранения популяций медведей и строятся менеджмент-планы (Waller & Mace, 1997; Ciarniello et al., 2003; Proctor et al., 2007; Lyons et al., 2016). В последние годы HSM в целом и RSF в частности все чаще используются для выяснения предпочтения медведей к пищевым (Nielsen et al., 2010; Roberts et al., 2014;

Mateo-Sánchez et al., 2015; Denny et al., 2018; McClelland et al., 2020) и защитным ресурсам (Goldstein et al., 2010; Hodder et al., 2014; Mateo-Sánchez et al., 2015), а также влиянии на отдельные популяции климатических изменений (Roberts et al., 2014; Berman et al., 2019; Penteriani et al., 2019). В то же время подобные исследования для медведя в России полностью отсутствуют.

RSF широко применяются для создания менеджмент-планов по сохранению и управлению популяциями медведей в США и Канаде (Mace & Waller, 1997; Ciarniello et al., 2003; Proctor et al., 2007; Lyons et al., 2016). На Аляске бурый медведь входит в число так называемых видов-индикаторов земельного менеджмента (management indicator species, MIS), что обязывает строить модели пригодности местообитаний при принятии земельных и лесных менеджмент планов с целью оценки возможных негативных эффектов на состояние популяции (Schoen et al., 1994). В Канаде ситуация очень похожая. Бурый медведь внесен в список уязвимых видов (голубой список) еще в 1991 г. К примеру, в провинции Британская Колумбия это обязывает лесозаготовительные компании и недропользователей учитывать сохранность популяций таких видов, без чего они не могут получить лицензию на свою деятельность согласно Лесохозяйственному кодексу Британской Колумбии (B.C. Forest Practices Code). Без предварительных исследований пригодности местообитаний и прогнозирования их фрагментации и ущерба местным популяциям медведей не проводится ни одно лесотехническое мероприятие, включая любые рубки и разработку полезных ископаемых (Ciarniello et al., 2003). При этом часть работ основана на экспертной оценке и полевых данных (Ciarniello et al., 2003), а некоторые на экспертной оценке и литературных данных без полевых обследований (Kusak & Huber, 1998). Тем не менее, большинство использует комплексный подход, полагаясь на собственные полевые данные (Mitchell et al., 2002).

### **1.7. Подходы к моделированию пригодности местообитаний бурого медведя**

Скот Нильсен с коллегами (Nielsen et al., 2003) сформулировали два основных подхода к моделированию пригодности местообитаний бурого медведя на примере гризли в национальном парке Джаспер (Альберта, Канада): 1) «восходящий пищевой» (bottom-up food approach) (Kansas & Riddell, 1995; Mattson et al., 1999); и 2) «нисходящий дистанционный» (a top-down remote-sensing approach) (Mace et al., 1996; Mace et al., 1999; Boyce & Waller, 2003; Nielsen et al., 2002).

Первый подход основан на использовании пищевого потенциала местообитаний медведя, который измеряется по данным о распространении и обилии основных пищевых ресурсов (в основном растительных) и их значении в течение периодов года (Kansas & Riddell, 1995). Его итогом является построение так называемой «habitat-effectiveness model». Несмотря на то, что

этот подход долгое время был основой для построения менеджмент-планов для гризли в США, в последствии было доказано, что такие модели довольно слабо предсказывают распределение медведей (Nielsen et al., 2002).

Второй подход основан на использовании данных ДЗЗ и их производных (результатах классификации растительности и вегетационных индексах) в сочетании с данными о распределении медведей (чаще всего по телеметрии) и моделировании пригодности местообитаний (Manly et al., 2002). Основываясь на ГИС, удается строить не только модели, но и карты пригодности местообитаний и распределения медведей для больших территорий. В то же время такой подход требует большого объема данных местоположений медведей в пространстве для тренировки (обучения) модели. Более того, нет никаких оснований полагать, что выбранный экстенд и разрешение (как пространственное, так и временное), которые задают ДДЗ и ГИС, действительно отражают выбор животными местообитаний или просто подходят для изучаемого вида (Nielsen et al., 2003).

Согласно Нильсену (Nielsen et al., 2003), выше обозначенные подходы накладывают четыре основных допущения при разработке и тестировании «кормовых» моделей при их сравнении с моделями по данным ДЗЗ: 1) наиболее влиятельным фактором, определяющим выбор медведем местообитаний, является кормовой ресурс; 2) подавляющая часть пищевых потребностей медведя удовлетворяется за счет растительных кормов; 3) наличие/отсутствие корма является достаточным для прогнозирования пригодности местообитаний, даже если характеристики продуктивности и пищевой значимости выглядят более логичными и уместными (Mattson et al., 1999); и 4) месячные временные интервалы (шкала, в которой представлены индексы кормовой важности) находятся в достаточном временном разрешении, чтобы охватить фенологическое развитие и использование кормов для медведей.

В связи с этим, Скот Нильсен с коллегами (Nielsen et al., 2003) предложили три основных направления моделирования пригодности местообитаний бурого медведя. Первое направление основано исключительно на данных ДЗЗ и относится ко второму подходу. Оно получило название «карта пригодности местообитаний по данным ДЗЗ» (Remote sensing habitat map). Предикторными переменными здесь выступают типы растительности (ландшафтного покрова), полученные по результатам классификации сцен космоснимков, а также производные этих снимков в виде ВИ (Рис. 1.7.1). На сегодняшний день такое направление является абсолютным доминантом в HSM большинства видов, в том числе бурого медведя во всем мире (Ciarniello et al., 2003, 2007a; Chetkiewicz & Boyce, 2009; Nielsen et al., 2010; Milakovic et al., 2012; Proctor et al., 2015).

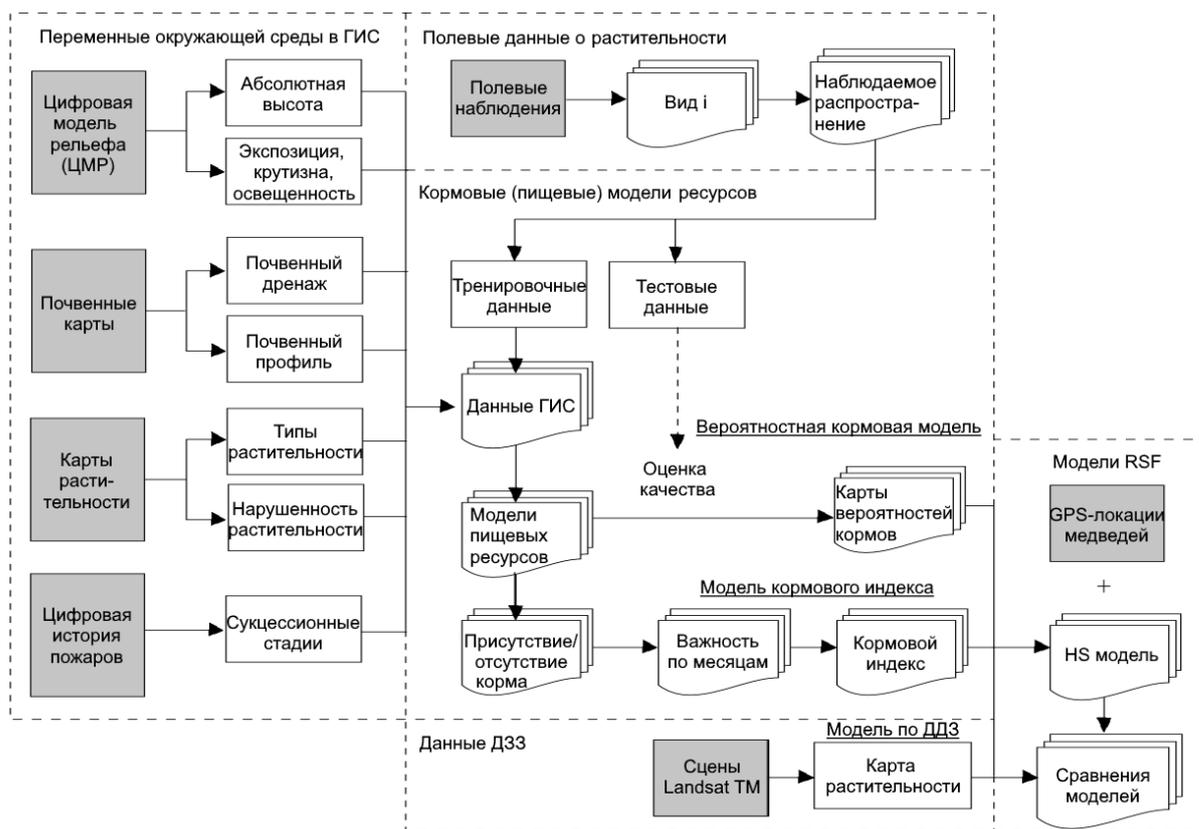


Рисунок 1.7.1 – Блок-схема этапов моделирования для трех различных направлений, изображающая предикторные переменные, подходы к моделированию пищевых ресурсов и сравнение между собой трех полученных RSF. По Nielsen et al. (2003).

Вторым направлением является так называемые «модели кормового индекса» (Food-Index models), которые относятся к первому подходу. Они строятся на основе данных пробных площадей и геоботанических описаний, по которым определяются распространение и обилие основных растительных пищевых ресурсов медведя. По этим данным строятся модели для каждого вида растений. В качестве предикторов обычно берутся переменные рельефа, типология растительности, почвы и сукцессионные стадии (Nielsen et al., 2003) (Рис. 1.7.1).

После построения карт выбирается порог, по которому они классифицируются на две категории (присутствия и отсутствия корма). Затем для каждого месяца (сезона) всем пикселям присваивается значение пищевой важности для каждого отдельного корма. Эти значения находятся в диапазоне от сезонных «критически-важных» кормов (значение 10) до фенологически недоступных или просто не используемых кормов (значение 0). Для каждого пикселя значения пищевой значимости суммируются по видам корма для каждого месяца (сезона), чтобы получить итоговые ежемесячные значения кормового индекса. Окончательные кормовые индексы переводятся в шкалу (на основе максимального месячного значения) в диапазоне от 0 (низкая важность) до 1 (высокая важность), чтобы соответствовать существующим моделям индекса пригодности местообитания (Nielsen et al., 2003) (Рис. 1.7.1).

Третье направление было названо «вероятностными кормовыми моделями» (Food-probability models). В качестве альтернативы предыдущим моделям кормового индекса, которые предполагают конкретное значение важности для каждой комбинации «вид корма/месяц» и предполагают, что соответствующее значение порога вероятности для прогноза было выбрано правильно, вероятностные кормовые модели сохраняют исходную функцию вероятности (от 0 до 1) для каждого вида растений. Затем эти модели для каждого вида кормовых растений используются в качестве предикторных переменных для построения модели пригодности местообитаний медведя (Nielsen et al., 2003). Именно такие модели являются RSF в чистом виде, поскольку напрямую отражают выбор конкретных ресурсов (Рис. 1.7.1).

Таким образом, все три направления являются лишь вариантами подготовки предикторных переменных, т.н. «моделей местообитаний» (Habitat model по Nielsen et al. (2003)), на основе которых строится итоговая RSF-модель для медведя.

По данным того же исследования Скота Нильсена, модели кормового индекса обладают наименьшей прогностической способностью, тогда как модели по ДДЗ и кормовые вероятностные модели предсказывают присутствие медведей намного лучше. При этом, модель по ДДЗ оказалась лучше только для двух месяцев (апрель и июль), тогда как вероятностная кормовая модель была лучшей во всех остальных месяцах (май-октябрь). Таким образом, есть основания считать, что наиболее удачным подходом при моделировании пригодности местообитаний бурого медведя является применение в качестве модели местообитаний вероятностной кормовой модели (Nielsen et al., 2003).

Впрочем, плохая предсказательная сила моделей кормового индекса в случае работы Нильсена не указывает на ее бесполезность. Как заключают сами авторы, это может быть обусловлено как выбором неподходящих пороговых значений для классификации карт растительных кормов, так и ошибками в расчетах индексов кормовой важности (Kansas & Riddell, 1995), на которые они опирались (Nielsen et al., 2003).

Для более точного и обоснованного понимания предпочтения медведем тех или иных пищевых ресурсов необходимо использование механистического подхода для описания его отношений с пищевыми объектами и их влияния на «здоровье» популяции. Понимание таких взаимосвязей будет способствовать лучшему использованию моделей пригодности местообитаний для планирования охранных мероприятий и управления. Мы полностью согласны с мнением Нильсена и его коллег, что включение непосредственных кормовых моделей, особенно в фенологических масштабах, является важным шагом в моделировании пригодности местообитаний бурого медведя. Такие прямые градиенты ресурсов более точно соответствуют ресурсам, воспринимаемым и используемым животным (Nielsen et al., 2003).

### 1.8. Общие представления о реальной функции выбора ресурсов бурого медведя

В своей работе мы следуем подходу к RSF и HSM, изложенному в работах Скота Нильсена и его коллег (Nielsen et al., 2003, 2004; 2010, 2016; Roberts et al., 2014; McClelland et al., 2020). В общем виде этот подход основан на предположении, что как восходящие (обилие пищевых ресурсов), так и нисходящие (угрозы со стороны человека) факторы регулируют или ограничивают популяции бурых медведей, влияя как на благополучие отдельных особей (например, их массу тела), так и благополучие всей популяции (численность, плодовитость и выживаемость) (Naves et al., 2003; Nielsen et al., 2010, 2016). На территории наших исследований прямые угрозы со стороны человека выражены минимально, поскольку большая ее часть имеет охранный статус, а посещение местности людьми незначительно. По этой причине в данной работе мы рассматриваем лишь восходящие факторы и формулируем наши модели как «diet-based habitat model» (по Nielsen et al., 2010), т.е. основывая их на прямых пищевых ресурсах и сезонной динамике их потребления. Кроме этого, также установлено, что очень часто именно восходящие факторы имеют большее значение на состояние популяции медведей (Nielsen et al., 2016). Используя сочетание кормовых SDM и основанных на них RSF-моделях бурого медведя, эти авторы доказали, что сезонное распространение пищевых ресурсов предсказывает активность и распределение бурого медведя (Nielsen et al., 2010). Успех жизнеспособности популяции, который определяется плотностью особей, успехом размножения, долголетием, размерами тела, скоростью роста и набора массы зависит от баланса макронутриентов (белков, жиров и углеводов), эффективное сочетание которых медведи регулируют самостоятельно (Coogan et al., 2014). В связи с этим именно распространение и обилие пищевых ресурсов определяют в конечном итоге пригодные местообитания медведя. Как заключил Шон Куган с коллегами, пищевой генерализм обеспечивает большое разнообразие местообитаний, которое медведь может заселять (Coogan et al., 2018).

Еще в одной из первых работ по RSF утверждалось, что она будет отражать реальный выбор ресурсов лишь в том случае, если основана на точном распределении ресурсов, от которых зависят организмы (Boyce & McDonald, 1999). Именно эту трактовку мы выбрали отправной точкой для формулировки идеи *реальной функции выбора ресурсов* (real RSF, RRSF). Несмотря на широкое развитие таких взглядов во многих работах Скота Нильсена и его коллег, принятой концепции RRSF на сегодняшний день пока еще не сложилось. По нашему мнению, такая функция должна включать в себя ряд обязательных условий, которые подробнее рассматриваются далее.

## Прямые ресурсные предикторные переменные

На сегодняшний день подавляющее большинство RSF-моделей для бурых медведей построены на основе переменных окружающей среды, полученных с помощью ДДЗ, т.е. на основе второго подхода согласно Nielsen et al. (2003) (Moe et al., 2007; Goldstein et al., 2010; Peters et al., 2015). RSF-модели для бурого медведя все еще довольно редко включают пищевые ресурсы в качестве объясняющих переменных, несмотря на то, что вероятностные кормовые модели часто объясняют предпочтения медведя более эффективно, чем модели, ориентированные на местообитания (Denny et al., 2018).

Как справедливо указывали Скот Нилсен с коллегами (Nielsen et al., 2010) большинство RSF-моделей для бурого медведя отражают доступные пищевые и защитные ресурсы косвенным образом через легкодоступные суррогаты ресурсных предикторов. Чаще всего они выражаются через орографические, экологические, ландшафтные и антропогенные свойства окружающей среды, но не представляют сами ресурсы напрямую (например, Ciarniello et al., 2003, 2007a; Wiegand et al., 2008; Chetkiewicz & Boyce, 2009; Graves et al., 2011; Milakovic et al., 2012; Peters et al., 2015; Proctor et al., 2015; Recio et al., 2020 и др.). В то же время неоднократно отмечалось, что предпочтительнее строить HSM/RSF именно на прямых или ресурсных переменных среды (Austin, 2002; Mellert et al., 2011). Согласно классификации предикторов Гизана с коллегами (Guisan et al., 2017), такие переменные также называются проксимальными (т.е. ближайшими по своему влиянию на вид) в отличие от косвенных (дистальных). Среди проксимальных предикторов эти авторы также выделяли ресурсы (т.е. те, которые могут потребляться организмом) наряду с регуляторами (лимитирующими факторами, например, температура) и возмущениями (антропогенными или естественными) (Guisan et al., 2017).

Скотт Нилсен с коллегами (Nielsen et al., 2010) утверждали, что ковариаты окружающей среды, описывающие предпочтение местообитаний, должны напрямую отражать факторы, влияющие на выживание (предполагаемый риск), воспроизводство или рост (обилие пищевых ресурсов), чтобы обеспечить связь с популяционными процессами. Мунро с коллегами (Munro et al., 2006) сделали вывод, что модели пищевых ресурсов необходимы для более глубокого понимания нужд медведя и его связей с местообитаниями. Антуан Гизан с коллегами рекомендовали использование именно проксимальных переменных при построении HSM (Guisan et al., 2017). Согласно «золотому» стандарту моделирования, предложенному Арауджо с коллегами (Araújo et al., 2019), также необходимо использование проксимальных предикторов. Использование косвенных переменных может привести к неправильному пониманию предпочтения и использования видом местообитаний, что в свою очередь может негативно повлиять на решения по управлению или охране популяции в целом (Nielsen et al., 2010). Таким образом, для построения эффективной системы управления и сохранения

популяций бурого медведя и создания программы предотвращения конфликтов с человеком необходимо использовать модели на предикторах, отражающих его непосредственные ресурсы (пищевые, защитные, репродуктивные).

Небольшое число RSF-моделей, построенных по прямым ресурсам, связано с тем, что далеко не все требуемые ресурсы доступны в виде рассчитанных пространственных данных. Как правило, каждый вид обладает потребностями в своем уникальном наборе ресурсов, пространственное отражение которых требует дополнительных специальных исследований.

### **Точки использования ресурсов**

В большинстве исследований крупных хищников в качестве точек достоверного присутствия вида выбирают различные следы жизнедеятельности (отпечатки лап, экскременты, поеди, визуальные встречи и т.п.; Zajec et al., 2005; Xuezhhi et al., 2008; Qi et al., 2009; Fernández et al., 2012; Martin et al., 2012), только визуальные встречи (Traill & Bigalke, 2007; Pettorelli et al., 2009), регистрации с фотоловушек (Nazeri et al., 2014; Caruso et al., 2015), сочетание следов жизнедеятельности с данными телеметрии (Mertzanis et al., 2008; Falcucci et al., 2009) или только данные телеметрии (Unger et al., 2008). Некоторые работы основываются на неинвазивных генетических пробах (Milanesi et al., 2015). Такая практика сбора данных о присутствии повсеместно используется в HS-исследованиях по бурому медведю (Posillico et al., 2004; Martin et al., 2012; Mateo-Sánchez et al., 2014; van Gils et al., 2014; Peters et al., 2015; Farashi et al., 2016; Mateo-Sánchez et al., 2015; Piédallu et al., 2017; Penteriani et al., 2019; Su et al., 2018 и др.). Часто это делает выводы об использовании местообитаний или ресурсов не всегда реалистичными, ведь наличие следов, визуальных встреч или экскрементов не отражают значимость местообитаний, кроме как пригодных для перемещений или дефекации. Результаты таких моделей не дают четкого ответа о пищевой или защитной значимости местообитаний, и, следовательно, по ним трудно построить настоящие RSF.

Немногие авторы поднимают эту тему. Так, на это указывали Скот Нильсен с коллегами, отмечая, что в RSF очень часто игнорируется поведение животных, что приводит хоть и к прогнозным моделям, но не отражающим критических требований вида к местообитаниям (Nielsen et al., 2010). Эти авторы приводили в качестве примера лежки медведя, справедливо указывая, что местообитания, где медведи останавливаются на отдых, часто отличаются от местообитаний, где медведи добывают себе пищу. При этом нет каких-либо оснований полагать, что местообитания, пригодные для лежек, могут иметь то же лимитирующее значение для популяций медведя (регулируют ее численность, темпы роста т.п.), что и кормовые станции. Авторы оправданно делают вывод, что включение таких точек в модель RSF ослабит ее объяснительную силу, несмотря на возможное сохранение предсказательной точности.

Разделение точек присутствия медведя по активностям (питание, перемещение, отдых, берлоги и т.п.) уже было предпринято некоторыми исследователями ранее (Munro et al., 2006; Ciarniello et al., 2007a), но не было реализовано в виде отдельных RSF-моделей.

Поскольку целью нашей работы являлось в первую очередь, моделирование пригодности местообитаний вида, использование всех вышеуказанных категорий точек встреч могло бы сильно исказить итоговый результат. Так, любые встречи отпечатков лап, троп и экскрементов отражают лишь использование видом местообитания, как транзитного коридора, через которое он перемещается. Такая информация не несет в себе смысла именно о пригодности самих местообитаний, потому что в плане перемещений вся исследуемая территория пригодна для медведя (за исключением населенных пунктов). Некоторые авторы используют в качестве точек встреч экскременты медведя, интерпретируя результаты моделирования именно как пригодности местообитаний (Posillico et al., 2004; Farashi et al., 2016), другие используют различные точки встреч, но также включают экскременты (Fernández et al., 2012; van Gils et al., 2014). На наш взгляд, это не совсем корректно, потому что по нашим данным пространственное нахождение экскремента не всегда связано с источником пищи (Огурцов, 2018), т.е. с использованием местообитания. Кроме этого, как уже было сказано выше, такой способ отбора проб повышает долю ложных присутствий, т.е. регистрации присутствия вида в непригодном или малопригодном местообитании (см. подраздел 1.3.3).

В связи с этим нами был сформулирован подход, который отражает именно пригодность местообитаний и включает только те точки встреч, которые имели отношение к использованию местообитания видом: любые проявления пищевой деятельности (поеди, жировочные тропы и т.п.), лежки, посещение водоемов и т.п. Здесь мы подчеркиваем различия в понятиях SDM и HSM с позиции данных о присутствии вида. Чаще всего использование видом местообитания, так или иначе, связано с использованием его ресурсов. Например, в местообитании «материковый луг» бурый медведь потребляет пищевой ресурс «снуть», а местообитание «старовозрастный ельник» он использует в качестве защитной станции для устройства берлоги.

### **Анализ схемы построения модели на основе данных «использование/неиспользование»**

Выбор дизайна исследований при моделировании с помощью логистической регрессии является очень важным (Keating & Cherry, 2004). Известно, что методы «присутствия/отсутствия» позволяют строить более надежные модели, чем методы только с присутствием. При этом многие авторы, применяя данные «присутствия/отсутствия» для построения RSF бурого медведя, используют фоновые данные, которые, по сути, не могут расцениваться даже как псевдо-отсутствия, потому что отражают средние условия окружающей среды (фона), а не условия, при которых вид предположительно отсутствует или не использует

местообитание/ресурс (например, Barbet-Massin et al., 2012; Mateo-Sánchez et al., 2014, 2016; Penteriani et al., 2019; Hagani et al., 2021). В этом случае интерпретация и применение таких моделей в пространстве/времени является ограниченным (Johnson et al., 2006).

Любые дискриминационные подходы к моделированию, которые могут быть применены для бинарных или категориальных данных, такие как логистическая регрессия, GAM или деревья решений, могут быть применены к данным только о присутствии при условии, что данные об отсутствии/доступности сформированы соответствующим образом (Franklin, 2009). Однако, когда данные об отсутствии (неиспользовании) недоступны, то подходящей концептуальной структурой является противопоставление используемых и доступных ячеек, где последние могут быть основаны на включении всех имеющихся ячеек или только их репрезентативной случайной выборки (Boyce et al., 2002).

Дизайн «использование/доступность» (used/available) часто применяется при исследовании предпочтений местообитаний бурым медведем на основе данных телеметрии (Mace et al., 1999; Boyce et al., 2002; Manly et al., 2002; Boyce & Waller, 2003; Nielsen et al., 2003; Nielsen et al., 2006; Milakovic et al., 2012; Chetkiewicz & Boyce, 2009; Peters et al., 2015; Proctor et al., 2015; Denny et al., 2018; Pop et al., 2018; McClelland et al., 2020; Recio et al., 2020). При этом дизайн «использование/неиспользование» (used/unused), который, по сути, является подходом «присутствия/отсутствия» (presence/absence), используется очень редко (например, Street et al., 2017) из-за частой невозможности собрать надежные данные о неиспользовании/отсутствии (Hirzel et al., 2002; Johnson et al., 2006; Recio et al., 2020).

Ограниченное применение в построении RSF подхода «использование/неиспользование» вызвано асимметрией ошибок, что означает, что точки использования известны с уверенностью, а точки неиспользования – нет, и могут быть использованы видом при более интенсивном или более длительном сборе данных (Johnson et al., 2006). По этой причине, а также массовой доступности телеметрических исследований, практически все известные RSF-модели для бурого медведя построены с помощью подхода «использование/доступность». Такое одностороннее применение RSF для медведя связано также с тем, что в подавляющем большинстве работ входными данными являются точки присутствия медведя в пространстве, а не точки использования местообитания. Это вполне логично, ведь только такие данные являются массовыми, относительно легкодоступными и не требующими большого времени на их сбор. При таком подходе медведи потенциально могут быть зарегистрированы в любом месте в пределах их участка обитания, а противопоставление строится между всеми доступными ячейками и теми, которые они используют чаще (Pearce & Boyce, 2006). В этом случае дизайн «использование/доступность» является единственным логичным выбором при построении RSF.

Действительно, для такого вида-генералиста, как бурый медведь, получить достаточный объем данных о неиспользовании может быть очень проблематичным. В то же время, не имея данных телеметрии, дизайн «использование/доступность» на локальном уровне может выглядеть несколько сомнительным. Учитывая эвристичность и экологическую пластичность вида, точки доступности могут быть распределены по всей территории исследований, что сводит построение RSF к типичной «presence/background» модели. Согласно Пирсу и Бойсу (Pearce & Boyce, 2006) дизайн «использование/доступность» подразумевает потенциальную возможность использования видом ресурса в пределах определенного участка, но при этом некоторые ресурсы используются чаще/интенсивнее. Этот подход был бы подходящим при использовании точек присутствия. В этом случае вся территория исследований, так или иначе, доступна для присутствия бурого медведя. Но в нашем случае мы используем именно точки использования видом ресурса, которые строго ограничены в пространстве. С пищевой точки зрения далеко не вся территория исследования является доступной для медведя, поэтому дизайн «использование/доступность» в данном случае не может быть использован.

Если в качестве входных данных принять не присутствия медведя, а использования им местообитаний или ресурсов, то общая картина сильно изменится. Медведь может потенциально присутствовать в любой ячейке своего участка обитания, но он не может потенциально использовать любую ячейку этого же участка. Присутствие такого крупного животного на локальном уровне ограничивается в основном физическими барьерами или антропогенным влиянием, в то время как использование местообитания ограничивается свойствами самого местообитания и его пригодностью для медведя, а использование ресурса определяется наличием и обилием этого ресурса. В этом случае все ячейки могут быть разбиты на две категории: те, что используются зверем (в разной степени) и те, что нет.

В случае дизайна «использование/неиспользование» (used/unused) мы хотим противопоставить точки, где было задокументировано использование медведем ресурса с теми, где ресурс не использовался (Pearce & Boyce, 2006) или его использование крайне маловероятно. Применяя этот подход, мы переходим в категорию RSPF (Boyce & McDonald, 1999), значения которой указывают на вероятность использования местообитания/пространства, в то время как значения RSF лишь пропорциональны этой вероятности (Boyce & McDonald, 1999). В то же время многие авторы, определяя свои модели как RSPF, используют все те же данные дизайна «использование/доступность», чем вносят путаницу в смысловое отличие RSF от RSPF (например, Wynn-Grant et al., 2018; Hagani et al., 2021).

Учитывая, что для построения RSPF применяются данные дизайна «использование/неиспользование», согласно Boyce & McDonald (1999), встречаются работы, где рассчитывается вероятность использования (т.е. RSPF), но при этом применяются данные

дизайна «использование/доступность», где результатом является RSF, а  $w$  отражает лишь относительные вероятности использования (Boyce & McDonald, 1999). Эта путаница во многом происходит потому, что различия между подходами «присутствие/псевдо-отсутствие» и «присутствие/фон» не всегда удается четко определить, а на практике оба подхода часто используют один и тот же дизайн исследования (Pearce & Boyce, 2006).

К примеру, в одной работе (Wynn-Grant et al., 2018) отмечается, что применяются точки использования, т.е. «used» (места гибели барибалов) и точки доступности, т.е. «available» (случайные точки за пределами 6.3 и 5 км буфера вокруг точек использования), но при этом почему-то ее авторы расценивают свои модели как RSPF. Хагани с коллегами (Hagani et al., 2021), последовавшие этому примеру, выбрали в качестве «used» (conflict) места, где произошли конфликты человека и барибала, а в качестве «unused» (non-conflict) – случайные точки за пределами 5 км буфера вокруг точек конфликтов. По сути, в обоих случаях это типичный RSF и дизайн «использование/доступность», потому что нет никаких гарантий, что места гибели/конфликтов были бы невозможны в любой из случайных точек.

Редкие исследователи применяют настоящий дизайн «использование/неиспользование» и справедливо описывают свои модели как RSPF со значениями функций в виде абсолютных вероятностей использования (например, Street et al., 2017). Некоторые используют взвешенные распределения, чтобы рассчитать RSPF на основе дизайна «использование/доступность» (например, Jung et al., 2018).

Затруднительность получения достоверных данных о неиспользовании является известным ограничением RSPF (Boyce & McDonald, 1999). Для его преодоления нами был использован подход Энглера-Хенгла, описанный ранее в подразделе 1.3.3. Действительно, данный подход позволяет успешно генерировать точки неиспользования на основе индексов пригодности местообитаний и расстояний до точек использования. Этот подход по своей сути является тем, что предлагали еще Бойс и МакДональд (Boyce & McDonald, 1999), когда на самом деле мы сначала строим обычную RSF с дизайном «использование/доступность», а потом корректируем ее уравнение через константу  $\beta_0$ , которая, по сути, отражает различный отбор точек доступности. Только в нашем случае это специальный весовой коэффициент, который отражает индекс пригодности местообитания и удаленность от точки использования.

На первый взгляд, согласно классификации подходов, обозначенных Пирсом и Бойсом (Pearce & Boyce, 2006), наш подход может быть отнесен как ко второму, так и к третьему типу. С одной стороны, мы имеем дело с противопоставлением точек использования (used) и точек неиспользования (unused). Это соответствует второму подходу, когда биологи хотят противопоставить использованные ресурсные единицы (берлоги или гнезда, добычу или

пищевые ресурсы) с характеристиками ресурсных единиц, которые не использовались или использование которых не было зарегистрировано (Pearce & Vouse, 2006).

С другой стороны, мы имеем дело с территорией целиком заселенной медведями и одинаково для них доступной. Таким образом, медведи потенциально могут быть обнаружены в любой точке в пределах их участков обитания, но некоторые места используются ими чаще, чем другие. Это соответствует третьему подходу, где предполагается, что все ресурсные единицы в пределах области сбора данных доступны для использования, но некоторые используются чаще. Модели, основанные на этом подходе, описывают относительную вероятность использования различных ресурсных единиц (например, сайта) на исследуемой территории в соответствии с характеристиками среды обитания (Pearce & Vouse, 2006).

Избежать подобной неопределенности можно, заменив косвенные эко-географические переменные (ВИ, рельеф и т.п.) на прямые ресурсные (распространения кормов, защитных стаций и т.п.). В этом случае уже далеко не вся исследуемая территория будет доступна с точки зрения использования этих ресурсов, а только та ее часть, где ресурс присутствует (например, растет черника или проживает колония муравьев) и только в то время, когда ресурс доступен (например, период плодоношения черники или период расплода муравьев).

Таким образом, даже при использовании метода моделирования с дизайном «присутствия/отсутствия», наши данные следует рассматривать с позиций указанных подходов и трактовать их как «использование/неиспользование» (Guisan & Zimmermann, 2000; Pearce & Vouse, 2006). В то же время мы не располагаем реальными данными о неиспользовании (отсутствии), поскольку дизайн исследования не предполагал сбор таких данных. Вместо этого точки псевдо-отсутствия извлекаются случайным образом с исследуемой территории. Тем не менее, поскольку все сайты, откуда извлекаются точки, не просматривались, некоторые «отсутствия» могут представлять собой также и «присутствия» хоть и с небольшой долей вероятности (Graham et al., 2004; Johnson et al., 2006), поэтому такие данные следует рассматривать именно как «псевдо-отсутствиями» (или в нашем случае «псевдо-неиспользования» – «pseudo-unused») (Zaniewski et al., 2002).

Чтобы четко разграничить понятия RSF и SDM, там, где это возможно, мы будем стараться употреблять термин «использование» (used), которое больше соответствует RSF-подходу, вместо термина «присутствие» (presence), которое больше соответствует SDM-подходу (Frair et al., 2004; Pearce & Vouse, 2006).

В заключении важно сказать, что полностью преодолеть многие указанные ограничения для бурого медведя сегодня практически невозможно, но можно максимально к этому приблизиться, придерживаясь трех основных правил: 1) использовать прямые ресурсные предикторы; 2) применять в качестве точек использования только данные об использовании

медведем ресурса (пищевого или защитного); 3) применять дизайн «использование/неиспользование», например, с помощью описанного нами подхода Энглера-Хенгла для создания максимально реалистичных точек псевдо-неиспользования.

### **1.9. Значение пищевых ресурсов в жизни бурого медведя**

Пищевые ресурсы часто являются критическими регулирующими факторами, определяющими как рост и развитие отдельных особей, так и численность всей популяции (Nielsen et al., 2010). Это также актуально для бурых медведей, учитывая их высокие потребности в пище, которые ярче всего выражены в нажировочный период (Rode et al., 2006; Berland et al., 2008; Stenset et al., 2016). Бурые медведи пытаются сбалансировать потребление продуктов с высоким содержанием белка и продуктов с высоким содержанием калорий (Rode & Robbins, 2000; Rode et al., 2001; Felicetti et al., 2003), что способствует их выбору наиболее продуктивных и гетерогенных ландшафтов и экотонов (Hamer & Herrero, 1987; Robbins et al., 2004; Nielsen et al., 2004; Nielsen et al., 2010; Denny et al., 2018). Многие авторы указывали на очевидность связей между состоянием пищевых ресурсов и продуктивностью популяций медведя (Hildebrand et al., 1999), ее структурой (McLoughlin et al., 2000), а также биотопическим распределением (Nomura & Higashi, 2000).

Обилие (урожайность) основных кормов определяет сезонные и годовые вариации их потребления, стациональное распределение, поведение и демографию медведей (Munro et al., 2006; Rodríguez et al., 2007; McClelland et al., 2020). Именно наличие и обилие пищевых ресурсов чаще всего выступают определяющим условием при выборе медведем местообитания (Pritchard & Robbins, 1990; Rode et al., 2001; Munro et al., 2006; Nielsen et al., 2010; Denny et al., 2018). Интенсивность использования пищевого ресурса определяется как минимум тремя параметрами: распространенностью корма, его обилием и доступностью. При этом пищевая привлекательность ресурса определяется его пространственным распределением, которое влияет на время, необходимое для его поиска и добычи, энергетической ценностью и локальным обилием (Hertel et al., 2016). Есть мнение, что именно пространственная вариация кормов оказывает большее влияние на пригодность местообитаний медведя, а не их временная доступность (Mangipane et al., 2018).

Среди всего многообразия пищевых ресурсов исследователями принято выделять основные и второстепенные корма. Первые определяют пищевую стратегию вида, обеспечивают его нормальную жизнедеятельность, качество размножения и гибернации, часто являются лимитирующими факторами популяции. Вторые используются попутно и в меньшей степени. Характер взаимодействия с ними является факультативным, и в роли лимитирующих

факторов они не выступают. Эти корма в большей степени являются замещающими и играют существенную роль лишь при недостатке основных.

Среди основных пищевых ресурсов бурого медведя принято выделять травянистые растения, плодовые (в том числе ягодные) корма, орехи и семена, а также разнообразных животных (насекомых, рыб, птиц и млекопитающих).

Травянистые растения играют важную роль в пищевом рационе бурого медведя на протяжении всего его ареала, временами являясь одними из основных объектов питания (Dahle et al., 1998; Munro et al., 2006; Барышников, 2007; Penteriani & Melletti, 2021). По мнению американских исследователей, доступность и обилие ряда травянистых кормов в весенне-летний и летний периоды влияют на выживаемость медвежат и молодых медведей, а также помогают всем зверям поддерживать энергетический баланс до созревания более калорийных пищевых объектов (Inman & Pelton, 2002). Эти корма обеспечивают медведей необходимыми макроэлементами и способствуют сбалансированному питанию (Munro et al., 2006, Coogan et al., 2014). Особое место среди травянистых кормов занимают растения семейства *Ariaceae*, которыми медведи питаются в конце весны и первой половине лета по всему своему ареалу (Mace & Jonkel, 1986; Kusak & Huber, 1998; Boyce & Waller, 2003; Turney & Roberts, 2004; Servheen, 1983). Среди видов этого семейства дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.) и сныть (*Aegopodium podagraria* L.) являются наиболее значимыми для медведей многих областей Европейской части России (Пажетнов, 1993).

Плодовые корма играют важнейшую роль в питании медведей (Frackowiak & Gula, 1997; Munro et al., 2006; Naves et al., 2006; McLellan, 2011; López-Alfaro et al., 2015). Особенно сильное значение они имеют для медведей европейских популяций (Bojarska & Selva, 2012). Было продемонстрировано, что именно обилие плодовых кормов, а не мясной пищи, выступает одним из важнейших факторов, регулирующих внутриконтинентальные популяции бурого медведя (McLellan, 2011). Летом и ранней осенью плодовые корма являются важным источником энергии (в первую очередь углеводов и растительных жиров), который позволяет медведям накапливать жировые запасы для зимовки (Welch et al., 1997; McLellan, 2011), а также оптимизировать потребление макроэлементов и прирост массы тела в сочетании с дополнительными ресурсами (Coogan et al., 2014; Nielsen et al., 2016).

Во многих частях ареала выбор медведями местообитаний, их плотность, выживаемость, репродуктивный успех и пространственное распределение связаны с продуктивностью ягодных ресурсов (Nielsen et al., 2003, 2010; Lamb et al., 2017; Robbins et al., 2004; Graves et al., 2011). Так, например, черника играет большую роль в питании медведей многих регионов Европы (Johansen, 1997; Kusak & Huber, 1998; Persson et al., 2001; Rodríguez et al., 2007; Mateo-Sánchez et al., 2015; Hertel et al., 2016; Stenset et al., 2016; Penteriani et al., 2019). В большинстве северных

популяций медведя плодоношение черники напрямую определяет распределение медведей по территории в осенний период (Dahle et al., 1998; Persson et al., 2001; Stenset et al., 2016). Клюква отмечена в питании медведей Швеции (Stenset et al., 2016).

Кроме того, в последнее время существенную роль стали играть дополнительные корма, используемые в качестве подкормки, как медведей, так и копытных животных. На сегодняшний день значение таких прикормов значительно в рационе медведей Центральной и Восточной Европы (Rigg & Gorman, 2005; Sidorovich, 2006; Vulla et al., 2009). Так в горах Карпат стало уже обычным использование кукурузы, овса и сахарной свеклы для прикормки медведей и копытных животных (Frąckowiak & Gula, 1992; Rigg & Gorman, 2005). На сегодняшний день подкормка медведей регулярно проводится в таких странах Европы как Босния и Герцеговина, Хорватия, Финляндия, Румыния, Сербия, Словакия и Словения (Kavčič et al., 2013). Причины подкормки могут быть различны: это может быть как охотничья привада, так и простое наблюдения за медведями в рамках экотуризма (Kavčič et al., 2015).

Несмотря на то, что овес является культурой, теснейшим образом связанной с человеческой деятельностью, он имеет достаточно высокую пищевую привлекательность для бурого медведя в тех местах, где у животных есть к нему непосредственный доступ. Питание медведя овсом описано для многих регионов Восточной Европы (Kusak & Huber, 1998; Cicinjak et al., 1987; Frąckowiak & Gula, 1992; Rigg & Gorman, 2005) и России (Пажетнова, Пажетнов, 1987; Рыков, 1987; Пажетнов, 1990; Пажетнов, 1993). Некоторые медведи предпочитают питаться овсом до такой степени, что переплывают реки шириной до 150 м только для того, чтобы покормиться на овсяном поле (Данилов и др., 1979).

Питание бурого медведя насекомыми отмечают практически все авторы, так или иначе изучавшие особенности рациона этого зверя (Swenson et al., 1999; Munro et al., 2006; Roellig et al., 2014 и др.). Разнообразие таксономических групп, потребляемых в пищу достаточно велико, но основными (или фоновыми) можно назвать лишь некоторые из них. В первую очередь, следует выделить перепончатокрылых (Hymenoptera), таких как муравьи (Formicidae) и осы (Vespidae), а также жесткокрылых (Coleoptera), а именно различных жуков (усачи, бронзовки и др.). Помимо них медведи могут поедать представителей и других отрядов. К примеру, в горах Монтаны медведи в большом количестве поедают гусениц *Chorizagrostis auxiliaris* Grote (1873) (Mace & Jonkel, 1986). Но все же, чаще всего добываются насекомые отряда Перепончатокрылые.

Отмечено, что насекомые в целом и муравьи в частности, являются своего рода буферным источником энергии, когда другие высокопитательные корма недоступны (Mattson et al., 1991; Swenson et al., 1999; Robbins et al., 2007; Coogan et al., 2014). С этим же связано и то, что

потребление насекомых выше у тех медведей, которые не имеют возможности добывать в большом количестве млекопитающих (Dahle et al., 1998).

Помимо почвенных гнезд, медведи также активно разоряют гнезда муравьев в мертвой древесине. На исследуемой территории медведи чаще всего разоряют гнезда *Camponotus herculeanus* L. (1758), который является также одним из основных видов муравьев в пищевом рационе медведей Скандинавии (Swenson et al., 1999; Frank et al., 2015; Stenseth et al., 2016). Чаще всего такие гнезда располагаются в поваленных стволах или пнях деревьев на открытых, хорошо освещенных местах, потому что для развития гнезд этих насекомых необходима повышенная инсоляция (Punttila et al., 1991). Установлено, что медведи хорошо знают, в каких именно бревнах находятся колонии муравьев и разоряют их целенаправленно (Frank et al., 2015). Так, например, в Швеции они предпочитают добывать их на зарастающих лесных вырубках.

Немаловажное значение в пищевом рационе многих медведей имеют другие перепончатокрылые, такие как осы, шмели, пчелы и шершни. Питание осами отмечено для медведей Архангельской области (Рыков, 1987). Осы, дикие пчелы (*Apis cerana* Fabricius, 1793), шмели (*Bombus* spp.) и шершни (*Vespa* spp.) широко встречаются в питании медведя Сихотэ-Алиня (Серёдкин, 2010) и горах Миссии в Монтане (Mission Mountains, США) (Servheen, 1983). Доля ос в рационе медведя может заметно меняться по годам, и связана, в первую очередь, с успехом размножения самих насекомых (MacHutchon & Wellwood, 2003).

Охота бурого медведя на млекопитающих проявляется в пределах всего его ареала (Барышников, 2007; Penteciani & Melletti, 2021). В своем обзоре Магдалена Недзялковска и ее коллеги приводили ряд эволюционных преимуществ плотоядности для медведей, среди которых влияние потребления мяса как на морфометрические (размер тела и черепа), так и на популяционные характеристики (размер приплода и плотность населения) (Niedziałkowska et al., 2019).

Основными объектами нападения медведя являются в основном дикие копытные, а в некоторых регионах также домашние животные (Twynham et al., 2021). Видовой состав добываемых животных зависит от их распространения и численности. Так на Северо-Западе и Северо-Востоке Европейской территории России жертвами медведя чаще становится обычный здесь лось (*Alces alces* L., 1758), реже северный олень (*Rangifer tarandus* L., 1758) и совсем редко – повсеместно немногочисленный кабан (*Sus scrofa* L., 1758) (Данилов и др., 1993; Вайсфельд, 1993; Семенов-Тянь-Шанский, 1982). В Белоруссии (Березинский заповедник) смертность лосей от этого хищника составила более 13%, а кабана – около 7% от всего количества обнаруженных остатков. Преобладание лося в добыче медведя было отмечено ранее для Верхневолжья на примере Центрально-Лесного заповедника (Кораблев и др., 1981). На

Кавказе доля копытных в пище медведя относительно невелика (Кудактин, Честин, 1993). В Западной Сибири известны случаи нападения медведя на лосей летом и осенью (Шубин, 1993), а в Восточной Сибири гибель лосей составил почти 24% от общего количества погибших по разным причинам, при этом нередки случаи охоты хищника на молодых лосей в мае-июне (Завацкий, 1993). В Приморье и Приамурье медведи после выхода из берлог активно преследуют копытных – изюбрей (*Cervus elaphus xanthopygus* (Н. Milne-Edwards, 1867)) и кабанов, при этом могут значительно снизить их численность (Юдин, 1993). В то же время в некоторых регионах с низкой плотностью диких копытных (например, горы Пиндос в Греции) дикие копытные встречаются в рационе медведей очень редко, где их заменяют домашние животные, в частности овцы (Paralikiidis et al., 2010). Тем не менее, среди всех копытных лось является самым предпочитаемым видом на всем протяжении ареала (Niedziałkowska et al., 2019).

Картографирование и построение моделей пространственного распределения различных видов растений и животных, которые являются важными пищевыми компонентами для бурого медведя, все чаще используется в последнее время (Nielsen et al., 2010; Nijland et al., 2014; Roberts et al., 2014; Mateo-Sánchez et al., 2015; Denny et al., 2018; Penteriani et al., 2019; Shores et al., 2019; McClelland et al., 2020). Известно, что всестороннее понимание горизонтального распределения растений подлеска необходимо для точного прогнозирования взаимосвязей между дикими животными и средой их обитания (Nijland et al., 2014). В то же время многие модели для бурого медведя не учитывают животные пищевые ресурсы: копытных и насекомых (кроме Nielsen et al., 2010, 2016). Одним из способов картографирования пищевых ресурсов медведя можно считать построение моделей их пространственного распределения (SDM).

### **1.10. Разница в подходах моделирования пригодности местообитаний**

В заключении обобщены самые основные и концептуальные понятия на примере плюрализма терминов. Моделирование пригодности местообитаний имеет множество разных обозначений в литературе, что создает изрядную путаницу в терминологии и трактовках. Подразумевая, по большому счету, SDM или HSM, многие авторы используют такие обозначения как «niche-based modeling», «ecological niche modeling», «habitat suitability modeling», «habitat selection model», «climate envelope modeling», «habitat distribution modeling», «resource selection function» или «space distribution modeling» (Boyce & McDonald, 1999; Manly et al., 2002; Guisan et al., 2000; Hirzel et al., 2004; Rushton et al., 2004; Franklin, 2009; Ghoddousi, 2010; Lobo et al., 2010; Elith et al., 2011; Peterson et al., 2011; Guisan et al., 2017 и др.). Все эти подходы объединяет то, что они могут быть использованы как для исследования экологической ниши (ENM), так и предсказания распределения/распространения видов (SDM) (Guisan et al.,

2017). И если между ENM и SDM существует принципиальная разница (Peterson et al., 2011), то между SDM и HSM она не столь очевидна. Так, даже Джанет Франклин, используя в своей книге аббревиатуру SDM, подразумевает под ней «the suitability of habitat to support a species», т.е. пригодность местообитания для поддержания вида (Franklin, 2009, стр. 5).

Очень часто SDM называют моделями пригодности местообитаний (например, Hirzel et al., 2006; Ray & Burgman, 2006; Hirzel & Le Lay, 2008 и др.), описывающими пригодность среды обитания для поддержания вида. Когда они используются для прогнозирования в географическом пространстве, они, среди прочего, называются «моделями прогнозируемого распределения местообитаний» (predictive habitat distribution models, Guisan & Zimmermann, 2000) и «пространственно явными моделями пригодности местообитаний» (spatially explicit habitat suitability models, Rotenberry et al., 2006).

Здесь будет уместным привести концептуальное разделение подходов моделирования, предложенное Руне Хальворсеном (Halvorsen, 2012). Он разделял их на моделирование пространственного предсказания (spatial prediction modeling, SPM), где важно сохранить соответствие между предсказаниями модели и реальным распределением вида и моделирование экологической реакции (ecological response modeling, ERM), т.е. поиск и понимание общих закономерностей в экологической реакции вида на независимые переменных среды (Halvorsen, 2012). В целом это также соответствует описанному выше разделению на SDM и ENM.

До сих пор нет однозначного мнения, существуют ли принципиальные отличия RSF от SDM или HSM. Как отмечает сам Марк Бойс с коллегами, модели RSF в значительной степени пересекаются с SDM, а используемые в них методы в некоторых случаях идентичны (Boyce et al., 2002). Если принять во внимание, что методом построения RSF является регрессионный анализ (Manly et al., 2002), а в качестве результата сама модель представлена в виде уравнения с регрессионными коэффициентами, то других отличий от HSM нами не отмечено. Это также подтверждает анализ литературы, где некоторые авторы (например, Meyer & Thuiller, 2006) ссылаются на работы, называя их RSF, в то время как в этих работах термин RSF не упоминается вовсе, но модель построена на каком-либо методе регрессии. В этом же смысле нет принципиальных отличий от SDM. Так, если RSF пропорциональна вероятности использования, то можно сказать, что SDM предсказывает вероятность того, что событие (вид) произойдет в определенном месте, то есть вероятность присутствия вида (Franklin, 2009). В некоторых источниках утверждается, что RSF используются для прогнозных моделей присутствия животных (например, Gillies et al., 2006), т.е. по сути, являются теми же SDM.

Так, профессор Джон Фибберг (Department of Fisheries, Wildlife and Conservation Biology) проводил различие между SDM и RSF по следующему признаку: RSF-модели строятся на основе наблюдений, собранных от нескольких идентифицированных особей с помощью данных

телеметрии (все данные имеют временной штамп, т.е. точную привязку по времени); SDM-модели строятся на основе локаций группы неидентифицированных особей (очень часто без временного штампа). Такое определение, на наш взгляд, достаточно спорно, ведь противоречит дизайну I согласно Manly et al. (2002). RSF-модели могут быть построены по данным группы неидентифицированных особей и не иметь точных привязок во времени, в то время как некоторые SDM-модели необязательно опираются на музейные коллекции и цифровые базы данных о биоразнообразии, а строятся по собственным авторским данным порой с достаточно точной привязкой во времени.

При анализе литературы мы отметили следующие особенности. Во-первых, ни в одной фундаментальной монографии по SDM/HSM не проведено четких различий между этими методами и RSF (Franklin, 2009; Peterson et al., 2011; Guisan et al., 2017). Во-вторых, большинство работ по бурому медведю с применением термина «RSF» выполнено в Канаде и США, в то время как с термином «HSM» – в Европе. Это наводит на мысли о разных школах исследователей на разных континентах, которые просто придерживаются устоявшейся региональной формулировки. В таком случае следует признать, что между терминами HSM и RSF нет каких-либо различий кроме используемого метода (регрессионного анализа). В то же время мы считаем вполне обоснованным выделять RSF, как подобласть HSM, где в качестве предикторов используются непосредственно сами ресурсы, а не их ковариаты. Именно в этой трактовке RSF раскрываются полностью в своей первоначальной задумке (Manly et al., 2002).

В русскоязычной литературе на сегодняшний день подобные термины распространены еще достаточно слабо, поэтому определенного устоявшегося перевода их не существует. Среди отечественных работ употреблялись такие определения как «оценка качества местообитаний» (Желтухин и др., 2009), «анализ размещения видов» (Пузаченко и др., 2010), «моделирование ареалов» и «моделирование распределения видов в пространстве» (Лисовский, Оболенская, 2014), «моделирование экологической ниши» и «моделирование ареалов распространения» (Биатов, Пономарева, 2016), «моделирование пространственного распространения видов» (Дудов, 2016; Тупиков, Украинский, 2016), «моделирование распределения потенциальных местообитаний» (Рожнов и др., 2020), «экологическое моделирование ареалов» (Лисовский и др., 2020), «моделирование пространственного распределения» (Лисовский, Дудов, 2020). В русскоязычной литературе нам еще не встречалось смыслового разделения понятий SDM, HSM и RSF, а представленные выше работы относят свои термины к аббревиатурам SDM и HSM в равной степени. В то же время по используемым подходам и логическим обоснованиям многие отечественные работы относятся к области SDM-исследований и намного в меньшей степени к HSM/RSF.

В нашем понимании термин SDM более пригоден для моделирования в глобальном (континентальном) или в региональном масштабах (Elith & Leathwick, 2009). Результаты такой модели представляют собой предсказания потенциального географического распространения вида (вероятность присутствия вида в определенном месте) (Franklin, 2009). В качестве предикторов в SDM используются мелкомасштабные сценпоэтические и чаще всего абиотические переменные. При этом основными задачами являются различные аспекты географического распространения организмов: исследование исторических и настоящих ареалов, экспансий, инвазий, миграционных коридоров и т.д. В то же время SDM также может быть использован и в локальном масштабе, выступая инструментом цифрового картографирования. Например, с помощью SDM можно прогнозировать пространственное распределение видов на отдельной территории (например, растений), получая на выходе карты этого распределения. Необходимо отметить, что мы также разделяем понятия «распространение» и «распределение». Термин «распространение» мы относим к обширной (и часто сплошной) области присутствия вида, то есть его ареалу. Очевидно, что даже в пределах сплошного ареала вид не заселяет его равномерно, выбирая те или иные его участки. В связи с этим, термин «распределение» мы относим к описанию вариаций в присутствии вида в рамках его области распространения (ареала) в более крупном масштабе. Так, область обитания бурого медведя в пределах страны или региона (например, Тверской области) будет распространением, а в масштабах отдельного локалитета в рамках этой области (например, Центрально-Лесного заповедника) – распределением.

Термину HSM больше подходят работы в локальном и отчасти региональном масштабах, когда речь идет о детальных экологических исследованиях отдельных видов или сообществ, направленных на изучение взаимодействия вида с местообитаниями. Такие исследования, как правило, намного больше опираются на элтоновские ниши, чем SDM, и часто включают в свой состав биотические (в основном ресурсные) предикторы, т.е. учитывают межвидовые взаимодействия. Результаты HSM при этом трактуются как индексы пригодности местообитаний. RSF, в нашем понимании, частный случай HSM, где в качестве статистического метода используется различные варианты регрессионного анализа, а на выходе выводится уравнение регрессии с коэффициентами для всех предикторов. В наиболее строгом смысле под RSF логично также понимать модели, где в качестве предикторов использованы переменные, напрямую отражающие ресурсы (например, проективное покрытие растительного корма для травоядного животного или распределение копытных для хищника в случае пищевых ресурсов) (Matiukhina, 2020). Далее мы проводим еще большие различия между этими понятиями, которые связаны, в том числе, с набором входных данных (Таблица 1.10.1).

Таблица 1.10.1 – Классификация SDM/HSM/RSF подходов, принятая в настоящей работе.

	SDM (распространение/ распределение)	HSM (пригодность местообитания)	RSF (предпочтение ресурса)
Цель исследования	Пространственное распределение вида или его область распространения (ареал)	Пригодность местообитаний вида на уровне косвенных факторов среды	Пригодность местообитаний вида на уровне ресурсов
Масштаб исследования	Страна/регион (часто), локалитет (реже)	Регион (реже), локалитет (часто)	Регион (реже), локалитет (часто)
Входные данные (точки встреч)	Любые точки присутствия вида	Точки использования видом местообитания	Точки использования видом местообитания/ресурса
Входные данные (предикторы)	Климат, макрорельеф, растительный покров, антропогенное влияние, топография	Мезорельеф, растительный покров, антропогенное влияние, топография	Распространение ресурсов (пищевых, защитных, репродуктивных и др.)
Итоговый результат	Условная вероятность присутствия вида	Индекс пригодности местообитания	Индекс пригодности местообитания, вероятность использования ресурса

В нашей работе мы касались всех трех областей пространственного моделирования. При моделировании пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя нас интересовало именно их прогнозируемое присутствие в пространстве (т.е. их картографирование), поэтому в этом случае мы использовали термин «Species Distribution Modeling» или SDM (моделирование пространственного распределения). Основной целью нашей работы было исследование взаимоотношений вида с местообитаниями, а не его пространственное распределение, поэтому в этом случае мы придерживались формулировки «Habitat Suitability Modeling» или HSM (моделирование пригодности местообитаний), а в случае исследования отношений вида напрямую с его ресурсами – «Resource Selection Function» или RSF (функция выбора ресурсов) и «Resource Selection Probability Function» или RSPF (вероятностная функция выбора ресурсов). При этом мы выделили дополнительную подобласть RSF, которая, по нашему мнению, лучше всего отражает ее изначальный экологический смысл – «Real Resource Selection Function» (настоящая функция выбора ресурсов) – RSF, в основе которой лежат прямые ресурсные предикторы и информация об использовании видом местообитаний.

## ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРРИТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Общие сведения

Исследование выполнено на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ) и его охранной зоны, уникальные свойства ландшафтов которых создают основу для сопоставления свойств различных типов биогеоценозов. Центрально-Лесной заповедник, (географические координаты 56°26'–56°31' с.ш., 32°29'–33°01' в.д.) расположен на западе Европейской части России, на главном Каспийско-Балтийском водоразделе Русской равнины (непосредственно на водоразделе верховьев рек Волги и Западной Двины), в юго-западной оконечности Валдайской возвышенности. Здесь сохранился уникальный, единственный в Европе, исторически сложившийся комплекс южно-таежных ельников, слабо затронутых рубками. Функциональное значение заповедника – сохранение и изучение биоразнообразия естественных уникальных коренных еловых экосистем южнотаежной структуры и верховых болот. Сочетание старых еловых лесов с большими массивами нетронутых верховых болот, вторичных лесов на разных стадиях восстановления и зарастающих сельскохозяйственных земель определяет высокий уровень ландшафтного разнообразия и создает уникальные возможности для исследования естественных природных процессов (Пузаченко и др., 2016).

В ландшафтном отношении территория заповедника расположена в лесном типе ландшафта умеренного пояса, в переходной области между таежным подтипом и подтипом со смешанными и широколиственными лесами (Макунина, 1985). По А. Г. Исаченко (1985) ландшафты исследуемой территории относятся к умеренно континентальному подтипу бореального типа с переходами к суббореальному (подтаежному) типу.

Территория заповедника имеет площадь 244 км<sup>2</sup> (24 421 га). Основными задачами заповедника является сохранение и изучение природных комплексов южной тайги, главным образом различных типов ельников и сфагновых болот. В заповеднике действует строгий режим охраны, установленный ФЗ «Об ООПТ» и Положением самого заповедника. Площадь охранной зоны вокруг него составляет 467 км<sup>2</sup> (46 694 га). Охранная зона предназначена для снижения антропогенного пресса на территорию заповедника, для изучения динамики изменения природных комплексов под воздействием хозяйственной деятельности человека и является переходной зоной от режима полного запрета вмешательства человека, установленного в пределах заповедника, к режиму рационального природопользования охранной зоны (Рис. 2.1.1). Общая площадь охраняемой территории составляет 711 км<sup>2</sup> (71 115 га). В административном отношении территория заповедника располагается на стыке двух районов

Тверской области: Нелидовского и Андреапольского, а охранная зона расположена также в Селижаровском и Пеновском районах.

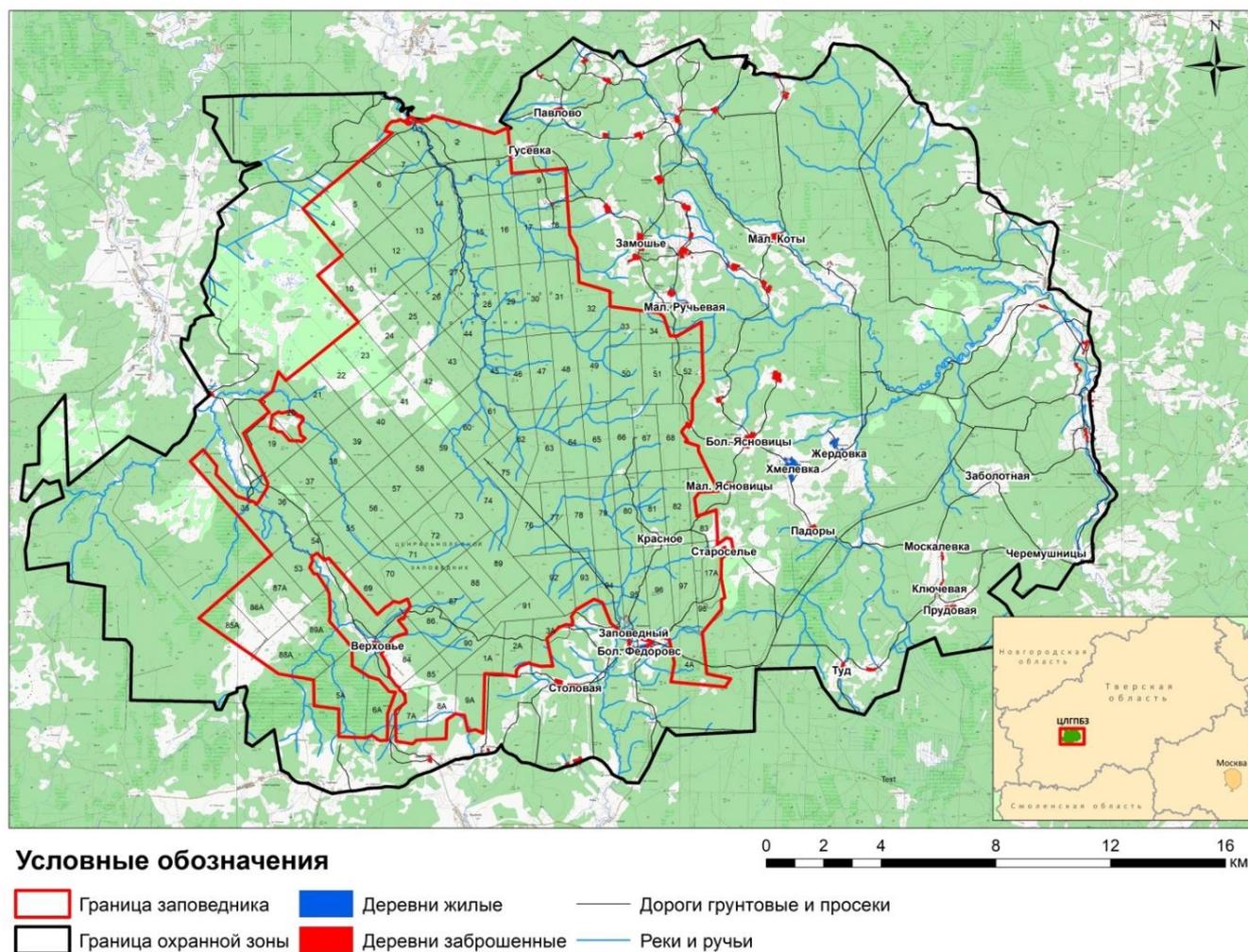


Рисунок 2.1.1 – Карта-схема Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и его охранной зоны.

Охранная зона вокруг заповедника представляет собой в большей степени антропогенно-трансформированные ландшафты, где до 1990-х гг. велась активная сельскохозяйственная деятельность и заготовка леса. На сегодняшний день в охранной зоне ведется лесозаготовка, отчего присутствуют вырубki разной степени зарастания. Рубки конца 1950-х годов и ветровалы обуславливают в составе лесов территории большую долю мелколиственных лесов в разной стадии восстановительной сукцессии. До 1960-х гг. на большей части охранной зоны проживало сельское население, здесь функционировали колхозы и совхозы, и велась различная сельскохозяйственная деятельность. На сегодняшний день здесь функционирует 9 деревень, а общая численность сельского населения не превышает 150 человек.

## 2.2. Геолого-геоморфологическая характеристика

В геоморфологическом отношении территория заповедника представляет собой слабовсхолмленную водораздельную равнину со сглаженными формами рельефа и абсолютными отметками высот 240–270 м н.у.м. Слаборасчлененный рельеф и водораздельный характер способствуют высокой интенсивности болотообразовательных процессов (Минаева, Шапошников, 1999). На исследуемой территории присутствуют три наиболее крупные геоморфологические структуры: моренные гряды московского и валдайского возраста с хорошо выраженными камами высотой 248–267 м н.у.м., а также озерные котловины высотой 238–243 м н.у.м.. Общая амплитуда высот для заповедника и охранной зоны составляет 72.4 м при средней высоте 246.8 м н.у.м. с господством практически ровных поверхностей, характерных как для озерных котловин, так и для уступов моренных гряд с углами наклона меньше 1°. Типичные крутизны склонов моренных гряд составляют от 1–3°, при максимальной крутизне 8°. Эти три геоморфологические структуры определяют общий облик ландшафтного покрова и экосистем исследуемой территории (Пузаченко и др., 2016).

Рельеф данной местности полого-холмистый слабо эрозионно-расчлененный с широким развитием моренных гряд, гляциодепрессий и других ледниковых комплексов (озы, ложбины стока). Абсолютные отметки высот колеблются от 217 м в более низкой северо-западной части, занятой крупным сфагновым болотом Катин Мох, до 317 м в более высоких северной и юго-восточной частях охранной зоны. Центральная часть заповедника представляет собой плоскую равнину со слабовыраженным водоразделом между реками Жукопой и Межой с общим уклоном в сторону болота Катин Мох (Рис. 2.2.1). С северо-востока, востока и юга плоская равнина ограничена обширной подковообразной моренной грядой, состоящей из вложенных в нее гряд пологосклонных холмов, разделенных плоскими слабо эродлируемыми понижениями. Перепад высот в пределах гряд составляет около 50 м, а в пределах равнины – 20 м. К вершинной поверхности гряд приурочены заброшенные и полузаброшенные деревни (Павлово, Замошье, Малая Ручьевая, Большие Ясновицы, Староселье, Хмелевка и др.), к межгрядовым понижениям – долины рек Межи и Тюдьмы (Рис. 2.2.1). Долины рек молодые, речная сеть заповедника не имеет четко выраженных долинных форм и плохо дренирует территорию, что является причиной широкого развития процессов поверхностного заболачивания (Сандлерский, 2013).

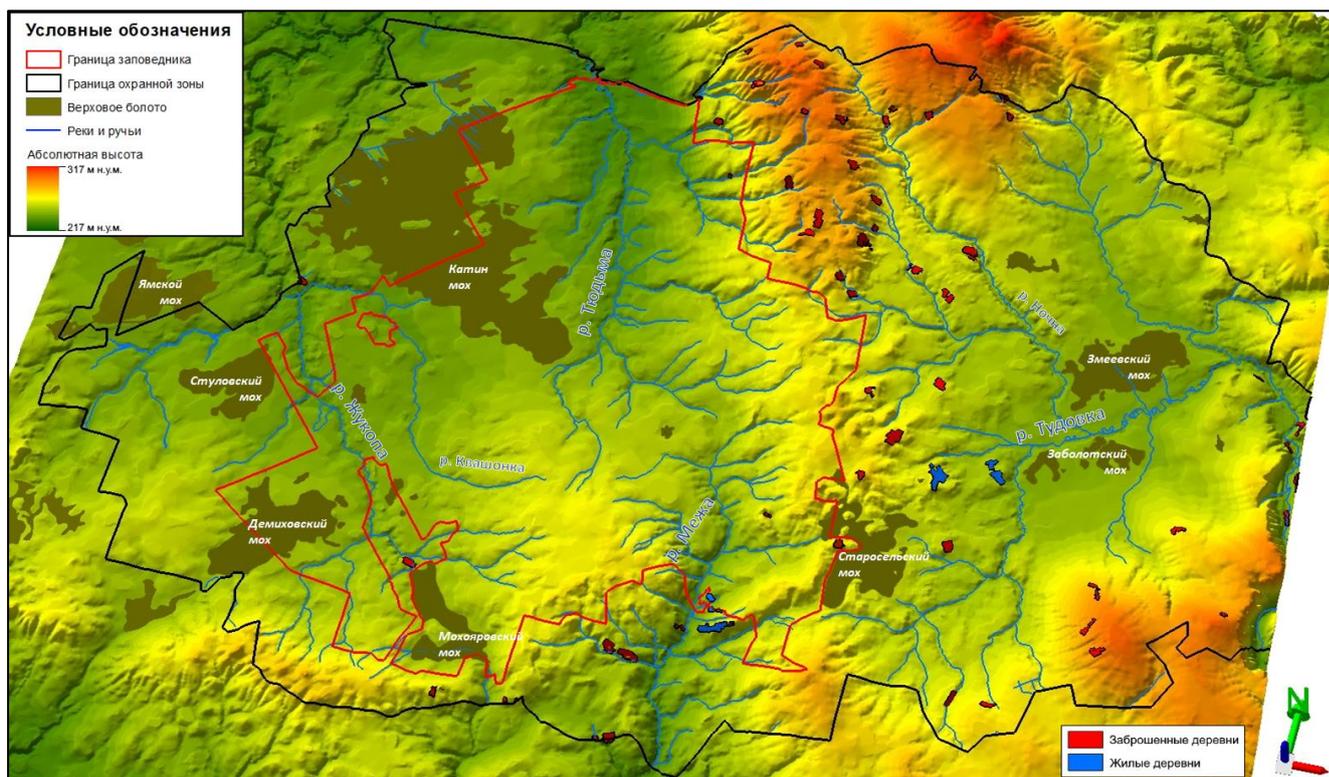


Рисунок 2.2.1 – Трехмерная модель рельефа территории исследований с речной сетью и населенными пунктами (прошлыми и настоящими). Для лучшей визуализации высот применен z-фактор с уровнем 15.

Макрорельеф исследуемой территории образован сочетанием гряд и межгрядовых понижений разной пространственной ориентации и масштабов (Рис. 2.2.1). Межгрядовые понижения заполнены песчаными отложениями приледниковых озер, перекрытых покровными суглинками. Характер рельефа, сочетание его типов, особенности строения позволяют разделить всю территорию на несколько областей (Пузаченко, Козлов, 2007).

Центральную часть территории исследований с севера на юго-запад и запад пересекает подковообразная гряда шириной 5–9 км, о которой уже было упомянуто выше (Рис. 2.2.1). Ее выпуклая часть направлена на юг и юго-восток. Высоты этой гряды с запада на восток повышаются от 240–260 м до 240–290 м. В среднем через каждые 10 км гряда разбита понижениями на отдельные сектора. Понижения, как правило, дренируются реками, которые берут начало из болот (Мухояровский, Демиковский, Ямской мхи – рисунок 2.2.1), расположенных с внутренней стороны у подножья гряды. В юго-восточной части гряды имеет разрыв, занятый долиной р. Межа. Внутренняя часть гряды занята плоской слабодренированной равниной. Для нее характерна очень плоская поверхность: реки в ее пределах врезаны слабо (до 10 м), а холмы встречаются изредка лишь у западной окраины, поэтому колебание высотных отметок мало (220–240 м). На ней расположены крупное болото Катин Мох, и начинаются реки Жугопа и Тудьма, текущие на север. С внешней стороны гряды

лежит пониженная территория с высотами 200–240 м. Для нее характерна густая дренирующая сеть, в результате чего здесь нет крупных болотных массивов. Ю. Г. Пузаченко и Д. Н. Козлов (2007) полагают, что есть все основания считать подковообразную гряду конечно-моренным образованием одной из стадий московского оледенения. В пользу этой генетической интерпретации говорят характерная грядообразная форма, маркирующая край ледника, и грубый состав отложений, слагающих гряду (Сандлерский, 2013).

Расположенная с внутренней стороны конечно-моренной гряды Жукопская равнина (по дренирующей ее р. Жукопа) соответствует местоположению тела ледника (так называемая гляциодепрессия). В ее строении участвуют основная морена, песчаные и суглинистые озерные отложения. Межинская равнина (р. Межа) является озерно-ледниковой равниной московского времени (Соколов, 1949). По сравнению с Жукопской равниной она имеет большую густоту эрозионного расчленения (Рис. 2.2.1). С помощью неглубокого бурения установлено, что локальные водоразделы равнины сложены суглинком, часто слоистым (Пузаченко, Козлов, 2007). По долине так же распространены песчаные отложения долинных зандров, образованных потоками ледниковых вод, вытекавших из межгрядовых понижений (Сандлерский, 2013).

Центральная часть территории занята меридианально вытянутым возвышенным массивом плоских гряд и холмов шириной до 5 км, достигающих абсолютных высот 290 м при относительном превышении их над ложбинами до 40–50 м. С востока массив ограничен широкой ложбиной, занятой р. Ночной. С этим массивом частично совпадает восточная граница северной части заповедного ядра (Рис. 2.2.1). Состав моренных отложений позволяет предположить валдайский возраст массива, что косвенно подтверждается положением этой области вблизи (или даже в пределах) границы валдайского оледенения. Описанные моренные гряды отделены от следующего возвышенного массива в восточной части рассматриваемой территории слабоволнистой пониженной равниной шириной до 15 км со средними абсолютными высотами 240–250 м (Сандлерский, 2013).

Границы биогеоценозов, их видовой состав, структура и продуктивность определяются, главным образом, перераспределением влаги по элементам рельефа, причем избыточная переувлажненность и скорость оттока воды из почвенной толщи становятся ведущими в их формировании и пространственном распределении. Дифференцирующее влияние литологического состава и геологического строения проявляется заметно слабее (Сандлерский, 2013). Почвенно-грунтовые воды залегают неглубоко и находятся в непосредственном взаимодействии с почвенным профилем значительную часть года (Абражко, Абражко, 1991). Основные типы почв представлены подзолистыми, болотно-подзолистыми, болотными, буроземами, дерново-подзолистыми, дерново-глеевыми и аллювиальными (Гончарук, 1995).

### 2.3. Климатические условия и гидрологический режим

Климат территории исследований умеренно континентальный. Определяется в основном господствующими здесь влажными и теплыми воздушными массами атлантического происхождения, которые часто вытесняются потоками холодного арктического воздуха, поэтому погодные условия крайне неустойчивы (Шапошников, 1988). Средняя температура воздуха по метеостанции составляет 4.2° С (от 1.9 до 7.1), что в среднем на 3.5° С больше, чем температура, определенная по составу пыльцы. Это различие вполне естественно, так как температура безлесной территории примерно на 3° С выше, чем температура старого елового леса. Среднее количество осадков за год составляет 730.9 мм (от 436.3 до 951.2 мм) (здесь и далее по Сандлерскому, 2013). Климат территории устойчиво влажный и прохладный, со слабо выраженной 50-летней составляющей колебания температуры и осадков. Тенденция глобального потепления в последние 40 лет хорошо выражена, но амплитуда колебания температуры и осадков не привела к кардинальным изменениям растительности и форм хозяйственного использования ландшафта.

Для рассматриваемой территории характерны два типа относительно редких катастрофических явлений. Это ураганы со скоростью ветра больше 25 м/с и засухи, когда погодные условия лета близки к степной или лесостепной зоне. Ураганы бывают двух типов: смерчи, проходящие по территории узкой длинной полосой и шириной примерно в 200–300 м, и фронтальные бури, неравномерно охватывающие площади в несколько десятков квадратных километров. Ураганные ветры в 1936, 1969, 1987, 1996, 2017 и 2018 гг. вывалили лесные насаждения на больших площадях. Высокие скорости ветра приводят к массовому вывалу леса, определяя новые этапы саморазвития экосистем. Редкие засухи приводят к массовому усыханию ели, которое особенно интенсивно на краях ветровалов и вырубков. Для тех же засушливых лет характерны и лесные пожары, возникающие и от сухой грозы. Несмотря на то, что рассматриваемая территория на протяжении всей истории имела в основном избыточное увлажнение, лес периодически горел, о чем указывают слои углей в почве и обугленные остатки растений в болотах. Самые сильные лесные пожары были в конце 90-х гг. XIX в., в 1939 и 1999 гг. Эти естественные катастрофы в целом не являются необычными, и растительность сравнительно быстро восстанавливается.

Основные элементы гидрологической сети приурочены к разломам между блоками и межблоковыми понижениями (Пузаченко и др., 2016). В пределах заповедной территории и в непосредственной близости от нее берут начало реки Тюдьма, Жукопа и Тудовка – притоки Волги, и р. Межа, впадающая в Западную Двину. Район ЦЛГПБЗ является водоразделом двух крупных рек Русской равнины – Волги и Западной Двины (Рис. 2.2.1). В среднем, на один квадратный километр площади приходится 0.75 км лесных речек и ручьев (Сандлерский, 2013).

## 2.4. Растительный покров

В схемах ботанико-географического районирования территория заповедника относится к южной части Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции, занимая центральную часть полосы хвойно-широколиственных лесов Русской равнины (Растительность европейской части СССР, 1980), или включается в состав зональных широколиственно-еловых лесов центральной части русской равнины (Структура и продуктивность..., 1973). Согласно геоботаническому районированию Нечерноземья европейской части РСФСР (Геоботаническое районирование..., 1989) заповедник расположен в Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции североевропейской таежной провинции, в полосе южно-таежных лесов. Переувлажненность водораздельных равнин, возникающая из-за слабой дренированности в сочетании с обилием осадков (740 мм), предопределяет здесь доминирование лесов бореального облика и состава (Шапошников, 1988). Таким образом, здесь господствуют не зональные широколиственно-еловые леса, а еловые леса южнотаежного типа. Наряду с этим сами широколиственно-еловые леса с участием липы (*Tilia cordata* Mill.), режы клена (*Acer platanoides* L.), ясеня (*Fraxinus excelsior* L.), вяза (*Ulmus glabra* Huds.) и дуба (*Quercus robur* L.) ввиду частых сплошных и выборочных рубок сильно изменили свой характер (Миняев, Конечная, 1976).

Территория заповедника находится в Верхневолжском геоботаническом округе. Верхневолжский округ занимает возвышенные холмисто-волнистые равнины с абсолютными высотами 200–240 м. Коренной растительностью на плакорах, по всей видимости, являлись южно-таежные еловые леса чернично-кисличные, кисличные, кислично-папоротниковые, неморально-травяно-кисличные. Их остатки сохранились в виде разрозненных участков. Довольно значительные площади заняты березово-осиновыми лесами на месте сведенных еловых. Наряду с южно-таежными здесь встречались и сложные еловые неморально-травяные леса с подлеском из лещины, крушины, с незначительным участием во втором ярусе древостоя широколиственных пород, а также развитые на их месте осиновые и березовые леса с участием липы (Сандлерский, 2013).

В условиях влажного и прохладного климата и слабой водопроницаемости грунтов перераспределение рельефом тепла и влаги становится ведущим фактором дифференциации растительного покрова территории (Сандлерский, 2013). На наиболее дренируемых частях моренных гряд, на их наиболее возвышенной части и выпуклых склонах с умеренным увлажнением и наиболее высоким уровнем теплообеспеченности распространены неморальные еловые леса с участием вяза, липы и клена с хорошо развитым кустарниковым ярусом из лещины, с травяным покровом из типичных европейских видов (Рис. 2.4.1) (Пузаченко и др., 2016). Липово-еловые леса подтаежного типа представляют здесь основные широколиственно-

еловые леса и приурочены также к относительно крутым дренированным склонам, расположенным, как правило, на более возвышенных участках территории, часто по выходам карбонатной морены с дерново-палево-подзолистыми и дерново-слабоподзолистыми почвами. В древесных ярусах таких лесов часто встречается осина (*Populus tremula* L.), а нередко и другие широколиственные деревья: клён, реже ясень и дуб. Еще один широколиственно-еловый тип леса – это еловый лес с подлеском из лещины (*Corylus avellana* L.), который также как и елово-липовые леса приурочен исключительно к хорошо дренированным склонам (Миняев, Конечная, 1976).

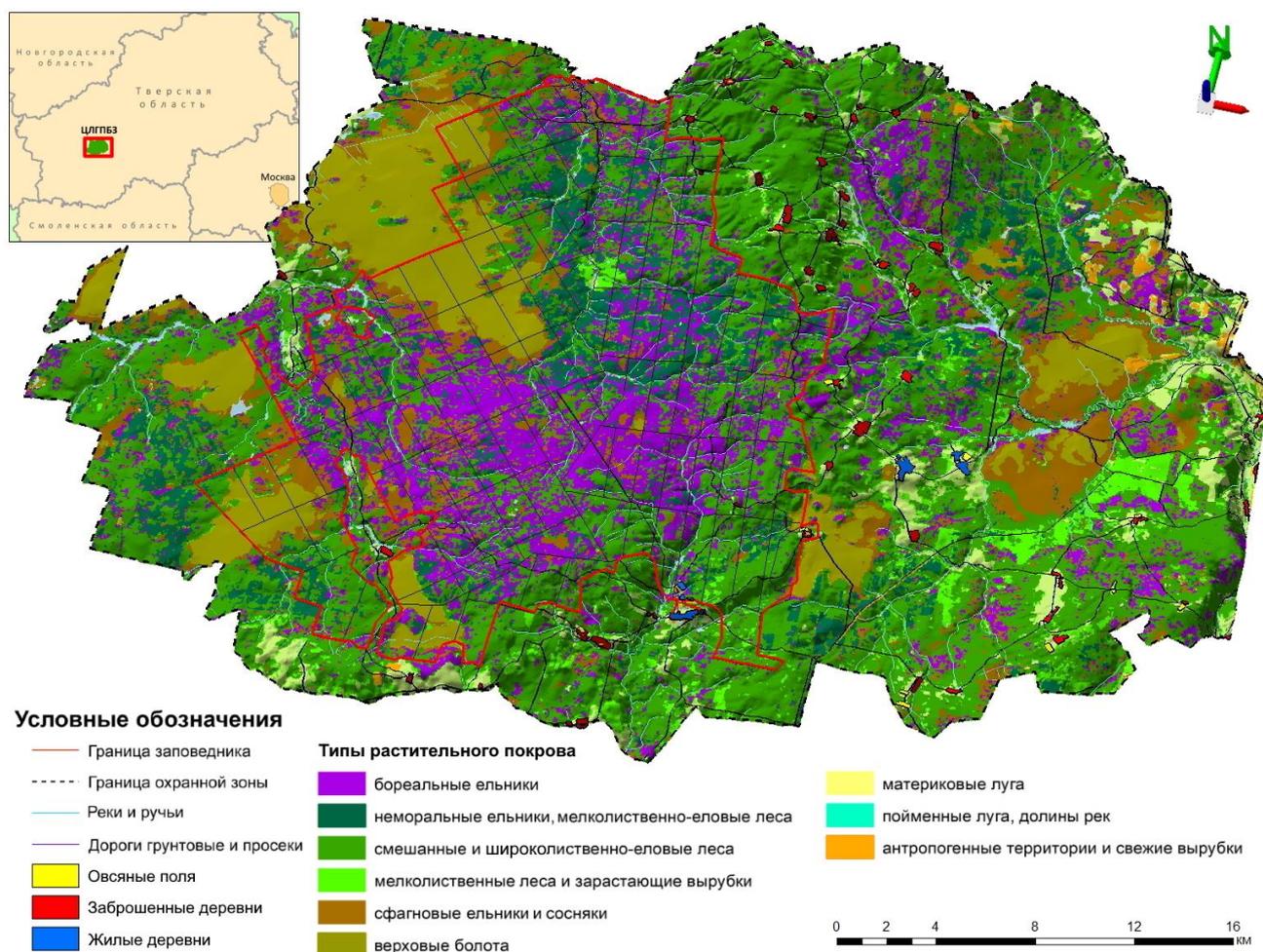


Рисунок 2.4.1 – Типы растительного покрова территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны, определенные на основе полуавтоматической классификации сцен спутника Landsat 8, наложенные на цифровую модель рельефа SRTM с теневой отмывкой и z-фактором 15.

Для окон и вывалов, а также подлеска еловых лесов характерна рябина (*Sorbus aucuparia* L.) широко распространенная по всей территории. На вогнутых склонах, с выраженными периодами застойного увлажнения, эти леса сменяются ельниками папоротниковыми с вязом и

отдельными очень крупными осинами, а в условиях повышенной минерализации грунтовых вод в них присутствует также ясень (здесь и далее по Пузаченко и др., 2016). Ельники на более карбонатной чем валдайская, московской морене в основном более неморальны. На камовых холмах, сложенных песками и супесями и перекрытых покровными суглинками неморальные виды деревьев и трав обычно вообще отсутствуют. Травяной покров состоит в основном из восточно-европейских видов, а для третьего древесного яруса и подлеска характерна рябина. На плоских уступах моренных гряд, с переувлажненными почвами, распространены типичные бореальные зеленомошные, кисличные (редко), чернично-кисличные и черничные ельники. Во впадинах, на уступах моренных гряд, формируются своеобразные мезотрофные сфагновые болота с мощностью торфа до полутора метров. В них обычно довольно много черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), иногда древесный ярус сложен сосной (*Pinus sylvestris* L.), иногда сосной и елью (*Picea abies* (L.) Karst.), иногда березой (*Betula* sp.) (Рис. 2.4.1).

Моренные гряды дренируются поверхностными и подземными временными и постоянными водотоками. Это обычно слабо выраженные в современном рельефе вогнутые формы в верхних частях гряд и с более или менее четко выраженными корытообразными руслами в нижних. Из-за постоянного переувлажнения древесный полог обычно разрежен. Здесь распространены козья ива (*Salix caprea* L.), серая (*Alnus incana* (L.) Moench.) и черная ольха (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), черемуха (*Prunus padus* L.), а в условиях высокой минерализации – иногда ясень. Почти всегда в древесный ярус входят единичные ели. Травяной покров достигает высоты полутора метров и представлен влаголюбивыми видами, требовательными к высокой трофности почв: таволгой вязолистной (*Filipendula ulmaria*), крапивой (*Urtica dioica* L.), борцом (*Aconitum lycoctonum* L.), ситником (*Juncus* sp.). Часто долинообразные понижения, в своих расширяющихся частях, переходят в низинные болота с характерной для них ольхой черной.

Сообщества таежного облика (бореальные ельники) формируются в озерных котловинах на покровных суглинках, подстилаемых песками. Это наиболее простые сообщества с доминированием в моховом покрове сфагновых мхов и господством в травяно-кустарничковом ярусе черники. В древесном ярусе – абсолютное господство ели и изредка встречаются береза и сосна. Образовавшиеся вывалы быстро заполняются подростом той же ели.

Выпуклые вершины моренных гряд и камов традиционно использовались под селитьбы и сельскохозяйственные угодья (Рис. 2.4.1). В настоящее время на месте пашен, сенокосов и выпасов распространяются богатые видами разнотравные луга, постепенно вытесняемые кустарниками, осиной, березой и серой ольхой. По-настоящему естественные луга

представлены исключительно пойменными, которые распространены в поймах основных рек – Жукопы, Тюдмы, Межи и Тудовки, а также их притоков.

Для слабо дренированных плоских и слабонаклонных возвышенностей характерны периодические групповые и массовые ветровалы (через 20–30 лет), площадью в несколько квадратных километров. Эти позиции преимущественно занимают коренные сообщества, в результате, их возраст редко превышает 150–200 лет. Древостой ели здесь постоянно нарушается и разрушаются сильными ветрами, и ветровальные «окна» в пологе, а также участки сплошного вывала деревьев значительно увеличивают неоднородность строения лесного покрова. Локальные условия ветровых потоков в сочетании с избыточной переувлажненностью грунтов и поверхностным размещением корневых систем ели являются главными причинами низкой ветроустойчивости еловых лесов на исследованной территории (Пузаченко, 2007). Последние массовые ветровалы в XX в. произошли в 1996 г., а в XXI – в 2017 и 2018 гг.

Территории, прилегающие к заповеднику и частично его южная часть в 60–70-х гг. прошлого века пройдена сплошными рубками, на месте которых в настоящее время распространены в основном средневозрастные елово-мелколиственные леса с преобладанием осины, березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth) и серой ольхи. В последние десятилетия сохранившиеся старые леса в охранной зоне частично вырублены и на вырубках идет естественный процесс восстановления в основном мелколиственных лесов, характерных так же и для бывших гарей и вывалов.

Верховые сфагновые болота занимают либо замкнутые межрядовые понижения (например, Змеевский Мох и Демиховский Мох, Рис. 2.2.1), либо плоские или слабонаклонные участки водоразделов (Катин Мох и Старосельский Мох, Рис. 2.2.1). Центральные, выпуклые части таких болот занимают грядово-мочажинные комплексы, а на краевых частях и на крупных грядах присутствует так называемая «сосна по болоту». Основными видами травянистых растений на болотах являются различные осоки, и комплекс «тундровых» видов: пушица (*Eriophorum* sp.), клюква (*Vaccinium microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Schmalh. и *V. oxycoccos* Pers.), багульник (*Ledum palustre* L.), шейхцерия (*Scheuchzeria palustris* L.) и другие.

В настоящее время флора заповедника – типично европейская, состоит из наиболее характерных видов и бедна относительно других лесных территорий. Она содержит 546 видов высших сосудистых растений, принадлежащих к 88 семействам и 275 родам (включая шесть видов культурных и одичавших). Наиболее разнообразны семейства сложноцветных (59 видов, 11%) и злаковых (51 вид, 9.5 %). Деревьев – 16 видов. Кустарников – 22, кустарничков – 12 и травянистых растений – 490, из которых многолетних – 378, двух-трехлетних – 43, однолетних

– 69 видов. Около 32% видов – лесные, 30% – луговые, 11% – прибрежные, 8% – болотные и 2.5% – водные.

Флора лесов образована бореальной группой, широко распространенной в таежной зоне. Здесь она представлена как голарктическими евроазиатскими видами: кислицей (*Oxalis acetosella* L.), майником (*Maianthemum bifolium* L.F.W. Schmidt), седмичником (*Trientalis europea* L.), черникой, брусникой, грушанкой (*Pyrola minor* L., *Pyrola rotundifolia* L.), так и восточноевропейско-сибирскими: борцом северным (*Aconitum septentrionale* Koelle), цинной (*Cinna latifolia* Treevir), подмаренником трехцветковым (*Galium triflorum* Michx.). Неморальная группа обычна и широко представлена европейскими видами: ясменником душистым (*Asperula odorata* L.), медуницей неясной (*Pulmonaria obscura* Dum.), копытенем (*Asarum europium* L.) и другими видами. Реже встречаются средневропейские – сердечник извилистый (*Cardamine flexuosa* With.) и восточноевропейские виды – лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus* L.). Евросибирские элементы флоры есть в опушечно-луговых, прибрежных и болотных растительных сообществах, а также в коренных черноольховых, травяно-болотных лесах.

## 2.5. Животное население

Фауна, как и флора, в основном европейского происхождения, но в ней присутствуют яркие представители Сибири, распространение которых в Европе обычно связано с бореальными таежными ландшафтами. Из беспозвоночных определено и описано 176 видов пауков, 73 – чешуекрылых, 653 – насекомых вредителей леса, 21 – растительноядных клещей, 350 – почвенных беспозвоночных. Из позвоночных – один вид круглоротых (минога ручьевая (*Lampetra planeri* Bloch.)), 18 видов рыб, шесть видов земноводных, пять – пресмыкающихся, 204 – птиц, 56 – млекопитающих. Здесь встречаются шесть видов птиц, включенных в международную Красную книгу МСОП: гусь пiskuлька (*Anser erythropus* L.), беркут (*Aquila chrysaeos* L.), орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla* L.), сокол-сапсан (*Falco peregrinus* (Tunstall)) и черный аист (*Ciconia nigra* L.).

Из птиц – типично европейские виды широколиственных лесов и лесостепей: редко встречающийся змеяд (*Circaetus gallicus* (Gmelin)), большой подорлик (*Aquila clanga* (Pallas)), малый подорлик (*Aquila pomarina* (C.L. Brehm)), гнездящийся вид – южная золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria* L.). Северотаежные и лесотундровые виды: среднерусская куропатка (*Lagopus lagopus rossicus* (Serebrowsky)), большой кроншнеп (*Numenius arquata* L.), филин (*Bubo bubo* L.), обыкновенный серый сорокопуд (*Lanius excubitor* L.). Визитной карточкой заповедника или наиболее характерными видами являются бурый медведь, рысь (*Lynx lynx* L.), лесная куница (*Martes martes* L.), волк (*Canis lupus* L.) и глухарь (*Tetrao urogallus* L.).

Бурый медведь является многочисленным видом на территории исследований. Его средняя численность в заповеднике и охранный зоне по результатам весенне-летнего учета по следам за период 2010–2021 гг. составила  $32.17 \pm 1.57$  особей (Летопись Природы...). Согласно модели случайных столкновений (Random Encounter Model, REM), построенной по данным, полученным с фотоловушек, в 2021 г. только в Южном лесничестве заповедника и его окрестностях обитало  $18.98 \pm 7.54$  особей при плотности населения  $0.086 \pm 0.034$  особей/км<sup>2</sup> (Огурцов, 2023). В связи с этим намного более ожидаемо присутствие около 60 медведей на всей территории исследований в 2021 г. Среднегодовалая же численность за 2010–2021 гг., по всей видимости, составляла около 40–50 особей.

Среди основных жертв медведя на исследуемой территории можно выделить лося, кабана и речного бобра (*Castor fiber* L.). Из них лось является наиболее предпочитаемым и самым многочисленным (Огурцов, Желтухин, 2023). Средняя численность лосей за период 2010–2022 гг. по данным зимних маршрутных учетов составила  $192.38 \pm 26.31$  особей (Летопись Природы...).

## 2.6. Краткая история природопользования на территории исследований

Растительный покров территории значительно преобразован воздействием антропогенной деятельности (в первую очередь, сельскохозяйственной и лесохозяйственной). Современный ландшафт и весь комплекс растений и животных на протяжении всего послеледникового периода и, особенно в последние 2000–3000 лет, формировался при участии человека. «Он охотился, вырубал и выжигал леса под пашни, создавал новую среду, на первых этапах своей эволюции...» (Пузаченко и др., 2016, стр. 72).

Древнейшие археологические находки на территории Тверской области относятся к концу верхнего палеолита, т.е. 12 000–10 000 лет назад (Носова, 2008). Первоначально местное население относилось к хозяйственно-культурному типу охотников-рыболовов-собирателей, которые существовали за счет «даров леса». С наступлением эпохи бронзы (4000–5000 лет назад) на территории современной Тверской области появилось земледелие и скотоводство, которое постепенно отодвинуло лесные промыслы на третий план. Появление производящего хозяйства на территории современного заповедника датируется началом первого тысячелетия н.э. (Носова, 2008).

В раннем Средневековье начинается рост населения за счет формирования транспортной магистрали из Балтийского в Черное море (путь «из варяг в греки»), которая имела большое экономическое значение (Ключевский, 1956). Ее волоки проходили, в том числе, в пределах Великого Водораздела, на котором сегодня расположен заповедник (Носова, 2008). В XI–XII вв. на этих землях уже существовало относительно высокоразвитое хозяйство, основанное на

рыболовстве, лесных промыслах, торговле с приезжающими купцами и обслуживании волоков, с подчиненным земледелием (Каримов, Носова, 1999). В результате похолодания в конце субатлантического периода, нашествия завоевателей, эпидемий и общего экономического упадка в позднем Средневековье (XIII–XVII вв.) произошло снижение плотности населения и площадей, включенных в сельскохозяйственный оборот, что привело к значительному восстановлению лесных площадей (Борисенков, Пасецкий, 1983).

Основную часть территории заповедника в 1587 г. занимали еловые леса (92%), из них ельников на болоте – 33%. Эти леса не подвергались вырубкам, выпасу и прочим интенсивным формам антропогенного воздействия. Доля же других лесов, испытывавших такое воздействие (выборочные рубки для дров и строевого леса, выпас скота, сбор хвороста) составляла всего 0.9%, из них по болотам – 0.1%. В этих лесах доля мелколиственных вторичных пород была выше. Леса интенсивного пользования располагались дисперсно, вблизи деревень участками по 10–15 га, редко доходя до 50 га. Обычно вокруг деревни располагалось несколько отдельных лесных массивов (Каримов, Носова, 1999).

Исследуемая территория была слабо заселена даже в те эпохи. Основные населенные пункты были сосредоточены в среднем течение рек Межа, Жукопа, Тюдьма и Тудовка, где были участки земли, наиболее пригодные для земледелия. Они стали активно осваиваться в XV–XVIII вв. и по архивным данным к периоду генерального межевания 1783 г. местность по берегам р. Жукопы, вплоть до закраек верхового болота «Катин мох», была освоена под сельскохозяйственные угодья (Пузаченко и др., 2016). По материалам этого межевания на современной территории ЦЛГПБЗ было 14.5% пахотных угодий (Каримов, Носова, 1999).

К последней трети XVIII в. относится пик сельскохозяйственной освоенности территории. Структура земельных угодий становится близкой к структуре землепользования «сельского» типа. Распаханность достигает максимальных значение (до 20%). Увеличение доли сенокосов за счет выкашивания прежде заболоченных и закустаренных пойм рек и ручьев также способствовало осушению территории заповедника. Низкое почвенное плодородие уже в этот период ограничивает численность населения, а продуктивность лесных и рыбных промыслов достигла предела уже в прошлую эпоху. Антропогенное воздействие во второй половине XVIII в. привело к осушению территории и сокращению площади болот. Это сопровождалось формированием еловых и сосновых лесов более высокого бонитета на месте низкобонитетных лесов по болотам (План ведения заповедного дела, 1998).

К середине XIX в. система землепользования на территории заповедника и прилегающих районов коренным образом меняется. Естественный предел расширения сенокосных угодий был достигнут уже в конце XVIII в. Даже в более обеспеченных сенокосами сельских местностях крестьяне были вынуждены покупать сено, здесь же дефицит кормов был слишком

велик. Сельское хозяйство сохраняется исключительно как подсобное, а общая площадь с/х земель сокращается до 5.8% (План ведения заповедного дела, 1998).

Упадок сельского хозяйства и сокращение используемых земель оказало существенное воздействие на экосистемы заповедника. Отмечается рост заболоченности. Существовавшие в 1780 г. отдельные болотные массивы сливаются, на месте пахотных и сенокосных угодий появляются заболоченные «неудобья». Этот процесс связывается с уменьшением дренированности из-за уменьшения распаханности и выкашивания. Есть предположения, что на месте высокобонитетных сосняков и ельников, сформировавшихся к концу XVIII в. на высохших болотах, формируются низкобонитетные болотные леса. Ельники по суходолам превращаются во влажные сфагновые ельники. Повсеместно зарастают и заболачиваются поймы рек (Каримов, Носова, 1999).

В то же время, из-за неплодородных земель, слабого развития земледелия и удаленности путей сообщения вплоть до конца XIX в. крестьяне были вынуждены наряду с использованием постоянной пашни придерживаться подсечной системы земледелия (Милов, 1998). «Крестьянское хозяйство описываемого района ведется в самой первобытной обстановке» (Эмке, 1905). В результате этого лесные фитоценозы территории ЦЛГЗ в значительной мере были подвержены длительному прямому и косвенному воздействию со стороны человека, в первую очередь посредством обширных лесных палов (Носова, 2008). Наиболее существенные лесные пожары были в конце 90-х гг. XIX в., в 1939 г. и 1999 г. (Пузаченко и др., 2016).

Промышленные лесозаготовки, начавшиеся в середине XIX в., коснулись этой части Тверской губернии в наименьшей степени в силу заболоченности территории, отсутствия сплавных путей и хороших дорог (Носова, 2008). В это время леса нынешней территории заповедника принадлежали крупным помещикам (генералу и лесопромышленнику Ромейко и графу Шереметьеву), а также удельному ведомству. Охота для местного населения была запрещена, а хозяева изредка приезжали на охоту на крупного зверя или глухаря (Пузаченко и др., 2016). В это время в основном велись выборочные рубки вдоль сплавных путей.

В условиях водораздельного ландшафта формировался особый, «лесной» тип землепользования, для которого характерны подчиненное значение сельского хозяйства, малая доля сельскохозяйственных угодий, большое значение отхожих промыслов (Каримов, Носова, 1999). Закреплению этого типа землепользования способствовали заболоченность и низкое почвенное плодородие, удаленность от сельскохозяйственных рынков и упадок коммуникаций. В результате действия этих факторов на территории ЦЛГПБЗ образовался своеобразный природный резерват, где в отличие от земель, лежащих в пределах крупных речных долин, антропогенное воздействие на природу не было таким интенсивным (Каримов, Носова, 1999). Таким образом, до XX в. для территории ЦЛГПБЗ было характерно экстенсивное

землепользование с периодическим забрасыванием земель и восстановлением лесов зонального типа (Носова, 2008).

В непосредственной близости от современных границ заповедника существовали следующие населенные пункты: по западной окраине – пять деревень (Квашня, Замощье, Стулово, Барсуки, Гороватка-Верховье); по восточной – четыре-пять (Большие Ясновицы, Хмелевка, Туд, Заболотная) (Рис. 2.6.1). В самом заповеднике располагались деревни (в последствии хутора) Горбуновка, Межа, Красное, Погорелка, Палатовка, Подзадорье. В материалах обследования 1845–1849 гг. упоминаются деревни Федоровское, Столовая, Острая Елка (Пузаченко и др., 2016).



Рисунок 2.6.1 – Типичный заброшенный агроландшафт на примере деревни Туд (охранная зона заповедника). Снимок с квадрокоптера 02.09.2018.

Интенсивная рубка лесов началась здесь с 1905 г. В 1910–1912 гг. широко использовались промышленные сплошные лесосечные рубки, при этом лесовосстановление совершенно не проводилось. Пик эксплуатации лесов восточнее р. Тюдьма приходился на 20-е годы XX в. Лес, как правило, сплавляли по р. Тюдьма на севере и по р. Межа на юге. Кроме промышленных рубок традиционно развивалось побочное лесопользование, связанное с народными промыслами: санным, колесным, лапотным и др. Для их изготовления использовались широколиственные породы. К моменту организации заповедника в лесах сохранились лишь единичные дубы. На значительной территории были истреблены клен, вяз, ильм, ясень. Липа,

дававшая ценное лыковое сырье и мягкую поделочную древесину сохранилась тогда лишь в кустарниковой форме (Пузаченко и др., 2016).

В целом, на этой территории возможности развития земледелия крайне ограничены из-за отсутствия больших площадей хорошо дренированных, легких и плодородных почв, а также избыточного увлажнения. Во второй половине XIX и начале XX в. в непосредственной близости от южных границ заповедника осваивались земельные участки и возникли хутора, но срок их существования был невелик (Каримов, Носова, 1999). После коллективизации и особенно после Великой Отечественной войны земли хуторов и малых деревень были заброшены, и от них сохранились только названия урочищ. Можно утверждать, что большая часть территории заповедника никогда не была освоена под сельское хозяйство.

Большую часть XX в. на территории охранной зоны проводилась активная сельскохозяйственная деятельность, связанная с развитием колхозов и совхозов. Площадь сельскохозяйственных земель (пашен, залежей, сенокосов и пастбищ) в те годы составляла 9.6% от всей площади территории исследований. Практически все из них находились в охранной зоне и составляли 14.6% ее площади (План ведения заповедного дела, 1998). Большая часть таких земель принадлежала совхозам и колхозам. Так, совхоз «Пробуждение» владел 4.1% земель охранной зоны (из них 1.5% в с/х обороте), совхоз «Смольниковский» – 16.2% (3.4%), совхоз «Высоковский» – 7.3% (3%), СФ «Полимаш» – 15.7% (4.2%), колхоз «Колос» – 2.4% (0.8%), колхоз «Азановский» – 4.7% (1.3%), колхоз «Родина» – 0.3% (0.04%). Основными отраслями являлись мясо-молочное животноводство и зерновое растениеводство. Выращивали в основном озимую рожь, ячмень и овес, а также лен. В качестве кормовых культур, в относительно небольшом количестве, выращивался клевер и кукуруза. Кроме того, на территории охранной зоны функционировали Жукопское лесничество Андреапольского лесхоза, Осиновское и Межинское лесничества Нелидовского лесхоза, Сибирское лесничество Оленинского лесхоза и Песочинское лесничество Селижаровского лесхоза, которые занимали в общей сложности 48.7% площади охранной зоны (План ведения заповедного дела, 1998).

