

*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**

1.5.15 – экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении  
«Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник»

**Научный руководитель:**

**Петросян Варос Гарегинович**

доктор биологических наук, заведующий кабинетом биоинформатики и моделирования биологических процессов, ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН)

**Официальные оппоненты:**

**Пузаченко Андрей Юрьевич**

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биогеографии ФГБУН Институт географии РАН (ИГ РАН)

**Тирронен Константин Феликсович**

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории зоологии ФГБУН Институт биологии Карельского научного центра РАН (ИБ КарНЦ РАН)

**Ведущая организация:**

ФГБУН Дагестанский Федеральный Исследовательский Центр РАН (ДФИЦ РАН), г. Махачкала

Защита состоится «\_\_»\_\_\_\_\_2023 года в \_\_ час. \_\_ мин. на заседании диссертационного совета 24.1.109.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел./факс: +7(495)952-35-84, e-mail: [admin@sevin.ru](mailto:admin@sevin.ru)

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: [www.sev-in.ru](http://www.sev-in.ru) и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу [vak.minobrnauki.gov.ru](http://vak.minobrnauki.gov.ru)

Автореферат разослан «\_\_»\_\_\_\_\_2023 г.

Ученый секретарь, к.б.н.

Елена Александровна Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** В последние годы прогнозное моделирование, основанное на оценке пригодности местообитаний, становится все более важным инструментом для решения ряда проблем в экологии, биогеографии, эволюционной биологии и охране Дикой Природы (Peterson et al., 2011; Guisan et al., 2017). Создание адекватных моделей для предсказания распределения видов по территории – одно из наиболее значимых условий организации успешной программы по их сохранению (Hirzel & Le Lay, 2008; Ghoddousi, 2010).

Анализ взаимоотношений между видом и окружающей средой всегда был центральным вопросом экологии, а количественная оценка таких взаимоотношений представляет собой основу прогнозного биогеографического и экологического моделирования (Guisan & Zimmermann, 2000). 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). Поскольку многие важные экологические параметры, характеризующие особенности взаимодействия вида со средой, не являются непосредственно наблюдаемыми величинами, возникает необходимость создания комплекса сопряженных методов их оценки. Предпочтение местообитаний практически во всех случаях основано на выборе видом определенных ресурсов (пищевых, защитных, репродуктивных), необходимых ему для нормальной жизнедеятельности (Boyce & McDonald, 1999; Franklin, 2010). По этой причине точные и надежные модели пригодности местообитаний должны быть созданы с применением фактических данных об использовании 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 эффективно определен через функцию выбора ресурсов (resource selection function, RSF; Manly et al., 2002).

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 (Медведи..., 1993; Пажетнов, 1993). Несмотря на это, комплексных исследований экологии бурого медведя в России с использованием современных методов моделирования все еще 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 естественных и малонарушенных условиях, так и в условиях антропогенно-трансформированных ландшафтов.

Выявление местообитаний, важных для медведей в пространственном и временном контексте, является важным шагом в разработке стратегии сохранения вида (Milakovic et al., 2012). Модели пригодности местообитаний и карты, построенные на их основе, являются необходимым элементом для разработки долгосрочных стратегий и программ сохранения Дикой Природы и грамотного использования ее ресурсов (Nielsen et al., 2003).

Для исследования выбран район в подзоне южнотаёжных лесов, где расположены малонарушенные территории (Центрально-Лесной заповедник), а

также ландшафты, трансформированные в прошлом человеческой деятельностью. На сегодняшний день они постепенно возвращаются к своему прежнему облику и проходят через длительный ряд сукцессионных стадий. Бурый медведь является здесь широко-распространенным видом с высокой современной плотностью населения. 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 высокой плотности. Это сможет предоставить ценные данные о его экологии, которые не только позволят принимать управленческие решения, но и ускорят создание программы по сохранению популяций бурого медведя в России.