Постепенный отток сельского населения начался после войны примерно с середины с 1950-х гг. К концу 1980-х большинство деревень уже оказались заброшенными. С началом 1990-х гг. в связи с экономическим кризисом в стране начинается зарастание многих сенокосных угодий и сокращение засеваемой пашни.

Наиболее существенным явлением для территории заповедника в это время следует считать период его закрытия с 1951 по 1960 гг., когда его земли были переданы во владение лесхоза. В конце 50-х годов силами лесхоза было вырублено около 600 га старых еловых лесов в наиболее доступных южных частях заповедника. Также были вырублены участки, примыкающие к заповеднику. На месте таких вырубок сформировались средневозрастные

елово-мелколиственные леса с преобладанием осины, березы бородавчатой и серой ольхи (Пузаченко и др., 2016). За период с 1983 по 1995 гг. в охранной зоне и прилегающей к ней территории по существу были вырублены наиболее ценные лесные массивы (План ведения заповедного дела, 1998). На протяжении последних 30 лет продолжают вырубаться остатки старых еловых лесов в охранной зоне заповедника.

Заселение исследуемой территории людьми и ее хозяйственное использование целиком определяется характером рельефа (см. раздел 2.2). Размещение существующих населенных пунктов и заброшенных деревень прямо показывает геоморфологическую обусловленность расселения. Основные сельскохозяйственные земли на протяжении всего периода освоения были так или иначе приурочены к камовым отложениям моренных гряд, сложенных песками и супесями и перекрытых покровными суглинками. Только эти дренируемые и теплые местообитания в регионе с избыточным увлажнением в малой степени все же приемлемы для ведения сельского хозяйства (Пузаченко и др., 2016). Деревни в основном расположены на песчаных и супесчаных отложениях камов и озов. Сельским хозяйством осваивались в основном дерново-палево-подзолистые и наиболее дренируемые варианты дерново-слабо-, среднеподзолистых глееватых типов почв. В этих почвах всегда четко выражен пахотный горизонт с резкой границей на глубине 20–30 см, которая сохраняется, по крайней мере, первую сотню лет (Пузаченко и др., 2016).

## ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### 3.1. Основные этапы проведения работы

Использование непосредственных пищевых предикторов в моделировании пригодности местообитаний бурого медведя во многом основывается на тщательном изучении трофической экологии: знании пищевого рациона, сезонной динамики потребления кормов, их энергетической ценности, а также особенностей потребления (Nielsen et al., 2010). Такие исследования необходимы для более глубокого понимания связей вида с местообитаниями, продуцирующими ресурсы, и особенностей распространения его особей по территории (Robbins et al., 2004; Klare et al., 2011; López-Alfaro et al., 2015; Stenset et al., 2016) (подробнее см. разделы 1.7 и 1.8).

В связи с этим, работа была поделена на три основных этапа. На первом этапе был проведен анализ пищевого рациона бурого медведя на территории исследований. На основе его результатов составлен список пищевых объектов, проведены оценки их энергетической значимости для вида и особенности сезонной динамики потребления (Рис. 3.1.1).

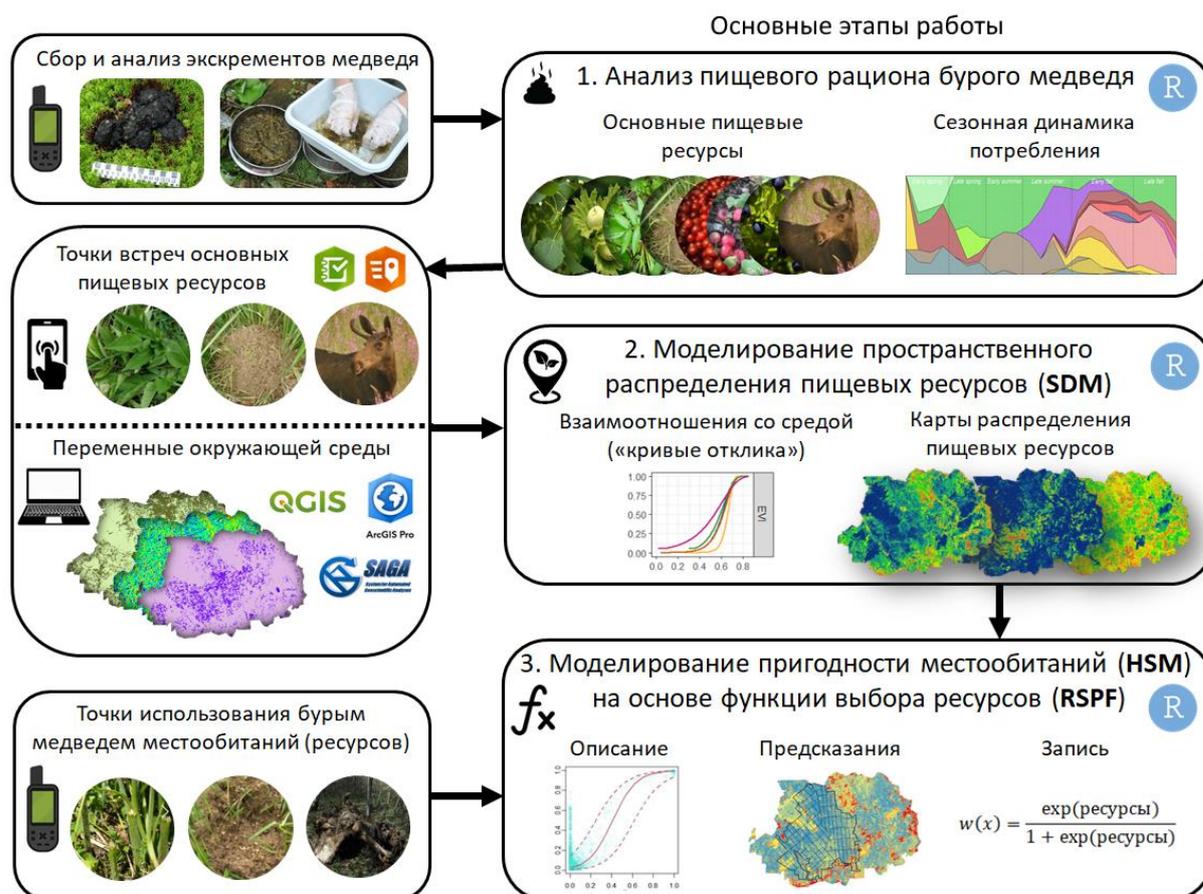


Рисунок 3.1.1 – Общая схема всех этапов проведения работы по построению моделей пригодности местообитаний бурого медведя на основе реальной функции выбора ресурсов на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранный зоны за период 2008–2021.

Вторым этапом являлось построение моделей пространственного распределения (SDM) основных пищевых ресурсов бурого медведя, т.н. «food-probability models» (Denny et al., 2018). Это является необходимым шагом на пути к построению реальной RSPF, т.е. модели, основанной на прямых ресурсах, а не на их суррогатах.

На заключительном третьем этапе были построены реальные RSPF-модели, где в качестве точек использования выступали регистрации использования медведем местообитаний (их пищевых ресурсов), а в качестве предикторных переменных – карты распределения пищевых ресурсов, построенные на основе моделей их пространственного распределения (на этапе 2). Так были построены общая и сезонные модели для весеннего, летнего и осеннего периодов (Рис. 3.1.1).

Структура диссертационной работы соответствует представленной схеме, а каждому основному этапу работ посвящена отдельная глава. Далее представлены описания методов всех этапов: 1) анализа пищевого рациона, 2) построения моделей SDM и 3) построения моделей RSPF.

### **3.2. Учетные маршруты по территории исследований**

Сбор всех полевых данных проходил в рамках учетных маршрутов. Учетный маршрут – это пеший маршрут по территории исследований, во время которого исследователь (учетчик) регистрирует (учитывает) координаты любой первичной биологической (зоологической и ботанической) информации с помощью прибора спутниковой навигации системы GPS (Global Positioning System). Во время прохождения такого маршрута прибором GPS также записывается пройденный путь (т.н. «трек»). Таким образом, для каждого учетного маршрута известны дата и время его прохождения, точная длина трека и сам трек в формате шейп-файла (shape file).

Все маршруты проходили в течение периода бодрствования медведя (с марта по ноябрь) в период с 2008 по 2021 гг. Маршруты выбирались таким образом, чтобы их линия пересекала максимально возможное число различных местообитаний бурого медведя. Они пролегли по лесным дорогам, просекам, тропам, а также вне каких-либо видимых траекторий движения (чаще всего при троплении медведей и обследовании отдельных биотопов). В виду слабого антропогенного влияния на исследуемой территории все виды средних и крупных млекопитающих активно используют указанные пути для передвижения и не избегают их (Желтухин, Огурцов, 2018). Всего было пройдено 476 маршрутов продолжительностью 791 полевой день и общей протяженностью 6595 км (Таблица 3.2.1). Из них 3693 км было пройдено по территории заповедника (56%) и 2902 км – по территории его охранной зоны (44%) (Рис. 3.2.1).

Таблица 3.2.1 – Характеристики усилия на отбор проб – пройденных учетных маршрутов по территории исследований в период 2008–2021 гг.

Год	Число полевых дней	Число учетных маршрутов	Общий пеший километраж (км)
2008	32	21	307
2009	113	65	768
2010	-	-	-
2011	110	62	596
2012	184	68	1111
2013	136	52	973
2014	30	27	294
2015	7	7	91
2016	48	44	465
2017	15	15	320
2018	39	38	414
2019	8	8	124
2020	28	28	474
2021	41	41	658
Всего	791	476	6595

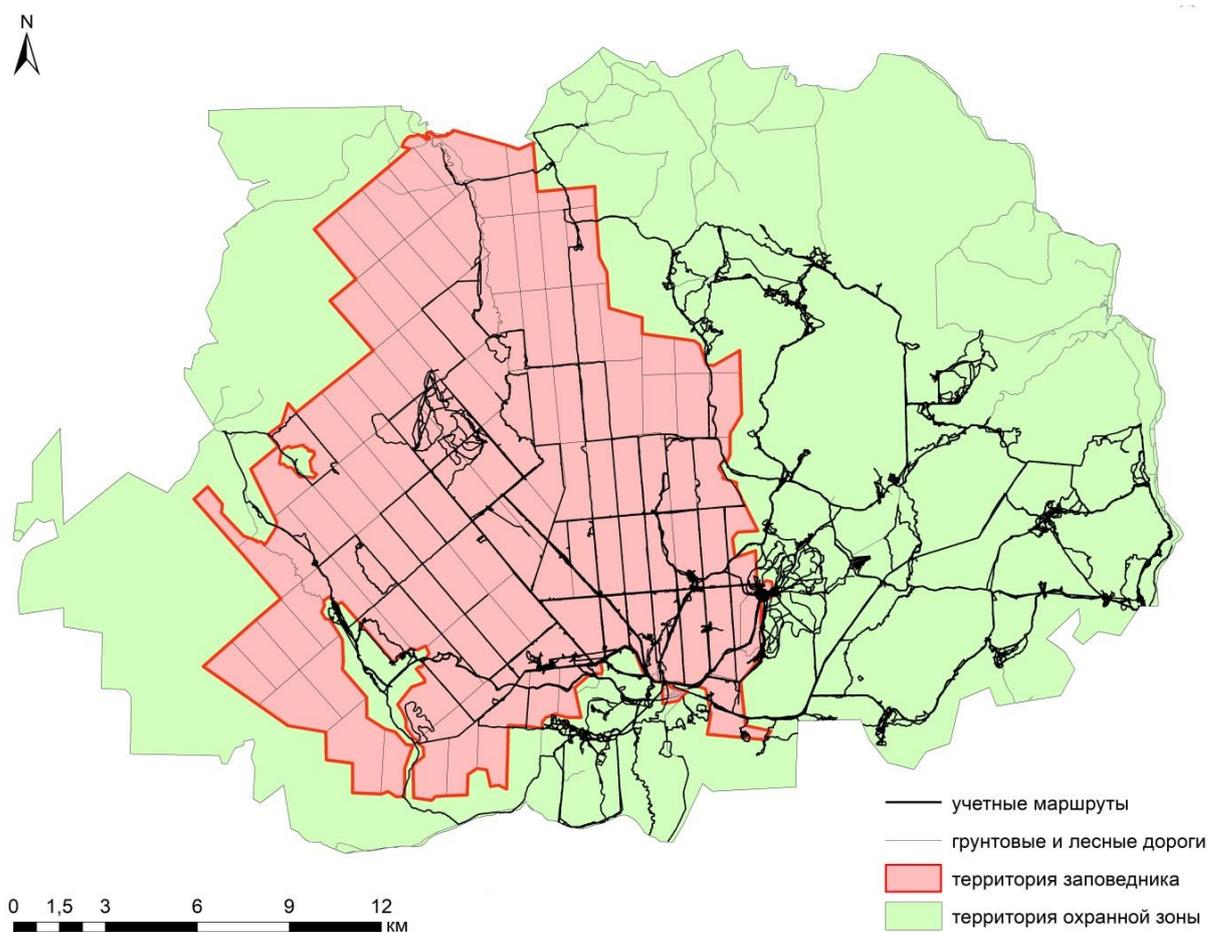


Рисунок 3.2.1 – Пешие учетные маршруты по территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны.

Во время прохождения маршрутов использовали GPS-навигатор, а также мобильное устройство (смартфон на базе ОС Android). При прохождении маршрутов внимание уделялось следам жизнедеятельности бурого медведя, визуальным встречам, а также его пищевым ресурсам. К следам жизнедеятельности относились отпечатки лап на почве, траве, мхе, поеди любых растительных объектов (трав, ягод, орехов и т.п.), разрытые муравейники, гнезда ос, мышей и полевок, разрушенная мертвая древесина, сломанные и погнутые деревья, останки убитых крупных млекопитающих («давленки»), маркировочные деревья, экскременты, лежки и т.п.

### 3.3. Методы анализа пищевого рациона бурого медведя

Анализ пищевого рациона проводили на основе данных по разбору экскрементов бурого медведя. Поиск и сбор экскрементов осуществляли на пеших учетных маршрутах. Сбор экскрементов также проводили во время тропления медведя по следам и на его лежках. Для снижения влияния пространственной автокорреляции при обнаружении в одном месте нескольких внешне одинаковых по составу экскрементов, производили сбор только одной кучи. Если при первичном полевом обследовании экскременты различались по своему составу, то производили сбор всех таких куч с учетом рекомендаций, представленных в литературе (Munro et al., 2006). При обнаружении экскрементов указывали дату обнаружения, свежесть (в пределах 1 декады) и географические координаты с использованием приборов GPS. Свежесть определяли по внешним признакам, принимая во внимание погодные условия в предыдущие дни. Экскременты, чья свежесть составляла больше 20 дней, не собирали. Все экскременты помещали в пластиковые пакеты Ziplock, которые маркировали и затем хранили в морозильнике до времени проведения их разбора (Рис. 1П, Приложение). Точки сбора экскрементов представлены на карте (Рис. 3.3.1).

Весь период бодрствования бурого медведя был разделен нами на дополнительные периоды (сезоны), согласно фенологии его основных пищевых ресурсов (Dahle et al., 1998; Vulla et al., 2009; Ciucci et al., 2014 и др.). **Ранневесенний** период (с 20 марта по 30 апреля) начинается со времени выхода зверей из берлог и заканчивается началом вегетации травянистой растительности (в первую очередь, сныти). **Поздневесенний** период (с 1 по 31 мая) начинается с активной вегетации травянистой растительности, включает в себя активную стадию гона и заканчивается прекращением активного роста листовых пластин у осины. **Раннелетний** период (с 1 по 30 июня) соответствует времени активного роста вегетативных побегов растений сем. Ариасеае и размножения муравьев, устраивающих купольные гнезда. **Позднелетний** период (с 1 июля по 10 августа) характеризуется бутонизацией и цветением растений сем. Ариасеае, а также плодоношением черники. **Раннеосенний** период (с 11 августа

по 30 сентября) начинается с наступления фазы молочной спелости у овса и началом созревания орехов лещины, включает в себя период плодоношения клюквы и брусники, а заканчивается окончанием периода восковой спелости овса. **Позднеосенний** период (с 1 октября по 10 ноября) характеризуется опаданием овса и перемещением медведей в станции переживания зимнего периода.

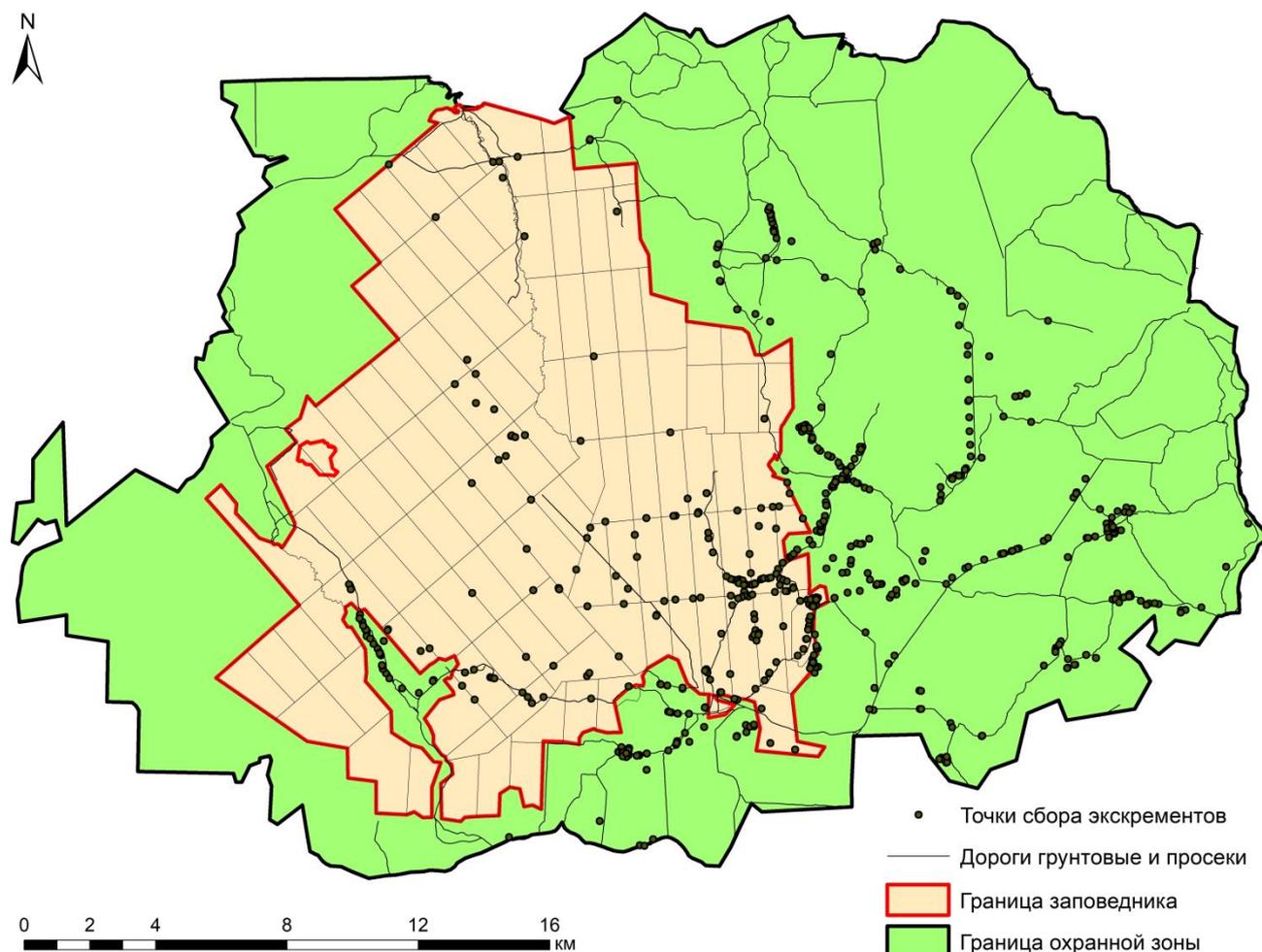


Рисунок 3.3.1 – Места сбора экскрементов бурого медведя на территории исследований в течение 2008–2021 гг.

Всего нами было собрано 139 экскрементов весной (23 – в ранневесенний период, 116 – в поздневесенний), 162 экскремента летом (52 – в раннелетний период, 110 – в позднелетний), 447 экскрементов осенью (316 – в раннеосенний период, 131 – в позднеосенний). Число экскрементов, собранных в осенний период, значительно превосходит таковое в другие периоды, что отмечено многими исследователями и соответствует временной динамике потребления медведем пищевых ресурсов (Vulla et al., 2009; Di Domenico et al., 2012; Štofik et al., 2013; Ciucci et al., 2014; Stenset et al., 2016; García-Rodríguez et al., 2021).

В лабораторных условиях копрологический анализ проводили согласно общепринятым процедурам (Beeman & Pelton, 1980; Mealey, 1980; Dahle et al., 1998; Munro et al., 2006; Kavčič et al., 2015 и др.). Первоначально образец размораживали, размачивали в воде до придания ему пластичного состояния и по частям промывали через систему сит с размерами ячеек 1, 2 и 5.6 мм. Далее непереваренные остатки группировали по отдельным пищевым объектам, для которых устанавливали вид и долю фракции (объем/обилие) в экскременте с точностью 5%.

Весь спектр кормов бурого медведя на исследуемой территории можно разделить на растительные (вегетативные и плодовые) и животные. К вегетативным кормам относятся всевозможные травянистые растения, хвощи и листья деревьев; к плодовым – плоды кустарничков (ягоды), деревьев и кустарников (яблоки, костянки, многокостянки, многоорешки и орехи); к животным кормам – насекомые, млекопитающие и птицы.

Для видов сем. *Ариасеае* определяли общие оценки, потому что их видовая идентификация в экскрементах была затруднительна. Плоды кустарничков (черника, брусника, голубика, клюква, водяника), кустарников (лещина, шиповник, малина, крушина, калина, рябина черноплодная) и деревьев (яблоня домашняя, рябина красная, черемуха, слива) определяли по семенам (Забровский, 1962). Распространение как *Vaccinium microcarpum*, так и *Vaccinium oxococcos* связано со сфагновыми болотами и сосняками, поэтому мы не разделяли их по видам и представили под общим названием *Охусоссис* spp. в соответствии с их предыдущим родовым названием *Охусоссис* Hill. Орехи лещины представлены отдельной группой. Все насекомые, наружный скелет которых не переваривается у медведя, определяли до вида в лаборатории. Определение муравьев проводила к.б.н. Е. Б. Федосеева (Зоомузей МГУ). Определение ос проводил к.б.н. А. В. Антропов (Зоомузей МГУ). Определение доли насекомых каждого вида в экскрементах было затруднительно, поэтому показатели приводятся для всех видов вместе («муравьи», «осы», «пчелы» и «другие»). Среди млекопитающих достоверно определяли лося, кабана и мышевидных грызунов. Единой группой также представлены птицы. При анализе использовали 7 основных кормовых групп: травянистые растения, плоды кустарничков (условно «ягоды»), плоды кустарников и деревьев (условно «фрукты»), орехи лещины (условно «орехи»), искусственная подкормка (овес и кукуруза), муравьи, осы и млекопитающие. Балластные пищевые объекты (хвоя, опад, древесина, мох и т.п.) потребляются медведем как намерено, так и случайно, но представляют крайне малую энергетическую ценность и поэтому не рассматривались нами в данной работе.

Мы использовали способы обработки и представления материала, а также формулы для вычисления основных показателей, широко освещенные в литературе по бурому медведю (Dahle et al., 1998; Munro et al., 2006; Ciucci et al., 2014; Kavčič et al., 2015; López-Alfaro et al.,

2015; Stenset et al., 2016), а также общие рекомендации при работе с данными анализа подобного рода (Trites & Joy, 2005).

Показатель частоты встречаемости пищевого объекта в % (*FO*, Frequency of Occurrence) определяли по формуле:

$$FO = \frac{\text{Общее количество экскрементов с определенным пищевым объектом } (N(fi))}{\text{Общее количество экскрементов } (n)}$$

Показатель объема пищевого объекта в % (*FV*, Fecal Volume) определяли по формуле:

$$FV = \frac{\text{Общий объем пищевого объекта } (fi) \text{ среди всех экскрементов}}{\text{Общий объем всех пищевых объектов}}$$

Для определения общей важности пищевого объекта мы рассчитывали индекс относительной важности (Index of Relative Importance, *IRI*) по формуле (Home & Jhala, 2009; Rather et al., 2020):

$$IRI = (FV + NF) * FO$$

где *NF* (Numerical Frequency) – отношение числа встреч пищевого объекта *i* в экскрементах к сумме встреч всех пищевых объектов.

Пищевой рацион бурого медведя достаточно богат, и все корма имеют разную степень перевариваемости и усвояемости в зависимости от своего химического состава (Pritchard & Robbins, 1990; Wojarska & Selva, 2013). Структура рациона, определенная по содержанию экскрементов, лишь косвенно отражает реальную картину потребления кормов. Отношение потребленного свежего корма к остаткам его непереваренных частей в помете различно для разной пищи (Hewitt & Robbins, 1996). Таким образом, данные только о встречаемости пищевого объекта (*FO*) и общем обилии (*FV*) не могут достоверно отражать его значение в жизни зверя (Dahle et al., 1998; Klare et al., 2011). Чтобы устранить эту погрешность и рассчитать реальный пищевой рацион, были введены специальные поправочные коэффициенты (*CF*, Correction Factors), которые учитывают степень усвояемости различных кормов у бурого медведя и энергию, необходимую на их переваривание (Hewitt & Robbins, 1996; Wojarska & Selva, 2013). Их значения для основных кормов на исследуемой территории представлены в таблице 4.1.1.

Показатель оценочного пищевого содержания в % (*EDC*, Estimated Dietary Content) определяет оригинальный состав рациона. Он вычислялся по формуле (López-Alfaro et al., 2015; Stenset et al., 2016 и др.), где *CF<sub>1</sub>* – поправочный коэффициент 1:

$$EDC = (FV(fi) * CF_1(fi)) / \sum_{fi=1}^n (FV(fi) * CF_1(fi)) * 100$$

Для расчета EDC использовали поправочный коэффициент  $CF_1$  для хвои, травянистых растений, ягод *Vaccinium* и *Empetrum*, малины, яблок, насекомых, грызунов и птиц согласно Hewitt & Robbins (1996) и Dahle et al. (1998); для ягод *Viburnum* spp. согласно Ciucci et al. (2014), а для овса, кукурузы и орехов лещины согласно Wojarska & Selva (2013). Определение  $CF_1$  для копытных всегда связано с трудностями (Hewitt & Robbins, 1996; Persson et al., 2001; Ciucci et al., 2014). Согласно нашим обследованиям останков взрослых лосей, добытых медведями, их туша поедается в среднем на 80%. Как правило, от туши остаются только крупные кости и примерно 70% шкуры. В случае лосят медведь поедает около 90% их туши, оставляя лишь обломки костей и примерно 30% шкуры (Рис. 3.3.2).

Таким образом, для определения  $CF_1$ , мы использовали функцию, представленную Дэвидом Хьюитом и Чарльзом Роббинсом (Hewitt & Robbins, 1996):

$$CF_1 = 84.70 * x^{-0.96}$$

В данном случае  $x$  – доля съеденной лосиной шкуры (в %) при условии полной утилизации хищником мяса и внутренностей туши. Согласно представленной формуле расчётные значения  $CF_1$  составили 3.23 для взрослого лося и 1.43 для лосенка. Тем не менее, мы использовали приближенные значения 3.0 и 1.5 соответственно, чтобы сделать наши результаты сопоставимыми с другими исследованиями, где эти значения коэффициента наиболее популярны (Persson et al., 2001; Ciucci et al., 2014; López-Alfaro et al., 2015; Coogan et al., 2018; Nawaz et al., 2019). Необходимо отметить, что нами был обнаружен всего 1 останки лосенка, поэтому в большинстве случаев мы использовали  $CF_1 = 3$ . Для кабана был использован тот же поправочный коэффициент, что и для лося.

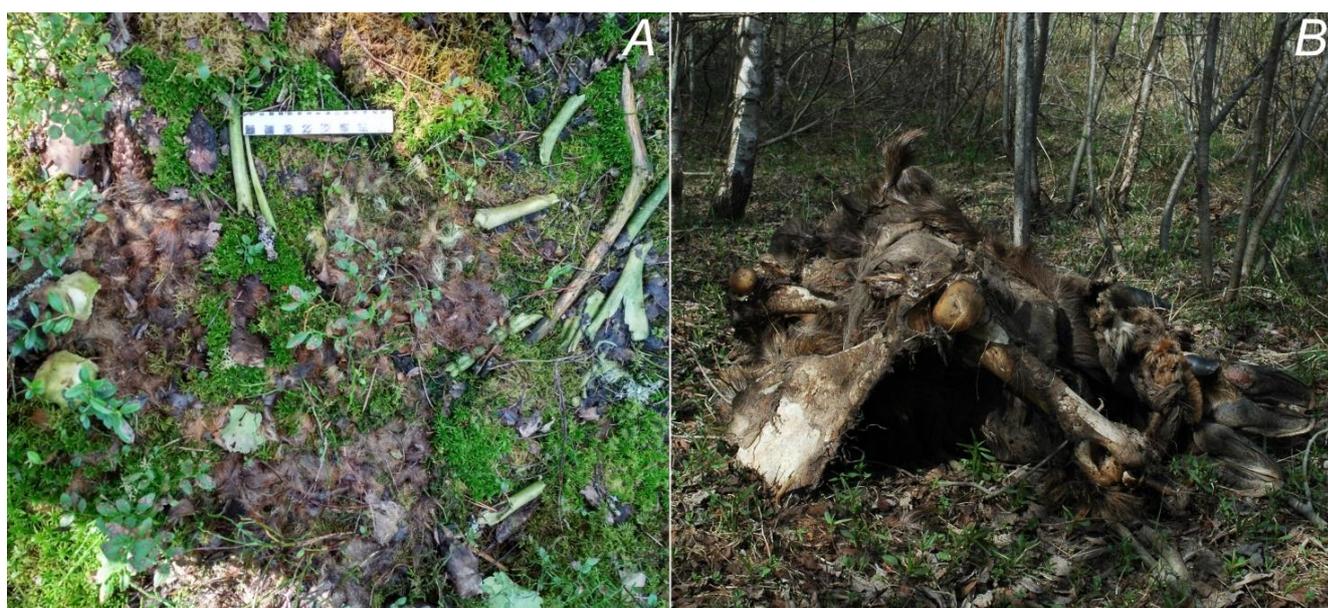


Рисунок 3.3.2 – Останки туши (кости и шкура) лосенка (слева) и взрослого лося (справа) после ее поедания бурым медведем. Фото: Огурцов С.С., Желтухин А.С.

Показатель энергетического пищевого содержания в % (*EDEC*, Estimated Dietary Energetic Content) определяет энергетическую составляющую и, таким образом, может считаться наиболее адекватно отражающим значение пищи как источника энергии. Калорийность разных кормов сильно различается, а для их переваривания и усвоения у медведя затрачивается разная энергия. Для определения итоговых энергетических приобретений и расчета ценности пищевого компонента использовали следующую формулу (Persson et al., 2001; Stenset et al., 2016 и др.), где  $CF_2$  – поправочный коэффициент 2:

$$EDEC = (EDC(fi) * CF_2(fi)) / \sum_{fi=1}^n (EDC(fi) * CF_2(fi)) * 100$$

Для их расчетов были применены соответствующие поправочные коэффициенты (Dahle et al., 1998; Wojarska & Selva, 2013; Kavčič et al., 2015; Stenset et al., 2016). Для расчета *EDEC* использовали поправочный коэффициент  $CF_2$  для хвощей, травянистых растений, плодов кустарничков, муравьев, ос и шмелей, мышевидных грызунов, копытных и птиц согласно Инге-Лиль Персон и коллегам (Persson et al., 2001), плодов деревьев и кустарников (включая орехи) согласно Джоффри Притчарду и Чарльзу Роббинсу (Pritchard & Robbins, 1990), а также Паоло Чуччи с коллегами (Ciucci et al., 2014). Мы не смогли найти значений  $CF_2$  для овса, поэтому использовали то же самое значение, что и для кукурузы (Gray, 2001, цит. по Kavčič et al., 2015). Все используемые коэффициенты для соответствующих пищевых объектов указаны в таблице 4.1.1 (Глава 4).

Для представления результатов анализа экскрементов и общей характеристики пищевого рациона бурого медведя нами использованы три основных показателя: *FO*, который отражает значение пищевого объекта на основе его встречаемости; *IRI*, который отражает значение пищевого объекта на основе его встречаемости и объема; и *EDEC*, который отражает значение пищевого объекта на основе его перевариваемости и энергетической ценности. Указанные показатели позволяют составить наиболее полное и разностороннее представление пищевого рациона.

Сходство трофических ниш медведя на разных типах территории (заповедник и охранный зона) определяли с помощью индекса перекрытия трофических ниш Пианки (Fisher et al., 2005; Сидорчук, Рожнов, 2010), который рассчитывали по следующей формуле:

$$\alpha_{xy} = \sum p_{ix} * p_{iy} / \sqrt{(\sum p_{ix}^2 * \sum p_{iy}^2)}$$

где  $p_{ix}$  – встречаемость пищевого объекта ( $fi$ ) в первой выборке (на территории заповедника),  $p_{iy}$  – встречаемость пищевого объекта ( $fi$ ) во второй выборке (на территории охранный зоны). При  $\alpha_{xy} = 1$  трофические ниши полностью совпадают, при  $\alpha_{xy} = 0$  они полностью различаются.

Ширину трофической ниши (от 1 до 7) оценивали с помощью индекса Левинса (B), который рассчитывали по формуле (Levins, 1968), где  $p_i$  – встречаемость пищевого объекта в общей выборке (FO):

$$B = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

К сожалению, многие травянистые растения не удалось определить до вида при анализе экскрементов. Факт их потребления устанавливали при полевых обследованиях, а важность оценивали экспертным способом. Во время полевых обследований каждый встреченный растительный объект, потребленный в пищу бурым медведем, собирали в гербарий и определяли в дальнейшем в лаборатории при невозможности его определения в полевых условиях. Из всех разоренных медведем гнезд насекомых отбирали пробы по 10 имаго для муравьев и по 2–3 имаго для ос, которых затем также определяли до вида в лаборатории. Видовую принадлежность млекопитающих устанавливали по их останкам при обнаружении мест удачных охот и частям в экскрементах (шерсть, роговые чехлики копыт). Все латинские названия растений приведены согласно базе данных POWO (2021). Таксономия муравьев приводится согласно базе данных AntWeb (2021), общественных ос – согласно Carpenter & Kojima (1997) и Daglio (2019), а млекопитающих – согласно Wilson & Reeder (2005).

Для проверки значимости вариации показателя FV между сезонами использовали непараметрический дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса. Для дальнейшего выяснения значимых сезонов и типа территории мы перевели значения FV в пропорции (от 0 до 1) и построили обобщенную линейную модель (GLM) с квазибиномиальным распределением и функцией связи «sloglog», чтобы избежать сверхдисперсии. В этом случае пропорции FV выступали в качестве переменной отклика, а сезоны, тип территории и их взаимодействия – в качестве независимых переменных. Поскольку ранее мы установили, что наибольшее разнообразие пищевого рациона отмечено для раннеосеннего периода (Огурцов, 2018), мы решили использовать этот период как контрольный уровень (интерсепт) в наших моделях. Затем была применена процедура построения лучшей модели на основе дисперсионного анализа второго типа (type II ANOVA) (Herr, 1986). Пороговый уровень значимости во всех случаях был принят как 0.05.

Поскольку размеры выборок экскрементов для заповедника и охранной зоны сильно различались, для сравнения объемов пищевых объектов между этими территориями применяли статистику дельта Клиффа (Cliff's delta statistic), как аналог U-статистики Манна-Уитни, не подверженную эффекту размера выборки (Cliff, 1996). Ее значения находятся в диапазон от -1 до 1, где 0 означает стохастическое равенство двух групп, 1 – одна группа демонстрирует абсолютное стохастическое доминирование над другой группой, а -1 – обратный эффект.

Значения от 0 до  $|0.11|$  указывают на незначительные различия; от  $|0.11|$  до  $|0.28|$  – на небольшие различия, от  $|0.28|$  до  $|0.43|$  – на умеренные различия, от  $|0.43|$  до  $|1|$  – на большие различия.

### 3.4. Моделирование пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя

Все этапы моделирования пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя и его результаты представлены согласно общим рекомендациям для построения SDM (Araújo et al., 2019; Zurell et al., 2020). Исходя из этих рекомендаций, главными задачами были исследование взаимоотношений пищевых ресурсов медведя с окружающей средой и построение карт их пространственного распределения. Общий алгоритм построения моделей показана на рисунке 3.4.1.

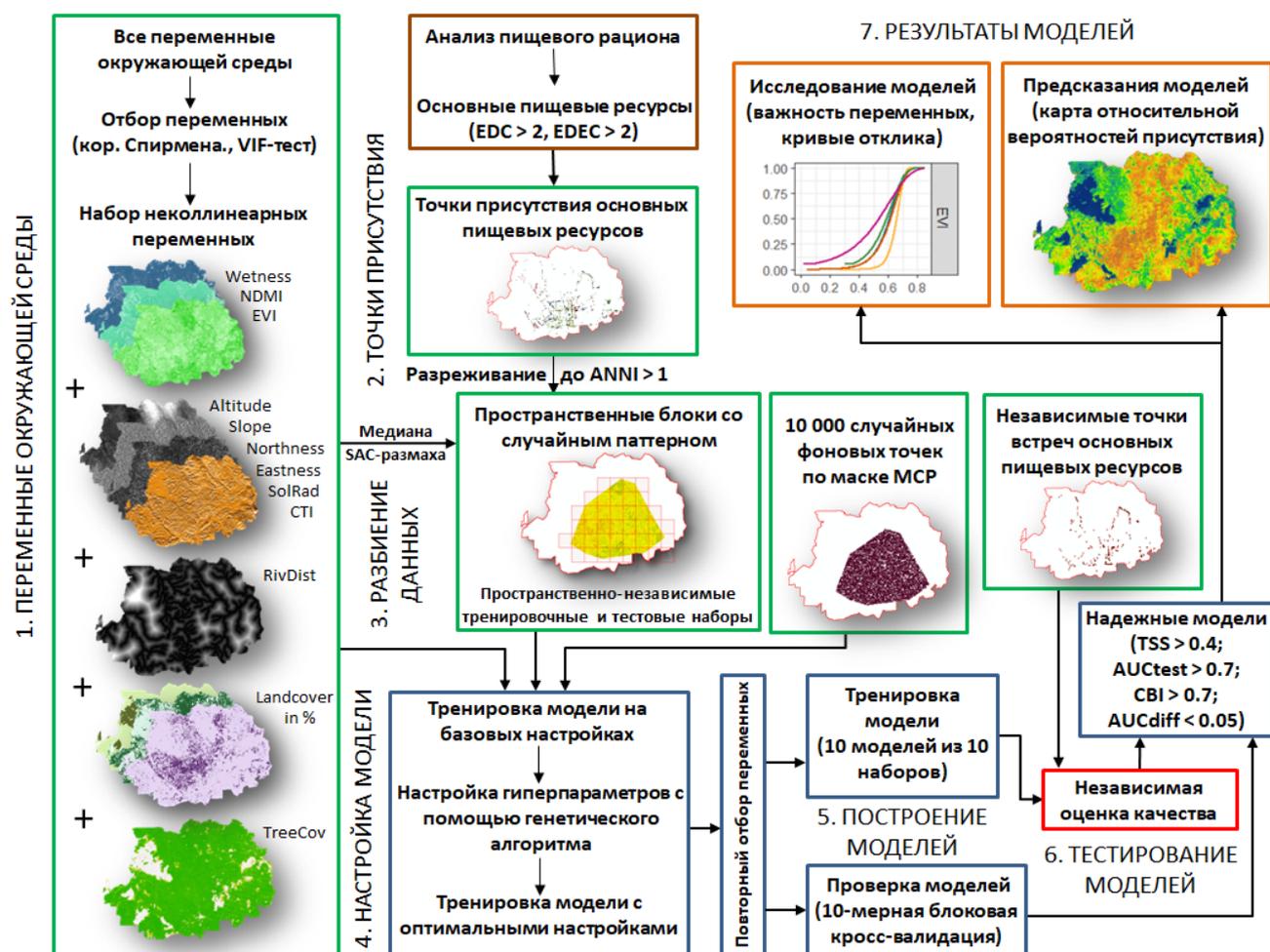


Рисунок 3.4.1 – Общий алгоритм последовательности действий при моделировании пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя. Коричневый цвет рамки – анализ пищевого рациона (этап 1); зеленый цвет – подготовка данных к моделированию (пре-процессинг); синий цвет – процесс построения (тренировка) и отбора моделей (тестирование); оранжевый цвет – описание результатов моделей.

### 3.4.1. Преди́кторные переменные окружающей среды

В качестве преди́кторных переменных окружающей среды использовали вегетационные индексы, полученные на основе данных мультиспектральных спутниковых снимков, морфометрические характеристики, полученные на основе цифровой модели рельефа (ЦМР), топографические переменные (растры близости), типы растительного покрова и данные о сомкнутости древостоя. Все эти переменные чаще всего используются при моделировании распространений пищевых ресурсов при среднем уровне пространственного разрешения (30 м) (van Gils et al., 2012; Nielsen et al., 2010; Nijland et al., 2014; Shores et al., 2019; McClelland et al., 2020).

Чаще всего при моделировании пространственного распределения растений используются климатические, эдафические и топографические переменные (Coudun & Gégout, 2007; Mellert et al., 2011; Roberts et al., 2014; Nielsen et al., 2016; Shirk et al., 2018; Penteriani et al., 2019; McClelland et al., 2020), а для муравьев чаще применяют топографические характеристики (Gutiérrez et al., 2005; Frank et al., 2015). В нашем случае, масштаб исследования не позволяет использовать климатические переменные, а эдафические переменные не доступны на требуемом разрешении для территории исследований.

### Вегетационные индексы (ВИ)

В качестве данных мультиспектральной спутниковой съемки для расчета ВИ использовали все сцены спутника Landsat 8 OLI-TIRS (Landsat, 2019; <http://earthexplorer.usgs.gov>) за период с апреля по сентябрь с 2013 по 2020 гг. Известно, что облачность искажает значения производных ДДЗ (Sesnie et al., 2012), поэтому мы подбирали только сцены с безоблачным покрытием территории исследований. По возможности, для каждого месяца вегетационного периода выбирали по две сцены за разные годы. За июль безоблачных сцен совсем не было, а в августе была только одна. В итоге было отобрано 9 сцен – 26.04.2014, 06.06.2014, 10.09.2014, 29.04.2015, 25.09.2017, 07.05.2018, 11.08.2018, 19.05.2019, 11.06.2019.

Поскольку мы использовали 1 уровень снимков Landsat 8 (Level-1), перед расчетом ВИ была проведена радиометрическая коррекция. Сначала значения каналов мультиспектральных изображений (компози́тов) были переведены из стандартных пиксельных значений DN (digital numbers) в значения отражения (surface reflectance) путем выполнения коррекции верхней части атмосферы (Top of Atmosphere correction, TOA), а затем введена поправка на угол солнца. Расчеты проводили с помощью радиометрических коэффициентов из MTL-файла согласно формуле из руководства пользователя Landsat 8 (2019):

$$\rho_{\lambda} = \frac{(M_{\rho} * Q_{cal} + A_{\rho})}{\sin(\theta_{SE})}$$

где:

$\rho_{\lambda}$  – значение отражения TOA с поправкой на солнечный угол;

$M_{\rho}$  – коэффициент мультипликативного масштабирования для конкретного канала (REFLECTANCE\_MULT\_BAND\_x, где x - номер канала);

$A_{\rho}$  – коэффициент аддитивного масштабирования для конкретного канала (REFLECTANCE\_ADD\_BAND\_x, где x - номер канала);

$Q_{cal}$  – откалиброванные стандартные пиксельные значения продукта (Digital Numbers, DN);

$\theta_{SE}$  – местный угол высоты солнца в центре сцены в градусах (SUN\_ELEVATION).

Спектральные ВИ представляют собой соотношение или комбинацию спектральных каналов, которые обычно используются для повышения чувствительности данных дистанционного зондирования к характеристикам растительности, таким как зеленость, интенсивность роста, продуктивность, содержание влаги, биомасса и индекс листовой поверхности (Huete et al., 2002). Нами были рассчитаны следующие ВИ: EVI, GNDVI, NDMI, GCVI, ARVI.

Наиболее популярным ВИ является нормализованный вегетационный индекс (Normalized Difference Vegetation Index, NDVI; Rouse et al., 1973) – стандартизированный индекс, показывающий наличие и состояние растительности (относительную биомассу). Этот индекс использует контраст характеристик двух каналов из набора мультиспектральных растровых данных – поглощения пигментом хлорофилла в красном канале (RED) и высокой отражательной способности растительности в инфракрасном канале (NIR). В нашей работе мы использовали один из его вариантов – EVI (Усовершенствованный ВИ).

Усовершенствованный ВИ (Enhanced Vegetation Index, EVI; Huete et al., 2002) был разработан для коррекции результатов NDVI, которые искажаются из-за атмосферных воздействий и фоновых сигналов почвы. Он обеспечивает повышенную чувствительность в регионах с густой растительностью и высокой биомассой, сводя к минимуму влияние почвы и атмосферы (Jiang et al., 2008). EVI имеет коэффициенты C1 и C2 для корректировки аэрозольных рассеиваний, которые присутствуют в атмосфере, и коэффициент L для поправок искажения значений из-за почвенного фона и растительного покрова. Этот ВИ наиболее полезен в регионах с высоким индексом листовой поверхности, где NDVI может перенасыщаться (Huete et al., 2002). Он аналогичен NDVI и может использоваться для количественной оценки зелености растительности. В ряде исследований было показано, что он сильно коррелирует с активностью фотосинтеза и транспирацией растений (Glenn et al., 2008).

В то же время известно, что этот индекс плохо работает на территориях с горным ландшафтом (Sesnie et al., 2012), в то время как NDVI потенциально снижает влияние ландшафта на значения ВИ (Matsushita et al., 2007).

GNDVI (зеленый NDVI) – модификация NDVI, используемая для оценки активности фотосинтеза и потребления растениями воды (Gitelson et al., 1996). Стандартизованный индекс различий увлажненности (Normalized Difference Moisture Index, NDMI) определяет содержание влаги в растительности (Gerard et al., 2003; Vermote et al., 2016). Индекс зеленого хлорофилла (Green Chlorophyll Vegetation Index, GCVI) используется для оценки содержания хлорофилла в листьях различных видов растений (Gitelson et al., 2003). Содержание хлорофилла отражает физиологическое состояние растительности; он снижается у растений, подвергшихся стрессу, и поэтому может использоваться в качестве показателя здоровья растений. ARVI (атмосфероустойчивый ВИ) является первым ВИ, устойчивым к влиянию атмосферы, и также отражает различия по фитомассе (Kaufman & Tanre, 1992). Несмотря на большое разнообразие ВИ именно NDVI и EVI являются стандартными продуктами спутниковых данных, используемыми для мониторинга растительности в региональном и глобальном масштабах (Jensen, 2007; van Leeuwen et al., 2010; McClelland et al., 2020). Для всех представленных индексов были рассчитаны среднегодовые значения по всем выбранным сценам Landsat. Формулы расчета всех ВИ приведены в таблице 3.4.1.

Таблица 3.4.1 – Общие формулы для расчета вегетационных индексов (ВИ), определяющих интенсивность растительности, и их производные для расчета с помощью каналов спутника Landsat 8.

ВИ	Общая формула	Формула для спутника Landsat 8
NDVI	$(\text{NIR} - \text{Red})/(\text{NIR} + \text{Red})$	$(\text{B5} - \text{B4})/(\text{B5} + \text{B4})$
NDMI	$(\text{NIR} - \text{SWIR})/(\text{NIR} + \text{SWIR})$	$(\text{B5} - \text{B6})/(\text{B5} + \text{B6})$
GNDVI	$(\text{NIR} - \text{Green})/(\text{NIR} + \text{Green})$	$(\text{B5} - \text{B3})/(\text{B5} + \text{B3})$
ARVI	$(\text{NIR} - (2 * \text{Red}) + \text{Blue})/(\text{NIR} + (2 * \text{Red}) + \text{Blue})$	$(\text{B5} - (2 * \text{B4}) + \text{B2})/(\text{B5} + (2 * \text{B4}) + \text{B2})$
EVI	$2.5 * ((\text{NIR} - \text{Red})/(\text{NIR} + 6 * \text{Red} - 7.5 * \text{Blue} + 1))$	$2.5 * ((\text{B5} - \text{B4})/(\text{B5} + 6 * \text{B4} - 7.5 * \text{B2} + 1))$
GCVI	$(\text{NIR})/(\text{Green}) - 1$	$(\text{B5}/\text{B3}) - 1$

Примечание: NIR – ближний инфракрасный спектральный канал; Red – красный, SWIR – коротковолновый инфракрасный, Green – зеленый, Blue – синий. Для спутника Landsat 8 в формулах приводятся номера его каналов (B – bands).

Дополнительно были рассчитаны ортогональные ВИ путем специального преобразования Tasseled Cap Transformation (Kauth & Thomas, 1976) с поправками для сенсора OLI спутника Landsat 8 (Baig et al., 2014). Всего таких индексов три: «яркость» (brightness), «зеленость» (greenness) и «влажность» (wetness). Поскольку на территории исследований нет открытых

каменистых пород/насыпей, мы не стали использовать «яркость», которая, как правило, применяется для выявления таких участков (Lemenkova, 2020). Также мы не использовали «зеленость», которая отражает количество фитомассы и сильно коррелирует с EVI. Таким образом, была оставлена только третья компонента – «влажность», являющаяся мерой оценки комбинированной влажности почвы и растительного покрова (Zhang et al., 2002; Baig et al., 2014; Lemenkova, 2020). Она также была рассчитана как среднеголетняя по всем выбранным сценам Landsat.

### **Морфометрические характеристики рельефа**

Ко второй категории предикторов относятся морфометрические характеристики рельефа, рассчитанные на основе глобальной ЦМР SRTM (SRTM 1 Arc-Second Global, <http://www.earthexplorer.usgs.gov>) с пространственным разрешением 30 м. Это абсолютная высота («elevation»), а также уклон («slope»), экспозиция склонов («aspect»), освещенность («hillshade») и индекс пересеченности (topographic ruggedness index, «TRI»; Riley et al., 1999). Индекс пересеченности отражает разность высот между соседними ячейками ЦМР в масштабе от 1 (слабо пересеченный) до 7 (чрезвычайно пересеченный). Перед расчетом морфометрических характеристик ЦМР была проецирована в проекцию UTM 36N, согласно рекомендациям Sillero & Barbosa (2021). Так как переменная экспозиции склонов имеет циркулярный характер, это препятствует ее дальнейшему использованию в моделировании (значения 0 и 360 имеют единый экологический смысл). В связи с этим отдельно были рассчитаны экспозиция северных склонов («northness») как  $\cos(\text{«aspect»})$  и экспозиция восточных склонов («eastness») как  $\sin(\text{«aspect»})$ .

На основе ЦМР были рассчитаны топографический индекс влажности (Topographic Wetness Index, TWI; Sørensen et al., 2006), который также известен как составной топографический индекс (Compound Topographic Index, «CTI»; Moore et al., 1991) или «soil wetness». Этот индекс сильно коррелирует с влажностью почвы и является важным предиктором для пищевых ресурсов бурого медведя (Chetkiewicz et al., 2009; Nielsen et al., 2010; Smulders et al., 2010; Roberts et al., 2014; Proctor et al., 2015).

Также мы рассчитали показатель доли поступающей солнечной радиации (Incoming Solar Radiation или «direct insolation»). Известно, что это важная предикторная переменная для построения моделей распространения кормовых растений для бурого медведя (Nielsen et al., 2010; Nijland et al., 2014; Roberts et al., 2014; Kearney et al., 2019; Penteriani et al., 2019; McClelland et al., 2020).

## Топографические характеристики

В качестве топографических характеристик использовали растры близости (значения эвклидовых расстояний до объектов). Всего была рассчитана одна такая характеристика – расстояние до рек на основе оцифрованных и отвекторизованных топографических карт масштаба 1:500 000 и панхроматического канала спутниковых снимков Sentinel-2B.

## Типы растительного покрова

К типам растительного покрова были отнесены следующие 9 категорий: 1) бореальные ельники, 2) неморальные ельники и мелколиственно-еловые леса, 3) смешанные и широколиственно-еловые леса, 4) молодые вторичные мелколиственные леса, зарастающие вырубki, гари и ветровалы, 5) сфагновые ельники и сосняки, 6) верховые болота, 7) материковые луга, 8) пойменные луга и долины рек, 9) антропогенные территории (в основном земли населенных пунктов) и свежие вырубki. Под зарастающими вырубками мы подразумевали вторичные леса на месте рубок возрастом до 30 лет согласно Шейну Франку и его коллегам (Frank et al., 2015). В классе «верховые болота» мы объединили непосредственно сами верховые, а также переходные болота, доля которых на территории исследований незначительна. Мы намеренно не выделяли более подробные категории, чтобы минимизировать риск возможных ошибок при классификации. В то же время, мы полагаем, что принятая нами классификация удовлетворяет поставленным задачам и хорошо согласуется с основными пищевыми ресурсами бурого медведя.

Все данные были получены на основе карты типологии растительного покрова, построенной по результатам визуального полуавтоматического дешифрирования сцен спутника Landsat 8 OLI за 10.04.2014, 06.06.2014, 10.09.2014, 25.09.2014, а также 11.08.2018 и 04.06.2019 (Рис. 3.4.2). Дешифрирование выполняли с помощью набора инструментов «Image Classification» в ГИС ArcMap методом классификации максимального подобия (maximum likelihood classification; Pal & Mather, 2003). Удаление шумов проводили при помощи инструментов «majority filter» и «focal statistics».

Также проводили ручную постклассификационную обработку по тестовым полевым данным (100 случайных точек). Оценка общей точности классификации составила 88%, а Карра = 0.85. Для сравнения, в аналогичных RSF-работах по бурому медведю других авторов оценка точности классификации типов ландшафта составляла 83% (Nielsen et al., 2002), 80.16% (Nielsen et al., 2003), 88% (Chetkiewicz & Boyce, 2009). Полученная карта также сравнивалась с доступными данными с сервиса Global Land Cover (<https://lcviewer.vito.be/>).

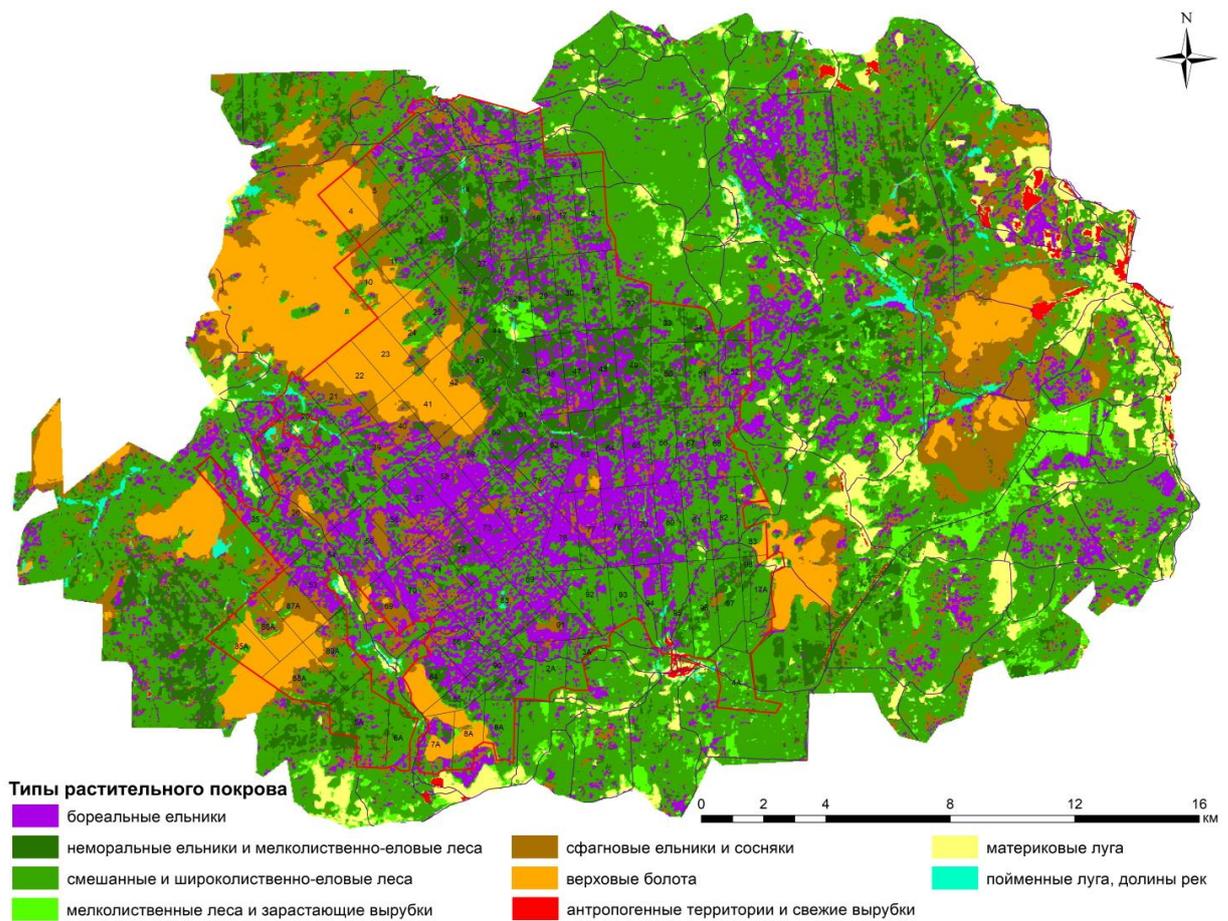


Рисунок 3.4.2 – Карта типологии растительного покрова Центрально-Лесного заповедника (внутри красного полигона) и его охранной зоны (снаружи красного полигона) по результатам визуального полу-автоматического дешифрирования сцен спутника Landsat 8.

Также использовали переменную проективного покрытия леса в разрешении 30 м на момент 2010 г. (продукт «treecover2010»; Potapov et al., 2015), данные по которой были взяты с сервиса Global Land Analysis & Discovery (GLAD; <https://glad.umd.edu/>), поскольку известно, что она может выступать важным предиктором распространения кормовых растений бурого медведя (Nielsen et al., 2010; Nijland et al., 2014; Roberts et al., 2014; McClelland et al., 2020).

### 3.4.2. Подготовка переменных окружающей среды к моделированию

Модели пригодности местообитаний и функции выбора ресурсов могут быть очень чувствительны к пространственному разрешению и экстенду (Soberón & Peterson, 2005; Ciarniello et al., 2007b). В то же время нет никаких очевидных указаний относительно того, какое разрешение и экстенд подходят, потому что такой выбор будет зависеть от экологии организма и целей исследования (Boyce et al., 2002). Нами было выбрано разрешение 30 м. Такой уровень обусловлен рядом причин: во-первых, минимальным разрешением данных ДЗЗ (сцены Landsat и SRTM); во-вторых, гетерогенностью ландшафта исследуемой территории и

разнообразием экологических связей бурого медведя в пределах одного местообитания. Этот выбор согласуется с основными рекомендациями относительно разрешения для RSF-моделей (Boyce, 2006) и повсеместно используется в RSF-моделях для бурых медведей (Mace et al., 1999; Boyce et al., 2002; Nielsen et al., 2006; Ciarniello et al., 2007a, 2007b; Chetkiewicz & Boyce, 2009; Milakovic et al., 2012; Peters et al., 2015). Подробнее мы уже обсуждали это в подразделе 1.3.2.

Все переменные среды были приведены к единому географическому экстенду и системе координат WGS84 в проекции UTM 36N с разрешениями 30 м. В ГИС ArcMap был создан грид (полигональная сеть с ячейками  $30 \times 30$  м), охватывающий всю территорию исследований. Каждой ячейке этого грида с помощью инструмента «zonal statistic» задавали значения всех параметров среды, а также рассчитывали долю каждого типа растительного покрова в %. Ячейку грида, для которой определены значения всех переменных окружающей среды, мы будем называть ресурсной единицей (resource unit) или сайтом (site) согласно Pearce & Ferrier (2000) и Pearce & Boyce (2006). Затем создавали отдельные растры всех переменных и переводили их в формат ASCII. Таким образом был создан набор из 24 предварительных растровых переменных с разрешением 30 м. Такое высокое разрешение не противоречило допустимой погрешности записи координат точек регистрации пищевых ресурсов при полевом сборе данных (4.6 м, см. подраздел 3.4.3), что следует рекомендациям Araújo et al. (2019) и Sillero & Barbosa, (2021).

Все переменные окружающей среды прошли проверку на мультиколлинеарность (Dormann et al., 2013; Araújo et al., 2019; Recio et al., 2020; Sillero & Barbosa, 2021). Сначала была выполнена ранговая корреляция Спирмена и составлена матрица, на основании которой среди переменных были выбраны кандидаты на исключение (при  $r > |0.7|$ ) (Таблица 1П, Приложение). Нами был выбран порог в 0.7 как наиболее умеренный среди встречающихся в литературе (от 0.6 до 0.8). В результате были исключены переменные «GNDVI», «ARVI» и «GCVI», которые, по сути, являются производными NDVI. Дополнительно был проведен VIF-тест. В качестве порога было выбрано значение  $VIF = 10$  (Zuur et al., 2009; Duque-Lazo et al., 2016; Jung et al., 2018; Hagani et al., 2021). По результатам VIF-теста для моделей растительных кормов была исключена переменная «treecover», а для насекомых – «EVI». Известно, что большое число предикторов (больше 15) способствует переобучению модели (Duque-Lazo et al., 2016), поэтому нами было проведено дополнительное сокращение путем удаления переменных «TRI» и «hillshade», как наименее экологически значимых для изучаемых видов на территории исследований. Переменные проективного покрытия пойменных лугов (для моделей растений и млекопитающих) и СТИ (для моделей насекомых) были удалены на этапе пост-селекции после построения моделей из-за их слабой объяснительной силы (Рис. 3.4.1). В итоге получен набор из 19 переменных окружающей среды, из которого для растений (Р), насекомых (Н) и

млекопитающих (М) составлены наборы из 15 независимых переменных окружающей среды, отражающих ее орографические, экологические и ландшафтные свойства (Таблица 3.4.2). Перед включением предикторов в модель они были дополнительно проверены на выбросы при помощи диаграммы Кливленда (Zuur et al., 2009).

Таблица 3.4.2 – Переменные окружающей среды, прошедшие проверки на мультиколлинеарность, используемые в качестве предикторов в моделировании распределения пищевых ресурсов бурого медведя в условиях Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021 гг.

№	Название переменной	Обозначение в моделях	Включение в модели	Единицы	Размах
Вегетационные индексы					
1	EVI	EVI	Р, Н, М	–	0.06–0.86
2	NDMI	NDMI	Р, М	–	-0.02–0.33
3	Влажность	Wetness	Р, Н, М	–	46.67–166.56
Морфометрические характеристики рельефа					
4	Абсолютная высота	Elevation	Р, Н, М	м н.у.м.	217–316
5	Крутизна	Slope	Н	градусы	0–15.85
6	Северная экспозиция	Northness	Р, Н	радианы	-1–1
7	Восточная экспозиция	Eastness	Р, Н	радианы	-1–1
8	Составной топографический индекс	CTI	Р	–	0–250
9	Доля солнечной радиации (инсоляция)*	SolRad	Р	кВтч/м <sup>2</sup>	4721.23–5611.48
Топографические характеристики					
10	Расстояние до реки	RivDist	М	метры	0–3152.43
Типы растительного покрова и сомкнутость леса					
11	Бореальные ельники	BorSpr	Р, Н, М	%	0–100
12	Неморальные ельники и широколиственно-еловые леса	NemSpr	Р, Н, М	%	0–100
13	Сфагновые ельники и сосняки	SphFor	Р, Н, М	%	0–100
14	Смешанные мелколиственно-еловые леса	DecFor	Р, Н, М	%	0–100
15	Мелколиственные леса и зарастающие вырубки	YoungFor	Р, Н, М	%	0–100
16	Верховые болота	RaisBog	Р, Н, М	%	0–100
17	Материковые луга	DryMead	Р, Н, М	%	0–100
18	Пойменные луга и долины рек	FloodMead	Н	%	0–100
19	Сомкнутость леса	TreeCov	Н, М	%	0–100

Примечание: Р – растения, Н – насекомые, М – млекопитающие.

\* - доля солнечной радиации рассчитана на основе ЦМР, поэтому включена в состав морфометрических характеристик.

### 3.4.3. Данные о распространении пищевых ресурсов бурого медведя

В качестве основных пищевых ресурсов бурого медведя мы определили те пищевые объекты, которые играют существенную роль в рационе согласно результатам анализа экскрементов ( $EDC > 2$  и  $EDEC > 2$ ) и экспертным оценкам при полевых наблюдениях (подробнее см. Главу 4). Поскольку все пищевые ресурсы являются потенциальными предикторами в дальнейших RSPF, пороговые значения EDC и EDEC были выбраны таким образом, чтобы в последствии не переобучить HSM медведя большим числом предикторов. В нашем случае установленные границы EDC и EDEC, равные 2, позволяют получить адекватное количество (не больше 15) наиболее значимых пищевых ресурсов для дальнейшего моделирования их пространственного распределения (Duque-Lazo et al., 2016). По этим показателям выделили яблоки ( $EDC = 19.63\%$ ;  $EDEC = 21.64\%$ ), орехи лещины ( $EDC = 10.54\%$ ,  $EDEC = 17.14\%$ ), лося ( $EDC = 11.49\%$ ,  $EDEC = 13.51\%$ ), ягоды черники ( $EDC = 12.56\%$ ;  $EDEC = 8.95\%$ ), овес ( $EDC = 8.93\%$ ,  $EDEC = 9.14\%$ ), травянистые растения ( $EDC = 11.62\%$ ;  $EDEC = 5.94\%$ ), плоды рябины ( $EDC = 4.53\%$ ,  $EDEC = 4.99\%$ ), ягоды клюквы ( $EDC = 5.27\%$ ;  $EDEC = 3.75\%$ ), муравьев ( $EDC = 3.18\%$ ;  $EDEC = 3.43\%$ ) и общественных ос ( $EDC = 2.64\%$ ;  $EDEC = 2.85\%$ ). Кроме этого полевые наблюдения показывают, что медведи часто разрушают мертвую древесину в поисках насекомых-ксилобионтов. И хотя их личинки практически полностью перевариваются в желудочно-кишечном тракте медведя, и их оценка на основе анализа экскрементов затруднительна, мы включили этих насекомых в список основных пищевых ресурсов. Несмотря на достаточно частое обнаружение погнутых и объеденных медведем молодых осин (47 встреч), ее доля в пищевом рационе оказалась небольшой ( $EDC = 1.46$ ;  $EDEC = 0.74$ ). Тем не менее, мы также решили включить осину как важный пищевой ресурс медведя.

Значение отдельных травянистых растений в питании медведя различается по сезонам. Согласно полевым наблюдениям, *Aegopodium podagraria* важен в весенний период, *Angelica sylvestris* – в весенне-летний, а *Chaerophyllum aromaticum* – в летний. По этой причине мы решили построить общую модель для всех трех видов сем. Apiaceae и отдельные модели для каждого вида. Всех муравьев мы разделили на две категории по их типам гнездостроения: 1) виды, сооружающие купольные почвенные гнезда и купольные гнезда из растительных остатков, и 2) виды, гнездящиеся в мертвой древесине (Frank, 2015). В последнюю категорию также отнесли личинок насекомых-ксилобионтов, видовую принадлежность которых определить не удалось. Поскольку овсяные поля имеют искусственное происхождение, а место под посев выбирается человеком и меняется в течение ряда лет, мы не используем овес в качестве кормовой модели в данной работе.

Сбор данных о распространении пищевых ресурсов бурого медведя проводили во время тех же учетных маршрутов по территории исследований (см. раздел 3.2). Мы старались придерживаться общих принципов картографирования пищевых ресурсов (Nielsen et al., 2003, 2016; Shores et al., 2019). Для растений отмечали лишь те особи, которые пригодны в пищу для бурого медведя. Так, для травянистых растений это все вегетативные побеги 1 и 2 года жизни. Для кустарничков это все побеги вне зависимости от их плодоношения. Для лещины это взрослые плодоносящие особи. Для осины и рябины – молодые деревья, предпочитаемые бурым медведем. Для всех растений помимо присутствия мы отмечали также их обилие (проективное покрытие) в радиусе 5 м от учетчика по шкале Браун-Бланке согласно Shores et al. (2019). В качестве присутствий в анализ включали лишь те точки, где проективное покрытие составляло от 3 до 5 баллов (т.е. от 25 до 100%). Присутствие насекомых отмечали при обнаружении их гнезда. Присутствие лося отмечали при обнаружении любых следов его жизнедеятельности (отпечатки копыт, экскременты, поеди растений, лежки, визуальные встречи) в течение весенних периодов (конец марта – начало июня) – времени интенсивной охоты местных медведей на взрослых лосей и лосят. Во всех случаях отмечали присутствие целых (неповрежденных медведем) растений и гнезд насекомых. Исключение составляли места обитания ос и насекомых-ксилобионтов (в том числе муравьев), присутствие которых часто трудно обнаружить, если их гнезда не повреждены. Сбор точек о распространении пищевых ресурсов проводили с помощью специально разработанных форм в мобильных приложениях ArcGIS QuickCapture (<https://www.esri.com/ru-ru/arcgis/products/arcgis-quickcapture/overview>) (для растений) и ArcGIS Survey123 (<https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-survey123/overview>) (для животных) с заданной минимальной точностью геопривязки 4.6 м (Рис. 2П, Приложение).

Чтобы снизить эффекты пространственной погрешности при сборе данных, все точки регистрации пищевых ресурсов были разрежены (Coudun & Gégout, 2007; Aiello-Lammens et al., 2015; Petrosyan et al., 2019). Оценку кластеризованности точек проводили с помощью расчета среднего индекса ближайшего соседа (Average Nearest Neighbor Index, ANNI). Значения индекса меньше 1 указывают на кластерность, а больше 1 – на дисперсность (Evans et al., 2021). Расстояния разреживания и итоговые значения ANNI указаны в таблице 3.4.3. Разреженные точки, удовлетворяющие дисперсному распределению ( $ANNI > 1$ ), использовали как тренировочные для построения моделей.

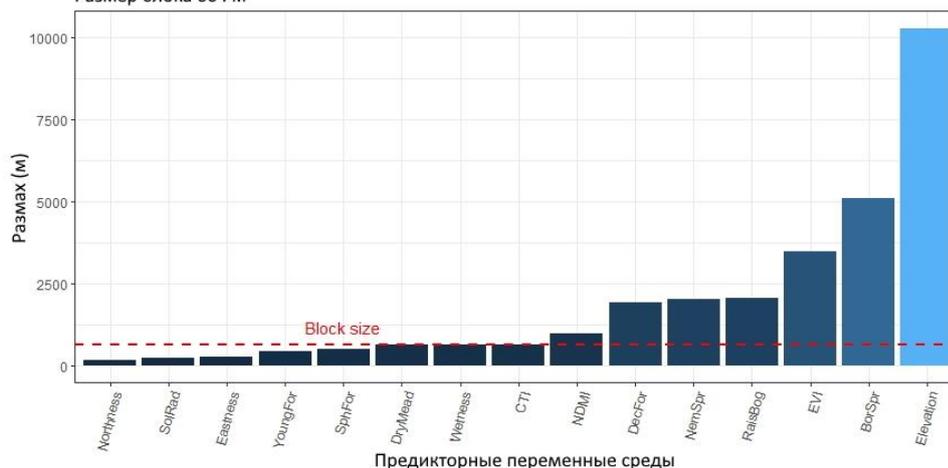
Таблица 3.4.3 – Проверка на пространственную кластеризованность при помощи среднего индекса ближайшего соседа (ANNI), его z-значения и p-уровня значимости для 14 наборов точек регистрации пищевых ресурсов бурого медведя.

Пищевой ресурс	Расстояние разреживания (м)	ANNI	z-значение	p-уровень значимости
Травы сем. Ариасеae	500	1.09	1.54	0.12
Дудник лесной	450	1.10	1.57	0.12
Сныть обыкновенная	220	1.06	0.68	0.50
Бутень ароматный	270	1.27	2.18	0.03
Осина	30	1.17	2.27	0.02
Черника	370	1.16	2.79	0.01
Клюква	650	0.88	-1.09	0.28
Лещина	350	1.07	1.16	0.25
Рябина	440	1.11	1.72	0.09
Яблоня домашняя	720	1.01	0.12	0.91
Купольные гнезда муравьев	560	1.04	0.53	0.60
Общественные осы	490	1.09	1.30	0.19
Насекомые-ксилобионты	140	1.07	1.14	0.25
Лось	440	1.10	2.74	0.01

Чтобы избежать пространственной автокорреляции между тренировочными и тестовыми наборами точек, мы использовали метод блоковой кросс-валидации (Roberts et al., 2017) со стратегией пространственных блоков и случайным паттерном со 100 итерациями (Valavi et al., 2019). Размер блока определяли по медиане размаха пространственной автокорреляции среди всех предикторных переменных (664 м для растений, 663 м для насекомых и 1590 м для млекопитающих) (Рис. 3.4.3). Затем с помощью R-пакета «blockCV» создали десять наборов пространственно-независимых наборов тренировочных и тестовых точек (Valavi et al., 2019). В данном случае тестовые точки являются частью точек, собранных автором.

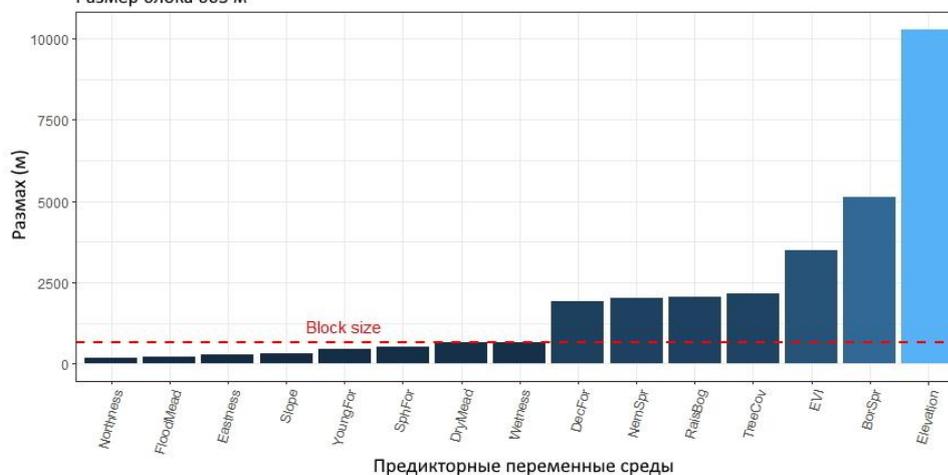
### A Размах пространственной автокорреляции

Размер блока 664 м



### B Размах пространственной автокорреляции

Размер блока 663 м



### C Размах пространственной автокорреляции

Размер блока 1590 м

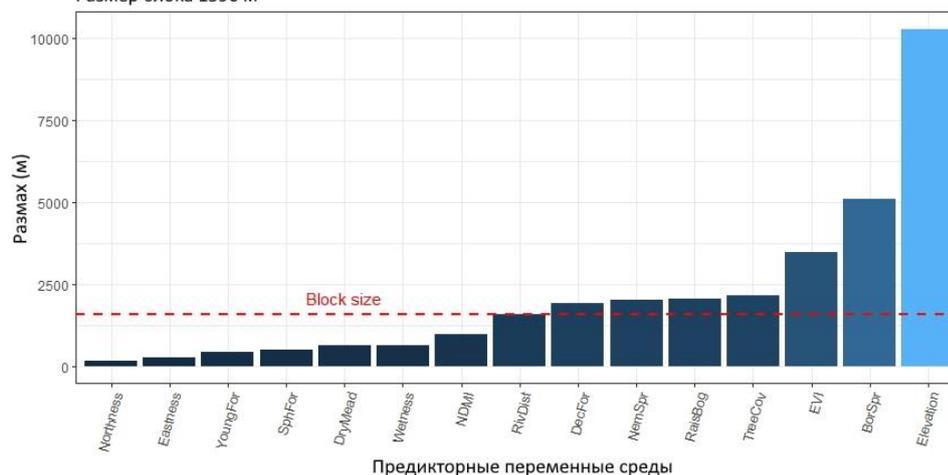


Рисунок 3.4.3 – Выходные графики R-пакета «blockCV», демонстрирующие размах пространственной автокорреляции в предикторных переменных перед построением моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя. Показаны наборы переменных для моделей растений (A), насекомых (B) и млекопитающих (C). Для каждого набора выбран размер блока на основе медианы размаха пространственной автокорреляции (красная пунктирная линия).

#### 3.4.4. Репрезентативность обследованной территории

Согласно одному из главных условий адекватности SDM обследованная территория должна быть репрезентативна области тренировки модели (Guisan et al., 2017; Zurell et al., 2020). Иными словами, значения переменных окружающей среды в области построения модели не должны сильно отличаться от значений этих же переменных в области сбора данных. Проверить это легче всего построив кривые плотности распределений значений каждой переменной для всех обследованных точек (пиксели всех пройденных маршрутов, далее «треки») и для того же числа случайных точек в пределах области обучения модели (далее «случайные»), а затем сравнив их между собой.

Все пройденные маршруты покрыли площадь 42 794 пикселей грида. В пределах области минимального выпуклого полигона, построенного вокруг всех пройденных маршрутов, было создано такое же число случайных точек. Для всех точек («треков» и «случайных») были рассчитаны значения каждого предиктора и построены графики плотности их распределения (Рис. 3.4.4) и скрипичные диаграммы (Рис. 3.4.5). Более привычные «ящики с усами» без визуализации распределений показаны на рисунке ЗП (Приложение).

Как видно из первого графика распределения значений предикторов для набора маршрутов и случайных точек практически во всех случаях совпадали (Рис. 3.4.4). Это же подтверждают скрипичные диаграммы, на которых помимо прочего отражены значения медиан двух выборок (Рис. 3.4.5). Следовательно, мы можем сделать вывод, что в целом область, охваченная обследованиями, репрезентативно отражает всю область построения моделей. Это критически важный момент подготовки и изучения собранных данных, который упускается многими исследователями. Успешное прохождение проверки на репрезентативность обследованной территории позволяет нам перейти непосредственно к самому процессу моделирования.

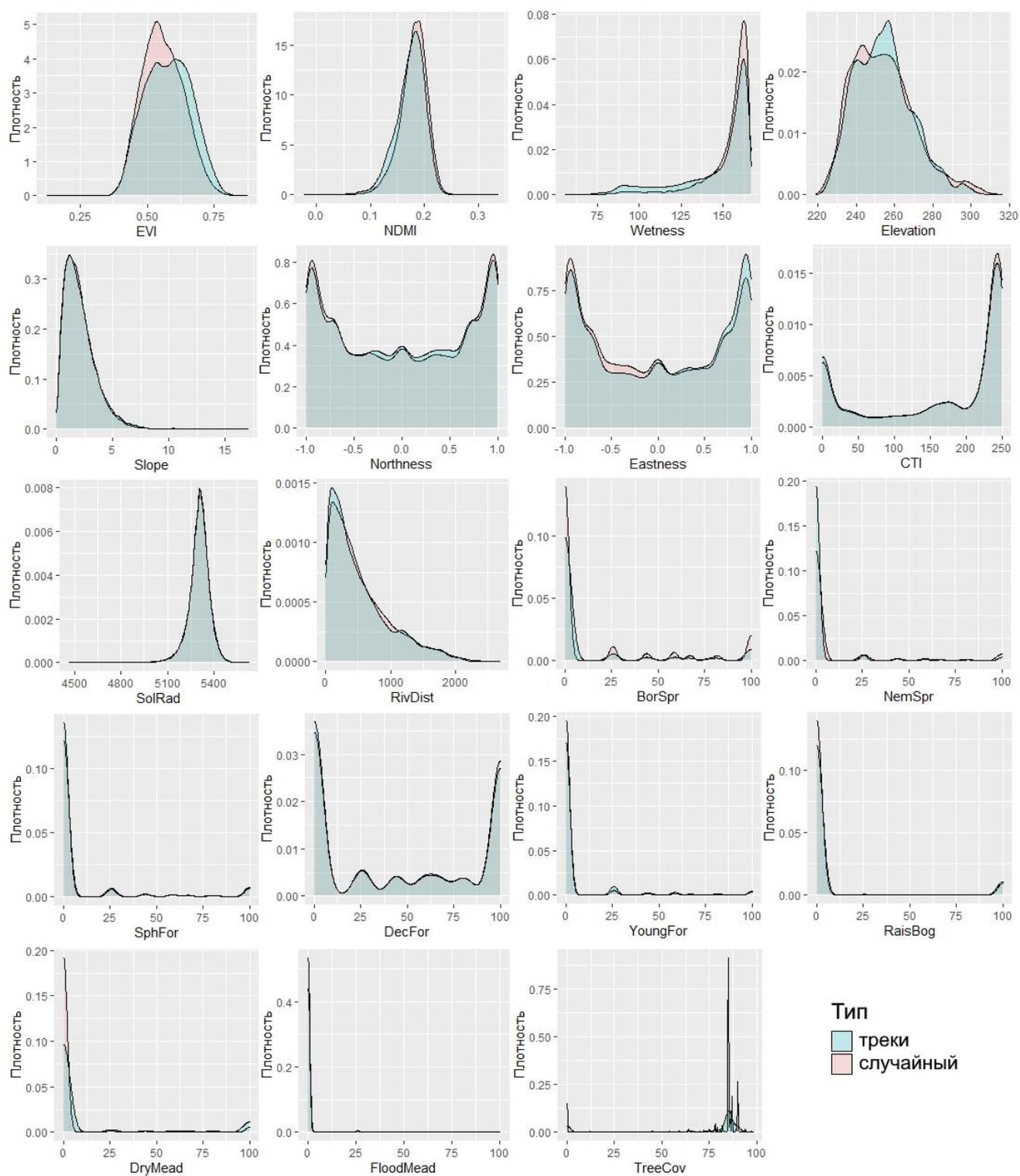


Рисунок 3.4.4 – Графики функции плотности распределения для всех переменных окружающей среды для двух наборов данных: маршрутных учетов («треки») и случайного набора точек («случайные»).

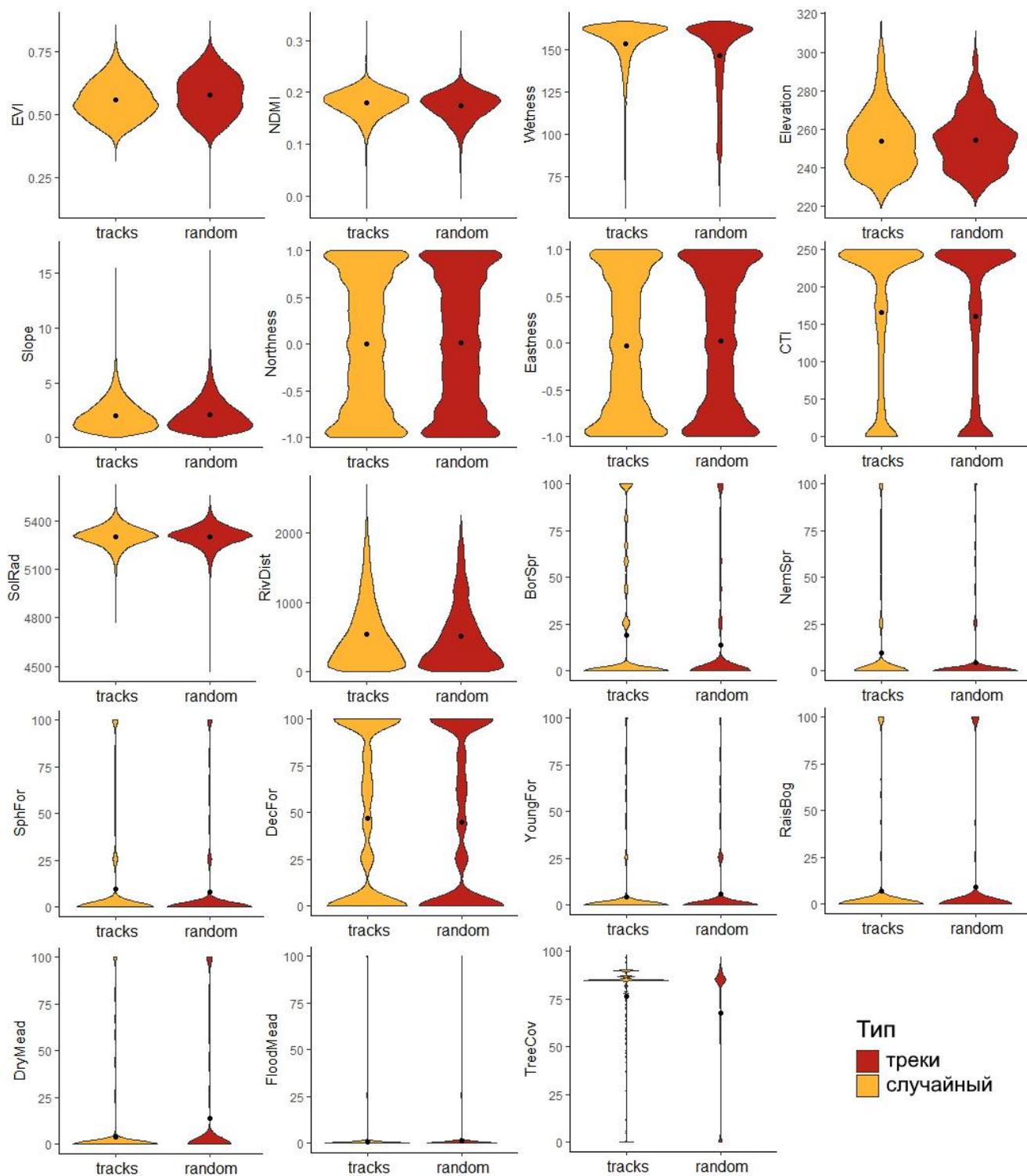


Рисунок 3.4.5 – Скрипичные диаграммы для всех переменных окружающей среды для двух наборов данных: маршрутных учетов («треки») и случайного набора точек («случайные»). Черной точкой указана медиана.

### 3.4.5. Настройки и обучение (тренировка) моделей

Всего были построены модели пространственного распределения для 14 пищевых ресурсов бурого медведя: растений сем. Apiaceae (FORB), *Angelica sylvestris* (ANSY), *Aegopodium podagraria* (AEPO), *Chaerophyllum aromaticum* (CHAR), *Populus tremula* (POTR), *Vaccinium myrtillus* (VAMY), *Oxycoccus* spp. (OXSP), *Corylus avellana* (COAV), *Sorbus aucuparia* (SOAU), *Malus domestica* (MADO), купольных гнезд муравьев (ANHI), общественных ос (SOWA), насекомых-ксилобионтов (XYLO), а также лося (ALAL).

Для построения указанных моделей использовали алгоритм MaxEnt, как наиболее оптимальный для данных только о присутствии (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Phillips et al., 2017). Неравномерный сбор данных по исследуемой территории неизбежно приводит к предвзятости и скошенной выборке (Merow et al., 2013). В свою очередь это может сильно исказить реалистичность модели (Syfert et al., 2013). Для исправления этой погрешности нами был создан корректирующий файл (bias file) на основе минимального выпуклого полигона (minimum convex polygon, MCP), охватывающего все точки присутствия (Maiorano et al., 2015). В пределах этого полигона с помощью процедуры рандомизации было создано 10 000 точек, которые в дальнейшем указывались MaxEnt как фоновые точки (background samples) для сравнений (Phillips & Dudík, 2008; Baasch et al., 2010). Во всех случаях использовали максимум 1000 итераций и порог сходимости (convergence threshold)  $10^{-5}$ .

Выбор оптимальных настроек гиперпараметров модели MaxEnt производили с помощью генетического алгоритма (Vignali et al., 2020a), подробно описанного в подразделе 1.4.1. Для этого были использованы базовые настройки, как наиболее подходящие. В этом случае размер популяции составил 20, доля лучших моделей – 40%, доля случайных моделей – 20%. Шанс мутации во время кроссовера был установлен как 40%. Число поколений равнялось 5 (Vignali et al., 2020a; 2020b). Оптимальные настройки каждой модели, полученные в результате применения генетического алгоритма, указаны в таблице 3.4.4. Для зависимого тестирования (validation) таких моделей применялась k-мерная кросс-валидация по методу пространственных блоков (spatial block k-fold cross-validation) с рассчитанными размерами блоков и  $k = 10$  (Valavi et al., 2019), т.е. в каждом случае использовались 10 реализаций моделей (подробнее о выбранных размерах блоков см. подраздел 3.4.3 и Рис. 3.4.3). Лучшую комбинацию гиперпараметров MaxEnt определяли по значениям AUC, AICc и TSS. После выбора оптимальных настроек и построения модели проводили процедуру редукции переменных, пошаговым удалением наименее важных предикторов и оценкой полученных моделей по значению тестовой TSS (Vignali et al., 2020a).

Таблица 3.4.4 – Входные данные и настройки моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя на территории исследований за период 2008–2021 гг.

Пищевой ресурс	Название модели*	Точки присутствия	Тренировочные точки	Тестовые точки	RM	Числовые признаки
<b>Растительные пищевые ресурсы</b>						
Ариáceае spp.	FORB	365	87	159	4.0	LQ
Дудник лесной ( <i>Angelica sylvestris</i> )	ANSY	196	72	108	1.5	L
Сныть обыкновенн. ( <i>Aegopodium podagraria</i> )	AEPO	56	30	26	2.0	LQH
Бутень ароматный ( <i>Chaerophyllum aromaticum</i> )	CHAR	113	18	24	2.5	LQH
Осина ( <i>Populus tremula</i> )	POTR	56	50	29	3.0	LQ
Черника ( <i>Vaccinium myrtillus</i> )	VAMY	325	85	208	2.5	LQHP
Клюква ( <i>Oxococcus</i> spp.)	OXSP	170	23	45	3.0	H
Лещина ( <i>Corylus avellana</i> )	COAV	203	74	107	2.0	LQH
Рябина ( <i>Sorbus aucuparia</i> )	SOAU	151	68	35	3	LQ
Яблоня ( <i>Malus domestica</i> )	MADO	95	27	53	4.5	LQH
<b>Животные пищевые ресурсы</b>						
Купольные гнезда муравьев	ANHI	274	41	114	2.5	LQHP
Общественные осы	SOWA	193	62	33	2.0	LQ
Насекомые-ксилобионты	XYLO	151	69	26	2.0	H
Лось ( <i>Alces alces</i> )	ALAL	259	209	448	3.0	LQH

Примечание: \* – подробнее о названии моделей см. раздел «Принятые сокращения, термины и обозначения».

### 3.4.6. Оценка качества (тестирование) моделей

Оценку качества моделей проводили по независимым данным, согласно «золотому стандарту» (Araújo et al., 2019), в два этапа: кросс-валидации по методу пространственных блоков и на основе полностью сторонних тестовых данных. Сторонние тестовые данные были взяты из архива заповедника. Эти данные были собраны сотрудниками заповедника и другими специалистами за тот же период времени независимо от автора. Число таких тестовых точек для каждой модели указано в таблице 3.4.4.

Для каждого пищевого ресурса бурого медведя было построено 10 моделей на основе 10 наборов тренировочных точек, разбитых на пространственные блоки. На первом этапе были рассчитаны средние значения TSS,  $AUC_{train}$ ,  $AUC_{test}$  и  $AUC_{diff}$  с помощью кросс-валидации

пространственных блоков. Показатель TSS рассчитывали по порогу, максимизирующему его значение (Guisan et al., 2017; Vignali et al., 2020b). На втором этапе были рассчитаны усредненные предсказания 10 моделей, и на их основе построена карта пространственного распределения, которая оценивалась на основе сторонних тестовых данных при помощи непрерывного индекса Бойса по методу скользящего окна с шириной  $W = 0.1$  ( $B_{\text{cont}(0.1)}$ ; Hirzel et al., 2006; Recio et al., 2020). Подробнее об оценках качества моделей было изложено в подразделе 1.3.5.

### **3.4.7. Оценка вклада переменных и кривые отклика**

Для оценки вклада переменных в предсказания присутствия видов использовали тест по методу складного ножа (jackknife test) с помощью R-пакета «SDMtune». Его преимуществом является возможность применения различных метрик помимо AUC, таких как  $AIC_c$  и TSS, в отличие от показателя важности пермутации, в основе которого лежит оценка тренировочной AUC (Phillips, 2010). Поскольку объемы выборок были небольшими, мы проводили тест по методу складного ножа, рассчитывая тестовую TSS при условии включения каждой переменной в модель по отдельности (Vignali et al., 2020a). Помимо этого мы также построили кривые отклика для 4–6 наиболее важных переменных для каждого пищевого ресурса.

### **3.4.8. Построение карт пространственного распределения**

Карты строили по усредненным предсказаниям 10 моделей на основе формата представления данных «cloglog», поскольку нас интересовало именно пространственное распределение пищевых ресурсов бурого медведя, а не пригодность их местообитаний (Merow et al., 2013). В этом случае предсказания интерпретировали как относительные вероятности присутствия (relative probability of presence), где 0 – минимальная вероятность присутствия (прогнозируемое отсутствие), 1 – максимальная вероятность присутствия (прогнозируемое присутствие) (Merow et al., 2013).

При построении бинарных карт в качестве порога для разделения предсказаний на бинарные классы (присутствие/отсутствие вида) использовали пороговое значение  $\text{maxSSS}$  (maximum sum of sensitivity plus specificity), которое считается одним из лучших для моделей, построенных на данных только о присутствии (Liu et al., 2013; Recio et al., 2020). Для создания карты сочетания пищевых ресурсов бурого медведя мы совместили все классифицированные кормовые карты (classified food-probability maps) и определили набор категорий пищевых ресурсов для каждого пикселя. Высчитав их сумму в каждом пикселе, была также получена карта богатства пищевых ресурсов.

### **3.5. Моделирование пригодности местообитаний бурого медведя на основе реальной функции выбора ресурсов**

Сбор данных о пригодности местообитаний бурого медведя проводили в период 2008–2021 гг. Поскольку на территории исследований отсутствуют сильные лимитирующие факторы, а плодоношение основных пищевых ресурсов подчиняется естественным циклам, мы предполагаем, что плотность населения медведей за эти 12 лет, хоть и менялась по годам, но не имела резких перепадов и в среднем оставалась примерно на одном уровне. Косвенно это подтверждается результатами ежегодных весенне-летних учетов медведя по следам (Летопись Природы...). Поэтому мы предполагаем, что допущение о равновесности популяционной динамики (Boyce & McDonald, 1999) не нарушено.

#### **3.5.1. Предикторные переменные пищевых ресурсов бурого медведя**

Как уже отмечалось в разделе 1.6, в нашем случае именно пищевая значимость выступает решающим критерием при выборе медведем местообитаний. В связи с этим, наиболее оптимально представлять модель RSPF для него, опираясь на модели пищевых предпочтений и использования пищевых ресурсов, которые подкреплены картами, отражающими значения основных кормов (Nielsen et al., 2002; Munro et al., 2006).

При использовании любых переменных среды в HSM в общем случае мы предполагаем, что существует корреляция между базовыми потребностями вида и используемыми переменными окружающей среды (Corsi et al., 2000). Чтобы избежать этих корреляций, мы опирались на сами базовые потребности (в данном случае пищевые) и использовали прямые ресурсные характеристики – модели пространственного распределения пищевых ресурсов. Мы намерено не использовали климатические, ландшафтные и морфометрические предикторы, поскольку все они отражают ресурсы бурого медведя лишь косвенным образом.

#### **3.5.2. Данные об использовании бурым медведем местообитаний**

Первоначально в качестве данных о присутствии вида были использованы регистрации всех точек встреч в ходе регулярных учетных маршрутов по исследуемой территории (см. раздел 3.2). Любые признаки присутствия медведя (отпечатки лап, следы питания, экскременты, лежки, визуальные встречи и т.п.) отмечались с помощью GPS-навигатора и в дальнейшем рассматривались нами как точки достоверного присутствия вида на территории.

В качестве данных об использовании видом местообитания (точки использования) из общей выборки точек встреч отобрали лишь те точки, которые несут информацию о ресурсной значимости местообитания (любые поеди растений и животных, а также следы охот, жировочные тропы, лежки, посещение водопоев). Мы выделяли следующие пищевые

активности бурого медведя: питание травянистой растительностью (поеди листьев, стеблей, пазушных почек, бутонов и т.п.), питание плодами кустарничков (повреждения кустарничков, топтания по ягодникам и т.п.), питание плодами кустарников и деревьев (повреждения стволов и ветвей кустарников и деревьев, объединенные ветки с плодами, объединенные флюски, обкусанные плоды на земле и т.п.), питание листьями деревьев (погнутые и сломанные стволы, объединенные черешки листьев), питание овсом (тропы, лежки и «сижки» на овсяных полях, объединенные колосья овса), питание насекомыми (разрушенные гнезда муравьев, общественных ос и насекомых-ксилобионтов), питание мелкими млекопитающими (разоренные гнезда полевок и мышей), питание крупными млекопитающими (следы преследований и нападений, давленки, останки жертвы).

Признаки, по которым пищевые объекты были определены как потребленные именно бурым медведем, достаточно характерны. Похожие признаки не встречаются у других видов млекопитающих на территории исследований. Единственную путаницу могут вызывать следы разорения осиных гнезд, которые оставляет после себя барсук (*Meles meles* L., 1758) и в редких случаях лисица (*Vulpes vulpes* L., 1758), но при достаточном опыте даже такие разоренные гнезда можно уверенно различать. Некоторые сомнения могут также возникнуть при обнаружении задавленного лося («давленки»). На исследуемой территории лося способны убить лишь два хищника – бурый медведь и волк (*Canis lupus* L., 1758). Главными отличиями между ними являются привычки пищевого поведения. Во-первых, в случае охоты медведя на месте поедания лося всегда есть несколько лежек, где присутствует медвежья шерсть, а в округе находятся его многочисленные экскременты. Во-вторых, медведь снимает шкуру с туши «чулком», не разрывая ее. В таких случаях шкура лося, частично вывернутая на изнанку, находится рядом с самой тушей или недалеко от нее (Рис. 3.3.2). В-третьих, медведь не растаскивает кости в отличие от волков, а поедает все на месте или перетаскивает тушу на незначительные расстояния.

В течение 2008–2021 гг. автором собрано 3604 точки присутствия бурого медведя на исследуемой территории. Для независимой проверки качества модели из архива заповедника были взяты 1811 точек присутствия медведя, собранных сотрудниками отделов охраны и науки за тот же период времени отдельно от автора. После отбора только тех регистраций, которые несут информацию об использовании видом местообитания осталось 1631 авторских и 475 архивных (тестовых) точек (Рис. 3.5.1).

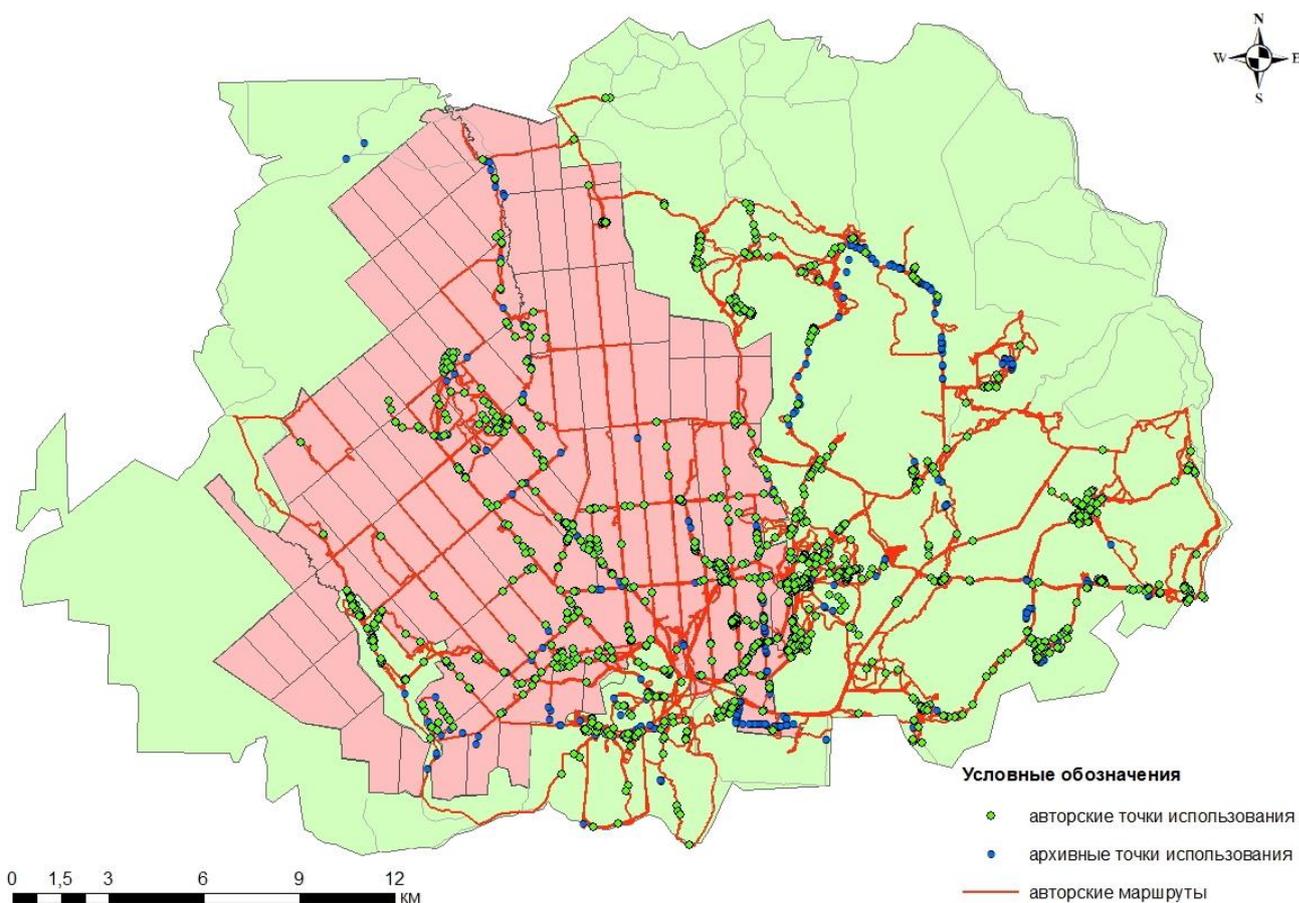


Рисунок 3.5.1 – Точки использования (авторские и архивные) и пройденные маршруты по территории исследований (заповеднику – розовый цвет; охранной зоне – светло-зеленый цвет).

Чтобы учесть неизбежную погрешность при сборе точек встреч (Phillips et al., 2009; Anderson & Gonzalez, 2011; Kramer-Schadt et al., 2013; Merow et al., 2013) нами были проведены процедуры их дополнительной фильтрации (Boria et al., 2014; Radosavljevic & Anderson, 2014; Varela et al., 2014). Для этого для каждой ячейки грида оставляли только одну точку (центроид), удалив все остальные. Данная коррекция нивелирует неоднородность при сборе данных, уравнивая частоты посещения различных участков территории между собой в пределах маршрутов (Boria et al., 2014; Su et al., 2018). В результате число точек сократилось с 1631 до 1206 для авторских точек и с 475 до 424 для тестовых точек (Таблица 3.5.1). Согласно Фрэнку Харрелу (Harrel, 2013) для регрессионных моделей нужно минимум 10–20 наблюдений на каждый параметр. В нашем случае максимальное число параметров 16, поэтому необходимо минимум 160–320 наблюдений. Таким образом, число наших точек использования удовлетворяет данному требованию.

Таблица 3.5.1 – Число тренировочных и тестовых точек использования.

Тип точек использования	Весна	Лето	Осень	Всего
Тренировочные точки использования	232	653	357	1206
Тестовые точки использования	81	172	176	424

### 3.5.3. Решение проблемы пространственной автокорреляции

Проверку на пространственную автокорреляцию выполняли в несколько этапов. На первом этапе проводили предварительную проверку на кластеризованность точек с помощью ANNI. Поскольку территория исследований небольшая, а все наблюдения были собраны в рамках маршрутов, которые часто проходили через одни и те же места, наши точки не выдерживают проверку на кластеризованность ( $z = -39.70$ ;  $p < 0.01$ ), что можно также изобразить на карте (Рис. 3.5.2) и графике ANNI (Рис. 3.5.3). Устранение кластеризованности было достигнуто путем разреживания точек по расстоянию 540 м ( $z = -1.59$ ;  $p = 0.11$ ), что привело к сокращению их числа со 1206 до 199 (Рис. 3.5.3). Поскольку такое количество не может отражать реальную биотопическую приуроченности медведя, было принято решение о включении пространственной автокорреляции в саму модель в виде случайного эффекта GLMM (Zuur et al., 2009).