**Цель работы** – разработать общую и сезонные модели 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 (ОЗ).

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 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. Впервые применяется функция выбора ресурсов с теоретическим обоснованием выбранного подхода. Впервые предложен новый тип такой функции – функция реального выбора ресурсов, учитывающая прямые ресурсные переменные и данные об использовании видом местообитаний. Разработан оригинальный комплексный подход создания моделей такой функции на основе синтеза подхода Энглера-Хенгла и метода максимальной энтропии (MaxEnt) с учетом пространственных сэмпинг-дизайнов (особенностей полевого сбора данных) и пространственной автокорреляции данных на трех уровнях (предикторов, точек встреч и остатков модели). Впервые построен комплекс взаимосвязанных моделей, позволяющий оценить энергетическую значимость местообитаний. 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. Созданный и апробированный подход пространственно-временного моделирования позволяет начать работы по его внедрению в различные области охраны Дикой Природы и отрасли управления природными ресурсами, в первую очередь лесозаготовительные проекты, планирование дорожной сети, строительство объектов инфраструктуры (часто туристической отрасли), проектирование новых ООПТ и др. Результаты нашей работы важны для сохранения бурого медведя на территории нашей страны и наряду с другими мероприятиями позволят не допустить его исчезновения, как в свое время произошло во многих других частях мирового ареала.

**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.

**Апробация работы.** Материалы диссертационной работы были представлены на 20 международных и всероссийских конференциях: 3-я Международная конференция «Биология: от молекулы до биосферы» (Харьков, Украина, 2008); VIII Всероссийская конференция по медведям «Медведи; Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком» (Бубоницы, 2011); Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (X Съезд Териологического общества при РАН) (Москва, 2016); Всероссийская научно-практическая конференция «Научные исследования в заповедниках и национальных парках России» (Петрозаводск, 2016); Международный научно-практический семинар «Современные технологии в деятельности ООПТ. ГИС Нарочь» (Нарочь, Белоруссия, 2016); Научная конференция «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных»

(Пенза, 2016); 3-я практическая конференция сообщества природоохранных ГИС в России «Использование ГИС и данных ДЗЗ для охраны природы» (Санкт-Петербург, 2017); 26th International conference on Bear Research and Management (Ljubljana, Slovenia, 2018); Научная конференция «Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии» (Ростов-на-Дону, 2019); Чтения памяти Ю.Г. Пузаченко «Устойчивость и эволюция» (Москва, 2021); Всероссийская научная конференция «Научные основы устойчивого управления лесами, посвященная 30-летию ЦЭПЛ РАН» (Москва, 2022) и другие.

**Личный вклад автора.** 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.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 27 печатных работ, в том числе 7 статей в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

**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, 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., проф. Юрия Георгиевича Пузаченко (ИПЭЭ РАН) за вдохновение, основную идею работы и поддержку на первых этапах ее проведения. Выражаю огромную благодарность к.б.н. Анатолию Семеновичу Желтухину (Центрально-Лесной заповедник, Россия), оказавшему неоценимую помощь во время всех полевых исследований. Автор искренне благодарит академика РАН Вячеслава Владимировича Рожнова (ИПЭЭ РАН) за всестороннюю помощь на ключевых этапах подготовки диссертации. Отдельно хочу поблагодарить Винченцо Пентериани и Марию Дельгадо (Университет Овьедо, Испания) за помощь в обсуждении рабочих гипотез, подходов и методов моделирования. Особую благодарность выражаю к.б.н. Анатолию Александровичу Хапугину (Объединенная дирекция Мордовского заповедника и национального парка "Смольный", ТюмГУ, Россия) за многочисленные ценные советы на этапе подготовки и написания основных статей. Благодарю к.б.н. Елену Борисовну Федосееву и к.б.н. Александра Валентиновича Антропова (Зоомузей МГУ, Россия) за определение проб муравьев и ос и помощь при написании энтомологической части диссертации. Благодарю своих близких друзей: к.б.н. Наталью Валерьевну Сидорчук (ИПЭЭ РАН) за постоянную поддержку и помощь на всех этапах подготовки диссертации и Сергея Геннадьевича Михалала (ПсковГУ, Россия) за конструктивное обсуждение аспектов экологического моделирования.

# СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

## ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность темы, формулируются цель, задачи, новизна исследования и защищаемые положения.

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

В главе приводится подробный обзор теоретических и практических основ моделирования пространственного распределения видов (species distribution modeling, SDM) и пригодности их местообитаний (habitat suitability modeling, HSM), а также функции выбора ресурсов (RSF). На основе обширного анализа зарубежной литературы представлены не только общие принципы, но и конкретные практические рекомендации по применению изученных методов для моделирования пригодности местообитаний бурого медведя.

## ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРРИТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (Тверская область) и окружающей его ОЗ, общая площадь которых составляет 71 115 га (рис. 1). В главе описан район исследований. Дана характеристика климата, рельефа, гидрологического режима, растительности, флоры и фауны, а также истории хозяйственной деятельности.

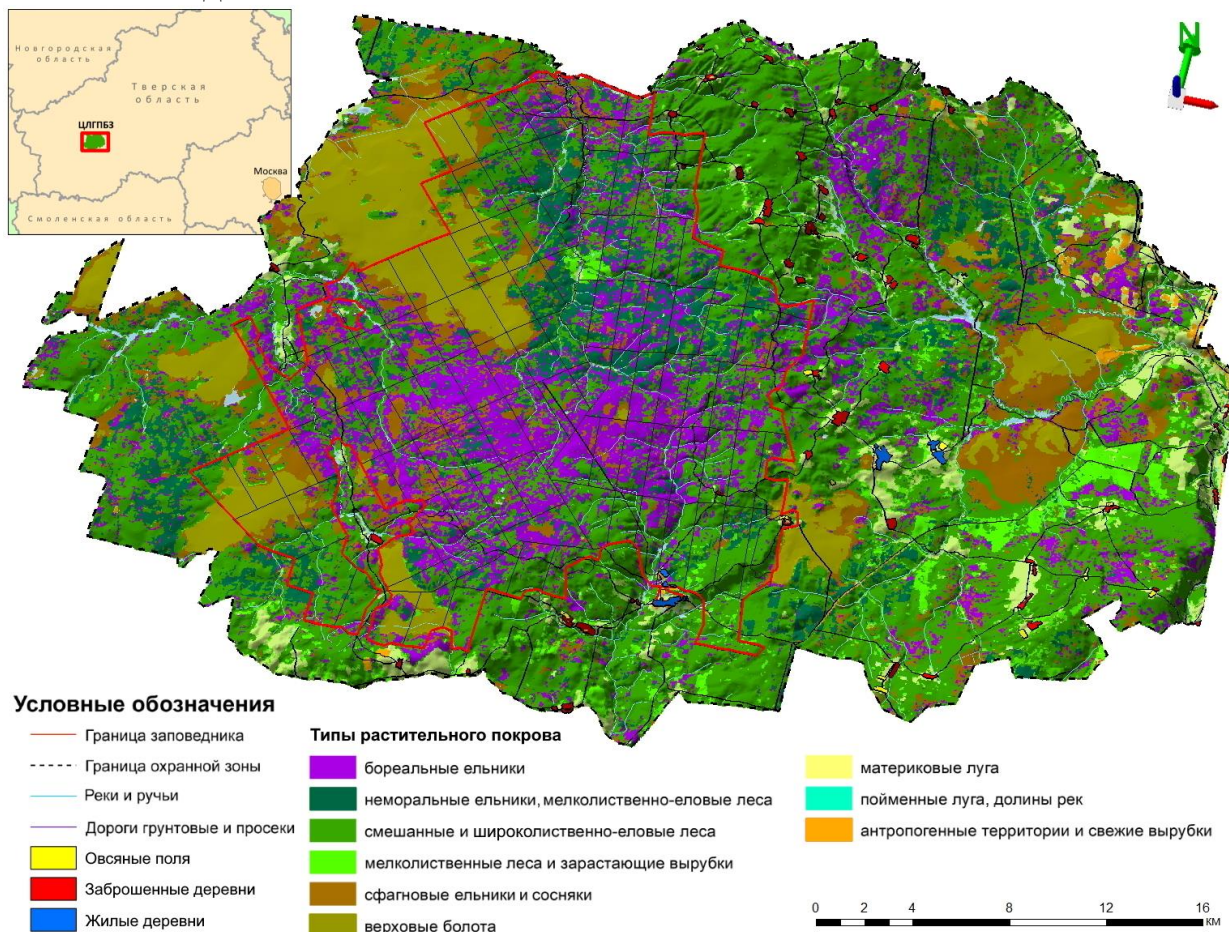


Рисунок 1. Территория Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны.