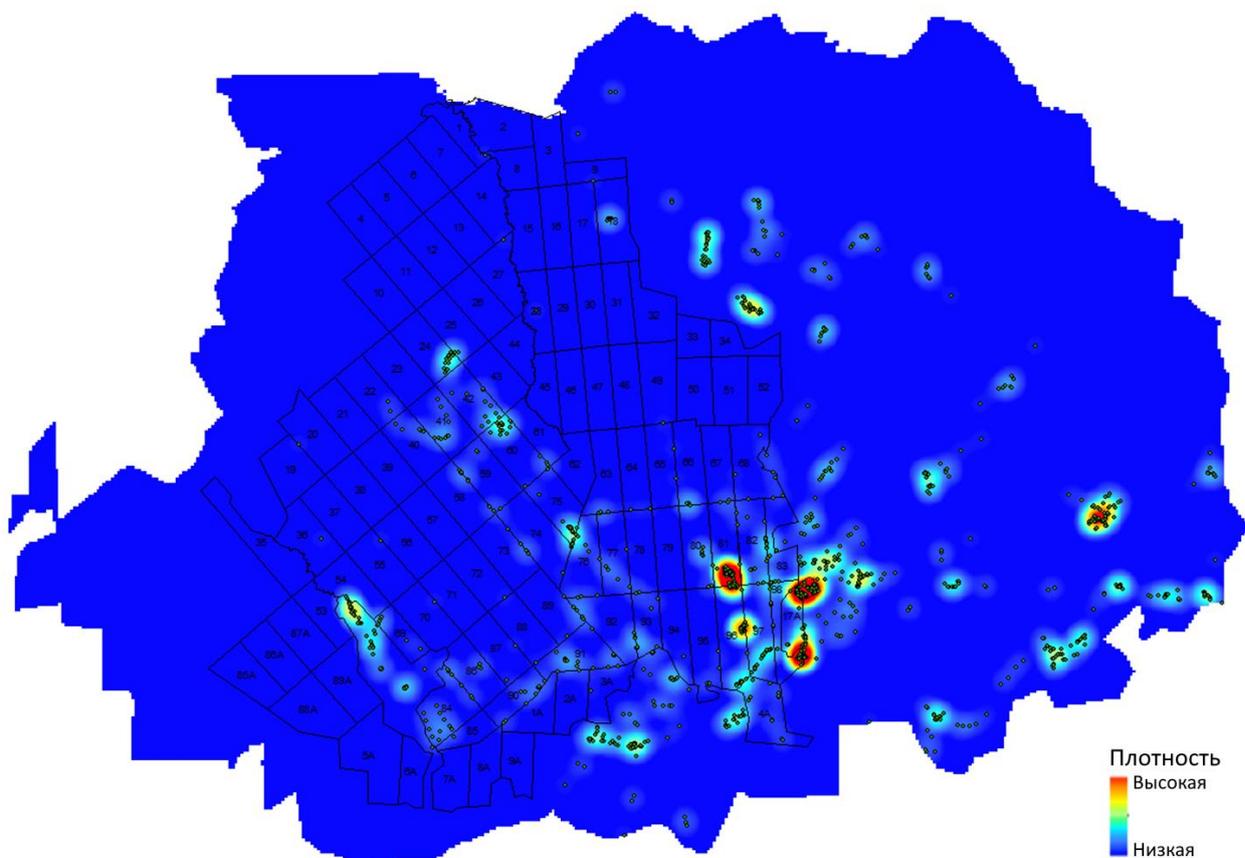


Рисунок 3.5.2 – Карта гауссовских кернел-плотностей точек использования на территории исследований.

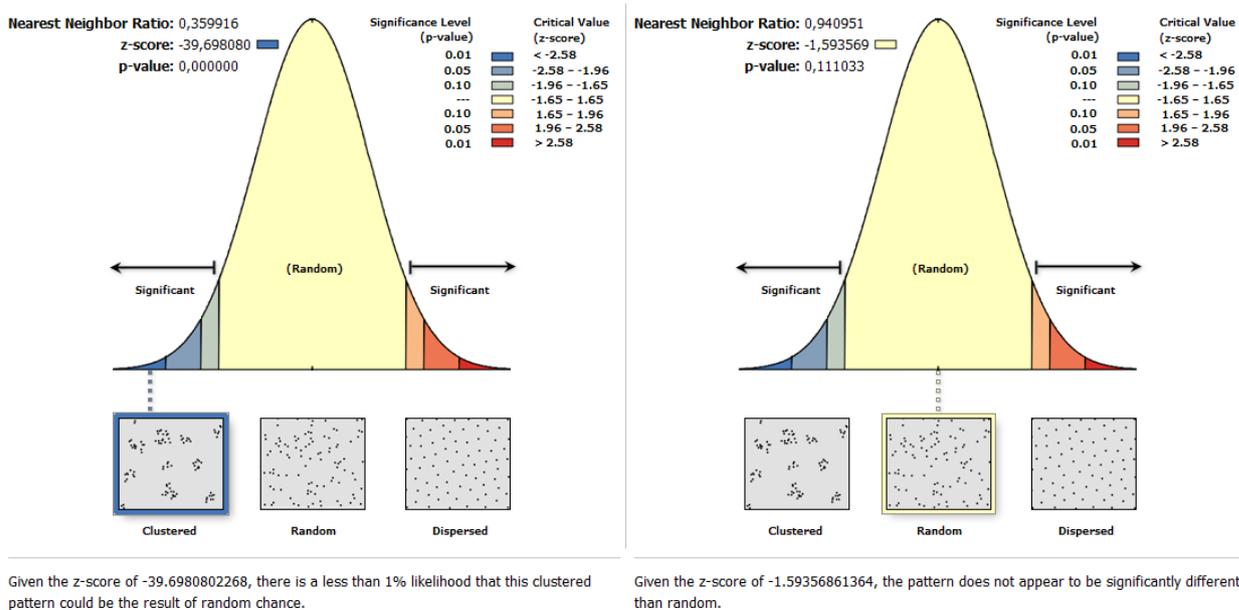


Рисунок 3.5.3 – Результаты расчета ANNI для изначальных точек использования бурого медведя (1206; слева) и разреженных точек по расстоянию 540 м (199; справа) в ArcMap.

В дальнейшем после построения разведочных моделей проводили проверку на SAC при помощи теста I Морана, диаграммы Мантеля и построения коррелограмм (Guisan & Thuiller, 2005; Zuur et al., 2009).

Было установлено, что наши наблюдения не являются независимыми, а сами точки пространственно кластеризованы. Таким образом, мы имеем дело с псевдо-репликацией. Игнорирование такой структуры данных приведет к заниженным стандартным ошибкам и уровням значимости и увеличит вероятность ошибки 1 рода. В конечном результате интерпретация модели будет искажена, а выводы, построенные на ее основе, не будут надежными.

Возможной причиной кластеризованности может выступать неоднородность сбора данных об использовании медведем пищевых ресурсов. Она связана с различными дизайнами сбора информации и обследовании участка местности (пространственными сэмпинг-дизайнами), которые, в свою очередь определялись ландшафтом и поведением медведя. Так, на открытых участках (лугах) вероятность регистрации точек использования максимальная, потому что следы медведя хорошо заметны в травостое. В таких участках точки использования регистрировались по ходу тропления особей. По лесным дорогам и просекам вероятность учета поедей также высокая, потому что медведи используют пищевые объекты прямо по обочине дороги по ходу движения, причем на дорогах это зафиксировать легче, чем на просеках. На болотах вероятность учета поедей средняя, потому что, несмотря на хорошо заметные следы, найти медвежьи тропы труднее. Звери передвигаются по болотам без привязки к каким либо очевидным направляющим. В глубине лесного массива точки использования обнаружить

труднее всего, потому что тропление медведя часто затруднено, а видимые направляющие его движения отсутствуют.

В результате в качестве случайной переменной (random intercept) для GLMM была выбрана переменная, отражающая сэмплинг-дизайн (усилие на отбор проб), которая определялась различным характером местности и пищевым поведением медведя. Всего мы выделили 6 классов данной переменной: 1) открытые биотопы небольшой площади с высокой вероятностью обнаружения следов использования ресурса (луга); 2) открытые биотопы большой площади со средней вероятностью обнаружения следов использования ресурса (болота); 3) закрытые биотопы с высокой вероятностью обнаружения следов использования ресурса (лесные дороги); 4) закрытые биотопы со средней вероятностью обнаружения следов использования ресурса (лесные просеки); 5) закрытые, но хорошо просматриваемые биотопы со средней вероятностью обнаружения следов использования ресурса (леса-черничники); 6) закрытые биотопы с низкой вероятностью обнаружения следов использования ресурса (зарастающие вырубки до 30 лет). В ГИС ArcMap на основе всех пройденных маршрутов (треков) был создан слой, охватывающий области исследований согласно сэмплинг-дизайну с 6 классами.

Наиболее простым способом оценки пространственной автокорреляции является анализ остатков модели (Smulders et al., 2010). Эту оценку мы проводили путем построения коррелограмм, которые представляют собой график значений коэффициента I Морана в зависимости от классов евклидова расстояния между точками использования (Legendre & Fortin, 1989). Также мы использовали коэффициент внутриклассовой корреляции (ICC) для косвенного контроля над автокорреляцией, через контроль важности случайного эффекта. Подробнее об оценке пространственной автокорреляции изложено в следующем подразделе.

#### **3.5.4. Процедура построения моделей RSPF**

Наша RSPF-модель построена для всей территории заповедника и охранной зоны для периода бодрствования медведя (апрель-ноябрь) на уровне популяционной группировки (уровень популяции, согласно Manly et al. (2002)) без разделения по половозрастным группам, а предикторные переменные, предсказывающие использование местобитаний измерены на уровне микростаций. В нашей работе медведи не были индивидуально распознаны, а точки использования, как и точки неиспользования, отбирались со всей территории исследования, что соответствует дизайну 1, согласно Manly et al. (2002). На основе литературных данных мы предполагаем, что площадь территории исследований превышает площадь индивидуального участка обитания половозрелой самки (от 63 до 107 км<sup>2</sup>, согласно Huber & Roth, 1993; Gavrillov et al., 2015; Pop et al., 2018). В то же время многие точки как

использования, так и неиспользования находятся в пределах участков обитания различных особей, что относит нашу модель четвертому уровню согласно Johnson (1980) на уровне микростаций (Meyer & Thuiller, 2006). При этом экстенд исследования соответствует дизайну «study-wide-scale» согласно Ciarniello et al. (2007b), что является наиболее предпочтительным экстендом для ландшафтного уровня.

Поскольку мы использовали дизайн «использование/псевдо-неиспользование», то оптимальным выбором статистической модели является применение логистической регрессии, что приводит нас к RSPF и оценке вероятности использования ресурсной единицы (пикселя) с пищевой точки зрения (Boyce & McDonald, 1999; Johnson et al., 2006).

В нашей работе мы применяли реальную функцию выбора ресурсов (Real RSPF), особенности которой были подробно описаны нами ранее в разделе 1.8. Напомним, что самыми главными условиями построения моделей с такой функцией являются 1) применение прямых ресурсных предикторов; 2) применение точек использования местообитания/ресурса; 3) применение дизайна «использование/неиспользование».

Для преодоления ограничений условия 3 мы генерировали точки неиспользования (псевдо-неиспользования) с помощью подхода Энглера-Хенгла, описанного нами в подразделе 1.3.3. В то же время, мы внесли некоторые коррективы в данный подход. Так, в качестве метода расчета HSI и построения карт, по которым создавались псевдо-неиспользования, был выбран самый популярный «presence/background» подход – MaxEnt. Преимущества этого метода в том, что для моделирования нужны только данные об использовании и фоновая среда. В итоге нами был разработан алгоритм пошагового построения RSPF, состоящий из 10 основных шагов (Рис. 3.5.4).

На всех шагах моделирования мы руководствовались общими рекомендациями для HSM исследований (Araújo et al., 2019; Zurell et al., 2020), а также рекомендациями Майка Остина по HSM-моделированию с помощью GLM и GAM (Austin, 2007). Помимо этого, на всех стадиях подготовки данных, их анализа и презентации результатов мы руководствовались общими рекомендациями для регрессионных моделей, предложенными Zuur & Ieno (2016), для GLMM и GAMM – Zuur et al. (2009), для GLM – Dobson & Barnett (2018) и Collett (2003), для GAM – Wood (2017). Применение регрессионного анализа в контексте HSM проведено согласно Franklin (2009), Peterson et al. (2011) и Guisan et al. (2017).

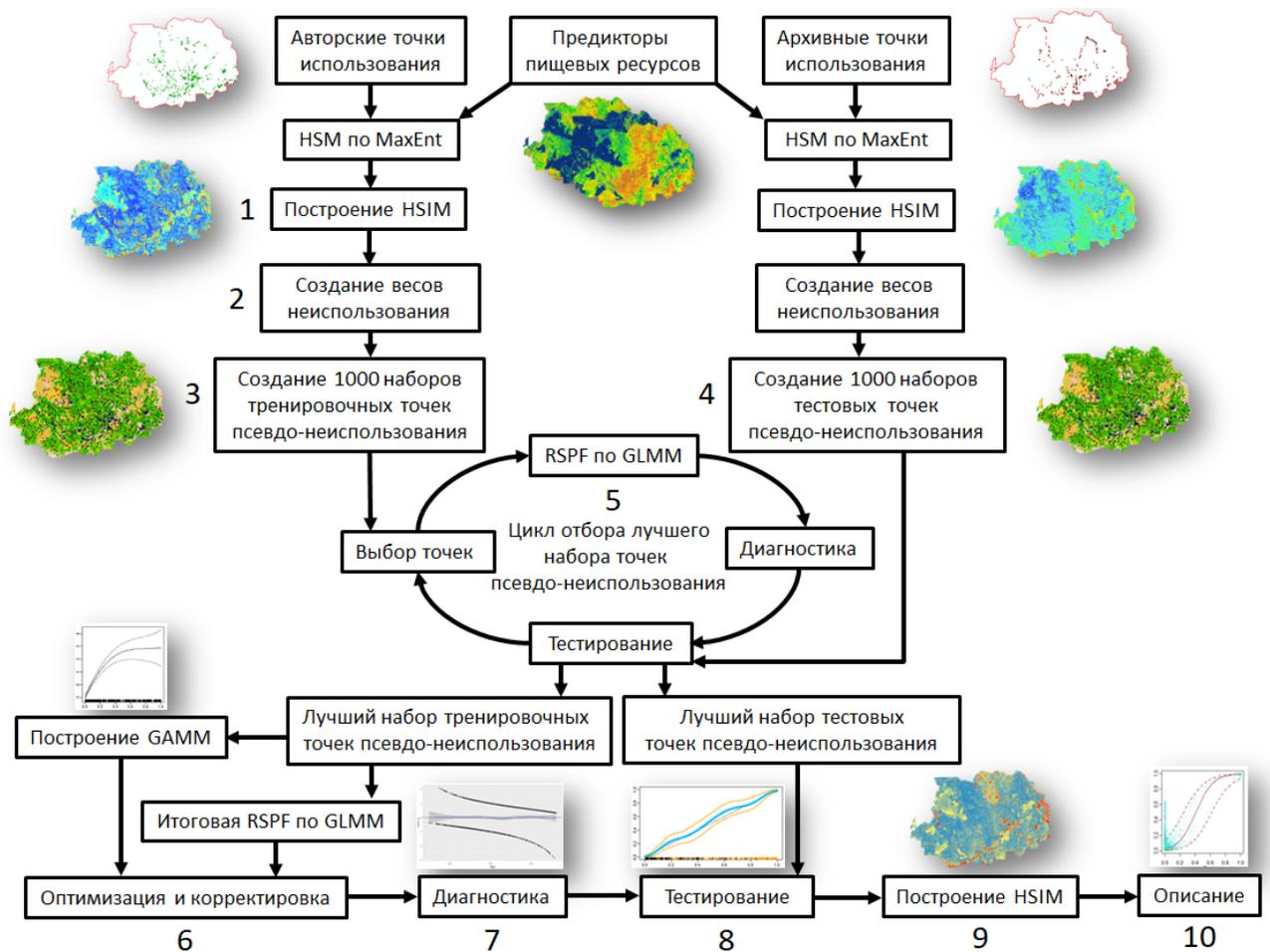


Рисунок 3.5.4 – Алгоритм пошагового построения реальной RSPF бурого медведя в условиях Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021 гг.

### Шаг 1. Создание карты вероятностей использования ресурсов с помощью MaxEnt

При построении карты вероятности использования ресурсов с помощью MaxEnt в качестве предикторов брали итоговый набор карт пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя, а в качестве точек встреч – точки использования. При построении модели использовали формат представления результатов «sloglog». В этом случае предсказания (значения каждого пикселя) интерпретировали как вероятности использования медведем ресурса. Все основные настройки определяли тем же способом, что и для построения карт пространственного распределения пищевых ресурсов (см. подраздел 3.4.5). Исключением был выбор фоновых точек. В качестве фоновых точек (background samples) использовали все центры ячеек грида в пределах всех пройденных маршрутов (43 120 точек). Такой подход позволяет отразить реальные усилия на отбор проб и обследованную территорию (Рис. 3.5.4, шаг 1).

Итоговая карта вероятностей использования ресурса видом показана на рисунке 3.5.5. Дальнейшие шаги основаны на двух основных предположениях. Во-первых, чем меньше

вероятность использования ресурса бурым медведем в одном пикселе, тем меньше вероятность обнаружить в этом пикселе точки использования и больше вероятность обнаружить точки неиспользования. Таким образом, мы можем предположить, что точки неиспользования, сгенерированные в областях с минимальной вероятностью использования ресурса бурым медведем, будут вполне достоверно отражать реальные неиспользования ресурса в рамках относительных вероятностей самой модели MaxEnt. Во-вторых, вероятность неиспользования бурым медведем пикселя будет увеличиваться с расстоянием от ближайшего пикселя использования. Последнее предположение верно лишь отчасти, из-за большой мозаичности территории исследований.

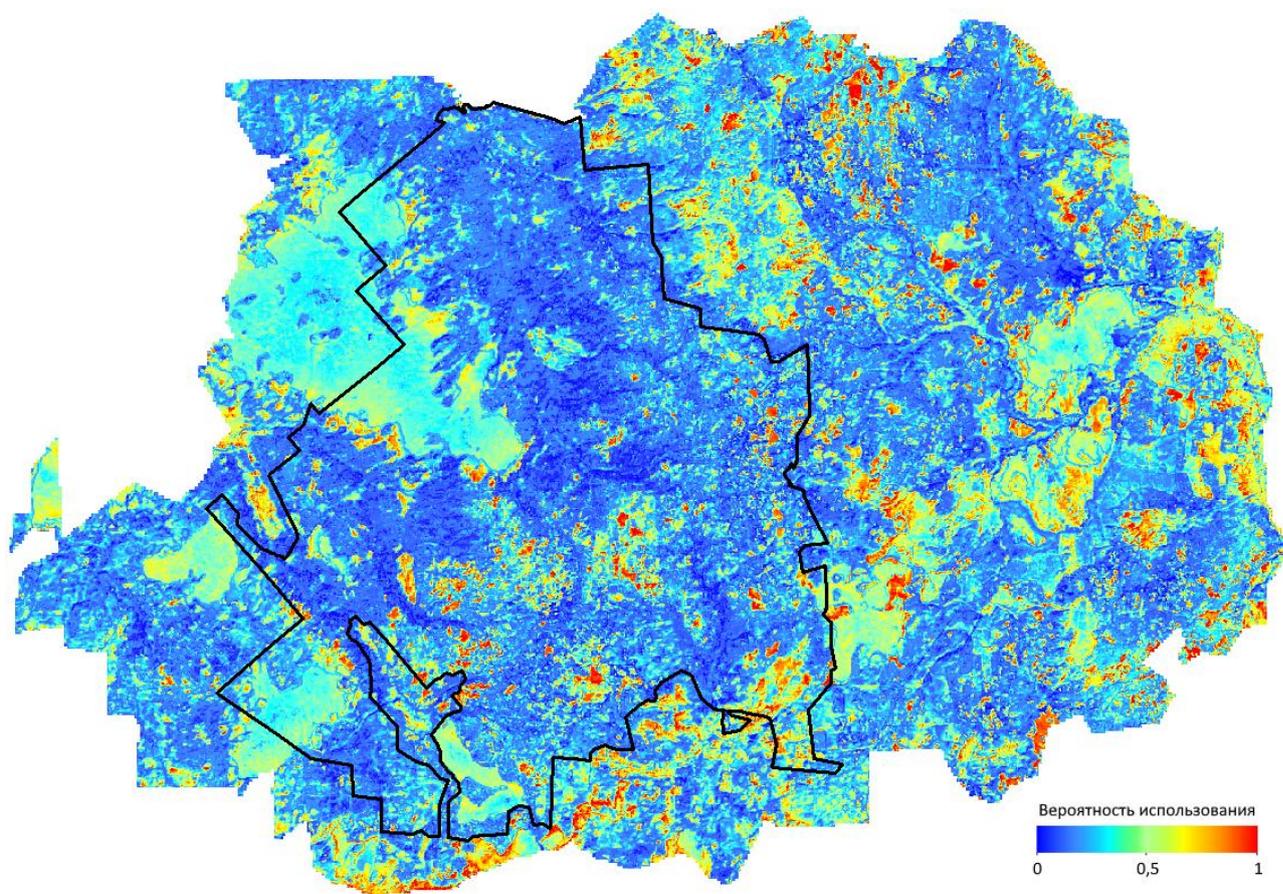


Рисунок 3.5.5 – Карта относительных вероятностей использования ресурсов бурым медведем на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранный зоны по результатам моделирования в MaxEnt. Черной линией обозначена граница заповедника.

## Шаг 2. Создание карты весов неиспользования

Установлено, что лучшей стратегией выбора псевдо-отсутствий для регрессионных моделей является случайный выбор (Barbet-Massin et al., 2012). Для выбора псевдо-отсутствий мы использовали метод рандомизации, как наиболее простой и не требующий особых допущений (Keating & Cherry, 2004). Кроме того, этот метод подходит для обычных видов, признаки присутствия которых легко идентифицировать (Keating & Cherry, 2004).

Для создания карты весов неиспользования полученную карту вероятностей использования ресурса переводили в шкалу от 0 до 100 (в соответствии со шкалой HSI), а затем инвертировали. В дальнейшем мы использовали подход Томислава Хенгла и его коллег (Hengl et al., 2009), которые сформулировали гипотезу и предложили правило создания точек псевдо-неиспользования. Правило основана на предположении, что распространение вида по территории есть функция пригодности его местообитаний (в нашем случае вероятностей использования ресурса). Таким образом, распределение вероятностей ( $\tau$ ) может быть применено для генерации точек псевдо-неиспользования как  $\tau(x) = [100\% - HSI(x)]^2$ . Квадратная степень гарантирует, что большинство точек псевдо-неиспользования будут находиться ближе к границе низких значений HSI. При этом псевдо-неиспользования будут приблизительно следовать распределению Пуассона. Чтобы учесть влияние расстояний от точек использований добавляется вторая часть уравнения  $d_R(x)$ , которая представляет собой нормализованные расстояния (в диапазоне от 0 до 100%), т.е. отношения расстояний до ближайшей точки использования ( $x$ ) к максимальному расстоянию. В конечном итоге мы получаем следующую формулу:

$$\tau(x) = \left[ \frac{d_R(x) + (100\% - HSI(x))}{2} \right]^2$$

Полученная формула определяет условия отбора точек неиспользования на основе двух условий: 1) чем больше расстояние от ближайшей точки использования, тем больше вероятность неиспользования; 2) вероятность неиспользования обратно пропорциональна значению индекса пригодности местообитаний (вероятности использования ресурса). Таким образом, в областях с низкими значениями HSI точек неиспользования будет больше, а в областях с высокими значениями HSI – меньше. По данной формуле для каждого пикселя оцениваются «веса неиспользования»  $\tau(x)$ , по которым в дальнейшем строится карта. Такие условия соответствуют принципу создания псевдо-отсутствий, используемому Лобо с коллегами (Lobo et al., 2010), при котором учитывается экологическая непригодность и расстояния до точек присутствий. Вместе с этим такой способ исправляет погрешности подхода Энглера с коллегами (Engler et al., 2004), где расстояния до точек присутствия/использования не учитывались. Тем не менее, поскольку данная формула основана на допущениях и вероятностях, а полевая верификация точек не проводилась, мы не можем гарантировать реальные неиспользования в искусственно-сгенерированных точках. В связи с этим в дальнейшем такие точки мы будем называть «псевдо-неиспользования» (Рис. 3.5.4, шаг 2), что также соответствует понятию «псевдо-отсутствия» применительно к SDM (подробнее см. подраздел 1.3.3).

### Шаг 3. Создание точек псевдо-неиспользования

После этого выполняли процедуру случайного создания точек псевдо-неиспользования в количестве, десятикратно превышающем число точек использования по правилам построенной карты весов неиспользования (Рис. 3.5.4, шаг 3; Рис. 3.5.6). Поскольку точки генерируются случайным образом, и одна генерация может сильно отличаться от другой в виду небольшого числа точек относительно общего числа ячеек грида (773 712), мы выполнили 1000 таких симуляций согласно Энглеру (Engler et al., 2004).

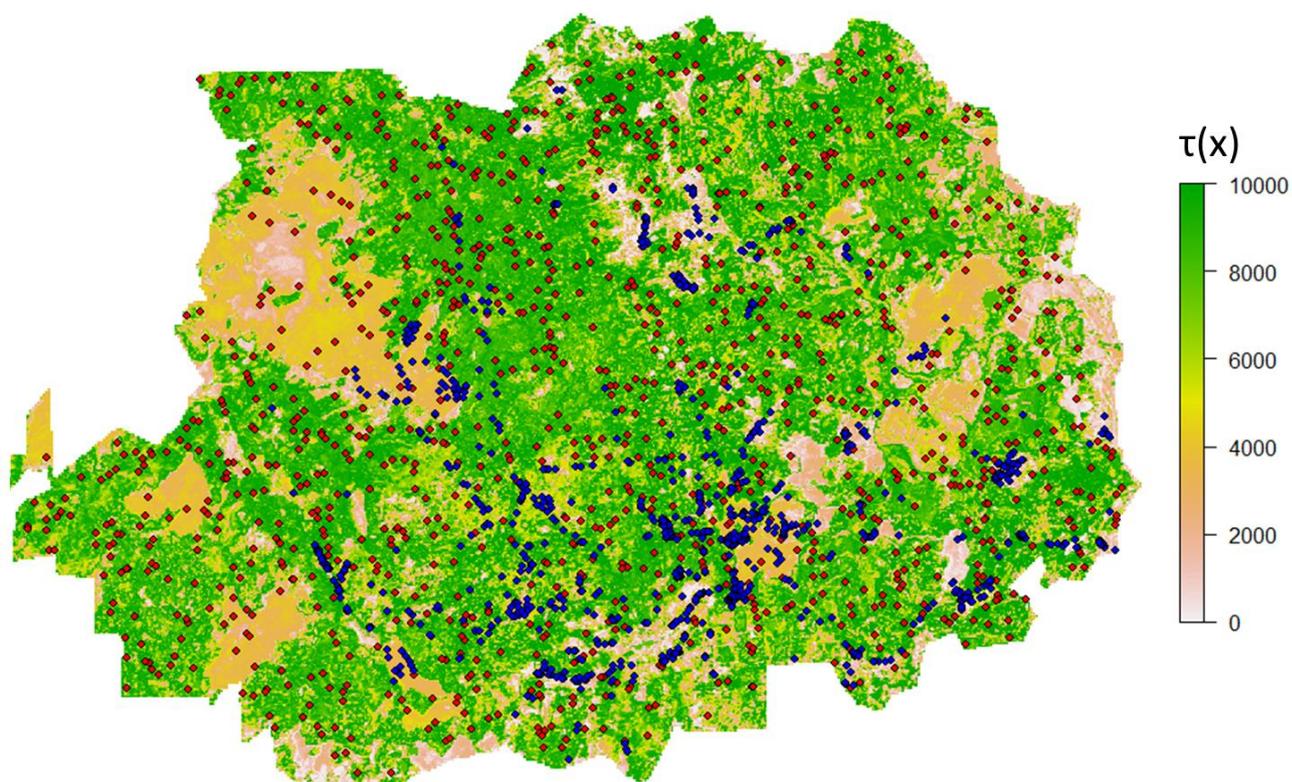


Рисунок 3.5.6 – Пример набора точек псевдо-неиспользования (1 из 1000 вариантов) на подложке из карты весов. Для наглядности показаны только 1140 точек. Точки псевдо-неиспользования обозначены красным, точки использования – синим.

### Шаг 4. Генерация псевдо-неиспользований для тестовых данных

Для тестирования нашей итоговой модели нам необходимо получить набор независимых точек псевдо-неиспользования (т.е. отличных от тех, на которых мы обучали нашу модель). Для этого мы повторили шаги 1–3, но уже для тестовых (архивных) точек использования. В итоге были созданы такие же 1000 наборов точек псевдо-неиспользования, основанные на карте весов использования, построенной по тестовым точкам (Рис. 3.5.4, шаг 4).

## **Шаг 5. Выбор лучшего набора точек псевдо-неиспользования и построение GLMM**

На основе сгенерированных наборов точек псевдо-неиспользования и точек использования строили 1000 моделей GLMM (1 модель на каждую симуляцию точек). Поскольку в нашем случае переменной отклика является бинарное состояние (использование/неиспользование), мы имеем дело с биномиальным распределением и поэтому применяли связующую функцию на основе логитов. Мы предполагаем, что в переменной отклика в пределах отдельных групп (пространственных сэмплинг-дизайнов) отсутствует вариация по отношению к ковариатам (пищевым ресурсам) (Gillies et al., 2006), т.е. вероятность использования медведем того или иного пищевого ресурса не будет меняться в зависимости от сэмплинг-дизайна. По этой причине мы полагаем, что модель со случайным угловым коэффициентом (random slope model) не имеет экологического смысла. В этой связи мы строили только модель со случайным свободным членом (random intercept model). В качестве случайного эффекта выбирали классы сэмплинг-дизайна, в рамках которых происходил сбор точек использования.

Мы рассматривали модель без взаимодействий, поскольку одновременное действие нескольких предикторов также не имеет смысла в случае различных пищевых объектов. Для каждой модели проводили расчет основных оценочных показателей в приоритете (от высшего к низшему): девиансы,  $\max Kappa$ , TSS, AIC, индекс Морана, ICC, COR и AUC. Затем выбирали ту модель, для которой значения этих показателей были максимальными (а для AIC и индекса Морана – минимальными). Если лучшие показатели были у разных моделей, выбор осуществляли согласно приоритету показателей (Рис. 3.5.4, шаг 5). При этом предпочтение отдавалось наиболее сбалансированным моделям с точки зрения объяснительной силы и информационной значимости (максимальная девианса и минимальное значение AIC), минимальной автокорреляции (минимальный индекс Морана и максимальный ICC) и максимальной предсказательной силы (максимальная  $\max Kappa$  и TSS). Оценки  $\max Kappa$ , TSS, COR и AUC рассчитывали на основе независимых тестовых данных. Таким образом, мы получали набор точек псевдо-неиспользования в местах, максимально отличных от использования (Рис. 3.5.4, шаг 5).

## **Шаг 6. Оптимизация «лучшей» модели и ее корректировка**

Оптимизацию модели проводили с помощью процедуры пошагового удаления предикторов (backward selection) и дальнейшей оценки сокращенной и полной моделей по информационному критерию Акаике (AIC; Akaike, 1974), что используется во многих работах (Lehmann, 1998; Compton et al., 2002; G uthlin et al., 2011; Martin et al., 2012) и также рекомендуется для RSF-моделей (Boyce et al., 2002; Milakovic et al., 2012). Известно, что

пошаговые процедуры являются основным способом отбора лучшей модели в регрессионных HSM-исследованиях (Leathwick, 1998; Zaniewski et al., 2002; Engler et al., 2004; Franklin, 2009; Elith et al., 2010). Если сокращенная модель выгодно отличалась от полной, то в качестве лучшей модели принимали сокращенную модель (Рис. 3.5.4, шаг 6)

После выбора лучшей модели строили GAMM на том же наборе точек псевдо-неиспользования и анализировали характер кривых отклика предикторов. Для их построения использовали процедуру сглаживания (spline smoother) с числом степеней свободы сглаживателя (degree of smoothing) равным 2 (Guisan et al., 2017; Wood, 2017). При необходимости производили корректировку «лучшей» модели согласно GAMM (Рис. 3.5.4, шаг 6).

### **Шаг 7. Диагностика модели**

Полученная модель проходила диагностику, состоящую из ряда стандартных процедур (Рис. 3.5.4, шаг 7). После построения каждая модель проходила проверку на остаточную коллинеарность предикторов. Проверку на линейность связи проводили по графикам зависимости стандартизованных (пирсоновских) остатков от предсказанных значений с наложением сглаживающей функции методом «loess» (Dobson & Barnett, 2018). Проверку на избыточную дисперсию проводили путем вычисления ошибки первого рода. В случае если значение было незначимо ( $p > 0.05$ ), то проблема избыточной дисперсии снималась, т.е. отношение суммы квадратов остатков к числу степеней свободы не выходило за пределы  $\chi^2$ -распределения (Collett, 2003). Проверку на пространственную автокорреляцию проводили с помощью I теста Морана и построения коррелограммы по стандартизованным (пирсоновским) остаткам модели. Значимость модели целиком оценивали с помощью теста отношений правдоподобий (Likelihood Ratio Test, LRT). Все полученные сокращенные модели сравнивали с полными при помощи ANOVA по критерию  $\chi^2$ . Значимость отдельных предикторов оценивали по LRT-тесту и критерию AIC. Мэру качества подгонки модели оценивали по доли объясненной девиансы (ExpD – аналога  $R^2$  для GLM; Guisan & Zimmermann, 2000; Engler et al., 2004; Kienast et al., 2012).

### **Шаг 8. Оценка качества модели**

Для проверки калибровки моделей использовали стандартный калибровочный график (calibration plot) с  $k=10$  и РАС-график (presence-absence calibration plot) – калибровочный график с добавлением сглаживающей кривой и ее доверительных интервалов. Мы строили РАС-графики, используя скрипт R, предложенный Phillips & Elith (2010).

Для оценок дискриминации использовали 10 порог-зависимых показателей: PCC (percent correctly classified), чувствительность (sensitivity), специфичность (specificity), CCF (correct classification rate), MR (misclassification rate), FAR (false absence rate), FPR (false presence rate), OR (odds ratio), Cohen's Kappa и TSS (True Skill Statistic). Известно, что TSS и Kappa являются предпочтительными оценкам качества в моделях такого рода (Moisen & Frescino, 2002; Allouche et al., 2006; Phillips & Elith, 2010; Penteriani et al., 2019).

Поскольку мы были заинтересованы в получении наилучших возможных прогнозов для нашей области исследования, мы определили лучшую модель как модель с самой высокой статистикой Карра. Для каждой модели мы максимизировали значение этого показателя, используя процедуру оптимизации, чтобы определить порог, который лучше всего различает использования и псевдо-неиспользования (Shores et al., 2019). Порог, который максимизирует значение показателя, определяли путем автоматического перебора всех возможных порогов от 0 до 1 с шагом 0.01 (Araújo et al., 2005; Guisan et al., 2017). График пороговых ошибок (error threshold plot) позволяет отобразить изменения этих показателей относительно чувствительности и специфичности по всем пороговым значениям, чтобы увидеть, как их вариации соотносятся с вариациями в частоте правильно предсказанных присутствий и отсутствий. С помощью таких графиков мы визуально оценивали дискриминирующую способность наших моделей. В качестве порог-независимой метрики второго типа использовали показатель AUC. Порог-независимой оценкой третьего типа являлся коэффициент точечной бисериальной корреляции ( $r_{pb}$  или COR). Во всех оценках качества применяли независимые тестовые (архивные) данные (Рис. 3.5.4, шаг 8).

### **Шаг 9. Построение карты пригодности местообитаний**

При успешном прохождении моделью всех проверок на основе ее предсказаний строили карту пригодности местообитаний (HSIM; Рис. 3.5.4, шаг 9). Предсказания модели проецировались только на территорию заповедника и охранной зоны, потому что за пределами охранной зоны на медведя ведется интенсивная охота и его использование местообитаний подчиняется не только восходящими (кормовыми) факторами, но и нисходящими (риски смертности, связанные с человеком или «human-mortality risks»), которые не были учтены при построении самой модели. Баллы RSPF варьировали от 0 до 1. Мы рассматриваем эти баллы как индексы пригодности местообитаний (пищевых станций бурого медведя) или вероятности использования пищевого ресурса согласно Hirzel & Le Lay (2008) и Recio et al. (2020).

## Шаг 10. Описание функции RSPF и вклада переменных

На последнем шаге описывали функцию итоговой лучшей модели RSPF. По этой модели производили описание ее параметров, оценивали их вклад, а также строили графики зависимости вероятности использования местообитания от вероятности присутствия пищевого ресурса (кривые отклика) (Рис. 3.5.4, шаг 10). В заключении производили математическую запись самого уравнения функции выбора ресурсов.

### 3.6. Характеристика используемого оборудования и программного обеспечения

При проведении полевых обследований и регистрации любых точек присутствия (в том числе любых следов жизнедеятельности) бурого медведя использовали GPS-навигатор Garmin моделей GPS60, GPSmap 60CSx, GPSmap 62s, GPSmap 64st, GPSmap 66st. Точки присутствия пищевых ресурсов собирали с помощью полевого смартфона и уже указанных приложений ArcGIS QuickCapture и Survey123 (Esri Inc.).

Для фотосъемки, а также картографирования овсяных полей и заброшенных деревень применяли квадрокоптер DJI Phantom 3 Pro (Рис. 4П, Приложение). Полеты осуществлялись с помощью менеджеров полетных миссий DroneDeploy и Pix4D Capture. Подготовку ортофотопланов выполняли в программе Agisoft Photoscan (ООО «ЖивойСофт»).

Расчеты вегетационных индексов, морфометрических характеристик рельефа и растров близости (расстояний до объектов) проводили в ГИС ArcMap 10.6.1 (Esri Inc.). Расчеты TRI, CTI и доли солнечной радиации были проведены в ГИС SAGA 7.7.1 (Conrad et al., 2015). Дешифрирование сцен Landsat 8 и создание слоев типов растительного покрова проводили в ArcMap и QGIS 2.18.14 с помощью модуля SCP (semi-automatic classification plugin; Congedo, 2014), в результате чего была выбрана наиболее оптимальная классификация. Все дальнейшие процедуры подготовки данных для анализа были выполнены в среде ArcMap. При подготовке данных в ArcMap, а также для процедур рандомизации использовали набор инструментов SDMtoolbox 2.4 (Brown, 2014; Brown et al., 2017). Трехмерная модель территории исследований подготовлена в ArcScene 10.6.1.

Все анализы и этапы моделирования целиком проводили в программе RStudio 1.1.447 на базе R 4.0.3 (R Core Team, 2020). Анализ пищевого рациона проводили с помощью пакетов «effsize» (Torchiano, 2020) для расчета статистики дельты Клиффа, «VennDiagram» (Chen & Boutros, 2011), и «ggplot2» (Wickham, 2016) для построения графиков. Построение GLM и пошаговый выбор моделей проводили при помощи пакета «MASS» (Venables & Ripley, 2002).

Пространственное разреживание точек присутствия пищевых ресурсов выполняли с помощью пакета «spThin» (Aiello-Lammens et al., 2015). Расчет среднего индекса ближайшего соседа (ANNI) проводили, используя пакет «spatialEco» (Evans et al., 2021). Пространственно

независимые наборы тренировочных и тестовых точек создавали в пакете «blockCV» (Valavi et al., 2019). Точки псевдо-неиспользования создавали в пакете «spatstat» (Baddeley & Turner, 2005; Baddeley et al., 2015). Для тестов и проверок на мультиколлинеарность применяли пакеты «car» (Fox & Weisberg, 2019), «ecospat» (Broennimann et al., 2018) и «usdm» (Naimi et al., 2014). Диаграммы Кливленда строили с помощью пакета «cowplot» (Wilke, 2020).

Для моделирования с помощью MaxEnt использовали одноименную программу Maxent 3.4.1 (Phillips et al., 2018), доступную для свободного скачивания ([www.cs.princeton.edu/%7Eeschapire/maxent](http://www.cs.princeton.edu/%7Eeschapire/maxent)). Определение оптимальных настроек модели с помощью генетического алгоритма, построение моделей, их оптимизация и оценка качества были выполнены с помощью пакетов «SDMtune» (Vignali et al., 2020a, 2020b) и «dismo» (Hijmans et al., 2017). Непрерывный индекс Бойса был рассчитан в пакете «ecospat».

Возможности применения GLMM, GLM, GAMM и GAM широко представлены в R (Guisan et al., 2006, 2017). Так, построение GLMM проводили в пакетах «lme4» (Bates et al., 2015) и «glmmML» (Brostrom, 2020). Расчет ICC выполняли с применением пакета «sjstats» (Ludecke, 2021a). Разведочный анализ GAM проводили при помощи пакета «gam» (Hastie, 2019), а пошаговый выбор моделей и их первичную оценку – при помощи пакета «mgcv» (Wood, 2017). Диагностику моделей выполняли с помощью пакета «Stat2Data» (Cannon et al., 2019). Оценку параметров моделей и построение кривых отклика проводили в пакетах «sjPlot» (Ludecke, 2021b) и «ResourceSelection» (Lele et al., 2019). Построение RSPF выполняли также в пакете «ResourceSelection». Оценку качества моделей проводили при помощи пакетов «PresenceAbsence» (Freeman & Moisen, 2008), «dismo», «ecospat» и «biomod2» (Thuiller et al., 2020). Расчет AUC проводили при помощи пакета «pROC» (Robin et al., 2020). Проверку на пространственную автокорреляцию проводили с помощью пакетов «spdep» (Bivand & Wong, 2018) и «nlme» (Pinheiro et al., 2020). Коррелограммы зависимости расстояния от коэффициента I Морана строили средствами пакетов «ncf» (Bjornstad, 2020) и «pgirmess» (Giraudoux, 2018).

Все прочие статистические тесты, проверки, дальнейшие анализы и оценки выполняли также в RStudio. Для ГИС-обработки, подготовки данных к моделированию и их визуализации были использованы следующие R-пакеты: «rgdal», «maptools», «grid», «reshape», «reshape2», «rasterVis», «igraph», «rgeos», «raster». Также использовали вспомогательные пакеты «ROCR», «plyr», «xtable» и «rJava». Все графики строили с помощью пакетов «ggplot2», «cowplot», «gridExtra» (Auguie, 2017) и «lattice» (Sarkar, 2008).

Все приведенные фотографии выполнены автором, если не указано иное.

## ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА БУРОГО МЕДВЕДЯ

### 4.1. Общая характеристика пищевого рациона бурого медведя

Как эврифаг и вид-генералист бурый медведь потребляет множество различных биологических ресурсов и иногда элементов неживой природы (например, почву с минеральными элементами) (Mungo et al., 2006; Wojarska & Selva, 2012; Coogan et al., 2018). На протяжении периода исследований было выявлено 55 пищевых объектов (32 растительных и 23 животных). Полный таксономический список всех объектов представлен в Таблицах 2П, 3П (Приложение). Визуальный осмотр экскрементов без анализа изотопов или идентификации пищевых объектов по ДНК, а также полевые наблюдения без применения телеметрии не могут полноценно описать пищевой рацион. У нас есть основание полагать, что на самом деле пищевых объектов намного больше. Например, в национальном парке Татра (Польша), площадь которого в 3 раза меньше площади территории наших исследований, с помощью метабаркодирования ДНК из экскрементов медведя удалось выявить 173 различных таксона (García-Rodríguez et al., 2021).

Чаще всего регистрировались остатки плодовых кормов (ягоды и фрукты; FO = 61.08%). Среди них наибольшая встречаемость отмечена для яблок (FO = 31.53%) и черники (FO = 17.02%) (Таблица 4.1.1). Вегетативные части растений (травы, хвощи, листья деревьев и т.п.) имели встречаемость 41.03% с абсолютным доминированием травянистых растений (FO = 37.2%). Частота встречаемости кормов искусственной подкормки (овес и кукуруза) составляла 13.98% с абсолютным доминированием овса (FO = 13.59%). Встречаемость орехов лещины составляла 4.75%. Животные пищевые объекты обладали встречаемостью 20.45% (FO = 15.7% для насекомых, FO = 5.15% для млекопитающих и FO = 0.92% для птиц). Чаще всего в экскрементах находили остатки вегетативных частей растений вместе с плодами (13.4% встреч) и животными (7.18%), а также остатки животных вместе с плодами (5.45%) и плоды с кормами искусственной подкормки (FO = 3.99%; Рис. 4.1.1).

Большие значения показателя IRI были у яблок (IRI = 1317.84), травянистых растений (IRI = 1818.59), ягод черники (IRI = 408.87), овса (IRI = 233.22), ягод клюквы (IRI = 153.81), муравьев (IRI = 64.18), общественных ос (IRI = 33.31), орехов лещины (IRI = 32.34), плодов рябины (IRI = 28.45), лося (IRI = 21.33) и листьев осины (IRI = 19.44) (Таблица 4.1.1).

Таблица 4.1.1 – Состав и характеристика пищевого рациона бурого медведя на территории исследований на основе анализа экскрементов (n = 758) за период 2008–2021 гг.

Пищевой объект	CF <sub>1</sub>	CF <sub>2</sub>	n	FO	IRI	EDC	EDEC
Вегетативные* части растений			311	41.03	2263.83	13.37	6.84
- Пушица влагалищная ( <i>Eriophorum vaginatum</i> )	0.26	8.4	10	1.32	1.90	0.28	0.14
- Хвощ ( <i>Equisetum</i> spp.)	0.16	6.3	4	0.53	0.19	0.01	< 0.01
- Растения сем. Ариáceае	0.26	8.4	282	37.20	1818.59	11.62	5.94
- Осина ( <i>Populus tremula</i> )	0.26	8.4	27	3.56	19.44	1.46	0.74
Ягоды			215	28.36	1081.31	19.18	13.67
- Черника ( <i>Vaccinium myrtillus</i> )	0.54	11.7	129	17.02	408.87	12.56	8.95
- Клюква ( <i>V. microcarpum</i> & <i>V. oxycoccos</i> )	0.54	11.7	90	11.87	153.81	5.27	3.75
- Брусника ( <i>V. vitis-idaea</i> )	0.54	11.7	21	2.77	7.12	0.82	0.58
- Голубика ( <i>V. uliginosum</i> )	0.54	11.7	1	0.13	0.02	0.05	0.03
- Водяника ( <i>Empetrum nigrum</i> )	0.54	11.7	8	1.06	1.23	0.48	0.34
Фрукты			277	36.54	1820.30	27.81	30.21
- Малина ( <i>Rubus idaeus</i> )	0.87	18.1	7	0.92	1.23	1.15	0.82
- Шиповника ( <i>Rosa majalis</i> )	0.93	18.1	1	0.13	0.02	0.06	0.07
- Черемуха ( <i>Prunus padus</i> )	0.93	18.1	1	0.13	0.01	0.02	0.02
- Крушина ( <i>Frangula alnus</i> )	1.08	18.1	14	1.85	2.78	0.71	0.78
- Рябина ( <i>Sorbus aucuparia</i> )	0.93	18.1	37	4.88	28.45	4.53	4.99
- Яблоня ( <i>Malus domestica</i> )	0.51	18.1	239	31.53	1317.84	19.63	21.64
- Слива ( <i>Prunus domestica</i> )	1.93	18.1	2	0.26	0.06	0.17	0.19
- Калина ( <i>Viburnum opulus</i> )	1.08	18.1	12	1.58	2.86	1.55	1.70
Орехи							
- Лещина ( <i>Corylus avellana</i> )	1.58	26.7	36	4.75	32.34	10.54	17.14
Искусственная подкормка			106	13.98	248.57	9.68	9.90
- Овес ( <i>Avena sativa</i> )	0.59	16.8	103	13.59	233.22	8.93	9.14
- Кукуруза ( <i>Zea mays</i> )	1.18	16.8	3	0.40	0.24	0.74	0.76
Насекомые (Hymenoptera)			119	15.70	199.40	5.91	6.37
- Муравьи (Formicidae)	1.1	17.7	68	8.97	64.18	3.18	3.43
- Осы (Vespidae)	1.1	17.7	48	6.33	33.31	2.64	2.85
- Пчелы (Apidae)	1.1	17.7	5	0.66	0.30	0.09	0.09
Млекопитающие			39	5.15	29.28	13.11	15.41
Мелкие (грызуны)							
- Полевки и мыши	4.0	18.8	3	0.40	0.10	0.14	0.15
Крупные (копытные)							
- Лось ( <i>Alces alces</i> )	3.0	19.3	33	4.35	21.33	11.49	13.51
- Кабан ( <i>Sus scrofa</i> )	3.0	19.3	3	0.40	0.21	1.49	1.75
Птицы							
- Птицы и их яйца	1.5	18.8	7	0.92	0.67	0.41	0.46
Несъедобные объекты							
- Почва	–	–	36	4.75	19.34	–	–
- Растительный мусор	–	–	15	1.98	4.14	–	–

Примечание: CF – поправочный коэффициент (Correction Factor); FO – частота встречаемости (Frequency of Occurrence, %); FV – показатель объема пищевого объекта (Fecal Volume, %); IRI – Индекс относительной важности (Index of Relative Importance); EDC – показатель оценочного пищевого содержания (%) EDEC – показатель энергетического пищевого содержания (Estimated Dietary Energetic Content, %).

\* – за исключением пушицы, у которой поедаются генеративные побеги.

Принимая во внимание энергетические приобретения, для определения основных пищевых ресурсов мы выбрали пищевые объекты, для которых EDC > 2 и EDEC > 2 (Таблица 4.1.1). Такими пищевыми ресурсами были яблоки (EDC = 19.63%; EDEC = 21.64%), орехи лещины (EDC = 10.54%, EDEC = 17.14%), лось (EDC = 11.49%, EDEC = 13.51%), черника (EDC = 12.56%; EDEC = 8.95%), овес (EDC = 8.93%, EDEC = 9.14%), травянистые растения (EDC = 11.62%; EDEC = 5.94%), рябина (EDC = 4.53%, EDEC = 4.99%), клюква (EDC = 5.27%; EDEC = 3.75%), муравьи (EDC = 3.18%; EDEC = 3.43%) и общественные осы (EDC = 2.64%; EDEC = 2.85%).

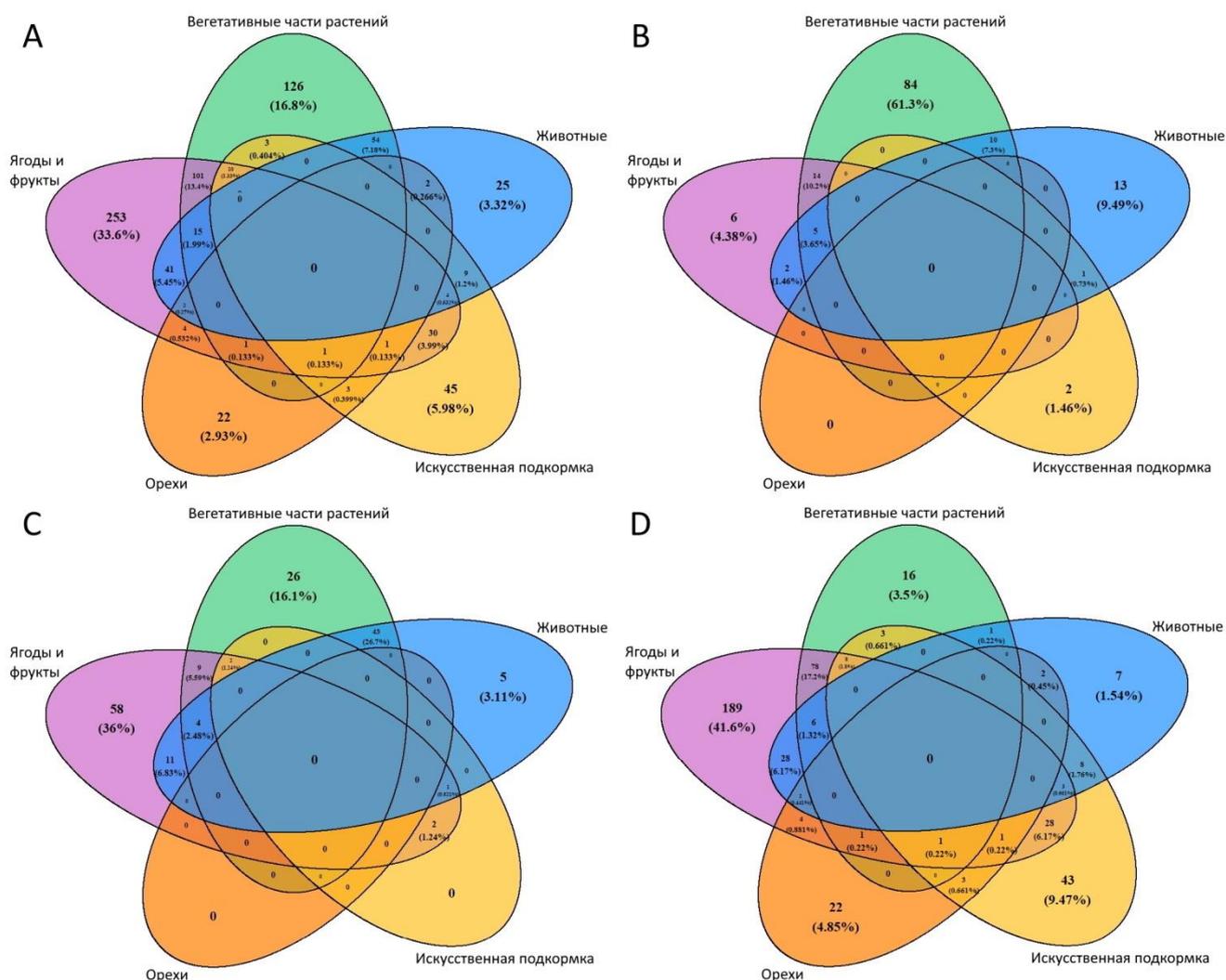


Рисунок 4.1.1 – Диаграммы Венна, показывающие процентное отношение экскрементов, содержащих пищевые ресурсы бурого медведя из пяти различных групп: вегетативные части растений, ягоды и фрукты, орехи, искусственная подкормка, животные. А – в течение всего периода бодрствования; В – весной; С – летом; D – осенью.

Общей характеристикой питания бурого медведя исследуемой территории является широкая всеядность с существенным склонением к питанию растениями и относительно небольшой долей потребления млекопитающих (главным образом копытных). Согласно проведенному анализу экскрементов, основными растительными кормами бурого медведя являются различные травянистые растения, ягоды *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium microcarpum* и *Vaccinium oxycoccos*, орехи *Corylus avellana*, овес и яблоки. Второстепенные растительные корма включают в себя листья осины, плоды рябины и малины.

Среди животных пищевых ресурсов наиболее активно потребляются насекомые: представители отряда Hymenoptera и группа насекомых-ксилобионтов. Доминирующее значение среди них имеют муравьи, особенно *Lasius niger*, *Formica pratensis*, *Formica fusca*, *Formica exsecta*, а также *Myrmica rubra*. Из видов, устраивающих гнезда в мертвой древесине, большое значение имеют *Camponotus herculeanus*. Медведи также активно разоряют гнезда общественных ос *Vespula vulgaris*, и в гораздо меньшей степени *Dolichovespula* spp. (Таблица 3П, Приложение). Значение мышевидных грызунов в питании невелико, по всей видимости, из-за обилия прочих кормов и малой эффективности их добычи. На лосей медведи активно охотятся весной, в начале лета и реже осенью. Кабан имеет в целом небольшое значение в рационе. Домашние сельскохозяйственные животные в питании медведей исследуемой территории в настоящее время отсутствуют. Птицы (слётки и яйца) встречаются в рационе редко и не представляют существенного значения. В результате нами составлен список основных пищевых ресурсов бурого медведя, имеющих наибольшее значение в рационе согласно их энергетической ценности. Для всех этих ресурсов в дальнейшем будут построены индивидуальные SDM (этап 2, Глава 5).

#### 4.2. Сезонная динамика пищевого рациона бурого медведя

На территории исследований питание бурого медведя подвержено выраженной сезонной динамике, которая определяется доступностью кормов и пищевыми требованиями медведя (Coogan et al., 2018). Это является общей характеристикой всех европейских популяций данного вида (Cicinjak et al., 1987; Dahle et al., 1998; Naves et al., 2006; Di Domenico et al., 2012; García-Rodríguez et al., 2021). В весенний период наибольшее значение имеют копытные, особенно в период отела лосей (Rauset et al., 2012; Twynham et al., 2021). Летом происходит размножение многих видов муравьев, поэтому именно в это время выражено питание яйцами, личинками и куколками этих насекомых, а также разнообразной травянистой растительностью, которая поддерживает энергетические запасы медведя до наступления периода плодоношения ягод черники, богатых углеводами (Noyce et al., 1997; Dahle et al., 1998; Di Domenico et al., 2012; Paralikiidis et al., 2010). Затем наступает наживочный период, где основное место занимают

ягоды, фрукты и орехи (Pritchard & Robbins, 1990; Paralikiadis et al., 2010; Di Domenico et al., 2012; García-Rodríguez et al., 2021), а также искусственная подкормка (Kavčič et al., 2015).

Результаты анализа подтверждают, что значимость пищевых объектов значительно различалась в течение сезонов периода бодрствования медведя (Таблица 4.2.1, Таблицы 4П, 5П, Приложение). После выхода из берлог ранней весной в пищевом рационе преобладали перезимовавшие ягоды клюквы (IRI = 2542.06; здесь и далее параметры лог-регрессии:  $\beta = 1.51$ ,  $t = 4.08$ ,  $p < 0.05$ ), а также млекопитающие, в основном копытные (IRI = 2533.08) (Таблица 4.2.2, Таблицы 4П, 6П, Приложение; Рис. 4.2.1). Среди травянистых растений медведи активно потребляли пушицу (IRI = 1994.33), распространение которой связано с верховыми болотами. Небольшую роль также играла кукуруза с подкормочных площадок для кабанов (IRI = 256.62; Рис. 5П, Приложение). Среди копытных медведи добывали взрослых лосей (IRI = 1253.78;  $\beta = 5.80$ ,  $t = 5.71$ ,  $p < 0.05$ ) и в небольших количествах кабанов (IRI = 222.59).

Таблица 4.2.1 – Оценка различий показателя FV пищевого рациона между сезонами периода бодрствования бурого медведя на территории исследований за период 2008–2021 г. на основе анализа экскрементов (n = 758) с помощью дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса.

Пищевой объект	$\chi^2$	df	p-уровень
Вегетативные* части растений	355.16	5	< 0.05
- Пушица	318.61	5	< 0.05
- Травы	268.4	5	< 0.05
- Листья осины	152.37	5	< 0.05
Ягоды	168.76	5	< 0.05
- Черника	304.21	5	< 0.05
- Клюква	48.274	5	< 0.05
- Брусника	14.169	5	< 0.05
Фрукты	257.91	5	< 0.05
- Крушина	15.376	5	< 0.05
- Калина	22.144	5	< 0.05
- Рябина	26.307	5	< 0.05
- Яблоки	228.09	5	< 0.05
Орехи	51.602	5	< 0.05
- Лещина	51.602	5	< 0.05
Искусственная подкормка	85.302	5	< 0.05
- Овес	91.307	5	< 0.05
Насекомые	133.3	5	< 0.05
- Муравьи	267.88	5	< 0.05
- Осы	56.143	5	< 0.05
Млекопитающие	107.66	5	< 0.05
- Лось	81.232	5	< 0.05

\*- за исключением пушицы, у которой поедаются генеративные побеги.

С началом вегетационного периода поздней весной основное место в рационе медведя занимали различные травянистые растения ( $IRI = 8165.19$ ;  $\beta = 2.56$ ,  $t = 12.56$ ,  $p < 0.05$ ), а также листья осины ( $IRI = 911.04$ ). В то же самое время многие медведи продолжали в это время охотиться за лосями ( $IRI = 282.84$ ;  $\beta = 4.20$ ,  $t = 4.19$ ,  $p < 0.05$ ), у которых в мае происходит отел. К этому времени значение ягод клюквы резко снижается ( $IRI = 224.26$ ). Питание лосями характерно только в весенний период и наблюдается с конца марта до начала июня, но в отдельных случаях медведи могут добывать лосей также и поздним летом ( $\beta = 3.15$ ,  $t = 2.81$ ,  $p < 0.05$ ) (Таблица 4.2.2). Копытные обеспечивают основные энергетические приобретения медведей ранней весной (EDEC = 79.83%). В первую очередь, это взрослые лоси (EDEC = 56.87%) и в меньшей степени кабаны (EDEC = 22.96%). Поздней весной копытные также обеспечивают медведя большей частью энергии, но уже исключительно за счет лосей, как взрослых, так и новорожденных лосят (EDEC = 67.39%) (Рис. 4.2.1).

Таблица 4.2.2 – Модели логистической регрессии для пищевых объектов с сезонами, типом территории и взаимодействием между ними в качестве предикторов и показателем FV в качестве зависимой переменной для основных пищевых объектов бурого медведя на основе анализа пищевого рациона. Представлены девианса (D), доля объясненной девиансы (ExpDev), число степеней свободы (df) и уровень значимости (p). Оценки параметров моделей, их стандартные ошибки и другие статистики представлены в таблице 6П (Приложение).

Модель	Сезон (df = 5)		Тип территории (df = 1)		Сезон + тип территории (df = 5)		Полная модель	
	D	p	D	p	D	p	D	ExpDev
Пушица	47.12	< 0.05	13.14	< 0.05	13.04	1	13.04	72.6%
Травы	697.87	< 0.05	460.01	0.31	459.37	0.55	456.87	34.6%
Осина	208.36	< 0.05	112.22	0.05	111.65	1	111.65	46.8%
Черника	505.11	< 0.05	306.00	< 0.05	299.78	0.98	299.47	45.3%
Клюква	269.93	< 0.05	245.00	< 0.05	237.17	0.05	233.43	15.2%
Брусника	54.17	< 0.05	53.67	< 0.05	48.60	0.05	47.22	19.3%
Крушина	27.606	< 0.05	23.395	< 0.05	22.70	0.99	22.69	19.0%
Калина	65.473	< 0.05	48.514	0.11	48.351	1	48.35	26.2%
Рябина	158.56	< 0.05	140.03	< 0.05	133.15	0.72	132.64	18.50%
Яблоки	629.22	< 0.05	452.04	< 0.05	438.78	0.23	434.69	33.3%
Лещина	236.34	< 0.05	183.97	0.80	183.95	1	183.95	22.3%
Искусственная подкормка	332.35	< 0.05	283.99	< 0.05	266.43	0.07	262.82	25.8%
Муравьи	78.124	< 0.05	51.945	< 0.05	50.423	0.05	49.67	36.8%
Осы	76.420	< 0.05	61.996	< 0.05	59.820	0.86	59.66	23.1%
Лось	144.461	< 0.05	99.932	< 0.05	97.617	< 0.05	94.98	34.9%

Ранним летом питание медведя состоит в основном из травянистых растений ( $IRI = 14406.07$ ;  $\beta = 3.37$ ,  $t = 14.58$ ,  $p < 0.05$ ) и расплода муравьев ( $IRI = 3096$ ;  $\beta = 3.25$ ,  $t = 5.74$ ,  $p < 0.05$ ) (Таблица 4.2.2, Таблицы 4П, 6П, Приложение; Рис. 4.2.1). Поздним летом большинство медведей переключаются на питание черникой ( $IRI = 7658.85$ ;  $\beta = 1.99$ ,  $t = 12.90$ ,  $p < 0.05$ ), а некоторые особи продолжают разорять в это время гнезда муравьев ( $IRI = 466$ ;  $\beta = 2.79$ ,  $t = 4.75$ ,  $p < 0.05$ ). Основные энергетические приобретения ранним летом происходят за счет муравьев ( $EDEC = 50.78$ ) и травянистых растений ( $EDEC = 46.52$ ), а поздним летом – за счет черники ( $EDEC = 59.02$ ). Во второй половине лета основные кормовые виды трав переходят в стадию цветения и теряют свою пищевую значимость для медведя ( $EDEC = 5.99$ ;  $\beta = 0.96$ ,  $t = 3.70$ ,  $p < 0.05$ ), как и муравьи, у которых постепенно заканчивается развитие молодых особей ( $EDEC = 13.74$ ).

С ранней осени у медведей начинается нажировочный период. Основой питания в это время служат яблоки ( $IRI = 2677.61$ ;  $\beta = -0.73$ ,  $t = -9.34$ ,  $p < 0.05$ ), которые начинают активно поспевать (Таблица 4.2.2, Таблицы 4П, 6П, Приложение; Рис. 4.2.1). Вторым важным кормом в это время является овес ( $IRI = 966.21$ ;  $\beta = -1.41$ ,  $t = -12.10$ ,  $p < 0.05$ ). При обильном урожае черники медведи еще продолжают питаться этой ягодой ( $IRI = 297.99$ ;  $\beta = -2.39$ ,  $t = -17.52$ ,  $p < 0.05$ ), но многие из них переходят на питание поспевающей к началу сентября клюквой ( $IRI = 163.54$ ;  $\beta = -3.19$ ,  $t = -14.36$ ,  $p < 0.05$ ). В это же время медведь потребляет орехи лещины ( $IRI = 168.17$ ), которые доступны только в этот период ( $\beta = -2.34$ ,  $t = -16.48$ ,  $p < 0.05$ ). В годы, урожайные на рябину, медведи поедают и ее плоды ( $IRI = 77.85$ ;  $\beta = -3.50$ ,  $t = -14.93$ ,  $p < 0.05$ ). С окончанием периода созревания личинок муравьев, их место в пищевом рационе занимают общественные осы, личинки которых еще доступны в это время ( $IRI = 148.78$ ;  $\beta = -3.80$ ,  $t = -18$ ,  $p < 0.05$ ). Питанием яблоками в урожайные годы может продолжаться вплоть до поздней осени ( $IRI = 6000.80$ ;  $\beta = 0.54$ ,  $t = 4.52$ ,  $p < 0.05$ ). Осенью также наблюдается вторая волна вегетации зонтичных растений, поэтому их значение в рационе вновь возрастает ( $IRI = 2759.40$ ;  $\beta = 1.48$ ,  $t = 6.63$ ,  $p < 0.05$ ). Поздней осенью значение овса снижается ( $IRI = 34.89$ ;  $\beta = -1.80$ ,  $t = -4.29$ ,  $p < 0.05$ ) и медведь сосредотачивается на питании клюквой ( $IRI = 278.61$ ). Основные энергетические приобретения медведи получают за счет орехов лещины ранней осенью ( $EDEC = 31.71$ ), яблок ранней осенью ( $EDEC = 24.49$ ), а также поздней осенью ( $EDEC = 58.03$ ), овса ранней осенью ( $EDEC = 15.67$ ) и клюквы поздней осенью ( $EDEC = 7.69$ ). Это основные нажировочные корма бурого медведя на территории исследований.

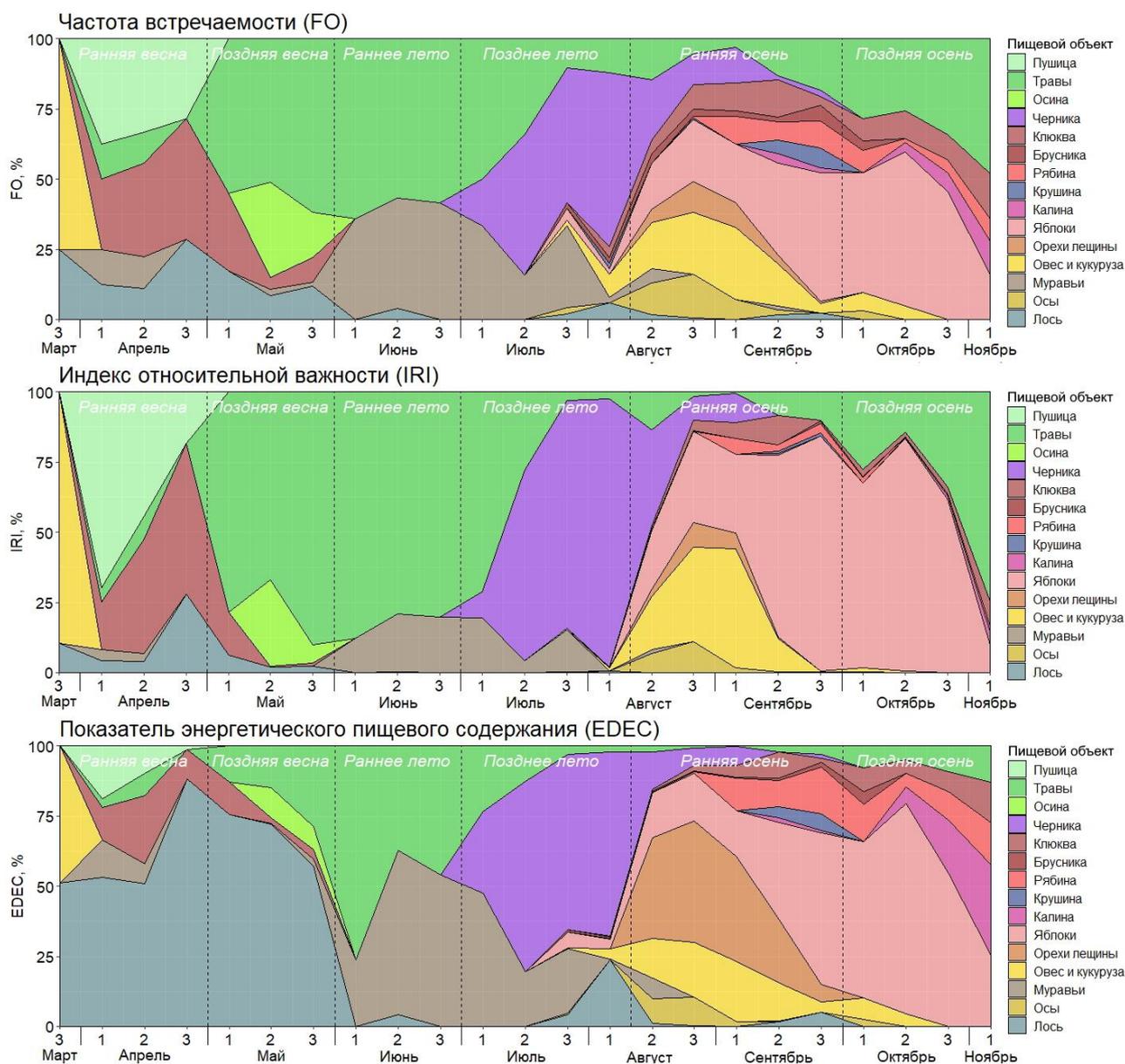


Рисунок 4.2.1 – Сезонная динамика потребления основных пищевых ресурсов бурого медведя на территории исследований на основе результатов анализа экскрементов. Показаны пищевые объекты, для которых показатель FO > 1.

На протяжении наживочного периода медведи, в первую очередь, стремятся найти наиболее доступные и калорийные источники пищи, чтобы накопить необходимое количество жировых запасов перед периодом зимнего сна. Только при их недоступности они переключаются на второстепенные замещающие корма (Gunther et al., 2014). На территории ЦЛГЗ пищевой рацион медведей в это время имеет смешанный состав и включает такие богатые углеводами корма как яблоки, овес и клюкву, а также богатые жирами орехи лещины. Сочетание таких пищевых ресурсов обеспечивает медведей энергией и макронутриентами для

накопления жировых запасов и увеличения мышечной массы (Rode & Robbins, 2000; Robbins et al., 2007; Coogan et al., 2014).

Из-за широкого распространения заброшенных яблоневых садов и овсяных полей в охранной зоне заповедника значение других нажировочных кормов (например, черники) не столь высоко, как в других популяциях медведя (e.g., Hertel et al., 2016; García-Rodríguez et al., 2021). В то же время, несмотря на то, что орехи лещины являются самым калорийным кормом медведей на исследуемой территории, доля их потребления не столь большая. Это связано со снижением урожайности лещины за последние 10 лет из-за сукцессионной динамики вторичных лесов, в которых лещина постепенно переходит из первого яруса в подлесок, и в условиях недостаточной инсоляции ее урожайность снижается. Согласно исследованиям Кугана и коллег (Coogan et al., 2018), мы можем заключить, что на территории исследований пищевой рацион бурого медведя не сбалансирован и имеет существенный сдвиг в сторону углеводсодержащих кормов (яблок и овса) при низкой доли кормов с высоким содержанием жиров (орехи) и белка (млекопитающие).

Таким образом, наиболее важные корма, за счет которых идет накопление жиров, имеют антропогенное происхождение. Магдалена Недзялковска и ее коллеги верно отметили, что в зоне бореальных лесов Европы нет деревьев, продуцирующих крупные семена (Niedziałkowska et al., 2019). Это касается не только самих семян, но и других плодов в целом (за некоторым исключением рябины). Таким образом, естественные корма бурого медведя в южной тайге в нажировочный период очень скудны и представляют собой плоды черники (только в урожайные годы), клюквы и в ограниченном количестве рябины. Логично предположить, что при таких условиях значение копытных (в первую очередь лосей) в рационе должно сильно возрастать. Малая доля встречаемости лосей в рационе ( $FO = 3.96$ ;  $IRI = 17.89$ ), по нашему мнению, связана с обильным разнообразием растительных кормов, которое вызвано трансформацией естественных ландшафтов человеком в прошлом.

#### **4.3. Различие пищевого рациона бурого медведя в заповеднике и его охранной зоне**

Согласно полученному значению индекса перекрытия трофических ниш Пианки (0.84), разница в разнообразии пищевого рациона бурого медведя между территорией заповедника и охранной зоны небольшая. Тем не менее, доли потребления пищевых ресурсов на этих территориях различны. Предиктор типа территории был статистически значим во всех моделях за исключением моделей для травянистых растений, листьев осины, калины и лещины (Таблица 4.2.2). Взаимодействие предикторов сезона и типа территории было статистически незначимо практически во всех моделях (Таблица 4.2.2). Это означает, что сезонная динамика потребления основных пищевых ресурсов не различается на территориях заповедника и охранной зоны.

Исключение составляет лось, для модели которого обнаружено большее потребление ранней весной и поздним летом в охранной зоне (Таблица 6П, Приложение).

Более надежные оценки, которые учитывают неравные размеры выборок между территориями разного типа, демонстрируют небольшое, но статистически значимое различие в потреблении черники, яблок и овса. Экскременты, содержащие в своем составе яблоки, чаще встречались на территории охранной зоны, чем в самом заповеднике (Cliff's Delta = 0.19), также как и экскременты с овсом (Cliff's Delta = 0.14). Напротив, в заповеднике чаще встречались экскременты, содержащие остатки черники (Cliff's Delta = -0.20). Для других пищевых ресурсов разница в содержании экскрементов на разных территориях была несущественна. Все они в одинаковых объемах встречались в экскрементах как в заповеднике, так и в охранной зоне (Рис. 4.3.1).

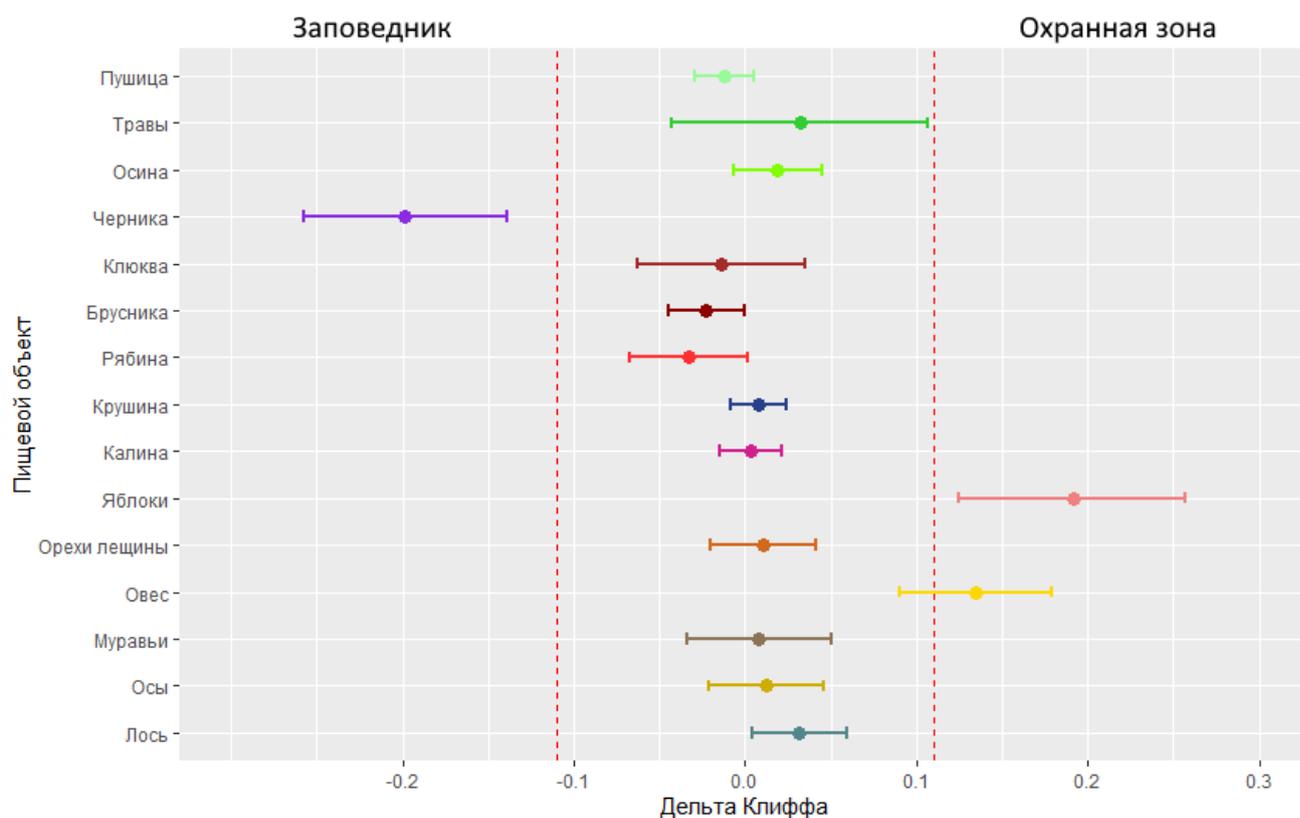


Рисунок 4.3.1 – Значения статистики дельты Клиффа и ее 95% доверительные интервалы для основных пищевых ресурсов бурого медведя на территории исследований. Красная пунктирная линия означает уровень значимости различий: от 0 до  $|0.11|$  – различия статистически не значимы; больше  $|0.11|$  – различия статистически значимы, но не велики. Представлены пищевые объекты, для которых показатель  $FO > 1$ .

Медведи получали намного больше энергии из ягод черники на территории заповедника, чем в охранной зоне ( $EDEC_{core} = 17.16$ ;  $EDEC_{buffer} = 4.48$ ) (Таблица 4.3.1; Рис. 4.3.2). Основные энергетические приобретения от главных наживочных кормов были отмечены для территории охранной зоны: яблоч ( $EDEC_{buffer} = 25.56$ ;  $EDEC_{core} = 14.45$ ) и овса ( $EDEC_{buffer} = 12.78$ ;  $EDEC_{core} = 2.47$ ) (Таблица 4.3.1; Рис. 4.3.2).

Таблица 4.3.1 – Характеристика пищевого рациона бурого медведя на территории исследований за период 2008–2021 гг. на основе анализа экскрементов ( $n = 758$ ). Для каждой территории указан размер выборки экскрементов ( $n$ ). Представлены пищевые объекты, для которых показатель  $FO > 1$ .

Пищевой объект	Заповедник ( $n = 288$ )				Охранная зона ( $n = 470$ )			
	FO	FV	IRI	EDEC	FO	FV	IRI	EDEC
Вегетативные* части растений	38.89	28.37	2062.58	6.94	42.34	31.39	2391.56	6.79
- Пушица	2.08	0.90	4.63	0.22	0.85	0.47	0.83	0.10
- Травы	34.72	25.09	1635.88	6.14	38.72	27.00	1934.16	5.84
- Листья осины	2.43	2.36	9.49	0.58	4.26	3.87	27.19	0.84
Ягоды	42.36	35.36	2636.42	25.02	19.79	11.94	468.40	7.47
- Черника	29.17	24.25	1247.04	17.16	9.57	7.16	122.85	4.48
- Клюква	12.50	8.28	202.63	5.86	11.49	4.17	126.12	2.61
- Брусника	4.17	1.81	18.54	1.28	1.91	0.32	2.79	0.20
Фрукты	29.17	21.72	1173.11	28.39	41.06	31.23	2281.69	31.21
- Крушина	1.39	0.57	2.02	1.25	2.13	0.27	3.25	0.52
- Рябина	6.94	4.50	61.82	8.48	3.62	1.85	14.46	3.09
- Яблоки	20.14	13.98	538.74	14.45	38.51	27.97	1956.14	25.56
- Калина	1.39	0.92	2.50	2.01	1.70	0.79	3.07	1.53
Орехи	4.17	3.45	25.41	16.32	5.11	4.21	36.95	17.58
- Лещина	4.17	3.45	25.41	16.32	5.11	4.21	36.95	17.58
Искусственная подкормка	5.90	2.57	37.27	3.24	18.94	13.41	466.49	13.54
- Овес	5.56	2.22	31.92	2.47	18.51	13.03	444.20	12.78
Насекомые	14.58	3.35	183.78	7.31	16.38	3.04	208.89	5.86
- Муравьи	8.68	1.32	59.25	2.88	9.15	1.94	67.33	3.73
- Осы	5.56	2.01	30.77	4.39	6.81	1.04	34.55	2.00
Млекопитающие	3.13	1.84	11.95	11.97	6.38	3.01	43.36	17.29
- Лось	2.43	1.48	7.33	9.57	5.53	2.73	33.25	15.66

Примечание: FO – частота встречаемости (Frequency of Occurrence, %); FV – показатель объема пищевого объекта (Fecal Volume, %); IRI – Индекс относительной важности (Index of Relative Importance); EDEC – показатель энергетического пищевого содержания (Estimated Dietary Energetic Content, %).

\* – за исключением пушицы, у которой поедаются генеративные побеги.

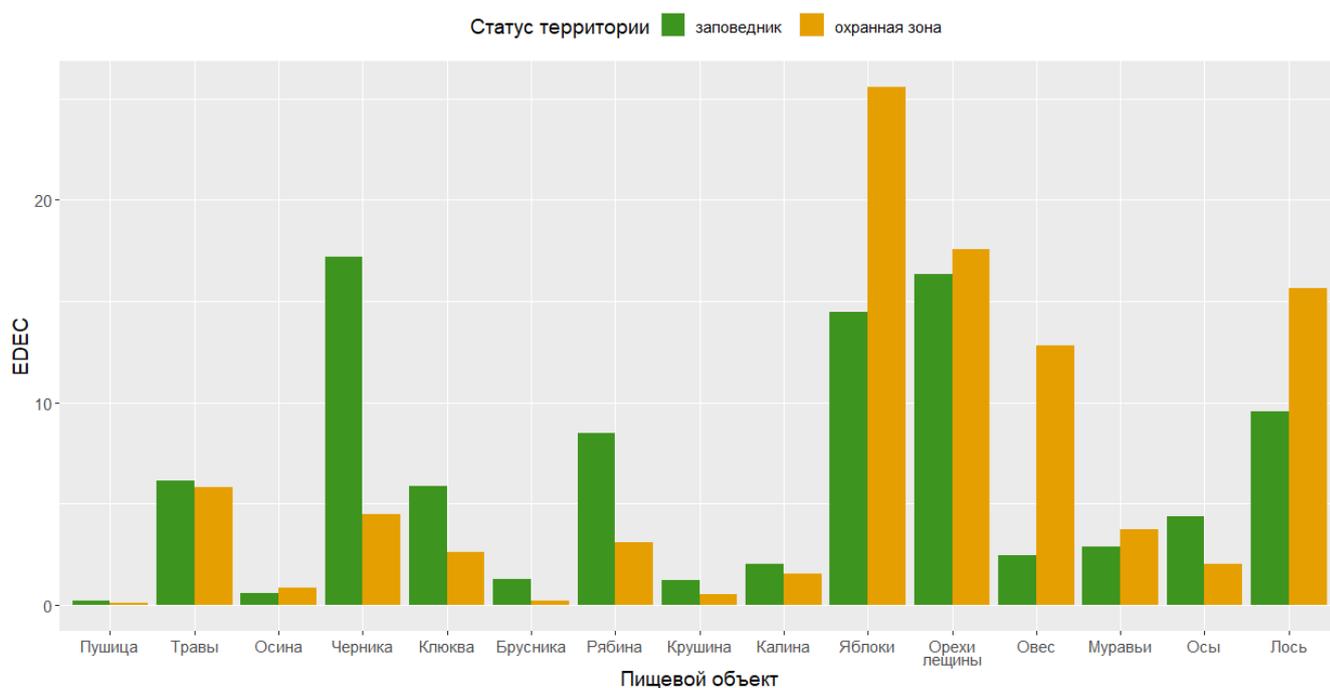


Рисунок 4.3.2 – Значения показателя EDEC для основных пищевых ресурсов бурого медведя на территориях заповедника и его охранный зоны по данным анализа экскрементов ( $n = 758$ ) за период 2008–2021. Представлены пищевые объекты, для которых показатель  $FO > 1$ .

Известно, что дефекация у бурых медведей может происходить за несколько километров от места потребления пищи (Lalleroni et al., 2017), поэтому сравнение местонахождений экскрементов на такой относительно небольшой территории (около 70 000 га) неизбежно включает пространственную погрешность. Тем не менее, полевые наблюдения и пространственный анализ, проведенный нами в одном из предыдущих исследований (Огурцов, 2018) подтвердил, что во многих случаях медведи оставляют свои экскременты в тех же местах, где они питались или поблизости от них. Результаты настоящего анализа также подтвердили это. На территории лесов Центрально-Лесного заповедника, в составе которых доминируют бореальные ельники (в том числе из группы черничных ельников), действительно встречалось достоверно больше черники в экскрементах. При этом на территории антропогенно-трансформированной охранный зоны в экскрементах было обнаружено достоверно больше яблок и овса. Последнее обстоятельство также вполне логично, учитывая тот факт, что как заброшенные деревни с фруктовыми садами, так и засеваемые овсяные поля расположены практически полностью в охранный зоне заповедника. В то же время, несмотря на то, что большинство зарастающих материковых лугов также находятся в охранный зоне, мы не нашли там достоверного преобладания травянистых растений и муравьев в экскрементах.

Даже в достаточно нарушенных ландшафтах при правильных управленческих решениях у бурого медведя возможно поддерживать естественный пищевой рацион с минимальным

содержанием антропогенных источников пищи (García-Rodríguez et al., 2021). В нашем случае такое большое участие антропогенных кормов является следствием масштабных социально-экономических изменений в стране после распада СССР, что в начальном этапе вызвало резкий упадок сельского хозяйства и депопуляцию сельского населения. Еще одной причиной является интенсивная охота на копытных и медведей в соседствующих охотхозяйствах и охота в самой охранной зоне заповедника.

#### 4.4. Сравнение пищевого рациона бурого медведя Центрально-Лесного заповедника с другими европейскими популяциями

Травянистые растения широко представлены на территории исследований. Обычно травы являются легкодоступным кормом для медведей, но в то же время обладают малой энергией (2.88 ккал/г; Gunther et al., 2014). Тем не менее, многие травы являются ценным источником растительного белка, который не дает медведю критически терять свой вес после пробуждения от зимнего сна (Cicnjak et al., 1987; McLellan & Hovey, 1995; Rode et al., 2001). Травянистая растительность – это главный пищевой ресурс бурого медведя весной ( $FO_{spring} = 60.4\%$ ,  $EDEC_{spring} = 11.6\%$ ) и ранним летом ( $FO_{summer} = 51.9\%$ ,  $EDEC_{summer} = 15.1\%$ ) как на территории исследований, так и в других европейских популяциях (Penteriani & Melletti, 2021). Так, травы составляют значительную часть рациона в Кантабрийских горах (Испания) ( $FO_{spring} = 86.9\%$ ,  $FO_{summer} = 68.2\%$ ; Clevenger et al., 1992). В Центральной Италии ранним летом показатель EDEC для них составлял 19.2% согласно Di Domenico et al. (2012) и 14.5% согласно Ciucci et al. (2014). Травянистые растения являлись важной пищей медведей в Эстонии ( $EDEC_{spring} = 15.7\%$ ,  $EDEC_{summer} = 11.5\%$ ; Vulla et al., 2009) и Хорватии ( $FO = 56.6\%$ ,  $FV = 28.2\%$ ; Pereira et al., 2021). Некоторыми авторами отмечается, что травы могут потребляться медведем также и осенью, вероятно для балансировки рациона путем включения растительных белков во время интенсивного потребления богатых углеводами плодов (Rode & Robbins 2000; Ciucci et al., 2014).

Чаще всего среди трав потребляются растения сем. Ариасеае, что установлено полевыми наблюдениями. Наиболее важными видами этого семейства для медведей являются *Angelica sylvestris*, *Aegopodium podagraria*, *Chaerophyllum aromaticum* и *Heracleum sibiricum*. При анализе экскрементов и желудков медведей в Эстонии среди растений чаще всего встречались *Aegopodium podagraria* и *Heracleum sibiricum* (Vulla et al., 2009). В национальном парке Татра среди других семейств растений виды сем. Ариасеае встречались в рационе чаще всего (78% экскрементов) (García-Rodríguez et al., 2021). В Кантабрийских горах медведи также предпочитали питаться крупнотравьем из сем. Ариасеае (роды *Apio*, *Heracleum*, *Laserpitium*) (Clevenger et al., 1992), как и в Северной Америке (Западная Монтана), где гризли поедали

весной и в начале лета стебли и листья таких видов как *Heracleum lanatum*, *Angelica* spp. и *Osmorhiza* spp. (Mace & Jonkel, 1986).

На территории исследований медведи потребляют пушицу только ранней весной во время созревания ее генеративных побегов. Листья осины, напротив, поедаются исключительно поздней весной во время фазы активного роста листовых пластинок. Оба этих вида являются важными весенними кормами медведей на Украине и Волжско-Камском крае (Лоскутов и др., 1993; Слободян, 1993).

Черника является важным кормом для многих европейских популяций бурого медведя (Clevenger et al., 1992; Danilov et al., 1993; Dahle et al., 1998; Persson et al., 2001; Naves et al., 2006; Stenset et al., 2016; Penteriani & Melletti, 2021). На территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны черника является основным пищевым ресурсом поздним летом ( $FO_{\text{summer}} = 48.2\%$ ,  $EDEC_{\text{summer}} = 45.8\%$ ). Доли ее потребления превосходят таковые в большинстве популяций в южной и восточной Европе и близки к показателям из северной Европы. Так, черника являлась наиболее предпочитаемым ягодным кормом у медведей в Польше ( $FO = 42\%$ ; García-Rodríguez et al., 2021), Эстонии ( $FO_{\text{fall}} = 33\%$ ;  $EDEC_{\text{fall}} = 8.8\%$ ; Vulla et al., 2009) и Кантабрийских горах ( $FO_{\text{summer}} = 25.9\%$ ; Clevenger et al., 1992). В популяциях бурого медведя Скандинавии черника является важнейшим нажировочным кормом, особенно в южной и центральной Швеции ( $EDEC_{\text{fall}} = 39.6\%$ ; Stenset et al., 2016) и северо-западной Швеции ( $EDEC_{\text{fall}} = 22\%$ ; Dahle et al., 1998). Ягоды водяники важны для медведей на севере бореальной зоны (Dahle et al., 1998; Persson et al., 2001; Gau et al., 2002; MacHutchon & Wellwood, 2003), но не на юге, вероятнее всего из-за разнообразия других кормов в это же время.

На территории исследований фруктовые плоды являются самым важным пищевым ресурсом ( $EDEC = 30.2\%$ ). В них содержится мало белка, но много перевариваемых углеводов, которые эффективно депонируются в жировые запасы (Dahle et al., 1998; Coogan et al., 2014). Мы получили практически такие же результаты для осеннего периода ( $EDEC_{\text{fall}} = 43.2\%$ ), как и для популяции в центральной Италии ( $EDEC_{\text{fall}} = 44.0\%$ ; Di Domenico et al., 2012), но намного ниже чем для летнего периода ( $EDEC_{\text{late summer}} = 8.2\%$ ) в той же популяции ( $EDEC_{\text{late summer}} = 86\%$ ; Di Domenico et al., 2012), вероятно из-за большого участия ягод рода *Vaccinium* в это время ( $EDEC_{\text{late summer}} = 60.3\%$ ), которые отсутствуют в центральной Италии.

Среди плодовых кормов в ЦЛГЗ ведущее место занимают яблоки, которые являются основным нажировочным кормом местных медведей ( $FO = 31.5\%$ ,  $FV = 22.6\%$ ,  $EDEC = 21.6\%$ ;  $FO_{\text{fall}} = 51.6\%$ ,  $FV_{\text{fall}} = 37\%$ ,  $EDEC_{\text{fall}} = 31.4\%$ ). Их показатель EDEC был больше, чем во всех остальных европейских популяциях: например, в польских Карпатах ( $FO = 44\%$ , общая доля со сливами  $38.7\%$ ; Frąckowiak, 1997), Апеннинах ( $FO_{\text{fall}} = 38.8\%$ ,  $EDEC_{\text{fall}} = 18.3\%$  согласно Di Domenico et al., 2012;  $EDEC_{\text{fall}} = 8\%$  согласно Ciucci et al., 2014), Словении (с буковыми

орешками, грушами и сливами  $EDEC_{fall} = 15.5\%$ ; Kavčič et al., 2015), Словакии ( $FO_{fall} = 39\%$ ; Štofík et al., 2013), Эстонии ( $FO_{fall} = 30.2\%$ ,  $EDEC_{fall} = 10.6\%$ ; Vulla et al., 2009), Кантабрийских горах ( $FO = 11.8\%$ ,  $FV = 3.7\%$  согласно Clevenger et al., 1992;  $FO = 13.8\%$ ,  $FV = 7.6\%$  в нажировочный период согласно Naves et al., 2006) и западной Греции ( $FV_{fall} = 9.6\%$ ,  $FV_{total} = 5.28\%$ ; Paralíkidis et al., 2010). Мы можем предположить, что доли потребления яблок медведями из популяционной группировки ЦЛГЗ больше, чем у других европейских популяций на основе тех источников, что мы проанализировали. Обычно медведи потребляют яблоки в яблоневых садах заброшенных деревень, но также они посещают для этого и жилые деревни или поедают плоды диких яблонь, распространение которых происходит через экскременты самих медведей.

Орехи, орешки и семена некоторых видов хвойных являются самыми калорийными и питательными пищевыми объектами растительного происхождения для медведей на протяжении всего их ареала. Различные орехи и желуди играют важную роль в нажировочный период у многих европейских популяций медведей (Cicnjak et al., 1987; Clevenger et al., 1992; Frąckowiak & Gula, 1992; Paralíkidis et al., 2010; Di Domenico et al., 2012; Štofík et al., 2013; Ciucci et al., 2014; Kavčič et al., 2015). Орехи лещины представляют собой важный пищевой ресурс медведей на территории исследований, поскольку они являются здесь единственным источником пищи, богатым растительными жирами. Данные орехи имеют высокое содержание калорий (7.9 ккал/г на сухой вес орехов без скорлупы), которое превосходит таковое у буковых орешков (Grodzinski & Sawicka-Kapusta, 1970). Орехи лещины содержат в своем составе 16.87% сырого протеина (Cicnjak et al., 1987). В других европейских популяциях медведей *Corylus colurna* играет определенную роль в осеннем питании в западной Греции (Paralíkidis et al., 2010). В Кантабрийских горах *Corylus avellana* имеет небольшое значение в рационе ( $FO_{fall} = 3.4\%$ ; Clevenger et al., 1992), а в Польше это значение немногим больше ( $FO_{fall} = 13\%$ ;  $FV_{fall} = 6.5\%$ ; Frąckowiak & Gula, 1992).

Клюква произрастает на верховых болотах и служит единственным кормом, урожай которого сохраняется после зимы. Поэтому клюква также важна как весенний корм. Похожая ситуация обстоит с брусникой в национальном парке Татра, где перезимовавшие под снегом ягоды являются важным весенним кормом бурого медведя (García-Rodríguez et al., 2021).

Рябина не является основным нажировочным кормом бурого медведя в ЦЛГЗ ( $FO_{fall} = 8.1\%$ ,  $EDEC_{fall} = 7.3\%$ ). Ее доля в рационе возрастает только в урожайные годы при недоступности других нажировочных кормов. В то же время рябина может выступать важным источником растительного белка. Например, близкий родственник рябины *Sorbus sitchensis* содержит в своем составе достаточно много сырого протеина (8.3% от сухого веса) и энергии (4.9 ккал/г от сухого веса), по сравнению с близким чернике видом *Vaccinium uliginosum* (4.8%,

4.7 ккал/г) и *Vaccinium vitis-idaea* (3.6%, 4.7 ккал/г) (Fortin et al., 2007). В Апеннинах рябина *Sorbus domestica* и *Sorbus aria* играют небольшую роль в осеннем питании медведей (EDEC = 6.3; EDEC=1.5) (Di Domenico et al., 2012), как и *Sorbus aucuparea* в горах Греции (FO = 1.92) (Paralikiadis et al., 2010).

В отличие от Апеннин, где *Rhamnus alpine* и *Rhamnus* spp. являлись основными плодовыми кормами поздним летом (EDEC = 51.3%) согласно Di Domenico et al. (2012) и (EDEC = 45.1%) Ciucci et al. (2014) соответственно, в нашем случае близкий вид крушина ломкая (*Frangula alnus*) обладал намного меньшим энергетическим значением (EDEC<sub>fall</sub> = 1.1). Вероятнее всего, это связано с ограниченным распространением данного вида на территории исследований.

Антропогенная пища может выступать основным компонентом рациона в популяциях, где искусственная подкормка животных является обычной практикой (Kavčič et al., 2015; Pereira et al., 2021). Источники искусственной подкормки в виде подкормочных площадок или засеваемых полей важны для многих европейских популяций бурого медведя (Danilov et al., 1993; Vulla et al., 2009; Paralikiadis et al., 2010; Pereira et al., 2021). Они оказывают существенное влияние как на сам пищевой рацион (Kavčič et al., 2015; Sergiel et al., 2020), так и на поведение медведей (Selva et al., 2017; Penteriani et al., 2021). Например, засеваемые поля (в том числе овсяные) занимают около 30% всего объема рациона медведей в словацкой части Татр (Rigg & Gorman, 2005). Медведи посещали овсяные поля в августе и начале сентября в бывшей Югославии (FO = 17%, FV = 12%; Čičnjak et al., 1987). Овес занимал доминирующее положение в рационе медведей в Эстонии (FO<sub>fall</sub> = 57.5%, EDEC<sub>fall</sub> = 52%; Vulla et al., 2009), а также играл определенную роль в Польше (FO<sub>fall</sub> = 17.4%, FV<sub>fall</sub> = 16.1%; Frąckowiak & Gula, 1992). Кукуруза была важным весенним кормом для медведей в Словении (EDEC = 27%; Kavčič et al., 2015). В нашем случае овес имел существенное значение в питании медведей только в нажировочный период (FO<sub>fall</sub> = 21.4%, FV<sub>fall</sub> = 14.5%, EDEC<sub>fall</sub> = 13.2%).

Яблоки также можно рассматривать как антропогенную пищу, потому что их происхождение и распространение на территории исследований связано с бывшей сельскохозяйственной деятельностью человека. Яблоки и овес обладают наибольшим вкладом в энергетические приобретения бурого медведя в Центрально-Лесном заповеднике и его охранной зоне (общий вклад EDEC = 31.5%).

Муравьи потребляются медведем по всему его ареалу (Danilov et al., 1993; Dahle et al., 1998; Swenson et al., 1999; Persson et al., 2001; Sato et al., 2004; Munro et al., 2006; Ciucci et al., 2014; Gunther et al., 2014; Tosoni et al., 2018). Основной интерес представляет именно расплод этих насекомых – яйца, личинки и куколки (Рис. 6П, Приложение). Они обладают небольшой энергетической ценностью, но имеют много протеина и ценных аминокислот (Pritchard &

Robbins, 1990; Noyce et al., 1997; Yamazaki et al., 2012; Gunther et al., 2014). Их включение в рацион ранним летом особенно важно из-за содержания в них животных жиров (Johansen, 1997; Noyce et al., 1997), особенно когда другие энергетически-ценные корма недоступны (Noyce et al., 1997; Swenson et al., 1999; Di Domenico et al., 2012). Муравьи играют значительную роль в летнем питании медведей в Кантабрийских горах (FO = 20.2%; Clevenger et al., 1992), ранним летом в Апеннинах (EDEC = 30.2%; Di Domenico et al., 2012), летом в Греции (FO = 31.6%) (Paralikiidis et al., 2010), Словакии (FO<sub>summer</sub> = 20%; Štofík et al., 2013), Эстонии (FO<sub>summer</sub> = 75%. EDEC<sub>summer</sub> = 27.6%; Vulla et al., 2009), северо-западной Швеции (FO<sub>summer</sub> = 62%. EDEC<sub>summer</sub> = 26–46%; Dahle et al., 1998), южной и центральной Швеции (FO<sub>spring</sub> = 60.3%, EDEC<sub>spring</sub> = 20.3% and FO<sub>summer</sub> = 78.3%, EDEC<sub>summer</sub> = 28.2%; Stenset et al., 2016), восточной Норвегии (FO<sub>spring</sub> = 46%, EDEC<sub>spring</sub> = 6–23%; Dahle et al., 1998) и северо-восточной Норвегии (FO<sub>summer</sub> = 53.1%, EDEC<sub>summer</sub> = 7.3%; Persson et al., 2001). Пик потребления муравьев в Апеннинах приходился на июнь-июль и проявлялся в высокой частоте встречаемости остатков расплода в экскрементах (Tosoni et al., 2018). В ЦЛГЗ среди животных кормов муравьи играют ведущую роль в питании в летний период (FO = 37%, EDEC = 22%), с пиком в начале лета (EDEC = 50.8%). Это довольно высокий показатель по сравнению с другими европейскими популяциями, что можно объяснить широким распространением купольных гнезд муравьев на материковых лугах и по окраинам леса на месте бывших пашен, сенокосов и деревень. В таких местах обычно предпочитают селиться излюбленные медведем виды муравьев: *Lasius niger*, *Formica pratensis*, *F. fusca* и *F. exsecta*. Два других активно поедаемых вида *Myrmica rubra* и *Camponotus herculeanus*, как правило, строят гнезда в мертвой древесине в захламленных лесах.

Осы часто встречаются в питании медведей различных популяций (Cicinjak et al., 1987; Frąckowiak & Gula, 1992; Лоскутов и др., 1993; Слободян, 1993; MacHutchon & Wellwood, 2003; Sato et al., 2004), но в большинстве случаев доля их потребления не велика. В бывшей Югославии осы были обнаружены в 13% экскрементов, но имели показатель FV только 1% (Cicinjak et al., 1987). В Польше их показатель FO<sub>fall</sub> = 17.4% (Frąckowiak & Gula, 1992). В ЦЛГЗ медведи достаточно часто разоряют гнезда общественных ос *Vespula vulgaris* (FO = 6.3%) и в намного меньшей степени гнезда *Dolichovespula* spp. Интересно, что в национальном парке Татра (Польша) *Vespula vulgaris* были обнаружены также в 5% медвежьих экскрементов (García-Rodríguez et al., 2021). На Хоккайдо (Япония), медведи потребляли *Vespula flaviceps lewisii*, которые имели показатель FO = 13.3% в июне-июле (Sato et al., 2004). На территории исследований пик потребления ос приходился на раннюю осень (FO = 13.8%). Обычно медведи разоряли их гнезда в мертвой древесине или в верхнем слое почвы (Рис. 7П, Приложение).