Территория заповедника представлена в большей части слабонарушенными массивами южнотаежных еловых лесов и верховых болот. Рубки в период его закрытия и ветровалы обуславливают существенную долю мелколиственных лесов в разной стадии вторичной сукцессии. ОЗ – это преимущественно ландшафты, трансформированные человеком, где до 1990-х гг. велась сельскохозяйственная деятельность. На сегодняшний день в ОЗ ведется лесозаготовка, а также в рамках биотехнических мероприятий высевается овес. Район исследований в целом характеризуется высокой степенью мозаичности ландшафтов, что типично для южнотаежных лесов европейской части России.

## ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### 3.1. Основные этапы проведения работы

Разработанный комплексный подход моделирования состоит из трех основных этапов. На первом этапе проведен анализ пищевого рациона медведя на территории исследований. На основе его результатов составлен список основных пищевых ресурсов, проведены оценки их значимости и сезонной динамики потребления (рис. 2). На втором этапе построены модели пространственного распределения основных пищевых ресурсов. На третьем этапе построены модели пригодности местообитаний медведя на основе реальной вероятностной функции выбора ресурсов (resource selection probability function, RSPF), где в качестве точек использования выступали регистрации использования медведем пищевых ресурсов (поеди, жировочные тропы, давленки и т.п.), а в качестве предикторов – карты распределения пищевых ресурсов, полученные на основе их моделей. В результате трех этапов были построены модель за весь период бодрствования (общая) и сезонные модели для весеннего, летнего и осеннего периодов (рис. 2).

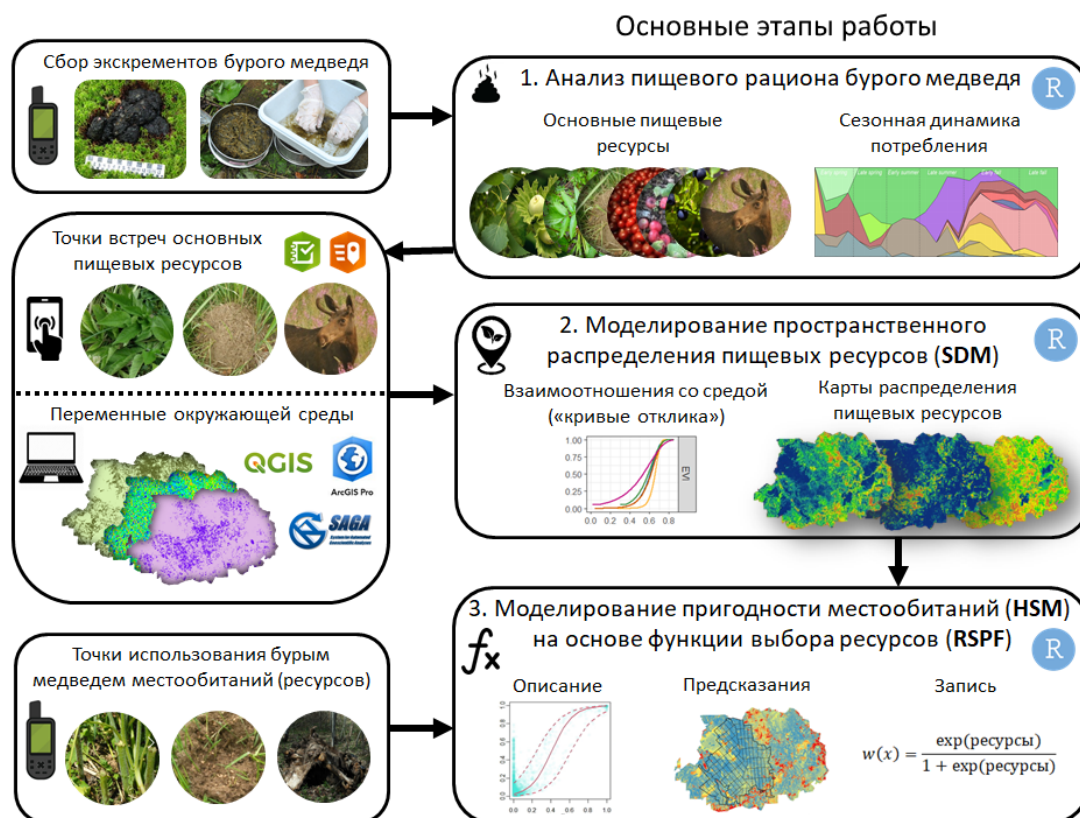


Рисунок 2. Схема этапов моделирования пригодности местообитаний медведя.