Копытные являются одним из самых калорийных источников пищи бурого медведя (McLellan & Hovey, 1995; Persson et al., 2001; Gunther et al., 2014). Среди всех копытных лось

является наиболее предпочитаемым видом по всему ареалу бурого медведя (Niedziałkowska et al., 2019). Пик охоты на лосей в Евразии повсеместно приходится на время выхода медведей из берлог и период отела (Dahle et al., 2013; Stenset et al., 2016), когда медведю легче всего добыть наиболее уязвимых особей – беременных лосих, истощенных животных и новорожденных лосят (Данилов и др., 1993; Persson et al., 2001; Swenson et al., 2007; Rauset et al., 2012; Stenset et al., 2016; Niedziałkowska et al., 2019). Во всех случаях этот период охватывает фенологическую весну. Как правило, это апрель и май в умеренных широтах (García-Rodríguez et al., 2021), и июнь – в северных (Rauset et al., 2012). Ранней весной медведи активно преследуют и добывают взрослых лосей (Dahle et al., 2013), поздней весной – лосят (Rauset et al., 2012). В долине Пасвик (Норвегия), медведи обычно охотятся на лосей весной (EDEC = 61.5%) и летом (EDEC = 45.1%; Persson et al., 2001), также как в центральной и южной Швеции (EDEC<sub>spring</sub> = 60.8%, EDEC<sub>summer</sub> = 62.3%; Stenset et al., 2016). В южной Словении в районах с интенсивной подкормкой во многих местах в течение всего года дикие копытные имели EDEC = 7.3% with CF<sub>1</sub> = 1.5 (Kavčič et al., 2015). В нашем случае их значение оказалось практически таким же (EDEC = 17.4% с поправочным коэффициентом CF<sub>1</sub> = 3 и EDEC = 6.31% с поправочным коэффициентом CF<sub>1</sub> = 1.5). В то же время мы считаем, что реальное значение копытных в питании местных медведей значительно больше. Трудность обнаружения экскрементов с их участием без помощи телеметрии пока не позволяет реально оценить их важность для медведя. В то же время по данным фотоловушек у нас есть много свидетельств интенсивной охоты медведя за лосихами и лосятами весной и в начале лета (Огурцов, Желтухин, 2023) (Рис. 8П, 9П, Приложение).

В целом, пищевой рацион бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны близок по своим характеристикам к таковым в южной и восточной Европе (Naves et al., 2006; Vulla et al., 2009; Paralikiidis et al., 2010; Di Domenico et al., 2012; Ciucci et al., 2014; Kavčič et al., 2015). В нем доминируют растительные корма (особенно травы, фруктовые плоды, ягоды и орехи) наряду с искусственной подкормкой и относительно небольшой долей потребления копытных (Bojarska & Selva, 2012). В то же время, пищевой рацион местных медведей имеет существенное влияние бореальных экосистем (высокая доля потребления ягод рода *Vaccinium* и активная охота на лосей), что делает его также близким к типичному рациону североевропейских популяций медведя (Dahle et al., 1998; Persson et al., 2001; Swenson et al., 2007; Hertel et al., 2016; Stenset et al., 2016). Отличительной чертой питания медведей ЦЛГЗ является большое влияние заброшенных агроландшафтов, которые оказывают определяющее воздействие на трофическую экологию вида на этой территории и создают уникальные условия для существования популяционной группировки высокой плотности. Все это является следствием высокой мозаичности ландшафтов территории исследований.

## ГЛАВА 5. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ БУРОГО МЕДВЕДЯ

### 5.1. Пищевые ресурсы бурого медведя и сезонность их потребления

Напомним, что в качестве основных пищевых ресурсов бурого медведя мы определили те пищевые объекты, которые играют существенную роль в рационе согласно результатам анализа экскрементов ( $EDC > 2$  и  $EDEC > 2$ ) и экспертным оценкам при полевых наблюдениях (подробнее см. Главу 4). По этим показателям выделили яблоки, орехи лещины, лося, ягоды черники, овес, травянистые растения, плоды рябины, ягоды клюквы, листья осины, муравьев, общественных ос и насекомых-ксилобионтов.

Сезонность потребления основных пищевых ресурсов была подробно рассмотрена ранее в Разделе 4.2. Согласно полученным результатам нами составлен календарь потребления кормов для бурого медведя (Рис. 5.1.1), на котором наглядно показано значение пищевых ресурсов (основное или второстепенное) и время их потребления зверем. На основании этого календаря нами в дальнейшем будут сформированы наборы предикторов для построения сезонных RSPF-моделей.

После пробуждения от зимнего сна в первой половине весеннего периода (с 2 декады марта по 3 декаду апреля) в рационе бурого медведя появляются самые первые пищевые ресурсы: еще неактивные муравьи (чаще всего древесные) и насекомые-ксилобионты, перезимовавшие ягоды клюквы (при хорошем прошлогоднем урожае), генеративные побеги (бутоны) пушицы, а также лоси. Затем, во второй половине весеннего периода (с 1 по 3 декаду мая) медведь переключается на питание вегетативными побегами травянистых растений (в первую очередь, сныти). С середины мая в рационе появляются молодые листья осины, побеги дудника, а значение сныти постепенно уменьшается (Рис. 5.1.1).

В начале лета (с 1 декады по 3 декаду июня) бурый медведь активно питается побегами дудника и бутеня, а также расплодом муравьев, устраивающих купольные гнезда и гнезда в мертвой древесине (наряду с личинками жуков-усачей, бронзовок и прочих насекомых-ксилобионтов). Во второй половине летнего периода (с 1 декады июля по 2 декаду августа) главенствующее положение в рационе занимает черника. При ее неурожае медведи продолжают питаться травянистыми растениями (в данном случае уже снытью, а не дудником) и насекомыми. В годы массового размножения бумажных ос их расплод также становится одним из основных источников пищи медведя. Очень редко отдельные особи разоряют гнезда шмелей (Рис. 5.1.1).



Ранней осенью (с 2 декады августа по 3 декаду сентября) медведь начинает питаться яблоками, поспевающим овсом и орехами лещины. С первой декады сентября многие медведи переходят на питание клюквой. При урожае рябины, они также потребляют ее плоды. Некоторые медведи (особенно в охранной зоне) используют запасы ягод брусники. Определенное значение в это время имеют травянистые растения сем. *Ariaceae* (особенно сныть), для которых характерна вторая волна вегетации. Поздней осенью (с 1 декады октября по 1 декаду ноября) рацион медведя состоит из яблок, клюквы и в меньшей степени овса (при неурожае других нажировочных кормов). Отдельные особи питаются ягодами калины (Рис. 5.1.1).

Необходимо отметить, что более конкретный спектр пищевых ресурсов определяется урожайностью основных кормов и меняется год от года. При неурожае основных кормов в определенный период медведь использует замещающие второстепенные пищевые ресурсы (при их обилии). В связи с этим пищевой рацион бурого медведя может несколько различаться в течение ряда лет. Построенный нами календарь отражает лишь среднюю многолетнюю тенденцию в питании вида за период исследований (с 2008 по 2021 гг.) на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны.

## 5.2. Оценка качества моделей пространственного распределения пищевых ресурсов

Среди всех построенных моделей превосходными значениями показателя TSS ( $TSS > 0.85$ ) обладали SDM для яблони ( $TSS = 0.95$ ), бутеня ароматного ( $TSS = 0.92$ ), клюквы ( $TSS = 0.92$ ) и купольных гнезд муравьев ( $TSS = 0.88$ ). Эти же модели обладали наивысшими показателями  $AUC_{test}$  и наименьшими значениями  $AUC_{diff}$  (Таблица 5.2.1; Рис. 5.2.1). Хорошими оценками TSS (0.55–0.70) обладали SDM для сныти обыкновенной ( $TSS = 0.60$ ) и дудника лесного ( $TSS = 0.59$ ). Их значения  $AUC_{test}$  были также на хорошем уровне (0.72 и 0.78 соответственно). Приемлемые оценки TSS (0.40–0.55) были у SDM для лещины ( $TSS = 0.53$ ), *Ariaceae* spp. ( $TSS = 0.51$ ), черники ( $TSS = 0.50$ ), лося ( $TSS = 0.44$ ), осины ( $TSS = 0.41$ ) и рябины ( $TSS = 0.40$ ). Для всех этих моделей были также хорошие показатели  $AUC_{test}$  кроме осины (0.64) и рябины (0.64). В то же время, максимальные значения непрерывного индекса Бойса отмечены для лося ( $CBI = 0.99$ ), черники ( $CBI = 0.98$ ), *Ariaceae* spp. ( $CBI = 0.97$ ), лещины ( $CBI = 0.97$ ), клюквы ( $CBI = 0.95$ ), сныти обыкновенной ( $CBI = 0.93$ ) и дудника лесного ( $CBI = 0.92$ ). Лучшие формы кривых CBI продемонстрировали следующие модели (в порядке убывания): ALAL, FORB, ANSY, VAMY, AEPO и COAV (Рис. 5.2.2).

Таблица 5.2.1 – Оценки качества для моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя на территории исследований за период 2008–2021. Все значения (кроме CBI) рассчитаны как средние 10 моделей с помощью блоковой кросс-валидации. Оценки CBI рассчитаны на независимых тестовых наборах данных.

№	Имя модели	AUC <sub>train</sub>	AUC <sub>test</sub>	AUC <sub>diff</sub>	TSS	CBI
Модели для растительных пищевых ресурсов						
1	FORB	0.78	<b>0.74</b>	<b>0.04</b>	<b>0.51</b>	<b>0.97</b>
2	ANSY	0.82	<b>0.78</b>	<b>0.04</b>	<b>0.59</b>	<b>0.92</b>
4	AEPO	0.84	<b>0.72</b>	0.11	<b>0.60</b>	<b>0.93</b>
3	CHAR	0.96	<b>0.95</b>	<b>0.01</b>	<b>0.92</b>	<b>0.71</b>
5	POTR	0.70	0.64	0.07	<b>0.41</b>	<b>0.87</b>
6	VAMY	0.81	<b>0.75</b>	0.07	<b>0.50</b>	<b>0.98</b>
7	OXSP	0.96	<b>0.94</b>	<b>0.01</b>	<b>0.92</b>	<b>0.95</b>
9	COAV	0.82	<b>0.77</b>	<b>0.05</b>	<b>0.53</b>	<b>0.97</b>
8	SOAU	0.72	0.64	0.08	<b>0.40</b>	0.35
10	MADO	0.97	<b>0.97</b>	<b>0.00</b>	<b>0.95</b>	<b>0.89</b>
Модели для животных пищевых ресурсов						
11	ANHI	0.97	<b>0.94</b>	<b>0.03</b>	<b>0.88</b>	<b>0.82</b>
12	SOWA	0.73	0.66	0.07	0.39	<b>0.77</b>
13	XYLO	0.72	0.60	0.12	0.34	0.54
14	ALAL	0.77	<b>0.74</b>	<b>0.04</b>	<b>0.45</b>	<b>0.99</b>

*Примечание:* Значения выше пороговых для AUC<sub>test</sub> (0.7), AUC<sub>diff</sub> (0.05), TSS (0.4) & CBI (0.7) выделены полужирным шрифтом. FORB – *Ariaceae* spp., ANSY – *Angelica sylvestris*, AEPO – *Aegopodium podagraria*, CHAR – *Chaerophyllum aromaticum*, POTR – *Populus tremula*, VAMY – *Vaccinium myrtillus*, OXSP – *Oxycoccus* spp., COAV – *Corylus avellana*, SOAU – *Sorbus aucuparia*, MADO – *Malus domestica*, ANHI – anthills (купольные гнезда муравьев), SOWA – social wasps (общественные осы), XYLO – xylobiont insects (насекомые-ксилобионты), ALAL – *Alces alces*.

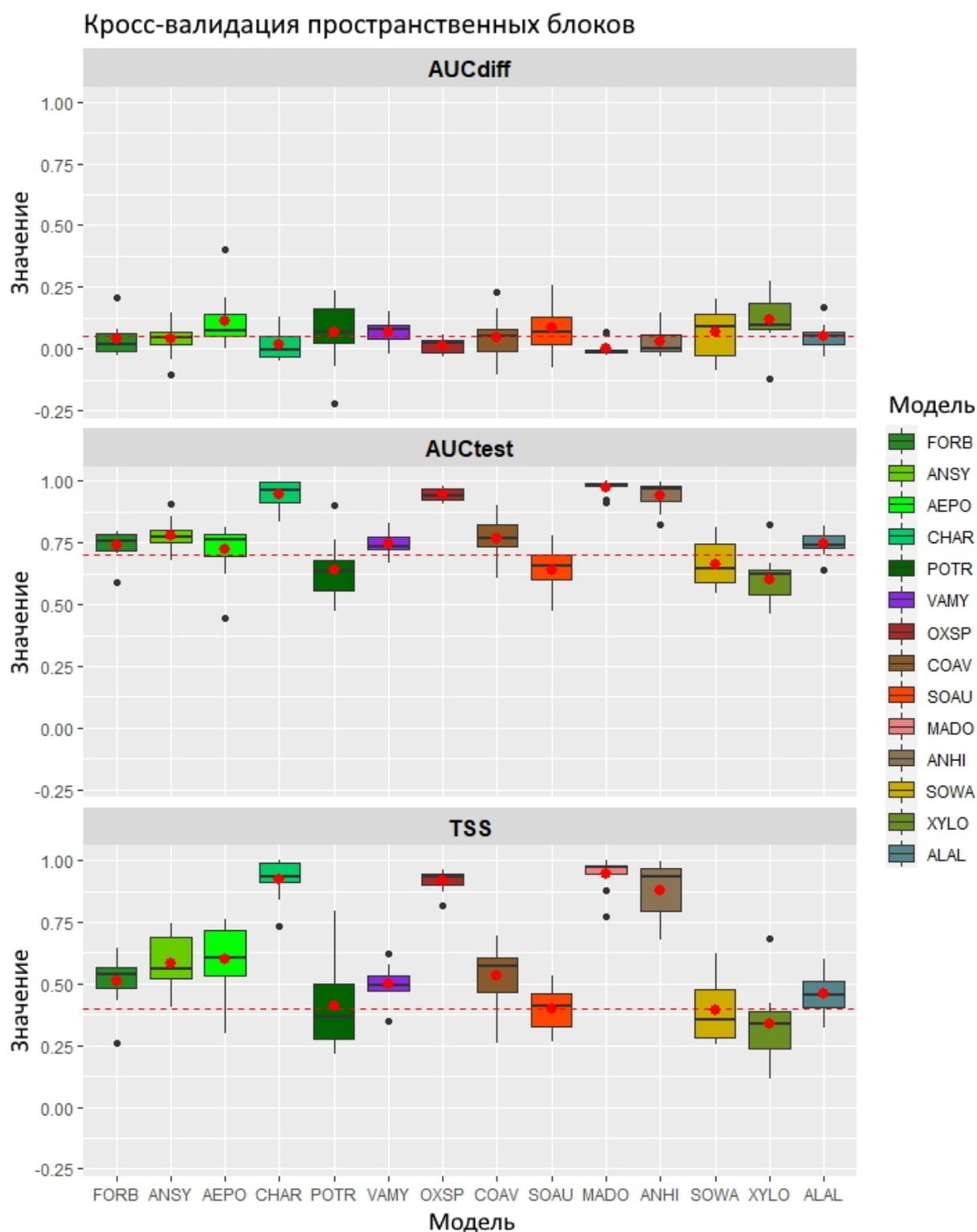


Рисунок 5.2.1 – Оценки качества для моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя на территории исследований за период 2008–2021 согласно выбранным пороговым значениям. Показаны средние значения (красная точка), медиана (черная линия), 1 и 3 квартили (верхние и нижние границы бокса) и  $1.5 \cdot IQR$  (интерквартильный размах) в виде усиков. Черные точки означают выбросы. Красная пунктирная линия соответствует выбранным пороговым значениям для показателей  $AUC_{test}$  (0.7),  $AUC_{diff}$  (0.05) и TSS (0.4) (все использованные сокращения приведены в таблице 5.2.1).

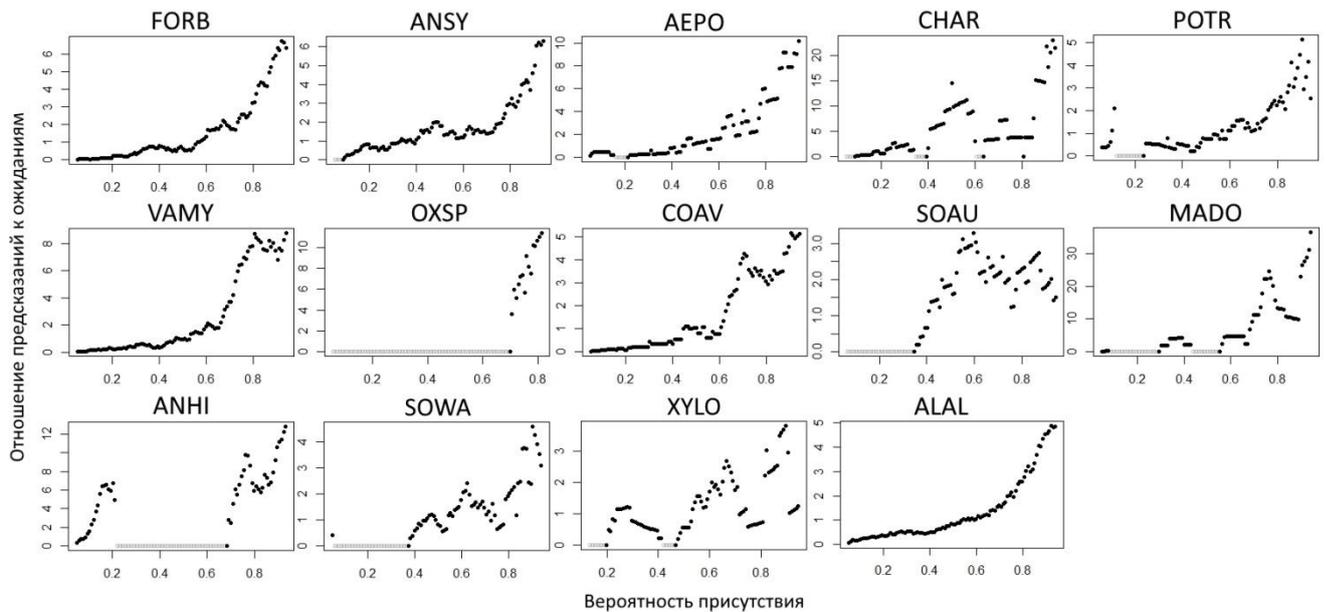


Рисунок 5.2.2 – Кривые непрерывного индекса Бойса (СБИ) для моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя на территории исследований за период 2008–2021 (все использованные сокращения приведены в таблице 5.2.1).

Согласно значениям TSS плохое качество отмечено только для моделей SDM XYLO (TSS = 0.34) и SOWA (0.39). Принимая во внимание показатель  $AUC_{test}$  плохое качество было у моделей XYLO (0.60), SOWA (0.66), а также SOAU (0.64) и POTR (0.64) (Таблица 5.2.1; Рис. 5.2.1). При этом показатель  $AUC_{diff}$  был максимален для модели XYLO (0.12) и AEPO (0.11), что говорит также об их переобученности. Значение непрерывного индекса Бойса оказалось минимальным для модели SOAU (CBI = 0.35) и XYLO (CBI = 0.54). Худшие формы кривых СБИ продемонстрировали следующие модели: XYLO, ANHI, SOWA, SOAU и OXSP (Рис. 5.2.2).

Итоговым критерием отбора моделей для построения RSPF бурого медведя мы приняли (по порядку приоритета важности) значения  $TSS \geq 0.40$  (качество выше приемлемого),  $AUC_{test} \geq 0.70$  (хорошее качество),  $CBI \geq 0.70$  (хорошее качество) и  $AUC_{diff} \leq 0.05$  (не слишком переобученные модели). Результаты оценок модели согласно указанным порогам продемонстрированы на рисунке 5.2.1. Исходя из полученных оценок, модели XYLO и SOWA обладают наихудшими прогностическими способностями. В связи с этим мы не можем включать карты их предсказаний в итоговое моделирование RSPF для бурого медведя, как надежные предикторы распространения его пищевых ресурсов. По этой же причине мы не будем их обсуждать в дальнейших результатах. Модели POTR и SOAU прошли проверку на TSS, но показали низкие значения по показателям  $AUC_{test}$  и  $AUC_{diff}$ . В связи с этим мы решили оставить их, но использовать лишь для построения сезонных RSF (весенней и осенней

соответственно). Модели АЕРО и VAMУ оказались достаточно переобученными, но обладают хорошими показателями по другим оценкам, поэтому мы их также оставляем согласно приоритету важности оценочных критериев.

Модели пространственного распределения травянистых растений оказались достаточно надежны как в целом по всей группе (TSS = 0.51), так и по отдельным видам, для которых TSS изменялся в диапазоне от 0.59 до 0.92. Сравнительный анализ с другими исследованиями показали, что, например, оценки качества моделей для *Hedysarum alpinum* L. в Альберте (Канада) в терминах Карра составляли 0.48 (Nijland et al., 2014). Наименьшими значениями оценок качества среди травянистых растений обладали модели для дудника и сныти. Это связано с широким распространением этих видов по территории исследований и их способностью заселять как лесные, так и луговые и опушечные биотопы (Cannon, 1981; Миняев, Конечная, 1976).

Наша модель для осины оказалась не очень надежной, значение  $AUC_{test}$  которой так и не смогло дотянуть до нижнего порогового значения. Скорее всего, это связано с широким распространением вида по территории исследований и ограничением выборки только по молодым деревьям, пригодным в пищу для бурого медведя.

Оценки качества модели для черники оказались приемлемыми ( $AUC_{test} = 0.75$  и TSS = 0.50), и в целом согласуются с таковыми у других авторов. Например, Винченцо Пентериани с коллегами (Penteriani et al., 2019) получили следующие оценки для моделей *Vaccinium myrtillus* в Кантабрийских горах: AUC = 0.94; TSS = 0.52. В Альберте (Канада) оценки моделей *Vaccinium cespitosum* Michx. и *Vaccinium vitis-idaea* были ниже: Карра = 0.32 и 0.38 соответственно (Nijland et al., 2014).

Оценки качества модели для лещины оказались на хорошем уровне ( $AUC_{test} = 0.77$  и TSS = 0.53). В то же время они ниже, чем в моделях для схожих по своей кормовой значимости *Fagus sylvatica* L. и *Castanea sativa* Mill. в Кантабрийских горах, где они составили AUC = 0.97; TSS = 0.75 для бука и 0.89 и 0.54 для каштана соответственно (Penteriani et al., 2019).

Модель для рябины, как и POTR, обладает пограничным значением TSS (0.40) и низким значением  $AUC_{test}$  (0.64), что также связано с ее широким распространением по территории исследований. В то же время,  $AUC_{test}$  для рябины у Меллерта с коллегами (Mellert et al., 2011) составил 0.68, что немногим больше нашей оценки.

Модель для лося обладала невысоким значением TSS (0.45), что связано с повсеместным распространением данного вида по территории исследований. Это массовый вид, который обитает практически во всех возможных биотопах Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны. Надежно предсказать его распределение даже в отдельный период времени без данных телеметрии очень трудно.

Согласно полученным оценкам, большинство наших моделей пищевых ресурсов достаточно хорошо предсказывают их распределение по территории исследований. Общий размах значений TSS составил от 0.34 до 0.95. Для сравнительного анализа следует отметить, что модели распространения кормовых растений бурого медведя в Альберте (Канада) имели худшее качество: их оценки Карра (что можно расценивать как аналог TSS для presence/absence данных) располагались в диапазоне от 0.09 до 0.48 (Nijland et al., 2014). В то же время у Пентериани (Penteriani et al., 2019) оценки TSS для пищевых ресурсов бурого медведя в Кантабрийских горах (север Испании) были в диапазоне от 0.52 до 0.75.

Из 14 построенных нами моделей 10 успешно прошли все проверки на качество и карты, построенные по их предсказаниям, отобраны в качестве прямых предикторных переменных для дальнейшего построения RSPF бурого медведя. Модели для осины и рябины не смогли пройти проверки по некоторым показателям, поэтому мы ограничили их дальнейшее применение лишь сезонными RSPF.

Полученные значения AUC и TSS для успешных моделей хорошо согласуются с результатами моделирования пищевых ресурсов бурого медведя, полученными другими авторами (например, Mellert et al., 2011; Nijland et al., 2014; Penteriani et al., 2019). В то же время на такие сравнения не стоит сильно полагаться из-за ограничений AUC при сравнении разных территорий (Lobo et al., 2008; Warren & Seifert, 2011). Поскольку TSS основан на специфичности (доли правильно предсказанных отсутствий), в нашем случае он наносит определенные ограничения, ведь мы имеем дела не с отсутствиями, а с фоновыми точками, которые, строго говоря, не являются также и «псевдо-отсутствиями» (Merow et al., 2013). Поэтому для оценок качества моделей мы также использовали  $AUC_{test}$  и CBI.

Отдельного внимания заслуживает разреживание точек и SAC. Проблема влияния SAC на результаты моделирования с помощью MaxEnt до сих пор остается дискуссионной (Veloz, 2009; Merckx et al., 2011; Halvorsen, 2013; Halvorsen et al., 2016). До сих пор проще всего ее удастся решить лишь, избегая пространственной зависимости тренировочного и тестового датасетов (Araújo et al., 2019; Valavi et al., 2019; Sillero & Barbosa, 2021). Избегая проблемы пространственного смещения выборок (spatial sampling bias) путем разреживания точек, мы сильно сокращаем информацию, доступную для обучения модели. Ряд рассматриваемых нами видов (клюква, бутень ароматный, яблоня домашняя, почвенные муравьи) существуют в ограниченных условиях на локальных территориях. Разреживание точек таких видов снижало реалистичность карт, и отражалось на «изломанных» кривых CBI. При этом именно эти модели обладали самими высокими показателями TSS и  $AUC_{test}$ .

### 5.3. Вклад переменных в пространственное распределение пищевых ресурсов

#### Модели травянистых растений и осины

Для модели FORB наиболее важными были переменные «EVI» (TSS = 0.50), «NDMI» (0.33) и «DecFor» (0.31), с которым отмечена положительная связь. Также важна переменная «Eastness» (0.27), при этом вероятность присутствия растений максимальна на склонах юго-восточной экспозиции и минимальна на склонах северной экспозиции (Рис. 5.3.1). Все три вида *Ariaseae* предпочитают участки с повышенными значениями EVI ( $> 0.6$ ) и NDMI ( $> 0.18$ ). Для модели ANSY оказались важны те же самые переменные, что и для FORB, за исключением большего значения «Northness» (0.27) и максимальной вероятности присутствия на склонах южной экспозиции (Таблица 5.3.1, Рис. 5.3.1). Помимо этого, только для ANSY установлена сильная положительная связь с проективным покрытием смешанных и широколиственно-еловых лесов (переменная «DecFor»). Для модели АЕРО кроме EVI и NDMI важны также переменные «Elevation» (0.49) и «Wetness» (0.46), а для CHAR также важна «DryMead» (0.47). Если вероятность присутствия сныти обыкновенной резко уменьшается при сильной влажности (Wetness  $> 150$ ), то у бутеня ароматного это уменьшение выражено немного сильнее (Wetness  $> 125$ ), что также проявляется в менее выраженной связи с ростом NDMI (Рис. 5.3.1). При этом вероятность присутствия сныти практически линейно возрастает с увеличением абсолютной высоты, а у бутеня она резко возрастает с увеличением проективного покрытия материковых лугов (DryMead  $> 12\%$ ). Для модели POTR наиболее значимыми оказались предикторы «EVI» (0.45), «Elevation» (0.38), «NDMI» (0.36) и «Eastness» (0.33). С возрастанием значений EVI, абсолютной высоты и NDMI вероятность присутствия осины также возрастает. При этом она также предпочитает склоны восточной экспозиции (Рис. 5.3.1).

В целом, распространение травянистых растений сем. *Ariaseae* связано с участками с богатой и влажной фитомассой на склонах юго-восточной экспозиции. Помимо этого, распространение дудника лесного связано с проективным покрытием смешанных лесов и склонами южной экспозиции. Это подтверждается его способностью возобновляться с помощью почек при повреждениях (Петрова, 2015), в частности поедании бурым медведем и широкой экологической валентностью вида на территории исследований (Цыганов, 1983). Основные места произрастания дудника – разреженные лесные участки (небольшие лесные поляны, опушки, лесные окна, лесные дороги и просеки), а также периферии зарастающих лугов. Все эти биотопы представляют собой экотонные сообщества.

Таблица 5.3.1 – Результаты теста методом складного ножа на важность переменных для моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя на территории исследований за период 2008–2021. Представлены индивидуальные оценки TSS для каждой модели и для каждой переменной в отдельности.

Предиктор/ Модель	FORB	ANSY	AEPO	CHAR	POTR	VAMY	OXSP	COAV	SOAU	MADO	ANHI	ALAL
EVI	<b>0.50</b>	<b>0.56</b>	<b>0.60</b>	<b>0.91</b>	<b>0.45</b>	<b>0.46</b>	0.23	<b>0.48</b>	0.16	<b>0.88</b>	<b>0.75</b>	<b>0.31</b>
NDMI	<b>0.33</b>	<b>0.44</b>	<b>0.39</b>	<b>0.50</b>	<b>0.36</b>	<b>0.35</b>	<b>0.51</b>	0.36	0.26	0.02	–	0.13
Wetness	0.02	0.21	<b>0.46</b>	<b>0.76</b>	0.28	<b>0.35</b>	<b>0.80</b>	<b>0.43</b>	<b>0.30</b>	<b>0.89</b>	<b>0.76</b>	0.19
Elevation	0.08	0.17	<b>0.49</b>	0.42	<b>0.38</b>	0.30	<b>0.69</b>	<b>0.39</b>	<b>0.38</b>	0.00	0.02	<b>0.20</b>
Slope	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.37	–
Northness	0.22	<b>0.27</b>	0.28	0.01	0.25	0.08	0.02	0.15	0.19	0.48	0.24	0.04
Eastness	<b>0.27</b>	0.26	0.26	0.35	<b>0.33</b>	0.17	0.00	0.23	0.19	<b>0.53</b>	0.21	0.18
CTI	0.11	0.12	0.30	0.29	0.02	0.25	0.16	0.28	<b>0.31</b>	0.00	–	–
SolRad	0.22	0.24	0.29	0.00	0.01	0.03	0.02	0.23	0.02	0.12	–	–
RivDist	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.19
BorSpr	0.22	0.22	0.16	0.32	0.15	<b>0.33</b>	0.39	0.28	<b>0.31</b>	0.30	0.30	0.14
NemSpr	0.14	0.15	0.11	0.14	0.14	0.08	0.22	0.19	0.11	0.17	0.18	0.12
SphFor	0.14	0.14	0.11	0.16	0.13	0.22	0.00	0.08	0.10	0.13	0.15	0.09
DecFor	<b>0.31</b>	<b>0.30</b>	0.36	0.00	0.24	0.31	0.50	<b>0.47</b>	0.00	0.48	0.41	<b>0.22</b>
YoungFor	0.13	0.16	0.12	0.22	0.10	0.05	0.00	0.05	0.02	0.00	0.31	0.10
RaisBog	0.05	0.05	0.05	0.05	0.06	0.04	<b>0.88</b>	0.01	0.03	0.03	0.05	0.05
DryMead	0.09	0.11	0.14	<b>0.47</b>	0.00	0.05	0.00	0.02	0.05	<b>0.79</b>	<b>0.83</b>	0.07
FloodMead	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.07	–
TreeCov	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<b>0.67</b>	<b>0.20</b>

*Примечание:* Первые четыре важные переменные выделены полужирным шрифтом.

Сныть обыкновенная имеет похожее распространение, но на него оказали влияние также абсолютная высота и влажность почвы. В отличие от дудника, согласно модели AEPO, сныть в большей степени приурочена к влажным (но не переувлажненным) почвам, а также к повышениям рельефа. Это подтверждается данными об экологии вида, согласно которым он имеет широкое распространение по всей исследуемой территории, и его местообитания приурочены к влажным высокотравным, широколиственно-еловым и мелколиственным лесам (Миняев, Конечная, 1976). По нашим наблюдениям она нередко встречается на бывших приусадебных участках заброшенных деревень, а также по их окраинам. Приспособленность сныти к более широкому спектру местообитаний может определяться ее способностью адаптироваться на физиологическом уровне к экологическим условиям биотопа (D’Hertefeldt et al., 2014), хотя этот вид лучше развивается в условиях более высокого освещения (Цыганов, 1983).

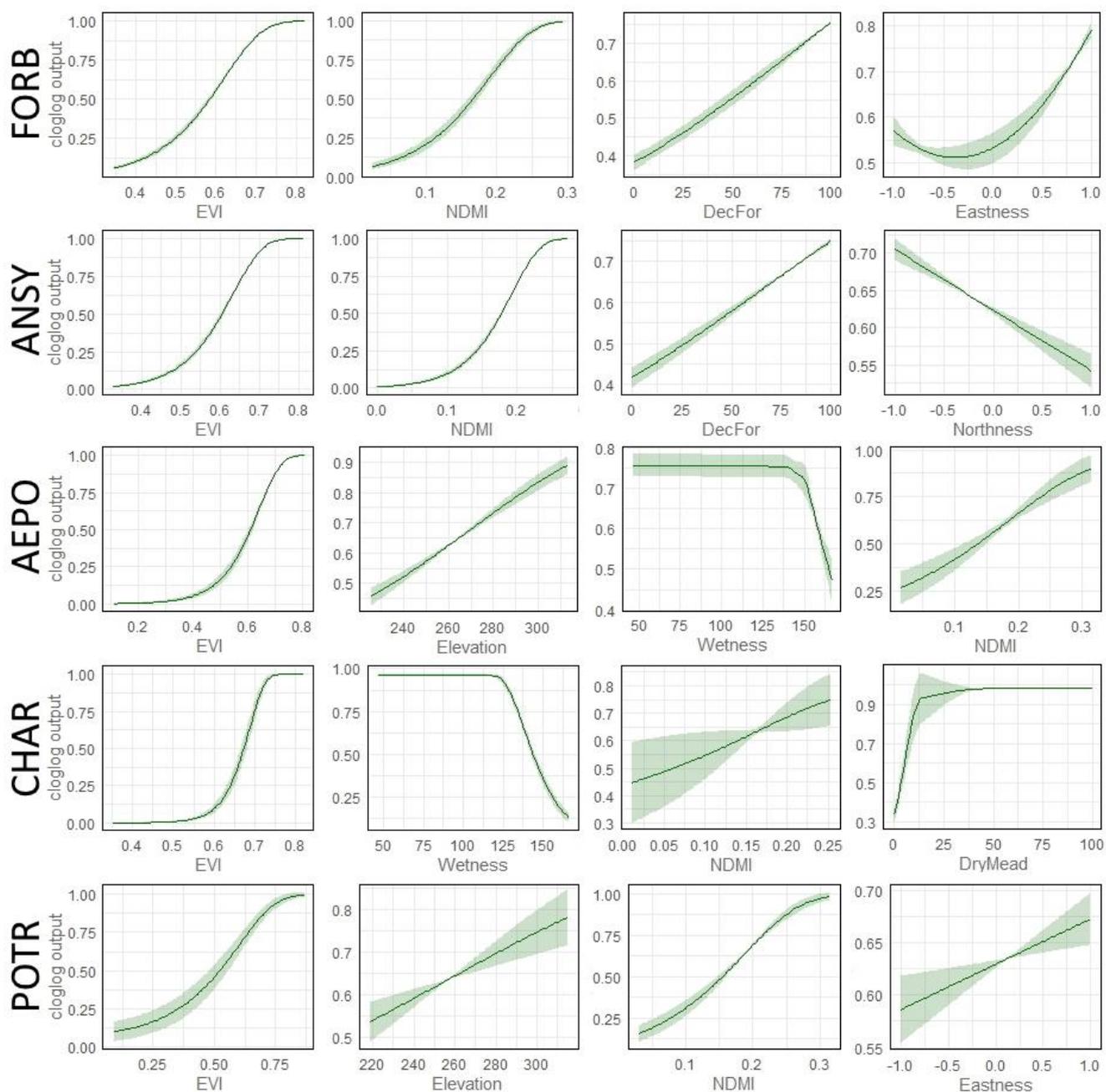


Рисунок 5.3.1 – Кривые отклика для четырех самых важных переменных для моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя (травянистых растений и листьев деревьев) на территории исследований за период 2008–2021. Обозначения: FORB – виды сем. Ариáceае; ANSY – дудник лесной; CHAR – бутень ароматный; AEPO – сныть обыкновенная; POTR – осина. Кривые показывают средние значения  $\pm 1$  стандартное отклонение по результатам кросс-валидации 10 моделей. EVI – усовершенствованный вегетационный индекс; NDMI – стандартизованный индекс различий увлажненности; Wetness – влажность; Elevation – абсолютная высота; Northness – северная экспозиция; Eastness – восточная экспозиция; SolRad – солнечная радиация; BorSprg – доля бореальных ельников (%); DecFor – доля смешанных лесов (%); DryMead – доля материковых лугов (%). Единицы измерения указаны в Таблице 3.4.2.

Распространение бутеня ароматного связано, в большей степени, с луговыми биотопами, чем с лесными. В отличие от сныти, бутень сильнее избегает переувлажненных почв и в большей степени связан с EVI, предпочитая области, богатые фитомассой на материковых лугах. Этот вид имеет особо широкое распространение в пределах заброшенных населенных пунктов, образуя большие заросли на бывших огородах с плодородной почвой. Отчасти это является следствием роющей деятельности кабанов, которые раскапывают почву на материковых лугах, питаясь корневищами растений. Этим они создают благоприятные условия для прорастания семян бутеня, которым зарастают кабаньи порои уже на следующий год. По этой причине на его распространение так сильно влияет проективное покрытие материковых лугов. Для Смоленской области, чуть южнее территории исследований, приведено растительное сообщество с доминированием этого вида (Ассоциация *Scirpo sylvatici–Alnetum incanae* вариант *Chaerophyllum aromaticum*) (Семенищенков, 2014). Было отмечено, что оно формируется в нарушенных местообитаниях в окрестностях населенных пунктов и на наиболее богатых и хорошо увлажненных суглинистых почвах.

Ареал осины занимает всю Евразию, от Исландии до Дальнего Востока России и от северной Скандинавии до средиземноморского побережья Африки (Rogers et al., 2020). В лесах таежной зоны осина является пионерным видом послепожарных сукцессий, а также ассоциирован со многими видами животных, мохообразных, лишайников бореальных лесов (Kivinen et al., 2020). Наша модель смогла «уловить» то, что молодые особи осины предпочитают мелколиственные смешанные леса с высокими значениями EVI ( $> 0.5$ ) и NDMI ( $> 0.15$ ) преимущественно на повышениях рельефа и склонах восточной экспозиции, что в целом согласуется с экологическими требованиями данного вида (Цыганов, 1983; Worrell, 1995; Kivinen et al., 2020; Rogers et al., 2020). Осина – теплолюбивый и светлюбивый вид, предпочитающий сухие почвы и высокую инсоляцию, что обеспечивает ее распространение по таким местам (Пузаченко и др., 2016).

### **Модели кустарничков, кустарников и деревьев**

Для модели VAMY наибольшее значение имели переменные «EVI» (TSS = 0.46), «Wetness» (0.35), «NDMI» (0.35) и «BorSpr» (0.33) (Рис. 5.3.2). Распространение черники связано с низкими значениями EVI ( $< 0.55$ ) и NDMI ( $< 0.2$ ), повышенной влажностью (Wetness  $> 140$ ) и проективным покрытием бореальных еловых лесов (начиная с 12%) (Рис. 5.3.2). Для OXSP больше всего оказались важны «RaisBog» (0.88), «Wetness» (0.80), «Elevation» (0.69) и «NDMI» (0.51). Вероятность присутствия клюквы напрямую связана с проективным покрытием сфагновых болот в понижениях рельефа. При этом вероятность присутствия данного вида резко снижается при высоком показателе влажности (Рис. 5.3.2).

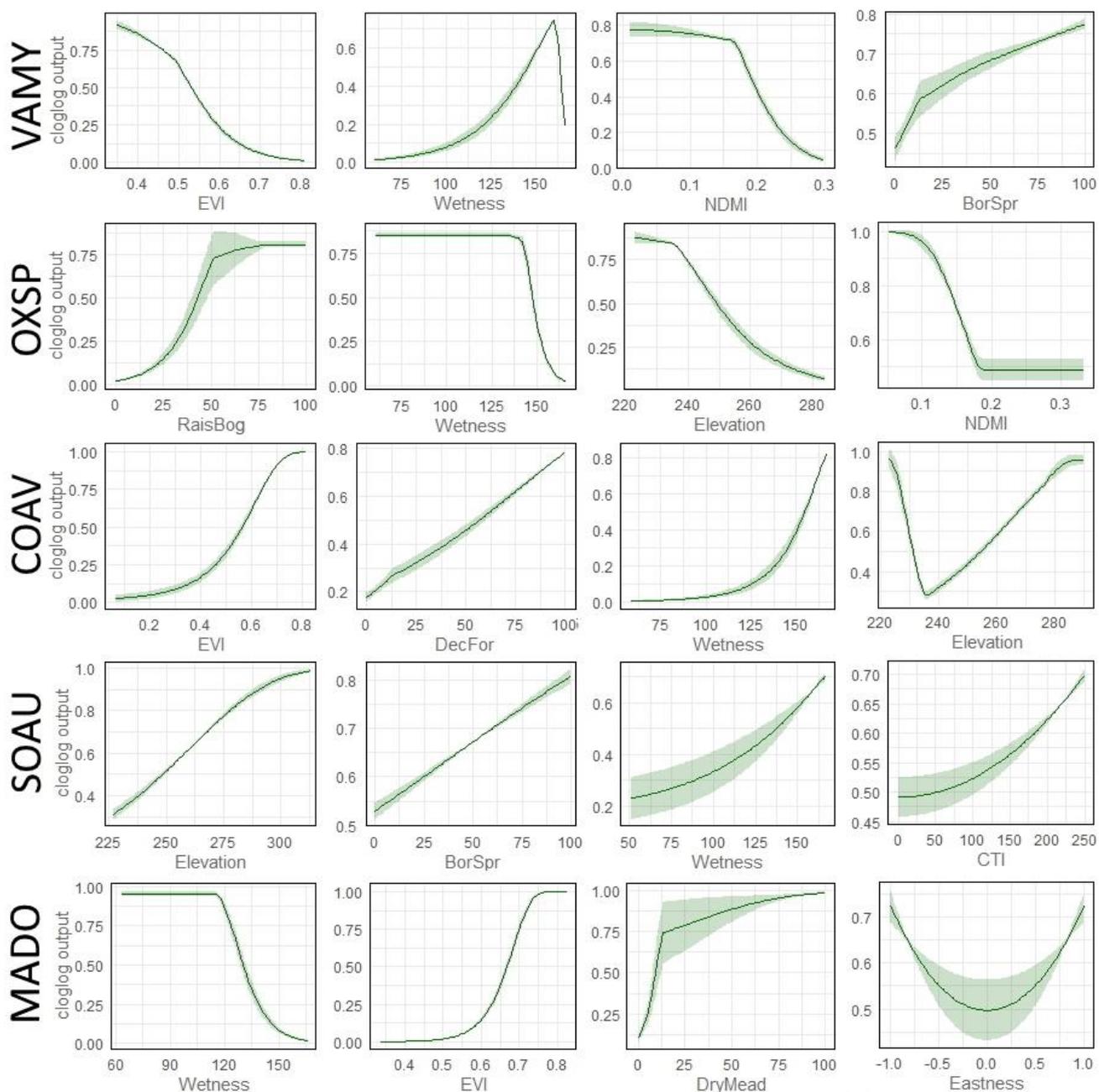


Рисунок 5.3.2 – Кривые отклика для четырех самых важных переменных для моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя (плодовые корма и орехи) на территории исследований за период 2008–2021. Обозначения: VAMY – черника; OXSP – клюква; COAV – лещина; SOAU – рябина; MADO – яблоня. Кривые показывают средние значения  $\pm 1$  стандартное отклонение по результатам кросс-валидации 10 моделей. EVI – усовершенствованный вегетационный индекс; NDMI – стандартизованный индекс различий увлажненности; Wetness – влажность; Elevation – абсолютная высота; Northness – северная экспозиция; Eastness – восточная экспозиция; CTI – составной топографический индекс; BorSpr – доля бореальных ельников (%); SphFor – доля сфагновых сосняков (%); DecFor – доля смешанных лесов (%); RaisBog – доля верховых болот (%); DryMead – доля материковых лугов (%). Единицы измерения указаны в Таблице 3.4.2.

Черника является широко-распространённым во многих регионах Европы видом, произрастание которого связано с бореальными лесами (Mäkipää, 1999; Coudun & Gégout, 2007; Miina et al., 2009). На исследуемой территории он распространён в бореальных ельниках, сфагновых ельниках и сосняках по окраинам верховых болот (Миняев, Конечная, 1976). В связи с этим проявляется тяготение к влажным участкам с невысокими значениями EVI и NDMI, что убедительно показала наша модель VAMU, как и тесную связь с бореальными и сфагновыми ельниками. На распространение черники также оказывает влияние сумма температур, однако оно проявляется в основном косвенным образом за счет предикторов абсолютной высоты и типа леса, что было доказано в других исследованиях (Miina et al., 2009). В нашем случае черника избегала лиственных лесов и предпочитала бореальные ельники и сфагновые сосняки. В бореальных лесах Финляндии обилие черники в сосняках было в 1.13 раз больше, чем в ельниках, что вызвано различными условиями освещенности (Miina et al., 2009). Наши полевые наблюдения также подтверждают это, но распространение бореальных ельников по территории исследований шире, чем сфагновых сосняков. По этой причине значение сосняков в модели немного меньше (TSS = 0.22), чем ельников (0.33).

Распространение обоих видов клюквы приурочено к болотистой местности. Оба вида произрастают на всех верховых болотах заповедника и его охранной зоны, а также в сфагновых сосняках (Миняев, Конечная, 1976). Таким образом, их распространение связано с проективным покрытием верховых болот и понижениями рельефа. При этом модель выявила избегание областей болот, перенасыщенных водой, что также согласуется с экологическими предпочтениями видов (Jacquemart, 1997).

Для модели COAV большое значение имели переменные «EVI» (TSS = 0.48), «DecFor» (TSS = 0.47), «Wetness» (TSS = 0.43) и «NDMI» (TSS = 0.36), с которыми она была связана положительно (Таблица 5.3.1; Рис. 5.3.2). Только для переменной абсолютной высоты наблюдалось сначала резкое снижение, а потом рост вероятности присутствия. В случае модели SOAU оказались значимыми переменные «Elevation» (TSS = 0.38), «CTI» (TSS = 0.31), «BorSprg» (TSS = 0.31) и «Wetness» (TSS = 0.30). Рябина предпочитает произрастать на повышениях рельефа, но при этом может существовать и на влажных участках. Также модель выявила широкое распространение вида по территории исследований, в том числе в подлеске бореальных еловых лесов. Для MADO самые большие оценки TSS были у переменных «Wetness» (TSS = 0.89), «EVI» (TSS = 0.88), «DryMead» (TSS = 0.79) и «Eastness» (TSS = 0.53). Яблоня предпочитает области материковых лугов с небольшим содержанием влаги в почве, тогда как при переувлажненных почвах вероятность присутствия резко снижается. При этом распространение яблонь связано со склонами западной и восточной экспозиции, но не с северной стороной (Рис. 5.3.2).

Лещина – типичный обитатель подлеска широколиственных и смешанных лесов Европы (Finsinger et al., 2006). Согласно построенным моделям, лещина на территории исследований приурочена к смешанным лесам, где произрастает в подлеске. Такие участки обладают большими значениями EVI ( $> 0.58$ ). Отмечено тяготение лещины к повышениям рельефа (выше 254 м), но при этом она способна также существовать при некотором увлажнении почв (Wetness  $> 150$ ). Это хорошо согласуется с распространением лещины на исследуемой территории в подлеске широколиственно-еловых лесов, которые приурочены исключительно к хорошо дренированным поверхностям моренных гряд и их склонам (Миняев, Конечная, 1976).

Распространение рябины определяется, главным образом, смешанными и лиственными лесами на повышениях рельефа, что согласуется с результатами моделей других авторов (Mellert et al., 2011). При этом в нашем случае модели смогли выявить, что рябина также может произрастать в угнетенном состоянии в подлеске хвойных лесов, в том числе бореального облика, где он успешно существует на влажных почвах. Это полностью подтверждает предыдущие знания о распространении на исследуемой территории рябины в подлеске ельников различного типа, в частности ельников-кисличников и ельников-черничников (Миняев, Конечная, 1976). Несмотря на факт присутствия в таких условиях, его продуктивность там очень низкая, и ягод практически не бывает. По данным Пузаченко и др. (2016) рябина характерна для второго и третьего ярусов лесов, расположенных на камовых холмах, сложенных песками и супесями и перекрытых покровными суглинками.

Распространение яблони связано с прошлой человеческой деятельностью. Еще 40 лет назад охранный зона заповедника была густо населена (см. раздел 2.6). Во всех деревнях люди выращивали яблоневые сады, деревья в которых обладали высокими вкусовыми качествами. Несмотря на то, что большинство деревень оказались заброшены еще в 1980-х гг., сохранившиеся яблони продолжают активно плодоносить. Многие деревья сохранили свои вкусовые качества и являются излюбленным кормом местных медведей.

Практически все деревни располагались по моренно-камовым грядам. Это связано с последствиями Валдайского оледенения. Территория исследований обладает в целом бедными почвами для ведения сельского хозяйства. Лишь на частично дренированных почвах моренно-камовых гряд было возможно выращивание различных культурных растений. По таким местам с давних времен образовывались деревни, вокруг которых вырубался лес, а на его месте возникали пашни и сенокосы. Сейчас на этих местах находятся материковые луга, которые активно зарастают лесной растительностью (Cherednichenko et al., 2016; Пузаченко и др., 2016). Наша модель подтвердила это, указав на то, что распространение яблони связано, в первую очередь, с сухими почвами на материковых лугах с богатой травянистой растительностью (со значениями EVI  $> 0.66$ ) и склонами западной и восточной (но не северной) экспозиций.

## Модели насекомых и млекопитающих

Для модели ANHI, важны переменные «DryMead» (TSS = 0.83), «Wetness» (TSS = 0.76), «EVI» (TSS = 0.75), «TreeCov» (TSS = 0.67) и «DecFor» (TSS = 0.41). Кривые отклика свидетельствуют о распространении муравьев по материковым лугам с богатой луговой растительностью, сухими почвами и невысокой (до 60%) затененностью (Рис. 5.3.3). При этом согласно модели муравьи могут также присутствовать в разреженных, хорошо освещенных лесах и на их опушках.

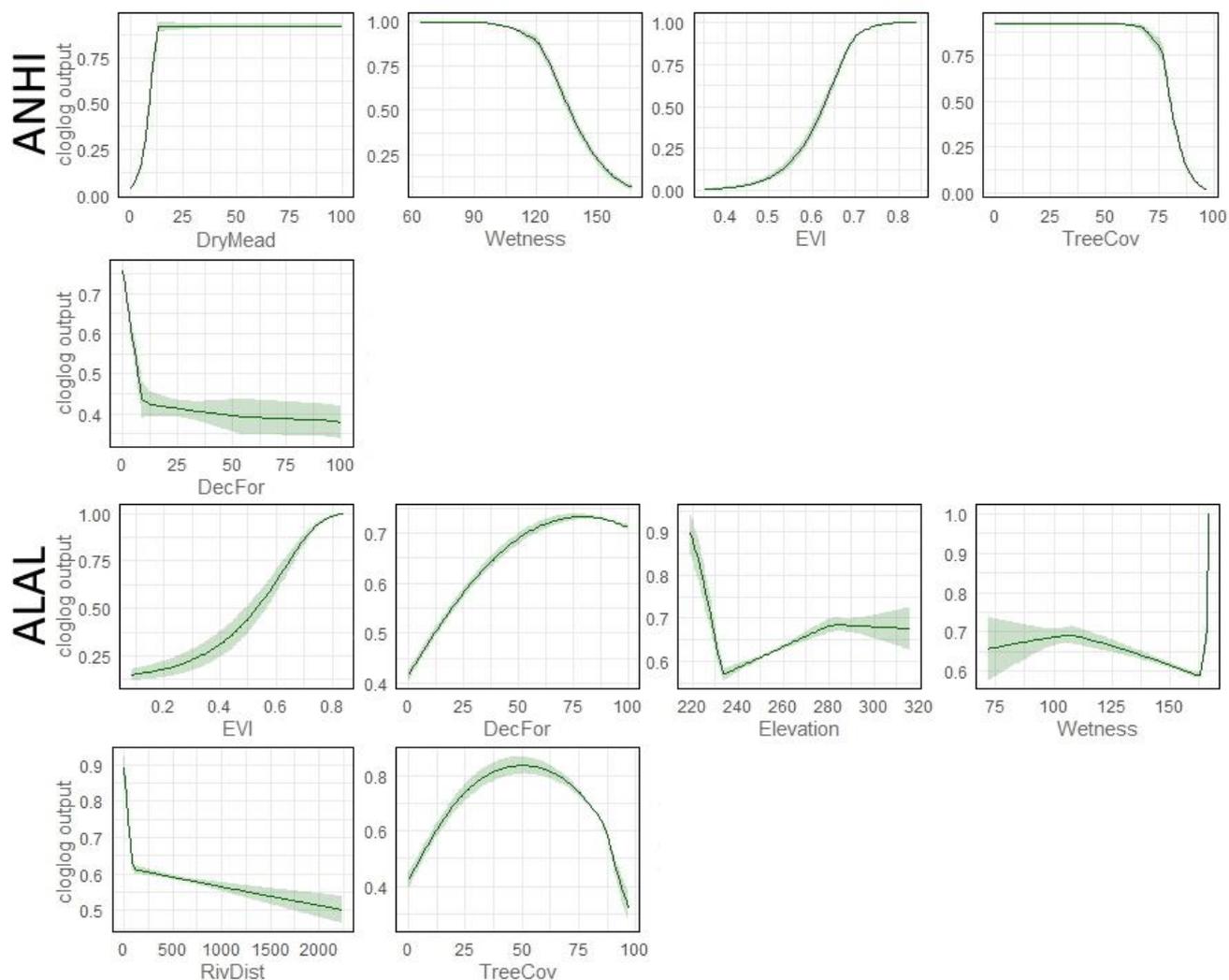


Рисунок 5.3.3 – Кривые отклика для самых важных переменных для моделей пространственного распределения пищевых ресурсов медведя (животные корма) на территории исследований за период 2008–2021. Обозначения: ANHI – купольные гнезда муравьев; ALAL – лось. Кривые показывают средние значения  $\pm 1$  станд. откл. по результатам кросс-валидации 10 моделей. EVI – усовершенствованный вегетационный индекс; Wetness – влажность; Elevation – абсолютная высота; RivDist – расстояния до рек; DecFor – доля смешанных лесов; YoungFor – доля молодых лесов и зарастающих вырубок; DryMead – доля материковых лугов; TreeCov – проективное покрытие леса. Единицы измерения указаны в Таблице 3.4.2.

Как показала наша модель ANHI, купольные почвенные гнезда муравьев связаны в первую очередь с материковыми лугами с богатой травянистой растительностью (значениями  $EVI > 0.62$ ), сухими почвами ( $Wetness < 100$ ) и невысокой затененностью (не выше 75%). Согласно полевым наблюдениям в таких местах часто селятся *Lasius niger* и *Formica fusca*, как и по зарастающим лесным полянам и обочинам лесных дорог, где обитают *F. pratensis*, *F. exsecta* и *Myrmica rubra*, и даже по окраинам сфагновых болот (*L. niger*, *M. rubra*). Известно, что сухие почвы и высокая освещенность является одними из важнейших факторов для многих видов из этой группы (Gutiérrez et al., 2005; Roellig et al., 2014). Это подтверждается другими исследованиями, например, в Трансильвании (Румыния) гнезда муравьев *L. flavus*, *L. niger* и *Tetramorium caespitum* L. были распространены на wood-pastures – лугах, с частичным покрытием кустарников и деревьев (Roellig et al., 2014). В то же время на территории исследований муравьи, строящие купола из почвы, часто заселяют обочины дорог, небольшие лесные поляны и окраины леса, что подтвердила модель ANHI.

Для модели ALAL можно выделить «EVI» (TSS = 0.31), «DecFor» (TSS = 0.22), «Elevation» (TSS = 0.20), «Wetness» (TSS = 0.20), «RivDist» (TSS = 0.19) и «TreeCov» (TSS = 0.18). Весной и в начале лета лоси предпочитают поймы рек с богатой травянистой растительностью и разреженные смешанные леса (Рис. 5.3.3). После окончания зимнего периода с началом роста растительности лоси активно переключаются на молодую вегетативную растительность, в том числе пойменную (различные хвощи, таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), бодяк болотный (*Cirsium palustre* (L.) Scop.) и др.).

#### 5.4. Карты пространственного распределения пищевых ресурсов

Для всех надежных моделей были построены карты предполагаемого присутствия пищевых ресурсов (Рис. 5.4.1). Согласно ним можно предположить, что подавляющее большинство пищевых ресурсов бурого медведя в своем распространении тяготеет к охранной зоне, и только черника имеет широкое распространение также на территории заповедника (Рис. 5.4.2). Совместив бинарные карты пространственного распределения пищевых ресурсов, мы получили общие карты, отражающие их богатство (число видов) (Рис. 5.4.3), а также сочетание отдельных ресурсов друг с другом (Рис. 5.4.4) на территории исследований. Согласно первой карте кормовое богатство действительно больше выражено в охранной зоне заповедника, чем на самой охраняемой территории (Рис. 5.4.3). Так, для заповедника характерно вдвое больше «бескормных» территорий (21%) по сравнению с охранной зоной (11.5%). Также в заповеднике больше доля участков с одним и двумя типами кормов (Таблица 5.4.1). В то же время только в охранной зоне значительно больше территорий с тремя, четырьмя, пятью и шестью типами кормов. А уникальные участки, где встречаются все семь кормов, есть только в охранной зоне.

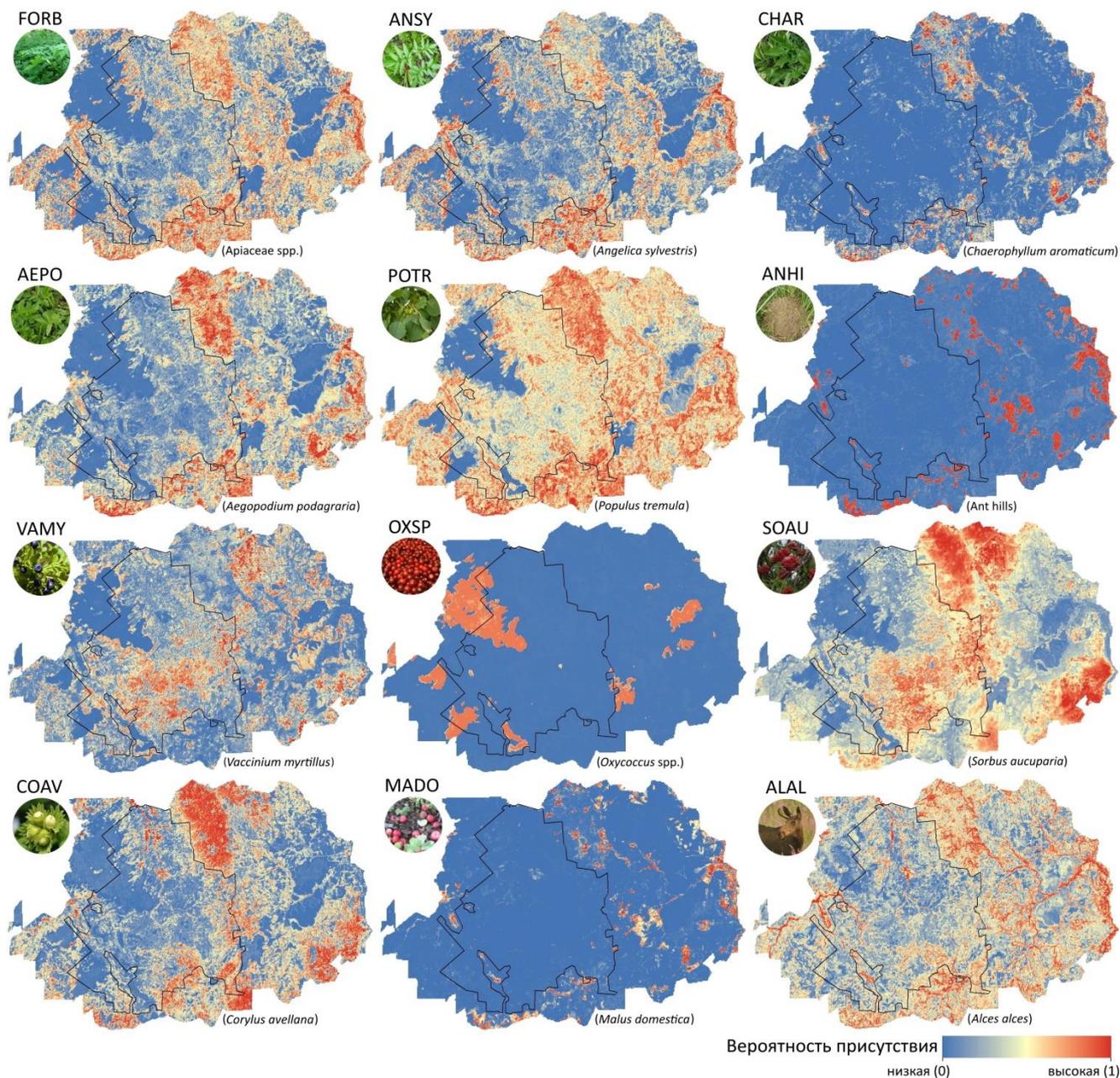


Рисунок 5.4.1 – Карты пространственного распределения 12 пищевых ресурсов бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021. FORB – Апиáceae spp., ANSY – дудник лесной, AEPO – сныть обыкновенная, CHAR – бутень ароматный, POTR – осина, VAMY – черника, OXSP – клюква, COAV – лещина, SOAU – рябина, MADO – яблоня, ANHI – купольные гнезда муравьев, SOWA – общественные осы, XYLO –насекомые-ксилобионты, ALAL – лось. Территория заповедника находится внутри черного контура, охранной зоны – снаружи.

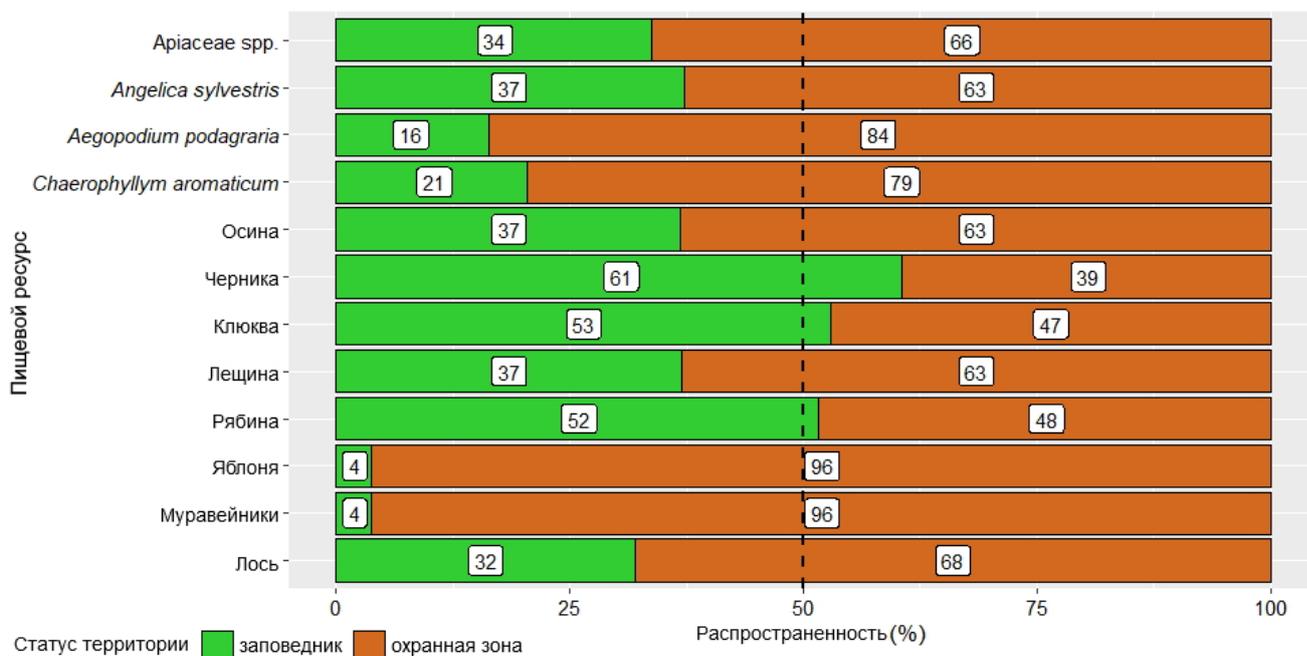


Рисунок 5.4.2 – Распространенность (площадь предсказанного присутствия в %, скорректированная с учетом размера территории) для 12 пищевых ресурсов бурого медведя на территориях Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021. Черная пунктирная линия означает равную долю присутствия (50%) пищевого ресурса на территориях разного типа (заповедника и охранной зоны).

В целом оказалось, что территория охранной зоны содержит большее разнообразие пищевых ресурсов бурого медведя, чем территория заповедника. Согласно построенным моделям в охранной зоне прогнозируется присутствие до семи пищевых ресурсов включительно. Исходя из этого, мы можем сформулировать рабочую гипотезу, согласно которой территория охранной зоны является более пригодной для бурого медведя с пищевой точки зрения, чем территория заповедника. Эту гипотезу мы будем проверять при построении RSPF в следующей главе.

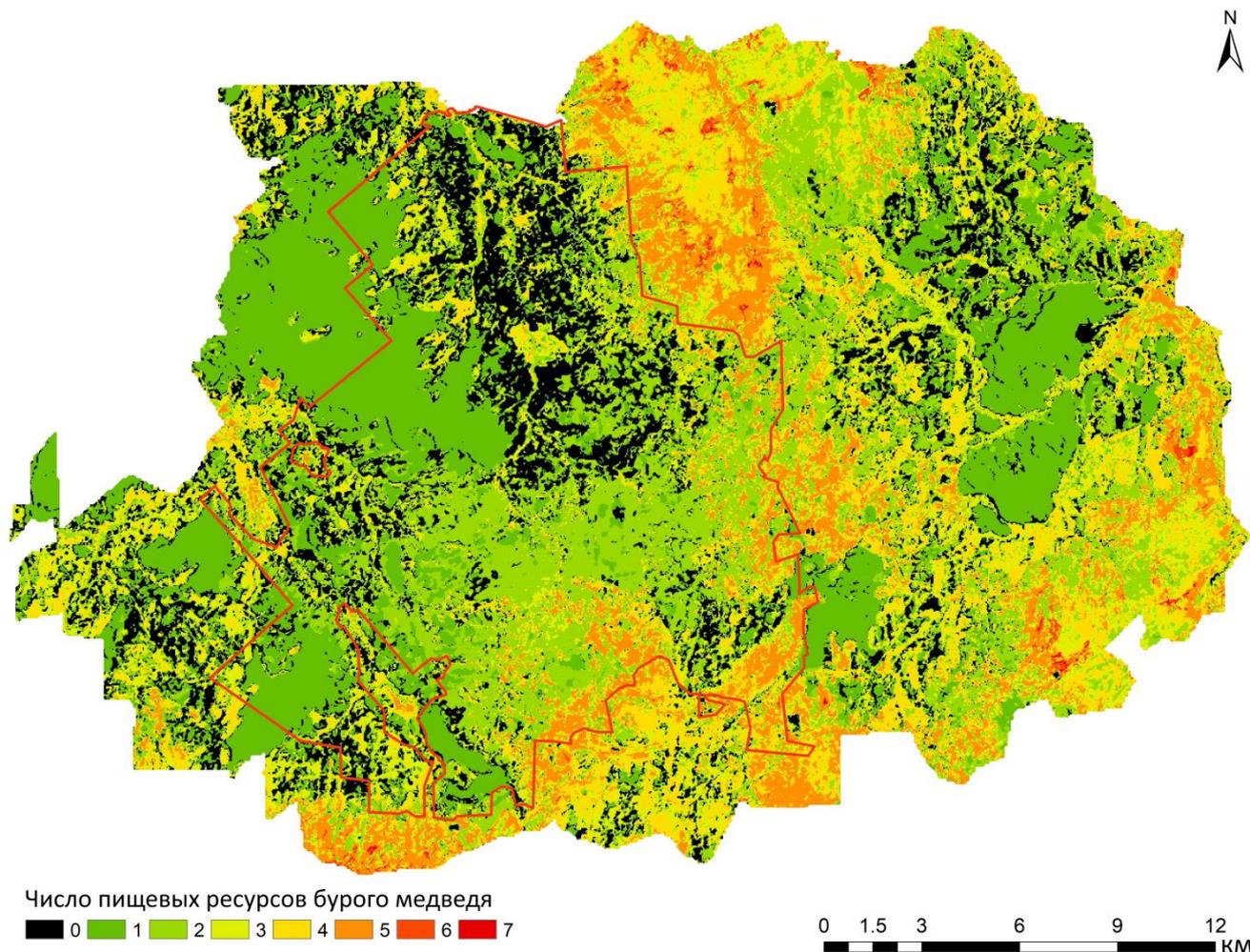


Рисунок 5.4.3 – Карта богатства пищевых ресурсов бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021 гг. Указано число пищевых ресурсов от нуля до семи из категорий *Apiaceae* spp., *Populus tremula*, *Vaccinium myrtillus*, *Oxycoccus* spp., *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, *Malus domestica*, купольные гнезда муравьев, *Alces alces*. Красной линией показана граница заповедника.

Таблица 5.4.1 – Богатство пищевых ресурсов бурого медведя на территориях Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны для периода 2008–2021 гг. согласно построенным моделям пространственного распределения пищевых ресурсов, классифицированным по порогу  $\max SSS$ .

Статус территории	Число пищевых ресурсов в пикселе карты							
	0	1	2	3	4	5	6	7
Заповедник, %	21.24	25.99	32.10	9.55	6.20	4.84	0.09	0
Охранная зона, %	11.47	22.80	20.18	16.22	16.49	11.87	0.81	0.16

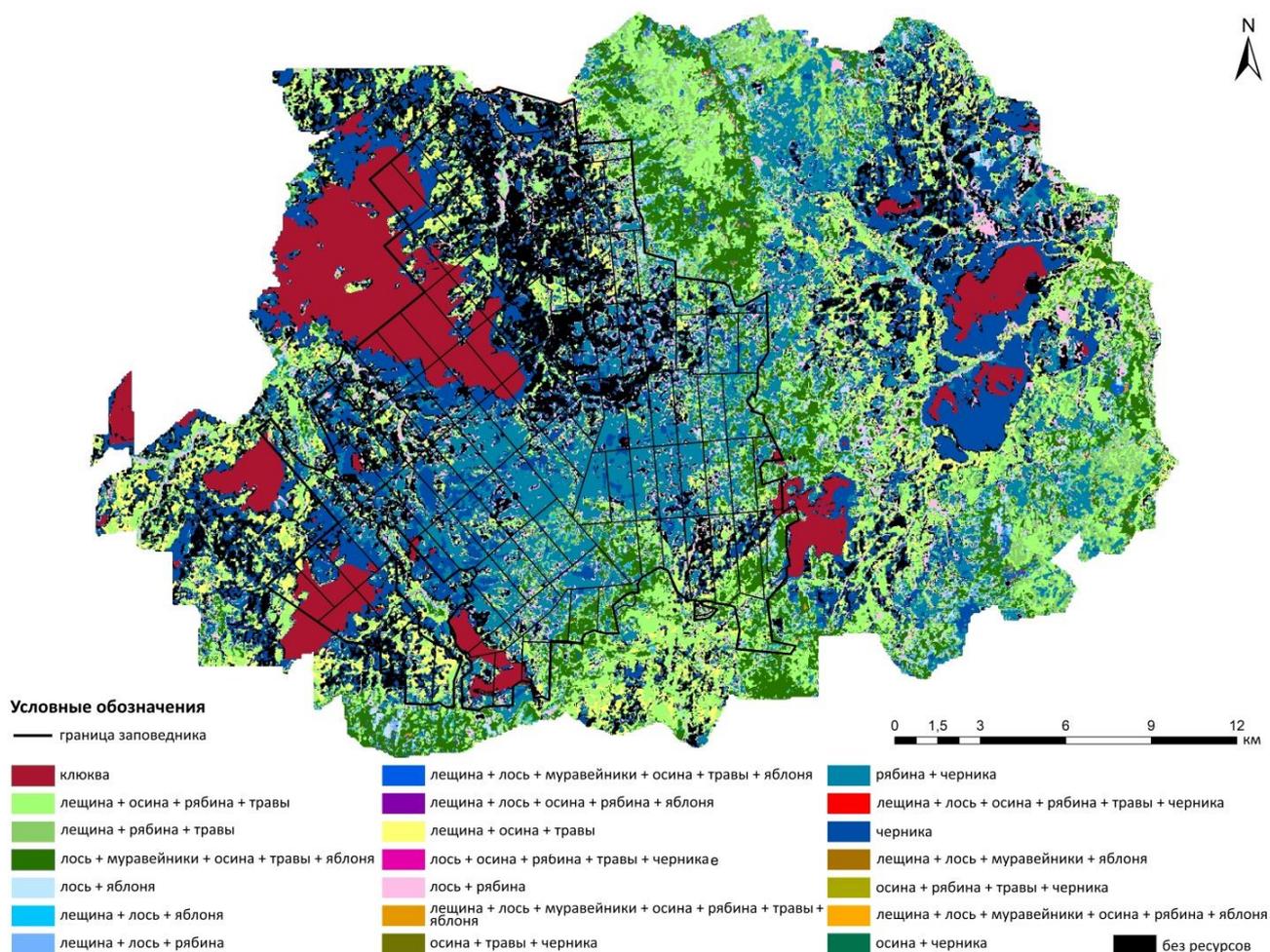


Рисунок 5.4.4 – Карта сочетания пищевых ресурсов бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021 гг., полученная в результате совмещения карт их пространственного распределения на основе SDM.

### 5.5. Выбор переменных пищевых ресурсов для построения RSPF

Полученные оценки качества построенных моделей не позволяют оставить некоторые из них: модели для осины, общественных ос и насекомых-ксилобионтов, т.к. их значения TSS оказались ниже установленного порога ( $TSS < 0.4$ ). В то же время, учитывая особую важность предиктора осины в весенний период, мы считаем допустимым использовать его для построения весенней RSPF-модели.

Для общей RSPF-модели был использован предиктор пространственного распределения всех трав сем. *Ariaceae* (переменная «forbs»), для весенней RSPF использовали только предиктор пространственного распределения сныти (переменная «aegorodium»), для летней RSPF – дудника (переменная «angelica») и бутеня (переменная «chaerophyllum»), а для осенней RSPF – только сныти. Данный выбор основан на результатах анализа сезонной динамики пищевого рациона (см. раздел 4.2), календаря питания (Рис. 5.1.1) и результатах предыдущих исследований (Огурцов, 2015; Огурцов, 2018; Огурцов, 2019).

Всего для общей RSPF-модели было отобрано 8 основных предикторов пространственного распределения пищевых ресурсов, которые успешно прошли проверку качества: переменные пространственного распределения трав сем. Ариасеае, яблонь (переменная «apples»), купольных гнезд муравьев (переменная «anthills»), черники (переменная «bilberry»), клюквы (переменная «cranberry»), лещины (переменная «hazel»), рябины (переменная «rowan») и лося (переменная «moose»). Однако среди этих предикторов обнаружена коллинеарность между переменными «apples» и «forbs», а также «forbs» и «moose» (Таблица 5.5.1). В первом случае это связано с совместным произрастанием всех трех видов сем. Ариасеае по материковым лугам на месте бывших деревень с заброшенными яблоневыми садами. Этим же обусловлено достаточно высокое значение коэффициента корреляции Спирмена для пары «apples»-«anthills» ( $r = 0.68$ ), поскольку распространение купольных гнезд муравьев также во многом связано с этими местообитаниями. Во втором случае достаточно сильная связь обусловлена концентрацией лосей по речным поймам, разреженным лесам и окраинам материковых лугов в весенний период – основных местах произрастания травянистой растительности.

Таблица 5.5.1 – Матрица корреляций Спирмена и результаты VIF-теста мультиколлинеарности для 7 предикторов пищевых ресурсов после объединения пищевых объектов (травы) в один предиктор «forbs».

Предиктор	anthills	apples	bilberry	cranberry	hazel	rowan	forbs	moose	VIF
anthills	1								2.44
apples	0.68	1							2.57
bilberry	-0.71	-0.55	1						1.73
cranberry	-0.20	-0.28	0.07	1					1.51
hazel	0.24	0.40	-0.17	-0.83	1				2.58
rowan	-0.08	0.20	0.35	-0.50	0.58	1			1.94
forbs	0.65	<b>0.76</b>	-0.52	-0.64	0.69	0.39	1		4.69
moose	0.49	0.61	-0.41	-0.51	0.55	0.35	<b>0.72</b>	1	2.20

*Примечание:* полужирным шрифтом выделены коэффициенты корреляции  $> 0.7$ .

В обучающем наборе предикторов (т.е. области их значений, ограниченных пройденными маршрутами) для коррелирующих пар переменных сила связи усилилась еще больше (Рис. 5.5.1 А). Кроме того возникли новые корреляции, не выявленные при первоначальном анализе всей области предикторов – пары «anthills»-«apples» ( $r = 0.82$ ), «anthills»-«forbs» ( $r = 0.77$ ). Таким образом, проверку на мультиколлинеарность следует проводить не только для полных областей предикторов, но и той их части (например, ограниченной файлом маски), которая используется для обучения модели.

Несмотря на большую значимость яблонь как пищевого ресурса бурого медведя, для построения общей RSPF предиктор «apples» можно исключить, потому что его во многом заменяют другие переменные, которые также отражают пространственное распределение яблонь. В первую очередь это травянистые растения и купольные гнезда муравьев. При этом переменная «apples» может выступить одной из основных в осенней RSPF, где влияние травянистых растений уже незначительно и может быть исключено.

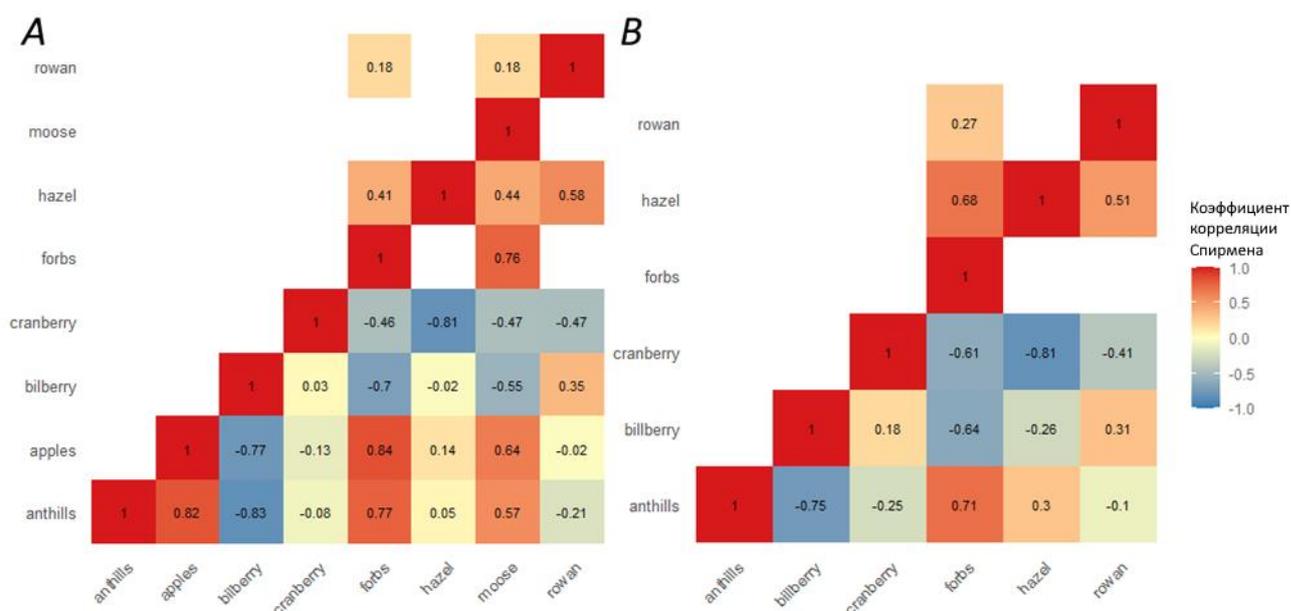


Рисунок 5.5.1 – Матрица коэффициентов корреляции Спирмена между значениями предикторов в области обучающей выборки (ограниченной пройденными маршрутами) для изначального набора из 8 предикторов (A) и сокращенного набора из 6 предикторов пищевых ресурсов после удаления наиболее коллинеарных («apples» и «moose») (B).

После исключения предикторов «apples» и «moose» мультиколлинеарность между оставшимися переменными значительно уменьшилась (Таблица 5.5.2; Рис. 5.5.1 B). Самое большое значение VIF (3.11) отмечено для переменной «forbs», но оно не является критическим при пороговом значении VIF = 10 (см. подраздел 3.4.2). Для пар предикторов «bilberry»-«anthills» ( $r = -0.71$ ) и «hazel»-«cranberry» ( $r = -0.83$ ) отмечена высокая отрицательная корреляция. Это связано с особенностями их распространения и строгим предпочтением влажных или сухих почв. Мы полагаем, что с точки зрения моделирования пригодности местообитаний бурого медведя такая коллинеарность не будет искажать итоговые результаты, поэтому не принимаем ее во внимание.

Таблица 5.5.2 – Матрица корреляций Спирмена и результаты VIF-теста для 6 предикторов пищевых ресурсов после исключения коллинеарного предиктора «apples».

Предиктор	anthills	bilberry	cranberry	hazel	rowan	forbs	VIF
anthills	1						2.25
bilberry	-0.71	1					1.60
cranberry	-0.20	0.07	1				1.50
hazel	0.24	-0.16	-0.83	1			2.09
rowan	-0.08	0.35	-0.50	0.58	1		1.79
forbs	0.65	-0.52	-0.64	0.69	0.39	1	3.11

В обучающем наборе предикторов коллинеарность также практически снизилась. Исключение составила пара предикторов «anthills»-«forbs», для которой сохранилось небольшое превышение порогового значения коэффициента корреляции Спирмена ( $r = 0.71$ ) (Рис. 5.5.1, В). Это связано с интенсивным обследованием материковых лугов во время маршрутов. Поскольку оба предиктора являются очень важными для определения пригодности местообитаний бурого медведя, а полный набор их значений не выявил коллинеарности, нами было принято решение оставить их для дальнейшего моделирования.

Согласно сезонной значимости пищевых ресурсов для бурого медведя для весенней RSPF были отобраны переменные пространственного распределения осины, клюквы, сныти и лося. Для весеннего набора предикторов возникла коллинеарность между переменными «aegopodium» и «moose» ( $r = 0.71$ ), а также некоторая пограничная коллинеарность между переменными «aspen» и «aegopodium» ( $r = 0.70$ ) (Таблица 5.5.3). В то же время для обучающего набора выявленные взаимосвязи оказались более серьезными (Рис. 5.5.2).

Таблица 5.5.3 – Матрица корреляций Спирмена и результаты VIF-теста для 4 предикторов пищевых ресурсов для весенней RSPF-модели.

Предиктор	aspen	cranberry	aegopodium	moose	VIF
aspen	1				2.11
cranberry	-0.69	1			1.28
aegopodium	0.70	-0.61	1		2.69
moose	0.58	-0.58	<b>0.71</b>	1	2.13

*Примечание:* полужирным шрифтом выделены коэффициенты корреляции  $> 0.7$ .

Учитывая небольшой набор предикторов для весенней модели и важность всех из них для пригодности местообитаний бурого медведя в весенний период, нами было принято решение оставить переменные пространственного распределения сныти и лося. Их взаимосвязь еще больше подчеркивает важность разреженных смешанных лесов, окраин материковых лугов и долин рек для бурого медведя в течение весеннего периода.

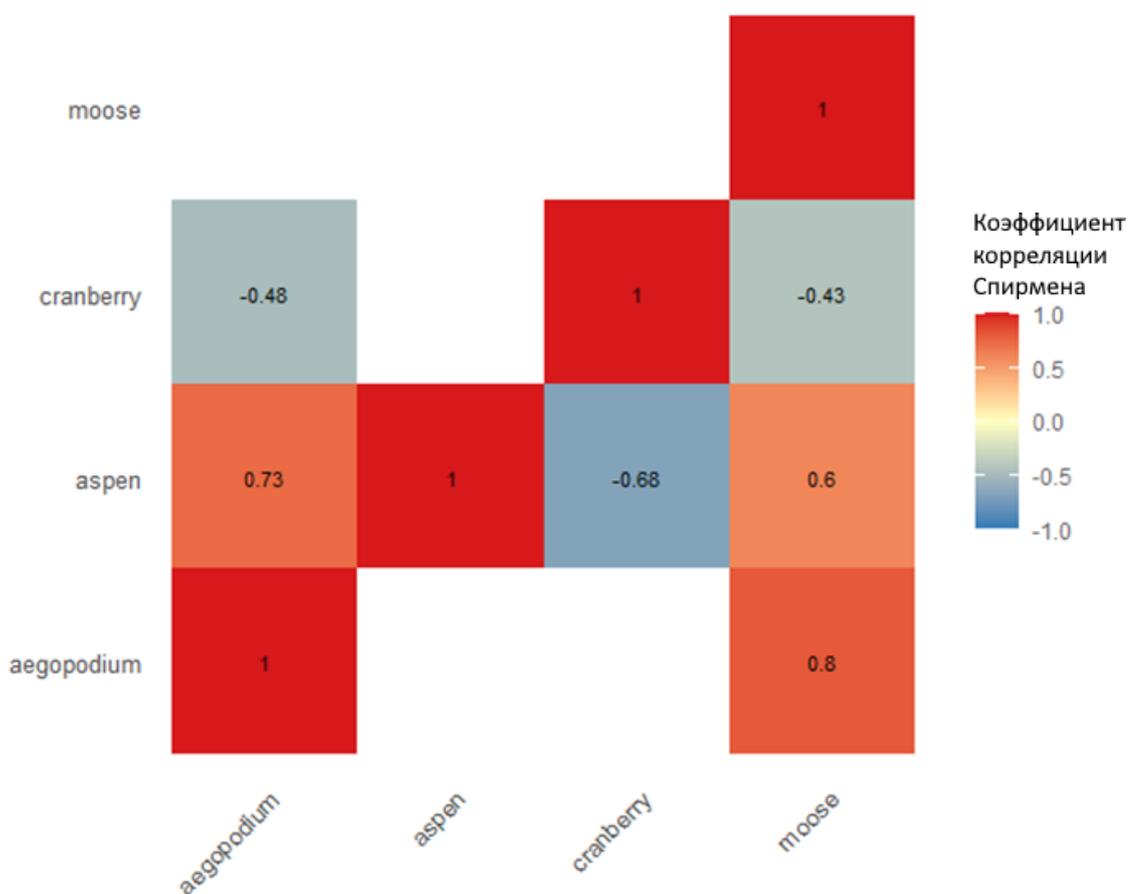


Рисунок 5.5.2 – Матрица коэффициентов корреляции Спирмена между значениями предикторов в области обучающей выборки (ограниченной пройденными маршрутами) для весеннего набора из 4 предикторов пищевых ресурсов.

Согласно сезонной значимости пищевых ресурсов для бурого медведя для летней RSPF были отобраны переменные пространственного распределения купольных гнезд муравьев, дудника, бутеня и черники. Для летнего набора предикторов возникла сильная коллинеарность между переменными «anthills» и «chaerophyllum» ( $r = 0.80$ ), а также «angelica» и «chaerophyllum» ( $r = 0.85$ ) (Таблица 5.5.4). Это связано с общими участками распространения бутеня и купольных гнезд муравьев по материковым лугам. При этом по окраинам этих лугов произрастает дудник, который в данном случае коррелирует с бутенем. По этой причине мы объединили оба вида травянистых растений и построили для них общую модель «ANSY+CHAR», по которой рассчитали предсказания и получили новый предиктор «angelica+chaerophyllum». После этого коллинеарность снизилась как для всей области предикторов (Таблица 5.5.5), так и для области обучающей выборки (Рис. 5.5.3).

Таблица 5.5.4 – Матрица корреляций Спирмена и результаты VIF-теста для 4 предикторов пищевых ресурсов для летней RSPF-модели.

Предиктор	anthills	angelica	chaerophyllum	bilberry	VIF
anthills	1				2.08
angelica	0.66	1			4.09
chaerophyllum	<b>0.80</b>	<b>0.85</b>	1		5.00
bilberry	-0.70	-0.58	-0.61	1	1.29

Примечание: полужирным шрифтом выделены коэффициенты корреляции > 0.7.

Таблица 5.5.5 – Матрица корреляций Спирмена и результаты VIF-теста для 3 предикторов пищевых ресурсов для летней RSPF-модели после объединения предикторов «angelica» и «chaerophyllum» в один.

Предиктор	anthills	angelica+chaerophyllum	bilberry	VIF
anthills	1			1.26
angelica+chaerophyllum	0.49	1		1.40
bilberry	-0.70	-0.34	1	1.19

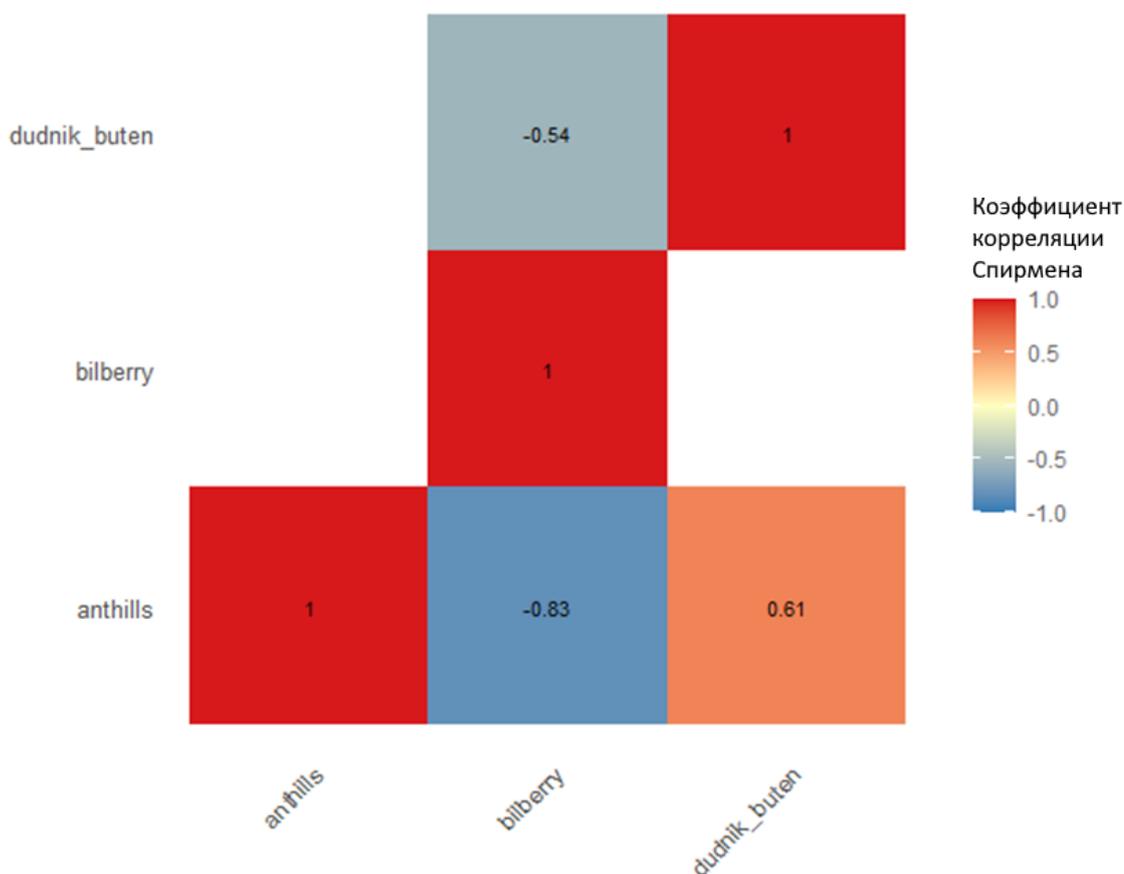


Рисунок 5.5.3 – Матрица коэффициентов корреляции Спирмена между значениями предикторов в области обучающей выборки (ограниченной пройденными маршрутами) для летнего набора из 3 предикторов пищевых ресурсов.

Для осенней RSPF были отобраны переменные пространственного распределения яблонь, черники, клюквы, сныти, лещины и рябины. Для этого набора предикторов возникла пограничная коллинеарность между переменными «aegopodium» и «hazel» ( $r = 0.70$ ) (Таблица 5.5.6). Это связано с общими участками распространения сныти и лещины в молодых вторичных лесах, разреженных смешанных лесах и на зарастающих вырубках. При этом для области обучающей выборки наблюдается уже другая пограничная коллинеарность – между переменными «apples» и «aegopodium» ( $r = 0.69$ ) (Рис. 5.5.4). В обоих случаях отмечены допустимые значения ( $\leq 0.7$ ), поэтому ни один предиктор не был исключен.

Таблица 5.5.6 – Матрица корреляций Спирмена и результаты VIF-теста для 4 предикторов пищевых ресурсов для осенней RSPF-модели.

Предиктор	apples	bilberry	cranberry	aegopodium	hazel	rowan	VIF
apples	1						1.68
bilberry	-0.55	1					1.50
cranberry	-0.28	0.07	1				1.44
aegopodium	0.61	-0.28	-0.63	1			2.30
hazel	0.40	-0.17	-0.83	0.70	1		2.65
rowan	0.20	0.35	-0.50	0.42	0.58	1	1.87

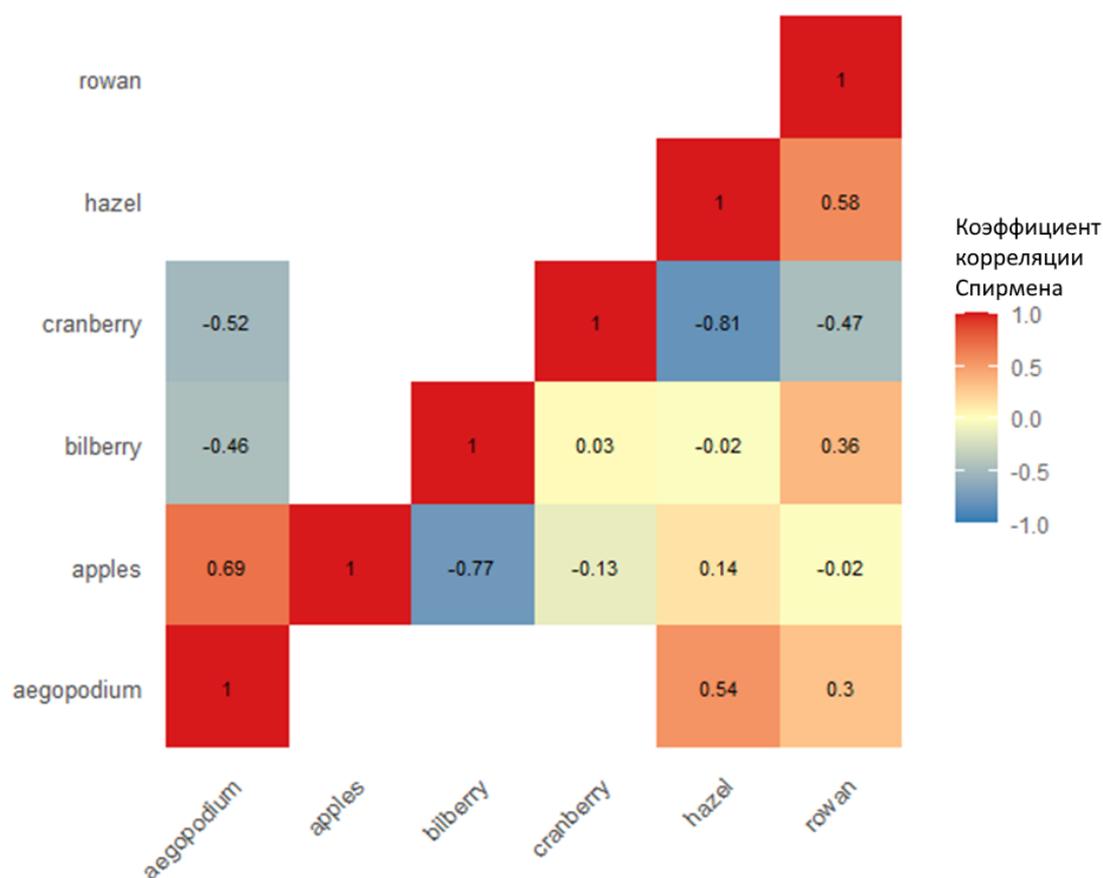


Рисунок 5.5.4 – Матрица коэффициентов корреляции Спирмена между значениями предикторов в области обучающей выборки для осеннего набора из 6 предикторов пищевых ресурсов.

## ГЛАВА 6. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРИГОДНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ БУРОГО МЕДВЕДЯ НА ОСНОВЕ ВЕРОЯТНОСТНОЙ ФУНКЦИИ ВЫБОРА РЕСУРСОВ

### 6.1. Оптимизация моделей

Среди построенных 1000 возможных моделей на основе различных наборов точек псевдо-неиспользования выбрана одна модель (рабочее название ME1\_tracks43k\_782, см. Приложение), которая обладала самыми высокими значениями оценок качества. Она включала в себя 6 основных предикторов (далее полная модель). Последующее упрощение модели позволило сократить число предикторов до пяти информационно значимых, в результате чего была получена сокращенная модель (Таблица 6.1.1).

Таблица 6.1.1 – Оптимизация общей модели по методу пошагового исключения переменных.

Полная модель				Сокращенная модель			
Переменная	AIC	LRT	p	Переменная	AIC	LRT	p
full	1653.3			full	1650.8		
anthills	1676.9	25.91	< 0.05	anthills	1674.9	26.04	< 0.05
forbs	1699.2	48.20	< 0.05	forbs	1708.0	59.22	< 0.05
bilberry	1687.8	36.84	< 0.05	bilberry	1685.3	36.47	< 0.05
cranberry	1679.5	28.49	< 0.05	cranberry	1678.4	29.54	< 0.05
hazel	1653.9	2.94	0.09	hazel	1650.9	2.08	0.07
rowan	1652.8	1.84	0.18				

Примечание: AIC – информационный критерий Акаике; LRT (Likelihood Ratio Test) – значение теста отношения правдоподобий; p – уровень значимости; full – модель со всеми предикторами. Обозначения предикторных переменных приведены в разделе 5.5.

Согласно тесту отношения правдоподобий (LRT) для полной модели статистически значимыми предикторами в фиксированной части оказались относительные вероятности присутствия растений сем. Ариасеae (переменная «forbs»), черники (переменная «bilberry»), клюквы (переменная «cranberry») и купольных гнезд муравьев (переменная «anthills»). Именно они вошли в состав сокращенной модели (Таблица 6.1.1). Пограничное положение занял предиктор лещины (переменная «hazel»), значение LRT которого совсем небольшое (2.94). В то же время его исключение приводило к незначительному увеличению AIC (с 1650.8 до 1650.9), что позволило оставить его в сокращенной модели. В итоге полная модель обладала AIC = 1653.3, тогда как сокращенная модель обладала AIC = 1650.8. Сокращенная модель значимо не отличалась от полной (ANOVA:  $\chi^2 = 1.87$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.39$ ), что свидетельствует о том, что она так же хорошо соответствует данным. Таким образом, сокращенная модель оказалась немного лучше, поэтому в дальнейшем мы принимаем ее в качестве общей модели RSPF.

Среди построенных 1000 возможных сезонных моделей на основе различных наборов точек псевдо-неиспользования были выбраны модели с самыми высокими значениями оценок

качества (для весеннего периода модель с рабочим названием MESP1\_tracks43k\_88; для летнего – MESU1\_tracks43k\_586; для осеннего – MEAU1\_tracks43k\_235). Весенняя модель включала в себя 4 основных предиктора. Дальнейшая оптимизация модели по пути ее упрощения не позволила сократить число предикторов, поэтому была оставлена исходная полная модель (Таблица 6.1.2). Летняя модель включала в себя 3 основных предиктора и также не требовала сокращения. Полная осенняя модель включала в себя 6 основных предикторов и нуждалась в дальнейшей оптимизации.

Таблица 6.1.2 – Оптимизация сезонных моделей по методу пошагового исключения переменных.

Полная весенняя модель			
Переменная	AIC	LRT	p
full	624.97		
aspen	644.57	21.60	< 0.05
cranberry	641.16	18.19	< 0.05
aegopodium	666.14	43.17	< 0.05
moose	625.14	2.16	0.14
Полная летняя модель			
full	575.29		
anthills	599.57	26.28	< 0.05
angelica+chaerophyllum	597.22	23.93	< 0.05
bilberry	596.59	23.30	< 0.05
Полная осенняя модель			
full	457.62		
apples	473.72	18.10	< 0.05
bilberry	455.68	0.06	0.81
cranberry	472.16	16.54	< 0.05
aegopodium	455.67	0.05	0.83
hazel	463.76	8.14	< 0.05
rowan	455.72	0.10	0.75

Примечание: AIC – информационный критерий Акаике; LRT (Likelihood Ratio Test) – значение теста отношения правдоподобий; p – уровень значимости, full – модель со всеми предикторами; предикторы см. в разделе 5.5.

Согласно LR-тесту для весенней модели наиболее значимыми предикторами оказались вероятности присутствия растений сныти (переменная «aegopodium»), осины (переменная «aspen») и клюквы (переменная «cranberry»). Предиктор относительной вероятности присутствия лося (переменная «moose») обладал самой низкой и незначимой оценкой LRT, но при его исключении значение AIC незначительно увеличивалось (с 624.97 до 625.14), что также позволило нам оставить его в модели. Для летней модели были значимы все три предиктора с небольшой разницей значений LRT. Самой важной была переменная «anthills», затем «angelica+chaerophyllum» и «bilberry» (Таблица 6.1.2). Таким образом, для весенней и летней

RSPF оптимальными оказались полные модели. Для осенней модели наблюдалось четкое разделение между значимыми и незначимыми предикторами. Так, согласно LR-тесту и AIC, переменные «bilberry», «aegopodium» и «rowan» делали модель только хуже (Таблица 6.1.2). В связи с этим в рамках оптимизации модели эти переменные были исключены. В результате в осенней RSPF остались переменные «apples», «cranberry» и «hazel», а итоговое значение AIC составило 451.78, что меньше чем у исходной полной модели (AIC = 457.62). При этом сокращенная модель достоверно не отличалась от полной (ANOVA:  $\chi^2 = 0.16$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.98$ ), что свидетельствует о том, что она так же хорошо соответствует данным. В дальнейшем мы будем рассматривать для осеннего периода именно эту сокращенную модель.

## 6.2. Диагностика моделей

Для построенных моделей не наблюдалась остаточная коллинеарность между предикторами (Таблицы 6.2.1, 6.2.2, 6.2.3, 6.2.4). Практически для всех предикторов значения  $VIF < 2$ , что также это подтверждает. Пограничное значение наблюдалось только для переменной «aegopodium» в весенней модели ( $VIF = 2.04$ ).

Таблица 6.2.1 – Остаточная коллинеарность между предикторами общей модели.

Общая модель						
Переменная	интерсепт	anthills	forbs	bilberry	cranberry	VIF
anthills	-0.02					1.45
forbs	-0.02	-0.52				1.78
bilberry	-0.08	0.02	0.27			1.32
cranberry	-0.06	-0.02	0.09	0.24		1.07
hazel	-0.05	0.34	-0.39	0.22	0.07	1.38

Таблица 6.2.2 – Остаточная коллинеарность между предикторами полной весенней модели.

Весенняя модель					
Переменная	интерсепт	aspen	cranberry	aegopodium	VIF
aspen	-0.27				1.51
cranberry	-0.30	0.22			1.17
aegopodium	0.17	-0.29	0.09		2.04
moose	-0.38	-0.18	0.06	-0.56	1.91

Таблица 6.2.3 – Остаточная коллинеарность между предикторами полной летней модели.

Летняя модель				
Переменная	интерсепт	anthills	angelica+chaerophyllum	VIF
anthills	-0.03			1.06
angelica+chaerophyllum	-0.11	-0.20		1.21
bilberry	-0.10	0.07	0.36	1.18

Таблица 6.2.4 – Остаточная коллинеарность между предикторами полной осенней модели.

Полная осенняя модель							
Переменная	интерсепт	apples	bilberry	cranberry	aegopodium	hazel	VIF
apples	-0.05						1.40
bilberry	-0.09	0.12					1.42
cranberry	-0.17	0.06	0.13				1.26
aegopodium	-0.05	-0.50	< 0.01	0.11			1.77
hazel	-0.06	0.32	0.41	0.02	-0.49		1.81
rowan	-0.18	0.01	-0.32	0.35	0.10	-0.34	1.46

Ни для одной модели не наблюдался выраженный криволинейный паттерн связи между стандартизованными пирсоновскими остатками и предсказанными значениями, что говорит о том, что требование к линейности связи моделей соблюдено. Некоторая допустимая нелинейность была выявлена только для весенней RSPF-модели (Рис. 6.2.1).

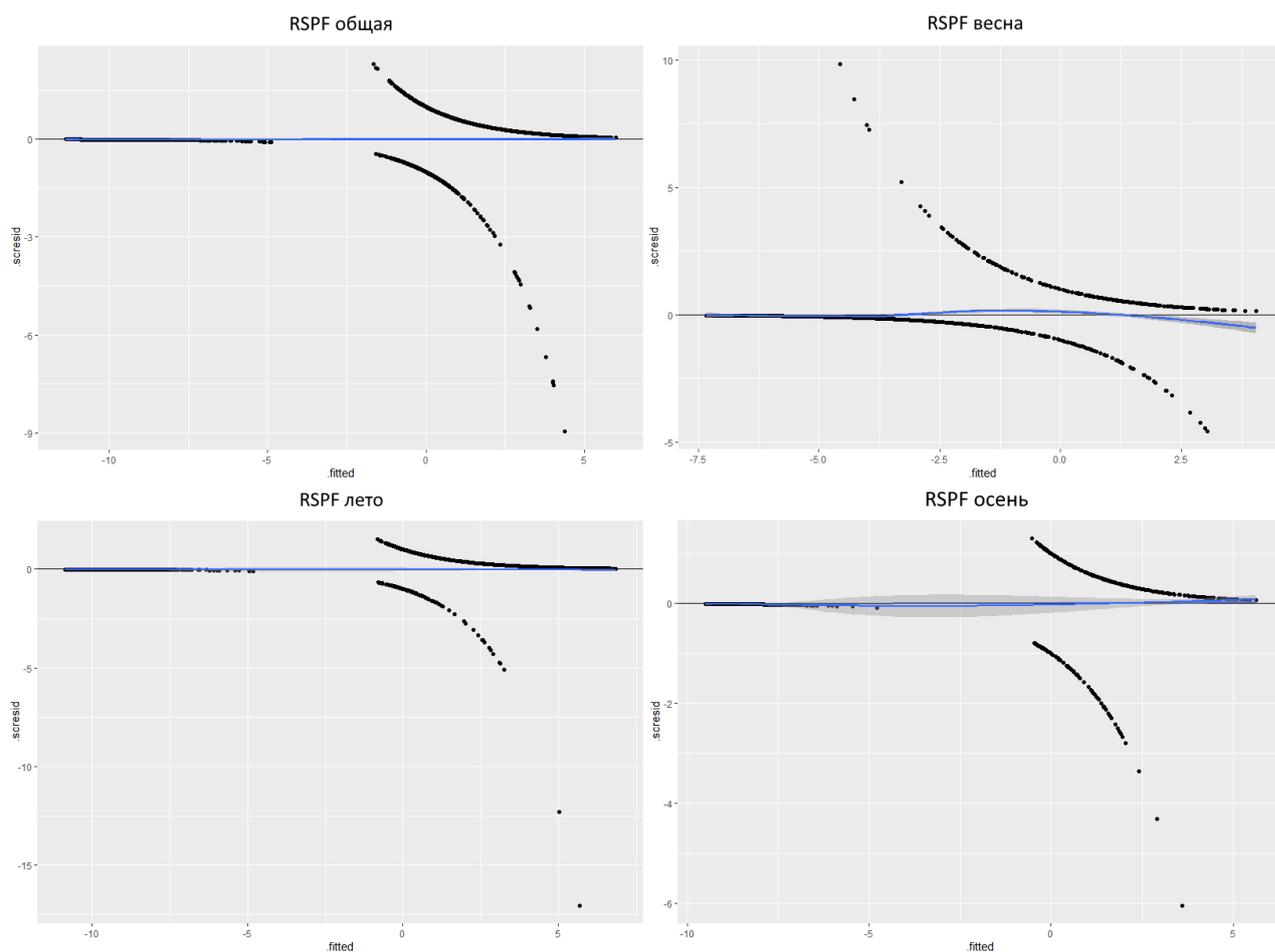


Рисунок 6.2.1 – График стандартизованных пирсоновских остатков (по оси ординат) от предсказанных значений (по оси абсцисс) с наложенной на него сглаживающей функцией, подобранной методом «loess» для RSPF-моделей.

Как известно, важное свойство биномиального распределения – это зависимость между математическим ожиданием и дисперсией. Это означает, что в распределении остатков не должно наблюдаться сверхдисперсии. Все модели успешно прошли проверки на сверхдисперсию. Для общей модели  $\chi^2 = 1701.38$ , ratio = 0.14, p = 1. Для весенней модели  $\chi^2 = 905.60$ , ratio = 0.36, p = 1. Для летней модели  $\chi^2 = 970.97$ , ratio = 0.14, p = 1. Для осенней модели  $\chi^2 = 398.83$ , ratio = 0.10, p = 1. Исходя из этого, можно заключить, что отношение мат. ожидания и дисперсии не выходят за пределы предсказанного  $\chi^2$ -распределения.

Индексы I Морана по остаткам составили 0.002 при p = 0.34 для общей модели; 0.01 при p = 0.23 для весенней модели; 0.004 при p = 0.46 для летней модели; и 0.009 при p = 0.11 для осенней модели. Помимо значений индекса Морана оценку степени пространственной автокорреляции удобно проводить по характеру кривой на коррелограмме (Рис. 6.2.2). В качестве примера на рисунке 6.2.2 показаны кривые для трех наборов данных: сырых входных данных без учета группирующей переменной, стандартизированных пирсоновских остатков для полной общей модели, стандартизированных пирсоновских остатков для сокращенной общей модели.

На коррелограммах видно, что в первом случае (Рис. 6.2.2, A) наблюдается существенная пространственная автокорреляция точек использования, особенно в пределах ближайших 5 км. Использование таких точек при построении модели (например, простой GLM) привело бы к искаженным результатам, в первую очередь при оценке ее параметров. Для обеих смешанных моделей пространственная автокорреляция практически полностью исчезла, в первую очередь благодаря использованию группирующей переменной «clusters» в качестве случайного эффекта (Рис. 6.2.2, B, C). Таким образом, обе общие модели не содержат в себе влияния пространственной автокорреляции в остатках. Это также доказывает, что именно различный пространственный сэмплинг-дизайн (т.е. различные усилия на поиск и сбор геоданных) способен вносить значительные искажения в результаты модели. Большинство исследований с применением полевого сбора геоданных не учитывает это обстоятельство, что приводит к нарушению допущения о независимости наблюдений.

На рисунке 6.2.3 показаны кривые для трех сезонных моделей. Как видно, для всех трех моделей (особенно летней и осенней) наблюдаются невысокая автокорреляция в остатках на небольших расстояниях, но затем она быстро пропадает. В целом, можно заключить, что все сезонные модели не содержат в себе значительного влияния пространственной автокорреляции в остатках. Подобное поведение летней и осенней модели, по всей видимости, связано с очень локальной концентрацией некоторых точек использования (например, на материковых лугах и заброшенных деревьях).

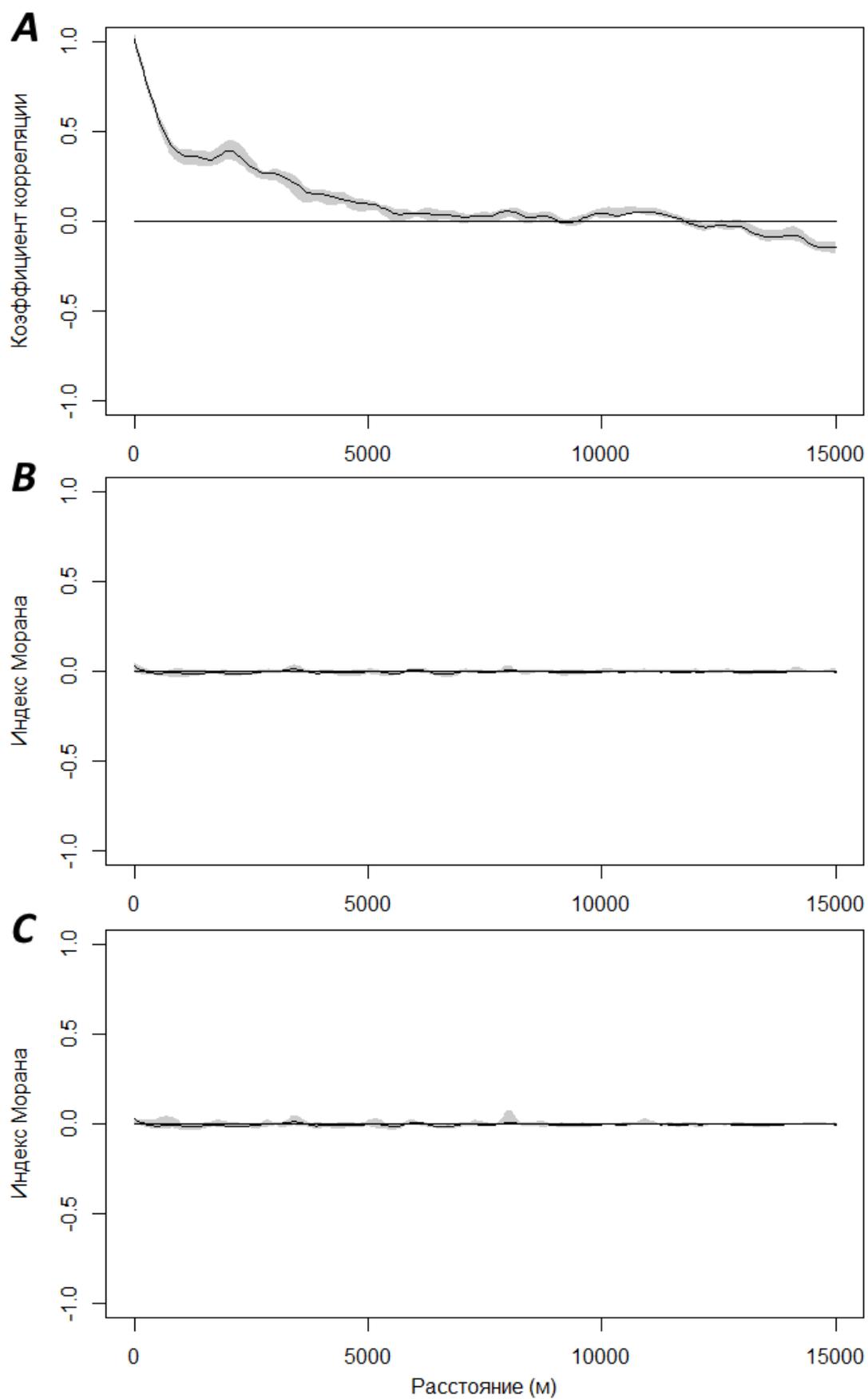


Рисунок 6.2.2 – Коррелограммы с 95% доверительными интервалами, построенными методом бутстрапа с 1000 перестановками. *A* – сырые данные; *B* – полная общая RSPF-модель; *C* – сокращенная общая RSPF-модель.

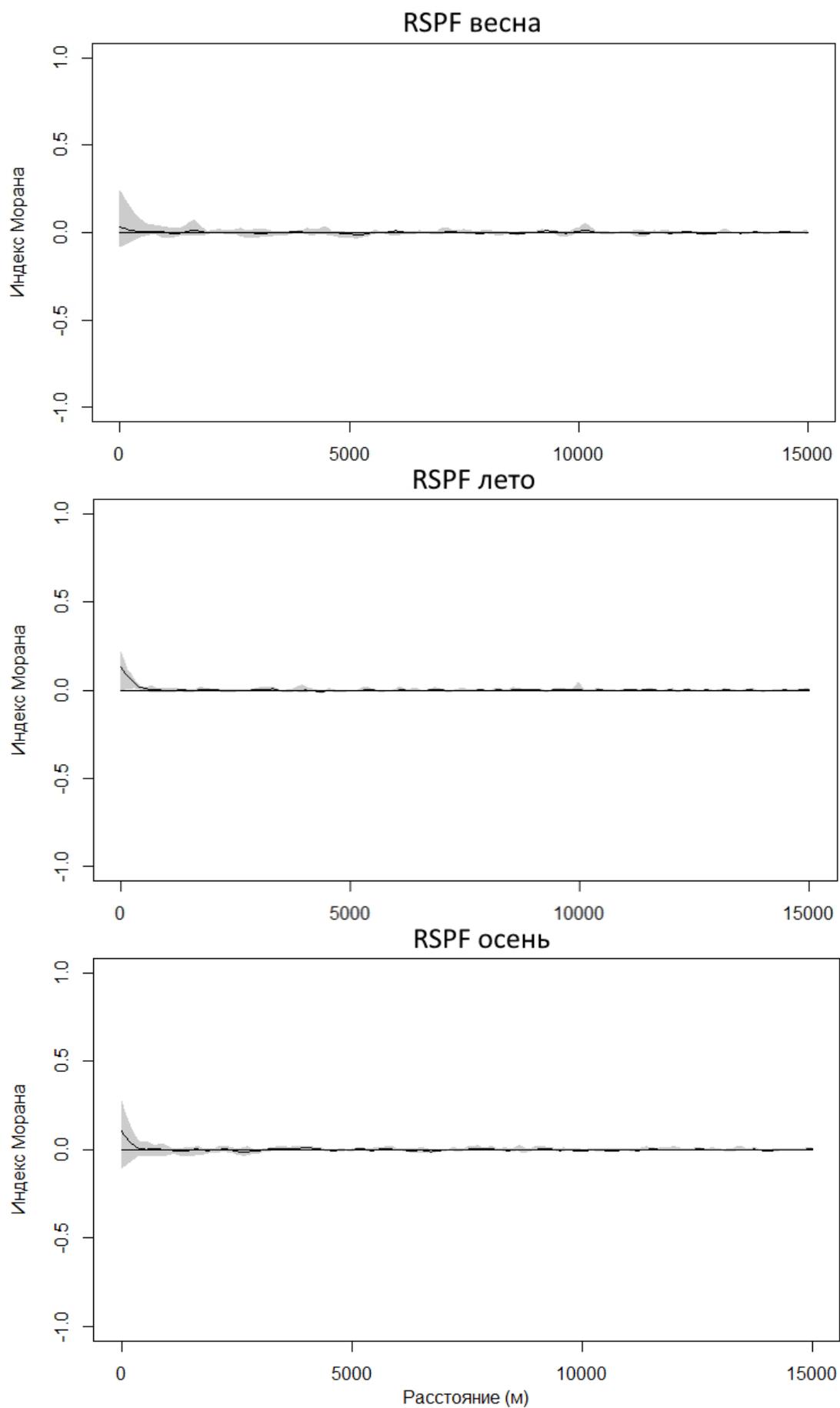


Рисунок 6.2.3 – Коррелограммы с 95% доверительными интервалами, построенными методом бутстрепа с 1000 перестановками, для трех сезонных RSPF-моделей.

### 6.3. Оценка качества моделей

Основные меры оценки качества всех моделей представлены в таблице 6.3.1. Общая модель обладала достаточно низкими оценками качества по отношению к другим моделям. Так, она объясняла меньше всего девиансы – только 69% ( $\text{ExpD}=0.69$ ). Тем не менее, это достаточно высокий показатель, который говорит о хорошей информационной значимости модели. В этом отношении осенняя модель оказалась лучше всего: она объясняла 96% девиансы, т.е. практически полностью объясняла данные. Доли объясненной девиансы весенней и летней моделей меньше – 79 и 78% соответственно. Во всех моделях практически полностью отсутствует пространственная корреляция, о чем также свидетельствуют низкие значения индексов Морана I. Косвенным образом это подтверждают высокие значения коэффициента внутриклассовой корреляции (ICC). У всех моделей они оказались практически на одном уровне.

Таблица 6.3.1 – Основные меры оценки качества RSPF-моделей.

№	Модель	ExpD	Индекс Морана	ICC	Карра	TSS	$r_{pb}$	AUC
1	Общая	0.69	< 0.01	0.79	0.51	0.52	0.54	0.82
2	Весенняя	0.79	0.01	0.83	0.54	0.62	0.47	0.86
3	Летняя	0.78	< 0.01	0.82	0.57	0.56	0.50	0.84
4	Осенняя	0.96	< 0.01	0.77	0.52	0.59	0.48	0.86

Примечание: ExpD – доля объясненной девиансы; ICC – коэффициент внутриклассовой корреляции; TSS – True Skill Statistic;  $r_{pb}$  – коэффициент точечной бисериальной корреляции; AUC – Area Under the Curve (площадь под графиком ROC-кривой).

С точки зрения дискриминирующей способности (оценки Карра, TSS,  $r_{pb}$  и AUC) общая модель также оказалась хуже сезонных. У нее самые низкие значения Карра и TSS, которые, в то же время, можно рассматривать как достаточно хорошие ( $0.4 < \text{Карра} < 0.75$ ). У сезонных моделей эти показатели еще выше. Максимальное значение Карра оказалось у летней модели (0.57), а TSS у весенней (0.62). В то же время у общей модели оказался максимальный коэффициент бисериальной корреляции ( $r_{pb} = 0.54$ ). Значения AUC для всех моделей различались не сильно. Максимальные показатели отмечены для весенней и осенней моделей (0.86), а минимальный – для общей (0.82). Необходимо учитывать, что все оценки получены на основе полностью независимых тестовых данных, поэтому полученные значения не такие высокие. С другой стороны, это еще больше усиливает надежность результатов. Далее отдельно представлены оценки качества моделей с точки зрения их калибровки и дискриминации.

### 6.3.1. Оценка качества калибровки

Самый простой способ оценить качество калибровки моделей – это проанализировать их калибровочные графики (calibration plots) (Рис. 6.3.1, 6.3.2), т.е. соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми значениями по модели. На точечных калибровочных графиках показаны доли наблюдаемых и ожидаемых использований каждого  $k$ -класса вероятностей использований ( $k = 10$ ), в которые были сгруппированы наблюдения (Рис. 6.3.1). Точки, лежащие на диагонали, соответствуют о превосходном качестве калибровки. На графике общей модели все точки лежат выше диагональной прямой, т.е. она склонна недооценивать наблюдаемые использования и занижать предсказания. На графиках сезонных моделей, наоборот, все точки лежат ниже кривой, что говорит о переоценке предсказаний использования. Тем не менее, точки общей модели ближе всех расположены к диагональной прямой, что свидетельствует в целом о хорошем качестве ее калибровки. Тем не менее, из-за отсутствия какой-либо линии тренда сложно оценить сам характер калибровочной кривой.

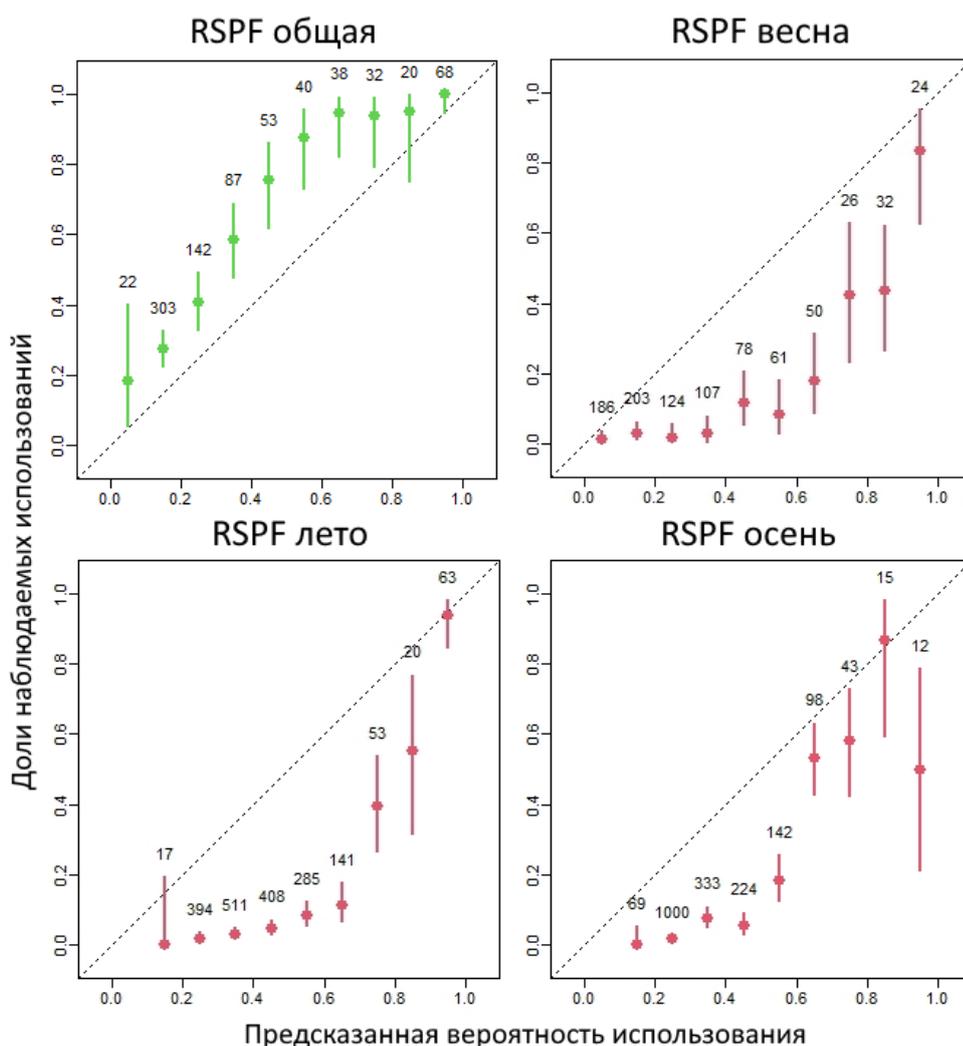


Рисунок 6.3.1 – Точечные калибровочные графики, построенные по равным интервалам ( $k = 10$ ).

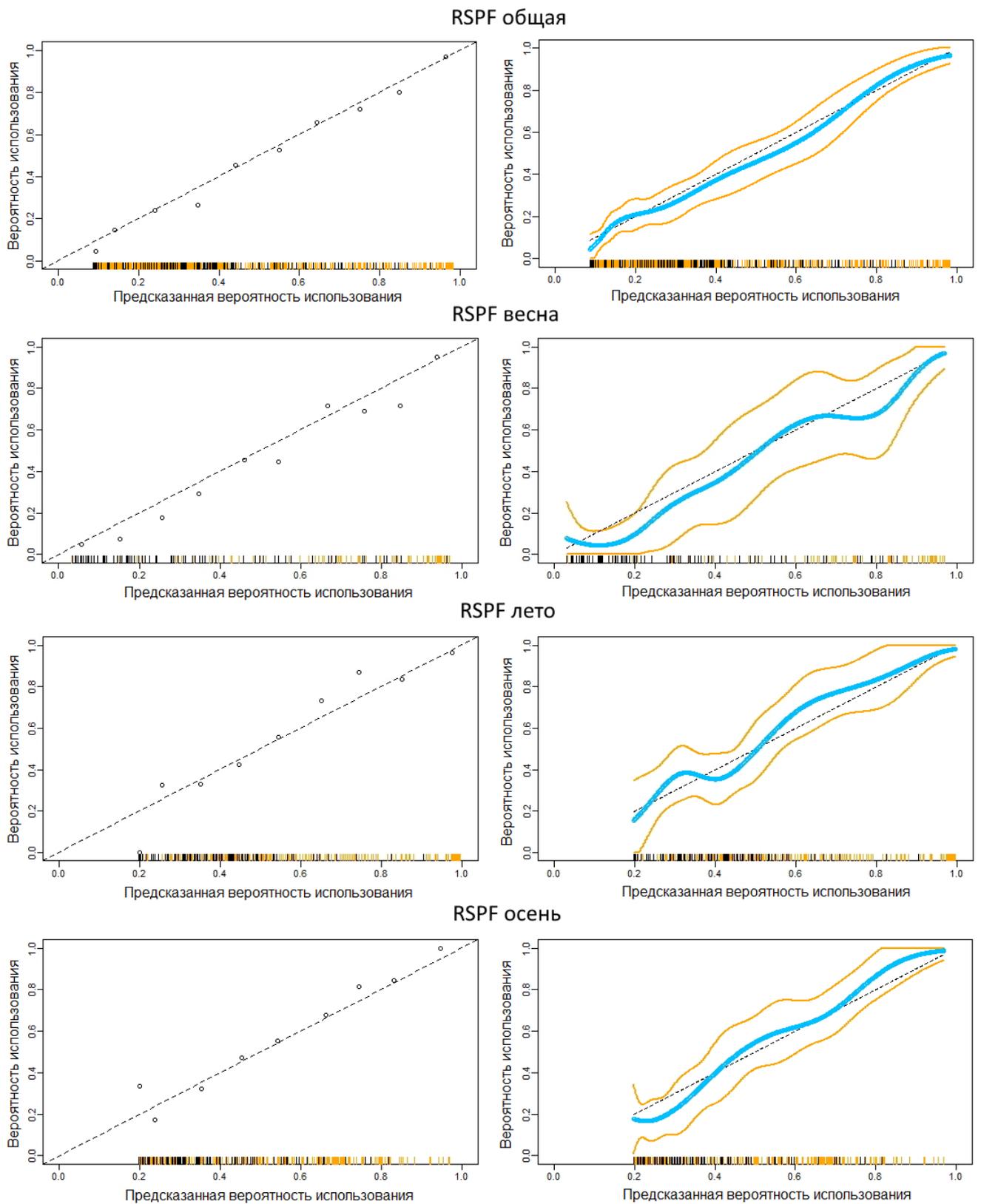


Рисунок 6.3.2 – РАС-плоты, построенные на основе случайных симуляций точек использования/псевдо-использования, где слева представлены калибровочные графики по равным интервалам, справа – калибровочные кривые на основе сглаживающей функции с доверительными интервалами.

В случае построения РАС-плотов и калибровочной кривой общая модель также демонстрирует лучшее качество калибровки. Ее кривая практически полностью лежит на диагональной прямой (линии на которой предсказания и наблюдения статистически идентичны), а сама диагональ находится в пределах доверительных интервалов. Поведение калибровочных кривых сезонных моделей выглядит несколько хуже – они показывают более криволинейный паттерн и широкие доверительные интервалы. Тем не менее, среди них лучшим образом оказалась откалибрована осенняя модель (Рис. 6.3.2). В целом, следует признать, что калибровка сезонных моделей оказалась недостаточно хороша, и они склонны переоценивать предсказания. При этом калибровка общей модели оказалась хорошей.

### **6.3.2. Оценка качества дискриминации**

Как уже было отмечено ранее, оценка дискриминирующей способности модели предполагает сравнение непрерывных предсказаний с бинарными наблюдениями с точки зрения самих предсказаний, поэтому они должны быть переведены в бинарное состояние. Из-за этого оценки дискриминации основаны на пороговых значениях (threshold values). Для начала рассмотрим самые основные оценки полученных моделей (РСС, чувствительность, специфичность и Карра) в зависимости от изменений порогового значения от 0 до 1 с шагом 0.1 (Таблица 6.3.2).

Лучшие оценки РСС и Карра, а также наилучшее соотношение чувствительности и специфичности для общей модели получены для порога 0.3 (Таблица 6.3.2; лучшие пороги выделены полужирным шрифтом). Для более точных оценок нами дополнительно использовано значение порога с точностью до 0.01. В этом случае максимальные значения Карра (0.51) и РСС (0.75) достигнуты при пороге 0.33. Лучшие оценки РСС и Карра, а также оптимальное соотношение чувствительности и специфичности для весенней и летней моделей получены для порога 0.7, а для осенней модели – для порога 0.6 (Таблица 6.3.2). В случае уточнения порога до 0.01 для весенней модели максимальные значения Карра (0.54) и РСС (0.92) достигнуты при пороге 0.68. Для летней модели максимальные значения Карра (0.57) и РСС (0.94) достигнуты при пороге 0.72; для осенней модели максимальные значения Карра (0.52) и РСС (0.93) достигнуты при пороге 0.63. Таким образом, именно эти пороговые значения целесообразно использовать при дальнейшей классификации карт непрерывных предсказаний с целью построения бинарных карт использования/неиспользования пищевых ресурсов и общей оценки пригодности местообитаний. В этом случае достигается оптимальное соотношение правильно предсказанных использований и правильно предсказанных псевдо-неиспользований наряду с самыми большими значениями оценки Карра.

Таблица 6.3.2 – Оценки качества дискриминации RSPF-моделей для 11 пороговых значений.

Порог	РСС	Чувствительность	Специфичность	Карра
Общая модель				
0	0.53	1	0	0
0.1	0.54	0.99	0.05	0.04
0.2	0.71	0.79	0.62	0.42
<b>0.3</b>	<b>0.75</b>	<b>0.66</b>	<b>0.85</b>	<b>0.50</b>
0.4	0.73	0.54	0.94	0.47
0.5	0.69	0.44	0.97	0.40
0.6	0.66	0.36	0.99	0.34
0.7	0.61	0.28	0.99	0.26
0.8	0.58	0.21	1	0.19
0.9	0.56	0.16	1	0.15
1	0.47	0	1	0
Весенняя модель				
0	0.09	1	0	0
0.1	0.30	0.98	0.23	0.05
0.2	0.51	0.90	0.47	0.11
0.3	0.64	0.88	0.62	0.19
0.4	0.76	0.84	0.75	0.29
0.5	0.82	0.73	0.83	0.35
0.6	0.88	0.67	0.90	0.44
<b>0.7</b>	<b>0.92</b>	<b>0.56</b>	<b>0.95</b>	<b>0.51</b>
0.8	0.92	0.42	0.97	0.46
0.9	0.93	0.25	1	0.35
1	0.91	0	1	0
Летняя модель				
0	0.09	1	0	0
0.1	0.09	1	0	0
0.2	0.10	1	0.01	0.02
0.3	0.30	0.96	0.23	0.04
0.4	0.55	0.87	0.52	0.13
0.5	0.75	0.76	0.75	0.25
0.6	0.88	0.62	0.90	0.41
<b>0.7</b>	<b>0.93</b>	<b>0.53</b>	<b>0.97</b>	<b>0.56</b>
0.8	0.94	0.41	0.99	0.52
0.9	0.94	0.34	1	0.48
1	0.91	0	1	0
Осенняя модель				
0	0.09	1	0	0
0.1	0.09	1	0	0
0.2	0.13	1	0.04	0.01
0.3	0.63	0.90	0.60	0.18
0.4	0.77	0.76	0.77	0.28
0.5	0.88	0.69	0.89	0.44
<b>0.6</b>	<b>0.92</b>	<b>0.55</b>	<b>0.96</b>	<b>0.52</b>
0.7	0.92	0.25	0.99	0.32
0.8	0.91	0.11	1	0.17
0.9	0.91	0.03	1	0.05
1	0.91	0	1	0

Для выбранных порогов рассчитаны основные оценки качества моделей, представленные в таблице 6.3.3. Оценка доли правильных предсказаний использований и неиспользований (CCF) для общей модели была достаточно высокой (0.75), а для сезонных моделей эти значения были еще больше (0.92–0.94). Максимальное значение CCF отмечено для летней модели (0.94). Отношения ошибочной классификации (MR), наоборот, указывают на небольшую долю ошибочных предсказаний использований и неиспользований для общей (0.25) и сезонных моделей (0.06–0.08) (Таблица 6.3.3).

Таблица 6.3.3 – Комплексная оценка качества RSPF-моделей при установленных пороговых значениях: 0.33 для общей, 0.68 для весенней, 0.72 для летней и 0.63 для осенней моделей.

Оценочный показатель	Общая	Весна	Лето	Осень
Доля правильных предсказаний использований и неиспользований (Correct classification rate, CCF)	0.75	0.92	0.94	0.93
Отношение ошибочной классификации (Misclassification rate, MR)	0.25	0.08	0.06	0.07
Чувствительность (Sensitivity, SE)	0.63	0.62	0.51	0.51
Специфичность (Specificity, SP)	0.89	0.95	0.98	0.97
Доля ложных использований (False absence rate, FAR)	0.37	0.38	0.49	0.49
Доля ложных неиспользований (False presence rate, FPR)	0.12	0.05	0.02	0.03
Отношение шансов (Odds ratio, OR)	13.16	30.25	53.99	32.95
Карра	0.51	0.54	0.57	0.52

Оценки чувствительности (SE) для общей и весенней модели оказались лучше всего. Они правильно распознают 62–63% независимых точек использования, в то время как летняя и осенняя модель – только 51%. На это же указывают соответствующие значения FAR (т.е. доли неправильно предсказанных точек использования или 1-SE). В то же время все модели обладают высокой специфичностью (SP) и с большим успехом распознают тестовые точки неиспользования (Таблица 6.3.3). С этим же связаны и небольшие значения FPR (т.е. доли неправильно предсказанных точек неиспользования или 1-SP). Максимальные оценки SP отмечены для летней модели (0.98). Иными словами, летняя модель лучше всех предсказывает неиспользования, но хуже предсказывает использования. Поскольку неиспользования генерировались случайным образом (хоть и по заданному правилу) и их число в 10 раз больше, их распознавание далось модели легче, чем обнаружение реальных использований. Именно поэтому у летней модели такое высокое значение CCF и отношение шансов (OR = 53.99) (Таблица 6.3.3). Отношение шансов показывает отношение произведений всех положительных предсказаний (TP\*TA) к произведению всех отрицательных (FP\*FA). Чем оно больше, тем в модели в целом больше положительных предсказаний.

Вариация двух генеральных оценок качества моделей (Карра и TSS) в зависимости от пороговых значений представлена в графической форме (Рис. 6.3.3). На этом рисунке наглядно видно, при каких порогах достигаются максимальные значения для всех моделей в отдельности.

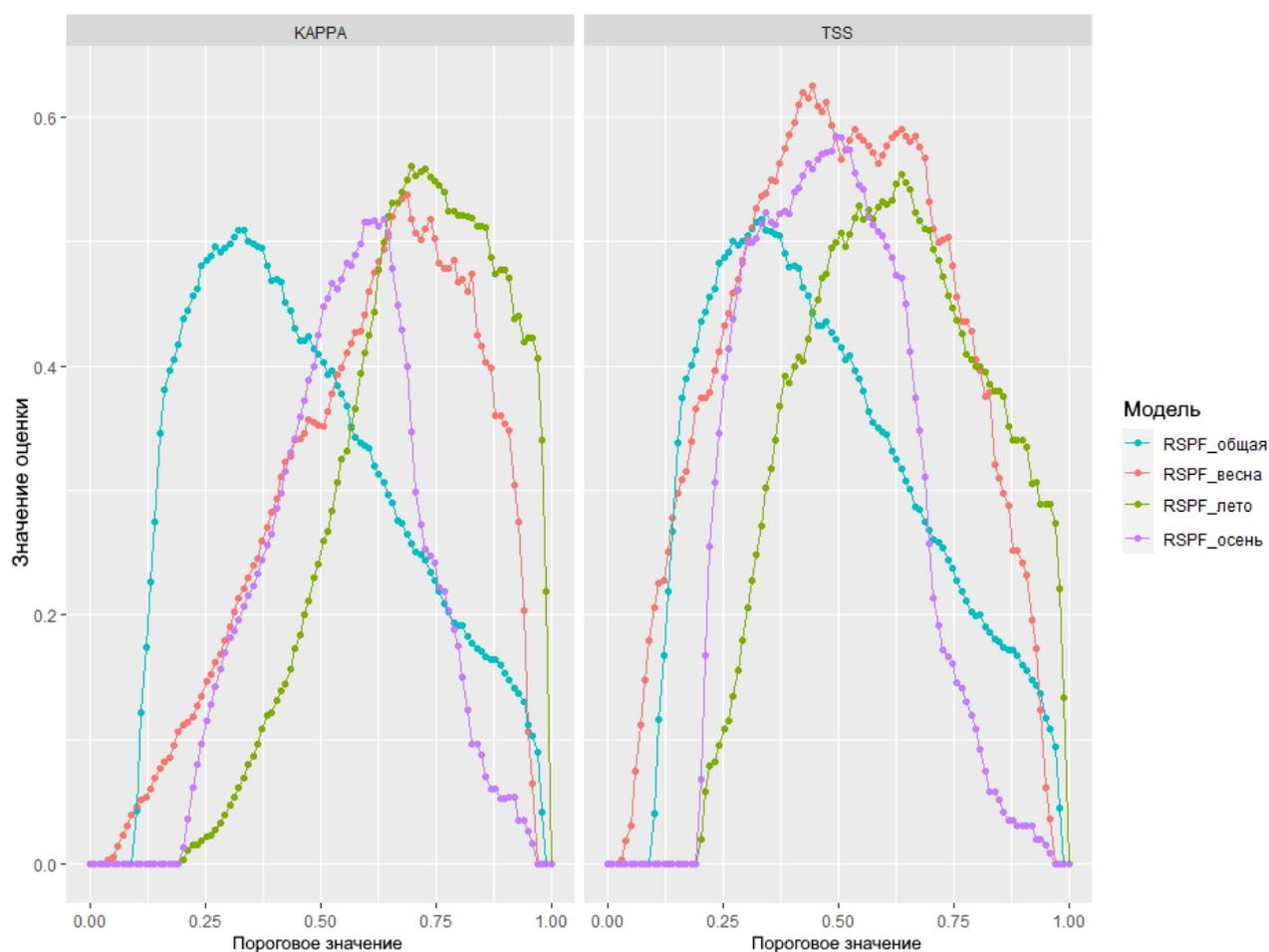


Рисунок 6.3.3 – Графики изменений оценок качества (Карра и TSS) RSPF-моделей (общей и сезонных) в зависимости от выбора пороговых значений.

В самой сути обоих показателей Карра и TSS лежит информация оценки ошибок оmissии и комиссии, т.е. умения модели правильно предсказывать как использования (присутствия), так и неиспользования (отсутствия). В связи с этим, важно оценить вариацию Карра в зависимости от порогового значения вместе с чувствительностью (т.е. доли правильно распознанных использований) и специфичностью (т.е. доли правильно распознанных псевдо-неиспользований) с помощью графика пороговых ошибок (Рис. 6.3.4). Из графиков видно, что баланс между чувствительностью и специфичностью (точка пересечения их графиков) не соответствует максимальным значениям Карра. Так, для общей модели пороговые значения для них довольно близки, при этом порог, при котором максимизируются как специфичность, так и чувствительность, ниже порога, при котором максимизируется Карра. При этом для сезонных моделей расстояния между этими порогами значительно больше.

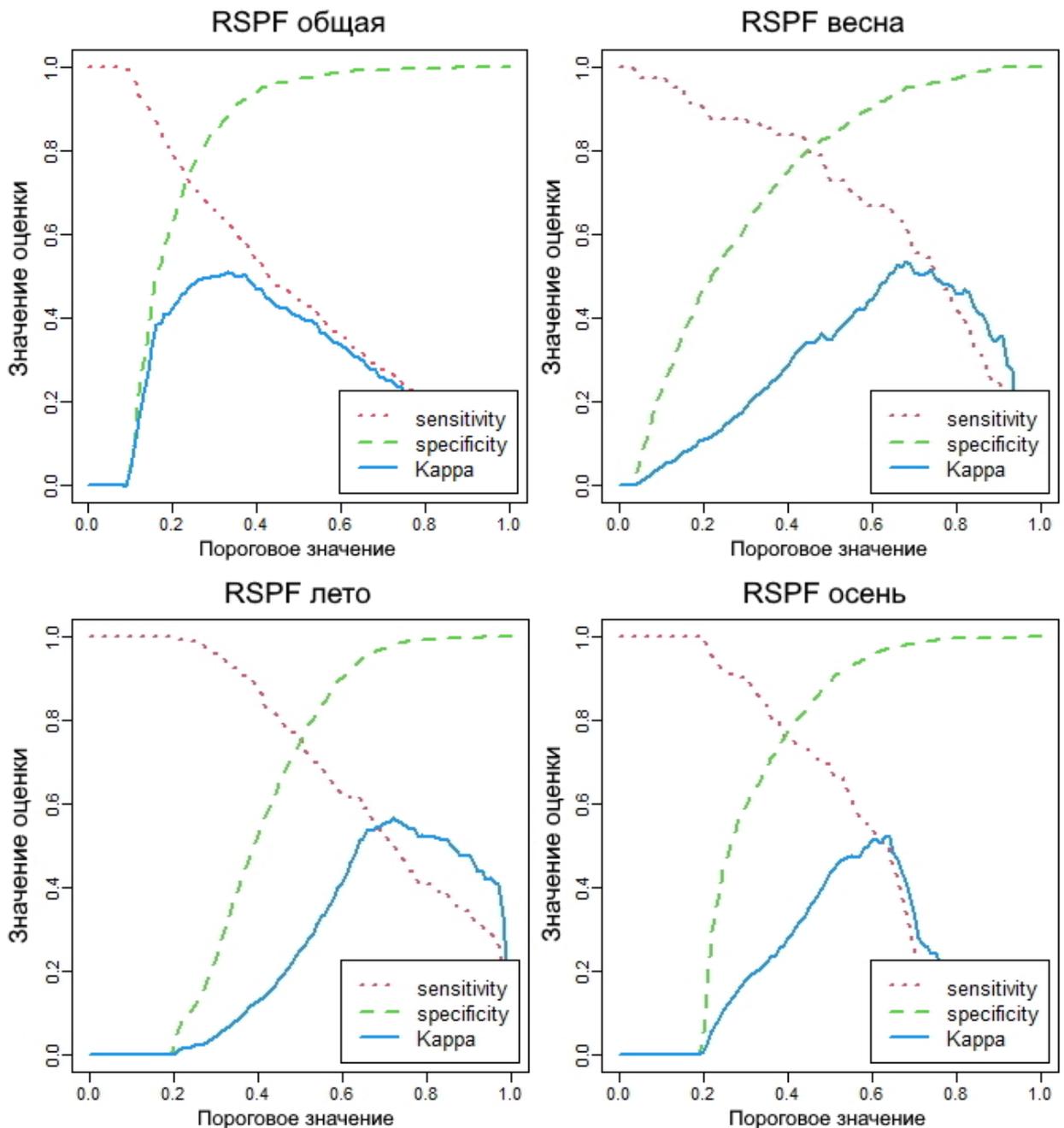


Рисунок 6.3.4 – Графики пороговых ошибок для RSPF-моделей, отражающие зависимости оценок Кappa, чувствительности (sensitivity) и специфичности (specificity) от порогового значения.

Еще одной порог-независимой оценкой дискриминации модели, которая не использует порог, при котором максимизируется значение выбранного показателя, а объединяет все значения по всем порогам в единую метрику и выражает ее графически, является график ROC-кривой и ее метрика AUC (Рис. 6.3.5). Как видно из графика ROC-кривой все модели обладают хорошим качеством дискриминации ( $0.8 < AUC < 0.9$ ). При этом общая модель обладает немного худшей оценкой ( $AUC = 0.82$ ) по сравнению с сезонными моделями ( $AUC = 0.84-0.86$ ).

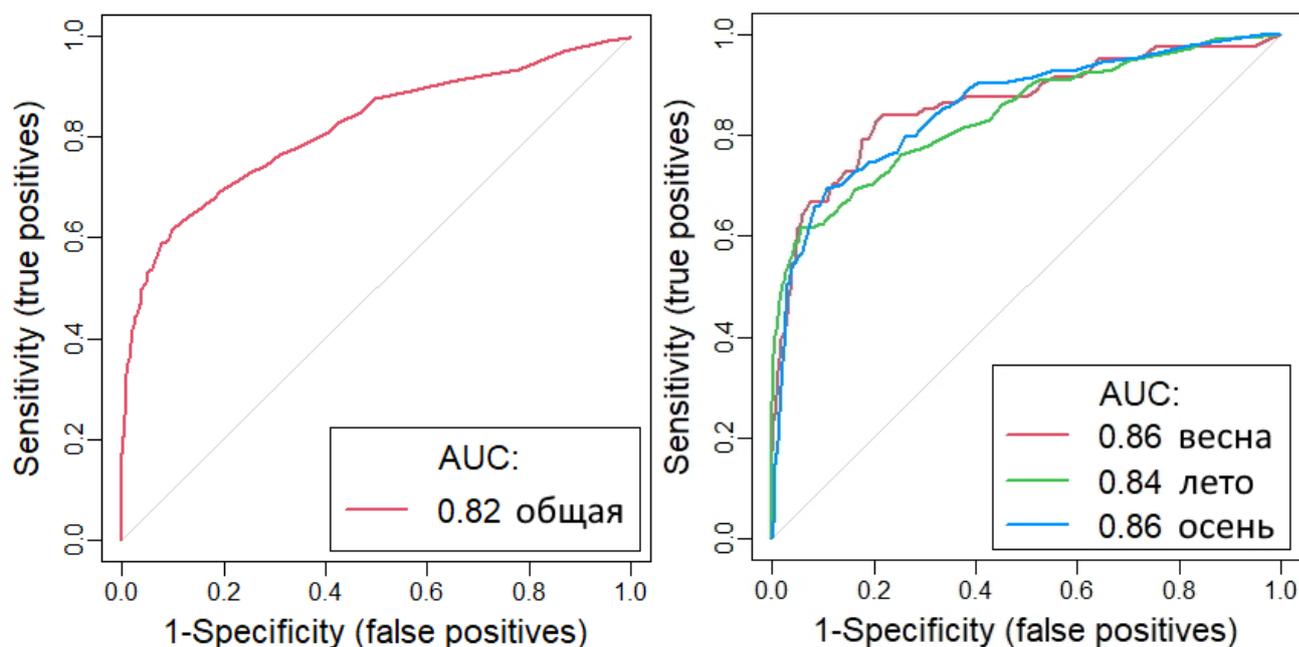


Рисунок 6.3.5 – Графики ROC-кривой для общей и сезонных RSPF-моделей.

В заключении, в качестве примера, приведем оценку коэффициенту точечной бисериальной корреляции. В нашем случае эта оценка не является надежным показателем, поскольку, во-первых, число точек использования в 10 раз меньше числа точек псевдо-неиспользования, а во-вторых, нарушается требование о нормальности распределения предсказаний (Рис. 6.3.6). Тем не менее, значения этого коэффициента ( $r_{pb}$ ) составили от 0.47 до 0.54, что является достаточно небольшими оценками.

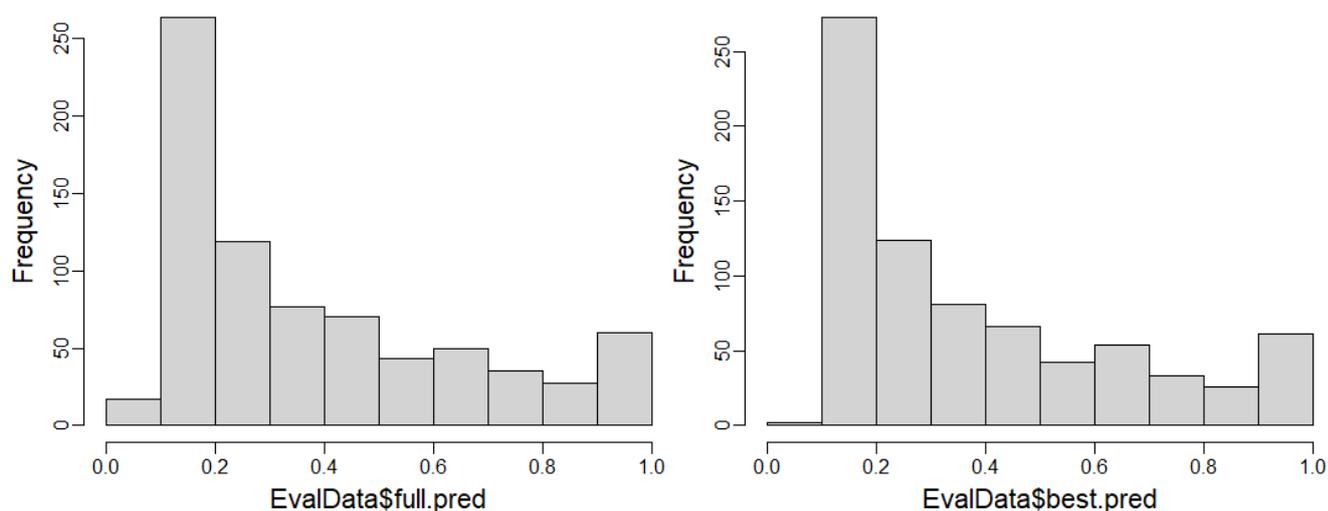


Рисунок 6.3.6 – Графики распределения предсказанных вероятностей использования ресурсов на примере полной общей (слева) и сокращенной общей модели (справа).

Подведем итог оценок качества созданных моделей. В целом, все RSPF-модели обладают хорошими оценками качества. Калибровочные графики выявили некоторую недооценку предсказаний использования для общей модели и переоценку для сезонных. При этом общая модель была откалибрована несколько лучше, чем сезонные. Оценки дискриминации для всех моделей находились на хорошем уровне, но сезонные модели обладали немного лучшими оценками качества, чем общая модель. Это подтверждается также минимальной разницей пороговых значений между балансом чувствительности и специфичности и максимальным значением Карра для общей модели и намного большей – для сезонных (Рис. 6.3.4). Тем не менее, именно максимальная Карра была выбрана нами в качестве основной метрики определения порога, чтобы не допустить переоценки пригодных местообитаний медведя. Общая модель в целом лучше предсказывает условную вероятность использования ресурсов, но хуже различает использования и неиспользования, чем сезонные модели.

Мы можем сделать вывод, что все наши модели оказались адекватными, т.е. они обладают хорошим соответствием данным и практически не содержат влияния пространственной автокорреляции в своих остатках. Диагностика моделей не выявила каких-либо нарушений, а согласно независимым тестовым данным их оценки качества достаточно высокие. Все это делает наши модели надежными для их дальнейшего описания, т.е. использования для оценки параметров, построения кривых отклика и самой функции выбора ресурсов.

#### 6.4. Описание общей RSPF-модели

Для общей модели были получены достоверные z-значения для коэффициентов переменных относительной вероятности присутствия купольных гнезд муравьев (переменная «anthills»), растений сем. Apiaceae (переменная «forbs»), черники (переменная «bilberry») и клюквы (переменная «cranberry») (Таблица 6.4.1). При этом наибольшие коэффициенты были получены для переменных «cranberry» ( $\beta = 3.30$ ), «forbs» ( $\beta = 3.28$ ) и «anthills» ( $\beta = 3.25$ ), а наименьший – для «bilberry» ( $\beta = 2.17$ ). Несмотря на то, что переменная «hazel» все же осталась в модели, ее коэффициент оказался статистически не значимым.

Таблица 6.4.1 – Проверка значимости и оценки коэффициентов общей RSPF-модели.

Переменная	Оценка	SE	z	p
интерсепт	-2.56	1.57	-1.63	0.10
anthills	3.25	0.73	4.46	< 0.05
forbs	3.28	0.46	7.17	< 0.05
bilberry	2.17	0.36	5.99	< 0.05
cranberry	3.30	0.64	5.11	< 0.05
hazel	0.42	0.29	1.44	0.07

Для наглядности представления коэффициентов переменных, включенных в модель, построен график оценок параметров общей модели (Рис. 6.4.1). На нем изображены отношения шансов (odds ratio) для каждой предикторной переменной. Чем больше отношение шансов (в ряду от 1 до  $+\infty$ ) для определенного предиктора, тем больше вероятность того, что медведь будет использовать ресурс, который отражает этот предиктор. Например, при обнаружении медведем в одном пикселе территории травянистых растений сем. *Аріасеае* вероятность того, что он будет их потреблять в 26.58 или  $e^{3.28}$  раз выше вероятности того, что он их потреблять не будет. Эта вероятность будет увеличиваться во столько же раз при увеличении стандартизированной относительной вероятности присутствия травянистых растений на единицу. Из графика видно, что самые высокие вероятности использования принадлежат ресурсам клюквы, травянистых растений и купольных гнезд муравьев. За ними с некоторым отрывом следует черника. Вероятность использования ресурсов лещины (переменная «hazel») небольшая и статистически не значимая.

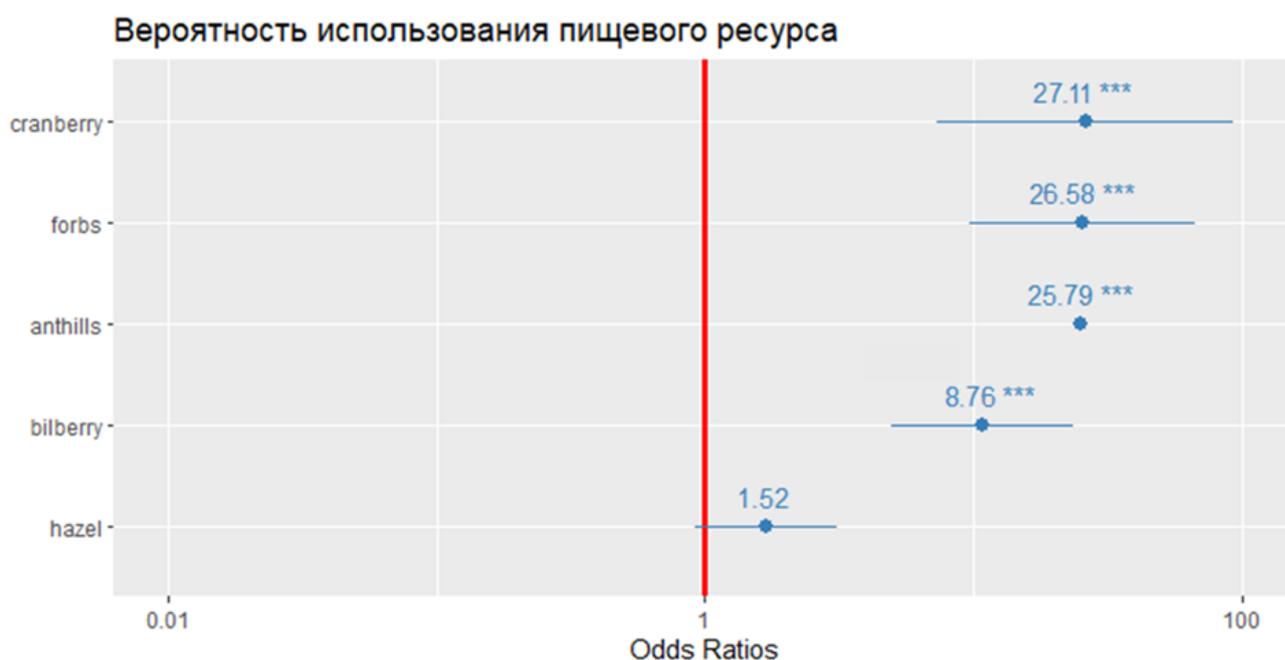


Рисунок 6.4.1 – График оценок значимости предикторных переменных общей RSPF-модели. Красная линия – нейтральное значение, при котором наблюдается отсутствие какого-либо эффекта. \*\*\* –  $p < 0.01$ ; \*\* –  $p < 0.05$ .

В то же время, следует учитывать результаты ранее проведенного LR-теста, согласно которому с точки зрения улучшения предсказательной силы модели наиболее значимыми переменными были «forbs», а затем «bilberry», «cranberry» и «anthills» (Таблица 6.1.1), что полностью согласуется с результатами анализа пищевого рациона и значениями EDEC (с учетом кумулятивной роли предиктора «forbs»). Но при этом, согласно полученным

коэффициентам, вероятность использования ресурса при увеличении вероятности его присутствия выше для клюквы, травянистых растений и купольных гнезд муравьев и только в последнюю очередь для черники.

Данное статистическое противоречие может иметь под собой следующее экологическое объяснение. Травянистые растения, как и муравьи, представляют собой «стабильный» пищевой ресурс, наличие которого не определяется «урожайностью», а только лишь экологическими условиями конкретного местообитания. Сам факт присутствия этих ресурсов на участке в определенное время уже достаточен для того, чтобы медведь смог их потреблять. Поэтому чем выше вероятность их присутствия, тем закономерно выше вероятность их использования. Черника и клюква, наоборот, представляют собой ягодные ресурсы, использование которых медведем, помимо наличия самого кустарничка, определяется также и его урожайностью (т.е. обилием ягод). Согласно LR-тесту, предсказательная сила черники как предиктора больше, чем клюквы, что говорит о большем ее значении для медведя в конкретный год и подтверждает результаты анализа пищевого рациона. Но в отличие от нее, клюква играет существенную роль не только осенью, но и весной. Именно поэтому вероятность ее использования медведем выше (т.к. это суммарная вероятность использования осенью и весной). Наконец, большое влияние оказывает стенотопность клюквы, которая отражается на больших вероятностях ее присутствия. Так, согласно построенной SDM для клюквы (см. раздел 5.4), вероятность ее присутствия на болоте начинается с 0.42, а средняя вероятность составляет 0.64, а при проективном покрытии болота только в 50% вероятность присутствия клюквы составляет уже почти 0.75 (см. Рис. 5.3.2). Для черники средняя вероятность составляет только 0.43. По нашему мнению, именно это обстоятельство определило такой высокий коэффициент для клюквы и такой низкий для черники.

Сам характер взаимосвязи между вероятностью использования ресурса и предикторными переменными можно отразить в виде стандартных кривых отклика (Рис. 6.4.2). На графиках видны положительные отношения в использовании всех ресурсов, что является предсказуемым для основных кормов бурого медведя. Для травянистых растений сем. *Ariaceae*, черники и клюквы кривые имеют экспоненциальный вид. Характер взаимосвязи с предиктором «anthills» в большей степени соответствует сигмоидной кривой (сплайн-функции). При этом заметно, что для предиктора «forbs» отмечается такой же S-образный характер, но без перехода к плато. В целом, все графики свидетельствуют о том, что медведи предпочитают участки с максимальной вероятностью присутствия корма. Можно также предположить, что это проявляется и в выборе участков с максимальным обилием корма (биомассой, проективным покрытием), что обосновано логически и подтверждается другими нашими исследованиями (Огурцов, 2015; Огурцов, Федосеева, 2018; Огурцов, Желтухина, 2020), но в данном случае не совсем верно со

статистической точки зрения, поскольку мы рассматривали лишь логистическую регрессию с биномиальным распределением. При этом мы не учитывали ни проективное покрытие, ни биомассу и не строили модели с пуассоновским распределением.

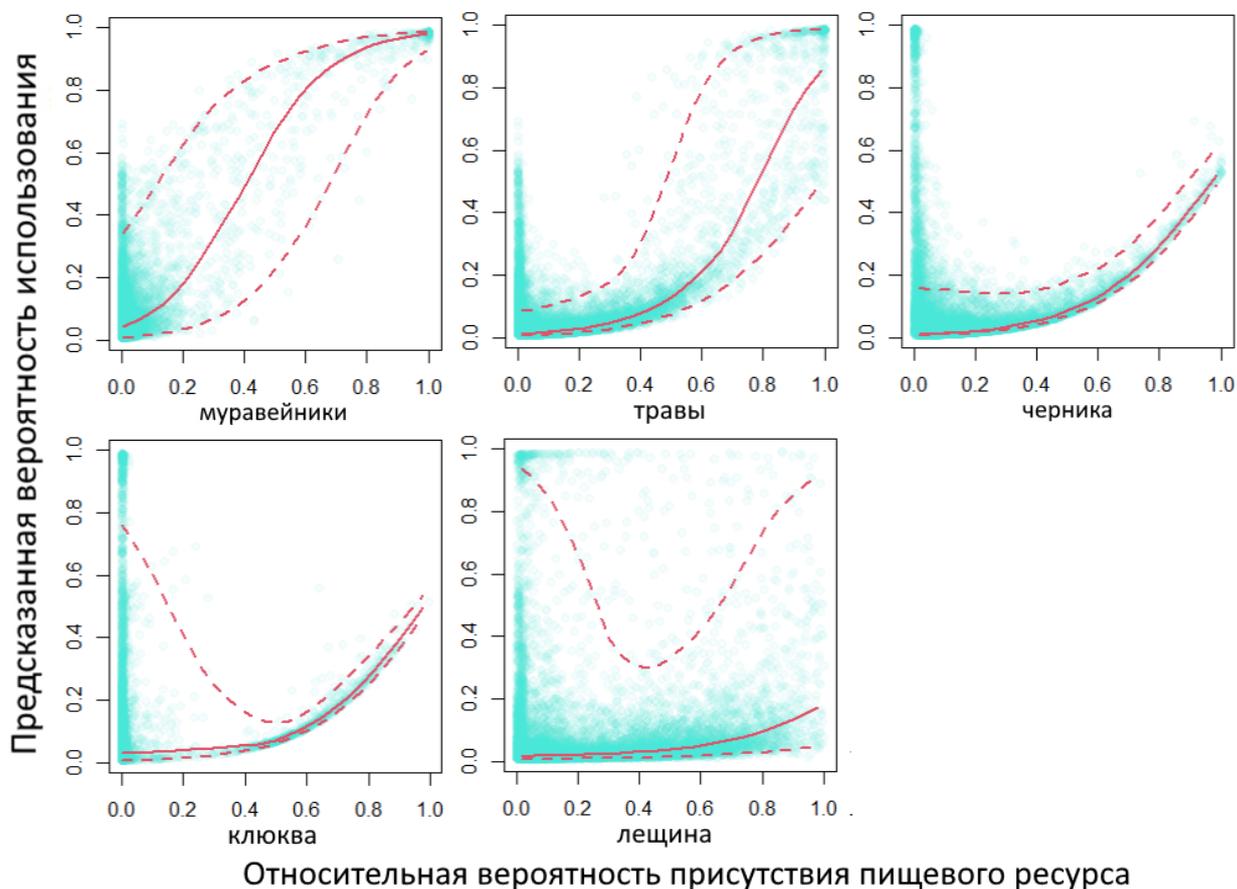


Рисунок 6.4.2 – Кривые отклика для общей RSPF-модели и 95% доверительные интервалы согласно результатам GLMM.

Из характера кривых видно, что вероятность присутствия корма (и вероятно, его обилие) оказывает большее влияние на его использование медведем в случае с муравьями и травой и меньшее – в случае с черникой и клюквой (Рис. 6.4.2). По нашему мнению, это также может быть объяснено «урожайностью» пищевых ресурсов. Графики демонстрируют, что даже в случае абсолютной вероятности присутствия черники и клюквы, вероятность их использования медведем не превышает 0.5. Это связано с тем, что наличие самого кустарничка не достаточно для его потребления. Необходимо, чтобы кустарничек плодоносил, и уровень его плодоношения был достаточным для использования медведем. Эта интересная закономерность, которую выявили наши модели, подтверждает результаты нашего предыдущего исследования, посвященного потреблению медведем ягодных ресурсов (Огурцов, Желтухина, 2020).

Для того чтобы исследовать взаимоотношения кривых отклика независимо от параметризации модели, была построена соответствующая GAMM (Рис. 6.4.3). В данном случае наши функции выступают аддитивными, а их компоненты – сглаженными. При этом функциональный характер кривой определяется самими данными, а не подстраивается под модель, как в случае с GLMM. Из представленных кривых отклика видно, что общий характер взаимосвязи сохраняется, но характер многих кривых становится более нелинейным.

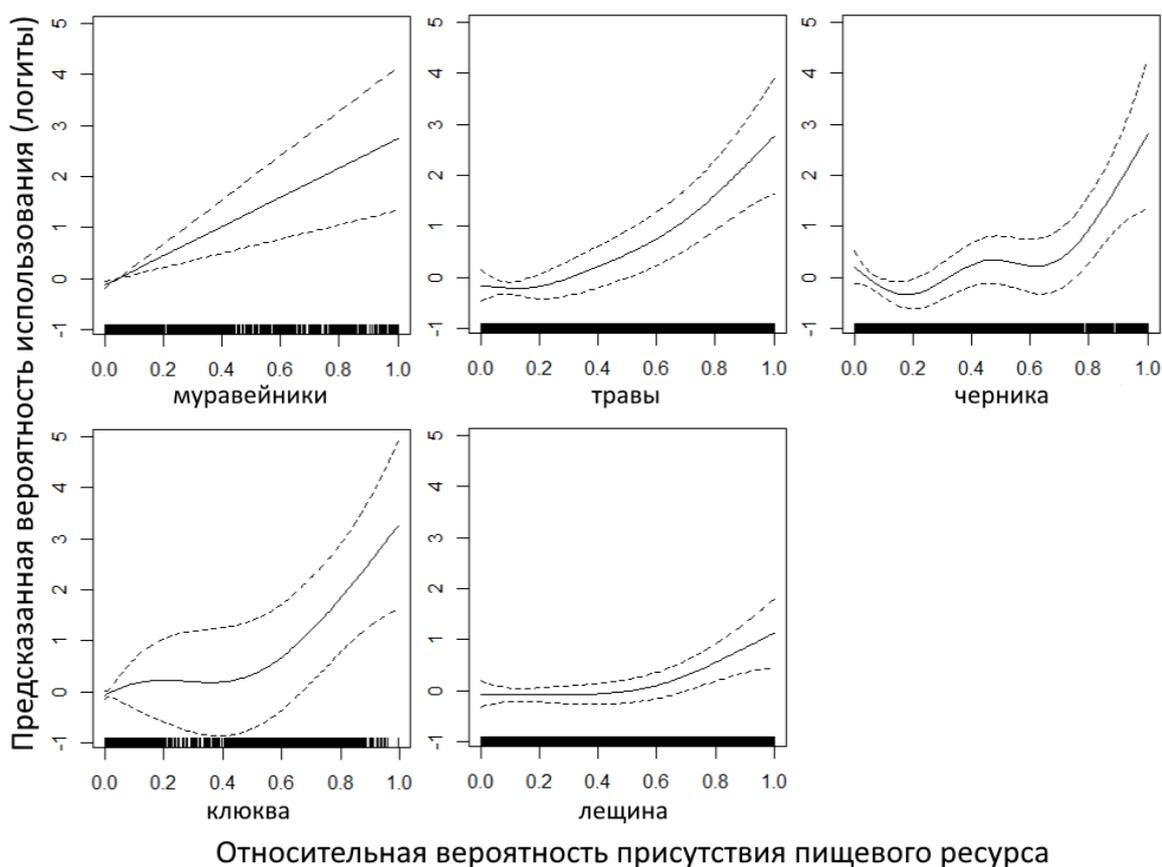


Рисунок 6.4.3 – Кривые отклика для общей RSPF-модели и их верхние и нижние кривые значений 2 стандартных ошибок согласно результатам GAMM.

Анализируя случайную часть модели, стоит обратить внимание на коэффициент внутриклассовой корреляции, который оказался достаточно высоким ( $ICC = 0.79$ ). Это свидетельствует о том, что в нашем случае оказалось совершенно оправданным использовать модели со смешанными эффектами, потому что с помощью группирующей переменной мы смогли учесть пространственную автокорреляцию и включить ее в модель в виде случайного эффекта. Полученное высокое значение ICC также подтверждает наше первоначальное предположение, что полевой сбор данных об использовании медведем ресурсов сильно зависит от сэмплинг-дизайна (типа обследований) и биотопа.

В конечном итоге математическая запись общей RSPF-модели выглядит следующим образом:

$$Reg_i \sim \text{Binomial}(n = 1, \pi_i)$$

$$E(Reg_i) = \pi_i$$

$$\ln\left(\frac{\pi_i}{1 - \pi_i}\right) = \eta_i$$

$$\eta_i = 3.28forbs + 2.17bilberry + 3.3cranberry + 3.25anthills + b_j$$

где  $Reg_i$  – наблюдения (1 – использования; 0 – псевдо-неиспользования).  $E$  – математическое ожидание;  $\eta_i$  – моделируемая переменная отклика после логит-преобразования.  $b_j \sim N(0, 4.08^2)$  – случайный эффект кластера  $j$ .

Итоговое уравнение RSPF в таком случае приняло следующий вид:

$$w(x) = \frac{\exp(3.3cranberry + 3.28forbs + 3.25anthills + 2.17bilberry)}{1 + \exp(3.3cranberry + 3.28forbs + 3.25anthills + 2.17bilberry)}$$

В нашем случае в RSPF-уравнении порядок переменных определяется их влиянием на предсказательную силу модели, а коэффициенты указывают на степень использования ресурса медведем. Сами же значения  $w(x)$  представляют собой RSPF-баллы, которые отражают общую вероятность выбора (предпочтения/избегания) ресурса. Мы также можем интерпретировать их как значения индекса пригодности местообитаний (HSI) с точки зрения их пищевой значимости. По нашему мнению, это достаточно упрощенный взгляд на HSI, учитывая то, что пригодность местообитания определяется также его защитными свойствами, пригодностью для размножения и различными рисками (в том числе антропогенными), которые не были учтены в настоящей модели. Кроме того, даже пищевая пригодность местообитания зависит не только от наличия самого ресурса, но и от его обилия (урожайности) и пригодности для использования (например, подходящей фенофазы).

Карта вероятностей использования местообитаний и сопряженных с ними ресурсов для общей модели представлена на рисунке 6.4.4 (вверху). Используя пороговое значение, выбранное нами ранее (0.33), данная карта была классифицирована и переведена в бинарное состояние, отражающее определенную категорию использования ресурса/местообитания (используемое или нет) и представлена на рисунке 6.4.4 (внизу). Согласно данной карте 23.64% территории исследований являются пригодными для бурого медведя с точки зрения использования пищевых ресурсов. Предварительная визуальная оценка обеих карт указывает на то, что большая часть потенциально используемой территории расположена в охранной зоне (подробнее об этом изложено в разделе 7.7).

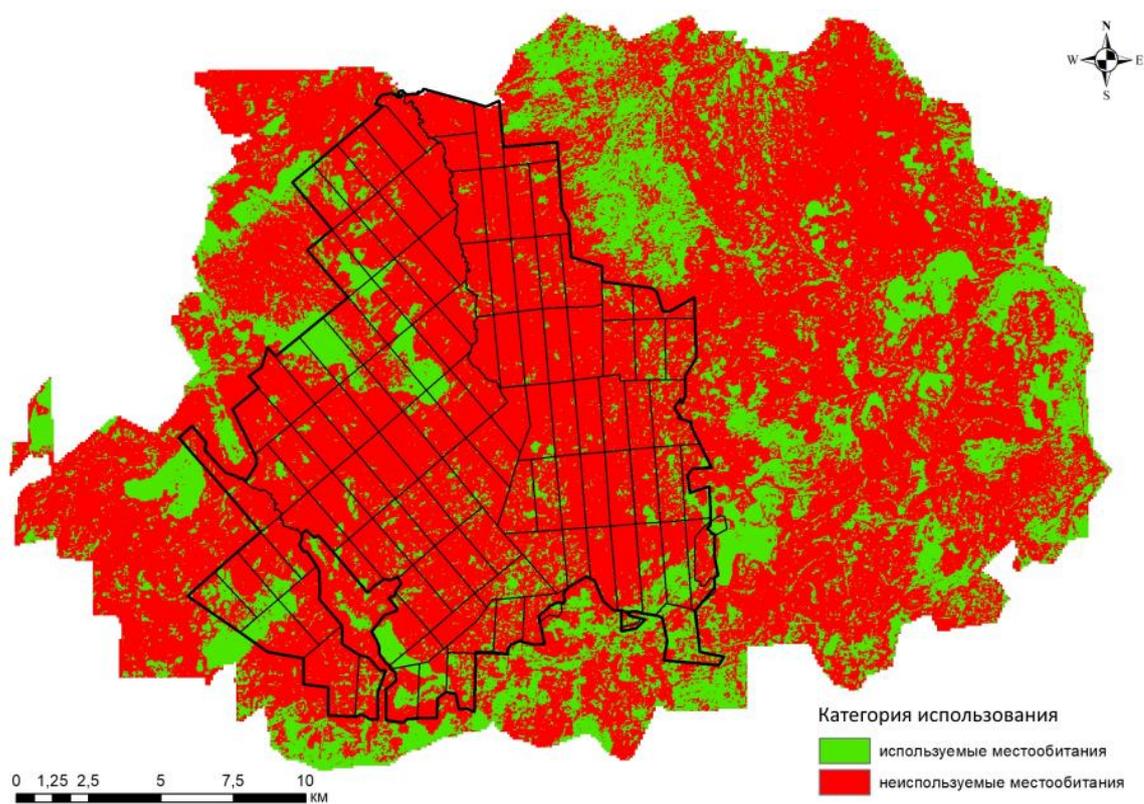
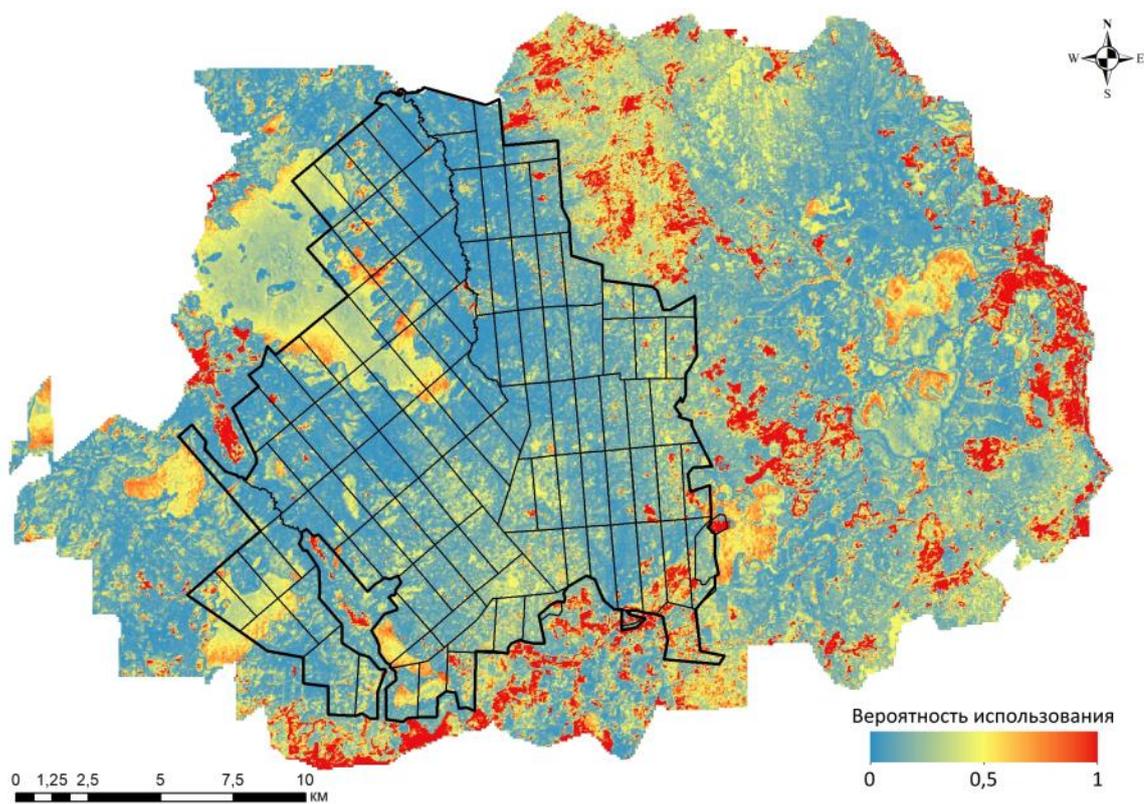


Рисунок 6.4.4 – Карты вероятностей использования (вверху) и категорий использования (внизу) местообитаний и их пищевых ресурсов бурым медведем на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны согласно общей RSPF-модели.

## 6.5. Описание сезонных RSPF-моделей

Для весенней модели в фиксированной части были получены достоверные z-значения для коэффициентов переменных относительных вероятностей присутствия клюквы (переменная «cranberry»,  $\beta = 5.04$ ), сныти (переменная «aegopodium»,  $\beta = 4.37$ ) и осины (переменная «aspen»,  $\beta = 3.19$ ). Кроме этого был статистически значим свободный член (Таблица 6.5.1). Для летней модели были получены достоверные z-значения для купольных гнезд муравьев (переменная «anthills»,  $\beta = 4.27$ ), дудника-бутеня (переменная «angelica+chaerophyllum»,  $\beta = 2.60$ ) и черники (переменная «bilberry»,  $\beta = 2.41$ ) (Таблица 6.5.2). Для осенней модели были получены достоверные z-значения для яблонь (переменная «apples»,  $\beta = 4.81$ ), клюквы (переменная «cranberry»,  $\beta = 3.32$ ) и лещины (переменная «hazel»,  $\beta = 2.21$ ) (Таблица 6.5.3).

Таблица 6.5.1 – Проверка значимости коэффициентов весенней модели.

Весенняя модель				
Переменная	Оценка	SE	z	p
интерсепт	-2.96	0.83	-3.58	< 0.05
aspen	3.19	0.71	4.51	< 0.05
cranberry	5.04	1.13	4.46	< 0.05
aegopodium	4.37	0.68	6.39	< 0.05
moose	-1.34	0.91	-1.47	0.14

Таблица 6.5.2 – Проверка значимости коэффициентов летней модели.

Летняя модель				
Переменная	Оценка	SE	z	p
интерсепт	-1.45	1.75	-0.82	0.41
anthills	4.27	1.06	4.04	< 0.05
angelica+chaerophyllum	2.60	0.55	4.77	< 0.05
bilberry	2.41	0.52	4.65	< 0.05

Таблица 6.5.3 – Проверка значимости коэффициентов осенней модели.

Осенняя модель				
Переменная	Оценка	SE	z	p
интерсепт	-1.44	1.41	-1.02	0.31
apples	4.81	1.13	4.26	< 0.05
cranberry	3.32	0.82	4.06	< 0.05
hazel	2.21	0.54	4.08	< 0.05

Коэффициенты предикторных переменных весенней модели отражены на соответствующем графике (Рис. 6.5.1). Из графика видно, что самые высокие вероятности использования принадлежат ресурсам клюквы, сныти и осины. Вероятность использования ресурсов лося отрицательная, о чем также говорит коэффициент для данного предиктора ( $\beta = -$

1.34), т.е. медведь, наоборот, избегает участков концентрации лосей в весенний период. Несмотря на то, что статистическая значимость коэффициента не была выявлена, это может быть интересным следствием особенностей экологии хищника. На исследуемой территории бурый медведь не является специализированным хищником и выступает скорее видом-оппортунистом. По данным троплений в весенний период нами установлено, что медведь находит лосей случайно во время своих долгих суточных переходов после выхода из берлоги. Почуввав запах лося на лежке, медведь резко меняет траекторию движения и начинает погоню. Как правило, такие погони продолжаются недолго и в случае невозможности быстрой добычи копытного, медведь теряет к нему интерес уже через 1.5–2 км преследования. В отдельных случаях зверь может идти по следам жертвы до 5–6 км, но уже на медленной скорости. Очевидно, что в таких случаях шансы добыть лося невелики. Нами не отмечено, чтобы медведи специально исследовали места весенней концентрации лосей с целью их добычи. Как показывают данные с фотоловушек, очень часто встреча хищника и его жертвы происходит также случайно во время передвижения их по лесным просекам и дорогам.

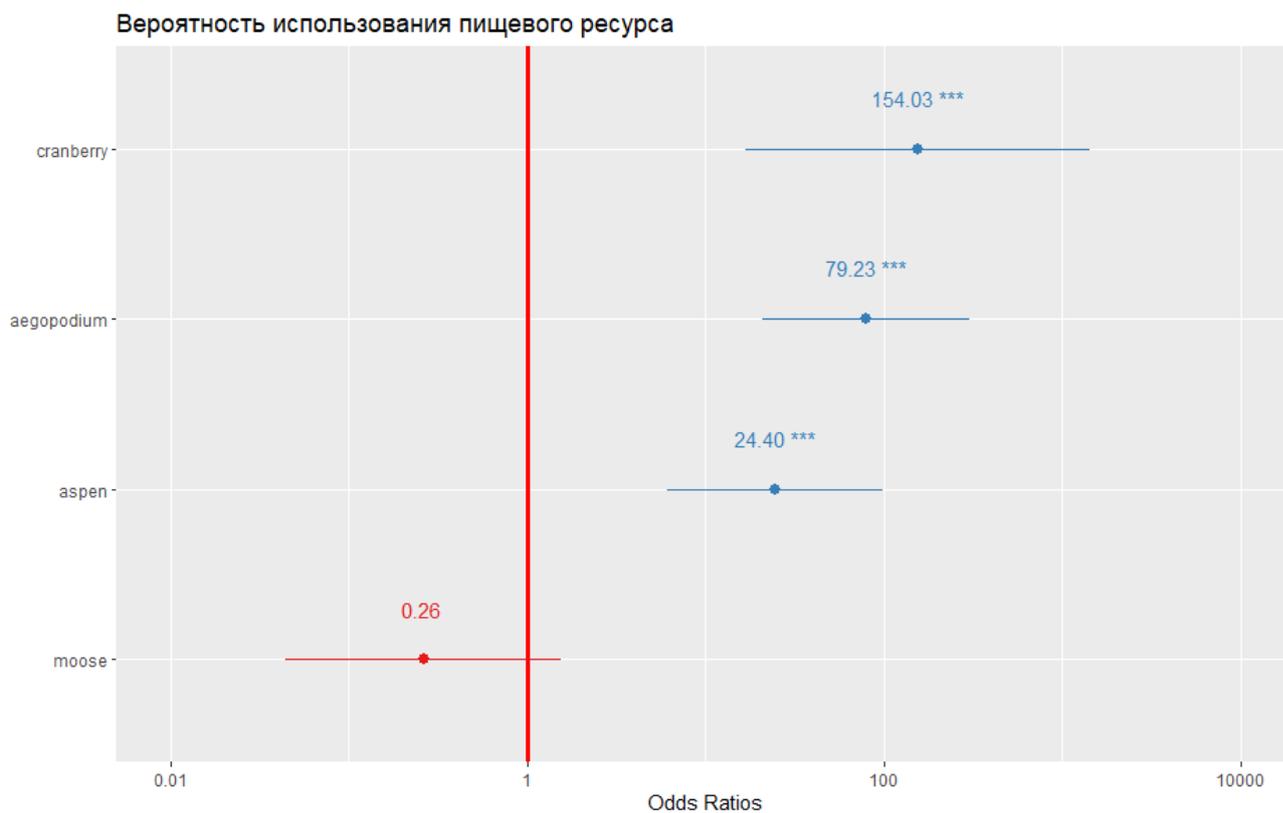


Рисунок 6.5.1 – График оценок значимости предикторных переменных весенней RSPF-модели. Синие значения – эффект положительный, красные значения – эффект отрицательный; красная линия – нейтральное значение, при котором наблюдается отсутствие какого-либо эффекта.

\*\*\* –  $p < 0.01$ ; \*\* –  $p < 0.05$ .

Согласно результатам проведенного ранее LR-теста, на предсказательную силу весенней модели влияли переменные «aegorodium» (43.17), «aspen» (21.60) и «cranberry» (18.19) (Таблица 6.1.2). Это выглядит совершенно логичным, учитывая, что далеко не каждую весну на болотах остается достаточное количество клюквы для ее полноценного использования медведем в качестве пищевого ресурса. Запасы сныти и листьев осины при этом ограничены только их пространственным распределением и доступны медведю каждый год. Учитывая, что даже в весенний период коэффициент для клюквы оказался самым большим, это подтверждает наше предыдущее заключение о ведущем значении ее стенотопности и высокой средней вероятности обнаружения, что значительно повышает вероятность ее использования медведем.

Низкое значение результатов LR-теста для лося (2.16) указывает на то, что пространственное распределение лосей не является ключевым фактором их использования бурым медведем и может свидетельствовать о том, что медведь находит их не в местах весенних концентраций, а на транзитных переходах между ними (Таблица 6.1.2). Данное предположение требует проведения дополнительных полевых исследований с применением телеметрии и пока не может быть нами достоверно подтверждено.

Отдельно стоит отметить, что только в весенней модели был получен статистически-значимый интерсепт. Это означает, что при средних значениях весенних предикторов вероятность использования их ресурсов будет в  $e^{-2.96}$  или 0.05 раз выше. Иными словами, достоверный свободный член существенно занижает вероятность использования медведем пищевого ресурса, что с экологической точки зрения может быть расценено как особая критическая важность этого периода, связанная с трудностями в использовании пищи.

Характер взаимосвязи между вероятностью использования ресурса и предикторными переменными весенней модели показан на рисунке 6.5.2. На графиках видны экспоненциальные положительные отношения в использовании всех основных ресурсов. В большей степени это выражено для клюквы. Здесь интересно отметить характер кривой отклика для осины. При ее абсолютном присутствии вероятность использования медведем составляет только 0.6. Это можно объяснить тем, что далеко не все ее особи объедаются медведем. Наши полевые исследования выявили предпочтения деревьев с определенной толщиной ствола (до 7 см), которые медведю легче всего заломать и объесть с них листья. Также следует учитывать относительно короткий период питания листьями осины – примерно две недели, что связано с их пригодностью в пищу лишь во время фазы активного роста листовых пластинок. Высокое значение клюквы и узкие доверительные интервалы кривой отклика также имеют свои экологические причины. Как уже было отмечено, это связано со строгой приуроченностью клюквы к верховым болотам. Кроме этого, в ранне-весенний период на верховых болотах медведь также потребляет в пищу пушицу во время ее периода бутонизации и созревания

генеративных побегов. Точки использования пушицы были включены в модель, но сама пушица не была представлена отдельным предиктором. Таким образом, предиктор клюквы в весенней RSPF-модели отражает сразу два пищевых ресурса.

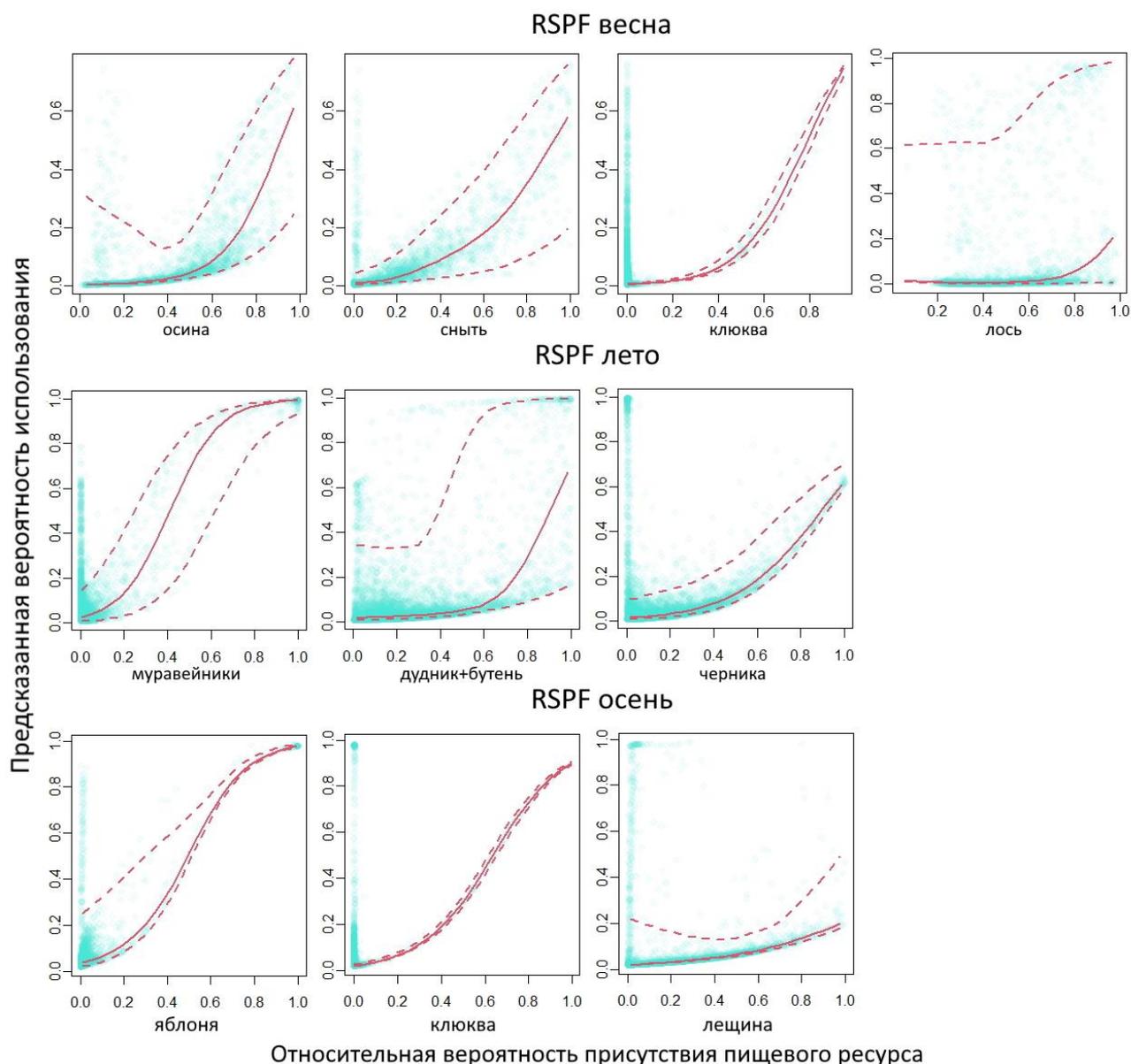


Рисунок 6.5.2 – Кривые отклика для сезонных RSPF-моделей и их 95% доверительные интервалы согласно результатам GLMM.

Для летней модели наиболее значимой переменной являлась относительная вероятность присутствия купольных гнезд муравьев, за которой следовали дудник и бутень, а затем черника (Рис. 6.5.3). Примечательно, что в данном случае иерархия коэффициентов модели (см. Таблицу 6.5.2) полностью соответствует результатам LR-теста (см. Таблицу 6.1.2), что может быть объяснено отсутствием таких стенотопных ресурсов как клюква. Летнее разнообразие кормов медведя на исследуемой территории ограничено в основном разнообразными травянистыми

растениями и насекомыми. Лишь во второй половине лета в рационе появляются ягоды черники. Кривые отклика демонстрируют очень похожий характер, что и для общей модели (Рис. 6.5.2). В то же время, максимальная вероятность использования дудника и бутеня не превышает 0.6. По нашему мнению, это также связано с явлением пищевой избирательности вида. Ранее нами было продемонстрировано, что для дудника характерно потребление в пищу лишь определенных особей растений. Медведи стараются выбирать вегетативные побеги с максимальной толщиной стебля (Огурцов, 2015). Для бутеня такая избирательность характерна в меньшей степени, но за счет его меньшего распространения по территории по сравнению с дудником, на характере кривых отклика это не проявляется.

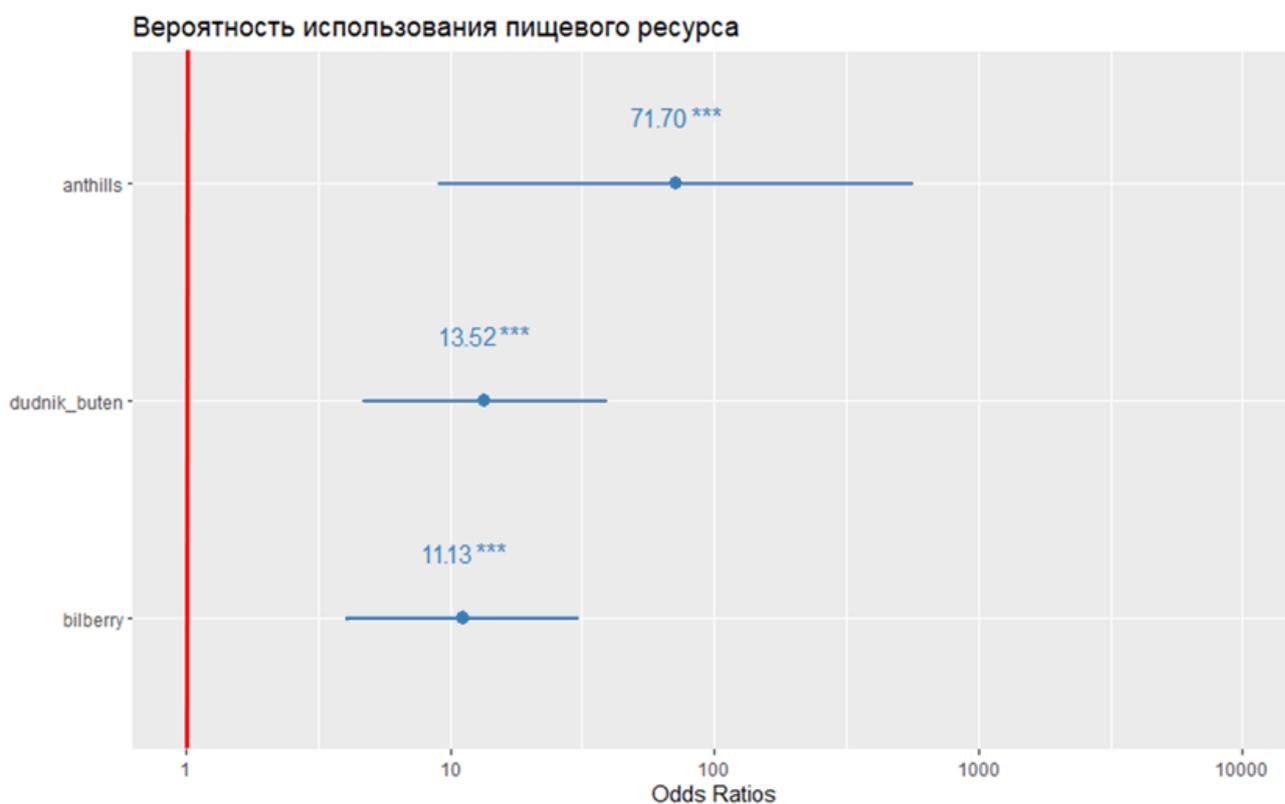


Рисунок 6.5.3 – График оценок значимости предикторных переменных летней RSPF-модели. Красная линия – нейтральное значение, при котором наблюдается отсутствие какого-либо эффекта. \*\*\* –  $p < 0.01$ ; \*\* –  $p < 0.05$ .

Для осенней модели наибольшие коэффициенты отмечены для переменных относительной вероятности присутствия яблони, клюквы и лещины (Рис. 6.5.4, Таблица 6.5.3), что полностью соответствует результатам LR-теста (см. Таблицу 6.1.2). В данном случае стенотопность клюквы не смогла определить ее ведущее положение из-за большого значения в питании медведя яблок, что было убедительно продемонстрировано в анализе пищевого рациона.

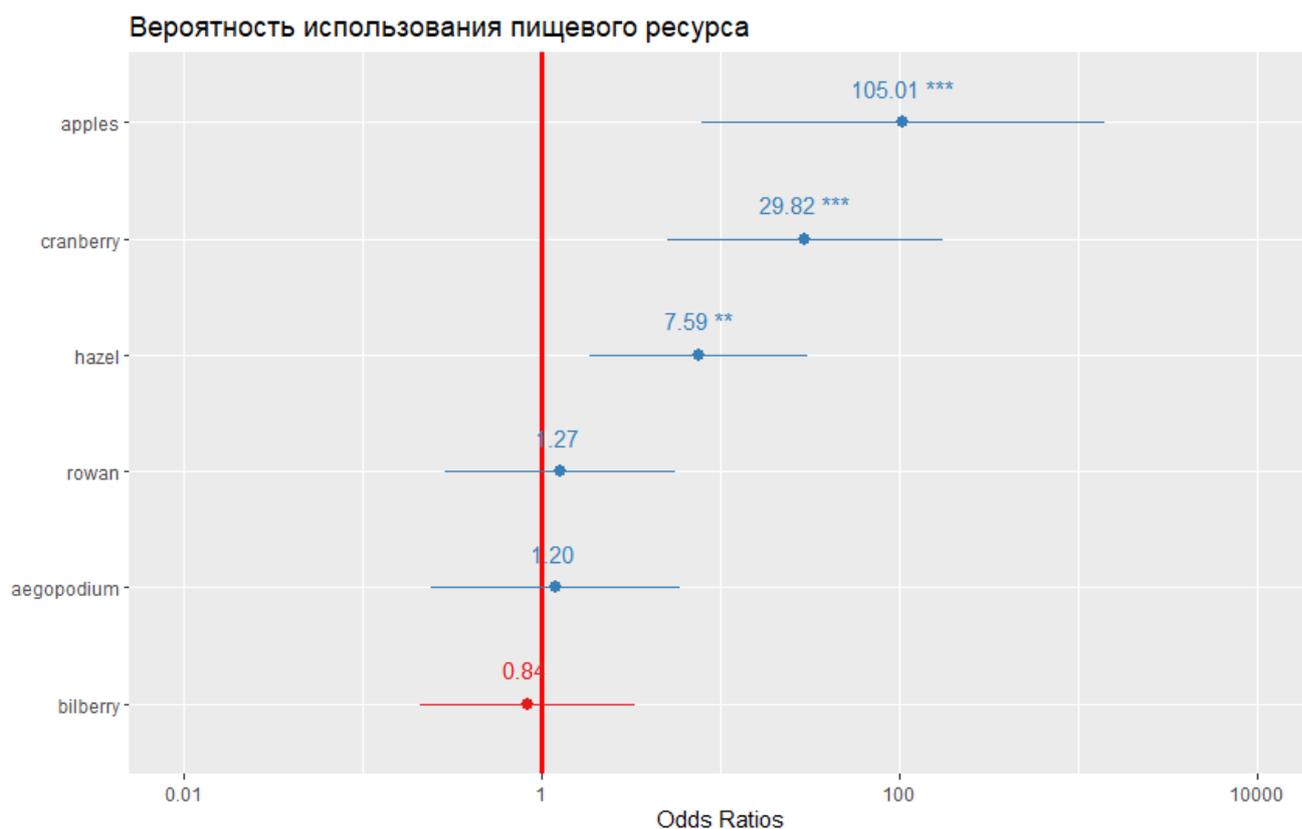


Рисунок 6.5.4 – График оценок значимости предикторных переменных полной осенней RSPF-модели. Синие значения – эффект положительный, красные значения – эффект отрицательный; красная линия – нейтральное значение, при котором наблюдается отсутствие какого-либо эффекта. \*\*\* –  $p < 0.01$ ; \*\* –  $p < 0.05$ .

Результаты LR-теста для переменных относительной вероятности пространственного распределения рябины, сныти и черники оказались статистически не значимы, поэтому эти предикторы не были включены в итоговую осеннюю модель. Тем не менее, мы показали их на графике, поскольку это имеет важную экологическую интерпретацию (Рис. 6.5.4).

Так, влияние предиктора присутствия черники оказалось отрицательным, что может быть связано с общим избеганием медведями бореальных лесов и окраин болот как пищевых станций в осенний период и их концентрацией в заброшенных деревьях, на самих верховых болотах (т.н. «чистиках») и широколиственно-еловых лесах (Рис. 6.5.4). Обильные урожаи черники, когда медведи продолжают питаться ее ягодами даже в осенний период, случаются редко (примерно раз в 4 года). Наша модель не смогла учесть данное обстоятельство должным образом в виду неравномерного сбора полевых данных по годам. Низкое значение рябины объясняется ее плохими урожаями на протяжении большей части периода исследований. Сныть занимает в пищевом рационе в это время второстепенную роль и значение ее коэффициента соответственно также небольшое.

Графики кривых отклика демонстрируют сильные предпочтения медведем яблонь и клюквы (Рис. 6.5.2). Интенсивность использования обоих ресурсов находится в прямой зависимости от их урожая (обилия плодов), что косвенно подтверждается характерами кривых. При этом для яблонь вероятность использования достигает максимального значения, как и для муравейников в летней модели. О большом значении яблок в пищевом рационе бурого медведя на территории исследований уже было сказано ранее в Главе 4. Построенная модель также это подтверждает. Для предиктора клюквы вновь отмечены узкие доверительные интервалы, что, как и в случае с весенней моделью, связано со стенотопностью вида и повсеместным распространением по верховым болотам. В отличие от весны, осенью медведи не потребляют пушицу, зато больше зависимы от урожаев клюквы в конкретный год.

Альтернативные кривые отклика, построенные по результатам GAMM в целом подтверждают основные взаимоотношения между относительной вероятностью присутствия ресурса и вероятностью его использования бурым медведем (Рис. 6.5.5). Большинство кривых имеют экспоненциальную и линейную формы и только для клюквы выявлен сложный нелинейный паттерн с колебаниями в вероятности использования.

Примечательно, что снижение вероятности использования опускается до минимума (нижнего экстремума) при значении относительной вероятности использования в диапазоне 0.42–0.44, а затем начинается постоянный рост с небольшим замедлением в районе значений 0.7–0.8. Как мы уже отмечали выше, относительная вероятность присутствия клюквы на реальном верховом болоте начинается со значения 0.42, т.е. как раз с нижнего экстремума кривой отклика. Таким образом, реальное использование клюквы медведем можно оценивать только начиная с этого значения. Первый пик кривой в диапазоне значений относительных вероятностей 0–0.4, по всей видимости, является проявлением шума модели (т.н. «артефактом») и соответствует условиям, которые по ряду факторов могли бы быть подходящими для произрастания клюквы, но не являются таковыми в реальности (т.е. не являются верховым болотом). Это интересное наблюдение подчеркивает важность использования GAMM, как техники моделирования, чувствительной к структуре и поведению самих данных в отличие от GLMM, которая их «жестко» параметризует (см. Рис. 6.5.2). В то же время, в случае остальных предикторов нами получено достаточно хорошее соответствие поведения данных между GLMM и GAMM.

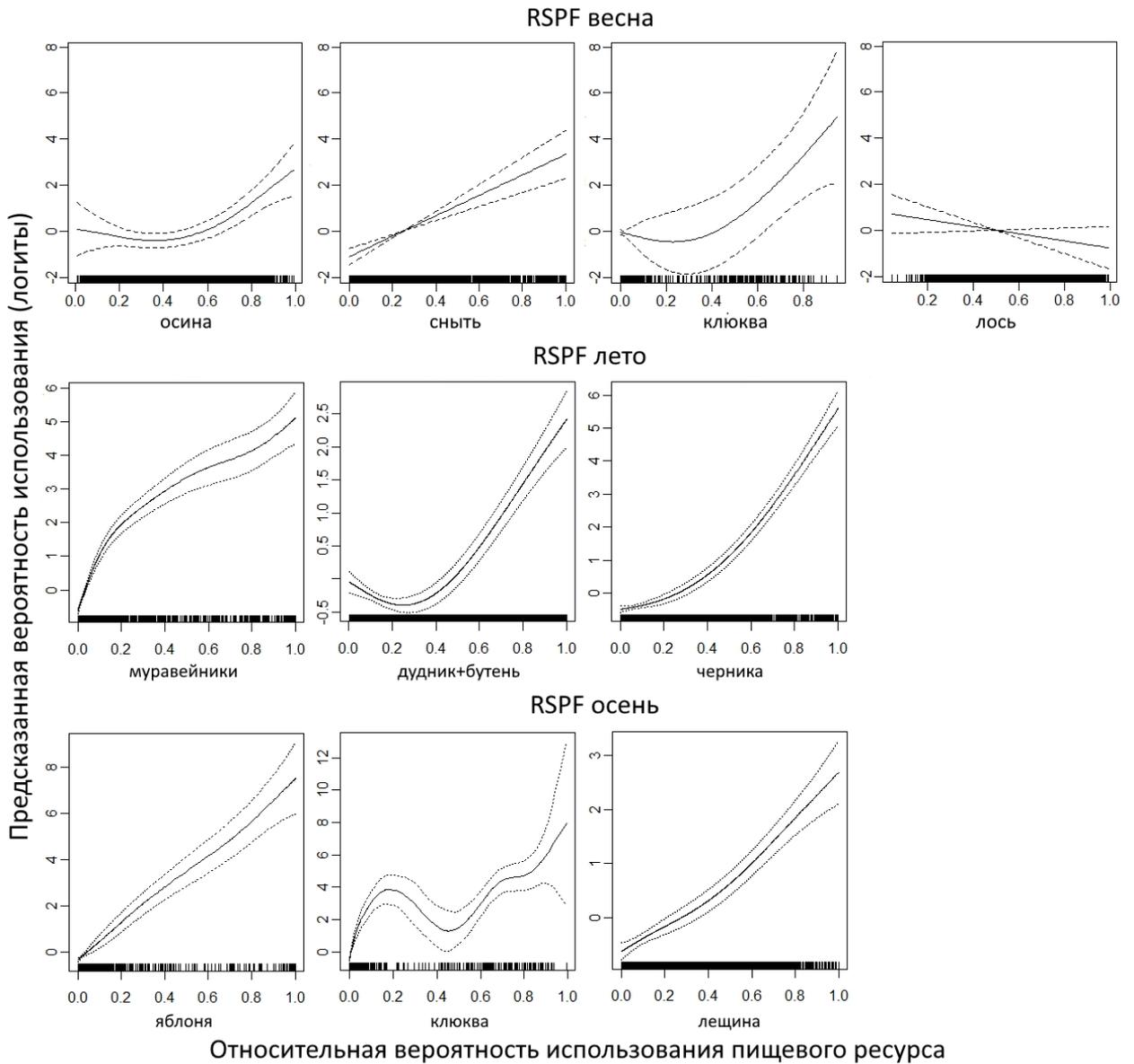


Рисунок 6.5.5 – Кривые отклика для сезонных RSPF-моделей на основе результатов GAMM.