### 3.2. Учетные маршруты по территории исследований

Сбор всех полевых данных проводили в течение 2008–2021 гг. во время пеших учетных маршрутов с прибором GPS, покрывающих большую часть территории исследований. Всего было пройдено 476 маршрутов протяженностью 6595 км, из них 56% по территории заповедника и 44% в ОЗ.

### 3.3. Методы анализа пищевого рациона бурого медведя

Изучение пищевого рациона бурого медведя проводили на основе разбора его экскрементов ( $n = 748$ ). Их анализ осуществляли в лабораторных условиях согласно общепринятым процедурам (Kavčič et al., 2015; Stenset et al., 2016). Пищевой рацион характеризовали, используя частоту встречаемости (Frequency of Occurrence, FO), которая отражает значение пищевого объекта на основе его встречаемости; индекс относительной важности (Index of Relative Importance, IRI), который отражает значение на основе встречаемости и обилия; и показатель энергетического содержания (Estimated Dietary Energetic Content, EDEC), который отражает значимость пищевого объекта на основе его обилия, перевариваемости и энергетической ценности.

### 3.4 Моделирование пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя

Все этапы моделирования пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя (рис. 3) и полученные результаты представлены согласно общим рекомендациям для SDM (Araújo et al., 2019; Zurell et al., 2020).