Учитывая, что математическая форма записи для каждой сезонной модели, по сути, не изменилась (кроме ее параметров), мы ограничимся записью только моделируемой переменной отклика после логит-преобразования ( $\eta_i$ ) и уравнения самой вероятностной функций выбора ресурсов.

Переменная отклика после логит-преобразования весенней RSPF-модели:

$$\eta_i = 5.04cranberry + 4.37aegopodium + 3.19aspen - 2.96 + b_j$$

Итоговое уравнение весенней RSPF:

$$w_{\text{весна}}(x) = \frac{\exp(5.04\text{cranberry} + 4.37\text{aegopodium} + 3.19\text{aspen} - 2.96)}{1 + \exp(5.04\text{cranberry} + 4.37\text{aegopodium} + 3.19\text{aspen} - 2.96)}$$

Переменная отклика после логит-преобразования летней RSPF-модели:

$$\eta_i = 4.27\text{anthills} + 2.60(\text{angelica} + \text{chaerophyllum}) + 2.41\text{bilberry} + b_j$$

Итоговое уравнение летней RSPF:

$$w_{\text{лето}}(x) = \frac{\exp(4.27\text{anthills} + 2.60(\text{angelica} + \text{chaerophyllum}) + 2.41\text{bilberry})}{1 + \exp(4.27\text{anthills} + 2.60(\text{angelica} + \text{chaerophyllum}) + 2.41\text{bilberry})}$$

Переменной отклика после логит-преобразования осенней RSPF-модели:

$$\eta_i = 4.81\text{apples} + 3.32\text{cranberry} + 2.21\text{hazel} + b_j$$

Итоговое уравнение осенней RSPF:

$$w_{\text{осень}}(x) = \frac{\exp(4.81\text{apples} + 3.32\text{cranberry} + 2.21\text{hazel})}{1 + \exp(4.81\text{apples} + 3.32\text{cranberry} + 2.21\text{hazel})}$$

Карты вероятностей использования местообитаний и сопряженных с ними пищевых ресурсов для сезонных моделей представлены на рисунках 6.5.6, 6.5.7 и 6.5.8 соответственно. Используя пороговые значения, установленные нами ранее, данные карты были классифицированы и переведены в бинарные состояния, отражающие определенную категорию использования местообитания и представлены на рисунках 6.5.6, 6.5.7 и 6.5.8 соответственно. Согласно этим картам весной медведь использует 15.38% всей территории в качестве кормовых станций, летом – 20.02%, а осенью – 13.65%. В то же время установлено, что весной ширина его трофической ниши минимальна ( $B = 1.35$ ), летом у нее среднее значение ( $B = 1.53$ ), а осенью – максимальное ( $B = 1.89$ ). Минимальная доля используемой территории осенью наряду с наибольшей шириной трофической ниши свидетельствует о высоком значении локальных местообитаний и концентрацией в них разнообразных пищевых ресурсов. Такими местообитаниями как раз являются заброшенные агроландшафты.

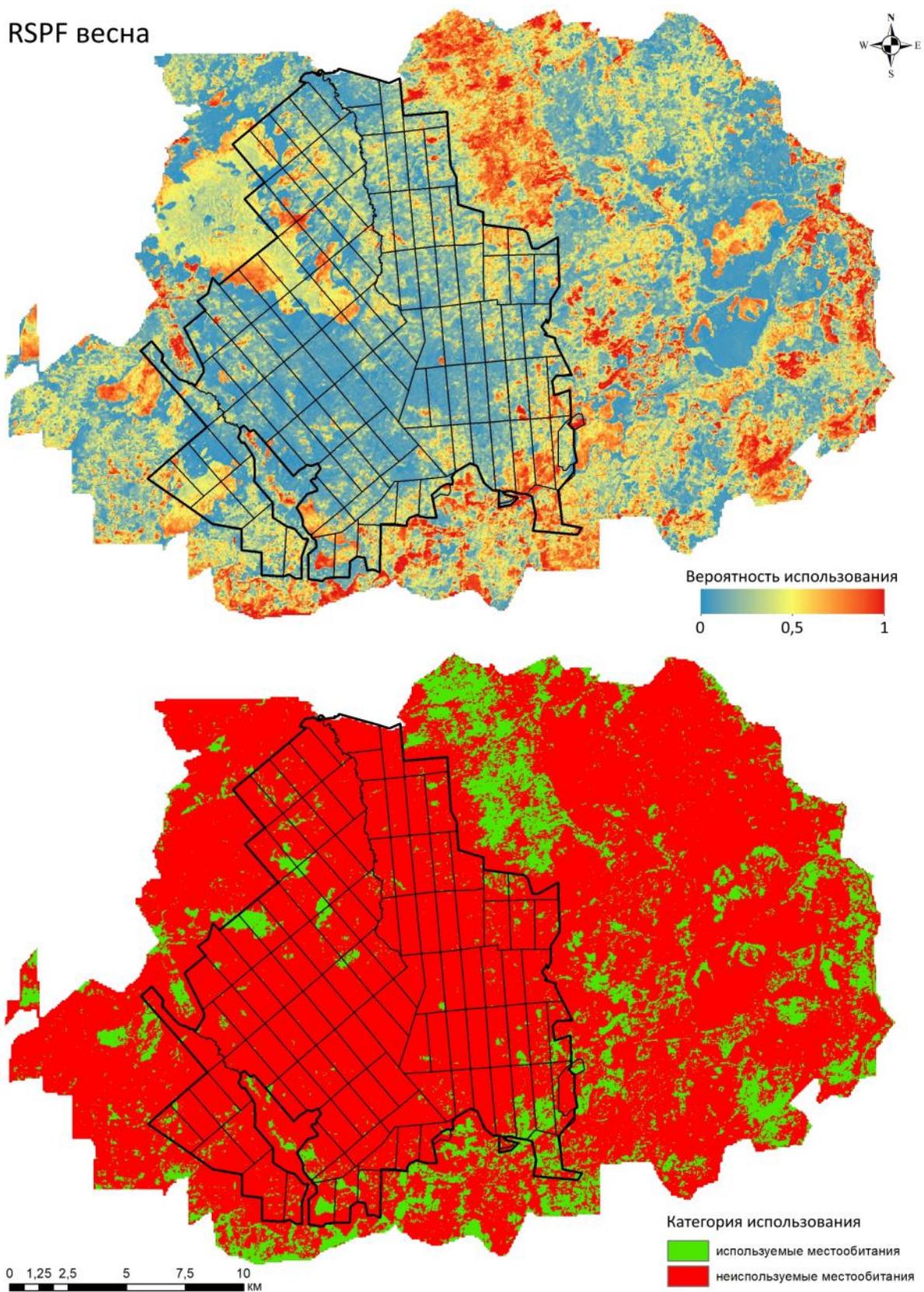


Рисунок 6.5.6 – Карты вероятностей использования (вверху) и категорий использования (внизу) местообитаний и их пищевых ресурсов бурым медведем в весенний период на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны согласно весенней RSPF-модели.

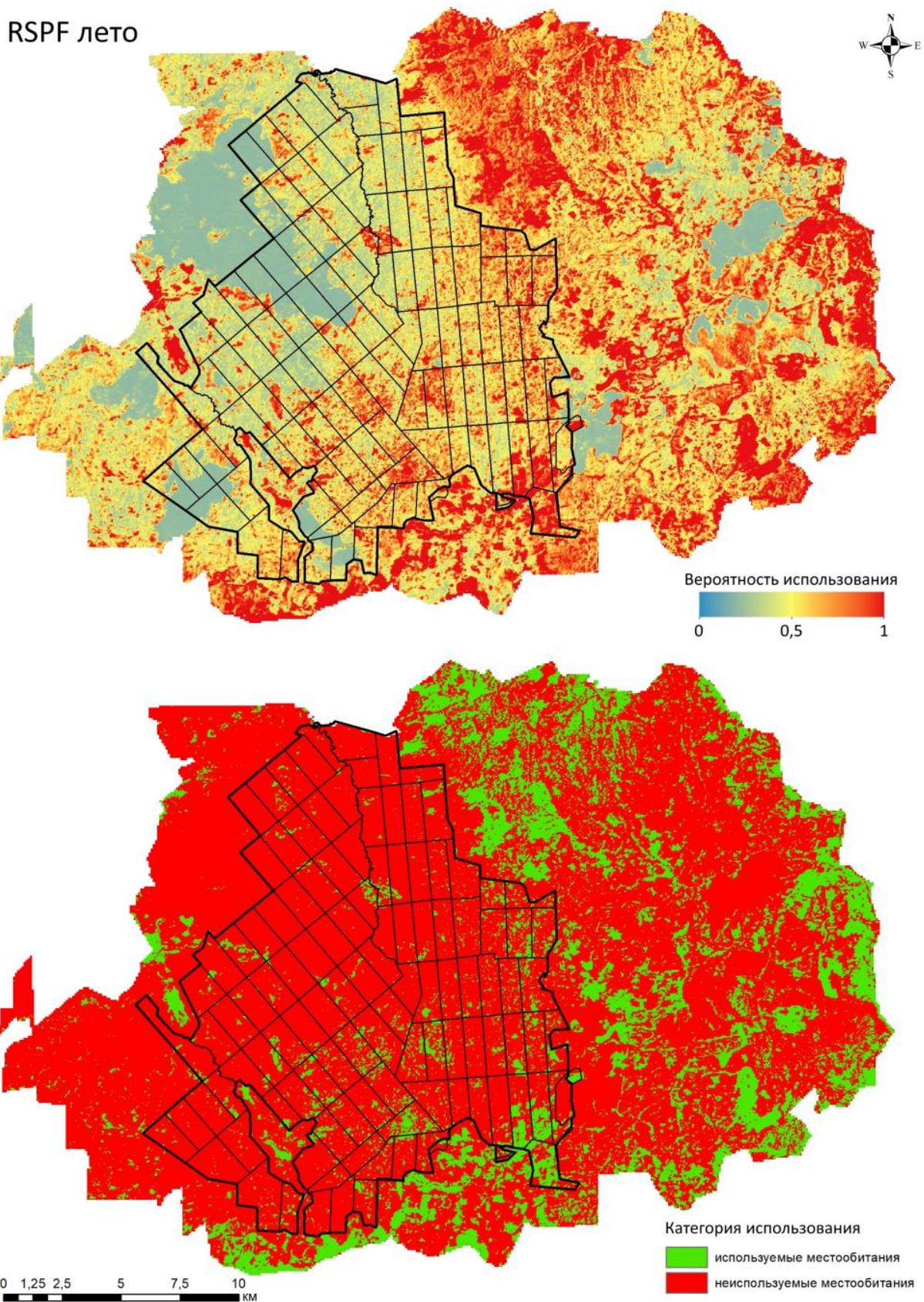


Рисунок 6.5.7 – Карты вероятностей использования (вверху) и категорий использования (внизу) местообитаний и их пищевых ресурсов бурым медведем в летний период на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны согласно летней RSPF-модели.

RSPF осень

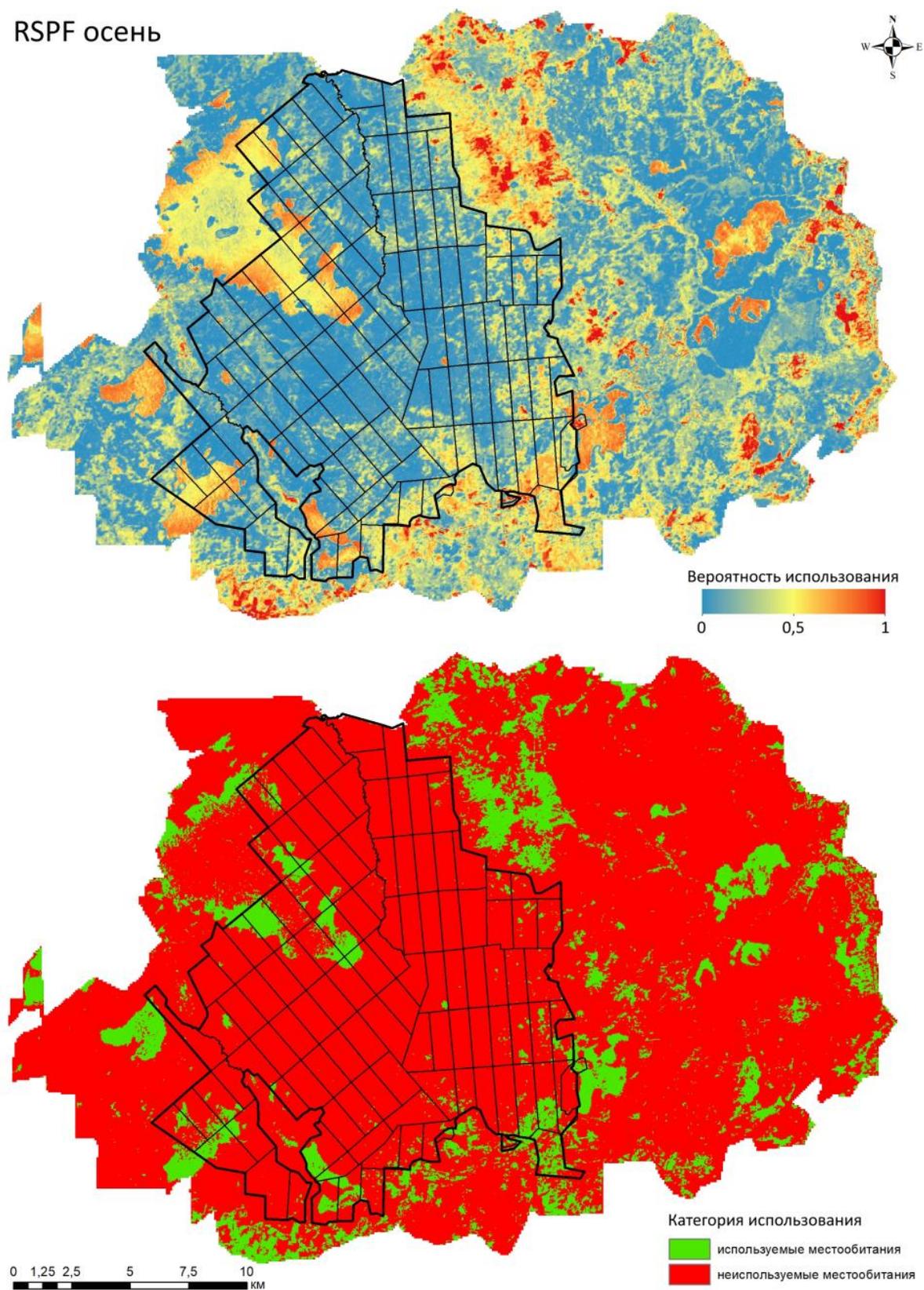


Рисунок 6.5.8 – Карты вероятностей использования (вверху) и категорий использования (внизу) местообитаний и их пищевых ресурсов бурым медведем в осенний период на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны согласно осенней RSPF-модели.

## ГЛАВА 7. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БУРЫМ МЕДВЕДЕМ МЕСТООБИТАНИЙ И ИХ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ

### 7.1. Общая характеристика использования бурым медведем местообитаний на основе вероятностной функции выбора ресурсов

Согласно построенным RSPF-моделям (глава 6) пригодность местообитаний бурого медведя определяется наличием 6 основных пищевых ресурсов: травянистых растений сем. *Ariaceae*, купольных гнезд муравьев, черники, клюквы, яблонь и лещины. Определенное значение также имеет осина в весенний период.

На основании моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя (глава 5) установлено, что распространение травянистых растений сем. *Ariaceae*, а также купольных гнезд муравьев связано, в первую очередь, с материковыми лугами, лесными полянами и опушками. Некоторые виды сем. *Ariaceae* (например, *Angelica sylvestris*) предпочитают также разреженные смешанные леса и лесные экотоны (окна, дороги и просеки). Определенное значение имеют пойменные луга, где произрастают многие виды травянистых растений, потребляемых медведем.

Распространение черники целиком связано с еловыми лесами. Главным образом, это леса группы ельников-черничников, а также сфагновые ельники и сосняки по окраинам верховых болот. При этом ранее нами было установлено, что урожайность ягод черники больше как раз в сфагновых ельниках и сосняках по окраинам верховых болот (Огурцов, Желтухина, 2020). В этих же ельниках больше доля потребления ягод медведем, чем в типичных ельниках-черничниках. Верховые болота являются также основными местами произрастания клюквы и пушицы.

Согласно модели COAV (Раздел 5.3), лещина на территории исследований приурочена к широколиственно-еловым лесам, где произрастает в подлеске, либо к молодым смешанным лесам и зарастающим вырубкам, где она может формировать первый ярус. Распространение рябины (модель SOAU; Раздел 5.3) также связано со смешанными лесами, но в отличие от лещины, она может произрастать в угнетенном состоянии и в подлеске еловых лесов.

Яблони сосредоточены в заброшенных деревнях на материковых лугах и в отдельных случаях на небольших лесных полянах и опушках (модель MADO; Раздел 5.3). Дикие яблони могут встречаться как на этих же территориях, так и повсеместно на сухих и открытых участках. Распространение диких яблонь целиком связано с эндозоохорией (в основном, через медведей и в меньшей степени – кабанов и енотовидных собак (*Nyctereutes procyonoides*, Gray)).

### 7.1.1. Связь оценок RSPF с косвенными переменными окружающей среды

Несмотря на то, что смысл реальной RSF заключается в оценке пригодности местообитаний в зависимости от прямых ресурсных предикторов, бывает полезно провести такую оценку и с точки зрения косвенных переменных среды. Для этого мы провели корреляционный анализ Спирмена между RSPF-баллами общей и сезонных моделей и косвенными переменными среды, использованными для построения SDM пищевых ресурсов, изложенными в подразделе 3.4.2 (Таблица 7.1.1). В целом, отмечены слабые корреляции для многих переменных (от 0.3 до 0.5) при максимальном значении 0.74. Это указывает на то, что пригодность местообитаний медведя определяется одновременным действием многих факторов и опирается, в первую очередь, на ресурсные переменные, а не на их предикторы.

Таблица 7.1.1 – Результаты корреляционного анализа Спирмена между RSPF-баллами общей и сезонных моделей и косвенными переменными среды.

Переменная	Общая	Весенняя	Летняя	Осенняя
EVI	<b>0.37</b>	<b>0.74</b>	<b>0.29</b>	<b>0.61</b>
NDMI	-0.04	<b>0.46</b>	0.07	0.18
Wetness	<b>-0.25</b>	-0.19	0.04	-0.11
Elevation	<b>0.21</b>	0.14	<b>0.45</b>	0.09
Slope	-0.18	-0.07	0.06	-0.10
Northness	-0.05	-0.12	-0.11	-0.04
Eastness	0.08	0.07	0.13	0.05
CTI	-0.05	-0.05	0.04	-0.10
SolRad	0.12	0.14	0.18	0.07
RivDist	0.16	0.00	-0.15	-0.03
BorSpr	<b>-0.30</b>	<b>-0.43</b>	-0.09	<b>-0.40</b>
NemSpr	<b>-0.38</b>	-0.08	-0.14	<b>-0.34</b>
SphFor	-0.06	<b>-0.62</b>	0.10	<b>-0.56</b>
DecFor	-0.03	<b>0.35</b>	0.15	<b>0.34</b>
YoungFor	0.17	<b>0.25</b>	<b>0.28</b>	0.19
RaisBog	<b>0.30</b>	0.19	<b>-0.50</b>	<b>0.38</b>
DryMead	<b>0.34</b>	0.16	<b>0.31</b>	<b>0.23</b>
FloodMead	0.00	0.03	0.05	0.03
DistrLand	0.00	-0.02	-0.04	0.00
TreeCov	<b>-0.24</b>	0.09	0.18	-0.10

Примечание: черным полужирным шрифтом выделены 4 наибольших значения коэффициентов корреляции; красным полужирным шрифтом выделены наименьшие значения коэффициентов корреляции.

Наибольшие коэффициенты корреляции ( $r > 0.2$ ) установлены между RSPF-баллами общей модели и значениями EVI ( $r = 0.37$ ), проективным покрытием материковых лугов (DryMead;  $r = 0.34$ ), верховых болот (RaisBog;  $r = 0.30$ ) и абсолютной высотой (Elevation;  $r = 0.21$ ) (Таблица 7.1.1). Наименьшие коэффициенты корреляции ( $r < -0.2$ ) отмечены между RSPF-

баллами и неморальными ельниками (NemSpr;  $r = -0.38$ ), бореальными ельниками (BorSpr;  $r = -0.30$ ), почвенной влажностью (Wetness;  $r = -0.25$ ) и проективным покрытием древесного покрова (TreeCov;  $r = -0.24$ ).

Результаты проведенного анализа означают, что в целом в течение периода бодрствования медведь предпочитает не сильно затененные участки с богатой фитомассой и сухими почвами на возвышенностях (материковые луга и зарастающие лесные поляны), а также верховые болота. Это объясняется использованием ресурсов клюквы, травянистых растений сем. Ариасеae и купольных гнезд муравьев, которые и составили основу общей RSPF-модели. При этом он намного меньше тяготеет к переувлажненным неморальным и бореальным ельникам. Нами не обнаружено положительной корреляции с основными местообитаниями такого важного корма как черника – бореальными и сфагновыми ельниками. Напомним, что основными предикторами ее распределения по территории были (в порядке убывания): «EVI», «NDMI», «Wetness», «BorSpr» (Таблица 5.3.1). Вполне возможно, что это объясняется как меньшим вкладом черники в общую RSPF-модель ( $\beta = 2.17$ ), так и тем, что основную долю корреляционной силы могла забрать на себя переменная «EVI», с которой у черники выявлена наибольшая связь ( $r = 0.46$ ), в отличие от переменных «BorSpr» ( $r = 0.33$ ) и «SphFor» ( $r = 0.22$ ) (Таблица 5.3.1). Это имеет еще и сугубо экологическое объяснение: черника очень сильно подвержена цикличности в своем плодоношении (хороший урожай отмечается 1 раз в 3–4 года).

Весенняя RSPF-модель оказалась тесно связана с EVI ( $r = 0.74$ ), NDMI ( $r = 0.46$ ), смешанными и широколиственно-еловыми (DecFor;  $r = 0.35$ ) и молодыми мелколиственными лесами (YoungFor;  $r = 0.25$ ) (Таблица 7.1.1). Наименьшая связь весной отмечена для сфагновых (SphFor;  $r = -0.62$ ) и бореальных ельников ( $r = -0.43$ ). Данные связи можно интерпретировать как предпочтение весной бурым медведем участков с богатой и насыщенной влагой фитомассой в разреженных смешанных лесах и на лесных полянах. При этом медведь совсем не использует пищевые ресурсы бореальных и неморальных ельников. Это объясняется питанием медведя в это время снытью и листьями осины. Несмотря на то, что коэффициент для клюквы в уравнении весенней RSPF оказался большим ( $\beta = 5.04$ ), корреляция с верховыми болотами была не такой высокой ( $r = 0.19$ ). При этом полученные результаты хорошо согласуются с LR-тестом, согласно которому предиктор клюквы занимал лишь 3 место (см. Таблицу 6.1.2 и раздел 6.5), что уже объяснялось нами стенотопностью данного вида.

Летняя RSPF-модель имела наибольшую связь с абсолютной высотой ( $r = 0.45$ ), проективным покрытием материковых лугов ( $r = 0.31$ ), EVI ( $r = 0.29$ ) и молодыми мелколиственными лесами ( $r = 0.28$ ) (Таблица 7.1.1). Такие тесные связи с указанными предикторами объясняются большим значением купольных гнезд муравьев, дудника и бутеня. Черника также важна летом, но из-за ее нестабильных урожаев медведь не использует активно

запасы этой ягоды каждый год, поэтому связи с переменными «BorSprg» и «SphFor» не такие сильные ( $r = -0.09$  и  $r = 0.10$  соответственно). Тем не менее, они больше, чем в случае общей модели ( $r = -0.30$  и  $r = -0.06$  соответственно).

Осенняя RSPF-модель тесно связана с EVI ( $r = 0.61$ ), верховыми болотами ( $r = 0.38$ ), смешанными лесами ( $r = 0.34$ ) и материковыми лугами ( $r = 0.23$ ). Наименьшие коэффициенты корреляции отмечены снова для бореальных и неморальных еловых лесов (Таблица 7.1.1). Это является следствием использования пищевых ресурсов яблонь (в заброшенных деревнях), клюквы (на верховых болотах) и лещины (в широколиственно-еловых лесах и на зарастающих вырубках). Как уже было отмечено ранее ельники не могут предоставить в это время пищевых ресурсов за исключением отдельных годов с очень высокой урожайностью ягод черники.

Необходимо отметить, что для некоторых переменных, которые оказались важными для отдельных пищевых ресурсов (например, экспозиция или СТИ), не была выявлена связь с RSPF-баллами. Для других переменных такая связь имела уже иной характер (например, для переменных «Wetness», «YoungFor», «SphFor», «BorSprg» и «NemSprg»). Это подтверждает одно из наших положений, что для построения реальной RSF необходимо использовать прямые (ресурсные) переменные. Далекое не для всех косвенных предикторов может быть обнаружена связь с итоговой пригодностью местообитаний, несмотря на то, что эта связь присутствует и влияет на пригодность местообитаний косвенным образом через распределение пищевых ресурсов. В иных случаях не удастся правильно интерпретировать значение тех или иных косвенных предикторов и характер их влияния на использование медведем местообитаний.

К основным местообитаниям бурого медведя мы отнесли те, для которых получены наибольшие значения коэффициента корреляции Спирмена ( $r > 0.2$ ). К второстепенным местообитаниям были отнесены те, значимость ресурсов которых была установлена моделями пищевых ресурсов, но для которых не была обнаружена высокая корреляция с RSPF-баллами.

Таким образом, основными местообитаниями бурого медведя на исследуемой территории, которые выступают для него кормовыми станциями, следует считать материковые луга, верховые болота, смешанные и широколиственно-еловые леса, молодые мелколиственные леса и зарастающие вырубки. Второстепенными местообитаниями являются сфагновые ельники и сосняки, а также бореальные ельники (ельники-черничники).

### **7.1.2. Связь оценок RSPF с конкретными местообитаниями**

Рассмотрим значения RSPF-баллов (вероятности использования) для каждого типа местообитаний в отдельности. Для этого применим карту типологии растительного покрова (см. Рис. 3.4.2) и карты вероятностей использования согласно построенным RSPF-моделям (см. разделы 6.4 и 6.5). Совместив эти карты в ГИС, для каждого типа растительного покрова

рассчитаем среднее значение RSPF-баллов всех ячеек грида, которые ему принадлежат. В результате мы получим средние оценки пригодности каждого типа растительного покрова (условно «местообитания») на основе вероятностей их использования (Таблица 7.1.2).

Таблица 7.1.2 – Средние значения RSPF-баллов и их стандартные отклонения для каждого класса растительного покрова согласно построенным моделям (общей и сезонным) пригодности местообитаний бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021 гг.

Тип растительного покрова	Общая	Весна	Лето	Осень
Бореальные ельники	0.19 ± 0.08	0.15 ± 0.08	<b>0.44 ± 0.14</b>	0.26 ± 0.07
Неморальные ельники и мелколиственно-еловые леса	0.15 ± 0.05	0.31 ± 0.15	0.39 ± 0.11	0.25 ± 0.06
Сфагновые ельники и сосняки	0.24 ± 0.10	0.08 ± 0.07	<b>0.50 ± 0.15</b>	0.22 ± 0.06
Смешанные и широколиственно-еловые леса	0.27 ± 0.16	<b>0.42 ± 0.23</b>	<b>0.48 ± 0.16</b>	<b>0.43 ± 0.14</b>
Молодые мелколиственные леса и зарастающие вырубki	<b>0.47 ± 0.29</b>	<b>0.69 ± 0.27</b>	<b>0.71 ± 0.21</b>	<b>0.55 ± 0.22</b>
Верховые болота	<b>0.41 ± 0.13</b>	<b>0.54 ± 0.20</b>	0.22 ± 0.04	<b>0.64 ± 0.13</b>
Материковые луга	<b>0.73 ± 0.24</b>	<b>0.66 ± 0.31</b>	<b>0.78 ± 0.22</b>	<b>0.65 ± 0.25</b>
Пойменные луга и долины рек	0.33 ± 0.27	<b>0.41 ± 0.31</b>	<b>0.53 ± 0.25</b>	<b>0.42 ± 0.20</b>
Жилые деревни и свежие вырубki	0.25 ± 0.19	0.18 ± 0.19	0.36 ± 0.18	0.35 ± 0.14

Примечание: полужирным шрифтом выделены наибольшие значения RSPF-баллов (> 0.4).

Согласно общей RSPF-модели наибольшей пригодностью ( $RSPF_{score} > 0.4$ ) обладают материковые луга (средняя вероятность использования 0.73), молодые мелколиственные леса и зарастающие вырубki (0.47), а также верховые болота (0.41) (Таблица 7.1.2). Весной наиболее пригодными местообитаниями являются молодые мелколиственные леса и зарастающие вырубki (0.69), материковые луга (0.66), верховые болота (0.54), смешанные и широколиственно-еловые леса (0.42), а также пойменные луга (0.41). Летом медведь предпочитает использовать материковые луга (0.78), молодые мелколиственные леса и зарастающие вырубki (0.71), пойменные луга (0.53), сфагновые ельники и сосняки (0.50), широколиственно-еловые леса (0.48) и бореальные ельники (0.44). Осенью наибольшая вероятность использования отмечена также для материковых лугов (0.65), верховых болот (0.64), молодых мелколиственных лесов и зарастающих вырубok (0.55), а также широколиственно-еловых лесов (0.43) и пойменных лугов (0.42) (Рис. 7.1.1).

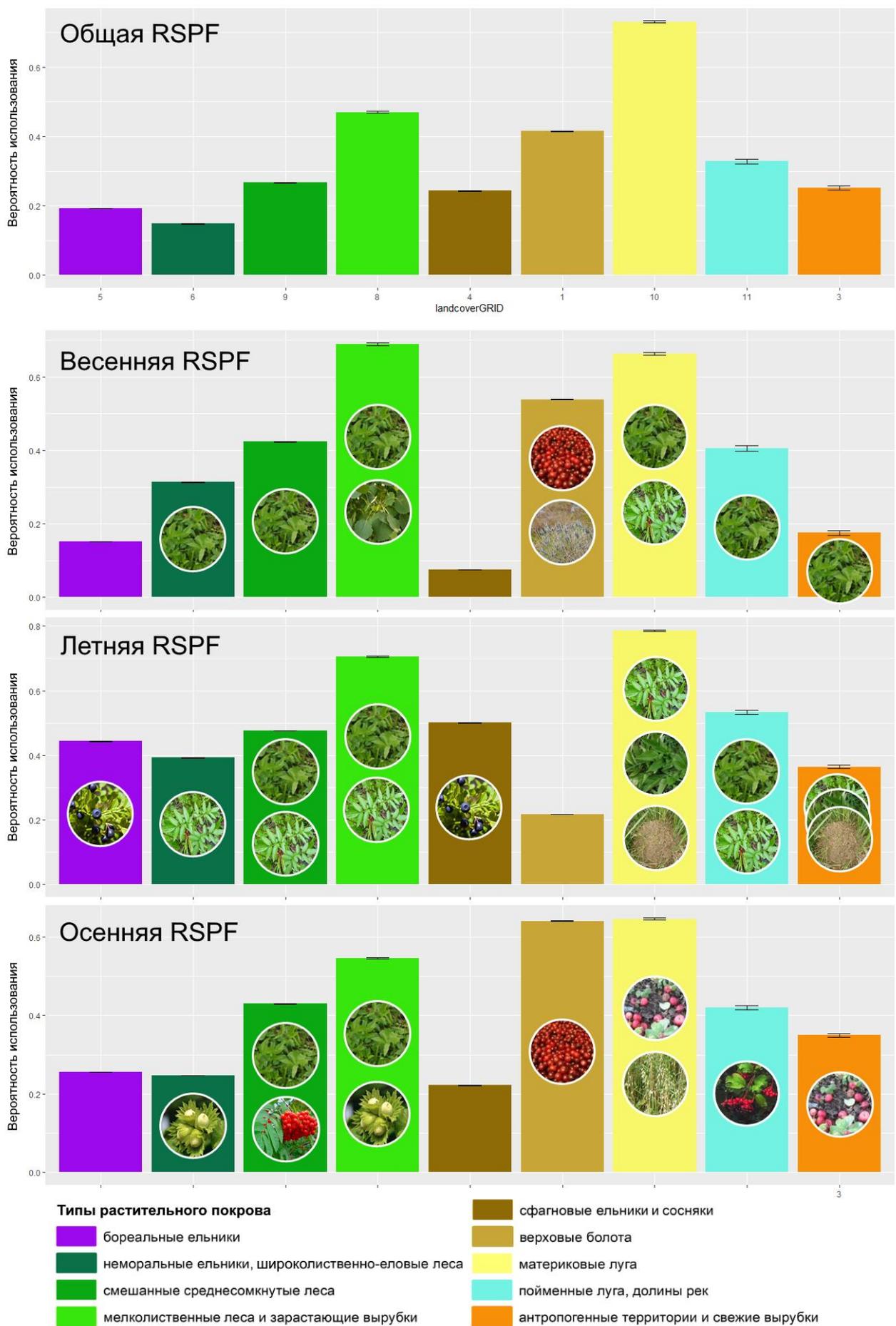


Рисунок 7.1.1 – Средние значения RSPF-баллов для каждого типа растительного покрова.

Наглядное представление пригодности местообитаний бурого медведя и связанных с ними пищевых ресурсов согласно оценкам RSPF отражено на рисунке 7.1.1. Так, практически во всех периодах главенствующее место занимают материковые луга благодаря запасам ресурсов травянистых растений сем. *Ariaceae*, купольных гнезд муравьев и яблок. В то же время весной лидируют молодые мелколиственные леса с запасами сныти и молодой осины. В целом, модели достаточно высоко оценили роль смешанных и широколиственно-еловых лесов, что, в первую очередь, связано с травянистыми растениями в их экотонах и разреженных участках, а во вторую очередь – с запасами лещины и рябины.

Необходимо отметить, что модель установила достаточно высокие RSPF-баллы для пойменных лугов, причем не только весной и летом, когда медведь питается там снытью, дудником и другими видами травянистых растений, но и осенью, что, по всей видимости, связано с использованием им ягод калины, которую мы не выделяли в качестве отдельного пищевого ресурса. Также стоит отметить, что модель предсказывает использование медведем антропогенных территорий, что тоже имеет под собой экологические основания. Поскольку все жилые деревни расположены на тех же морено-камовых грядах, в их окрестностях распространены практически те же пищевые ресурсы, что и на материковых лугах – травы сем. *Ariaceae*, купольные гнезда муравьев, а в самих деревнях растут яблони и другие плодовые деревья.

Согласно полученным средним RSPF-баллам, основными местообитаниями бурого медведя на исследуемой территории, которые выступают для него кормовыми станциями, как и в предыдущем подразделе, следует считать материковые луга, верховые болота, смешанные и широколиственно-еловые леса, молодые мелколиственные леса и зарастающие вырубки. Кроме того было выявлено достаточно большое значение пойменных лугов. К второстепенным местообитаниям были также отнесены сфагновые ельники и сосняки, а также бореальные ельники (ельники-черничники).

Данный подход позволил взглянуть на использование местообитаний уже с другой стороны: не с точки зрения корреляции с косвенными переменными среды, а с точки зрения пространственного распределения RSPF-баллов по разным типам местообитаний. Благодаря этому, удалось выявить скрытые до этого кормовые станции медведя, в частности пойменные луга, а также лучше оценить значение мелколиственных и смешанных лесов.

### **7.1.3. Периодичность использования местообитаний согласно RSPF-моделям**

Совместив бинарные карты категорий использования местообитаний для весны, лета и осени (Раздел 6.5), была составлена общая карта, которая отражает использование бурым медведем местообитаний, продуцирующих ресурсы, на протяжении всех трех периодов (Рис.

7.1.2). Построение таких карт позволяет лучше понять временную динамику важности тех или иных участков территории для вида и имеет большой потенциал не только для ответа на фундаментальные вопросы его экологии, но и для практического применения в области его охраны (например, временного ограничения хозяйственной деятельности, рекреационной активности и т.п.).

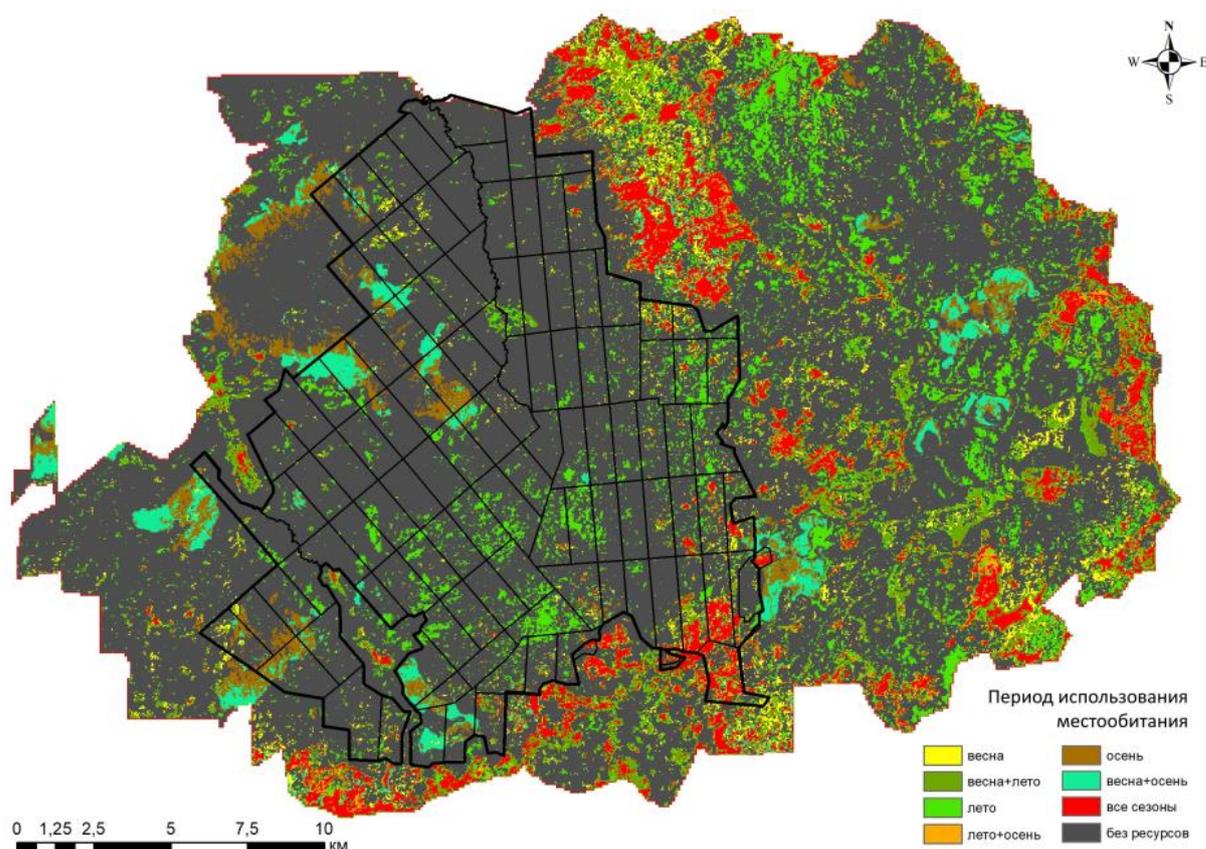


Рисунок 7.1.2 – Карта периодичности использования местообитаний, как источника пищевых ресурсов, бурым медведем на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны по результатам комбинирования сезонных RSPF-моделей.

Согласно этой карте наиболее благоприятными местообитаниями с пищевой точки зрения являются участки материковых лугов и вторичные леса на месте ветровалов и вырубок. Такие территории используются бурым медведем на протяжении всех трех сезонов (красный цвет на карте), которые преимущественно сосредоточены в охранной зоне (Рис. 7.1.2). Распространение этих участков имеет четкую приуроченность к подковообразной моренно-камовой гряде и другим возвышениям (Рис. 7.1.3). С началом хозяйственного освоения этих земель человеком его заселение складывалось по таким грядам, потому что только здесь относительно дренированная почва позволяла вести земледелие и заниматься скотоводством (см. раздел 2.6). Леса вокруг таких участков вырубались в первую очередь и особенно интенсивно, что

сформировало их мозаичный облик и вторичную структуру (Пузаченко и др., 2016). Таким образом, именно мезорельеф оказывается определяющим фактором, формирующим первичную структуру местообитаний бурого медведя на территории исследований. Это же подтверждают значения коэффициентов корреляции Спирмена между переменной абсолютной высоты и RSPF-баллами общей и летней моделей (Таблица 7.1.1).

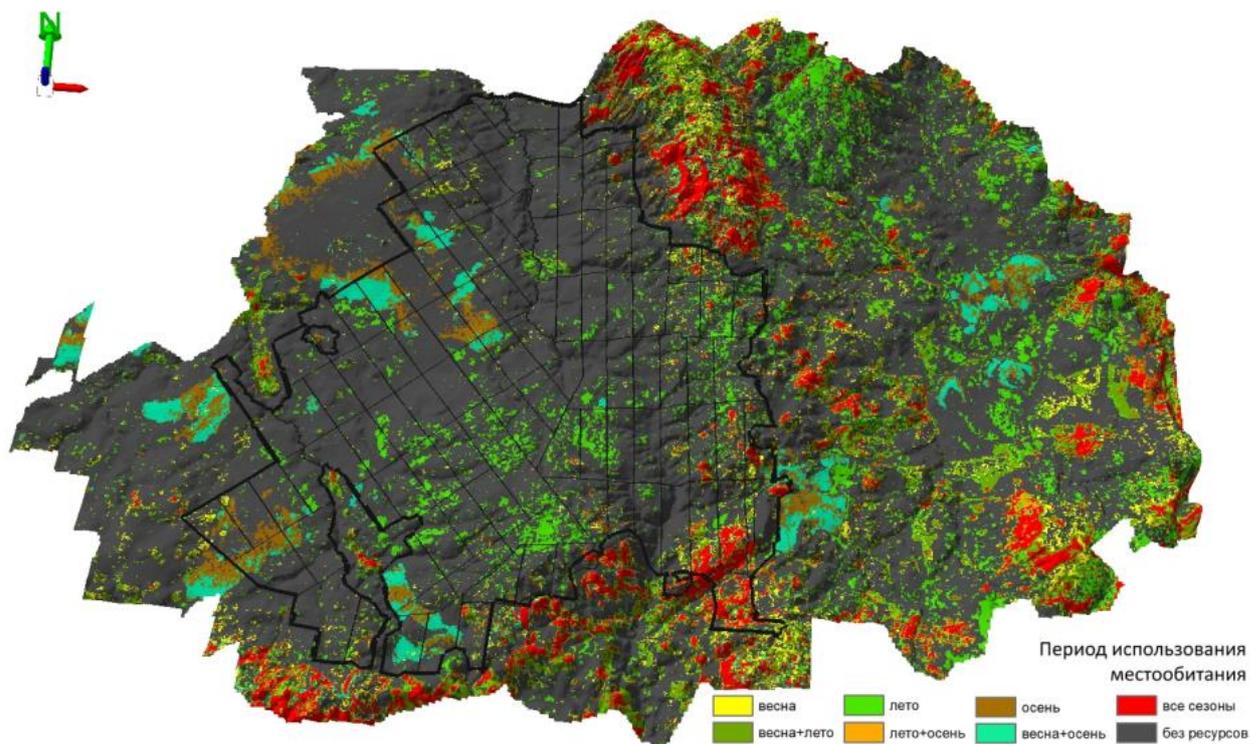


Рисунок 7.1.3 – Карта периодичности использования местообитаний, как источника пищевых ресурсов, бурым медведем на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны по результатам комбинирования сезонных RSPF-моделей, наложенная на трехмерную модель рельефа с теневой отмывкой ( $z$ -фактор = 15).

Местообитания, которые медведь использует исключительно весной (желтый цвет на картах), представляют собой участки вторичных мелколиственных лесов, где звери питаются листьями молодых осин. Как правило, в таких лесах редко распространены травянистые растения сем. *Ariaceae*, лещина или рябина, что делает их пригодными лишь в начале периода бодрствования зверя. Очень часто это зарастающие вырубki или ветровалы возрастом до 5–10 лет, где осина формирует доминирующие сообщества высокой плотности.

Верховые болота используются медведем весной и осенью (коричневый и голубой цвет на картах). Мы полагаем, что дифференциация отдельных участков болот в течение этих сезонов является следствием использования запасов пушцы. Так, голубой цвет свидетельствует о том, что помимо клюквы в этих местах медведи потребляют также и пушцу, а коричневый –

исключительно клюкву в осенний период. Таким образом, наши модели смогли выявить наличие пушицы даже без ее включения в качестве отдельного предиктора.

С пищевой точки зрения бореальные леса заповедника и охранной зоны пригодны только в летнее время (светло-зеленый цвет на картах), что объясняется использованием ресурсов черники лишь в период ее плодоношения. Темно-зеленым цветом на картах выделяются участки, для которых свойственно наличие молодого подроста осины, дудника и сныти. Такие территории пригодны для медведя лишь в весенний и летний периоды. Как правило, это вторичные леса, опушки и экотонные сообщества без участия лещины и рябины в своем составе.

Участки, используемые как летом, так и осенью (оранжевый цвет на картах) имеют очень ограниченное распространение. Это наглядно показывает сильные различия в трофических нишах бурого медведя в эти периоды и подтверждает результаты наших предыдущих исследований трофической экологии вида (Огурцов, 2018). В них мы выявили, что минимальное значение индекса перекрытия трофических ниш Пианки ( $\alpha = 0.28$ ) было между летним и осенним периодами.

## **7.2. Значение луговых местообитаний для бурого медведя**

На протяжении всего ареала бурого медведя значение луговых биотопов для него достаточно высоко. Степень их использования зависит от площади пригодной территории и фактора беспокойства со стороны человека. Модельные оценки пригодности местообитания медведя в Хорватии и Словении показывают, что они занимают второе место после лесопокрытых территорий и составляют от 3.7 до 4.2 % участия соответственно (Ghoddousi, 2010). В Хорватии чаще всего они используются летом и являются важными кормовыми станциями бурого медведя (Kusak & Huber, 1998). В Словении помимо травянистой растительности и муравьев медведи добывают на лугах новорожденных оленят, не способных в первое время следовать за матерью (Ghoddousi, 2010). В некоторых регионах, таких как горы Пиндос в Греции медведи проявляют устойчивое предпочтение открытых биотопов подобного типа (Mertzanis et al., 2008). Для некоторых европейских популяций медведя луговые биотопы, где помимо обилия травянистых растений также есть муравьи, могут составлять 20–30% пригодных местообитаний в весенний и ранне-летний периоды (Ciucci et al., 2014; Roellig et al., 2014). Важно отметить, что многие такие луга представляют собой действующие пашни, зарастающие лесом, которые характерны для многих регионов Европы (Roellig et al., 2014). В таежной зоне европейской части России предпочтение медведями лугов особенно велико. Принимая во внимание достаточно низкую продуктивность лесов таежного облика, луга в

кормовом отношении имеют здесь большое значение. Это отмечено для медведей Архангельской (Рыков, 1987) и Мурманской (Огурцов и др., 2017) областей.

На территории исследований выделяются два типа лугов: материковые (водораздельные) и пойменные (как правило, заливные) луга вдоль русел лесных рек (Миняев, Конечная, 1976). Все материковые луга заповедника и его охранной зоны по своему происхождению являются вторичными лесными, образовавшиеся на месте вырубок и приуроченные, как правило, к бывшим или действующим населенным пунктам или пастбищам (Миняев, Конечная, 1976). В заповеднике такие луга занимают не более 1% его площади (по данным на 1999 г.). Их распространение связано с моренными грядами и приурочено к выпуклым водораздельным поверхностям и склонам с агродерновой подзолистой почвой (Кураева и др., 1999). На территории заповедника до настоящего времени сохранились участки лугов, для которых известна история хозяйственной деятельности за последние полвека. В последние десятилетия площадь лугов сокращается из-за их зарастания лесом.

В целом луговые сообщества исследуемой территории несут на себе признаки сукцессионных смен – снижение встречаемости злаков, увеличение участия разнотравья, в том числе грубого высокотравья, увеличение встречаемости и проективного покрытия мхов, зарастание лесной древесной растительностью. Такие луга деградируют и постепенно выходят из луговой стадии сукцессии (Чередниченко, 2014; Чередниченко и др., 2015, 2016).

Обладая низкой степенью ремизности, луга не предоставляют медведю укрытий. Открытые пространства большой площади пугают многих лесных животных. В то же время, луговые биотопы обладают очень богатым пищевым потенциалом и обеспечивают медведей пищевыми ресурсами с весны и до поздней осени. Травяные сообщества, которые развиваются на зарастающих лугах, имеют в своем составе виды, которые являются фоновыми кормами в весенне-летнее, летнее и летне-осеннее время.

В южной части исследуемой территории наибольшее значение для медведей имеют луга на урочищах Барсуки, Верховье, Столовая, Мельное, Туд (Рис. 7.2.1); в северной части – урочища Павлово, Комары, Гусевка, Осиновка, Погорелка; в западной части – урочища Стуловский остров, Стулово, Квашня, Пустошка, Заболотье. Больше всего привлекательных луговых биотопов сосредоточено в восточной части: урочища Староселье, Большие Ясновицы, Коршаков угол, Дубовка, Прудовая, Ключевая, Гороватка, Москалевка, Черемушницы, Сибирь, Новики, Заболотная, Жердовка, Большие и Малые Коты, Мануховка, Большая и Малая Ручьевая, Акулево, Дуново, Замошье. Единичные луга небольшой площади есть и в центральной части на территории заповедника на урочищах Красное, Межа и Овсянники.



Рисунок 7.2.1 – Материковый луг на ур. Барсуки. Типичная кормовая станция медведя в первой половине лета. Снимок 18.06.2016.

Пойменные луга, в отличие от материковых, напротив, являются единственными естественными лугами на территории исследований. Здесь их распространение приурочено к бассейнам рек Жукопа, Тюдьма и Тудовка (бассейн Волги) и Межа (бассейн Западной Двины), а также их притоков (Миняев, Конечная, 1976). В бассейнах рек Жукопа, Межа и притоков реки Тюдьма выражены пойменные разнотравные луга низкого и среднего уровней, для которых в большей степени характерны злаки (Рис. 7.2.2, 7.2.3). Такие участки лугов имеют небольшое значение в жизни бурого медведя. С увеличением высоты от русла реки в сторону леса даже в речной долине начинает появляться лесная травянистая растительность, что наглядно видно на рисунке 7.2.2. В таких местах чаще всего встречается сныть, которая в отличие от других видов сем. *Ариасеае* способна существовать в условиях повышенной влажности почвы, поэтому медведь часто использует периферии пойменных лугов низкого и среднего уровней.

Пойменные луга высокого уровня, характерные для сильно врезанной долины р. Тюдьма и Тудовка, расположены на сильно приподнятых над руслом реки пойменных террасах и имеют слабо выраженный весенний поемный режим (Рис. 7.2.4). В отдельные годы такие луга покрываются водой даже в течение лета. В их травостое господствуют виды, свойственные не столько лугам, сколько лесным опушкам (Миняев, Конечная, 1976). Именно такие луга представляют определенное значение для медведей в весенний и летний периоды.



Рисунок 7.2.2 – Пойменные разнотравные луга низкого уровня в верховьях р. Жукопа (ур. Верховье) в середине мая. Отчетливо видны зоны распространения еще слабо вегетирующих злаков вдоль русла и зоны активно вегетирующей лесной травянистой растительности (зеленые участки ближе к лесу). Снимок с квадрокоптера 16.05.2018.



Рисунок 7.2.3 – Сочетание материкового (вверху) и пойменного (внизу) лугов на ур. Барсуки в верховьях р. Жукопа. Снимок с квадрокоптера 16.05.2018.



Рисунок 7.2.4 – Пойменные разнотравные луга среднего уровня р. Тудовка (недалеко от ур. Красный стан). Снимок с квадрокоптера 01.09.2018.

Луговые биотопы приобретают высокое значение пригодности уже весной, с момента вегетации первой травянистой растительности. При этом использование материковых и пойменных лугов сильно различается. На территории исследований чаще всего медведь использует именно материковые луга. Наличие на них многочисленных поселений земляных муравьев, наряду с луговой растительностью, поддерживает высокую степень привлекательности на протяжении весеннего и летнего периодов. Поскольку большинство таких лугов в своем прошлом являлись сельскохозяйственными землями, они расположены в непосредственной близости к заброшенным деревням, где сохранились яблоневые сады и в окрестностях которых засеиваются овсяные поля. В совокупности все это делает материковые луга самыми привлекательными местообитаниями бурого медведя на территории исследований с максимальными значениями RSPF-баллов. В последующих подразделах будет подробно изложена роль луговых биотопов для бурого медведя с точки зрения продуцируемых пищевых ресурсов. Яблони и овсяные поля имеют антропогенную природу, поэтому их использование медведем изложено в разделах 7.5 и 7.6.

### 7.2.1. Материковые луга как источник растений сем. Ариасеae

Первым пищевым ресурсом, который медведь начинает использовать на лугах уже с начала мая, является травянистая растительность (преимущественно сем. Ариасеae). Ранее, в первой половине прошлого века из зонтичных в питании медведя отмечался только дудник лесной (Юргенсон, 1937), но в связи с антропогенными изменениями в последние десятилетия спектр питания этой группой кормов заметно расширился (Огурцов и др., 2018). На сегодняшний день для медведей, обитающих на территории Центрально-Лесного заповедника, наиболее характерно питание такими видами зонтичных растений как дудник лесной, бутень ароматный, сныть обыкновенная и борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.) (Огурцов, 2015). Все эти виды относятся к грубостебельному высокотравью и не являются представителями типичных луговых сообществ (Чередниченко, 2014; Чередниченко и др., 2016). Сныть и дудник произрастают не только на лугах, но и под лесным пологом, на опушках и лесных полянах небольшой площади, в поймах рек, а также по обочинам лесных дорог. Бутень и борщевик сибирский отмечены в основном на материковых лугах как малой, так и средней площади (Рис. 7.2.5). Все это было продемонстрировано нами ранее на соответствующих SDM и описано в разделах 5.3 и 5.4 (кроме борщевика). Питание борщевиком было отмечено лишь эпизодически ввиду его ограниченного распространения по территории исследований.

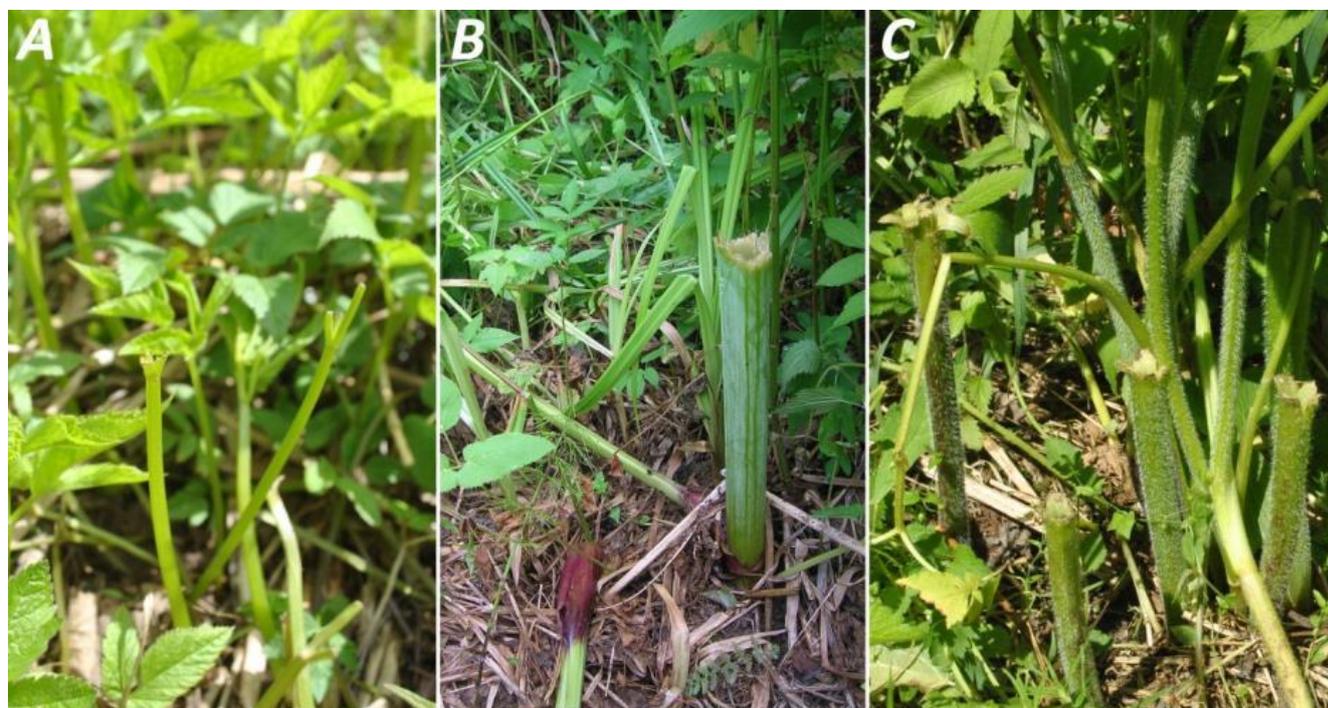


Рисунок 7.2.5 – Побеги сныти обыкновенной (А), дудника лесного (В) и бутеня ароматного (С), объеденные бурым медведем. Снимки 10.05.2020 (А), 25.06.2008 (В), 18.06.2016 (С).

По нашим наблюдениям установлено, что первые признаки питания медведя дудником отмечаются уже в начале мая, когда молодые вегетативные побеги только начинают свое развитие. В это время распределение животных по территории таково, что звери предпочитают хорошо прогреваемые открытые биотопы с молодой травянистой растительностью (Рис. 7.2.6). Такие предпочтения сохраняются в целом на протяжении всего июня, когда открытые биотопы (лесные поляны, окраины полей и лугов, опушки, открытые лесные дороги) изобилуют разнотравьем, в том числе зонтичным. Помимо дудника медведь здесь также потребляет бутень ароматный и борщевик сибирский. По всей видимости, локальное распространение двух последних видов по территории исследований является причиной их меньшего обилия в питании зверя. Сныть также имеет большое значение, но зацветает раньше дудника, уже во второй декаде июня, и, в связи с этим, раньше выпадает из рациона зверя. При этом молодые побеги сныти являются первым травянистым кормом медведя и начинают преобладать в его рационе уже с начала мая. Основные места произрастания сныти в это время – материковые луга, особенно их склоны южной и восточной экспозиций (Рис. 7.2.7). Такие хорошо прогреваемые места быстро приобретают высокую степень привлекательности для медведя, обеспечивая его молодой и относительно хорошо усваиваемой травянистой растительностью.



Рисунок 7.2.6 – Молодой бурый медведь во время питания снытью на лугу ур. Большие Ясновицы. Снимок фотоловушки 08.05.2017.

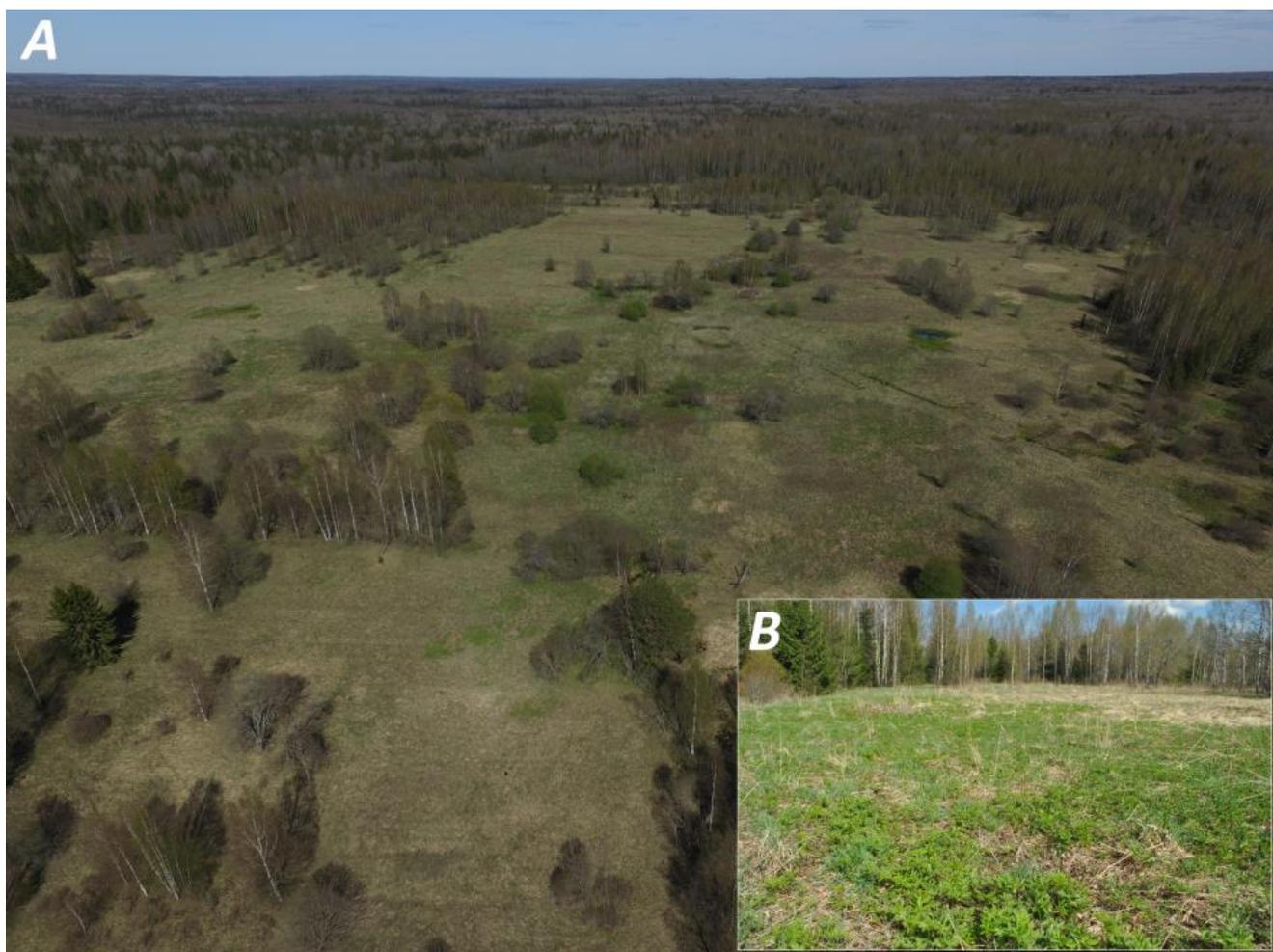


Рисунок 7.2.7 – Зарастающий материковый луг на ур. Заболотная (А). Хорошо видны ценопопуляции молодой сныти («зеленые пятна») – одного из самых первых травянистых кормов медведя весной. Снимок с квадрокоптера 07.05.2020. Те же ценопопуляции сныти на этом лугу, снятые с земли (В).

Повторный, более слабый, пик питания растениями сем. Ариасеае наблюдается в августе-сентябре, когда начинается вторая волна вегетации многих видов. В это время также удается наблюдать поеди дудника и сныти, но уже не в таком большом количестве. На определенное значение растений в летне-осенний период указывают и результаты анализа экскрементов (см. раздел 4.2). Таким образом, фоновые виды растений сем. Ариасеае сохраняют свое значение в рационе медведя с мая по сентябрь. Их значимость снижается на момент массового зацветания дудника, когда начинает плодоносить черника и происходит смена ведущих кормов.

Если дудник отмечался в питании медведей и раньше (Юргенсон, 1937; Пажетнов, 1990), то бутень ароматный, как пищевой объект медведя, описан на данной территории нами впервые (Огурцов, 2009, 2015). Уже в самом начале исследований в 2008–2009 гг. нами зарегистрировано 226 съеденных побегов бутеня. Данный вид приручен к открытым, хорошо прогреваемым биотопам с легкими почвами и растет в основном на полянах, опушках и вдоль

дорог. На территории заповедника и его охранной зоны в 70-х годах прошлого столетия он встречался крайне редко (Миняев, Конечная, 1976). В настоящее время этот вид стал обычен в восточной и южной частях заповедника на зарастающих лугах (урочище Староселье, Барсуки) и в меньшей степени на зарастающих полянах. В охранной зоне он произрастает локальными группировками в заброшенных населенных пунктах. Очень часто данный вид образует заросли в рудеральных местообитаниях на месте бывших огородов (Чередниченко, 2014).

Дудник лесной, оправдывая свое видовое название, приурочен в основном к периферии зарастающих материковых лугов, лесным полянам, опушкам, окнам, а также обочинам лесных дорог (Миняев, Конечная, 1976; Пукинская, 2009), что было также продемонстрировано нашей моделью ANSY (раздел 5.3). Это делает такие места благоприятными кормовыми станциями для медведей. Большие участки зарастающих лугов посещаются ими в первую очередь по периферии, рядом с границей с лесом. Это связано, главным образом, с тем, что питается медведь преимущественно грубостебельным высокотравьем, которым зарастают окраины лугов, а типично луговые виды (чаще всего злаки) не представляют для него пищевой ценности. В условиях слабовыраженного фактора беспокойства, зверь так же предпочитает безлесные станции малой площади.

### **7.2.2. Материковые луга как источник муравьев**

На сухих участках материковых лугов строят свои гнезда разнообразные виды муравьев, значимость которых в пищевом рационе медведей также высока. Известно, что муравьи составляют основу энтомокомплексов большинства наземных биоценозов. Помимо лесов разных типов, плотность их поселений особенно высока на лугах, где холмики *Lasius flavus* и *L. niger* могут создавать особый микрорельеф (Зрянин, 1998). Эти муравьи изменяют целый ряд физических и химических свойств почвы и являются активными почвообразователями. Если распределение и численность лесных видов муравьев зависит в основном от типа, полноты и возраста лесонасаждения (Длусский, 1967; Захаров, 1977; Малоземова, Карасева, 1977), то на открытых участках определяющим фактором выступает тип почвы (Малоземова, Карасева, 1977). Большинство луговых биотопов сосредоточено по моренно-камовым грядам с относительно дренированными дерново-палево-подзолистыми почвами, где колонии муравьев р. *Lasius* получили особое распространение.

По нашим наблюдениям пик питания муравьями приходится на первую половину лета. В это время хорошо прогреваемые открытые биотопы приобретают высокую значимость для многих медведей. Относительно высокие показатели плотности муравьиных поселений в таких местах позволяет зверям полностью сосредоточиться на их поиске. Достаточно часто

приходится наблюдать игнорирование пригодного для поедания дудника, что может также свидетельствовать о потребности медведей именно в белковой пище.

Одними из главных представителей луговых муравьев на исследуемой территории являются муравьи *L. niger*, *L. flavus*, а также *Formica fusca* и *F. pratensis*. Как правило, это некрупные муравьи, размер гнезд которых также невелик. Часто их муравейники расположены в заросших луговых кочках на открытых местах: лесных полянах, опушках и лугах. По нашим данным, в питании бурого медведя наибольшее значение имеет *L. niger* (черный садовый муравей), гнезда которого хищник разоряет на протяжении всей первой половины лета (Огурцов, Федосеева, 2018). Данный вид часто устраивает гнезда в виде почвенных холмиков. Добывают муравьев медведи из них по-разному. Взрослые особи, пицедобывательное поведение которых уже сформировалось, вскрывают гнездовой купол аккуратным движением передней лапы и выедают содержимое гнездовой камеры (Пажетнов, 1990; Рис. 7.2.8). Медвежата, которые еще только осваивают навыки добывания пищи, могут разрушать гнезда до основания. Как правило, при незначительных повреждениях разоренные медведем гнезда достаточно быстро восстанавливаются муравьями. Если же колонии еще молодые, гнезда небольшие, а повреждения существенные, восстановление часто невозможно и гнездо погибает.



Рисунок 7.2.8 – Гнездо *L. niger*, только что разоренное бурым медведем на открытом участке материкового луга. Муравьи собирают и прячут куколки крылатых. Снимок 21.06.2008.

Немаловажное значение для медведя имеет также группа рыжих лесных муравьев (*Formica rufa* s. str.), которая включает в себя как типично лесных видов, так и обитателей открытых биотопов. Наши наблюдения показывают, что на территории исследований из этой группы медведь больше всего потребляет муравьев *F. exsecta* (Рис. 7.2.9). В основном они поселяются на лесных полянах небольшой площади или на лугах поблизости к границе леса (Огурцов, Федосеева, 2018).



Рисунок 7.2.9 – Целое (А) и разрушенное медведем (В) гнезда муравьев *Formica exsecta*. Лесная поляна на ур. Погорелка. Снимки 15.07.2009.

### 7.2.3. Пойменные луга как источник травянистой растительности

Наличие питьевой воды является важнейшим фактором, ограничивающим распространение животных (Wilting et al., 2010), и бурый медведь не является исключением (Ansari & Ghoddousi, 2018). Исследуемая территория представляет собой водораздел, где берут начало две крупные европейские реки – Волга и Западная Двина. Последствия оледенения создали благоприятные условия для произрастания еловых лесов с заболоченными почвами и избыточным увлажнением. Наличие верховых болот и пологий рельеф создали густую сеть ручьев и рек, радиально расходящуюся из центра заповедника к его периферии. Все это создает условия, при которых вода не является лимитирующим фактором в распространении медведей и не оказывает заметного влияния на выбор им местообитаний.

Помимо питьевой воды речная система создает вокруг себя пойменные комплексы, богатые растительной пищей. Как было установлено сезонными RSPF-моделями, пойменные луга имеют для бурого медведя определенное значение весной и в начале лета (Рис. 7.2.10). Как правило, это связано с питанием разнообразной припойменной травянистой растительностью, главным образом, снытью обыкновенной, дудником лесным, таволгой вязолистной и бодяком болотным.



Рисунок 7.2.10 – Пойменный луг р. Тюдьма – одно из второстепенных местообитаний молодых медведей и семейных групп весной и в начале лета. Снимок 05.07.2009.

Мы неоднократно наблюдали следы семейных групп медведей, которые питались данными видами в речной пойме (Рис. 7.2.11). Возможно, что помимо своего пищевого значения, пойменные участки в целом выступают укрытиями для семейных групп и молодых медведей в период гона. В то время как большинство зверей концентрируется на материковых лугах, некоторые медведицы могут уводить своих медвежат на пойменные луга, где вероятность столкнуться с крупными самцами может быть ниже. Так, 12 мая 2018 г., в разгар гонного периода, мы визуально наблюдали семейную группу медведей (медведица и 2 медвежонка-сеголетка), которые переходили из леса в пойменные луга р. Межа.



Рисунок 7.2.11 – Поеди побегов бодяка болотного бурым медведем на пойменном лугу р. Межа. Снимок 23.06.2009.

### **7.3. Значение лесных местообитаний для буроого медведя**

Несмотря на использование медведем самых разнообразных местообитаний по всему своему ареалу (Munro et al., 2006), основными для него являются лесные биотопы, предоставляя как широкое разнообразие источников пищи, так и надежные укрытия (Юргенсон, Юргенсон, 1951; Servheen et al., 1998; Ghoddousi, 2010). При этом особое значение имеет минимальная фрагментарность лесных участков (Ghoddousi, 2010). На исследуемой территории леса имеют выраженный мозаичный облик, представляя собой как еловые леса южнотаежного типа, так и широколиственно-еловые леса, а также многочисленные мелколиственные леса как стадии вторичных сукцессий (Миняев, Конечная, 1976).

### 7.3.1. Бореальные леса как источник ягод кустарничков

Бореальные типы леса, слабопродуктивные по своей сути, предоставляют медведю главным образом укрытия с высокими ремизными качествами. Из пищевых ресурсов южнотаежных лесов для медведя важны ягодные кустарнички, главным образом, черника.

На плоских уступах моренных гряд с переувлажненными почвами распространены типичные бореальные зеленомошные, кисличные, чернично-кисличные и черничные ельники (Миняев, Конечная, 1976). Сообщества с доминированием в моховом покрове сфагновых мхов и господством в травяно-кустарничковом ярусе черники формируются в озерных котловинах на покровных суглинках, подстилаемых песками. Древесный ярус таких сообществ целиком образован елью и только изредка сосной и березой (Пузаченко и др., 2016) (подробнее см. раздел 2.4).

Бореальные растительные комплексы заповедника представлены как типично южнотаежными типами леса, так и частично неморализованными ельниками. Одним из основных типов еловых лесов здесь являются леса группы ельников-черничников (Рис. 7.3.1). Черника является в них фоновым видом травяно-кустарничкового яруса (Миняев, Конечная, 1976; Типсина, Яковчик, 2013). По окраинам верховых болот расположены сфагновые ельники, где на кочках также повсеместно распространена черника (Миняев, Конечная, 1976).



Рисунок 7.3.1 – Ельник сфагново-черничный. В период плодоношения черники – одна из основных кормовых станций бурого медведя. Снимок 21.07.2016.

По данным С. И. Пажетновой (1991) черничники занимают до 40% площади заповедника и наиболее урожайные ягодники, как правило, приурочены к окраинам болот, прогалинам и рединам. В охранной зоне и смежных с ней районах черничники представлены повсеместно в лесной зоне, но наиболее урожайные приурочены также к окраинам болот, сфагновым соснякам, рединам и полянам в ельниках (Пажетнова, 1991).

В летнем питании медведей заповедника черника занимает одну из лидирующих позиций и во многом определяет стационную приуроченность зверей в поздне-летний период. Урожайность черники в конкретный год во многом определяет общую картину питания и распределения особей по территории. Косвенным образом это также подтверждает наша летняя RSPF-модель (см. Рис. 6.5.7).

Наиболее продуктивные черничники расположены в сфагновых ельниках и сосняках по окраинам верховых болот (Рис. 7.3.2). Именно в таких местах наблюдается максимальный урожай ягод и их активное поедание бурым медведем.



Рисунок 7.3.2 – Сфагновый ельник-черничник с сосной на окраине болота Старосельский мох. Снимок 24.07.2020.

Основной пищевой стратегией медведя при питании ягодой является поиск самых плодоносящих участков и максимальное выедание наиболее заметных ягод в местах их обилия. Наши исследования показали, что медведь никогда не использует участок полностью, предпочитая перейти на другой (Огурцов, Желтухина, 2020). Подобное поведение отмечено многими исследователями (Pearson, 1975; Welch et al., 1997 и др.). Именно поэтому человек, собирающий ягоду, выступает с медведем в конкурентных отношениях. Интенсивное посещение ягодников людьми снижает привлекательность таких местообитаний не только по причине фактора беспокойства, но и изъятия человеком наиболее плодоносящей, хорошо заметной части ягод.

За последние 40 лет произошли заметные изменения в характере посещения черничников медведями, наиболее заметные в охранной зоне заповедника. В 1970-е годы антропогенная нагрузка была существенно выше за счет более высокой плотности сельского населения, большинство из которого активно посещала леса в период плодоношения ягод. По данным С. И. Пажетновой (1991) медведи в те годы редко выходили на черничники в охранной зоне, предпочитая держаться либо в заповеднике, либо там, где нет сборщиков ягод. Значение ягод для популяционной группировки в таких ситуациях, естественно, снижается, и звери вынуждены находить себе иные замещающие корма. В наши дни, после массового оттока населения из деревень и общей деградации сельского хозяйства, медведь вновь повсеместно встречается на черничниках практически по всей охранной зоне, и значение данного корма снова стало высоким, не ограниченным фактором беспокойства.

Бореальные леса имеют для бурого медведя выраженную сезонную значимость. Их использование в качестве кормовых станций приурочено исключительно к летнему периоду, что наглядно отражается на построенной нами карте (Рис. 7.1.2). Это связано с тем, что они продуцируют лишь один важный пищевой ресурс медведя – ягоды черники, которые доступны только в короткий период плодоношения (с середины июля до второй декады августа). Попутно зверь может также использовать насекомых-ксилобионтов в виду большого количества древесного отпада – благоприятной среды для развития их личинок.

Важнейшее свойство бореальных лесов для бурого медведя на исследуемой территории заключается в предоставлении укрытий, особенно на зимний период. Именно буреломные ельники формируют оптимальные берложные станции. Поскольку мы не рассматривали берложный период в данной работе, мы не будем подробно касаться данного аспекта.

Брусничники имеют локальное распространение по территории и, как правило, приурочены к окраинам верховых болот и зарастающим вырубкам. В годы их активного плодоношения некоторые медведи используют этот корм, но в целом его значение не велико. Кустарнички голубики встречаются еще реже, поэтому не играют значимой роли для медведей.

### 7.3.2. Бореальные леса как источник травянистой растительности

Несмотря на то, что бореальные леса являются для бурого медведя, в первую очередь, источником ягодных ресурсов, здесь существуют и другие корма. В первую очередь стоит отметить вегетативные побеги вахты трехлистной (*Menyanthes trifoliata* L.), которая произрастает в заболоченных еловых лесах и по краям верховых болот. Заболоченные ельники приурочены к очень пологим склонам и к выровненным участкам водораздела, почти лишенным стока воды, с постоянно избыточно увлажненными почвами. Среди них особо распространены чернично-сфагновые ельники с сильно развитым травяно-кустарничковым ярусом (Миняев, Конечная, 1976). Вахта встречается в понижениях таких ельников, чаще всего на окраинах верховых болот, но иногда и просто в переувлажненных лощинах (Рис. 7.3.3).



Рисунок 7.3.3 – Семья бурых медведей активно потребляет побеги вахты трехлистной на топком заболоченном участке в ельнике сфагново-черничном. Снимок фотоловушки 10.06.2021. На фото-врезке показаны уже объединенные побеги вахты.

Особо следует отметить, что медведи питаются листьями вахты на протяжении всего лета, в том числе до плодоношения ягод черники. Это повышает значение бореальных лесов в первой половине лета, но оценить их ресурсную значимость в это время пока проблематично из-за недостаточности данных об использовании медведями запасов вахты трехлистной.

### 7.3.3. Смешанные и широколиственно-еловые леса как источник листьев осины, орехов лещины и плодов рябины

Хвойно-широколиственные и широколиственные леса обладают богатыми пищевыми ресурсами для медведей разных видов на всем своем протяжении (Penteriani & Melletti, 2021). Наиболее значимыми пищевыми объектами таких лесов являются листья и плоды (ягоды и орехи) произрастающих там деревьев и кустарников (Cicnjak et al., 1987; Beeman & Pelton, 1980; Кудактин, Честин, 1993; Kusak & Huber, 1998; Penteriani et al., 2019 и др.).

Среди лиственных видов деревьев на исследуемой территории бурый медведь потребляет листья березы, клёна и осины. Если первые два вида встречаются в его питании эпизодически и не являются основными, то последний характеризует питание медведя в течение второй половины мая. По мнению П. Б. Юргенсона «осина, в лице ее молодых побегов и листьев, играет довольно значительную роль в питании медведя весной и в начале лета» (Юргенсон, 1937). Этот же автор указывает о питании медведя молодыми побегами и листьями рябины в это же время года.

При питании листьями деревьев медведь, как правило, целиком объедает листовую пластинку, оставляя только черешок (Рис. 7.3.4). По нашим наблюдениям около 7–8% листьев объедаются не полностью, т.е. на черешке остается обкусанная часть листовой пластинки. При этом само дерево обычно максимально пригибается зверем к земле. В отдельных случаях, чтобы достать верхние ветки, медведь забирается на расположенные рядом бревна или пни.



Рис. 7.3.4. Ветка осины с обкусанными медведем листовыми черешками во вторичном смешанном лесу. Снимок 23.06.2008. Фото: Желтухин А.С.

Как правило, питание осиной связано чаще всего не с типичными неморальными лесами, а вторичными производными лесами на месте вырубок, ветровалов и зарастающих лугов. Медведя привлекают в большей степени экотонные участки, где дерево можно легко пригнуть к земле и оборвать с него листья. Такими местами могут выступать также зарастающие лесные поляны на границе с лесом, окраины молодых осинников и обочины лесных дорог (Рис. 7.3.5).



Рисунок 7.3.5 – Молодая осина, погнутая и объединенная семьей медведей. Дорога на ур. Новый. Снимок 20.05.2013.

В конце мая осина теряет свою пищевую привлекательность для медведя. Обнаруженные деревья, которые были заломаны в третьей декаде месяца, имеют уже малое количество объединенных листьев. Связано это в первую очередь с потерей питательной ценности самих листьев в результате процессов их формирования, а также с увеличением доступности более питательных травянистых кормов.

На территории Центрально-Лесного заповедника питание медведя орехами лещины было отмечено с самого начала (Юргенсон, 1937). При этом указывалось, что чаще всего медведь питается ими на лесных делянках трех-пятилетней давности небольшой площади, зарастающих лиственными породами. Лещина повсеместно распространена как в подлеске спелых широколиственных и широколиственно-еловых лесов, так и в молодых лесах (зарастающие рубки и вывалы) (Рис. 7.3.6). На отдельных участках таких молодняков она образует заросли, где урожайность орехов, по нашим данным, составляет в среднем 165 кг на 1 га (Огурцов, 2017). Такой урожайности оказывается достаточно, чтобы большинство медведей переключалось на активное добывание орехов. Степень плодоношения кустарника напрямую зависит от интенсивности освещения, поэтому наиболее продуктивные места приурочены к опушечным участкам, окнам, зарастающим рубкам, просекам и дорогам.



Рисунок 7.3.6 – Кормовая площадка медведя в зарослях лещины. Видны погнутые и заломанные стволы и вытоптанные участки вокруг кустарника. Вторичный лиственный лес на месте зарастающей 15-летней вырубке в охранной зоне заповедника. Снимок 24.08.2011.

Лещина начинает плодоносить с 4–6 лет, но период полного плодоношения наступает только к 10 годам. Обильные урожаи случаются каждые 3–4 года (Заборовский, 1962). Таким образом, участки ветровалов и вырубков, где начинает произрастать лещина, становятся оптимальными местообитаниями медведя через 10–15 лет. При возобновлении прочих пород (липа, вяз, береза, осина) интенсивность инсоляции яруса подлеска падает, и урожайность лещины начинает постепенно снижаться. К возрасту 25–30 лет такие участки плодоносят слабо даже в урожайные годы. По нашим наблюдениям, орешники в спелых хвойно-широколиственных лесах плодоносят плохо. Плотность распределения кустов лещины в них меньше, чем на зарастающих вырубках и ветровалах (Огурцов, 2017). Наиболее оптимальные световые условия создаются по обочинам лесных дорог, где также наблюдается питание медведя орехами в урожайные годы (Рис. 7.3.7).

Как правило, медведь сгибает ветки кустарника к земле и, удерживая их лапами, выедает орехи из плюсок (Рис. 7.3.7). При этом очень часто он ломает не только ветки, но и целые стволы, нанося значительные повреждения лещине (Рис. 7.3.6).



Рисунок 7.3.7 – Бурый медведь гнет ветку лещины в поисках орехов на обочине дороги в широколиственно-еловом лесу. Серия снимков фотоловушки 14.08.2021.

Рябина обыкновенная широко распространена на территории заповедника и охранной зоны. Она произрастает в разных типах леса. Достаточно широко она представлена в ельниках-кисличниках и неморальных ельниках (Миняев, Конечная, 1976). Как уже было отмечено, питание молодыми побегами и листьями рябины отмечалось для заповедника весной и в начале лета, но основная роль оставалась за ее плодами в осенний период (Юргенсон, 1937; Пажетнов, 1990). На территории исследований рябина всегда охотно поедалась медведями в годы ее обильного урожая (Пажетнов, 1990; Ситникова, 2000). Динамичное развитие экосистем территории (в первую очередь за счет ветровалов и вырубок) способствует постоянному присутствию рябинников и их активному использованию медведями. В то же время в годы проведения наших исследований обильные урожаи рябины встречались редко.

Чаще всего нам удавалось регистрировать питание медведя рябиной на просеках, окраинах ветровалов и лесных дорогах, где при хорошем освещении урожайность дерева всегда выше, чем под пологом леса. Мы полагаем, что именно по этой причине в наших моделях наблюдалась отрицательная связь между вероятностью присутствия рябины и вероятностью использования ее ресурса. Практически во всех случаях стволы рябины имели повреждения, нанесенные когтями зверя (царапины на коре). Практически все объединенные рябины имели сладкий приятный вкус. Плоды с горьким вкусом встречались крайне редко. В большей степени медведь повреждает деревья небольшого размера, сгибая их, а иногда и полностью ломая ствол. Если дерево слишком толстое, чтобы заломать его с земли, медведь лезет на него на высоту 2–4 м, склоняя ствол своей тяжестью к земле.

#### 7.3.4. Смешанные и широколиственно-еловые леса как источник травянистой растительности

Помимо наличия кустарников и деревьев, неморальные леса также могут предоставлять источник разнообразной травянистой растительности. Как уже было указано ранее, такие виды сем. Ариасеае как дудник лесной и сныть обыкновенная произрастают не только на материковых лугах и лесных полянах, но и в лесных экотонах (опушках, окнах, вдоль дорог и просек) (раздел 7.2.1). Такие участки медведь посещает, как правило, попутно, но при этом активно потребляет произрастающие там растения (Огурцов, 2015) (Рис. 7.3.8).



Рисунок 7.3.8 – Бурый медведь объедает вегетативные побеги дудника лесного по обочине дороги в широколиственно-еловом лесу. Снимок фотоловушки 11.06.2018.

Мозаичности и разреженности широколиственно-еловых лесов способствуют частые ветровалы, последствия которых создают благоприятные условия для активного произрастания сныти. Медведь использует такие локальные участки (Рис. 7.3.9), но они не могут обеспечивать его запасами, сопоставимыми с материковыми лугами, поэтому общее значение таких местообитаний небольшое.

Разреженные участки широколиственно-еловых и смешанных лесов и их экотоны могут использоваться медведем не только весной и в начале лета, но и осенью, во время второй волны вегетации травянистой растительности (рис. 7.3.10), о чем уже было упомянуто в разделе 7.2.1. По нашим наблюдениям, чаще всего в таких местах медведи также потребляют сныть.



Рисунок 7.3.9 – Бурый медведь поедает побеги сныти на локальном ветровале в широколиственно-еловом лесу. Снимок фотоловушки 12.05.2019.



Рисунок 7.3.10 – Бурый медведь во время питания снытью в период ее второй волны вегетации в разреженном смешанном лесу. Скриншот видеоролика с фотоловушки 16.08.2016.

В неморальных лесах медведи также потребляют побеги недотроги обыкновенной, которые часто образуют доминантные сообщества (особенно в неморальных ельниках) и могут покрывать большие площади под лесным пологом. Такие участки очень удобны для питания медведя, потому что предоставляют ему доступный корм в большом обилии (Рис. 7.3.11).



Рисунок 7.3.11 – Вегетативные побеги недотроги обыкновенной, объеденные бурым медведем в неморальном ельнике. Снимок 09.06.2018.

#### **7.4. Значение болотных местообитаний для бурого медведя**

Обладая минимальными защитными свойствами, верховые болота имеют высокую привлекательность как кормовые станции бурого медведя. В первую очередь, это ягодные ресурсы, среди которых можно выделить клюкву и водянику. Исследования, проведенные в Карелии и на юге Кольского полуострова, также показывают, что перезимовавшие ягоды клюквы играют определенную роль в ранневесеннем питании медведей (Тирронен и др., 2016).

Верховые болота представляют собой открытые просторные биотопы с минимальным значением ремизности (Рис. 7.4.1). В период плодоношения клюквы местные жители осуществляют сбор ягод, чем повышают значение фактора беспокойства для диких животных, в первую очередь для медведей. Наиболее крупным верховым болотом на территории является болото Катин мох, на котором в массе произрастает клюква. В период 1971–1984 гг. оно очень слабо использовалось медведями по причине интенсивного сбора ягод людьми (Пажетнов, Пажетнова, 1991). В настоящее время с депопуляцией сельского населения и вымиранием деревень беспокойство со стороны человека снизилось, что определило высокую

привлекательность данных местообитаний для зверей. В годы обильного урожая клюквы удается наблюдать пасущихся на болоте медведей в дневные часы, иногда даже целыми семьями (Рис. 7.4.2). Ягоды водяники не являются значимым кормом для медведей на исследуемой территории.



Рисунок 7.4.1 – Верховое болото Катин мох в период плодоношения клюквы. Снимок 05.10.2011.



Рисунок 7.4.2 – Семейная группа бурых медведей на верховом болоте Старосельский мох в поисках клюквы. Снимок 15.11.2020. Фото: Иванов Д.Г.

Помимо клюквы в ранне-весенний период медведи потребляют на болотах генеративные побеги (соцветия) пушицы (Рис. 7.4.3). При отсутствии другой доступной еды этот скромный с виду корм является для медведя ценным источником растительного белка, углеводов и минеральных элементов.



Рисунок 7.4.3 – Побеги пушицы влагалищной на стадии бутонизации. Снимок 06.04.2020.

### **7.5. Значение заброшенных агроландшафтов для бурого медведя**

До 1980-х гг. большая часть охранной зоны заповедника была заселена сельским населением, здесь функционировали коллективные хозяйства, и велась различная сельскохозяйственная деятельность (подробнее см. раздел 2.6). На сегодняшний день здесь сохранилось 9 населенных пунктов общей численностью населения менее 150 человек (подробнее см. раздел 2.1). На местах бывших сельскохозяйственных угодий (пашен, сенокосов, полей), а также самих деревень и хуторов в настоящее время развиваются луговые сообщества, распространение которых связано с моренными грядами. В настоящее время они представляют собой заброшенные агроландшафты, которые могут быть также охарактеризованы как заброшенные зарастающие пашни (Bergmeier et al., 2010). Сейчас их использование прекратилось, в результате чего они активно зарастают лесной растительностью (Cherednichenko et al., 2016). По этой причине распространение травянистых растений и колоний муравьев, о значении которых было упомянуто в разделе 7.2, также связано с прошлой человеческой деятельностью. Но кроме этих естественных по своей природе пищевых ресурсов,

заброшенные агроландшафты предоставляют медведю еще и антропогенный пищевой ресурс, являющийся важнейшим для местной популяционной группировки – яблоки.

Как уже было рассмотрено в разделе 5.3, распространение яблонь связано с прошлой человеческой деятельностью. До 1980-х годов во всех деревнях люди выращивали яблоневые сады, деревья в которых обладали высокими вкусовыми качествами. Несмотря на то, что большинство деревень оказались заброшены, сохранившиеся яблоневые сады продолжают активно плодоносить (Рис. 7.5.1). Многие деревья сохранили свои вкусовые качества и являются излюбленным кормом местных медведей.



Рисунок 7.5.1 – Яблоневые сады в заброшенной деревне Бол. Ясновицы в охранной зоне заповедника. Снимок с квадрокоптера 07.09.2018.

Известно, что фруктовые сады могут играть большую роль и в то же время выступать как «пищевые ловушки» («attractive sinks» или «ecological traps», согласно Naves et al., 2003; Nielsen et al., 2006; Roellig et al., 2014; Lamb et al., 2017) для многих популяций медведей, потому что обилие привлекательных плодов сопряжено с риском встречи с человеком (Peters et al., 2015). В нашем случае наблюдается обратная ситуация, когда социально-экономический упадок и деградация сельского хозяйства положительным образом сказываются на благополучии диких животных, позволяя им без опасений осваивать заброшенные культурные агроландшафты (Рис. 7.5.2).



Рисунок 7.5.2 – Плодоносящая яблоня, плодами которой питаются медведи, в заброшенной деревне Замощье в охранной зоне заповедника. Снимок 18.09.2014.

Сроки интенсивного питания яблоками несколько варьируют по сезонам и определяются общей урожайностью вида в конкретный год. В среднем, активное посещение заброшенных деревень при среднем и хорошем урожае яблок начинается с середины августа месяца, достигая пика в конце августа и в начале сентября, а снижается к концу сентября. В некоторых случаях отдельные звери могут подбирать позднеспелые сорта вплоть до ноября и даже выкапывать их из-под снега, но после сентября значение яблок для популяционной группировки в целом уже невелико, и большинство зверей переключается на другие корма.

Полевые обследования показывают, что при питании яблоками медведь старается собирать плоды с земли, но при невозможности этого сделать, начинает залезать на деревья (Рис. 7.5.3). При этом достаточно часто зверь повреждает плодоносящие деревья. Как правило, после этого остаются следы когтей, закусы зубами, потертости о ствол, сломанные ветки и заломанные стволы. Эти повреждения происходят в результате залезания зверя на дерево с целью сломать ветку с большим количеством плодов, повисив, таким образом, их доступность. Разрушая наиболее плодоносящие яблони с высокими вкусовыми качествами плодов, медведь способствует деградации фруктовых садов и лишает себя потенциального корма в следующие годы.



Рисунок 7.5.3 – Молодой бурый медведь срывает яблоко с ветки на окраине жилого поселка Заповедный. Скриншот видео с фотоловушки 01.10.2016.

### **7.6. Значение биотехнической подкормки для бурого медведя**

Местоположения практически всех овсяных полей связано с заброшенными деревнями и сосредоточены по материковым лугам охранной зоны заповедника. В связи с этим, мы не выделяли овсяные поля в отдельную категорию при моделировании, поскольку их значение отражают переменные пищевых ресурсов материковых лугов – растения сем. Ариасеae, купольные гнезда муравьев и яблони. Несмотря на это, их значение велико в жизни бурых медведей на исследуемой территории. По мнению ряда исследователей дополнительная подкормка в осенний период может быть весомым подспорьем в те годы, когда урожай естественных нажировочных кормов низкий и может вызвать стрессовое состояние у части популяции (Пажетнова, Пажетнов, 1987; Cicinjak et al., 1987; Clevenger et al., 1992; Naves et al., 2006; Paralikidis et al., 2010).

Среди биотехнической подкормки овес играет существенную роль в рационе бурого медведя, так как в Центральной нечерноземной зоне России овес – одна из основных зерновых культур, дающая стабильные урожаи. В отдельные неурожайные на ягоды годы, в первую очередь рябины, овес может занимать ведущее место в пищевом рационе медведя в нажировочный период, определяющий переживание им зимнего периода (Пажетнова, Пажетнов, 1987). Его большое значение в питании медведей Центрально-Лесного заповедника отмечено еще П. Б. Юргенсоном (1937), который указывал, что, несмотря на большие потравы, медведь в большей степени мнет овес, чем поедает. Содержание протеина в овсе подвержено

некоторой флуктуации в зависимости от места произрастания, в среднем оно составляет порядка 10 г на 100 г съедобной части цельного зерна. Югославские исследователи говорят о содержании в колосьях овса 11% сырого протеина (Ćićnjak et al., 1987), а В. С. Пажетнов приводит цифру 8.26 % (Пажетнов, 1990).

Первоначально овсяные поля высевали в охранной зоне функционировавшие здесь колхозы и совхозы с начала 1930-х годов (Пузаченко и др., 2016). С 1970-х гг. заповедник стал периодически выкупать овсяные поля у совхозов для «улучшения условий обитания» различных животных и «подкормки медведя» (Летопись Природы, 1973 г.). Такая деятельность продолжалась вплоть до развала СССР и депопуляции сельского населения к началу 1990-х годов. После закрытия колхозов и совхозов площадь засеваемых полей резко сократилась, и работники заповедника стали самостоятельно засеивать 2–4 га таких полей «для подкормки животных и организации охот» (Летопись Природы, 1996 г.). В последствие овсяные поля засеивались, главным образом, для специальной подкормки медведей и кабанов, поскольку охота «на овсах» была популярна в охранной зоне в течение всего времени функционирования заповедника (Рис. 7.6.1).



Рисунок 7.6.1 – Овсяное поле в урочище Прудовая. Вид с наблюдательной вышки. Снимок 04.08.2011.

Питание бурого медведя овсом начинается с первой декады августа, когда колосья достигают молочно-восковой спелости, и продолжается до начала октября (Рис. 7.6.2). В отдельных случаях, при особо хорошем урожае овса и неурожае остальных кормов, питание им может продолжаться вплоть до ноября. Во время питания звери проявляют низкий уровень внутрисоциального напряжения, что выражается в одновременном нахождении на поле до 16 различных особей. В то же время в отдельных случаях медведицы с медвежатами и молодые медведи могут испытывать определенный стресс при соседстве с крупными самцами. Обычно медведи поедают овес стоя, медленно перемещаясь по полю, но также достаточно часто садятся и объедают колосья вокруг себя по кругу, после чего остаются характерные следы (Рис. 7.6.3).



Рисунок 7.6.2 – Различные бурые медведи во время питания овсом на полях ур. Заболотная, Староселье и Гороватка. Снимки от 12.08.2011, 16.08.2018 и 06.08.2011.



Рисунок 7.6.3 – Следы питания бурого медведя овсом на поле ур. Туд. Снимок 21.08.2009.

### 7.7. Оценка использования местообитаний бурым медведем на территориях с различным типом природопользования

Человеческая деятельность отрицательно влияет на большинство популяций бурого медведя (Nielsen et al., 2006; Ciarniello et al., 2007a; Penteriani & Melletti, 2021), в том числе в Европе (Linnell et al., 2001; Naves et al., 2003; Wiegand et al., 2004; Falcucci et al., 2009; G uthlin et al., 2011; Recio et al., 2020) и часто выступает ключевым фактором при выборе медведем местообитаний (Martin et al., 2010; Mateo-S anchez et al., 2014; Peters et al., 2015; Zarzo-Arias et al., 2018, 2019; Penteriani et al., 2019; Recio et al., 2020). В то же время отмечено, что при низкой плотности сельского населения или снижении его активности медведи, наоборот, тяготеют к антропогенным ландшафтам (Martin et al., 2010; Roellig et al., 2014).

На основании установленных пороговых значений для RSPF-моделей были построены бинарные карты используемой/неиспользуемой территории бурым медведем (см. разделы 6.4 и 6.5). По этим картам были рассчитаны доли используемой и неиспользуемой территории для заповедника и его охранной зоны как для общей модели, так и для сезонных (Таблица 7.7.1).

Согласно общей модели только 14% площади заповедника пригодны для использования бурым медведем пищевых ресурсов, в то время как для охранной зоны это почти 29%, т.е. вдвое больше. Среди сезонных моделей наименьшая пригодная территория для заповедника отмечена весной (6.6%), а наибольшая – летом (9.7%). Для охранной зоны наименьшая территория отмечена осенью (16.8%), а наибольшая – летом (25.9%).

Таблица 7.7.1 – Площадь используемой и неиспользуемой бурым медведем территории (в %) на основе RSPF-моделей для Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны.

Модель	Используемая территория		Неиспользуемая территория	
	Заповедник	Охранная зона	Заповедник	Охранная зона
Общая	13.95	28.92	86.05	71.08
Весенняя	6.63	20.20	93.37	79.80
Летняя	9.68	25.93	90.36	75.13
Осенняя	8.11	16.84	91.94	84.22

В весенний период территория заповедника может обеспечить медведя только ресурсами клюквы и в незначительной степени сныти и осины. Этим обусловлено такое небольшое значение заповедника в этот период. Летом доля используемой территории максимальна как для заповедника, так и охранной зоны, что объясняется пространственным разнообразием пищевых ресурсов. В это время медведи используют как бореальные леса заповедника и охранной зоны для питания черникой, так и материковые луга для питания травянистой растительностью и муравьями. Несмотря на критическую важность наживочного периода и большое разнообразие кормов в это время, используемая площадь оказалась небольшой,

особенно для охранной зоны. Это связано с тем, что основные пищевые потребности медведи удовлетворяют за счет заброшенных деревень на материковых лугах, где они питаются яблоками, а также верховых болот с клюквой. На материковых лугах звери также посещают овсяные поля. Поскольку как лещина, так и рябина оказались малозначимыми предикторами, широколиственно-еловые леса и зарастающие вырубki не внесли существенного вклада в общую долю пригодных территорий. Данное обстоятельство подтверждает рассмотренное ранее соотношение доли используемой территории с шириной трофической ниши медведя в осенний период (см. раздел 6.5).

Для построения RSPF-моделей мы использовали карты пространственного распределения пищевых ресурсов, построенные на основе данных о наличии объектов питания, чтобы измерить доступность этих ресурсов для бурого медведя. Тем не менее, для точных сравнений сезонных моделей пригодности местообитаний и общей многосезонной оценки лучше использовать фактическое обилие пищевого ресурса (плотность или биомассу), его питательную (содержание белков, жиров, углеводов) или энергетическую ценность (содержание килокалорий или потенциальную чистую усвояемую энергию) (Boyce & McDonald, 1999; Nielsen et al., 2010).

В своей работе мы продолжили развитие идей, предложенных Марком Бойсом, Лиманом МакДональдом и Скоттом Нильсеном в рамках развития комплексных моделей энергетической значимости местообитаний (Boyce & McDonald, 1999; Nielsen et al., 2010). Они могут быть построены на основе предыдущих результатов: карты сочетания пищевых ресурсов (Рис. 7.7.1 A), карты периодичности использования местообитаний (Рис. 7.7.1 B), а также оценок EDEC для соответствующих пищевых объектов (Таблица 5П, Приложение; Рис. 7.7.1 C).

Итоговые значения индексов энергетической пригодности местообитаний (Habitat Energetic Suitability Index, HESI), т.е. потенциально получаемой энергии из ресурсов местообитания, выраженной через показатель EDEC, могут быть рассчитаны по следующей формуле:

$$HESI = \frac{\text{весна } \sum_{i=1}^n (EDEC_i) + \text{лето } \sum_{i=1}^n (EDEC_i) + \text{осень } \sum_{i=1}^n (EDEC_i)}{[\text{весна } \sum_{i=1}^n (EDEC_i) + \text{лето } \sum_{i=1}^n (EDEC_i) + \text{осень } \sum_{i=1}^n (EDEC_i)]_{max}}$$

В представленной формуле  $n$  – число пищевых ресурсов ( $i$ ) в пикселе, для которых в соответствии с сезонной динамикой использования выбираются соответствующие сезонные значения EDEC. В результате каждый пиксель несет информацию о своей потенциальной энергетической значимости для медведя и может быть визуализирован в виде специальной карты (Рис. 7.7.1 D; Рис. 7.7.2).

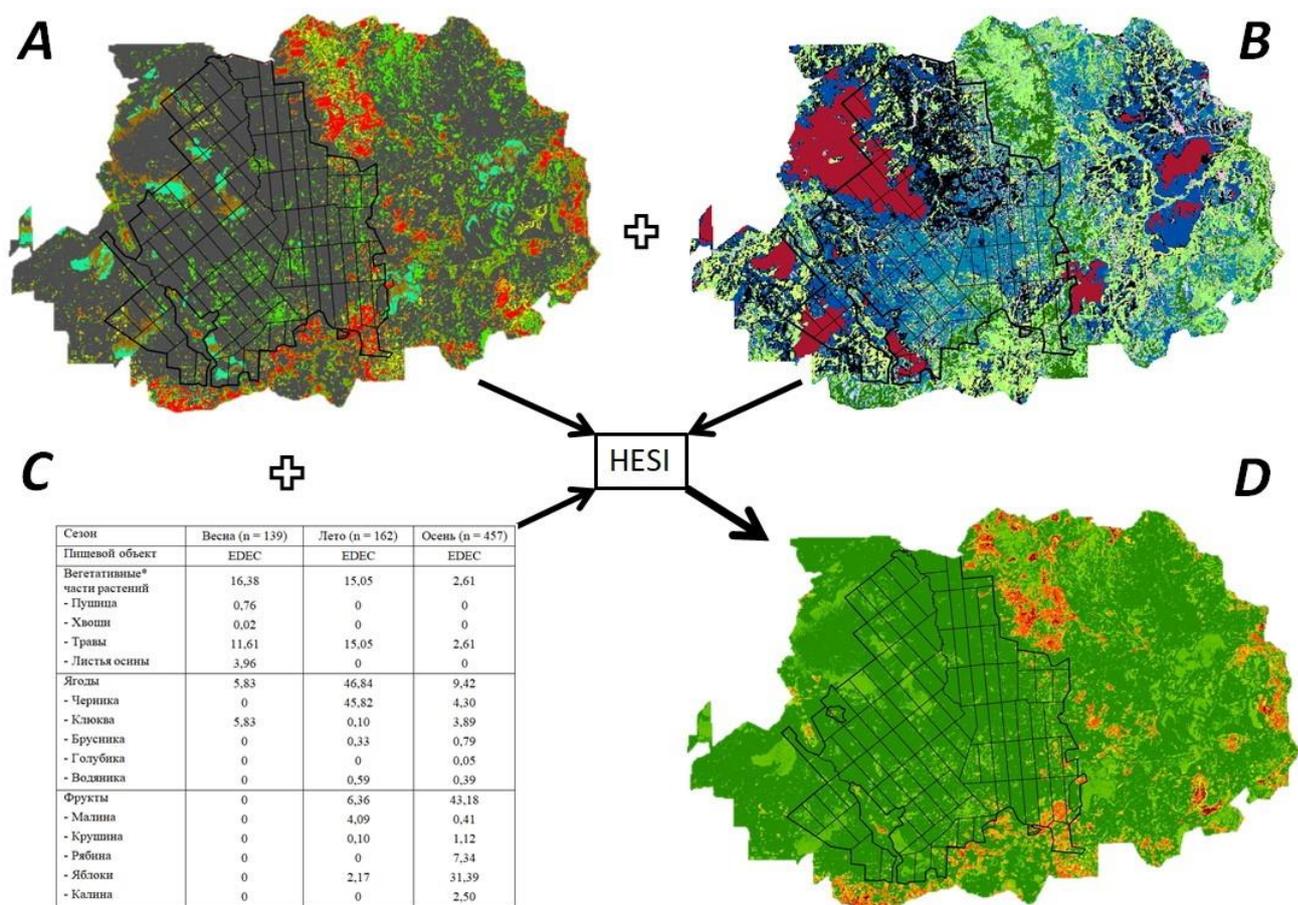


Рисунок 7.7.1 – Схематичное изображение построения простой модели энергетической пригодности местообитаний.

Суммарная доля HESI для заповедника составила только 12.2%, тогда как для охранной зоны – 87.8%. Таким образом, используя пищевые ресурсы охранной зоны, бурый медведь способен приобретать в 7.2 раза больше энергии, чем на территории заповедника. Такая большая разница объясняется тремя основными причинами: 1) самые калорийные пищевые ресурсы (орехи лещины) в большей степени распространены именно в охранной зоне; 2) территорий, которые используются медведем на протяжении всех сезонов (в основном, это материковые луга и разреженные смешанные леса), больше на территории охранной зоны; 3) все антропогенные пищевые ресурсы (яблоки и овес) распространены в охранной зоне.

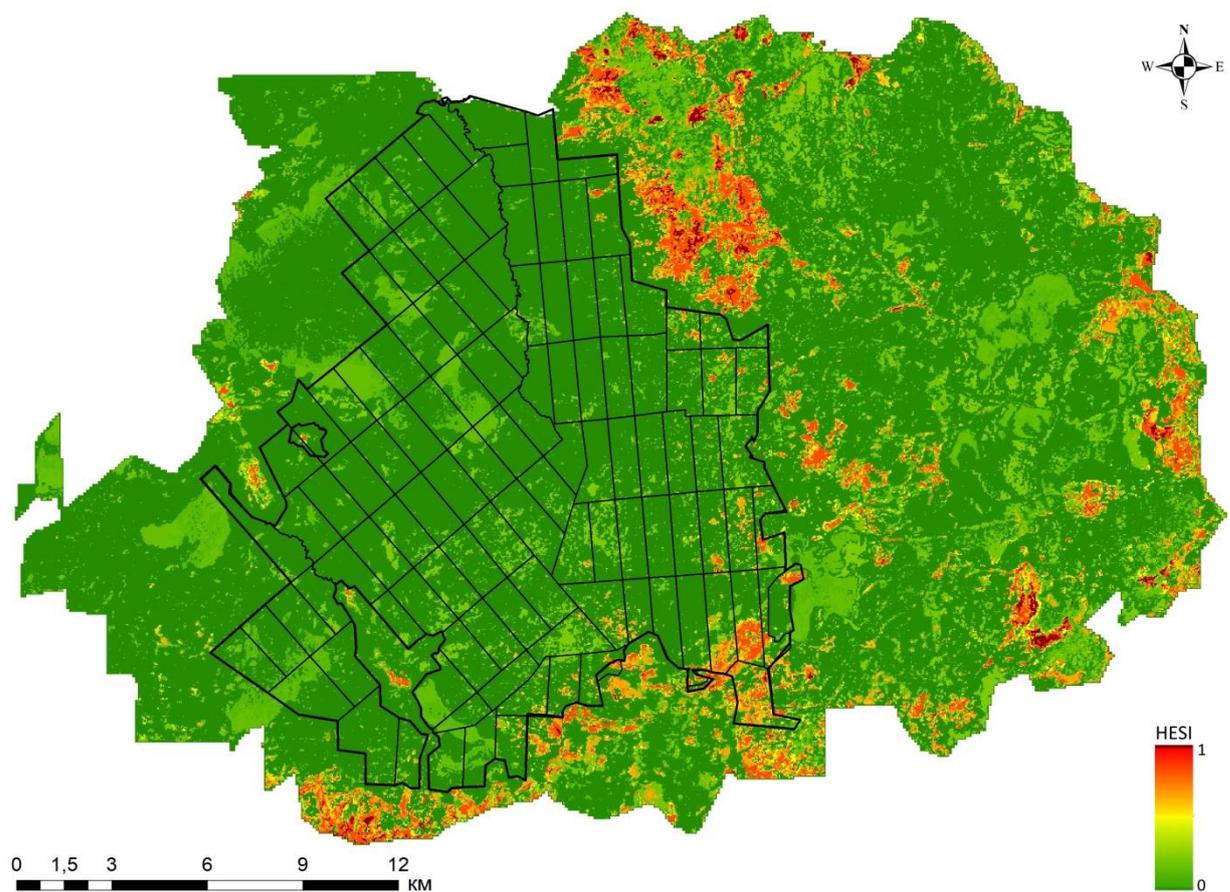


Рисунок. 7.7.2 – Энергетическая пригодность местообитаний бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны.

Представленный нами подход является упрощенной версией, не учитывающей многие особенности. Для перехода к настоящей кормовой и энергетической емкости пикселя необходима информация об обилии в нем пищевого ресурса (моделируемая биомасса или проективное покрытие), а не только о факте его наличия. Для определения сезонной значимости необходимо использование информации о доступности пищевого ресурса на основе динамических моделей с учетом фенологических состояний основных пищевых ресурсов. Для перехода к оценкам не только потенциальной, но и реально используемой медведем энергии необходима также информация о долях потребления им каждого пищевого ресурса и учета наиболее важной его характеристики – урожайности. Все это касается растительных пищевых ресурсов. С животными кормами дело обстоит еще сложнее. Для них необходимо учитывать биомассу расплода (для муравьев и ос) или плотности населения (численности) самих особей (для лосей). Учет всех вышеизложенных дополнений в рамках развития данного подхода является потенциальной задачей для дальнейших исследований.

Тем не менее, нами установлено, что во всех случаях охранная зона обладает намного большей пригодной территорией, которую бурый медведь использует для добывания пищевых

ресурсов. На основании этого можно заключить, что трансформированные ландшафты представляют для бурого медведя ключевые местообитания и обеспечивают его главные пищевые потребности. Это происходит за счет участков моренно-камовых гряд, на которых исторически велась сельскохозяйственная деятельность и выращивались плодово-ягодные сорта растений. С одной стороны, относительно хорошо дренированная почва бывших агроландшафтов способствует формированию богатых материковых лугов с высоким содержанием фитомассы, в том числе видов сем. *Ariaceae*. Сухие почвы и высокая инсоляция таких мест обеспечивают пригодные условия для интенсивного развития колоний почвенных муравьев, в том числе с крупными надземными гнездами. С другой стороны, постепенное зарастание таких лугов лесной растительностью создает условия для формирования крупностебельного разнотравья, в первую очередь, дудника лесного и бутеня ароматного. Наличие яблоневых садов и овсяных полей на таких территориях еще больше увеличивает их пищевую значимость для бурого медведя. Крайне низкая численность населения (около 150 человек), незначительный охотничий пресс и низкая посещаемость территории людьми создает благоприятные условия для использования ландшафтов охранной зоны медведями в течение всего периода бодрствования. Косвенным свидетельством благоприятного состояния популяционной группировки бурого медведя и незначительного влияния на нее фактора беспокойства на территории исследований может служить высокая доля дневной активности вида (Ogurtsov et al., 2018).

Именно благодаря современному состоянию охранной зоны на территории исследований сформировались благоприятные условия для успешного накопления медведями жировых запасов (Рис. 10П, Приложение), что напрямую определяет репродуктивный успех, следствием чего является существование популяционной группировки высокой плотности. Если данные весенне-летнего учета по следам не всегда являются надежными, то результаты REM способны дать намного более точные и объективные оценки. Согласно им плотность населения только в Южном лесничестве заповедника в 2021 г. составила  $0.086 \pm 0.034$  особей/км<sup>2</sup> (Огурцов, 2023), что является высоким показателем. Логично предположить, что в охранной зоне плотность населения еще больше за счет ее большей энергетической значимости. Общая мозаичность территории, которая является следствием как естественных (ветровалы в заповеднике), так и антропогенных (прошлая и настоящая человеческая деятельность в охранной зоне) процессов определяет высокую кормовую емкость местообитаний и большое разнообразие доступных пищевых ресурсов. Охранный статус (в том числе режим охранной зоны) и деятельность заповедника обеспечивают низкое значение фактора беспокойства. Все это создает благоприятные условия для размножения и выживаемости медведей и определяет, таким образом, высокую плотность их населения.

При этом в будущем стоит ожидать существенных изменений в пригодности местообитаний бурого медведя на территории исследований. Своей пищедобывательной деятельностью зверь сильно повреждает наиболее вкусные сорта яблонь, часто доводя их до стадии прекращения роста. Этим он способствует деградации яблоневых садов, которые имеют определенный ограниченный потенциал. Дикие сорта яблонь, которые появляются, в том числе, в результате распространения семян яблонь самими медведями, не обладают высокими вкусовыми качествами и далеко не так пригодны в пищу для животных. Материковые луга постепенно зарастают лесом, их затененность повышается, снижая таким образом плотность колоний муравьев. Какое-то время такие луга будут использоваться медведем за счет зонтичной растительности, распространение которой должно только увеличиваться. Но при полном зарастании таких лугов их доля также значительно сократится. При этом сохраняется потенциал возобновления лещины и рябины за счет зарастания новых вырубок и ветровалов. На первых стадиях их зарастания они будут также пригодны для медведя наличием малины. В целом, можно ожидать сохранение высокой пригодности территории на протяжении следующих 10–15 лет с дальнейшим постепенным снижением. При этом делать более конкретные прогнозы затруднительно из-за сильного влияния хозяйственной деятельности человека (лесозаготовки, охоты, экотуризма, сбора ягод, кошения лугов, биотехнической подкормки), которую трудно предсказать.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Последние технологические достижения в системах глобального позиционирования (GPS) и телеметрии на ее основе, а также повышение доступности и управления пространственно-явной информацией с помощью ГИС и СУБД глубоко изменили исследования Дикой Природы, часто в лучшую сторону. Однако, как и в случае с любой технологией, ее чрезмерная зависимость от других форм информации может привести к технологической ловушке. Результаты могут быть получены быстро, но часто с ограниченным биологическим смыслом, возможностью интерпретации и управления. Модели пригодности местообитаний диких животных, такие как RSF, резко возросли в популярности за два последних десятилетия, несмотря на то, что исследований, демонстрирующих связи с демографическими процессами или прямыми измерениями регулирующих факторов популяций все еще немного (Nielsen et al., 2005; Johnson & Seip, 2008). Вместо поиска RSF-моделей с косвенными градиентами ресурсов, которые часто статичны по своей природе, следует уделять больше внимания пространственно-временным моделям пищевых ресурсов, влияющим на регулирование популяций «снизу-вверх», в то время как ограничения «сверху-вниз» могут быть интегрированы за счет выживаемости или относительных различий в рисках смертности. Такой подход необходим для понимания и точного прогнозирования воздействия изменений окружающей среды на популяции (Nielsen et al., 2010).

Обобщая свой обзор определений экологии, Чарльз Кребс предположил, что «нас интересует, *где* встречаются организмы, *сколько* их там и *почему*» (Krebs, 1978, стр. 15). Марк Бойс и Лиман МакДональд утверждали, что RSF могут отлично описать *где* и при определенных предположениях *сколько* (Boyce & McDonald, 1999), но RSF – это просто статистические описания распределения и использования организмами ландшафта, и как таковые не обязательно помогают нам понять, *почему* организмы находятся там, где они есть. В отличие от моделей с индивидуальным подходом, которые обычно включают много деталей, RSF основаны на широкомасштабной или нисходящей (top-down) перспективе, характеризующей общие закономерности на ландшафте (Boyce & McDonald, 1999). В то же время сегодня, когда мы можем строить также и восходящие (пищевые, защитные, репродуктивные) модели и анализировать зависимости переменной отклика от прямых ресурсов, мы также можем ответить и на вопрос *почему* организмы выбирают те или иные местообитания. В этом смысле реальные RSF открывают совершенно новые перспективы не только в описательной, но и в объяснительной экологии. Нами продемонстрировано, что благодаря таким моделям удастся установить более явные характеристики пригодности местообитаний для бурого медведя как в пространстве, так и во времени на основе

использования им пищевых ресурсов. Такая информация позволяет понять *почему* и *когда* медведи используют различные местообитания, а не только предсказать присутствие самих животных в пространстве (Munro et al., 2006).

Настоящая работа демонстрирует подход к построению RSF, отличный от большинства ранее опубликованных. Он сочетает в себе следующие ключевые условия:

- 1) В качестве точек присутствия использованы точки использования местообитаний, что позволяет напрямую интерпретировать полученные значения баллов RSF и HSM.
- 2) Использован «presence/absence» («used/unused») подход, где в качестве отсутствий (псевдо-неиспользований) взяты не просто фоновые точки, а наиболее вероятностные сгенерированные отсутствия, созданные на основе эмпирических моделей.
- 3) Период сбора данных составил 14 лет, а территория исследований относительно невелика, что позволило провести тщательные и кропотливые полевые исследования, повысив тем самым надежность данных псевдо-неиспользований.
- 4) В качестве предикторов использованы не косвенные переменные среды, а непосредственные кормовые характеристики – модели пространственного распределения пищевых ресурсов.
- 5) В качестве тестирования моделей на всех этапах использовались полностью независимые данные, что позволило получить максимально достоверные оценки качества.

Таким образом, наши модели учитывают выбор ресурсов на всех уровнях, как на уровне точек встреч, так и предикторов, что позволяет называть такие модели реальными RSF. В то же время такие модели основаны лишь на информации о распространении пищевых ресурсов (присутствие/отсутствие), но не об их обилии, т.е. без учета таких важных показателей как плотность (проективное покрытие ресурса), урожайность (плотность используемых частей ресурса), фенология (период доступности используемых частей ресурса) и энергетическая ценность (калорийность используемых частей ресурса) (Nielsen et al., 2003, 2010, 2016; Mateo-Sánchez et al., 2015; McClelland et al., 2020). Включение этих показателей в модели выбора ресурсов бурого медведя является следующим шагом наших исследований. Помимо этого мы не рассматривали динамические модели распространения пищевых ресурсов (McClelland et al., 2020), а брали их статичные среднесезонные состояния. При этом территория исследований была подвергнута ряду как естественных (ветровалы), так и искусственных (лесные рубки) трансформаций. Включение динамических моделей также является следующим этапом исследований. Кроме того, на пригодность местообитаний могут оказывать влияние не только наличие пищевых ресурсов, но и наличие водоемов, мест отдыха, станций размножения и

выращивания потомства, а также защитные ресурсы (Boyce & McDonald, 1999). Полноценные функции выбора ресурсов должны также учитывать и эти переменные.

Большинство современных RSF-моделей для бурого медведя основано на данных GPS-телеметрии, а в качестве информации о состоянии среды используются такие продукты как LiDAR (Nijland et al., 2014) или DRIVE (McClelland et al., 2020). Все это, безусловно, способствует росту качества построенных моделей, но в то же время остается недоступным большинству исследователей, особенно в развивающихся странах. В своей работе мы продемонстрировали, что даже на основе обычных полевых исследований без использования дорогостоящей GPS-телеметрии и с применением ДДЗ свободного доступа возможно построить RSF-модели хорошей предсказательной силы. Наша работа стоила минимальных материальных затрат и потенциально возможна для любого коллектива исследователей.

## ВЫВОДЫ

1. Основными пищевыми ресурсами бурого медведя на территории исследований являются травянистые растения сем. *Ariaceae*, листья осины, плоды черники, клюквы и рябины, орехи лещины, яблоки, овес, расплод муравьев и ос, а также лось. Весной наиболее значимыми ресурсами являются перезимовавшие ягоды клюквы, травянистые растения (сныть и дудник), листья осины и лоси; летом – травянистые растения (дудник и бутень), расплод муравьев и ягоды черники; осенью – орехи лещины, плоды клюквы и рябины, яблоки, овес и расплод ос. Главные наживочные корма, обеспечивающие медведям основные энергетические приобретения (яблоки и овес), расположены в антропогенно-трансформированных ландшафтах.

2. Распределение травянистых растений сем. *Ariaceae* связано с участками с богатой фитомассой и влажными условиями на юго-восточных склонах. Осина предпочитает участки с обилием фитомассы на возвышенностях. Черника приурочена к влажным бореальным ельникам. Распространение клюквы связано с верховыми болотами в понижениях местности. Лещина и рябина произрастают в смешанных и широколиственно-еловых лесах на возвышенностях. Распространение яблонь связано с лугами с сухими почвами в местах заброшенных культурных ландшафтов. Купольные муравейники распространены на сухих почвах лугов, а также на периферии лесных участков с высокой освещенностью. Весной и в начале лета лоси предпочитали приречные пойменные луга, богатые травянистой растительностью, и разреженные смешанные леса.

3. Подавляющее большинство пищевых ресурсов бурого медведя в своем распространении тяготеет к охранной зоне, и только черника имеет широкое распространение также и на территории заповедника.

4. Построенные RSPF-модели обладали хорошими оценками качества на основе независимого тестирования. Согласно этим моделям пригодность местообитаний бурого медведя определяется наличием 6 основных пищевых ресурсов: травянистых растений сем. *Ariaceae*, купольных гнезд муравьев, черники, клюквы, яблонь и лещины. Определенное влияние также оказывает осина в весенний период.

5. Построенные RSPF-модели выявили, что большую роль играет не только наличие самого пищевого ресурса, но и его пригодность для потребления (урожайность, подходящие морфологические характеристики и фенофаза). Наиболее стабильными пищевыми ресурсами оказались травянистые растения сем. *Ariaceae*, купольные гнезда муравьев и листья осины. Наиболее нестабильными – ягоды черники и клюквы. На примере клюквы продемонстрировано, что стенотопность пищевого ресурса значительно увеличивает вероятность его использования медведем.

6. Основными местообитаниями бурого медведя на исследуемой территории, которые выступают для него кормовыми станциями, являются материковые луга, верховые болота, смешанные и широколиственно-еловые леса, молодые мелколиственные леса и зарастающие вырубки. К второстепенным местообитаниям относятся пойменные луга, сфагновые ельники и сосняки, а также бореальные ельники.

7. Трансформированные ландшафты охранной зоны представляют для бурого медведя ключевые местообитания и обеспечивают его главные пищевые потребности. Антропогенная трансформация ландшафтов в прошлом приводит к их мозаичности, что способствует повышению их кормовой емкости и как следствие, пригодности для бурого медведя.

8. Наиболее благоприятные местообитания медведя (материковые луга и смешанные леса) характеризуются стадиями вторичных сукцессий в результате прошлых антропогенных трансформаций и имеют приуроченность к моренно-камовым грядам. Таким образом, именно мезорельеф и прошлая человеческая деятельность, которые оказывали большое влияние на растительный покров, выступают ведущими факторами, формирующими первичную структуру местообитаний бурого медведя на территории исследований.

## ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ, ТЕРМИНЫ И ОБОЗНАЧЕНИЯ

SDM (Species Distribution Modeling) – моделирование пространственного распределения (распространения) видов.

ENM (Ecological Niche Modeling) – моделирование экологической ниши.

HSM (Habitat Suitability Modeling) – моделирование пригодности местообитаний.

HSI (Habitat Suitability Index) – индекс пригодности местообитания. Количественный показатель, который характеризует качество местообитания в отношении благополучия какого-либо вида. По смыслу совпадает с  $RSF_{score}$  – баллами RSF.

HSIM (Habitat Suitability Index Map) – карта пригодности местообитаний. Картографическая визуализация вероятностей пригодности местообитаний для вида на основе построения прогнозов (проекций) согласно полученным моделям.

RSF (Resource Selection Function) – функция выбора ресурсов. Любая функция (например, из статистической модели), которая пропорциональна вероятности использования местообитания (ресурса) организмом. Если мы знаем распределение ресурсов, от которых зависит вид, то распределение и обилие этого вида может быть выражено через его функцию выбора ресурсов.

RSPF (Resource Selection Probability Function) – вероятностная функция выбора ресурсов. Та же самая RSF, но построенная по принципу used/unused (использование/неиспользование), что позволяет оперировать не с относительными, а с абсолютными вероятностями, поскольку известно отношение обоих исходов события (использования ресурса/местообитания).

ENFA (Ecological Niche Factor Analysis) – факторный анализ экологической ниши.

GNESFA (General Niche-Environment System Factor Analysis) – факторный анализ системы «ниша-среда».

GLM (Generalized Linear Model) – обобщенная линейная модель.

GAM (Generalized Additive Model) – обобщенная аддитивная модель.

GLMM (Generalized Linear Mixed Effect Models) – обобщенная линейная смешанная модель со случайным эффектом.

GAMM (Generalized Additive Mixed Effect Models) – обобщенная аддитивная смешанная модель со случайным эффектом.

GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Prediction) – генетический алгоритм предсказания с набором правил.

VIF (Variance Inflation Factor) – фактор инфляции дисперсии. Мера оценки мультиколлинеарности между предикторными переменными.

SAC (Spatial AutoCorrelation) – пространственная автокорреляция. В общем виде выражает степень сходства данных в географическом пространстве.

Местообитание – в контексте HSM, отдельная относительно однородная географическая область (пиксель или серия пикселей), для которой известен ряд характеристик окружающей среды.

Модель пригодности местообитаний – модель, которая стремится скоррелировать элементы экологической ниши с наличием (или отсутствием) вида и затем спрогнозировать определяющие предикторные факторы в географическое пространство, чтобы создать предсказанную карту распределения в сходных условиях.

Экологический грид – полигональная сеть с экстендом  $G$ , состоящим из  $n$  ячеек с определенным пространственным разрешением (зернистостью), для каждой ячейки которого создан набор переменных окружающей среды, релевантных для интересующего вида. Вся совокупность значений всех переменных для  $G$  представляет экологическое пространство  $E$ .

Ресурсная единица (Resource unit, RU или Environment unit, EU) – ячейка грида, для которой измеряются значения всех переменных окружающей среды

Чувствительность (sensitivity) – доля реальных точек присутствия, которые были предсказаны моделью как гипотетические присутствия (т.е. правильно распознанные присутствия вида, True Presences, TP)

Специфичность (specificity) – доля реальных точек отсутствия, которые были предсказаны моделью как гипотетические отсутствия (т.е. правильно распознанные отсутствия вида, True Absences, TA)

Распространенность (prevalence) – доля участков (ячеек грида), где вид был реально обнаружен.

Калибровка – степень, в которой модель правильно предсказывает условную вероятность присутствия (пригодности).

Дискриминация – способность модели правильно различать занятые (пригодные) и незанятые (непригодные) ячейки.

## Принятое обозначение моделей

Названия моделей пищевых ресурсов созданы на основе первых двух букв родового и видового имени согласно Nielsen et al. (2010), кроме FORB (от «forbs» – травы), ANHI (от «anthills» – муравейники), XYLO (от «xylobionts» – ксилобионты) и SOWA (от «social wasps» – общественные осы).

Названия моделей пригодности местообитаний имеют собственную логическую структуру:

Например, ME1\_tracks43k\_782, где:

- ME (MaxEnt) – алгоритм расчета карты весов псевдо-неиспользований;
- tracks43k – область генерации фоновых точек для построения карты весов MaxEnt («треки») и их число (43k – 43 120);
- 782 – порядковый номер модели (набора точек псевдо-неиспользования из 1000 вариантов).

В сезонных моделях, например, MESP1\_tracks43k\_88, приставка после алгоритма расчета означает:

- SP1 – spring (весенняя модель) и ее порядковый номер;
- SU1 – summer (летняя модель) и ее порядковый номер;
- AU1 – autumn (осенняя модель) и ее порядковый номер.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Abade, L. Using landscape and bioclimatic features to predict the distribution of lions, leopards and spotted hyaenas in Tanzania's Ruaha landscape / L. Abade, D. W. Macdonald, A. J. Dickman // *PLoS ONE*. – 2014. – V. 9. № 5. – e96261.
2. Aebischer, N. J., Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data / N. J. Aebischer, P. A. Robertson, R. E. Kenward // *Ecology*. – 1993. – V. 74. – P. 1313-1325.
3. Aiello-Lammens, M. E. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models / M. E. Aiello-Lammens, R. A. Boria, A. Radosavljevic, B. Vilela, R. P. Anderson // *Ecography*. – 2015. – V. 38. – P. 541-545.
4. Akaike, H. A new look at the statistical model identification / H. Akaike // *IEEE Transactions on Automatic Control*. – 1974. – V. 19. – №. 6. – P. 716-723.
5. Allouche, O. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) / O. Allouche, A. Tsoar, R. Kadmon // *Journal of Applied Ecology*. – 2006. – V. 43. – P. 1223-1232.
6. Anderson, R. P. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent / R. P. Anderson, Jr. I. Gonzalez // *Ecological Modelling*. – 2011. – V. 222. – P. 2796-2811.
7. Ansari, M. H. Water availability limits brown bear distribution at the southern edge of its global range / M. H. Ansari, A. Ghoddousi // *Ursus*. – 2018. – V. 29. – №. 1. – P. 13-24.
8. AntWeb (2021). Version 8.68.7. California Academy of Science // (Электронный ресурс). URL: <https://www.antweb.org>
9. Apps, C. D. Estimating grizzly bear distribution and abundance relative to habitat and human influence / C. D. Apps, B. N. McClellan, J. G. Woods, M. F. Proctor // *Journal of Wildlife Management*. – 2004. – V. 68. – P. 138-152.
10. Araújo, M. B. Five (or so) challenges for species' distribution modelling / M. B. Araújo, A. Guisan // *Journal of Biogeography*. – 2006. – V. 33. – P. 1677-1688.
11. Araújo, M. B. Standards for distribution models in biodiversity assessments / M. B. Araújo, R. Anderson, A. M. Barbosa, C. Beale, C. Dormann, R. Early, R. Garcia, A. Guisan, L. Maiorano, B. Naimi, R. O'Hara, N. Zimmermann, C. Rahbek // *Science Advances*. – 2019. – V. 5. – eaat4858.
12. Araújo, M. B. Validation of species-climate impact models under climate change / M. B. Araújo, R. G. Pearson, W. Thuiller, M. Erhard // *Global Change Biology*. – 2005. – V. 11. – P. 1504-1513.
13. Araújo, M. B. Ensemble forecasting of species distributions / M. B. Araújo, M. New // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2007. – V. 22. – P. 42-47.

14. Auguie, B. GridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics. R package version 2.3, 2017 / B. Auguie // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=gridExtra>
15. Austin, M. P. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches / M. P. Austin // *Ecological Modelling*. – 2007. – V. 200. – P. 1-19.
16. Austin, M. P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling / M. P. Austin // *Ecological Modelling*. – 2002. – V. 157. – P. 101-118.
17. Austin, M. P. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species / M. P. Austin, A. O. Nicholls, C. R. Margules // *Ecological Monographs*. – 1990. – V. 60. – №. 2. – P. 161-177.
18. Baasch, D. M. An evaluation of three statistical methods used to model resource selection / D. M. Baasch, A. J. Tyre, J. J. Millsbaugh, S. E. Hygnstrom, K. C. Vercauteren // *Ecological Modelling*. – 2010. – V. 221. – P. 565-574.
19. Baddeley, A. Spatial point patterns: methodology and applications with R / A. Baddeley, E. Rubak, R. Turner // – London: Chapman and Hall/CRC Press, 2015. – 828 p.
20. Baddeley, A. spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns / A. Baddeley, R. Turner // *Journal of Statistical Software*. – 2005. – V. 12. – №. 6. – P. 1-42.
21. Bai, W. Microhabitat selection by giant pandas / W. Bai, Q. Huang, J. Zhang, J. Stabach, J. Huang, H. Yang, M. Songer, T. Connor, J. Liu, S. Zhou, H. Zhang, C. Zhou, V. Hull // *Biological Conservation*. – 2020. – V. 247. – 108615.
22. Baig, M. H. A. Derivation of a tasselled cap transformation based on Landsat 8 at-satellite reflectance / M. H. A. Baig, L. Zhang, T. Shuai, Q. Tong // *Remote Sensing Letters*. – 2014. – V. 5. – №. 5. – P. 423-431.
23. Banerjee, A. K. Potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in India – evidence of climatic niche and biome shifts / A. K. Banerjee, A. Mukherjee, A. Dewanji // *Flora*. – 2017. – V. 234. – P. 215-223.
24. Barbet-Massin, M. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? / M. Barbet-Massin, F. Jiguet, C. H. Albert, W. Thuiller // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2012. – V. 3. – P. 327-338.
25. Barry, S. Error and uncertainty in habitat models / S. Barry, J. Elith // *Journal of Applied Ecology*. – 2006. – V. 43. – P. 413-423. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01136.x>
26. Bassi, E. Predicting the spatial distribution of wolf (*Canis lupus*) breeding areas in a mountainous region of Central Italy / E. Bassi, S. G. Willis, D. Passilongo, L. Mattioli, M. Apollonio // *PLoS ONE*. – 2015. – V. 10. – №. 6. – e0124698.
27. Bates, D. Fitting linear mixed-effects models using lme4 / D. Bates, M. Maechler, B. Bolker, S. Walker // *Journal of Statistical Software*. – 2015. – V. 67. – №. 1. – P. 1-48.

28. Beeman, L. E. Seasonal foods and feeding ecology of black bears in the Smoky Mountains / L. E. Beeman, M. R. Pelton // International Conference Bear Research and Management. – 1980. – V. 4. – P. 141-147.
29. Beger, M. Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modeling occurrence data for broad-scale conservation and management / M. Beger, H. P. Possingham // Marine Ecology. Progress Series. – 2008. – V. 361. – P. 1-13.
30. Bell, M. L. Mixed models for the analysis of replicated spatial point patterns / M. L. Bell, G.K. Grunwald // Biostatistics. – 2004. – V. 5. – №. 4. – P. 633-648.
31. Bergmeier, E. Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: diversity, threats and conservation / E. Bergmeier, J. Petermann, E. Schroeder // Biodiversity and Conservation. – 2010. – V. 19. – P. 2995-3014.
32. Berland, A. The impact of landscape disturbance on grizzly bear habitat use in the Foothills Model Forest, Alberta, Canada / A. Berland, T. Nelson, G. Stenhouse, K. Graham, J. Cranston // Forest Ecology and Management. – 2008. – V. 256. – P. 1875-1883.
33. Berman, E. E. Grizzly bear response to fine spatial and temporal scale spring snow cover in Western Alberta / E. E. Berman, N. C. Coops, S. P. Kearney, G. B. Stenhouse // PLoS ONE. – 2019. – V. 14. – №. 4. – e0215243.
34. Bio, A. M. F. Determining alternative models for vegetation response analysis: a non-parametric approach / A. M. F. Bio, R. Alkemade, A. Barendregt // Journal of Vegetation Science. – 1998. – V. 9. – P. 5-16.
35. Bivand, R. S. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association / R. S. Bivand, D. W. S. Wong // TEST. – 2018. – V. 27. – №. 3. – P. 716-748.
36. Bjornstad, O. N. ncf: Spatial Covariance Functions. R package version 1.2-9, 2020 / O. N. Bjornstad // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=ncf>
37. Bojarska, K. Spatial patterns in brown bear *Ursus arctos* diet: The role of geographical and environmental factors / K. Bojarska, N. Selva // Mammal Review. – 2012. – V. 42. – P. 120-143.
38. Bojarska, K. Correction factors for important brown bear foods in Europe / K. Bojarska, N. Selva // Ursus. – 2013. – V. 24. – № 1. – P. 13-15.
39. Boyce, M. S. Scale for resource selection functions / M. S. Boyce // Diversity and Distributions. – 2006. – V. 12. – P. 269-276.
40. Boyce, M. S. Evaluating resource selection functions / M. S. Boyce, P. R. Vernier, S. E. Nielsen, F. K. A. Schmiegelow // Ecological Modelling. – 2002. – V. 157. – №. 2-3. – P. 281-300.
41. Boyce, M. S. Grizzly bears in the Bitterroot: predicting potential abundance and distribution / M. S. Boyce, J. S. Waller // Wildlife Society Bulletin. – 2003. – V. 31. – №. 3. – P. 670-683.

42. Boyce, M. S. Relating populations to habitats using resource selection functions / M. S. Boyce, L. L. McDonald // *Trends in Ecology & Evolution*. – 1999. – V. 14. – №. 7. – P. 268-272.
43. Braunisch, V. Living on the edge – modelling habitat suitability for species at the edge of their fundamental niche / V. Braunisch, K. Bollmann, R. F. Graf, A. H. Hirzel // *Ecological Modelling*. – 2008. – V. 214. – P. 153-167.
44. Breslow, N. E. Approximate inference in generalized linear mixed models / N. E. Breslow, D. G. Clayton // *Journal of the American Statistical Association*. – 1993. – V. 88. – P. 9-25.
45. Broennimann, O. Ecospat. Spatial Ecology Miscellaneous Methods. R package, version 3.0., 2018 / O. Broennimann // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=ecospat>
46. Brostrom, G. glmmML: Generalized Linear Models with Clustering. R package version 1.1.1, 2020 / G. Brostrom // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=glmmML>
47. Brotons, L. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability / L. Brotons, W. Thuiller, M. B. Araujo, A. H. Hirzel // *Ecography*. – 2004. – V. 27. – P. 437-448.
48. Brown, D. Predicting vegetation types at treeline using topography and biophysical disturbance variables / D. Brown // *Journal of Vegetation Science*. – 1994. – V. 5. – P. 641-656.
49. Brown, J. L. SDMtoolbox: a Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses / J. L. Brown // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2014. – V. 5. – №. 7. – P. 694-700.
50. Brown, J. L. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses / J. L. Brown, J. R. Bennett, C. M. French // *PeerJ*. – 2017. – V. 5. – e4095.
51. Burnham, K. P. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Second edition / K. P. Burnham, D. R. Anderson // – New York: Springer-Verlag, 2002. – 488 p.
52. Busby, J. R. A biogeographical analysis of *Notophagus cunninghamii* (Hook.) in south-eastern Australia / J. R. Busby // *Australian Journal of Ecology*. – 1986. – V. 11. – P. 1-7.
53. Calenge, C. adehabitatHS. Exploratory analysis of the habitat selection by the wildlife in R. R package version 0.3.15, 2011 / C. Calenge // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=adehabitatHS>
54. Calenge, C. The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies / C. Calenge, G. Darmon, M. Basille, A. Loison, J. M. Jullien // *Ecology*. – 2008. – V. 89. – №. 2. – P. 555-566.

55. Callen, S. T. Signatures of niche conservatism and niche shift in the North American kudzu (*Pueraria montana*) invasion / S. T. Callen, A. J. Miller // Diversity and Distributions. – 2015. – V. 21. – P. 853-863. <https://doi.org/10.1111/ddi.12341>
56. Cannon, A. Stat2Data: datasets for Stat2. R package version 2.0.0, 2019 / A. Cannon, G. Cobb, B. Hartlaub, J. Legler, R. Lock, T. Moore, A. Rossman, J. Witmer // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=Stat2Data>
57. Cannon, J. F. M. *Angelica* L. / J. F. M. Cannon // – In book: Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. E., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M., Webb D. A. Flora Europaea, Volume 2. Rosaceae to Umbelliferae (3rd edition). – Cambridge: Cambridge University Press. – 1981. – P. 357-358.
58. Carl, G. spind: an R package to account for spatial autocorrelation in the analysis of lattice data / G. Carl, S. C. Levin, I. Kühn // Biodiversity Data Journal. – 2018. – V. 6. – e20760. <https://doi.org/10.3897/BDJ.6.e20760>
59. Carpenter, J. M. Checklist of the species in the subfamily Vespinae (Insecta: Hymenoptera: Vespidae) / J. M. Carpenter, J. Kojima // Natural History Bulletin of Ibaraki University. – 1997. – V. 1. – P. 51-92.
60. Carretero, M. A. Evaluating how species niche modelling is affected by partial distributions with an empirical case / M. A. Carretero, N. Sillero // Acta Oecologica. – 2016. – V. 77. – P. 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.08.014>
61. Caruso, N. Modelling the ecological niche of an endangered population of Puma concolor: First application of the GNESFA method to an elusive carnivore / N. Caruso, M. Guerisoli, E. M. Luengos Vidal, D. Castillo, E. B. Casanave, M. Lucherini // Ecological Modelling. – 2015. – V. 297. – P. 11-19. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.11.004>
62. Chefaoui, R. M. Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance / R. M. Chefaoui, J. M. Lobo // Ecological Modelling. – 2008. – V. 210. – P. 478-486.
63. Chefaoui, R. M. Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: a case study of Iberian Copris species / R. M. Chefaoui, J. Hortal, J. M. Lobo // Biological Conservation. – 2005. – V.122. – P. 327-338.
64. Chen, H. VennDiagram: a package for the generation of highly-customizable Venn and Euler diagrams in R / H. Chen, P. C. Boutros // BMC Bioinformatics. – 2011. – V. 12. – P. 1-7. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-35>.
65. Cherednichenko, O. Herb vegetation diversity in the north of Central Forest Reserve (Tver` province, Russia) / O. Cherednichenko, V. Gorik, V. Borodulina // Proceedings of the 25<sup>th</sup> Meeting of European Vegetation Survey. – Italy, Roma: Sapienza University, 2016. – P. 26.

66. Chetkiewicz, C. L. B. Use of resource selection functions to identify conservation corridors / C. L. B. Chetkiewicz, M. S. Boyce // *Journal of Applied Ecology*. – 2009. – V. 46. – P. 1036-1047. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01686.x>
67. Ciarniello, L. M. Resource selection function for the plateau landscape of the Parsnip grizzly bear project (an update for 2003) / L. M. Ciarniello, M. S. Boyce, H. Beyer // Technical Report. British Columbia Ministry of Forests. – 2003. – 18 p.
68. Ciarniello, L. M. Components of grizzly bear habitat selection: density, habitats, roads, and mortality risks / L. M. Ciarniello, M.S. Boyce, D.C. Heard, D.R. Seip // *Journal of Wildlife Management*. – 2007a. – V. 71. – №. 5. – P. 1446-1457. <https://doi.org/10.2193/2006-229>
69. Ciarniello, L. M. Grizzly bear habitat selection is scale dependent / L. M. Ciarniello, M. S. Boyce, D. R. Seip, D. C. Heard // *Ecological Applications*. – 2007b. – V. 17. – P. 1424-1440.
70. Cicnjak, L. Food habits of brown bear in Plitvice Lakes National park, Yugoslavia / L. Cicnjak, D. Huber, H. U. Roth, R. L. Ruff, Z. Vinovrski // *Bears: their biology and management*. – 1987. – V. 7. – P. 221-226.
71. Ciucci, P. Seasonal and annual variation in the food habits of Apennine brown bears, central Italy / P. Ciucci, E. Tosoni, G. Di Domenico, F. Quattrociocchi, L. Boitani // *Journal of Mammalogy*. – 2014. – V. 95. – №. 3. – P. 572-586.
72. Clements, G. R. Predicting the distribution of the Asian Tapir (*Tapirus indicus*) in Peninsular Malaysia using maximum entropy modelling / G. R. Clements, D. M. Rayan, S. A. Aziz, K. Kawanishi, C. Traeholt, D. Magintatn, M. F. A. Yazı, R. Tingley // *Integrative Zoology*. – 2012. – V. 7. – №. 4. – P. 400-406. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00314.x>.
73. Clevenger, A. P. Brown bear (*Ursus arctos* L.) habitat use in the Cantabrian Mountains, Spain / A. P. Clevenger, F. J. Purroy, M. R. Pelton // *Mammalia*. – 1992. – V. 56. – №. 2. – P. 203-214. <https://doi.org/10.1515/mamm-1992-0204>
74. Cliff, N. Ordinal methods for behavioral data analysis / N. Cliff // – Routledge, 1996. – 212 p.
75. Cohen, J. A coefficient of agreement for nominal scales / J. Cohen // *Educational and Psychological Measurement*. – 1960. – V. 41. – P. 687-699.
76. Collett, D. Modelling binary data. Second edition / D. Collet // – Boca Raton: CRC Press, 2003. – 378 p. <https://doi.org/10.1201/b16654>
77. Compton, B. W. Habitat selection by wood turtles (*Clemmys insculpta*): an application of paired logistic regression / B. W. Compton, J. M. Rhymer, M. McCollough // *Ecology*. – 2002. – V. 83. – №. 3. – P. 833-843. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0833:HSBWTC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0833:HSBWTC]2.0.CO;2)
78. Congedo, L. Semi-Automatic Classification Plugin. Documentation / L. Congedo // – 2014. – 106 p.

79. Conrad, O. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4 / O. Conrad, B. Bechtel, M. Bock, H. Dietrich, E. Fischer, L. Gerlitz, J. Wehberg, V. Wichmann, J. Boehner // Geoscientific Model Development. – 2015. – V. 8. – P. 1991-2007. <https://doi.org/10.5194/gmd-8-1991-2015>.
80. Coogan, S. C. P. Functional macronutritional generalism in a large omnivore, the brown bear / S. C. P. Coogan, D. Raubenheimer, G. B. Stenhouse, N. C. Coops, S. E. Nielsen // Ecology and Evolution. – 2018. – V. 8. – P. 2365-2376.
81. Coogan, S. C. P. Macronutrient optimization and seasonal diet mixing in a large omnivore, the grizzly bear: a geometric analysis / S. C. P. Coogan, D. Raubenheimer, G. B. Stenhouse, S. E. Nielsen // PLoS ONE. – 2014. – V. 9. – e97968. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105719>
82. Corsi, F. Modelling Species Distribution with GIS / F. Corsi, J. De Leeuw, A. Skidmore // – In book: Boitani L., Fuller K. Research techniques in animal ecology: controversies and consequences. – New York: Columbia University Press. – 2000. – P. 389-425.
83. Coudun, C. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors / C. Coudun, J-C. Gégout // Journal of Vegetation Science. – 2007. – V. 18. – P. 517-524. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2007\)18\[517:QPOTDA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2007)18[517:QPOTDA]2.0.CO;2)
84. Cox, D. R. Notes on some aspects of regression analysis / D. R. Cox // Journal of the Royal Statistical Society. – 1968. – V. 131. – №. 3. – P. 265-279. <https://doi.org/10.2307/2343523>
85. Crase, B. A new method for dealing with residual spatial autocorrelation in species distribution models / B. Crase, A. C. Liedloff, B. A. Wintle // Ecography. – 2012. – V. 35. – P. 879-888.
86. Crase, B. Incorporating spatial autocorrelation into species distribution models alters forecasts of climate- mediated range shifts / B. Crase, A. Liedloff, P. A. Vesk, Y. Fukuda, B. A. Wintle // Global Change Biology. – 2014. – V. 20. – P. 2566-2579.
87. Custers, B. The future of drone use. Opportunities and threats from ethical and legal perspectives / B. Custers // –Hague, Netherlands: Asser Press, 2016. – 386 p.
88. D'Hertefeldt, T. Geographic and Habitat Origin Influence Biomass Production and Storage Translocation in the Clonal Plant *Aegopodium podagraria* / T. D'Hertefeldt, J. M. Eneström, L. B. Pettersson // PLoS ONE. – 2014. – V. 9. – №. 1. – e85407. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085407>
89. Daglio, A. On the taxonomy and distribution of the subfamily Vespinae (Insecta: Hymenoptera: Vespidae) / A. Daglio // – LAP LAMBERT Academic Publishing, 2019. – 49 p.
90. Dahle, B. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries* / B. Dahle, O. J. Sørensen, E. H. Wedul, J. E. Swenson, F. Sandegren // Wildlife Biology. – 1998. – V. 4. – № 3. – P. 147-158.

91. Dahle, B. Predation on adult moose *Alces alces* by European brown bears *Ursus arctos* / B. Dahle, K. Wallin, G. Cederlund, I. Persson, L. S. Selvaag, J. E. Swenson // *Wildlife Biology*. – 2013. – V. 19. – P. 165-169.
92. Danilov, P. I. The brown bear (*Ursus arctos* L.) as a predator in the European taiga / P. I. Danilov // *Acta Zoologica Fennica*. – 1983. – V. 174. – P. 159-160.
93. Denny, C. K. Scales of selection and perception: landscape heterogeneity of an important food resource influences habitat use by a large omnivore / C. K. Denny, G. B. Stenhouse, S. E. Nielsen // *Wildlife Biology*. – 2018. V. 2018. – №. 1. – wlb.00409. <https://doi.org/10.2981/wlb.00409>
94. Di Cola, V. ecospat: an R package for the support of spatial analyses and modelling of species niches and distributions / V. Di Cola, O. Broennimann, B. Petitpierre, F. T. Breiner, M. D'Amen, C. Randin, R. Engler, J. Pottier, D. Pio, A. Dubuis, L. Pellissier, R. G. Mateo, W. Hordijk, N. Salamin, A. Guisan // *Ecography*. – 2017. – V. 40. – P. 774-787. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
95. Di Domenico, G. Efficiency of scat-analysis lab procedures for bear dietary studies: The case of the Apennine brown bear / G. Di Domenico, E. Tosoni, L. Boitani, P. Ciucci // *Mammalian Biology* – 2012. – V. 77. – P. 190-195.
96. Dobson, A. J. An introduction to Generalized Linear Models. Fourth edition / A. J. Dobson, A. G. Barnett // – Boca Raton: CRC Press, 2018. – 376 p.
97. Dormann, C. F. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review / C. F. Dormann, J. M. McPherson, M. B. Araújo, R. Bivand, J. Bolliger, G. Carl, R. G. Davies, A. Hirzel, W. Jetz, W. D. Kissling, I. Kühn, R. Ohlemüller, P. R. Peres-Neto, B. Reineking, B. Schröder, F. M. Schurr, R. Wilson // *Ecography*. – 2007. – V. 30. – P. 609-628. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x>
98. Dormann, C. F. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance / C. F. Dormann, J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. García Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, O. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, S. Lautenbach // *Ecography*. – 2013. – V. 36. – P. 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
99. Dudík, M. Performance guarantees for regularized maximum entropy density estimation / M. Dudík, S. J. Phillips, R. E. Schapire // *Proceedings of the Seventeenth Annual Conference on Computational Learning Theory* – New York, ACM Press, 2004. – P. 655-662.
100. Duprè, E. A feasibility study on the reintroduction of the brown bear (*Ursus arctos*) in the Central Alps / E. Duprè, P. Genovesi, L. Pedrotti // *Biologia e Conservazione della Fauna*. – 2000. – V. 105. – P. 3-89.

101. Duque-Lazo, J. Transferability of species distribution models: The case of *Phytophthora cinnamomi* in Southwest Spain and Southwest Australia / J. Duque-Lazo, H. van Gils, T. A. Groen, R. M. Navarro-Cerrillo // *Ecological Modelling*. – 2016. – V. 320. – P. 62-70. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.09.019>
102. Duquette, J. F. Black bear functional resource selection relative to intraspecific competition and human risk / J. F. Duquette, J. L. Belant, C. M. Wilton, N. Fowler, B. W. Waller, D. E. Beyer Jr, N. J. Svoboda, S. L. Simek, J. Beringer // *Canadian Journal of Zoology*. – 2017. – V. 95. – №. 3. <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0031>
103. Elith, J. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data / J. Elith, C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehman, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz, N. E. Zimmermann // *Ecography*. – 2006. – V. 29. – №. 2. – P. 129-151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
104. Elith, J. A statistical explanation of MaxEnt for Ecologists / J. Elith, S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee, C. J. Yates // *Diversity and Distributions*. – 2011. – V. 17. – P. 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
105. Elith, J. Conservation prioritization using species distribution models / J. Elith, J. R. Leathwick // – In book: Moilanen A., Wilson K. A., Possingham H. P. *Spatial conservation prioritization: quantitative methods and computational tools*. – Oxford University Press. – 2009. P. 70-93.
106. Elith, J. The art of modelling range-shifting species / J. Elith, M. Kearney, S. Phillips // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2010. – V. 1. – P. 330-342.
107. Engler, R. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudoabsence data / R. Engler, A. Guisan, L. Rechsteiner // *Journal of Applied Ecology*. – 2004. – V. 41. – №. 2. – P. 263-274.
108. Eriksson, T. A MaxEnt approach to identify potential range expansion areas for an expanding wolf population / T. Eriksson, F. Dalerum // *Biological Conservation*. – 2018. – V. 220. – P. 170-181. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.019>
109. Evans, J. S. spatialEco. Spatial analysis and modelling utilities. Version 1.3-7, 2021 / J. S. Evans, M. A. Murphy, K. Ram // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=spatialEco>
110. Falcucci, A. Assessing habitat quality for conservation using an integrated occurrence-mortality model / A. Falcucci, P. Ciucci, L. Maiorano, L. Gentile, L. Boitani // *Journal of Applied Ecology*. – 2009. – V. 46. – P. 600-609. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01634.x>

111. Farashi, A. Land use and land cover change in protected areas: using remote sensing to survey suitable habitats of brown bear *Ursus arctos* / A. Farashi, N. Parvian, M. S. Najafabadi // Polish Journal of Ecology. – 2016. – V. 64. – P. 420-430. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2016.64.3.011>
112. Fekede, R. J. High probability areas for ASF infection in China along the Russian and Korean borders / R. J. Fekede, H. van Gils, L. Huang, X. Wang // Transboundary Emergence Disease. – 2018. – V. 66. – №. 2. – P. 852-864. <https://doi.org/10.1111/tbed.13094>
113. Felicetti, L. A. Use of sulfur and nitrogen stable isotopes to determine the importance of whitebark pine nuts to Yellowstone grizzly bears / L. A. Felicetti, C. C. Schwartz, R. O. Rye, M. A. Haroldson, K. A. Gunther, C. T. Robbins // Canadian Journal of Zoology. – 2003. – V. 81. – P. 763-770.
114. Fernández, N. Brown bears at the edge: Modeling habitat constraints at the periphery of the Carpathian population / N. Fernández, N. Selva, C. Yuste, H. Okarma, Z. Jakubiec // Biological Conservation. – 2012. – V. 153. – P. 134-142. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.04.013>
115. Ferraz, K. M. P. M. B. 2012. Environmental suitability of a highly fragmented and heterogeneous landscape for forest bird species in south-eastern Brazil / K. M. P. M. B. Ferraz, M. F. De Siqueira, E. R. Alexandrino, D. T. A. Da Luz, H. T. Z. Do Couto // Environmental Conservation. – 2012. – V. 39. – №. 4. – P. 316-324. <https://doi.org/10.1017/S0376892912000094>
116. Fick, S. E. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas / S. E. Fick, R. J. Hijmans // International Journal of Climatology. – 2017. – V. 37. – №. 12. – P. 4302-4315.
117. Fielding, A. H. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models / A. H. Fielding, J. F. Bell // Environmental Conservation. – 1997. – V. 24. – P. 38-49.
118. Finsinger, W. The expansion of hazel (*Corylus avellana* L.) in the southern Alps: a key for understanding its early Holocene history in Europe? / W. Finsinger, W. Tinner, W. O. van der Knaap, B. Ammann // Quaternary Science Reviews. – 2006. – V. 25. – P. 612-631. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2005.05.006>
119. Fischer, C. Exploitation of food resources by badgers (*Meles meles*) in the Swiss Jura Mountains / C. Fischer, N. Ferrari, J. M. Weber // Journal of Zoology. – 2005. – V. 266. – P. 121-131.
120. Fortin, J. K. Dietary and spatial overlap between sympatric ursids relative to salmon use / J. K. Fortin, S. D. Farley, K. D. Rode, C. T. Robbins // Ursus. – 2007. – V. 18. – №. 1. – P. 19-29.
121. Fox, J. An R Companion to Applied Regression, Third Edition / J. Fox, S. Weisberg // – Thousand Oaks, California: Sage, 2019. – 608 p.

122. Frąckowiak, W. The autumn and spring diet of brown bear *Ursus arctos* in the Bieszczady Mountains of Poland / W. Frąckowiak, R. Gula // *Acta Theriologica*. – 1992. – V. 37. – №. 4. – P. 339-344.
123. Frąckowiak, W. Diet and food habits of the brown bear (*Ursus arctos* L.) in Polish Eastern Carpathians / W. Frąckowiak // *Journal of Wildlife Research*. – 1997. – V. 2. – №. 2. – P. 154-160.
124. Frąckowiak, W. Diet and food habits of the brown bear (*Ursus arctos* L.) in Polish eastern Carpathians / W. Frąckowiak, R. Gula. // *Journal of Wildlife Resources*. – 1997. – V. 2. – P. 154-160.
125. Frair, J. L. Removing habitat-induced, GPS-collar bias from inferences of habitat selection / J. L. Frair, S. E. Nielsen, E. H. Merrill, S. Lele, M. S. Boyce, R. H. M. Munro, G. B. Stenhouse, H. L. Beyer // *Journal of Applied Ecology*. – 2004. – V. 41. – P. 201-212. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00902.x>
126. Frank, S. A "clearcut" case? Brown bear selection of coarse woody debris and carpenter ants on clearcuts / S. Frank, S. Steyaert, J. Swenson, I. Storch, J. Kindberg, H. Barck, A. Zedrosser // *Forest Ecology and Management*. – 2015. – V. 348. – P. 164-173. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.051>
127. Franklin J. Mapping species distributions / J. Franklin // – Cambridge: Cambridge University Press, 2009. – 320 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511810602>
128. Franklin, S. E. Remote sensing for biodiversity and wildlife management. Synthesis and applications / S. E. Franklin // – New York: The McGraw-Hill Companies, Inc, 2010. – 354 p.
129. Franklin, J. Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients / J. Franklin // *Progress in Physical Geography*. – 1995. – V. 19. – №. 4. – P. 474-499.
130. Frans, V. F. Quantifying apart what belongs together: a multi-state species distribution modeling framework for species using distinct habitats / V. F. Frans, A. A. Augé, H. Edelhoff, S. Erasmí, N. Balkenhol, J. O. Engler // *Methods of Ecology and Evolution*. – 2018. – V. 9. – P. 98-108. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12847>
131. Freeman, E. A. G. PresenceAbsence: An R package for presence-absence model analysis / E. A. Freeman, G. Moisen // *Journal of Statistical Software*. – 2008. – V. 23. – №. 11. – P. 1-31. <https://doi.org/10.18637/JSS.V023.I11>
132. Freire Filho, R. Potential distribution of and priority conservation areas for the Endangered Caatinga howler monkey *Alouatta ululate* in north-eastern Brazil / R. Freire Filho, J. M. Palmeirim // *Oryx*. – 2019. – V. 54. – №. 6. – P. 1-9. <https://doi.org/10.1017/S0030605318001084>
133. Frescino, T. S. Modeling spatially explicit forest structural attributes using Generalized Additive Models / T. S. Frescino, T. C. Jr. Edwards, G. G. Moisen // *Journal of Vegetation Science*. – 2001. – V. 12. – P. 15-26. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2001.tb02613.x>

134. Galparsoro, I. Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*), on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis / I. Galparsoro, A. Borja, J. Bald, P. Liria, G. Chust // *Ecological Modelling*. – 2009. – V. 220. – P. 556-567.
135. García-Rodríguez, A. The bear-berry connection: Ecological and management implications of brown bears' food habits in a highly touristic protected area / A. García-Rodríguez, N. Selva, T. Zwijacz-Kozica, J. Albrecht, C. Lionnet, D. Rioux, P. Taberlet, M. De Barba // *Biological Conservation*. – 2021. – V. 264. – 109376. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109376>
136. Garrote, G. Prediction of Iberian lynx road–mortality in southern Spain: a new approach using the MaxEnt algorithm / G. Garrote, J. Fernández–López, G. López, G. Ruiz, M. A. Simón // *Animal Biodiversity and Conservation*. – 2018. – V. 41. – №. 2. – P. 217-225. <https://doi.org/10.32800/abc.2018.41.0217>
137. Gau, R. J. Feeding patterns of barren-ground grizzly bears in the Central Canadian Arctic / R. J. Gau, R. Case, D. F. Penner, P. D. McLoughlin // *Arctic*. – 2002. – V. 55. – № 4. – P. 339-344.
138. Gavrilov, G. V. Home Range and Habitat Use of Brown Bear in Bulgaria: the First Data Based on GPS-Telemetry / G. V. Gavrilov, D. P. Zlatanova, V. V. Spasova, K. D. Valchev, A. A. Dutsov // *Acta Zoologica Bulgarica*. – 2015. – V. 67. – №. 4. – P. 493-499.
139. Gerard, F. Forest fire scar detection in the boreal forest with multitemporal SPOT-VEGETATION data / F. Gerard, S. Plummer, R. Wadsworth, A. F. Sanfeliu, L. Iliffe, H. Balzter, B. Wyatt // *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*. – 2003. – V. 41. – №. 11. – P. 2575-2585. <https://doi.org/10.1109/tgrs.2003.819190>.
140. Ghoddousi, A. Habitat suitability modelling of the Brown bear *Ursus arctos* in Croatia and Slovenia using telemetry data / A. Ghoddousi // Master of Science thesis. Imperial College London. – 2010. – 71 p.
141. Gillies, C. S. Application of random effects to the study of resource selection by animals / C. S. Gillies, M. Hebblewhite, S. E. Nielsen, M. A. Krawchuk, C. L. Aldridge, J. L. Frair, D. J. Saher, C. E. Stevens, C. L. Jerde // *Journal of Animal Ecology*. – 2006. – V. 75. – P. 887-898. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01106.x>
142. Giraudoux, P. pgirmess: spatial analysis and data mining for field ecologists. R package version 1.6.9, 2018 / P. Giraudoux // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=pgirmess>
143. Gitelson, A. A. Use of a green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS / A. A. Gitelson, Y. J. Kaufman, M. N. Merzlyak // *Remote Sensing of Environment*. – 1996. – V. 58. – №. 3. – P. 289-298. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(96\)00072-7](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(96)00072-7)

144. Gitelson, A. A. Remote estimation of leaf area index and green leaf biomass in maize canopies / A. A. Gitelson, A. Viña, T. J. Arkebauer, D. C. Rundquist, G. Keydan, B. Leavitt // *Geophysical Research Letters*. – 2003. – V. 30. – №. 5. – 1248. <https://doi.org/10.1029/2002gl016450>.
145. Glenn, E. P. Relationship Between Remotely-sensed Vegetation Indices, Canopy Attributes and Plant Physiological Processes: What Vegetation Indices Can and Cannot Tell Us About the Landscape / E. P. Glenn, A. R. Huete, P. L. Nagler, S. G. Nelson // *Sensors*. – 2008. – V. 8. – P. 2136-2160.
146. Glenz, C. A wolf habitat suitability prediction study in Valais (Switzerland) / C. Glenz, A. Massolo, D. Kuonen, R. Schlaepfer // *Landscape and Urban Planning*. – 2001. – V. 55. – P. 55-65.
147. Glover-Kapfer, P. A training manual for habitat suitability and connectivity modeling using tigers (*Panthera tigris*) in Bhutan as example / P. Glover-Kapfer // WWF – Bhutan. Technical Report. – 2015. – 46 p. <https://doi.org/.13140/RG.2.2.34804.86409>
148. Goldstein, M. I. Brown bear den habitat and winter recreation in South-Central Alaska / M. I. Goldstein, A. J. Poe, L. H. Suring, R. M. Nielson, T. L. McDonald // *Journal of Wildlife Management*. – 2010. – V. 74. – №. 1. – P. 35-42. <https://doi.org/10.2193/2008-490>
149. Graham, C. H. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis / C. H. Graham, S. Ferrier, F. Huettman, C. Moritz, A. T. Peterson // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2004. – V. 19. – P. 497-503.
150. Graves, T. A. Linking landscape characteristics to local grizzly bear abundance using multiple detection methods in a hierarchical model / T. A. Graves, K. C. Kendall, J. A. Royle, J. B. Stetz, A. C. Macleod // *Animal Conservation*. – 2011. – V. 14. – P. 652-664. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2011.00471.x>
151. Greenwood F. How to make maps with drones // – In book: Greenwood F., Kakaes K. Drones and aerial observation. New technologies for property rights, human rights, and global development: a primer. – New America. – 2015. – P. 35-47.
152. Grodzinski, W. Energy values of tree-seeds eaten by small mammals / W. Grodzinski, K. Sawicka-Kapusta // *Oikos*. – 1970. – V. 21. – P. 52-58.
153. Guichon, M. L. Local determinants of coypu distribution along the Lujan river, east-central Argentina / M. L. Guichon, M. H. Cassini // *Journal of Wildlife Management*. – 1999. – V. 63. – №. 3. – P. 895-900.
154. Guisan, A. Habitat suitability and distribution models: With applications in R / A. Guisan, W. Thuiller, N. Zimmermann // – Cambridge: University Press, 2017. – 467 p.
155. Guisan, A. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models / A. Guisan, W. Thuiller // *Ecology Letters*. – 2005. – V. 8. – P. 993-1009.

156. Guisan, A. Predictive habitat distribution models in ecology / A. Guisan, N. Zimmermann // *Ecological Modelling*. – 2000. – V. 135. – P. 147-186.
157. Guisan, A. Making better biogeographic predictions of species distribution / A. Guisan, A. Lehmann, S. Ferrier, R. Aspinall, R. Overton, M. Austin, T. Hastie // *Journal of Applied Ecology*. – 2006. – V. 43. – P. 386-392.
158. Guisan, A. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene / A. Guisan, J. Edwards, C. Thomas, T. Hastie // *Ecological Modelling*. – 2002. – V. 157. – P. 89-100.
159. Gunther, K. A Dietary breadth of grizzly bears in the Greater Yellowstone Ecosystem / K. A. Gunther, R. R. Shoemaker, K. L. Frey, M. A. Haroldson, S. L. Cain, F. T. van Manen, J. K. Fortin // *Ursus*. – 2014. – V. 25. – №. 1. – P. 60-72.
160. Gütthlin, D. Estimating habitat suitability and potential population size for brown bears in the Eastern Alps / D. Gütthlin, F. Knauer, T. Kneib, H. Küchenhoff, P. Kaczensky, G. Rauer, M. Jonozovič, A. Mustoni, K. Jerina // *Biological Conservation*. – 2011. – V. 144. – P. 1733-1741. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.03.010>
161. Gutiérrez, D. Habitat distribution models: are mutualist distributions good predictors of their associates? / D. Gutiérrez, P. Fernández, A. S. Seymour, D. Jordano // *Ecological Applications*. – 2005. – V. 15. – №. 1. – P. 3-18. <https://doi.org/10.1890/03-5344>
162. Hagani, J. S. Mapping and modeling human-black bear interactions in the Catskills region of New York using resource selection probability functions / J. S. Hagani, S. M. Kross, M. Clark, R. Wynn-Grant, M. Blair // *PLoS ONE*. – 2021. – V. 16. – №. 9. – e0257716. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257716>
163. Haire, S. L. The role of landscape and habitat characteristics in limiting abundance of grassland nesting songbird, in an urban open space / S. L. Haire, C. E. Bock, B. S. Cade, B. C. Bennett // *Landscape and Urban Planning*. – 2000. – V. 48. – P. 65-82.
164. Halvorsen, R. How important are choice of model selection method and spatial autocorrelation of presence data for distribution modelling by MaxEnt? / R. Halvorsen, S. Mazzoni, J. W. Dirksen, E. Næsset, T. Gobakken, M. Ohlson // *Ecological Modelling*. – 2016. – V. 328. – P. 108-118. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.021>
165. Halvorsen, R. A gradient analytic perspective on distribution modelling / R. Halvorsen // *Sommerfeltia*. – 2012. – V. 35. – P. 1-165.
166. Halvorsen, R. A strict maximum likelihood explanation of MaxEnt, and some implications for distribution modelling / R. Halvorsen // *Sommerfeltia*. – 2013. – V. 36. – P. 1-132.

167. Hamer, D. Grizzly bear food and habitat use in the front ranges of Banff National Park, Alberta / D. Hamer, S. Herrero // International Conference on Bear Research and Management. – 1987. – V. 7. – P. 199-213.
168. Hanley, J. A. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve / J. A. Hanley, B. J. McNeil // Radiology. – 1982. – V. 143. – P. 29-36. <https://doi.org/10.1148/radiology.143.1.7063747>
169. Harrell, F. E. Regression modeling strategies: with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis / F. E. Harrell // – Springer Science and Business Media, 2013. – 568 p.
170. Harris, L. D. Reconsideration of the habitat concept. Trans / L. D. Harris, P. Kangas // North America Wildlife and Natural Resource Conference. – 1988. – V. 53. – P. 137-143.
171. Harris, R. M. B. To be or not to be? Variable selection can change the projected fate of a threatened species under future climate / R. M. B. Harris, L. L. Porfirio, S. Hugh, G. Lee, N. L. Bindoff, B. Mackey // Ecological Management and Restoration. – 2013. – V. 14. – №. 3. – P. 230-234, <http://dx.doi.org/10.1111/emr.12055>
172. Hastie, T., The elements of statistical learning: Data Mining, Inference, and Prediction (2nd ed., Vol. 1) / T. Hastie, R. Tibshirani, J. Friedman // – New York: Springer series in statistics, 2009. – 745 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-84858-7>
173. Hastie, T. gam: Generalized Additive Models. R package version 1.16.1, 2019 / T. Hastie // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=gam>
174. Hastie, T. Generalised Additive Models / T. Hastie, R. Tibshirani // – London: Chapman & Hall/CRC, 1990. – 352 p.
175. Hebblewhite, M. Including biotic interactions with ungulate prey and humans improves habitat conservation modeling for endangered Amur tigers in the Russian Far East / M. Hebblewhite, D. G. Miquelle, H. Robinson, D. G. Pikunov, Y. M. Dunishenko, V. V. Aramilev, I. G. Nikolaev, G. P. Salkina, I. V. Seryodkin, V. V. Gaponov, M. N. Litvinov, A. V. Kostyria, P. V. Fomenko, A. A. Murzin // Biological Conservation – 2014. – V. 178. – P. 50-64.
176. Hebblewhite, M. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models / M. Hebblewhite, E. Merrill // Journal of Applied Ecology. – 2008. – V. 45. – P. 834-844.
177. Heegaard, E. The outer border and central border for species environmental relationships estimated by non-parametric generalised additive models / E. Heegaard // Ecological Modelling. – 2002. – V. 157. – P. 131-139. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00191-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00191-6)

178. Hengl, T. Spatial prediction of species' distributions from occurrence-only records: combining point pattern analysis, ENFA and regression-kriging / T. Hengl, H. Sierdsema, A. Radovic, A. Dilo // *Ecological Modelling*. – 2009. – V. 220. – P. 3499-3511.
179. Herr, D. G. On the history of ANOVA in unbalanced, factorial designs: the first 30 years / D. G. Herr // *The American Statistician*. – 1986. – V. 40. – №. 4. – P. 265-270.
180. Hertel, A. G. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape / A. G. Hertel, S. M. J. G. Steyaert, A. Zedrosser, A. Mysterud, H. K. Lodberg-Holm, H. W. Gelink, J. Kindberg, J. E. Swenson // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 2016. – V. 70. – P. 831-842. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2106-2>
181. Hewitt, D. G. Estimating grizzly bear food habits from fecal analysis / D. G. Hewitt, S. T. Robbins // *Wildlife Society Bulletin*. – 1996. – V. 24. – P. 547-550.
182. Hijmans, R. J. Dismo package for R, 2017 / R. J. Hijmans, S. Phillips, J. Leathwick, J. Elith // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=dismo>
183. Hijmans, R. J. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas / R. J. Hijmans, S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, A. Jarvis // *International Journal of Climatology*. – 2005. – V. 25. – P. 1965-1978.
184. Hildebrand, G. V. The importance of meat, particularly salmon, to the body size, population productivity, and conservation of North American brown bears / G. V. Hildebrand, C. C. Schwartz, C. T. Robbins, M. E. Jacoby, T. A. Hanley, S. M. Arthur, C. Servheen // *Canadian Journal of Zoology*. – 1999. – V. 77. – P. 132-138.
185. Hiller, T. L. Resource selection by recolonizing American black bears in a fragmented forest landscape / T. L. Hiller, J. L. Belant, J. Beringer, A. J. Tyre // *Ursus*. – 2015. – V. 26. – №. 2. – P. 116-128. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-15-00023.1>
186. Hirzel, A. H. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? / A. H. Hirzel, J. Hausser, D. Chessel, N. Perrin // *Ecology*. – 2002. – V. 83. – №. 7. – P. 2027-2036.
187. Hirzel, A. H. Habitat suitability modelling and niche theory / A. H. Hirzel, G. Le Lay // *Journal of Applied Ecology*. – 2008. – V. 45. – P. 1372-1381.
188. Hirzel, A. H. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences / A. H. Hirzel, G. Le Lay, V. Helfer, C. Randin, A. Guisa // *Ecological Modelling*. – 2006. – V. 199. – P. 142-152. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017>
189. Hirzel, A. Assessing habitat-suitability models with a virtual species / A. Hirzel, V. Helfer, F. Metral // *Ecological modelling*. – 2001. – V. 145. – P. 111-121.

190. Hirzel, A. H. Ecological requirements of a reintroduced species, with implications for release policy: the bearded vulture recolonizing the Alps / A. H. Hirzel, B. Posse, P. A. Oggier, Y. Crettenand, C. Glenz, R. Arlettaz // *Journal of Applied Ecology*. – 2004. – V. 41. – P. 1103-1116.
191. Hodder, D. P. Application of a species distribution model to identify and manage bear den habitat in central British Columbia, Canada / D. P. Hodder, C. J. Johnson, R. V. Rea, A. Zedrosser // *Wildlife Biology*. – 2014. – V. 20. – P. 238-245. <https://doi.org/10.2981/wlb.00037>
192. Hodgson, M. Monitoring wood stork habitat using remote sensing and geographic information systems / M. Hodgson, J. Jensen, Jr. H. Mackey, M. Coulter // *Photographic Engineering and Remote Sensing*. – 1988. – V. 54. – P. 1601-1607.
193. Home, C. Food habits of the Indian fox (*Vulpes bengalensis*) in Kutch, Gujarat, India / C. Home, Y. V. Jhala // *Mammalian Biology*. – 2009. – V. 74. – №. 5. – P. 403-411.
194. Hosmer, D. W. Applied Logistic Regression / D. W. Hosmer, S. Lemeshow // – New York: John Wiley and Sons, 2000. – 528 p. <https://doi.org/10.1002/0471722146>
195. Huber, D. Movements of European brown bears in Croatia / D. Huber, H. U. Roth // *Acta Theriologica*. – 1993. – V. 38. – P. 151-159. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.93-13>
196. Huete, A. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS Vegetation Indices / A. Huete, K. Didan, T. Miura, E. Rodriguez, X. Gao, L. G. Ferreira // *Remote Sensing of Environment*. – 2002. – V. 83. – P. 195-213. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00096-2](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00096-2).
197. Inman, R. M. Energetic production by soft and hard mast foods of American black bears in the Smoky Mountains / R. M. Inman, M. R. Pelton // *Ursus*. – 2002. – V. 13. – P. 57-68.
198. Jaberg, C. Modelling the distribution of bats in relation to landscape structure in a temperate mountain environment / C. Jaberg, A. Guisan // *Journal of Applied Ecology*. – 2001. – V. 38. – P. 1169-1181. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8901.2001.00668.x>
199. Jacquemart, A. L. *Vaccinium oxycoccos* L. (*Oxycoccus palustris* Pers.) and *Vaccinium microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Schmalh. (*Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr) / A. L. Jacquemart // *Journal of Ecology*. – 1997. – V. 85. – №. 3. – P. 381-396. <https://doi.org/10.2307/2960511>
200. Jaynes, E. T. Information theory and statistical mechanics / E. T. Jaynes // *Physical Review*. – 1957. – V. 106. – P. 620-630.
201. Jensen, J. R. Remote Sensing of the Environment: An Earth Resource Perspective. 2nd edition / J. R. Jensen // – Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall, 2007. – 592 p.
202. Jerina, K. Modeling the Brown bear population in Slovenia A tool in the conservation management of a threatened species / K. Jerina, M. Debeljak, S. Dzeroske, A. Kobler, M. Adamic // *Ecological modelling*. – 2003. – V. 170. – P. 453-469.

203. Jiang, Z. Development of a two-band enhanced vegetation index without a blue band / Z. Jiang, A. R. Huete, K. Didan, T. Miura // *Remote Sensing of Environment*. – 2008. – V. 112. – №. 10. – P. 3833-3845. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.06.006>.
204. Jiménez-Valverde, A. Challenging species distribution models: the case of *Maculinea nausithous* in the Iberian Peninsula / A. Jiménez-Valverde, J. F. Gómez, J. M. Lobo, A. Baselga, J. Hortal // *Annales Zoologici Fennici*. – 2008. – V. 45. – P. 200-210. <https://doi.org/10.5735/086.045.0305>
205. Johansen, T. The diet of the brown bear (*Ursus arctos*) in central Sweden / T. Johansen // Master of Science thesis. Norwegian University of Science and Technology, Trondheim. – 1997. – 36 p.
206. Johnson, C. M. Predicting the occurrence of amphibians: an assessment of multiple-scale models / C. M. Johnson, L. B. Johnson, C. Richards, V. Beasley // – In book: Scott J. M., Heglund P. J., Morrison M., Raphael M., Haufler J., Wall B. Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale. – Covello, California: Island Press. – 2002. – P. 157-170.
207. Johnson, C. J. Resource selection functions based on use-availability data: theoretical motivation and evaluation methods / C. J. Johnson, S. E. Nielsen, E. H. Merrill, T. L. McDonald, M. S. Boyce // *Journal of Wildlife Management*. – 2006. – V. 70. – №. 2. – P. 347-357.
208. Johnson, C. J. Relationship between resource selection, distribution, and abundance for woodland caribou: a test with implications to theory and conservation / C. J. Johnson, D. R. Seip // *Population Ecology*. – 2008. – V. 50. – P. 145-157.
209. Johnson, D. H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference / D. H. Johnson // *Ecology*. – 1980. – V. 61. – P. 65-71.
210. Johnson, J. B. Model selection in ecology and evolution / J. B. Johnson, K. S. Omland // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2004. – V. 19. – №. 2. – P. 101-108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
211. Jung, T. S. Boreal forest titans do not clash: low overlap in winter habitat selection by moose (*Alces americanus*) and reintroduced bison (*Bison bison*) / T. S. Jung, S. M. Czetwertynski, F. K. A. Schmiegelow // *European Journal of Wildlife Research*. – 2018. – V. 64. – 25. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1184-z>
212. Kalboussi, M. Modelling the spatial distribution of snake species in northwestern Tunisia using maximum entropy (Maxent) and Geographic Information System (GIS) / M. Kalboussi, H. Achour // *Journal of Forestry Research* – 2017. – V. 29. – №. 1. – P. 233-245. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0436-1>
213. Kalkvik, H. M. Investigating niche and lineage diversification in widely distributed taxa: phylogeography and ecological niche modeling of the *Peromyscus maniculatus* species group / H. M.

Kalkvik, I. J. Stout, T. J. Doonan, C. L. Parkinson // *Ecography*. – 2011. – V. 34. – №. 1. – P. 1-11.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06994.x>

214. Kansas, J. L. Grizzly Bear Habitat Model for the Four Contiguous Mountain Parks. Second Iteration / J. L. Kansas, R. N. Riddell // Riddell Environmental Research Ltd., Red Deer, Alberta and URSUS Ecosystem Management Ltd., Calgary, Alberta. – 1995.

215. Kaufman, Y. J. Atmospherically resistant vegetation index (ARVI) for EOS-MODIS / Y. J. Kaufman, D. Tanre // *Proceedings of the IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium*. – US, New York: IEEE, 1992. – P. 261-270.

216. Kauth, R. J. The Tasseled Cap – a graphic description of the spectral- temporal development of agricultural crops as seen by Landsat / R. J. Kauth, G. S. Thomas // *Proceedings of the Symposium on Machine Processing of Remotely Sensed Data*. – US, Indiana, West Lafayette: Purdue University, 1976. – P. 4B41-4B51.

217. Kavčič, I. Supplemental feeding with carrion is not reducing brown bear depredations on sheep in Slovenia / I. Kavčič, M. Adamič, P. Kaczensky, M. Krofel, K. Jerina // *Ursus*. – 2013. – V. 24. – P. 111-119.

218. Kearney, S. P. Grizzly bear selection of recently harvested forests is dependent on forest recovery rate and landscape composition / S. P. Kearney, N. C. Coops, G. B. Stenhouse, S. E. Nielsen, T. Hermosilla, J. C. White, M. A. Wulder // *Forest Ecology and Management*. – 2019. – V. 449. – P. 117459.

219. Keating, K. A. Use and interpretation of logistic regression in habitat selection studies / K. A. Keating, S. Cherry. // *Journal of Wildlife Management*. – 2004. – V. 68. – P. 774-789.

220. Kéry, M. Use of spatial capture-recapture modeling and DNA data to estimate densities of elusive animals / M. Kéry, B. Gardner, T. Stoeckle, D. Weber, J. A. Royle // *Conservation Biology*. – 2010. – V. 25. – P. 356-364.

221. Kienast, F. Species Distribution Modeling (SDM) with GLM, GAM and CART / F. Kienast, J. Bolliger, N. E. Zimmermann // *Advanced Landscape Ecology [HS 12]. Lecture Notes*. – 2012. – 16 p.

222. Kivinen, S. A keystone species, European aspen (*Populus tremula* L.), in boreal forests: Ecological role, knowledge needs and mapping using remote sensing / S. Kivinen, E. Koivisto, S. Keski-Saari, L. Poikolainen, T. Tanhuanpää, A. Kuzmin, A. Viinikka, R. K. Heikkinen, J. Pykälä, R. Virkkala, P. Vihervaara, T. Kumpula // *Forest Ecology and Management*. – 2020. – V. 462. – P. 118008. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118008>

223. Klare, U. A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet / U. Klare, J. F. Kamler, D. W. Macdonald // *Mammal Review*. – 2011. – V. 41. – №. 4. – P. 294-312.

224. Kobler, A. Identifying brown bear habitat by a combined GIS and machine learning method / A. Kobler, M. Adamic // *Ecological Modelling*. – 2000. – V. 135. – P. 291-300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00384-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00384-7)
225. Kramer-Schadt, S. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models / S. Kramer-Schadt, J. Niedballa, J. D. Pilgrim, B. Schröder, J. Lindenborn, V. Reinfelder, M. Stillfried, I. Heckmann, A. K. Scharf, D. M. Augeri, S. M. Cheyne, A. J. Hearn, J. Ross, D. W. Macdonald, J. Mathai, J. Eaton, A. J. Marshall, G. Semiadi, R. Rustam, H. Bernard, R. Alfred, H. Samejima, J. W. Duckworth, C. Breitenmoser-Wuersten, J. L. Belant, H. Hofer, A. Wilting // *A Journal of Conservation Biogeography*. – 2013. – V. 19. – P. 1366-1379. <https://doi.org/10.1111/ddi.12096>
226. Krebs, C. J. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance* (2nd edition) / C. J. Krebs // – Harper & Row, 1978. – 678 p.
227. Kusak, J. Brown bear habitat quality in Gorski Kotar, Croatia / J. Kusak, D. Huber // *Ursus*. – 1998. – V. 10. – P. 281-291.
228. Kühn, I. Less than eight (and a half) misconceptions of spatial analysis / I. Kühn, C. F. Dormann // *Journal of Biogeography*. – 2012. – V. 39. – P. 995-998.
229. Lahoz Monfort, J. Habitat suitability modelling for the Alaotran gentle lemur (*Haplemur alaotrensis*) / J. Lahoz Monfort // MSc thesis. – Imperial College London, 2008. – P. 92.
230. Lalleroni, A. Exploring the potential of brown bear (*Ursus arctos arctos*) as a long-distance seed disperser: a pilot study in South-Western Europe / A. Lalleroni, P. Y. Quenette, T. Daufresne, M. Pellerin, C. Baltzinger // *Mammalia*. – 2017. – V. 81. – P. 1-9. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0092>.
231. Lamb, C. T. Forbidden fruit: human settlement and abundant fruit create an ecological trap for an apex omnivore / C. T. Lamb, G. Mowat, B. N. McLellan, S. E. Nielsen, S. Boutin // *Journal of Animal Ecology*. – 2017. – V. 86. – №. 1. – P. 55-65. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12589>.
232. Landis, J. R. The measurement of observer agreement for categorical data / C. T. Lamb, G. Mowat, B. N. McLellan, S. E. Nielsen, S. Boutin // *Biometrics*. – 1977. – V. 33. – P. 159-174.
233. Landsat 8 (L8) Data Users Handbook. Version 5.0, 2019. Department of the Interior U.S. Geological Survey. – 106 p.
234. Le Maitre, D. C. Developing an approach to defining the potential distributions of invasive plant species: a case study of *Hakea* species in South Africa / D. C. Le Maitre, W. Thuiller, L. Schonegevel // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008. – V. 17. – P. 569-584.
235. Leathwick, J. R. Are New-Zealand's *Nothofagus* species in equilibrium with their environment? / J. R. Leathwick // *Journal of Vegetation Science*. – 1998. – Vol. 9. – P. 719-732. DOI: [10.2307/3237290](https://doi.org/10.2307/3237290)

236. Legendre, P. Spatial pattern and ecological analysis / P. Legendre, M.J. Fortin // *Vegetatio*. – 1989. – V. 80. – P. 107-138.
237. Legendre, P. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? / P. Legendre // *Ecology*. – 1993. – V. 74. – P. 1659-1673.
238. Legendre, P. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys / P. Legendre, M. R. T. Dale, M.-J. Fortin, J. Gurevitch, M. Hohn, D. Myers // *Ecography*. – 2002. – V. 25. – P. 601-615. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250508.x>
239. Lehmann, A. GIS modeling of submerged macrophyte distribution using Generalized Additive Models / A. Lehmann // *Plant Ecology*. – 1998. – V. 139. – P. 113-124. <https://doi.org/10.1023/A:1009754417131>
240. Lele, S. R. ResourceSelection: Resource Selection (Probability) Functions for Use-Availability Data. R package version 0.3-5, 2019 / S. R. Lele, J. L. Keim, P. Solymos // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=ResourceSelection>
241. Lemenkova, P. SAGA GIS for information extraction on presence and conditions of vegetation of northern coast of Iceland based on the Landsat TM / P. Lemenkova // *Acta Biologica Marisiensis*. – 2020. – V. 3. – №. 2. – P. 10-21. <https://doi.org/10.2478/abmj-2020-0007.hal-02986272>
242. Lenihan, J. M. Ecological response surfaces for North American boreal tree species and their use in forest classification / J. M. Lenihan // *Journal of Vegetation Science*. – 1993. – V. 4. – P. 667-680.
243. Lennon, J. J. 1999. Resource selection functions: taking space seriously? / J. J. Lennon // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1999. – V. 14. – P. 399-400.
244. Li, W. Can we model the probability of presence of species without absence data? / W. Li, Q. E. C. Guo // *Ecography*. – 2011. – V. 34. – №. 6. – P. 1096-1105. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06888.x>
245. Libal, N. S. Despotism and risk of infanticide influence grizzly bear den-site selection / N. S. Libal, J. L. Berant, B. D. Leopold, G. Wang, P. A. Owen // *PLoS ONE*. – 2011. – V. 6. – №. 9. – e24133. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024133>
246. Lillesand, T. Remote sensing and image interpretation. 7<sup>th</sup> edition. / T. Lillesand, R. W. Keifer, J. Chipman // – New York: J. Wiley & Sons, 2015. – 736 p.
247. Linacre, J. The expected value of a point-biserial (or similar) correlation / J. Linacre // *Rasch Measurement Transactions*. – 2008. – V. 22. – P. 1154-1157.
248. Linnell, J. D. C. Predators and people: Conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable / J. D. C. Linnell, J. E. Swenson, R. Andersen // *Animal Conservation*. – 2001. – V. 4. – P. 345-249.

249. Liu, C. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data / C. Liu, M. White, G. Newell // *Journal of Biogeography*. – 2013. – V. 40. – P. 778-789. <https://doi.org/10.1111/jbi.12058>
250. Liu, C. R. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions / C. R. Liu, P. M. Berry, T. P. Dawson, R. G. Pearson // *Ecography*. – 2005. – V. 28. – P. 385-393.
251. Lobo, J. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling / J. Lobo, A. Jimenez-Valverde, J. Hortal // *Ecography*. – 2010. – V. 33. – №. 1. – P. 103-114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>
252. Lobo, J. M. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models / J. M. Lobo, A. Jiménez-Valverde, R. Real // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008. – V. 17. – P. 145-151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
253. Lone, K. Sea ice resource selection models for polar bears in the Barents Sea subpopulation / K. Lone, B. Merkel, C. Lydersen, K. Kovacs, J. Aars // *Ecography*. – 2017. – V. 41. – P. 567-578. <https://doi.org/10.1111/ecog.03020>.
254. Lone, K. Sea ice resource selection models for polar bears in the Barents Sea subpopulation / K. Lone, B. Merkel, C. Lydersen, K. M. Kovacs, J. Aars // *Ecography*. – 2018. – V. 41. – P. 567-578. <https://doi.org/10.1111/ecog.03020>
255. Lopez-Alfaro, C. Assessing nutritional parameters of brown bear diets among ecosystems gives insight into differences among populations / C. Lopez-Alfaro, S. C. P. Coogan, C. T. Robbins, J. K. Fortin, S. E. Nielsen // *PLoS ONE*. – 2015. – V. 10. – №. 6. – e0128088. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128088>
256. Loreau, M. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes / M. Loreau, N. Mouquet, A. Gonzalez // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2003. – V. 100. – №. 22. – P. 12765-12770.
257. Ludecke, D. sjstats: Statistical Functions for Regression Models. R package version 0.18.1, 2021a / D. Ludecke // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=sjstats>>.
258. Ludecke, D. sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science. R package version 2.8.10, 2021b / D. Ludecke // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=sjPlot>>.
259. Lyons, A. L. Grizzly bear carrying capacity in the North Cascades Ecosystem / A. L. Lyons, W. L. Gaines, J. Begley, P. Singleton // Final Report. US: Seattle, Washington. – 2016. – 21 p.
260. Lyons, A. L. Black bear resource selection in the northeast Cascades, Washington / A. L. Lyons, W. L. Gaines, C. Servheen // *Biological Conservation*. – 2003. – V. 113. – P. 55-62. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00349-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00349-X)

261. Mace, R. D. Local food habits of the grizzly bear in Montana / R. D. Mace, C. J. Jonkel // International Conference on Bear Research and Management. – 1986. – V. 10. – P. 105-110.
262. Mace, R. D. Relationships among grizzly bears, roads and habitat in the Swan Mountains, Montana / R. D. Mace R.D, J. S. Waller, T. L. Manley, L. J. Lyon, H. Zuuring // Journal of Applied Ecology. – 1996. – V. 33. – P. 1395-1404. <https://doi.org/10.2307/2404779>
263. Mace, R. D. Landscape evaluation of grizzly bear habitat in Western Montana / R. D. Mace, J. S. Waller, T. L. Manley, K. Ake, W. T. Wittinger // Conservation Biology. – 1999. – V. 13. – P. 367-377.
264. MacHutchon, A. G. Grizzly bear food habits in the northern Yukon, Canada / A. G. MacHutchon, D. W. Wellwood // Ursus. – 2003. – V. 14. – №. 2. – P. 225-235.
265. MacKenzie, D. I. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort / D. I. MacKenzie, J. A. Royle // Journal of Applied Ecology. – 2005. – V. 42. – P. 1105-1114.
266. Maggini, R. A stratified approach for modeling the distribution of a threatened ant species in the Swiss National Park / R. Maggini, A. Guisan, D. Cherix // Biodiversity and Conservation. – 2002. – V. 11. – P. 2117-2141.
267. Maiorano, L. Modeling the distribution of Apennine brown bears during hyperphagia to reduce the impact of wild boar hunting / L. Maiorano, L. Boitani, A. Monaco, E. Tosoni, P. Ciucci // European Journal of Wildlife Research. – 2015. – V. 61. – №. 2. – P. 241-253. <https://doi.org/10.1007/s10344-014-0894-0>
268. Mäkipää, R. Response patterns of *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea* along nutrient gradients in boreal forest / R. Mäkipää // Journal of Vegetation Science. – 1999. – V. 10. – №. 1. – P. 17-26. DOI: 10.2307/3237156
269. Manel, S. Alternative methods for predicting species distribution: an illustration with Himalayan river birds / S. Manel, J. M. Dias, S. T. Buckton, S. J. Ormerod // Journal of Applied Ecology. – 1999. – V. 36. – P. 734-747.
270. Mangipane, L. S. Influences of landscape heterogeneity on home-range sizes of brown bears / L. S. Mangipane, J. Belant, T. Hiller, M. Colvin, D. Gustine, B. Mangipane, G. Hilderbrand // Mammalian Biology. – 2018. – V. 88. – P. 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.09.002>.
271. Manly, B. F. J. Resource Selection by Animals. Statistical Design and Analysis for Field Studies. Second Edition / B. F. J. Manly, L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, W. P. Erickson // – New York: Kluwer Academic Publishers, 2002. – 221 p.
272. Manning, A. D. The conservation implications of bird reproduction in the agricultural ‘matrix’: a case study of the vulnerable superb parrot of south-eastern Australia / A. D. Manning, D. B. Lindenmayer, S. C. Barry // Biological Conservation. – 2004. – V. 120. – P. 363-374. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2004.03.008>

273. Martin, J. Coping with human disturbance: spatial and temporal tactics of the brown bear (*Ursus arctos*) / J. Martin, M. Basille, B. Van Moorter, J. Kindberg, D. Allainé, J. E. Swenson // Canadian Journal of Zoology. – 2010. – V. 88. – №. 9. – P. 875-883. <https://doi.org/10.1139/Z10-053>

274. Martin, J. Brown bear habitat suitability in the Pyrenees: transferability across sites and linking scales to make the most of scarce data / J. Martin, E. Revilla, P. Quenette, J. Naves, J. E. Swenson, C. Ame // Journal of Applied Ecology. – 2012. – V. 49. – №. 3. – P. 621-631. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02139.x>

275. Martin, T. G. Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations / T. G. Martin, B. A. Wintle, J. R. Rhodes, P. M. Kuhnert, S. A. Field, S. J. Low-Choy, A. J. Tyre, H. P. Possingham // Ecology Letters. – 2005. – V. 8. – P. 1235-1246.

276. Martínez-Meyer, E. Evolution of seasonal ecological niches in the *Passerina* buntings (*Aves : Cardinalidae*) / E. Martínez-Meyer, A. T. Peterson, A. G. Navarro-Sigüenza // Proceedings of the Royal Society, Series B. – 2004. – V. 271. – №. 1544. – P. 1151-1157.

277. Mateo-Sánchez, M. C. Scale dependence in habitat selection: the case of the endangered brown bear (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Range (NW Spain) / M. C. Mateo-Sánchez, S. A. Cushman, S. Saura // International Journal of Geographical Information Science. – 2014. – V. 28. – №. 8. – P. 1-16. <https://doi.org/10.1080/13658816.2013.776684>

278. Mateo-Sánchez, M. C. Seasonal and temporal changes in species use of the landscape: how do they impact the inferences from multiscale habitat modeling? / M. C. Mateo-Sánchez, A. Gastón, C. Ciudad, J. I. García-Viñas, J. Cuevas, C. López-Leiva, A. Fernández-Landa, N. A. Algeet-Abarquero, M. Marchamalo, M. J. Fortin, S. Saura // Landscape Ecology. – 2016. – V. 31. – №. 6. – P. 1261-1276. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0324-z>

279. Matiukhina, D. Resource partitioning and density drivers of two endangered large felids: Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) and Amur leopard (*Panthera pardus orientalis*) in the Russian Far East / D. Matiukhina // Master of Science thesis. – State University of New York: Syracuse, New York. – 2020. – 96 p.

280. Matsushita, B. Sensitivity of the enhanced vegetation index (EVI) and normalized difference vegetation index (NDVI) to topographic effects: a case study in high-density cypress forest / B. Matsushita, W. Yang, J. Chen, Y. Onda, G. Qiu // Sensors. – 2007. – V. 7. – P. 2636-2651.

281. Mattson, D. J. Coefficients of productivity for Yellowstone's grizzly bear habitat / D. J. Mattson, K. Barber, R. Maw, R. Renkin // U.S.G.S. Forest and Rangeland Ecosystem Science Center. US, Idaho: Moscow. – 1999.

282. Mattson, D. J. Human impacts on bear habitat use / D. J. Mattson // International Conference on Bear Research and Management. – 1990. – V. 8. – P. 33-56.

283. Mattson, D. J. Food habits of Yellowstone grizzly bears, 1977-1987 / D. J. Mattson, B. M. Blanchard, R. R. Knight // Canadian Journal of Zoology. – 1991. – V. 69. – P. 619-1629.
284. McClelland, C. J. R. Variations in grizzly bear habitat selection in relation to the daily and seasonal availability of annual plant-food resources / C. J. R. McClelland, N. C. Coops, S. P. Kearney, A. C. Burton, S. E. Nielsen, G. B. Stenhouse // Ecological Informatics. – 2020. – V. 58. – 101116. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101116>
285. McCullagh, P. Generalized Linear Models. First edition / P. McCullagh, J. A. Nelder // – London: Chapman and Hall/CRC, 1983. – 532 p. DOI: 10.1007/978-1-4899-3244-0
286. McLellan, B. N. Implications of a high-energy and low protein diet on the body composition, fitness, and competitive abilities of black (*Ursus americanus*) and grizzly (*Ursus arctos*) bears / B. N. McLellan // Canadian Journal of Zoology – 2011. – V. 89. – P. 546-558.
287. McDonald, T. L. Estimation of resource selection functions when used and available samples overlap / T. L. McDonald // – In book: Huzurbazar S. Resource selection methods and applications. – Madison, Wisconsin: Omnipress. – 2003. – P. 35-39.
288. McLellan, B. N. Habitats selected by grizzly bears in multiple use landscapes / B. N. McLellan, F. W. Hovey // Journal of Wildlife Management. – 2001. – V. 65. – P. 92-99.
289. McLellan, B. N. Grizzly bears and resource extraction industries: effects of roads on behaviour, habitat use and demography / B. N. McLellan, D. M. Shackleton // Journal of Applied Ecology. – 1988. – V. 25. – P. 451-460.
290. McLellan, B. N. The diet of grizzly bears in the Flathead River drainage of southeastern British Columbia / B. N. McLellan, F. W. Hovey // Canadian Journal of Zoology. – 1995. – V. 73. – P. 704-712.
291. McLoughlin, P. D. Intraspecific variation in home range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations / P. D. McLoughlin, S. H. Ferguson, F. Messier // Evolutionary Ecology. – 2000. – V. 14. – P. 39-60.
292. Mealey, S. P. The natural food habits of grizzly bears in Yellowstone National Park, 1973-74 / S. P. Mealey // International Conference on Bear Research and Management. – 1980. – V. 4. – P. 281-292.
293. Mellert, K. H. Hypothesis-driven species distribution models for tree species in the Bavarian Alps / K. H. Mellert, V. Fensterer, H. Küchenhoff, B. Reger, C. Kölling, H. J. Klemmt, J. Ewald // Journal of Vegetation Science. – 2011. – V. 22. – P. 635-646. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01274.x>
294. Merckx, B. Null models reveal preferential sampling, spatial autocorrelation and overfitting in habitat suitability modelling / B. Merckx, M. Steyaert, A. Vanreusel, M. Vincx, J. Vanaverbeke //

Ecological Modelling. – 2011. – V. 222. – P. 588-597.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.11.016>

295. Merow, C. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter / C. Merow, M. J. Smith, J. A. Jr. Silander // *Ecography*. – 2013. – V. 36. – P. 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>

296. Mertzanis, G. Brown bear (*Ursus arctos*) habitat use patterns in two regions of northern Pindos, Greece – management implications / G. Mertzanis, A. S. Kallimanis, N. Kanellopoulos, S. P. Sgardelis, A. Tragos, I. Aravidis // *Journal of Natural History*. – 2008. – V. 42. – P. 301-315. <https://doi.org/10.1080/00222930701835175>

297. Meyer, C. B. Accuracy of resource selection functions across spatial scales / C. B. Meyer, W. Thuiller // *Diversity and Distributions*. – 2006. – V. 12. – P. 288-297.

298. Miina, J. Modelling the abundance and temporal variation in the production of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) in Finnish mineral soil forests / J. Miina, J. P. Hotanen, K. Salo // *Silva Fennica*. – 2009. – V. 43(4). – P. 577-593. <https://doi.org/10.14214/sf.181>

299. Milakovic, B. Seasonal habitat use and selection by grizzly bears in Northern British Columbia / B. Milakovic, K. L. Parker, D. D. Gustine, R. J. Lay, A. B. C. Walker, M. P. Gillingham // *The Journal of Wildlife Management*. – 2012. – V. 76. – №. 1. – P. 170-180. <https://doi.org/10.1002/jwmg.235>

300. Milanesi, P. Landscape ecology and genetics of the wolf in Italy / P. Milanesi // PhD thesis. – 2014. – 126 p.

301. Milanesi, P. Non-invasive genetic sampling to predict wolf distribution and habitat suitability in the Northern Italian Apennines: implications for livestock depredation risk / P. Milanesi, R. Caniglia, E. Fabbri, M. Galaverni, A. Meriggi, E. Randi // *European Journal of Wildlife Research*. – 2015. – V. 61. – №. 5. – P. 681-689. <https://doi.org/10.1007/s10344-015-0942-4>

302. Mladenoff, D. J. Predicting grey wolf landscape colonization: logistic regression models vs. new field data / D. J. Mladenoff, T. A. Sickley, A. P. Wydeven // *Ecological Applications*. – 1999. – V. 9. – P. 37-44.

303. Moe, T. F. Importance of diel behaviour when studying habitat selection: examples from female Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*) / T. F. Moe, J. Kindberg, I. Jansson, J. H. Swenson // *Canadian Journal of Zoology*. – 2007. – V. 85. – P. 518-525.

304. Moisen, G. G. Comparing five modelling techniques for predicting forest characteristics / G. G. Moisen, T. S. Frescino // *Ecological Modelling*. – 2002. – V. 157. – P. 209-225.

305. Monserud, R. A. Comparing global vegetation maps with Kappa statistic / R. A. Monserud, R. Leemans // *Ecological Modelling*. – 1992. – V. 62. – №. 4. – P. 275-293. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90003-W](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90003-W)

306. Moore, I. D. Digital terrain modelling: A review of hydrological, geomorphological, and biological applications / I. D. Moore, R. B. Grayson, A. R. Ladson // *Hydrological Processes*. – 1991. – V. 5. – №. 1. – P. 3-30. <https://doi.org/10.1002/hyp.3360050103>
307. Moran, P. A. P. Notes on continuous stochastic phenomena / P. A. P. Moran // *Biometrika*. – 1950. – V. 37. – P. 17-23.
308. Moreno-Amat, E. Impact of model complexity on cross-temporal transferability in Maxent species distribution models: An assessment using paleobotanical data / E. Moreno-Amat, R. G. Mateo, D. Nieto-Lugilde, N. Morueta-Holme, J. C. Svenning, I. García-Amorena // *Ecological Modelling*. – 2015. – V. 312. – P. 308-317.
309. Morueta-Holme, N. Climate change risks and conservation implications for a threatened small-range mammal species / N. Morueta-Holme, C. Fløjgaard, J. C. Svenning // *PLoS ONE*. – 2010. – V. 5. – e10360. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010360>
310. Mosnier, A. Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest / A. Mosnier, J. P. Ouellet, R. Courtois // *Écoscience*. – 2008. – V. 15. – №. 4. – P. 485-497. <https://doi.org/10.2980/15-4-3100>
311. Moya, W. Past, current, and future trends of red spiny lobster based on PCA with MaxEnt model in Galapagos Islands, Ecuador / W. Moya, G. Jacome, C. Yoo // *Ecology and Evolution*. – 2017. – V. 7. – P. 4881-4890. <https://doi.org/10.1002/ece3.3054>
312. Munro, R. H. M. Seasonal and diel patterns of grizzly bear diet and activity in West-Central Alberta / R. H. M. Munro, S. E. Nielsen, M. H. Price, G. B. Stenhouse, M. S. Boyce // *Journal of Mammalogy*. – 2006. – V. 87. – №. 6. – P. 1112-1121. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-410R3.1>
313. Muscarella, R. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models / R. Muscarella, P. J. Galante, M. Soley-Guardia, R. A. Boria, J. M. Kass, M. Uriarte, R. P. Anderson // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2014. – V. 5. – P. 1198-1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
314. Naimi, B. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling / B. Naimi, Na. Hamm, T. A. Groen, A. K. Skidmore, A. G. Toxopeus // *Ecography*. – 2014. – V. 37. – P. 191-203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
315. Naves, J. Brown bear food habits at the border of its range: A long-term study / J. Naves, A. Fernandez-Gil, C. Rodriguez, M. Delibes // *Journal of Mammalogy*. – 2006. – V. 87. – P. 899-908.
316. Naves, J. Endangered species constrained by natural and human factors: the case of brown bears in northern Spain / J. Naves, T. Wiegand, E. Revilla, M. Delibes // *Conservation Biology*. – 2003. – V. 17. – P. 1276-1289.

317. Nawaz, M. A. Identifying key habitats to conserve the threatened brown bear in the Himalaya / M. A. Nawaz, J. Martin, J. E. Swenson // *Biological Conservation*. – 2014. – V. 170. – P. 198-206. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.031>
318. Nawaz, M. A. Diet of the brown bear in Himalaya: Combining classical and molecular genetic techniques / M. A. Nawaz, A. Valentini, N. K. Khan, C. Miquel, P. Taberlet, J. E. Swenson // *PLoS ONE*. – 2019. – V. 14. – №. 12. – e0225698. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225698>.
319. Nazeri, M. Modeling the potential distribution of sun bear in Krau wildlife reserve. Malaysia / M. Nazeri, K. Lalit, K. Jusoff, A. R. Bahaman // *Ecological Informatics*. – 2014. – V. 20. – P. 27-32. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2014.01.006>
320. Nelder, J. A. Generalized linear models / J. A. Nelder, R. W. M. Wedderburn // *Journal of the Royal Statistical Society*. – 1972. – V. 135. – №. 3. – P. 370-384. <https://doi.org/10.2307/2344614>
321. Neupane, D. Habitat use by Asian elephants: Context matters / D. Neupane, Y. Kwon, T. Risch, A. C. Williams, R. L. Johnson // *Global Ecology and Conservation*. – 2019. – V. 17. – e00570. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00570>
322. Nicholls, A. O. How to make biological survey go further with Generalized Linear Models / A. O. Nicholls // *Biological Conservation*. – 1989. – V. 50. – P. 51-75. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(89\)90005-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(89)90005-0)
323. Niedziałkowska, M. A meta-analysis of ungulate predation and prey selection by the brown bear *Ursus arctos* in Eurasia / M. Niedziałkowska, M. W. Hayward, T. Borowik, W. Jędrzejewski, B. Jędrzejewska // *Mammal Research*. – 2019. – V. 64. – P. 1-9. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0396-7>
324. Nielsen, S. E. Modeling grizzly bear habitats in the Yellowhead ecosystem of Alberta: taking autocorrelation seriously / S. E. Nielsen, M. S. Boyce, G. B. Stenhouse, R. H. M. Munro // *Ursus*. – 2002. – V. 13. – P. 45-56.
325. Nielsen, S. E. Development and testing of phenologically driven grizzly bear habitat models / S. E. Nielsen, M. S. Boyce, G. B. Stenhouse, R. H. M. Munro // *Écoscience*. – 2003. – V. 10. – P. 1-10. <https://doi.org/10.1080/11956860.2003.11682743>
326. Nielsen, S. E. Grizzly bears and forestry I. Selection of clearcuts by grizzly bears in west-central Alberta. Canada / S. E. Nielsen, M. S. Boyce, G. B. Stenhouse // *Forest Ecology and Management*. – 2004. – V. 199. – P. 51-65. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.04.015>
327. Nielsen, S. E. Can models of presence– absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history / S. E. Nielsen, C. Johnson, D. C. Heard, M. S. Boyce, // *Ecography*. – 2005. – V. 28. – P. 197-208.