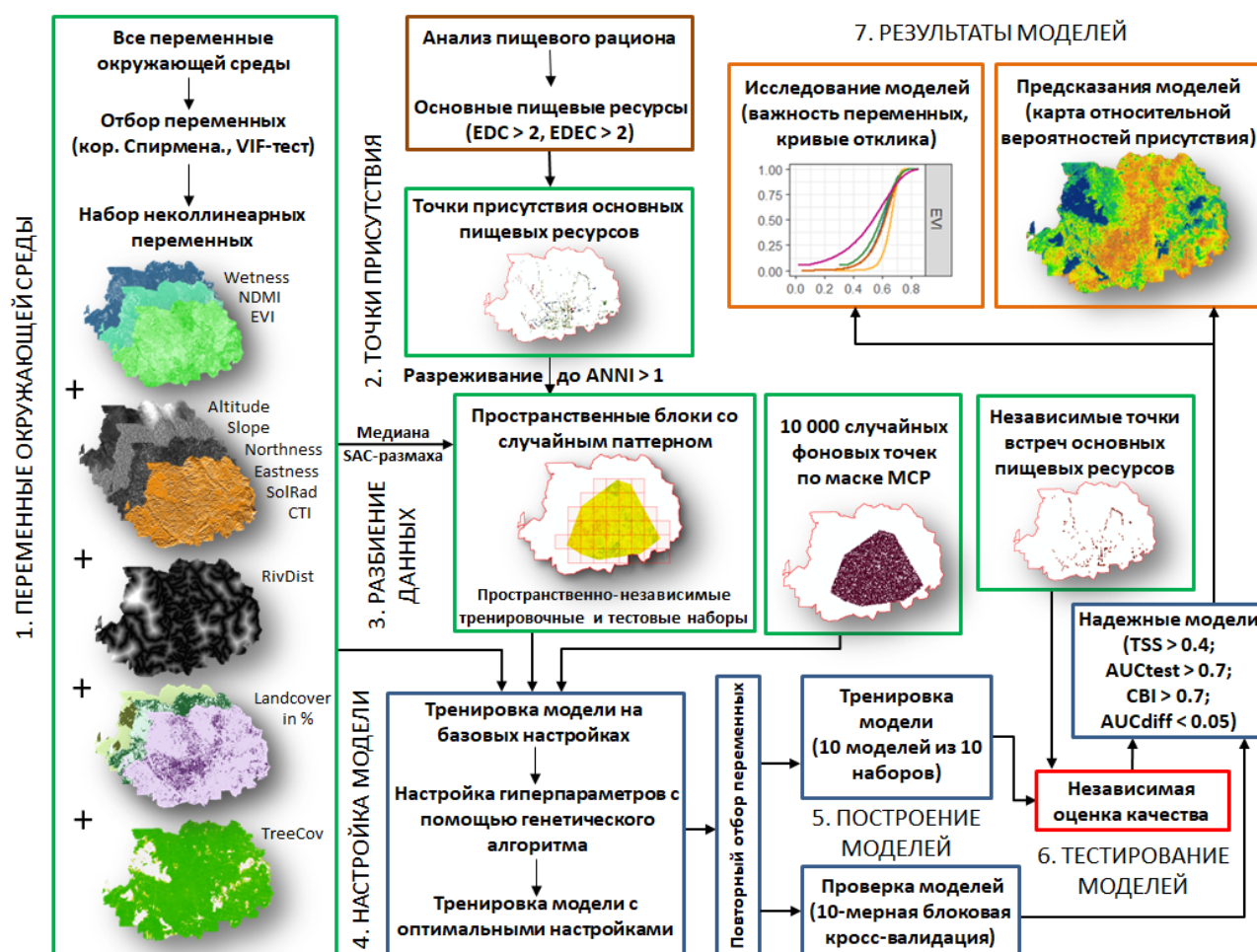


Рисунок 3. Общая схема последовательности действий при моделировании пространственного распределения пищевых ресурсов бурого медведя.

### 3.4.1. Предикторные переменные окружающей среды

Доступный набор (ДН) переменных окружающей среды включал: вегетационные индексы, полученные на основе данных мультиспектральных спутниковых снимков Landsat 8; морфометрические характеристики рельефа, полученные на основе цифровой модели рельефа; растры близости (расстояния до рек); типы растительного покрова и данные о проективном покрытии леса.

### 3.4.2. Подготовка переменных окружающей среды к моделированию

Все переменные из ДН были приведены к единому географическому экстенду и системе координат с разрешением 30 м. В ГИС был создан грид (полигональная сеть), охватывающий всю территорию исследований. Каждой ячейке этого грида задавали значения всех переменных, а также рассчитывали долю каждого типа растительного покрова (в %). Затем создавали отдельные растры всех переменных ( $n = 24$ ), которые проходили проверку на мультиколлинеарность (Recio et al., 2020; Sillero & Barbosa, 2021). Для этого выполняли ранговую корреляцию Спирмена ( $r \leq |0.7|$ ) и VIF-тест ( $VIF < 10$ ), на основании которых выбирали кандидатов на исключение. Большое количество предикторов ( $> 15$ ) способствует переобучению моделей (Duque-Lazo et al., 2016), поэтому проводили дополнительное сокращение их числа, удаляя наименее экологически значимые переменные. В итоге был получен набор из 19 предикторов, из которого для SDM растений (Р), насекомых (Н) и млекопитающих (М) составлены наборы по 15 независимых переменных (табл. 1).

Таблица 1. Итоговый набор переменных окружающей среды, используемых в моделировании пространственного распределения пищевых ресурсов медведя.

| №  | Название переменной                  | Модели  | Единицы             | Размах          |
|--|--------------------------------------|---------|---------------------|-----------------|
| Вегетационные индексы (ВИ)                             |                                      |         |                     |                 |
| 1  | EVI (усовершенствованный ВИ)         | Р, Н, М | –                   | 0.06–0.86       |
| 2  | NDMI (индекс различий увлажненности) | Р, М    | –                   | -0.02–0.33      |
| 3  | Tasseled Cap Wetness (влажность)     | Р, Н, М | –                   | 46.67–166.56    |
| Морфометрические характеристики рельефа                |                                      |         |                     |                 |
| 4  | Абсолютная высота                    | Р, Н, М | м н.у.м.            | 217–316         |
| 5  | Крутизна                             | Н       | градусы             | 0–15.85         |
| 6  | Северная экспозиция                  | Р, Н    | радианы             | -1–1            |
| 7  | Восточная экспозиция                 | Р, Н    | радианы             | -1–1            |
| 8  | Составной топографический индекс     | Р       | –                   | 0–0             |
| 9  | Доля солнечной радиации (инсоляция)  | Р       | кВтч/м <sup>2</sup> | 4721.23–5611.48 |
| Топографические характеристики                         |                                      |         |                     |                 |
| 10   | Расстояние до реки                   | М       | метры               | 0–3152.43       |
| Типы растительного покрова и проективное покрытие леса |                                      |         |                     |                 |
| 11   | Бореальные ельники                   | Р, Н, М | %                   | 0–100           |
| 12   | Неморальные ельники                  | Р, Н, М | %                   | 0–100           |
| 13   | Сфагновые ельники и сосняки          | Р, Н, М | %                   | 0–100           |
| 14   | Широколиственно-еловые леса          | Р, Н, М | %                   | 0–100           |
| 15   | Молодняки и зарастающие вырубki      | Р, Н, М | %                   | 0–100           |
| 16   | Верховые болота                      | Р, Н, М | %                   | 0–100           |
| 17   | Материковые луга                     | Р, Н, М | %                   | 0–100           |
| 18   | Пойменные луга и долины рек          | Н       | %                   | 0–100           |
| 19   | Сомкнутость леса                     | Н, М    | %                   | 0–100           |

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

В качестве основных пищевых ресурсов бурого медведя определили те пищевые объекты, которые играют существенную роль в его рационе согласно результатам анализа экскрементов ( $EDEC > 2$ ) и экспертным оценкам при полевых наблюдениях. По этим показателям выделили плоды яблони (*Malus domestica*), орехи лещины (*Corylus avellana*), лося (*Alces alces*), ягоды черники (*Vaccinium myrtillus*), овес, побеги травянистых растений (преимущественно сем. *Ariaceae*), плоды рябины (*Sorbus aucuparia*), ягоды клюквы (*Oxycoccus* spp.), расплод муравьев и общественных ос. Кроме этого полевые наблюдения показали, что медведи часто разрушают мертвую древесину в поисках насекомых-ксилобионтов, а также гнут молодые деревья осины (*Populus tremula*), чтобы объесть с них листья. Поэтому мы включили таких насекомых и осину в список основных пищевых ресурсов медведя. Сбор данных о распространении пищевых ресурсов проводили во время тех же учетных маршрутов с помощью разработанных форм в мобильных приложениях ArcGIS QuickCapture (для растений) и ArcGIS Survey123 (для животных) с точностью геопривязки 4.6 м.

Для снижения пространственной предвзятости при сборе данных, все точки регистраций пищевых ресурсов были разрежены. 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). Разреженные точки, удовлетворяющие дисперсному распределению ( $ANNI > 1$ ), использовали как тренировочные для построения моделей. Для учета пространственной автокорреляции между тренировочными и тестовыми наборами точек, 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 предикторов. Затем создавали десять наборов пространственно-независимых тренировочных и тестовых точек.

В подразделе 3.4.4 диссертации проведена проверка и установлена репрезентативность обследованной территории области построения моделей.

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

Всего были построены модели пространственного распределения для 14 пищевых ресурсов бурого медведя: травянистых растений сем. *Ariaceae* (модель FORB), дудника лесного (*Angelica sylvestris*) (ANSY), сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria*) (AEPO), бутеня ароматного (*Chaerophyllum aromaticum*) (CHAR), осины (POTR), черники (VAMY), клюквы (OXSP), лещины (COAV), рябины (SOAU), яблони (MADO), купольных гнезд муравьев (ANHI), общественных ос (SOWA), насекомых-ксилобионтов (XYLO) и лося (ALAL). Для построения указанных моделей использовали алгоритм MaxEnt (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Phillips et al., 2017). Для исправления погрешности неравномерного сбора данных был создан корректирующий файл (bias file) на основе минимального выпуклого полигона, охватывающего точки присутствий (Maiorano et al., 2015). В пределах этого полигона с помощью процедуры рандомизации было создано 10 000 фоновых точек (Phillips & Dudík, 2008).