328. Nielsen, S. E. A habitat-based framework for grizzly bear conservation in Alberta / S. E. Nielsen, M. S. Boyce, G. B. Stenhouse // *Biological Conservation*. – 2006. – V. 130. – P. 217-229. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.016>
329. Nielsen, S. E. Dynamic wildlife habitat models: seasonal foods and mortality risk predict occupancy-abundance and habitat selection in grizzly bears / S. E. Nielsen, G. McDermid, G. B. Stenhouse, M. S. Boyce // *Biological Conservation*. – 2010. – V. 143. – №. 7. – P. 1623-1634. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.007>
330. Nielsen, S. E. Complementary food resources of carnivory and frugivory affect local abundance of an omnivorous carnivore / S. E. Nielsen, T. A. Larsen, G. B. Stenhouse, S. C. P. Coogan // *Oikos*. – 2016. – V. 126. – №. 3. – P. 1-12. <https://doi.org/10.1111/oik.03144>
331. Nijland, W. Fine-spatial scale predictions of understory species using climate- and LiDAR-derived terrain and canopy metrics / W. Nijland, S. E. Nielsen, N. C. Coops, M. A. Wulder, G. B. Stenhouse // *Journal of Applied Remote Sensing*. – 2014. – V. 8. – №. 1. – 083572. <https://doi.org/10.1117/1.JRS.8.083572>
332. Nomura, F. Effects of food distribution on the habitat usage of a female brown bear *Ursus arctos yesoensis* in beech-forest zone of northernmost Japan / F. Nomura, S. Higashi // *Ecological Research*. – 2000. – V. 15. – P. 209-217.
333. Noyce, K. V. Black bears as ant-eaters: seasonal association between bear myrmecophagy and ant ecology in north-central Minnesota / K. V. Noyce, P. B. Kanno, M. R. Riggs // *Canadian Journal of Zoology*. – 1997. – V. 75. – P. 1671-1686.
334. Opper, S. Comparison of five modelling techniques to predict the spatial distribution and abundance of seabirds / S. Opper, A. Meirinho, I. Ramirez, B. Gardner, A. F. O'Connell, P. I. Miller, M. Louzao // *Biological Conservation*. – 2012. – V. 156. – P. 94-104.
335. Osborne, P. E. Interpreting bird atlas data using logistic models: an example from Lesotho, southern Africa / P. E. Osborne, B. J. Tigar // *Journal of Applied Ecology*. – 1992. – V. 29. – P. 55-62. <https://doi.org/10.2307/2404347>
336. Pal, M. An assessment of the effectiveness of decision tree methods for land cover classification / M. Pal, P. M. Mather // *Remote Sensing of Environment*. – 2003. – V. 86. – №. 4. – P. 554-565. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(03\)00132-9](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(03)00132-9)
337. Paralikiadis, N. P. The dietary habits of the Brown bear (*Ursus arctos*) in western Greece / N. P. Paralikiadis, N. K. Papageorgiou, V. J. Kotsiotis, A. C. Tsiompanoudis // *Mammalian Biology*. – 2010. – V. 75. – P. 29-35.
338. Pausas, J. Modelling habitat quality for arboreal marsupials in the south coastal forest of New South Wales, Australia / J. Pausas, L. Braithwaite, M. Austin // *Forest Ecology and Management*. – 1995. – V. 78. – P. 39-49.

339. Pearce, J. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression / J. Pearce, S. Ferrier // *Ecological Modelling*. – 2000. – V. 133. – P. 225-245. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00322-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00322-7)
340. Pearce, J. Modelling distribution and abundance with presence-only data / J. Pearce, M. Boyce // *The Journal of Applied Ecology*. – 2006. – V. 43. – №. 3. – P. 405-412.
341. Pearson, A. M. The northern interior grizzly bear (*Ursus arctos* L.) / A. M. Pearson // *Canadian Wildlife Service Report Series*. – 1975. – No. 34. – Canada: Ontario, Ottawa. – 86 p.
342. Pearson, R. G. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar / R. G. Pearson, C. Raxworthy, M. Nakamura, A. T. Peterson // *Journal of Biogeography*. – 2007. – V. 34. – P. 102-117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
343. Penteriani, V. Evolutionary and ecological traps for brown bears *Ursus arctos* in human-modified landscapes / V. Penteriani, M. D. M. Delgado, M. Krofel, K. Jerina, A. Ordiz, F. Dalerum, A. Zarzo-Arias, G. Bombieri // *Mammal Review*. – 2018. – V. 48. – №. 3. – P. 180-193. <https://doi.org/10.1111/mam.12123>
344. Penteriani, V. Responses of an endangered brown bear population to climate change based on predictable food resource and shelter alterations / V. Penteriani, A. Zarzo-Arias, A. Novo-Fernández, G. Bombieri, C. A. López-Sánchez // *Global Change Biology*. – 2019. – V. 25. – №. 3. – P. 1133-1151. <https://doi.org/10.1111/gcb.14564>
345. Penteriani, V. Does artificial feeding affect large carnivore behaviours? The case study of brown bears in a hunted and tourist exploited subpopulation / V. Penteriani, C. Lamamy, I. Kojola, S. Heikkinen, G. Bombieri, M. M. Delgado // *Biological Conservation*. – 2021. – V. 254. – 108949. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.108949>.
346. Penteriani, V. *Bears of the World. Ecology, Conservation and Management* / V. Penteriani, M. Melletti // – Cambridge: Cambridge University Press, 2021. – 389 p.
347. Pereira, J. Brown bear feeding habits in a poor mast year where supplemental feeding occurs / J. Pereira, L. Viličić, L. M. Rosalino, S. Reljić, M. Habazin, D. Huber // *Ursus*. – 2021. – V. 32. – P. 1-13.
348. Persson, I. L. The diet of brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway / I. L. Persson, S. Wikan, J. E. Swenson, I. Mysterud // *Wildlife Biology*. – 2001. – V. 7. – P. 27-37.
349. Peters, W. Resource selection and connectivity reveal conservation challenges for reintroduced brown bears in the Italian Alps / W. Peters, M. Hebblewhite, M. Cavedon, L. Pedrotti, A. Mustoni, F. Zibordi, F. Cagnacci // *Biological conservation*. – 2015. – V. 186. – P. 123-133. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.02.034>

350. Peters, R. H. *A Critique for Ecology* / R. H. Peters // – Cambridge: Cambridge University Press, 1991. – 384 p.
351. Peterson, A. T. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent / A. T. Peterson, M. Papes, M. Eaton // *Ecography*. – 2007. – V. 30. – P. 550-560. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05102.x>
352. Peterson, A. T. *Ecological Niches and Geographic Distributions* / A. T. Peterson, J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura, M. B. Araújo // – Princeton: Princeton University Press, 2011. – 316 p.
353. Peterson, A. T. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models / A. T. Peterson // *Biodiversity Informatics*. – 2006. – V. 3. – P. 59-72.
354. Peterson, A. T. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios / A. T. Peterson, M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sanchez-Cordero, J. Soberon, R. H. Buddemeier, D. R. B. Stockwell // *Nature*. – 2002. – V. 416. – P. 626-629.
355. Petrides, G. Principal foods versus preferred foods and their relations to stocking rate and range condition / G. Petrides // *Biological Conservation*. – 1975. – V. 7. – P. 161-169. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(75\)90012-9](https://doi.org/10.1016/0006-3207(75)90012-9)
356. Petrosyan, V. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling / V. Petrosyan, F. Osipov, V. Bobrov, N. Dergunova, E. Nazarenko, A. Omelchenko, F. Danielyan, M. Arakelyan // *Salamandra*. – 2019. – V. 55. – №. 3. – P. 173-190.
357. Petrosyan, V. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus / V. Petrosyan, F. Osipov, V. Bobrov, N. Dergunova, A. Omelchenko, A. Varshavskiy, F. Danielyan, M. Arakelyan // *Mathematics*. – 2020. – V. 8. – 1329.
358. Pettorelli, N. Exploring habitat use by cheetahs using ecological niche factor analysis / N. Pettorelli, A. Hilborn, F. Broekhuis, S. M. Durant // *Journal of Zoology*. – 2009. – V. 277. – P. 141-148. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00522.x>
359. Phillips, S. J. A maximum entropy approach to species distribution modeling / S. J. Phillips, M. Dudik, R. E. Schapire // *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*. – Canada: Banff, 2004. – P. 655-662.
360. Phillips, S. J. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // *Ecological Modelling*. – 2006. – V. 190. – P. 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

361. Phillips, S. J. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation / S. J. Phillips, M. Dudík // *Ecography*. – 2008. – V. 31. – P. 161-175. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x>
362. Phillips, S. J. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data / S. J. Phillips, M. Dudík, J. Elith, C. H. Graham, A. Lehmann, J. Leathwick, S. Ferrier // *Ecological Applications*. – 2009. – V. 19. – №. 1. – P. 181-197. <https://doi.org/10.1890/07-2153.1>
363. Phillips, S. J. A Brief Tutorial on Maxent / S. J. Phillips // *Lessons in Conservation*. – 2010. – V. 3. – P. 108-135.
364. Phillips, S. J. POC plots: calibrating species distribution models with presence-only data / S. J. Phillips, J. Elith // *Ecology*. – 2010. – V. 91. – P. 2476-2484.
365. Phillips, S. J. Opening the black-box: an open-source release of Maxent / S. J. Phillips, R. P. Anderson, M. Dudík, R. E. Schapire, M. E. Blair // *Ecography*. – 2017. – V. 40. – P. 887-893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
366. Phillips, S. J., Dudík, M., Schapire, R. E. Maxent software for modeling species niches and distributions. Version 3.4.1, 2018 / S. J. Phillips, M. Dudík, R. E. Schapire // (Электронный ресурс). URL: [http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/)
367. Piédallu, B. Determinants and patterns of habitat use by the brown bear *Ursus arctos* in the French Pyrenees revealed by occupancy modelling / B. Piédallu, P. Y. Quenette, M. Bombillon, A. Gastineau, C. Miquel, O. Gimenez // *Oryx*. – 2017. – V. 53. – №.2. – P. 1-10. <https://doi.org/10.1017/s0030605317000321>
368. Pinheiro, J. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-147, 2020 / J. Pinheiro, D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, R Core Team // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=nlme>.
369. Pop, M. I. Combining resource selection functions and home-range data to identify habitat conservation priorities for brown bears / M. I. Pop, R. Iosif, I. V. Miu, L. Rozyłowicz, V. D. Popescu // *Animal Conservation*. – 2018. – V. 21. – №. 4. – P. 1-11. <https://doi.org/10.1111/acv.12399>
370. Posillico, M. A habitat model for brown bear conservation and land use planning in the central Apennines / M. Posillico, A. Meriggi, E. Pagnin, S. Lovari, L. Russo // *Biological Conservation*. – 2004. – V. 118. – P. 141-150. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.07.017>
371. Potapov, P. Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive / P. Potapov, S. Turubanova, A. Tyukavina, A. Krylov, J. McCarty, V. Radeloff, M. Hansen // *Remote Sensing of Environment*. – 2015. – V. 159. – P. 28-43. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.11.027>

372. Powell, R. A. Ecology and behaviour of North American black bears: home ranges, habitat, and social organization / R. A. Powell, J. W. Zimmerman, D. E. Seaman // – London: Chapman & Hall, 1997. – 220 p.
373. POWO (2021): Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew // (Электронный ресурс). URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
374. Préau, C. Modeling Potential distributions of three european amphibian species comparing ENFA and MaxEnt / C. Préau, A. Trochet, R. Bertrand, F. Isselin-Nondedeu // *Herpetological Conservation and Biology*. – 2018. – V. 13. – №. 1. – P. 91-104.
375. Pritchard, G. T. Digestive and metabolic efficiencies of grizzly and black bears / G. T. Pritchard, C. T. Robbins // *Canadian Journal of Zoology*. – 1990. – V. 68. – P. 1645-1651.
376. Priti, H. Modeling impacts of future climate on the distribution of Myristicaceae species in the Western Ghats, India / H. Priti, N. A. Aravind, R. Uma Shaanker, G. Ravikanth // *Ecological Engineering*. – 2016. – V. 89. – P. 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.01.006>
377. Proctor, M. Abundance and density of Central Purcell, South Purcell, Yahk, and south Selkirk Grizzly Bear Population Units in southeast British Columbia / M. Proctor, J. Boulanger, S. Nielson, C. Servheen, W. Kasworm, T. Radandt, D. Paetkau // – Report submitted to: BC Ministry of Environment Nelson and Victoria BC. – 2007. – 30 p.
378. Proctor, M. F. Grizzly bear connectivity mapping in the Canada-United States trans-border region / M. F. Proctor, S. E. Nielsen, W. F. Kasworm, C. Servheen, T. G. Radandt, A. G. Machutchon, M. S. Boyce // *Journal of Wildlife Management*. – 2015. – V. 79. – №. 4. – P. 544-558.
379. Pulliam, H. R. On the relationship between niche and distribution / H. R. Pulliam // *Ecology Letters*. – 2000. – V. 3. – P. 349-361.
380. Punttila, P. Colonisation of clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: a quantitative survey / P. Punttila, Y. Haila, T. Pajunen, H. Tukia // *Oikos*. – 1991. – V. 61. – №. 2. – P. 250-262.
381. Qi, D. Ecological niche modeling of the sympatric giant and red pandas on a mountain-range scale / D. Qi, Y. Hu, X. Gu, M. Li, F. Wei // *Biodiversity Conservation*. – 2009. – V. 18. – P. 2127-2141. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9577-7>
382. R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria // (Электронный ресурс). URL <https://www.R-project.org/>
383. Radosavljevic, A. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation / A. Radosavljevic, R. P. Anderson // *Journal of Biogeography*. – 2014. – V. 41. – P. 629-643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>

384. Raes, N. Partial versus full species distribution models / N. Raes // *Natureza & Conservacao*. – 2012. – V. 10. – №. 2. – P. 127-138. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.020>
385. Rather, T. A. Seasonal variation in the diet of sloth bears in Bandhavgarh Tiger Reserve, Madhya Pradesh, India / T. A. Rather, S. Tajdar, S. Kumar, J. A. Khan // *Ursus*. – 2020. – V. 31. – P. 1-8.
386. Rauset, G. R. Modeling female brown bear kill rates on moose calves using global positioning satellite data / G. R. Rauset, J. Kindberg, J. E. Swenson // *Journal of Wildlife Management*. – 2012. – V. 76. – P. 1597-1606.
387. Ray, N. Subjective uncertainties in habitat suitability maps / N. Ray, M. A. Burgman // *Ecological Modelling*. – 2006. – V. 195. – P. 172-186.
388. Recio, M. R. Context-dependent behaviour and connectivity of recolonizing brown bear populations identify transboundary conservation challenges in Central Europe / M. R. Recio, F. Knauer, A. Molinari-Jobin, D. Huber, S. Filacorda, K. Jerina // *Animal Conservation*. – 2020. – V. 24. – №. 1. – P. 73-83. <https://doi.org/10.1111/acv.12624>
389. Remya, K. Predicting the current and future suitable habitat distribution of *Myristica dactyloides* Gaertn. using MaxEnt model in the Eastern Ghats, India / K. Remya, A. Ramachandran, S. Jayakumar // *Ecological Engineering*. – 2015. – V. 82. – P. 184-188. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.04.053>
390. Reutter, B. A. Modelling habitat-suitability using museum collections: an example with three sympatric *Apodemus* species from the Alps / B. A. Reutter, V. Helfer, A. H. Hirzel, P. Vogel // *Journal of Biogeography*. – 2003. – V. 30. – P. 581-590. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00855.x>
391. Rigg, R. Diet of brown bears (*Ursus arctos*): New results from the Tatras region and a comparison of research methods / R. Rigg, M. Gorman // *Výskum a ochrana cicavcov na Slovensku*. – 2005. – V. 7. – P. 61-79. (In Slovak with English abstract).
392. Riley, S. J. A Terrain Ruggedness Index that quantifies topographic heterogeneity / S. J. Riley, S. D. Degloria, S. D. Elliot // *Intermountain Journal of sciences*. – 1999. – V. 5. – P. 23-27.
393. Robbins, C. T. Nutritional ecology of ursids: a review of newer methods and management implications / C. T. Robbins, C. C. Schwartz, L. A. Felicetti // *Ursus*. – 2004. – V. 15. – P. 161-171. [https://doi.org/10.2192/1537-6176\(2004\)015<0161:NEOUAR>2.0.CO;2](https://doi.org/10.2192/1537-6176(2004)015<0161:NEOUAR>2.0.CO;2)
394. Robbins, C. T. Optimizing protein intake as a foraging strategy to maximize mass gain in an omnivore / C. T. Robbins, J. K. Fortin, K. D. Rode, S. D. Farley, L. A. Shipley, L. A. Felicetti // *Oikos*. – 2007. – V. 116. – P. 1675-1682.

395. Roberts, D. R. Idiosyncratic responses of grizzly bear habitat to climate change based on projected changes in their food resources / D. R. Roberts, S. E. Nielsen, G. B. Stenhouse // *Ecological Applications*. – 2014. – V. 24. – №. 5. – P. 1144-1154. <https://doi.org/10.1890/13-0829.1>
396. Roberts, D. R. Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure / D. R. Roberts, V. Bahn, S. Ciuti, M. S. Boyce, J. Elith, G. Guillera-Aroita, D. I. Warton // *Ecography*. – 2017. – V. 40. – P. 913-929. <https://doi.org/10.1111/ecog.02881>
397. Robin, X. pROC. Display and Analyze ROC Curves. R package version 1.16.2, 2020 / X. Robin, N. Turck, A. Hainard, N. Tiberti, F. Lisacek, J.-C. Sanchez, M. Müller, S. Siegert, M. Doering // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=pROC>
398. Rode, K. D. Why bears consume mixed diets during fruit abundance / K. D. Rode, C. T. Robbins // *Canadian Journal of Zoology*. – 2000. – V. 78. – P. 1640-1645.
399. Rode, K. D. Constraints on herbivory by grizzly bears / K. D. Rode, C. T. Robbins, L. A. Shipley // *Oecologia*. – 2001. – V. 128. – P. 62-71.
400. Rode, K. D. Behavioral responses of brown bears mediate nutritional effects of experimentally introduced tourism / K. D. Rode, S. D. Farley, C. T. Robbins // *Biological Conservation*. – 2006. – V. 133. – P. 70-80.
401. Rodríguez, C. Long-term trends in food habits of a relict brown bear population in northern Spain: The influence of climate and local factors / C. Rodríguez, J. Naves, A. Fernández-Gil, J. R. Obeso, M. Delibes // *Environmental Conservation*. – 2007. – V. 34. – P. 36-44. <https://doi.org/10.1017/S0376892906003535>
402. Roellig, M. Brown bear activity in traditional wood- pastures in Southern Transylvania, Romania / M. Roellig, I. Dorresteijn, H. von Wehrden, T. Hartel, J. Fischer // *Ursus*. – V. 25. – P. 43-52. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-13-00007.1>
403. Rogers, P. C. A global view of aspen: Conservation science for widespread keystone systems / P. C. Rogers, B. D. Pinno, J. Šebesta, B. R. Albrechtsen, G. Li, N. Ivanova, A. Kusbach, T. Kuuluvainen, S. M. Landhäuser, H. Liu, Tor. Myking, P. Pulkkinen, Z. Wen, D. Kulakowski // *Global Ecology and Conservation*. – 2020. – V. 21. – e00828. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00828>
404. Rotenberry, J. T. GIS-based niche modeling for mapping species' habitat / J. T. Rotenberry, K. L. Preston, S. T. Knick // *Ecology*. – 2006. – V. 87. – P. 1458-1464. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1458:gnmfms\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1458:gnmfms]2.0.co;2)
405. Rotllan-Puig, X. Determining the minimal background area for species distribution models: MinBAR package / X. Rotllan-Puig, A. Traveset // *Ecological Modelling*. – 2021. – V. 439. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109353>

406. Rouse, J. W. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS / J. W. Rouse, R. H. Haas, J. A. Schell, D. W. Deering // Proceedings of the Third ERTS Symposium. – NASA SP-351, 1973. – P. 309-317.

407. Royle, J. A. Likelihood analysis of species occurrence probability from presence only data for modelling species distributions / J. A. Royle, R. B. Chandler, C. Yackulic, J. D. Nichols // Methods in Ecology and Evolution. – 2012. – V. 3. – P. 545-554.

408. Ruiz-Gutierrez, V. Detection biases yield misleading patterns of species persistence and colonization in fragmented landscapes / V. Ruiz-Gutierrez, E. F. Zipkin // Ecosphere. – 2011. – V. 2. – №. 5. – P 1-14.

409. Rushton, S. P. New paradigms for modelling species distributions? / S. P. Rushton, S. J. Ormerod, G. Kerby // Journal of Applied Ecology. – 2004. – V. 41. – P. 193-200. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00903.x>

410. Rydgren, K. Species response curves along environmental gradients. a case study from SE Norwegian swamp forests / K. Rydgren, R. H. Ökland, T. Ökland // Journal of Vegetation Science. – 2003. – V. 14. – №. 6. – P. 869-880.

411. Santika, T. The effect of species response form on species distribution model prediction and inference / T. Santika, M. F. Hutchinson // Ecological Modelling. – 2009. – V. 220. – P. 2365-2379. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.06.004>

412. Santos, X. Inferring habitat-suitability areas with ecological modeling techniques and GIS: a contribution to assess the conservation status of *Vipera latastei* / X. Santos, J. C. Brito, N. Sillero, J. M. Pleguezuelos, G. Llorente, S. Fahd, X. Parellada // Biological Conservation. – 2006. – V. 130. – P. 416-425. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.003>

413. Sarkar, D. Lattice: multivariate data visualization with R / D. Sarkar // – New York: Springer-Verlag, 2008. – 268 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-75969-2>.

414. Sato, Y. Temporal changes in the population density and diet of brown bears in eastern Hokkaido, Japan / Y. Sato, T. Aoi, K. Kaji, S. Takatsuki // Mammal Study. – 2004. – V. 19. – P. 47-53. <https://doi.org/10.3106/mammalstudy.29.47>

415. Sattler, T. Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status / T. Sattler, F. Bontadina, A. H. Hirzel, R. Arlettaz // Journal of Applied Ecology. – 2007. – V. 44. – P. 1188-1199. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01328.x>

416. Schoen, J. W. Bear habitat management: a review and future perspectives / J. W. Schoen // International Conference on Bear Research and Management. – 1990. – V. 8. – P. 143-154.

417. Schoen, J. W. Habitat-capability model for brown bear in Southeast Alaska / J. W. Schoen, R. W. Flynn, L. H. Suring, K. Titus, L. R. Beier // Ursus. – 1994. – V. 9. – №. 1. – P. 327-337.

418. Selander, R. K. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds / R. K. Selander // *Condor*. – 1966. – V. 68. – №. 2. – P. 113-151.
419. Selva, N. Supplementary ungulate feeding affects movement behavior of brown bears / N. Selva, C. S. Teitelbaum, A. Sergiel, T. Zwijacz-Kozica, F. Zięba, K. Bojarska, T. Mueller // *Basic and Applied Ecology*. – 2017. – V. 24. – P. 68-76. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.007>.
420. Sergiel, A. Losing seasonal patterns in a hibernating omnivore? Diet quality proxies and faecal cortisol metabolites in brown bears in areas with and without artificial feeding / A. Sergiel, I. Barja, A. Navarro-Castilla, T. Zwijacz-Kozica, N. Selva // *PLoS One*. – 2020. – V. 15. –e0242341. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0242341>.
421. Servheen, C. Grizzly bear food habits, movements, and habitat selection in the Mission Mountains, Montana / C. Servheen // *Journal of Wildlife Management*. – 1983. – V. 47. – P. 1026-1035.
422. Servheen, C. Conservation action plan for the world bears / C. Servheen, S. Herrero, B. Peyton // – Gland, Switzerland: IUCN, 1998.
423. Sesnie, S. E. A comparison of Landsat TM and MODIS vegetation indices for estimating forage phenology in desert bighorn sheep (*Ovis canadensis nelsoni*) habitat in the Sonoran Desert, USA / S. E. Sesnie, B. G. Dickson, S. S. Rosenstock, J. M. Rundall // *International Journal of Remote Sensing*. – 2012. – V. 33. – №. 1. – P. 276-286. <https://doi.org/10.1080/01431161.2011.592865>
424. Shcheglovitova, M. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes / M. Shcheglovitova, R. P. Anderson // *Ecological Modelling*. – 2013. – V. 269. – P. 9-17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>
425. Shirk, A. J. Southwestern white pine (*Pinus strobiformis*) species distribution models project a large range shift and contraction due to regional climatic changes / A. J. Shirk, S. A. Cushman, K. M. Waring, C. A. Wehenkel, A. Leal-Sáenz, C. Toney, C. A. Lopez-Sanchez // *Forest Ecology and Management*. – 2018. – V. 411. – P. 176-186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.025>
426. Shores, C. R. Mapping a keystone shrub species, huckleberry (*Vaccinium membranaceum*), using seasonal colour change in the Rocky Mountains / C. R. Shores, N. Mickle, T. A. Graves // *International Journal of Remote Sensing*. – 2019. – V. 40. – №. 15. – 5695-5715. <https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1580819>
427. Sidorovich, V. E. Ecological studies of brown bear (*Ursus arctos*) in Belarus: Distribution, population trends and dietary structure / V. E. Sidorovich // *Acta Zoologica Lituanica*. – 2006. – V. 6. – P. 185-190. <https://doi.org/10.1080/13921657.2006.10512729>

428. Sillero, N. Common mistakes in ecological niche models / N. Sillero, A. M. Barbosa // International Journal of Geographical Information Science. – 2021. – V. 35. – №. 2. – P. 213-226. <https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>

429. Silva, L. D. Modelling native and invasive woody species: a comparison of ENFA and MaxEnt applied to the Azorean forest / L. D. Silva, H. Costa, E. Azevedo, V. Medeiros, M. Alves, R. B. Elias, L. Silva // Springer Proceedings in Mathematics & Statistics. – 2017. – V. 195. – P. 415-444. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-55236-1\\_20](https://doi.org/10.1007/978-3-319-55236-1_20)

430. Skrondal, A. Generalized Latent Variable Modeling: Multilevel, Longitudinal, and Structural Equation Models / A. Skrondal, S. Rabe-Hesketh // – New York: Chapman & Hall, 2004. – 522 p.

431. Smulders, M. A spatially explicit method for evaluating accuracy of species distribution models / M. Smulders, T. A. Nelson, D. E. Jelinski, S. E. Nielsen, G. B. Stenhouse // Diversity and Distributions. – 2010. – V. 16. – P. 996-1008. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00707.x>

432. Soberón, J. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas / J. Soberón, A. T. Peterson // Biodiversity Informatics. – 2005. – V. 2. – P. 1-10.

433. Soberón, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species / J. Soberón // Ecology Letters. – 2007. – V. 10. – №. 12. – P. 1115-1123.

434. Soberón, J. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions / J. Soberón, M. Nakamura // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2009. – V. 106. – 19644e19650.

435. Sørensen, R. On the calculation of the topographic wetness index: evaluation of different methods based on field observations / R. Sørensen, U. Zinko, J. Seibert // Hydrology and Earth System Sciences. – 2006. – V. 10. – №. 1. – P. 101-112. <https://doi.org/10.5194/hess-10-101-2006>.

436. Stenset, N. E. Seasonal and annual variation in the diet of brown bears (*Ursus arctos*) in the boreal forest of southcentral Sweden / N. E. Stenset, P. N. Lutnæs, V. Bjarnadóttir, B. Dahle, K. H. Fossum, P. Jigved, T. Johansen, W. Neumann, O. Opseth, O. Rønning, S. M. J. G. Steyaert, A. Zedrosser, S. Brunberg, J. Swenson // Wildlife Biology. – 2016. – V. 22. – P. 107-116. <https://doi.org/10.2981/wlb.00194>

437. Stockwell, D. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction / D. Stockwell, D. Peters // International Journal of Geographical Information Science. – 1999. – V. 13. – P. 143-158.

438. Štofík, J. Seasonal changes in food composition of the brown bear (*Ursus arctos*) from the edge of its occurrence – Eastern Carpathians (Slovakia) / J. Štofík, J. Merganic, K. Merganicova, M. Saniga // Folia Zoologica. – 2013. – V. 62. – P. 222-231. <https://doi.org/10.25225/fozo.v62.i3.a8.2013>

439. Street, G. M. Comparing Resource Selection and Demographic Models for Predicting Animal Density / G. M. Street, A. R. Rodgers, T. Avgar, L. M. Vander Vennen, J. M. Fryxell // *The Journal of Wildlife Management*. – 2017. – V. 81. – №. 1. – P. 16-25. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21178>
440. Strubbe, D. Predicting the potential distribution of invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in northern Belgium using an ecological niche modelling approach / D. Strubbe, E. Matthysen // *Biological Invasions*. – 2008. – V. 11. – P. 497-513. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9266-6>
441. Su, J. Decreasing brown bear (*Ursus arctos*) habitat due to climate change in Central Asia and the Asian Highlands / J. Su, A. Aryal, I. M. Hegab, U. B. Shrestha, S. C. P. Coogan, S. Sathyakumar, M. Dalannast, Z. Dou, Y. Suo, X. Dabu, H. Fu, L. Wu, W. Ji // *Ecology and Evolution*. – 2018. – V. 8. – P. 11887-11899. <https://doi.org/10.1002/ece3.4645>
442. Swenson, J. E. Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe / J. E. Swenson, M. Adamič, D. Huber, S. Stokke // *Oecologia*. – 2007. – V. 153. – P. 37-47.
443. Swenson, J. E. Bears and ants: myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia / J. E. Swenson, A. Jansson, R. Riig, F. Sandegren // *Canadian Journal of Zoology*. – 1999. – V. 77. – P. 551-561.
444. Syfert, M. M. The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models / M. M. Syfert, M. J. Smith, D. A. Coomes // *PLoS ONE*. – 2013. – V. 8. – e55158. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055158>
445. Synes, N. W. Choice of predictor variables as a source of uncertainty in continental-scale species distribution modelling under climate change / N. W. Synes, P. E. Osborne // *Global Ecology and Biogeography*. – 2011. – V. 20. – P. 904-914. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00635.x>
446. Thapa, A. Predicting the potential distribution of the endangered red panda across its entire range using MaxEnt modeling / A. Thapa, R. Wu, Y. Hu, Y. Nie, P. Singh, J. R. Khatiwada, L. Yan, X. Gu, F. Wei // *Ecology and Evolution*. – 2018. – V. 8. – P. 10542-10554. <https://doi.org/10.1002/ece3.4526>
447. Thuiller, W. biomod2: ensemble platform for species distribution modeling. R package version 3.4.6, 2020 / W. Thuiller, D. Georges, R. Engler, F. Breiner // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=biomod2>
448. Thuiller, W. Biodiversity: climate change and the ecologist / W. Thuiller // *Nature*. – 2007. – V. 448. – P. 550-552.
449. Thuiller, W. Are different facets of plant diversity well protected against climate and land cover changes? A test study in the French Alps / W. Thuiller, M. Guéguen, D. Georges, R. Bonet, L.

Chalmandrier, L. Garraud, J. Renaud, C. Roquet, J. Van Es, N. E. Zimmermann, S. Lavergne // *Ecography*. – 2014. – V. 37. – P. 1254-1266. <https://doi.org/10.1111/ecog.00670>.

450. Tobalske, C. Effects of spatial scale on the predictive ability of habitat models for the Green Woodpecker // *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale* / J. M. Scott, P. J. Heglund, M. Morrison, M. Raphael, J. Haufler, B. Wall (eds.). – Covello, CA: Island Press, 2002. – P. 197-204.

451. Tobler, W. R. A computer movie simulating urban growth in the Detroit region / W. R. Tobler // *Economic Geography*. – 1970. – V. 46. – P. 234-40.

452. Torchiano, M. Effsize: Efficient Effect Size Computation. R package version 0.8.1, 2020 / M. Torchiano // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=effsize>

453. Tosoni, E. Ants as food for Apennine brown bears / E. Tosoni, M. Mei, P. Ciucci // *The European Zoological Journal*. – 2018. – V. 85. – №. 1. – P. 342-348. <https://doi.org/10.1080/24750263.2018.1511762>

454. Traill, L. W. A presence-only habitat suitability model for large grazing African ungulates and its utility for wildlife management / L. W. Traill, R. C. Bigalke // *African Journal of Ecology*. – 2007. – V. 45. – P. 347-354. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2006.00717.x>

455. Trites, A. W. Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough? / A. W. Trites, R. Joy // *Journal of Mammalogy*. – 2005. – V. 86. – №. 4. – P. 704-712.

456. Tsoar, A. A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution / A. Tsoar, O. Allouche, O. Steinitz, D. Rotem, R. Kadmon // *Diversity and Distribution*. – 2007. – V. 13. – P. 397-405. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00346.x>

457. Turney, L. Grizzly bear spring, summer, and fall – habitat suitability models / L. Turney, A. M. Roberts // – Morice and Lakes Forest Districts IFPA. Ardea Biological Consulting, 2004. – 24 p.

458. Twynham, K. Habitat Selection by Brown Bears with Varying Levels of Predation Rates on Ungulate Neonates / K. Twynham, A. Ordiz, O. G. Støen, G. R. Rauset, J. Kindberg, P. Segerström, J. Frank, A. Uzal // *Diversity*. – 2021. V. 13. – 678. <https://doi.org/10.3390/d13120678>.

459. Unger, D. E. Ecological niche factor analysis to determine habitat suitability of a recolonizing carnivore / D. E. Unger, S. Fei, D. S. Maehr // *Proceedings of the 6th Southern Forestry and Natural Resources GIS Conference*. Warnell School of Forestry and Natural Resources. – US, Athens: University of Georgia, 2008. – P. 237-250.

460. United States Fish and Wildlife Service. Standards for the development of suitability index models. United States Fish and Wildlife Service, Division of Ecological Services, Ecological Services Manual 103. – USA, Washington D.C., 1981. (Электронный ресурс). URL: <https://www.fws.gov/policy/esm103.pdf>

461. Urbano, F. Wildlife tracking data management: a new vision / F. Urbano, F. Cagnacci, C. Calenge, H. Dettki, A. Cameron, M. Neteler // *Philosophical Transactions - Royal Society Biological Sciences*. – 2010. – V. 365. – №. 1550. – P. 2177-2185.
462. Valavi, R. blockCV: An R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models / R. Valavi, J. Elith, J. J. Lahoz-Monfort, G. Guillerá-Arroita // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2019. – V. 10. – P. 225-232. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13107>
463. Vale, C. G. Predicting species distribution at range margins: testing the effects of study area extent, resolution and threshold selection in the Sahara-Sahel transition zone / C. G. Vale, P. Tarroso, J. C. Brito // *Diversity and Distributions*. – 2014. – V. 20. – P. 20-33.
464. Valle, M. Modelling suitable estuarine habitats for *Zostera noltii*, using Ecological Niche Factor Analysis and Bathymetric LiDAR / M. Valle, Á. Borja, G. Chust, I. Galparsoro, J. M. Garmendia // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. – 2011. – V. 94. – P. 144-154. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.05.031>
465. Van Gils, H. Fine resolution distribution modelling of endemics in Majella National Park, Central Italy / H. Van Gils, F. Conti, G. Ciaschetti, E. Westinga // *Plant Biosystems*. – 2012. – V. 146. Supplement. – P. 276-287. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.685194>.
466. Van Gils, H. Where the bears roam in Majella National Park, Italy / H. Van Gils, E. Westinga, M. Carafa, A. Antonucci, G. Ciaschetti // *Journal of Nature Conservation*. – 2014. – V. 22. – №. 1. – P. 23-34. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2013.08.001>
467. Van Leeuwen, W. J. D. Phenological characterization of desert sky island vegetation communities with remotely sensed and climate time series data / W. J. D. Van Leeuwen, J. E. Davison, G. M. Casady, S. E. Marsh // *Remote Sensing*. – 2010. – V. 2. – P. 388-415.
468. VanDerWal, J. Abundance and the environmental niche: Environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance / J. VanDerWal, L. P. Shoo, C. N. Johnson, S. E. Williams // *American Naturalist*. – 2009. – V. 174. – P. 282-291.
469. Varela, S. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models / S. Varela, R. P. Anderson, R. García-Valdés, F. Fernández-González // *Ecography*. – 2014. – V. 37. – P. 001-008. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x>
470. Varney, J. R. An Evaluation of the use of ERTS-1 Satellite Imagery for Grizzly Bear Habitat Analysis. Third International Conference on Bears / J. R. Varney, J. J. Craighead, J. S. Sumner // *Ursus*. – 1974. – V. 3. – P. 261-273.

471. Veloz, S. D. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models / S. D. Veloz // *Journal of Biogeography*. – 2009. – V. 36. – P. 2290-2299. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02174.x>
472. Venables, W. N. Modern applied statistics with S. Fourth edition / W. N. Venables, B. D. Ripley // – New-York: Springer-Verlag, 2002. – 498 p. DOI: 10.1007/978-0-387-21706-2
473. Vermote, E. Preliminary analysis of the performance of the Landsat 8/OLI land surface reflectance product / E. Vermote, C. Justice, M. Claverie, B. Franch // *Remote Sensing of Environment*. – 2016. – V. 185. – P. 46-56.
474. Vignali, S. SDMtune. Species distribution model selection. R package version 1.1.3, 2020b / S. Vignali, A. Barras, V. Braunisch // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=SDMtune>
475. Vignali, S. SDMtune: An R package to tune and evaluate species distribution models / S. Vignali, A. G. Barras, R. Arlettaz, V. Braunisch // *Ecology and Evolution*. – 2020a. – V. 10. – №. 20. – P. 11488-11506. <https://doi.org/10.1002/ece3.6786>
476. Vulla, E. Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: Evidence from brown bears, badgers and pine martens / E. Vulla, K. A. Hobson, M. Korsten, M. Leht, A. J. Martin, A. Lind, P. Männil, H. Valdmann, U. Saarma // *Annales Zoologici Fennici*. – 2009. – V. 46. – P. 395-415. <https://doi.org/10.5735/086.046.0601>
477. Waller, J. S. Grizzly bear habitat selection in the Swan Mountains, Montana / J. S. Waller, R. D. Mace // *Journal of Wildlife Management*. – 1997. – V. 61. – №. 4. – P. 1032-1039.
478. Warren, D. L. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria / D. L. Warren, S. N. Seifert // *Ecological Applications*. – 2011. – V. 21. – P. 335-342. <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>
479. Welch, C. A. Constraints on frugivory by bears / C. A. Welch, J. Keay, K. C. Kendall, C. T. Robbins // *Ecology*. – 1997. – V. 78. – P. 1105-1119.
480. White, G. Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data / G. White, R. Garrott // – New York: Academic Press, 1990. – 383 p.
481. Whittaker, R. J. Conservation biogeography: assessment and prospect / R. J. Whittaker, M. B. Araújo, P. Jepson, R. J. Ladle, J. E. M. Watson, K. J. Willis // *Diversity and Distribution*. – 2005. – V. 11. – №. 1. – P. 3-23.
482. Wich S.A. Drones and conservation / S. A. Wich // – In book: Greenwood F., Kakaes K. Drones and aerial observation. New technologies for property rights, human rights, and global development: a primer. – New America. – 2015. – P. 63-70.
483. Wickham, H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis / H. Wickham // – New York: Springer-Verlag, 2016. – 276 p.

484. Wiegand, T. Animal habitat quality and ecosystem functioning: exploring seasonal patterns using NDVI / T. Wiegand, J. Naves, M. F. Garbulsky, N. Fernandez // *Ecological Monographs*. – 2008. – V. 78. – №. 1. – P. 87-103. <https://doi.org/10.1890/06-1870.1>
485. Wiegand, T. Expansion of Brown Bears (*Ursus arctos*) into the Eastern Alps: a spatially explicit population model / T. Wiegand, F. Knauer, P. Kaczensky, J. Naves // *Biodiversity and Conservation*. – 2004. – V. 13. – P. 79-114.
486. Wilke, C. O. cowplot: Streamlined plot theme and plot annotations for 'ggplot2'. R package version 1.1.0, 2020 / C. O. Wilke // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=cowplot>
487. Wilson, D. E. Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference (3rd ed) / D. E. Wilson, M. D. A. Reeder // – Johns Hopkins University Press, 2005. – 142 p.
488. Wilting, A. Modelling the species distribution of flat-headed cats (*Prionailurus planiceps*), and endangered southeast-Asian small felid / A. Wilting, A. Cord, A. J. Hearn, D. Hesse, A. Mohamed, C. Traeholdt, S. M. Cheyne, S. Sunarto, M. Jayasilan, J. Ross, A. C. Shapiro, A. Sebastian, S. Dech, C. Breitenmoser, J. Sanderson, J. W. Duckworth, H. Hofer // *PLoS ONE*. – 2010. – V. 5. – P. 1-18.
489. Wood, S. N. Generalized Additive Models. An introduction with R. Second edition. / S. N. Wood // – Boca Raton: CRC Press, 2017. – 496 p. DOI: 10.1201/9781315370279
490. Worrell, R. European aspen (*Populus tremula* L): a review with particular reference to Scotland I. Distribution, ecology and genetic variation / R. Worrell // *Forestry*. – 1995. – V. 68. – №. 2. – P. 93-105. <https://doi.org/10.1093/FORESTRY/68.2.93>
491. Wynn-Grant, R. Risky business: Modeling mortality risk near the urban-wildland interface for a large carnivore / R. Wynn-Grant, J. R. Ginsberg, C. W. Lackey, E. J. Sterling, J. P. Beckmann // *Global Ecology and Conservation*. – 2018. – V. 16. – e00443. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00443>.
492. Xuezhi, W. Application of ecological-niche factor analysis in habitat assessment of giant pandas / W. Xuezhi, X. Weihua, O. Zhiyun, L. Jianguo, X. Yi, C. Youping, Z. Lianjun, H. Junzhong // *Acta Ecologica Sinica*. – 2008. – V. 28. – P. 821-828.
493. Yackulic, C. B. Presence-only modelling using MAXENT: when can we trust the inferences? / C. B. Yackulic, R. Chandler, E. F. Zipkin, J. A. Royle, J. D. Nichols, E. H. Campbell Grant, S. Veran // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2013. – V. 4. – P. 236-243.
494. Yamazaki, K. Myrmecophagy of Japanese black bears in the grasslands of the Ashio area, Nikko National Park, Japan / K. Yamazaki, C. Kozakai, S. Koike, H. Morimoto, Y. Goto, K. Furubayashi // *Ursus*. – 2012. – V. 23. – P. 52-64.

495. Yee, T. W. Generalized additive models in plant ecology / T. W. Yee, N. D. Mitchell // *Journal of Vegetation Science*. – 1991. – V. 2. – P. 587-602. <https://doi.org/10.2307/3236170>
496. Yiwen, Z. Novel methods to select environmental variables in MaxEnt: A casestudy using invasive crayfish / Z. Yiwen, L. B. Wei, D. C. J. Yeo // *Ecological Modelling*. – 2016. – V. 341. – P. 5-13. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.09.019>
497. Young, N. A MaxEnt model v3.3.3e tutorial (ArcGIS v10) / N. Young, L. Carter, P. Evangelista, C. Jarnevich // – Fort Collins, Colorado: Natural Resource Ecology Laboratory at Colorado State University and the National Institute of Invasive Species Science, 2011. – P. 1-30.
498. Zajec, P. The return of the brown bear to Switzerland – Suitable habitat distribution, corridors and potential conflicts / P. Zajec, F. Zimmermann, H. U. Roth, U. Breitenmoser // –KORA Bericht Nr. 28 e, 2005. – 31 p.
499. Zaniewski, A. E. Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns / A. E. Zaniewski, A. Lehmann, J. McC. Overton // *Ecological Modelling*. – 2002. – V. 157. – P. 261-280. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00199-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00199-0)
500. Zar, J. H. Biostatistical analysis. Third edition / J. H. Zar // – Upper Saddle River: Prentice-Hall, 1996. – 662 p.
501. Zarzo-Arias, A. Identifying potential areas of expansion for the endangered brown bear (*Ursus arctos*) population in the Cantabrian Mountains (NW Spain) / A. Zarzo-Arias, V. Penteriani, M. D. M. Delgado, P. Peón Torre, R. García-González, M. C. Mateo-Sánchez, P. V. García, F. Dalerum // *PLoS ONE*. – 2019. – V. 14. – №. 1. – e0209972. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209972>
502. Zarzo-Arias, A. Brown bear behaviour in human-modified landscapes: The case of the endangered Cantabrian population, NW Spain / A. Zarzo-Arias, M. d. M. Delgado, A. Ordiz, J. Díaz-García, D. Cañedo, M. A. González, C. Romo, P. Vázquez García, G. Bombieri, C. Bettega, L. F. Russo, P. Cabral, R. G. González, J. Martínez-Padilla, V. Penteriani // *Global Change and Conservation*. – 2018. – V. 16. – e00499. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00499>
503. Zhang, X. Y. MODIS Tasseled Cap Transformation and its Utility / X. Y. Zhang, C. B. Schaaf, M. A. Friedl, A. H. Strahler, F. Gao, J. C. F. Hodges // *Proceedings of IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS'02)*, Vol. 2. – Canada: Toronto, 2002. – P. 1063-1065. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2002.1025776>.
504. Zimmermann, N. E. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach / N. E. Zimmermann, F. Kienast // *Journal of Vegetation Science*. – 1999. – V. 10. – P. 469-482. <https://doi.org/10.2307/3237182>
505. Ziółkowska, E. Assessing differences in connectivity based on habitat versus movement models for brown bears in the Carpathians / E. Ziółkowska, K. Ostapowicz, V. C. Radeloff, T.

Kuemmerle, A. Sergiel, T. Zwijacz-Kozica, F. Zięba, W. Śmietana, N. Selva // *Landscape Ecology*. – 2016. – V. 31. – P. 1863-1882. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0368-8>

506. Zurell, D. A standard protocol for reporting species distribution models / D. Zurell, J. Franklin, C. König, P. J. Bouchet, C. F. Dormann, J. Elith, G. Fandos, X. Feng, G. Guillera-Arroita, A. Guisan, J. J. Lahoz-Monfort, P. J. Leitão, D. S. Park, A. T. Peterson, G. Rapacciuolo, D. R. Schmatz, B. Schröder, J. M. Serra-Diaz, W. Thuiller, K. L. Yates, N. E. Zimmermann, C. Merow // *Ecography*. – 2020. – V. 43. – P. 1261-1277. <https://doi.org/10.1111/ecog.04960>

507. Zuur, A. F. A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses / A. F. Zuur, E. N. Ieno // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2016. – V. 7. – P. 636-645. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12577>

508. Zuur, A. F. Mixed effects models and extensions in ecology with R / A. F. Zuur, E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, G. M. Smith // – New York: Springer, 2009. – 574 p.

509. Абражко, В. И. Режим почвенно-грунтовых вод еловых лесов Центрально-Лесного заповедника / В. И. Абражко, М. А. Абражко // *Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тез. докл. XI Всесоюз. полевого семинара-экскурсии по болотоведению*. – Ленинград. – 1991. – С. 68-70.

510. Барышников, Г. Ф. Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. I, вып. 5. Медвежьи (Carnivora, Ursidae) / Г. Ф. Барышников // – СПб: Наука, 2007. – 541 с.

511. Биатов, А. П. Опыт моделирования экологической ниши дикого кабана (*Sus scrofa* L.) на территории национального природного парка «Слобожанский» / А. П. Биатов, А. А. Пономарева // *Материалы III научно-методического семинара «ГИС и заповедные территории»*. – Харьков: типография «Мадрид». – 2016. – С. 12–20.

512. Борисенков, Е. П. Экстремальные природные явления в русских летописях XI–XVII вв. / Е. П. Борисенков, В. М. Пасецкий // – Ленинград: Гидрометеиздат, 1983. – 240 с.

513. Вайсфельд, М. А. Бурый медведь. Северо-восток европейской территории России / М. А. Вайсфельд // – В книге: Вайсфельд М. А., Честин И. Е. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. – М.: Наука. – 1993. – С. 38-48.

514. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР / отв. ред. В. Д. Александрова, Т. К. Юрковская. – Ленинград: Наука, 1989. – 64 с.

515. Гончарук, Н. Ю. Закономерности пространственного распределения почв Центрально-Лесного заповедника: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ. – 1995. – 26 с.

516. Данилов, П. И. Хищные звери Северо-Запада СССР / П. И. Данилов, О. С. Русаков, И. Л. Туманов // – Ленинград: изд-во «Наука», Ленинградское отд-ние, 1979. – 164 с.

517. Данилов, П. И. Северо-запад Европейской территории России / П. И. Данилов, И. Л. Туманов, О. С. Русаков // – В книге: Вайсфельд М. А., Честин И. Е. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. – М.: Наука. – 1993. – С. 21-34.
518. Длусский, Г. М. Муравьи рода *Формика* / Г. М. Длусский // – М.: Наука, 1967. – 236 с.
519. Дубинин, М. Ю. Вегетационные индексы. Перечень индексов и формул их определения. 2006. (Электронный ресурс). URL: <http://gis-lab.info/qa/vi.html>
520. Дудов, С. В. Моделирование распространения видов по данным рельефа и дистанционного зондирования на примере сосудистых растений нижнего горного пояса хр. Тукурингра (Зейский заповедник, Амурская область) / С. В. Дудов // Журнал общей биологии. – 2016. – Т. 77. – № 2. – С. 122-134.
521. Егоров, А. В. Разработка модели привлекательности местообитаний бурого медведя для Кроноцкого заповедника на основе экспертной оценки / А. В. Егоров, Дж. Пачковский, В. И. Мосолов // Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование. – Владивосток: Дальнаука. – 2006. – С. 116-124.
522. Желтухин, А. С. Оценка качества местообитаний животных на основе учетов следовой активности и дистанционной информации / А. С. Желтухин, Ю. Г. Пузаченко, Р. Б. Сандлерский // Сибирский экологический журнал. – 2009. – № 3. – С. 341-351.
523. Желтухин, А. С. Фотоловушки в мониторинге лесных млекопитающих и птиц / А. С. Желтухин, С. С. Огурцов // – Тверь: Полипресс, 2018 – 54 с.
524. Житенёв, В. С. Культ медведя в палеолите Европы. Дисс.... канд. истор. наук: 07.00.06 «археология». – М.: МГУ. – 2000. – 172 с.
525. Забровский, Е. П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород / Е. П. Забровский // – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 304 с.
526. Завацкий, Б. П. Средняя Сибирь / Б. П. Завацкий // – В книге: Вайсфельд М. А., Честин И. Е. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. – М.: Наука. – 1993. – С. 249-270.
527. Захаров, А. А. Адаптация семьи муравьев к условиям обитания / А. А. Захаров // Адаптация почвенных животных к условиям среды. – М.: Наука. – 1977. – С. 61-81.
528. Зрянин, В. А. Особенности луговых мирмекокомплексов на почвах с разным механическим составом / В. А. Зрянин // Зоологический журнал. – 1998. – Т. 77. – № 7. – С. 800-808.
529. Исаченко, А. Г. Ландшафты СССР / А. Г. Исаченко // – Л.: Изд-во Ленинигр. ун-та, 1985. – 320 с.

530. Каримов, А. Э. Использование земель и воздействие на природу Центрально-Лесного заповедника (конец XVI — начало XX вв.) / А. Э. Каримов, М. Б. Носова // В книге: Смирнова О. В., Шапошников Е. С. Сукцессионные процессы в лесах заповедников России и сохранение биологического разнообразия. – СПб: РБО. – 1999. – С. 299-310.

531. Ключевский В. О. Курс русской истории. Сочинения. Т. 1 / В. О. Ключевский // – М., 1956. – 428 с.

532. Козлов, Д. Н. Отображение пространственного варьирования свойств ландшафтного покрова на основе дистанционной информации и цифровой модели рельефа / Д. Н. Козлов, М. Ю. Пузаченко, М. В. Федяева, Ю. Г. Пузаченко // Известия РАН. Серия географическая. – 2008. – № 4. – С. 112-124.

533. Кораблев, П. Н. Добывание бурый медведь диких копытных в Центрально-Лесном заповеднике / П. Н. Кораблев, В. С. Пажетнов, С. И. Пажетнова // Экология, морфология и охрана медведей в СССР. Тезисы докладов. – М. – 1981. – С. 34-37.

534. Кренке, А. Н. Уточнение содержания тематических карт на основе данных дистанционного зондирования / А. Н. Кренке, М. Ю. Пузаченко, Ю. Г. Пузаченко // Известия РАН. Серия географическая. – 2011. – № 4. – С. 106-116.

535. Кудактин, А. Н. Бурый медведь. Кавказ / А. Н. Кудактин, И. Е. Честин // – В книге: Вайсфельд М. А., Честин И. Е. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. – М.: Наука. – 1993. – С. 136-170

536. Кураева, Е. Н. 1999. Типологическая структура и флористическое разнообразие сообществ / Е. Н. Кураева, Т. Ю. Минаева, Е. С. Шапошников // В книге: Смирнова О. В., Шапошников Е. С. Сукцессионные процессы в лесах заповедников России и сохранение биологического разнообразия. – СПб: РБО. – 1999. – С. 314-317.

537. Летопись Природы Центрально-Лесного заповедника с 1960 по 2021 гг. Архив Центрально-Лесного заповедника.

538. Лисовский, А. А. Исследование ареалов мелких млекопитающих юго-восточного Забайкалья методом моделирования экологической ниши / А. А. Лисовский, Е. В. Оболенская // Журнал общей биологии. – 2014. – Т. 75. – № 5. – С. 353-371.

539. Лисовский, А. А. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы / А. А. Лисовский, С. В. Дудов, Е. В. Оболенская // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81. – № 2. – С. 123-134. <https://doi.org/10.31857/S0044459620020037>

540. Лисовский, А. А. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 2. MaxEnt / А. А. Лисовский, С. В. Дудов // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81. – № 2. – С. 135-146. <https://doi.org/10.31857/S0044459620020049>

541. Лоскутов, А. В. Бурый медведь. Волжско-Камский край / А. В. Лоскутов, М. П. Павлов, С. В. Пучковский // – В книге: Вайсфельд М. А., Честин И. Е. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. – М.: Наука. – 1993. – С. 91-131.

542. Макарова, М. А. Обзор ресурсов открытых пространственных данных о растительном покрове Земли в сети Интернет / М. А. Макарова, Н. А. Владимирова // Ботанический журнал. – 2020. – Т. 105. – № 4. – С. 387-407.

543. Макунина, А. А. Физическая география СССР / А. А. Макунина // – М.: изд-во Моск. ун-та, 1985. – 256 с.

544. Малоземова, Л. А. К фауне и экологии муравьев Среднего Урала / Л. А. Малоземова, Л. Т. Карасева // Фауна и экология насекомых Урала и Европейского Севера. – 1977. – № 4. – С. 15-23.

545. Матюхина, Д. С. Оценка влияния параметров окружающей среды на распространение амурского тигра на Дальнем Востоке России с помощью метода пространственного моделирования / Д. С. Матюхина, Д. Д. Микелл, А. А. Мурзин, Д. Г. Пикунов, П. В. Фоменко, В. В. Арамилев, М. Н. Литвинов, Г. П. Салькина, И. В. Серёдкин, И. Г. Николаев, А. В. Костыря, В. В. Гапонов, В. Г. Юдин, Ю. М. Дунищенко, Е. Н. Смирнов, В. Г. Коркишко // Успехи наук о жизни. – 2014. – № 9. – С. 118-126.

546. Милов, Л. В. Великорусский пахарь и особенности российского исторического процесса / Л. В. Милов // – М., 1998. – 572 с.

547. Минаева, Т. Ю. Центрально-Лесной биосферный заповедник. Характеристика региона и природные условия территории заповедника / Т. Ю. Минаева, Е. С. Шапошников // В книге: Смирнова О. В., Шапошников Е. С. Сукцессионные процессы в лесах заповедников России и сохранение биологического разнообразия. – СПб: РБО. – 1999. – С. 296-299.

548. Миняев, Н. А. Флора Центрального-лесного государственного заповедника / Н. А. Миняев, Г. Ю. Конечная // – Ленинград: Ленинградское отд-ние «Наука», 1976. – 104 с.

549. Носова, М. Б. Центрально-Лесной заповедник: естественно и антропогенно-обусловленная динамика растительности в голоцене / М. Б. Носова // Бюллетень Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биологический. – 2008. – Т. 113. – Вып. 2. – С. 38-45.

550. Огурцов, С. С. Особенности питания и стаиального размещения бурого медведя (*Ursus arctos* L.) в летний период на территории Центрально-Лесного заповедника / С. С. Огурцов // Итоговая научно-образовательная конференция студентов Казанского государственного университета 2009 года: сборник статей Казан. гос. ун-т. – Казань: Казан. гос. ун-т. – 2009. – С. 15-17.

551. Огурцов, С. С. Количественные характеристики питания бурого медведя (*Ursus arctos* L.) растениями семейства Зонтичные (*Umbelliferae*) / С. С. Огурцов // Ученые записки Казанского ун-та. Серия Естественные науки. – 2015. – Т. 157. – Кн. 1. – С. 114-126.

552. Огурцов, С. С. Особенности питания бурого медведя орехами лещины на территории Центрально-Лесного заповедника / С. С. Огурцов // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2017. – Т. 26. – № 4. – С. 238-243.

553. Огурцов, С. С. Пищевой рацион бурого медведя (*Ursus arctos*) Центрально-Лесного заповедника по данным анализа экскрементов / С. С. Огурцов // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – №. 4. – С. 486-502. <https://doi.org/10.7868/S0044513418040104>

554. Огурцов, С. С. Моделирование пригодности местообитаний и распределения бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью метода максимальной энтропии / С. С. Огурцов // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2019. – Т. 4. – № 4. – С. 34-64. <https://doi.org/10.24189/ncr.2019.061>

555. Огурцов, С. С. Моделирование экологической ниши и пригодности местообитаний бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью метода факторного анализа GNESFA / С. С. Огурцов // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2020а. – Т. 5. – № 3. – С. 86-113. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.034>

556. Огурцов, С. С. Описание экологической ниши бурого медведя (*Ursus arctos*) на основе факторного анализа ENFA / С. С. Огурцов // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Выпуск 7. – М.: Тов. науч. изд. КМК. – 2020b. – С. 136-148.

557. Огурцов, С. С. Оценка плотности и численности популяционной группировки бурого медведя с помощью фотоловушек в Центрально-Лесном заповеднике / С. С. Огурцов // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2023. – Т. 8. – № 2. (в печати).

558. Огурцов, С. С. Результаты изучения популяции бурого медведя (*Ursus arctos*) на российской стороне Трехстороннего парка «Пасвик-Инари» по данным ДНК-анализа и фотоловушек / С. С. Огурцов, О. А. Макарова, Н. В. Поликарпова, А. Копатц, Х. Г. Эйкен, С. Б. Хаген // Труды Карельского научного центра РАН. – 2017. – № 9. – С. 58-72. <https://doi.org/10.17076/eco494>

559. Огурцов, С. С. Муравьи в питании бурого медведя (*Ursus arctos*) в Центрально-Лесном заповеднике / С. С. Огурцов, Е. Б. Федосеева // Муравьи и защита леса. Мат. XV Всерос. мирмекологического симпозиума. – Екатеринбург: УГЛТУ. – 2018. – С. 141-147.

560. Огурцов, С. С. Ягоды кустарничков в питании бурого медведя (*Ursus arctos*) южной тайги на примере Центрально-Лесного заповедника / С. С. Огурцов, Ю. С. Желтухина // Труды Карельского научного центра РАН. – 2020. – № 5. – С. 29-43. <https://doi.org/10.17076/eco1197>

561. Огурцов, С. С. Охота бурого медведя на лося в южной тайге: результаты многолетнего фотомониторинга / С. С. Огурцов, А. С. Желтухин // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. – 2023. (в печати).
562. Пажетнов, В. С. Бурый медведь / В. С. Пажетнов // – М.: Агропромиздат, 1990. – 215 с.
563. Пажетнов, В. С. Бурый медведь. Центр Европейской территории России / В. С. Пажетнов // – В книге: Вайсфельд М. А., Честин И. Е. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. – М.: Наука. – 1993. – С. 51-58.
564. Пажетнов, В. С. Значение верховых болот в жизни бурого медведя / В. С. Пажетнов, С. И. Пажетнова // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тезисы XI Всесоюзного полевого семинара-экскурсии по болотоведению. – Л. – 1991. – С. 121-124.
565. Пажетнова, С. И. Питание бурого медведя ягодой в Центрально-Лесном заповеднике / С. И. Пажетнова // В книге: Медведи СССР – состояние популяции. – Ржев: Ржевская тип. – 1991. – С. 200-205.
566. Пажетнова, С. И. Поведение бурого медведя при посещении посевов овса / С. И. Пажетнова, В. С. Пажетнов // В книге: Экология медведей. – Новосибирск: Наука. – 1987. – С. 146-152.
567. Петрова, С. Е. Зонтичные (*Umbelliferae*) Средней России: биоморфологический анализ / С. Е. Петрова // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 2015. – Т. 120. – Вып. 5. – С. 46-56.
568. План ведения заповедного дела (менеджмент-план) Центрально-Лесного биосферного государственного заповедника. Архив заповедника. – ЦЛБГЗ, 1998. – 209 с.
569. Пузаченко, Ю. Г. Геоморфологическая история развития территории Центрально-лесного заповедника / Ю. Г. Пузаченко, Д. Н. Козлов // Труды Центрально-Лесного заповедника. Вып. 4. – Тула: Гриф и К. – 2007. – С. 125-159.
570. Пузаченко, Ю. Г. Оценка качества местообитаний / Ю. Г. Пузаченко, А. С. Желтухин, Р. Б. Сандлерский // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Материалы конференции. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2009. – С. 81.
571. Пузаченко, Ю. Г. Анализ пространственно-временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) / Ю. Г. Пузаченко, А. С. Желтухин, Р. Б. Сандлерский // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71. – № 6. – С. 467-487.
572. Пузаченко, Ю. Г. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник. Научно-популярный очерк. Издание 2-е / Ю. Г. Пузаченко, А. С. Желтухин, Д. Н. Козлов, Н. П. Кораблев, М. В. Федяева, М. Ю. Пузаченко, Е. В. Сиунова // – Тверь: ООО «Печатня», 2016 – 80 с.

573. Пукинская, М. Ю. Атлас растений Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника / М. Ю. Пукинская // – М.: изд-во «Деловой мир», 2009. – 276 с.
574. Растительность европейской части СССР / ред. С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко // – Ленинград: Наука, 1980. – 429 с.
575. Рожнов, В. В. Моделирование распределения потенциальных местообитаний переднеазиатского леопарда (*Panthera pardus ciscaucasica*) на Северном Кавказе методом MaxEnt на основе данных спутникового мониторинга выпущенных в природу животных / В. В. Рожнов, Р. Х. Пшегусов, Х. А. Эрнандес-Бланко, М. Д. Чистополова, А. Б. Пхитиков, С. А. Трепет, Н. А. Дронова, С. В. Найденко, А. А. Ячменникова // Исследование Земли из космоса. – 2020. – № 2. – С. 35-55.
576. Рыков, А. М. Экология бурого медведя в Среднем Пинежье / А. М. Рыков // В книге: Экология медведей. – Новосибирск: Наука. – 1987. – С. 76-84.
577. Сандлерский, Р. Б. Термодинамические характеристики южно-таежных биогеоценозов на основе дистанционной информации (юг Валдайской возвышенности, Центрально-Лесной заповедник): диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук: 03.02.08 «экология»; ИПЭЭ РАН. – Москва. – 2013. – 269 с.
578. Семенищенков, Ю. А. Фитоценотическое разнообразие сероольховых лесов на юго-западе Нечерноземья России / Ю. А. Семенищенков // Растительность России. – 2014. – №. 25. – С. 71-88.
579. Семенов-Тянь-Шанский, О. И. Звери Мурманской области / О. И. Семенов-Тянь-Шанский // – Мурманск. – 1982. – С. 87-101.
580. Серёдкин, И. В. Основные типы межвидовых отношений бурого медведя *Ursus arctos* в Сихотэ-Алине / И. В. Серёдкин // Успехи наук о жизни. – 2010. – № 2. – С. 134-145.
581. Сидорчук, Н. В. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников / Н. В. Сидорчук, В. В. Рожнов // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 122 с.
582. Ситникова, Е. Ф. Некоторые аспекты морфологии и экологии медведя Центрально-Лесного заповедника / Е. Ф. Ситникова // Дипломная работа. Вятская гос. с/х академия. – Киров, 2000. – 94 с.
583. Слободян, А. А. Бурый медведь. Украина / А. А. Слободян // – В книге: Вайсфельд М. А., Честин И. Е. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. – М.: Наука. – 1993. – С. 91-135.

584. Соколов, Н. Н. Рельеф и четвертичных отложений Центрального лесного заповедника / Н. Н. Соколов // Ученые записки ЛГУ. Сер. географ. – 1949. – № 124. – Вып. 6. – С. 12-27.
585. Структура и продуктивность еловых лесов Южной Тайги / ред. В. Г. Карпов // – Л.: Наука, 1973. – 309 с.
586. Типсина, Н. Н. Исследование черники / Н. Н. Типсина, Н. Ю. Яковчик // Вестник КрасГАУ. – 2013. – № 11. – С. 283-285.
587. Тирронен, К. Ф. Новые данные о питании бурого медведя (*Ursus arctos* L.) Карелии и юга Кольского полуострова / К. Ф. Тирронен, Д. В. Панченко, Д. С. Кузнецова // Труды Карельского научного центра РАН. – 2016. – № 12. – С. 114-122.
588. Тупиков, А. И. Сравнительный анализ различных подходов к моделированию видового ареала в программе Maxent (на примере узорчатого полоза и степной гадюки) / А. И. Тупиков, П. А. Украинский // Науч. ведомости БелГУ. Сер. Естеств. науки. – 2016. – № 4. – С. 71-84.
589. Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов // – М.: Наука, 1983. – 197 с.
590. Чередниченко, О. В. Материковые луга в условиях заповедного режима (на примере южного лесничества Центрально-Лесного заповедника) / О. В. Чередниченко // Научный отчет. Архив Центрально-Лесного заповедника. – 2014. 16 с.
591. Чередниченко, О. В. Разнообразие травяной растительности Северного Лесничества ЦЛГПБЗ и прилегающих территорий / О. В. Чередниченко, В. П. Бородулина, В. В. Горик // Научный отчет. Архив Центрально-Лесного заповедника. – 2015. 22 с.
592. Чередниченко, О. В. Разнообразие травяной растительности западной части ЦЛГПБЗ и прилегающих территорий / О. В. Чередниченко, В. В. Горик, В. П. Бородулина // Научный отчет. Архив Центрально-Лесного заповедника. – 2016. 10 с.
593. Черепанов, А. С. Вегетационные индексы / А. С. Черепанов // Геоматика. – 2011. – № 2. – С. 98-102.
594. Шапошников, Е. С. Ассоциации еловых лесов Центрально-Лесного заповедника: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук – Л. – 1988. – 216 с.
595. Шихов, А. Н. Тематическое дешифрирование и интерпретация космических снимков среднего и высокого пространственного разрешения. Учебное пособие / А. Н. Шихов, А. П. Герасимов, А. И. Пономарчук, Е. С. Перминова // – Пермь: Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2020. – 191 с.
596. Шубин, Н. Г. Западная Сибирь / Н. Г. Шубин // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука. – 1993. – С. 206-212.

597. Эмке, А. И. Осташковский уезд Тверской губернии в охотничьем отношении (Грылевская и Давыдовская волости) / А. И. Эмке // Журнал «Наша охота». – 1908. – № 10. – С. 43-58.

598. Юдин, В. Г. Юг Дальнего Востока / В. Г. Юдин // – В книге: Вайсфельд М. А., Честин И. Е. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. – М.: Наука. – 1993. – С. 348-374.

599. Юргенсон, П. Б. Материалы по экологии и питанию бурого медведя / П. Б. Юргенсон // Труды Центрального Лесного государственного заповедника. Вып. II. – Смоленск: ЗОКНИИ. – 1937. – С. 367-389.

600. Юргенсон, И. А. Экологический обзор млекопитающих Центрально-Лесного государственного заповедника и его окрестностей. Итоги за 1931-1950 гг. / И. А. Юргенсон, П. Б. Юргенсон // Рукопись из архива ЦЛГПБЗ. – 1951. – 352 с.

## **ПРИЛОЖЕНИЕ**

Таблица 1П – Матрица попарной корреляции Спирмена для предикторных переменных, рассматриваемых в качестве кандидатов для построения моделей пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя в Центрально-Лесном заповеднике и его охранной зоне за период 2008–2021 гг.

	EVI	NDMI	GNDVI	GCVI	ARVI	Wetn.	Elev.	Slope	Aspect	Hillsh.	TRI	SolRad	CTI	Riv Dist	Bor Spr	Nem Spr	Sph For	Dec For	Young For	Rais Bog	Dry Mead	Flood Mead	Distr Land	Tree Cov
EVI	1																							
NDMI	0.60	1																						
GNDVI	0.95	0.53	1																					
GCVI	0.95	0.52	1.00	1																				
ARVI	0.98	0.62	0.86	0.87	1																			
Wetness	0.06	0.05	-0.09	-0.07	0.15	1																		
Elevation	0.11	0.06	0.01	0.02	0.19	0.22	1																	
Slope	0.01	0.02	-0.08	-0.08	0.07	0.14	0.17	1																
Aspect	0.01	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.05	1															
Hillshade	-0.05	-0.04	-0.05	-0.05	-0.04	0.01	-0.01	0.00	0.43	1														
TRI	-0.02	0.01	-0.09	-0.09	0.02	0.10	0.13	0.75	0.03	-0.01	1													
SolRad	0.09	0.08	0.09	0.08	0.10	0.00	0.20	-0.05	-0.01	-0.71	-0.03	1												
CTI	-0.09	-0.05	-0.11	-0.11	-0.06	0.10	0.18	0.26	0.02	0.00	0.27	0.03	1											
RivDist	-0.08	-0.04	0.03	0.02	-0.15	-0.12	0.05	-0.15	0.02	0.04	-0.10	0.01	0.03	1										
BorSpr	-0.49	-0.23	-0.54	-0.53	-0.42	0.02	0.12	0.15	0.04	0.11	0.13	-0.11	0.10	-0.09	1									
NemSpr	-0.10	0.33	-0.17	-0.18	-0.06	-0.22	-0.11	0.01	0.00	-0.03	0.02	0.01	-0.03	-0.07	0.03	1								
SphFor	-0.38	-0.30	-0.40	-0.40	-0.36	0.10	-0.07	0.02	0.02	0.02	0.02	-0.01	0.08	0.08	0.00	-0.05	1							
DecFor	0.49	0.34	0.37	0.38	0.55	0.55	0.28	0.12	0.01	-0.03	0.08	0.08	0.03	-0.16	-0.27	-0.19	-0.25	1						
YoungFor	0.30	0.10	0.28	0.28	0.29	-0.10	0.01	0.01	-0.02	-0.06	-0.02	0.04	-0.05	-0.01	-0.14	-0.08	-0.08	-0.06	1					
RaisBog	-0.14	-0.16	0.14	0.12	-0.32	-0.37	-0.35	-0.26	-0.04	-0.01	-0.19	-0.05	-0.11	0.34	-0.18	-0.14	-0.07	-0.35	-0.07	1				
DryMead	0.26	-0.20	0.26	0.27	0.23	-0.35	0.00	-0.02	-0.02	-0.02	-0.03	0.02	-0.03	-0.04	-0.13	-0.11	-0.10	-0.17	0.15	-0.08	1			
FloodMead	0.06	-0.08	0.06	0.06	0.06	-0.09	-0.10	0.01	-0.01	-0.02	0.01	-0.01	-0.06	-0.10	-0.05	-0.04	-0.03	-0.04	0.05	-0.03	0.07	1		
DistrLand	0.01	-0.10	0.02	0.03	-0.01	-0.11	0.00	0.00	0.00	-0.01	0.00	0.01	0.01	-0.01	-0.04	-0.03	-0.03	-0.07	0.01	-0.02	0.10	0.02	1	
TreeCov	0.23	0.44	0.05	0.06	0.34	0.41	0.30	0.15	0.03	0.01	0.11	0.05	0.08	-0.20	0.04	0.16	-0.14	0.50	-0.08	-0.52	-0.29	-0.10	-0.07	1

Таблица 2П – Видовой состав сосудистых растений и хвощей в питании бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021 гг.

Вид пищевого объекта	Поедаемая часть	Значимость в рационе
Семейство Осоковые – <i>Cyperaceae</i> Juss. 1. Пушица влагалищная – <i>Eriophorum vaginatum</i> L.	Побеги	+
Семейство Вахтовые – <i>Menyanthaceae</i> Dumort. 2. Вахта трехлистная – <i>Menyanthes trifoliata</i> L.	Листья	+
Семейство Ивовые – <i>Salicaceae</i> Mirb. 3. Осина – <i>Populus tremula</i> L.	Листья	+++
Семейство Березовые – <i>Betulaceae</i> S.F. Gray 4. Лещина обыкновенная – <i>Corylus avellana</i> L.	Плоды	+++
Семейство Лютиковые – <i>Ranunculaceae</i> Juss. 5. Купальница европейская – <i>Trollius europaeus</i> L.	Побеги	+
Семейство Розовые – <i>Rozaceae</i> Juss. 6. Яблоня домашняя – <i>Malus domestica</i> Borkh. 7. Рябина обыкновенная – <i>Sorbus aucuparia</i> L. 8. Малина обыкновенная – <i>Rubus idaeus</i> L. 9. Лабазник вязолистный – <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. 10. Шиповник майский – <i>Rosa majalis</i> J. Herrm. 11. Черемуха обыкновенная – <i>Padus avium</i> Mill. 12. Слива домашняя – <i>Prunus domestica</i> L. 13. Рябина черноплодная – <i>Aronia melanocarpa</i> (Michx.) Elliott	Плоды Плоды Плоды Побеги Плоды Плоды Плоды Плоды	+++ +++ ++ ++ + + + +
Семейство Водяниковые – <i>Empetraceae</i> S.F. Gray 14. Водяника черная – <i>Empetrum nigrum</i> L.	Плоды	++
Семейство Крушиновые – <i>Rhamnaceae</i> Juss. 15. Крушина ломкая – <i>Frangula alnus</i> Mill.	Плоды	++
Семейство Кипрейные – <i>Onagraceae</i> Juss. 16. Иван-чай узколистный – <i>Chamaenerion angustifolium</i> L.	Побеги	+
Семейство Сельдерейные, Зонтичные – <i>Aplaceae</i> Lindl. 17. Бутень ароматный – <i>Chaerophyllum aromaticum</i> L. 18. Сныть обыкновенная – <i>Aegopodium podagraria</i> L. 19. Дудник лесной – <i>Angelica sylvestris</i> L. 20. Борщевик сибирский – <i>Heracleum sibiricum</i> L.	Побеги Побеги Побеги Побеги	+++ +++ +++ ++
Семейство Вересковые – <i>Ericaceae</i> Juss. 21. Черника – <i>Vaccinium myrtillus</i> L. 22. Голубика – <i>Vaccinium uliginosum</i> L. 23. Брусника – <i>Vaccinium vitis-idea</i> L. 24. Клюква мелкоплодная – <i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr. 25. Клюква болотная – <i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	Плоды Плоды Плоды Плоды Плоды	+++ + ++ +++ +++
Семейство Жимолостные – <i>Caprifoliaceae</i> Juss. 26. Калина обыкновенная – <i>Viburnum opulus</i> L.	Плоды	++
Семейство Сложноцветные – <i>Asteraceae</i> : 27. Бодяк огородный – <i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop. 28. Скерда болотная – <i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	Побеги Побеги	+ +
Семейство Злаковые – <i>Poaceae</i> 29. Овес раскидистый – <i>Avena sativa</i> L.	Семена	+++
Семейство Хвощовые – <i>Equisetaceae</i> Michx. ex DC. 30. Хвощ лесной – <i>Equisetum sylvaticum</i> L.	Таллом	+

Примечание: +++ обычно поедаемый вид; ++ часто поедаемый вид; + редко поедаемый вид.

Таблица 3П – Видовой состав животных в питании бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранный зоны за период 2008–2021 гг.

Вид пищевого объекта	Поедаемая часть	Значимость в рационе
Муравьи ( <i>Formicidae</i> ) 1. Черный садовый муравей – <i>Lasius niger</i> Linnaeus, 1758 2. Желтый земляной муравей – <i>Lasius flavus</i> Fabricius, 1782 3. Обыкновенный тонкоголовый муравей – <i>Formica exsecta</i> Nyl., 1846 4. Луговой муравей – <i>Formica pratensis</i> Retz., 1783 5. Бурый лесной муравей – <i>Formica fusca</i> Linnaeus, 1758 6. Черноголовый муравей – <i>Formica uralensis</i> Ruzsky, 1895 7. <i>Formica forsslundi</i> Lohm., 1949 8. Малый тонкоголовый муравей <i>Formica pressilabris</i> Nyl., 1846 9. Рыжая мирмика – <i>Myrmica rubra</i> Linnaeus, 1758 10. Морщинистая мирмика – <i>Myrmica ruginodis</i> Nyl., 1846 11. Моховая мирмика – <i>Myrmica scabrinodis</i> Nyl., 1846 12. Красногрудый муравей-древоточец <i>Camponotus herculeanus</i> Linnaeus, 1758	Яйца, куколки, имаго	+++ ++ + +++ ++ ++ + + ++ + + ++
Семейство общественные осы ( <i>Vespidae</i> ) 13. Оса обыкновенная – <i>Vespula vulgaris</i> Linnaeus, 1758 14. Оса саксонская – <i>Dolichovespula saxonica</i> Fabricius, 1793 15. Оса норвежская – <i>Dolichovespula norvegica</i> Fabricius, 1781 16. Оса лесная – <i>Dolichovespula sylvestris</i> Scopoli, 1763 17. Шершень обыкновенный – <i>Vespa crabro</i> Linnaeus, 1758	Яйца, куколки, имаго	+++ + + + +
Семейство пчелиные ( <i>Apidae</i> ) 18. Шмель – <i>Bombus</i> sp. 19. Пчела домашняя – <i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	Куколки, имаго, мед	+ +
Млекопитающие (Mammalia) Отряд Грызуны (Rodentia) 20. Мышевидные грызуны 21. Бобр обыкновенный – <i>Castor fiber</i> Linnaeus, 1758 Отряд парнокопытные (Artiodactyla) 22. Лось европейский – <i>Alces alces</i> Linnaeus, 1758 23. Кабан европейский – <i>Sus scrofa</i> Linnaeus, 1758		+ +++ ++
Птицы (Aves)	Яйца, птенцы, слетки	+

Примечание: +++ обычно поедаемый вид; ++ часто поедаемый вид; + редко поедаемый вид.

Таблица 4П – Сезонная характеристика пищевого рациона бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021 гг. на основе анализа экскрементов (n = 758). Для каждого сезона указан размер выборки экскрементов (n) и границы (декада/месяц).

Сезон (декада/месяц)	Ранняя весна (n=23) (3/3 – 3/4)			Поздняя весна (n=116) (1/5 – 3/5)			Раннее лето (n = 52) (1/6 – 3/6)			Позднее лето (n = 110) (1/7 – 1/8)			Ранняя осень (n = 326) (2/8 – 3/9)			Поздняя осень (n = 131) (1/10 – 1/11)		
	FO	IRI	EDEC	FO	IRI	EDEC	FO	IRI	EDEC	FO	IRI	EDEC	FO	IRI	EDEC	FO	IRI	EDEC
Пищевой объект																		
Вегетативные* части растений	47.83	2583.65	2.40	87.93	13221.68	25.89	100.00	14406.07	46.52	29.09	1074.51	5.99	16.26	259.47	1.26	46.56	2759.40	7.86
- Пушица	43.48	1994.33	1.89	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
- Хвощи	0	0	0	3.45	9.86	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
- Травы	8.70	92.63	0.51	70.69	8165.19	19.16	100.00	14406.07	46.52	29.09	1074.51	5.99	16.26	259.47	1.26	46.56	2759.40	7.86
- Листья осины	0	0	0	23.28	911.04	6.65	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ягоды	47.83	2542.06	6.72	13.79	224.26	5.23	0	0	0	71.82	7899.51	60.34	26.99	897.74	9.55	16.03	348.85	8.93
- Черника	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70.91	7658.85	59.02	15.64	297.99	5.41	0	0	0
- Клюква	47.83	2542.06	6.72	13.79	224.26	5.23	0.00	0.00	0.00	1.82	2.34	0.13	12.88	163.54	2.90	14.50	278.61	7.69
- Брусника	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.82	2.92	0.42	5.21	21.76	0.67	1.53	3.90	1.24
- Голубика	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.31	0.09	0.06	0	0	0
- Водяника	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.91	1.27	0.76	2.15	4.56	0.49	0	0	0
Фрукты	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.18	88.06	8.19	52.15	3535.51	33.96	74.81	8082.58	78.80
- Малина	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.55	28.97	5.27	0.61	0.59	0.52	0	0	0
- Крушина	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.91	0.56	0.13	3.99	12.28	1.41	0	0	0
- Рябина	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.28	77.85	6.69	7.63	73.82	9.83
- Яблоки	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.73	10.28	2.79	46.32	2677.61	24.49	64.89	6000.80	58.03
- Калина	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.23	1.08	0.32	6.11	51.63	10.94
Орехи	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11.04	168.17	31.71	0	0	0
- Лещина	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11.04	168.17	31.71	0	0	0
Искусственная подкормка	13.04	256.62	10.00	0	0	0	0	0	0	4.55	17.61	1.47	27.91	966.21	15.67	5.34	34.89	3.75
- Овес	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.55	17.61	1.47	27.91	966.21	15.67	5.34	34.89	3.75
- Кукуруза	13.04	256.62	10.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Насекомые	8.70	54.82	1.05	2.59	6.16	1.19	65.38	3096.00	50.78	24.55	499.14	13.87	15.64	191.98	5.83	1.53	1.97	0.67
- Муравьи	8.70	52.93	0.88	1.72	2.91	1.07	65.38	3096.00	50.78	23.64	466.00	13.74	1.23	1.32	0.64	0	0	0
- Осы	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.91	0.56	0.13	13.80	148.78	5.07	1.53	1.97	0.67
Млекопитающие	43.48	2533.08	79.83	14.66	282.84	67.39	3.85	9.01	2.70	3.64	12.49	9.96	1.84	2.35	1.27	0	0	0
- Лось	30.43	1253.78	56.87	14.66	282.84	67.39	3.85	9.01	2.70	1.82	3.99	8.95	1.53	1.68	1.18	0	0	0
- Кабан	13.04	222.59	22.96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание: FO – Частота встречаемости (Frequency of Occurrence, %); IRI – Индекс относительной важности (Index of Relative Importance); EDEC – Показатель энергетического пищевого содержания (Estimated Dietary Energetic Content, %). \*- за исключением пушицы, у которой поедаются генеративные побеги.

Таблица 5П – Сезонная характеристика пищевого рациона бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021 гг. на основе анализа экскрементов (n = 758). Для каждого сезона указан размер выборки экскрементов (n).

Сезон	Весна (n = 139)						Лето (n = 162)						Осень (n = 457)						
	Пищевой объект	n	FO	FV	IRI	EDC	EDEC	n	FO	FV	IRI	EDC	EDEC	n	FO	FV	IRI	EDC	EDEC
Вегетативные* части растений	113	81.29	74.53	10794	29.94	16.38	84	51.85	40.83	3748.31	22.32	15.05	114	24.95	13.03	686.95	5.56	2.61	
- Пушица	10	7.19	3.48	62.11	1.40	0.76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
- Хвощи	4	2.88	0.22	6.56	0.05	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
- Травы	84	60.43	52.83	5809	21.22	11.61	84	51.85	40.83	3748.31	22.32	15.05	114	24.95	13.03	686.95	5.56	2.61	
- Листья осины	27	19.42	18.01	620.12	7.23	3.96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ягоды	27	19.42	9.17	448.40	7.65	5.83	79	48.77	43.91	3584.27	49.86	46.84	109	23.85	16.24	718.19	14.38	9.42	
- Черника	0	0	0	0	0	0	78	48.15	42.95	3474.74	48.77	45.82	51	11.16	7.42	155.20	6.57	4.30	
- Клюква	27	19.42	9.17	448.40	7.65	5.83	2	1.23	0.09	1.04	0.11	0.10	61	13.35	6.70	193.08	5.94	3.89	
- Брусника	0	0	0	0	0	0	2	1.23	0.31	1.31	0.35	0.33	19	4.16	1.36	15.72	1.21	0.79	
- Голубика	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.22	0.09	0.05	0.08	0.05	
- Водяника	0	0	0	0	0	0	1	0.62	0.56	0.57	0.63	0.59	7	1.53	0.67	2.39	0.59	0.39	
Фрукты	0	0	0	0	0	0	9	5.56	3.80	39.84	5.91	6.36	268	58.64	44.43	4605.3	42.84	43.18	
- Малина	0	0	0	0	0	0	5	3.09	2.38	13.12	4.35	4.09	2	0.44	0.44	0.30	0.63	0.41	
- Крушина	0	0	0	0	0	0	1	0.62	0.03	0.25	0.07	0.10	13	2.84	0.63	6.49	1.11	1.12	
- Рябина	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37	8.10	4.75	76.55	7.24	7.34	
- Яблоки	0	0	0	0	0	0	3	1.85	1.39	4.66	1.49	2.17	236	51.64	37.05	3463.7	30.98	31.39	
- Калина	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	2.63	1.40	7.67	2.47	2.50	
Орехи	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	36	7.88	6.51	87.33	16.85	25.19	
- Лещина	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	36	7.88	6.51	87.33	16.85	25.19	
Искусственная подкормка	3	2.16	2.03	7.72	3.70	4.05	5	3.09	0.68	7.88	0.84	1.14	98	21.44	14.53	578.93	14.05	13.22	
- Овес	0	0	0	0	0	0	5	3.09	0.68	7.88	0.84	1.14	98	21.44	14.53	578.93	14.05	13.22	
- Кукуруза	3	2.16	2.03	7.72	3.70	4.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Насекомые	5	3.60	0.58	11.36	0.99	1.14	61	37.65	6.73	1113.70	15.57	22.12	53	11.60	2.67	109.17	4.82	4.77	
- Муравьи	4	2.88	0.51	7.39	0.86	0.99	60	37.04	6.70	1080.43	15.50	22.02	4	0.88	0.29	0.70	0.52	0.51	
- Осы	0	0	0	0	0	0	1	0.62	0.03	0.25	0.07	0.10	47	10.28	2.33	85.46	4.20	4.16	
Млекопитающие	27	19.42	12.43	511.74	57.60	72.42	6	3.70	0.83	11.41	5.39	8.34	6	1.31	0.19	1.25	0.94	1.01	
- Лось	24	17.27	10.83	400.65	50.21	63.13	4	2.47	0.77	5.61	4.87	7.55	5	1.09	0.18	0.89	0.86	0.93	
- Кабан	3	2.16	1.59	6.78	7.39	9.29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание: FO – Частота встречаемости (Frequency of Occurrence, %); IRI – Индекс относительной важности (Index of Relative Importance); EDEC – Показатель энергетического пищевого содержания (Estimated Dietary Energetic Content, %). \*- за исключением пушицы, у которой поедаются генеративные побеги.

Таблица 6П – Параметры обобщенных линейных моделей с сезонами, типом территории и их взаимодействием в качестве независимых переменных и показателем FV (%) в качестве переменной отклика для основных пищевых ресурсов бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны за период 2008–2021 гг. на основе анализа экскрементов (n = 758). Указаны коэффициенты модели ( $\beta$ ), стандартные ошибки (SE), статистика Уолда (t) и соответствующий уровень значимости (p).

	$\beta$	SE	t	p
Пушица				
Интерсепт	-24.60	915.00	-0.03	0.98
Сезон (ранняя весна)	23.00	915.00	0.03	0.98
Сезон (поздняя весна)	0.00	1760.00	0.00	1
Сезон (ранее лето)	0.03	2430.00	0.00	1
Сезон (позднее лето)	-0.11	1800.00	0.00	1
Сезон (поздняя осень)	0.00	1690.00	0.00	1
Тип территории (заповедник)	0.29	0.12	2.40	< 0.05
Травянистые растения (травы)				
Интерсепт	-2.64	0.18	-14.51	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-0.26	0.75	-0.35	0.73
Сезон (поздняя весна)	2.56	0.20	12.56	< 0.05
Сезон (ранее лето)	3.37	0.23	14.58	< 0.05
Сезон (позднее лето)	0.96	0.26	3.70	< 0.05
Сезон (поздняя осень)	1.48	0.22	6.63	< 0.05
Тип территории (заповедник)	0.13	0.14	0.97	0.34
Листья осины				
Интерсепт	-21.40	599.00	-0.04	0.97
Сезон (ранняя весна)	0.05	2300.00	0.00	1
Сезон (поздняя весна)	20.10	599.00	0.03	0.97
Сезон (ранее лето)	-0.04	1590.00	0.00	1
Сезон (позднее лето)	0.13	1180.00	0.00	0.99
Сезон (поздняя осень)	0.01	1110.00	0.00	1
Тип территории (заповедник)	-0.33	0.17	-1.93	0.06
Черника				
Интерсепт	-2.39	0.14	-17.52	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-18.38	2399.90	-0.01	0.99
Сезон (поздняя весна)	-18.30	1069.03	-0.02	0.99
Сезон (ранее лето)	-18.22	1598.61	-0.01	0.99
Сезон (позднее лето)	1.99	0.15	12.90	< 0.05
Сезон (поздняя осень)	-18.30	1005.92	-0.02	0.98
Тип территории (заповедник)	0.56	0.15	3.60	< 0.05
Клюква				
Интерсепт	-3.19	0.22	-14.36	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	1.51	0.37	4.08	< 0.05
Сезон (поздняя весна)	0.02	0.35	0.04	0.96
Сезон (ранее лето)	-15.52	667.52	-0.02	0.98

Сезон (позднее лето)	-4.09	2.02	-2.02	< 0.05
Сезон (поздняя осень)	0.51	0.29	1.76	0.08
Тип территории (заповедник)	0.86	0.24	3.59	< 0.05
Брусника				
Интерсепт	-5.34	0.44	-12.18	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-17.36	2868.37	-0.01	0.99
Сезон (поздняя весна)	-17.10	1270.44	-0.01	0.99
Сезон (ранее лето)	-16.83	1899.33	-0.01	0.99
Сезон (позднее лето)	-1.66	0.77	-2.15	< 0.05
Сезон (поздняя осень)	0.11	0.44	0.25	0.80
Тип территории (заповедник)	1.88	0.48	3.95	< 0.05
Крушина				
Интерсепт	-5.14	0.35	-14.77	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-17.90	3690.33	-0.01	1.00
Сезон (поздняя весна)	-17.76	1642.64	-0.01	0.99
Сезон (ранее лето)	-17.62	2457.86	-0.01	0.99
Сезон (позднее лето)	-3.35	1.76	-1.90	0.06
Сезон (поздняя осень)	-17.77	1545.68	-0.01	0.99
Тип территории (заповедник)	0.99	0.46	2.13	< 0.05
Рябина				
Интерсепт	-3.50	0.23	-14.93	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-18.65	3696.36	-0.01	1.00
Сезон (поздняя весна)	-18.48	1645.05	-0.01	0.99
Сезон (ранее лето)	-18.32	2462.77	-0.01	0.99
Сезон (позднее лето)	-18.88	1699.73	-0.01	0.99
Сезон (поздняя осень)	-0.11	0.31	-0.34	0.73
Тип территории (заповедник)	1.14	0.28	4.02	< 0.05
Яблоки				
Интерсепт	-0.73	0.08	-9.34	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-18.47	1561.23	-0.01	0.99
Сезон (поздняя весна)	-18.55	696.17	-0.03	0.98
Сезон (ранее лето)	-18.62	1042.33	-0.02	0.99
Сезон (позднее лето)	-2.73	0.50	-5.49	< 0.05
Сезон (поздняя осень)	0.54	0.12	4.52	< 0.05
Тип территории (заповедник)	-0.63	0.13	-4.72	< 0.05
Калина				
Интерсепт	-6.31	0.62	-10.19	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-16.34	4631.15	0.00	1.00
Сезон (поздняя весна)	-16.29	2062.35	-0.01	0.99
Сезон (ранее лето)	-16.25	3081.18	-0.01	1.00
Сезон (позднее лето)	-16.42	2118.40	-0.01	0.99
Сезон (поздняя осень)	3.07	0.63	4.85	< 0.05
Тип территории (заповедник)	0.33	0.39	0.85	0.40
Орехи лещины				
Интерсепт	-2.34	0.14	-16.48	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-19.16	3658.55	-0.01	1.00
Сезон (поздняя весна)	-19.16	1629.09	-0.01	0.99

Сезон (ранее лето)	-19.15	2433.19	-0.01	0.99
Сезон (позднее лето)	-19.18	1672.94	-0.01	0.99
Сезон (поздняя осень)	-19.16	1532.99	-0.01	0.99
Тип территории (заповедник)	0.05	0.24	0.20	0.84
Искусственная подкормка				
Интерсепт	-1.41	0.12	-12.10	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-0.18	0.49	-0.36	0.72
Сезон (поздняя весна)	-17.74	744.55	-0.02	0.98
Сезон (ранее лето)	-17.87	1119.32	-0.02	0.99
Сезон (позднее лето)	-2.41	0.77	-3.12	< 0.05
Сезон (поздняя осень)	-1.80	0.42	-4.29	< 0.05
Тип территории (заповедник)	-1.41	0.32	-4.47	< 0.05
Муравьи				
Интерсепт	-5.29	0.51	-10.30	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	1.09	1.27	0.86	0.39
Сезон (поздняя весна)	-0.05	1.00	-0.05	0.96
Сезон (ранее лето)	3.25	0.57	5.74	< 0.05
Сезон (позднее лето)	2.79	0.59	4.75	< 0.05
Сезон (поздняя осень)	-15.96	1407.30	-0.01	0.99
Тип территории (заповедник)	-0.82	0.40	-2.06	0.05
Общественные осы				
Интерсепт	-3.80	0.21	-18.00	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	-18.19	2665.37	-0.01	0.99
Сезон (поздняя весна)	-18.06	1186.65	-0.02	0.99
Сезон (ранее лето)	-17.93	1775.28	-0.01	0.99
Сезон (позднее лето)	-4.62	2.07	-2.23	< 0.05
Сезон (поздняя осень)	-2.53	0.79	-3.19	< 0.05
Тип территории (заповедник)	0.91	0.28	3.20	< 0.05
Лось				
Интерсепт	-6.56	0.98	-6.69	< 0.05
Сезон (ранняя весна)	5.80	1.01	5.71	< 0.05
Сезон (поздняя весна)	4.20	1.00	4.19	< 0.05
Сезон (ранее лето)	0.55	1.96	0.28	0.78
Сезон (позднее лето)	3.15	1.12	2.81	< 0.05
Сезон (поздняя осень)	-13.91	982.56	-0.01	0.99
Тип территории (заповедник)	1.24	1.24	1.00	0.32
Сезон + тип территории (ранняя весна + заповедник)	-2.82	1.38	-2.05	< 0.05
Сезон + тип территории (поздняя весна + заповедник)	-1.55	1.30	-1.19	0.23
Сезон + тип территории (раннее лето + заповедник)	-15.70	2747.33	-0.01	0.99
Сезон + тип территории (позднее лето + заповедник)	-4.09	1.94	-2.11	< 0.05
Сезон + тип территории (поздняя осень + заповедник)	-1.24	1676.44	0.00	0.99



Рисунок 1П – Экскременты бурого медведя в пластиковых пакетах Ziplock.

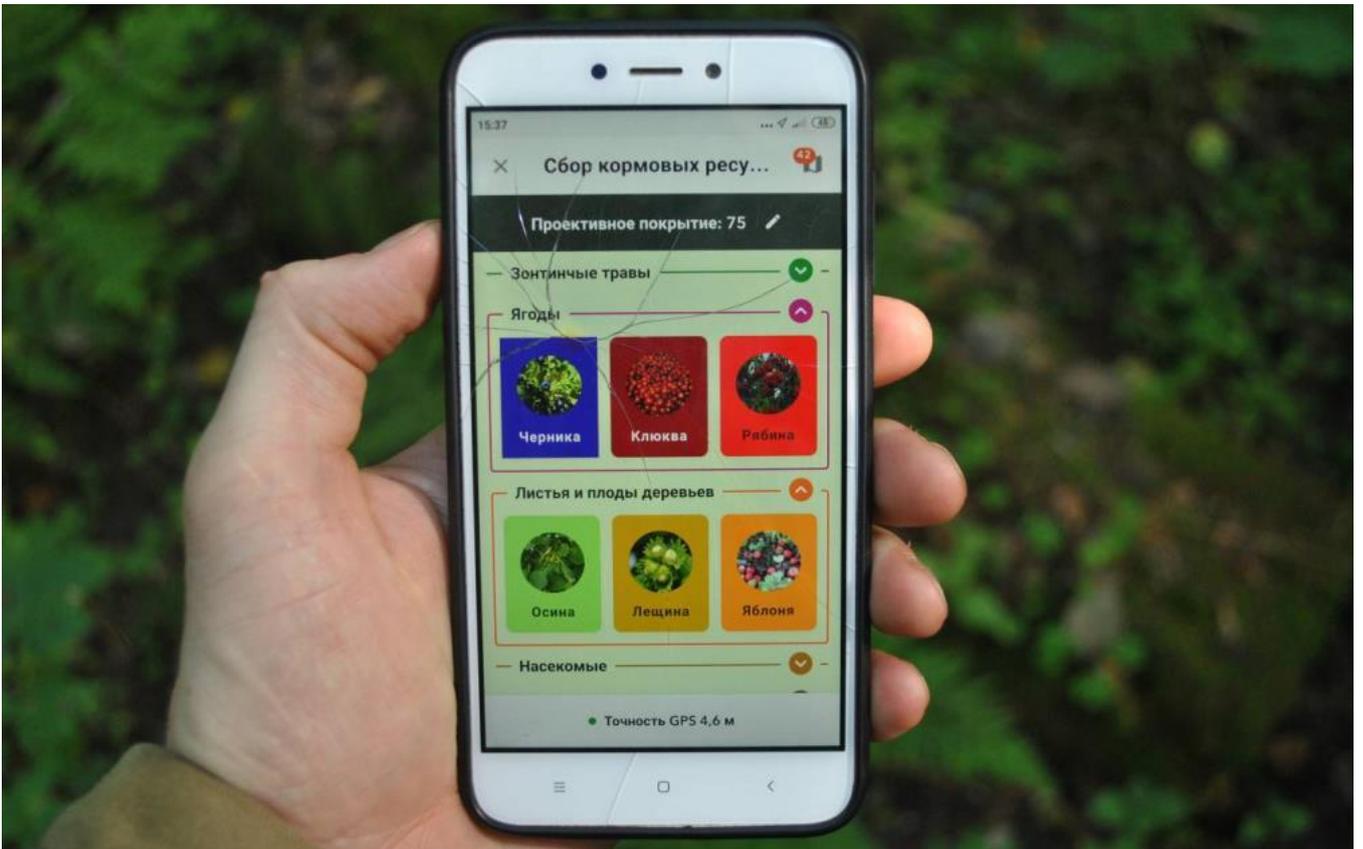


Рисунок 2П – Специально разработанная форма сбора полевых геоданных о распространении пищевых ресурсов бурого медведя в приложении ArcGIS QuickCapture.

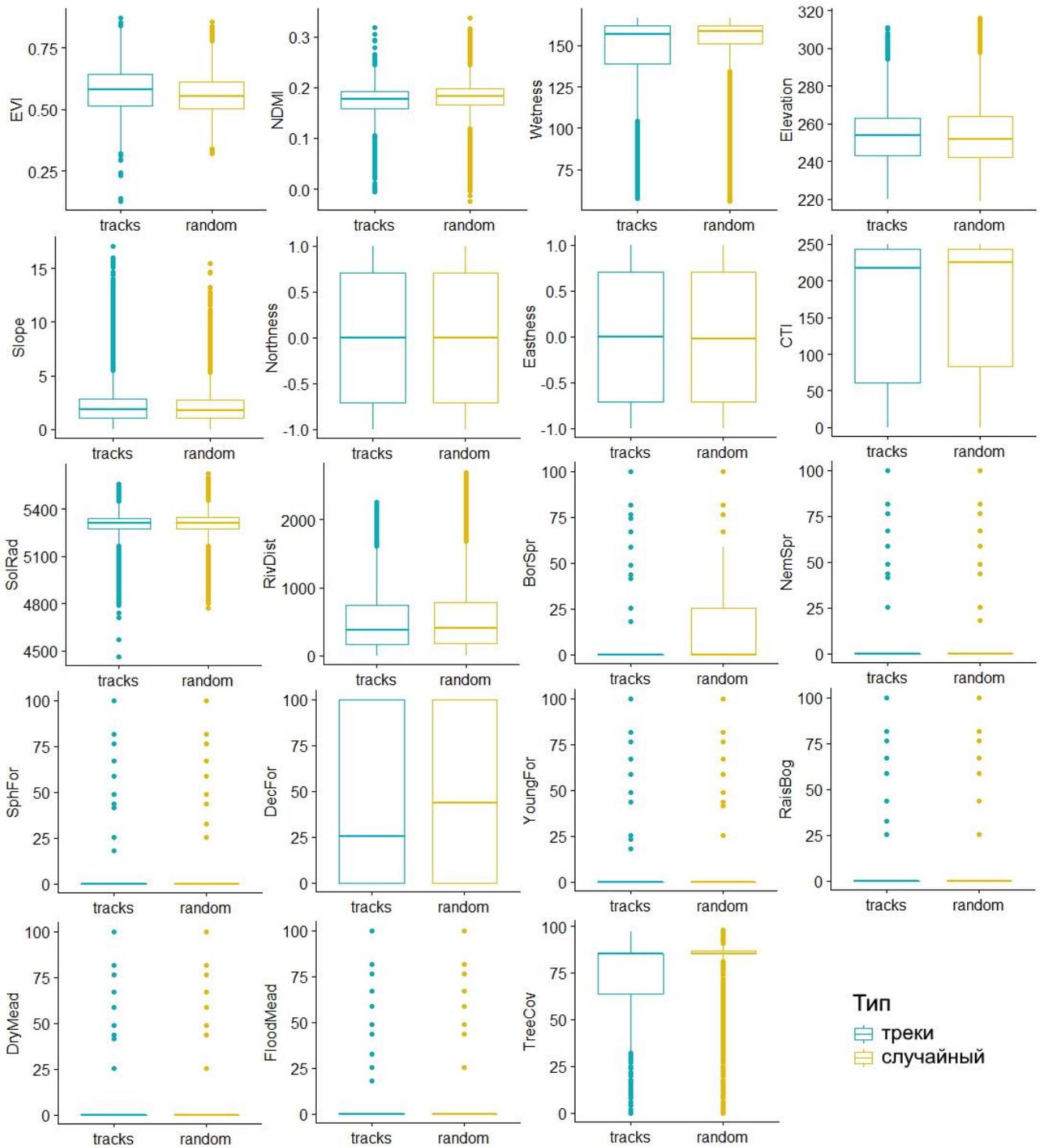


Рисунок 3П – Боксплоты («ящики с усами») для всех переменных окружающей среды для двух наборов данных: маршрутных учетов («треки») и случайного набора точек («случайный»). Жирной горизонтальной линией обозначена медиана, сам ящик отражает межквартильный размах (1 и 3 квартиль); концы усов – края статистически значимой выборки, точки – выбросы.



Рисунок 4П – Квадрокоптер DJI Phantom 3 Pro, пульт управления и планшет.



Рисунок 5П – Бурый медведь питается кукурузой на подкормочной площадке для кабанов в охранной зоне Центрально-Лесного заповедника. Снимок фотоловушки 08.04.2017.



Рисунок 6П – Жизненные стадии муравьев различных видов, представляющие пищевой интерес для бурого медведя. *A* – личинки (на примере *L. niger*); *B* – личинки (на примере *M. ruginodis*); *C* – куколки (на примере *L. niger*).



Рисунок 7П – Разоренное бурым медведем гнездо общественных ос *Vespa vulgaris* в полости поваленного ствола дерева. Снимок 30.08.2012.



Рисунок 8П – Охота медведя за беременной лосихой в начале весны. Снимок фотоловушки 07.04.2017.



Рисунок 9П – Преследование медведем лосихи с лосятами весной. Снимок фотоловушки 07.05.2021.



Рисунок 10П – Упитанность бурого медведя в самом начале нажировочного периода на территории Центрально-Лесного заповедника. Снимок фотоловушки 16.08.2014.