Выбор оптимальных гиперпараметров модели MaxEnt производили с помощью генетического алгоритма (Vignali et al., 2020a). В качестве функций предикторов (feature types) использовали сочетания линейных (L), квадратичных (Q), их произведений (P) и нелинейных (H), как наиболее соответствующих взаимоотношениям объектов исследований с переменными среды (Phillips et al., 2006). Значения параметра множественной регуляризации (regularization multiplier, RM) выбирали как наиболее оптимальные для тестирования данных и для предотвращения переобучения модели (Merow et al., 2013). Для генетического алгоритма были использованы базовые настройки, как самые 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). Для тестирования таких моделей применялась k-мерная кросс-валидация по методу пространственных блоков и  $k = 10$  (Valavi et al., 2019). Лучшую комбинацию гиперпараметров определяли по значениям AUC (Area Under the ROC Curve), AICc (Akaike Information Criteria corrected for small samples) и TSS (True Skill Statistic) с учетом рекомендуемых пороговых значений.

#### **3.4.6. Оценка качества (тестирование) моделей**

Оценку качества моделей проводили по независимым данным, согласно «золотому стандарту» Araujo et al. (2019), в два этапа: 1) кросс-валидации по методу пространственных блоков; 2) на основе полностью сторонних (дополнительных) тестовых данных. Сторонние тестовые данные были взяты из архива заповедника и были собраны его сотрудниками, а также другими специалистами за тот же период времени независимо от автора.

Для каждого пищевого ресурса 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). На втором этапе были рассчитаны усредненные предсказания 10 моделей, и на их основе построена карта пространственного распределения для каждого пищевого ресурса, которая оценивалась по сторонним тестовым данным при помощи непрерывного индекса Бойса (Continuous Boyce Index, CBI) по методу скользящего окна с шириной  $W = 0.1$ .

#### **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). Поскольку объемы выборок были небольшими, мы проводили оценки, рассчитывая тестовую TSS при включении каждой переменной в модель по отдельности (Vignali et al., 2020).

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

Карты пространственного распределения ресурсов строили по усредненным предсказаниям полученных моделей на основе формата представления данных cloglog (Merow et al., 2013). В этом случае предсказания интерпретировали как относительные вероятности присутствия, где 0 – минимальная вероятность присутствия, 1 – максимальная вероятность присутствия (Merow et al., 2013).

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

В качестве основного метода построения RSPF были выбраны обобщенные смешанные линейные модели (Generalized Linear Mixed Effect Models, GLMM).

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

Для бурого медведя важно представлять модель RSPF, опираясь на модели пищевых предпочтений и использования пищевых ресурсов, которые подкреплены картами, отражающими распространение основных кормов (Nielsen et al., 2002). 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.

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

В качестве данных об использовании видом местообитаний (точки использования) мы брали лишь те точки, которые несут информацию о ресурсной значимости (любые поеди растений и животных, жировочные тропы, следы охот и т.п.). Все данные были собраны в ходе регулярных маршрутов по исследуемой территории в течение 2008–2021 гг. Автором собрана 1631 точка использования медведем местообитаний. Для независимых проверок качества моделей из архива заповедника были взяты 475 точек использования, собранных другими сотрудниками за тот же период времени отдельно от автора. После проведения процедур пространственно-временной фильтрации количество точек сократилось до 1206 для авторских и 424 для тестовых точек.

#### **3.5.3. Решение проблемы пространственной автокорреляции**

Для учета пространственной автокорреляции в качестве случайной переменной (random intercept) выбрана переменная с 6 классами, отражающая сэмплинг-дизайн (особенности полевого сбора данных), который определялся различным характером местности и пищевым поведением медведя (группирующая переменная «clusters»).

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

В нашей работе мы применяли реальную функцию выбора ресурсов. Самыми главными условиями построения моделей с такой функцией являются применение 1) прямых (проксимальных) ресурсных предикторов; 2) точек использования местообитания/ресурса; 3) дизайна (схемы) «использование/неиспользование». Наилучшим выбором статистической модели в этом случае является логистическая регрессия, т.е. построение RSPF и оценка вероятности использования медведем ресурсной единицы (пикселя) с пищевой точки зрения (Boyce & McDonald, 1999; Johnson et al., 2006). Мы генерировали точки неиспользования с помощью модифицированного нами подхода Энглера-Хенгла (Engler et al., 2004; Hengl et al., 2009). Так, в качестве метода расчета индексов пригодности местообитаний и построения карт, по которым создавались неиспользования, был выбран MaxEnt. В итоге нами был разработан алгоритм поэтапного построения реальной RSPF, состоящий из 10 основных шагов (рис. 4).

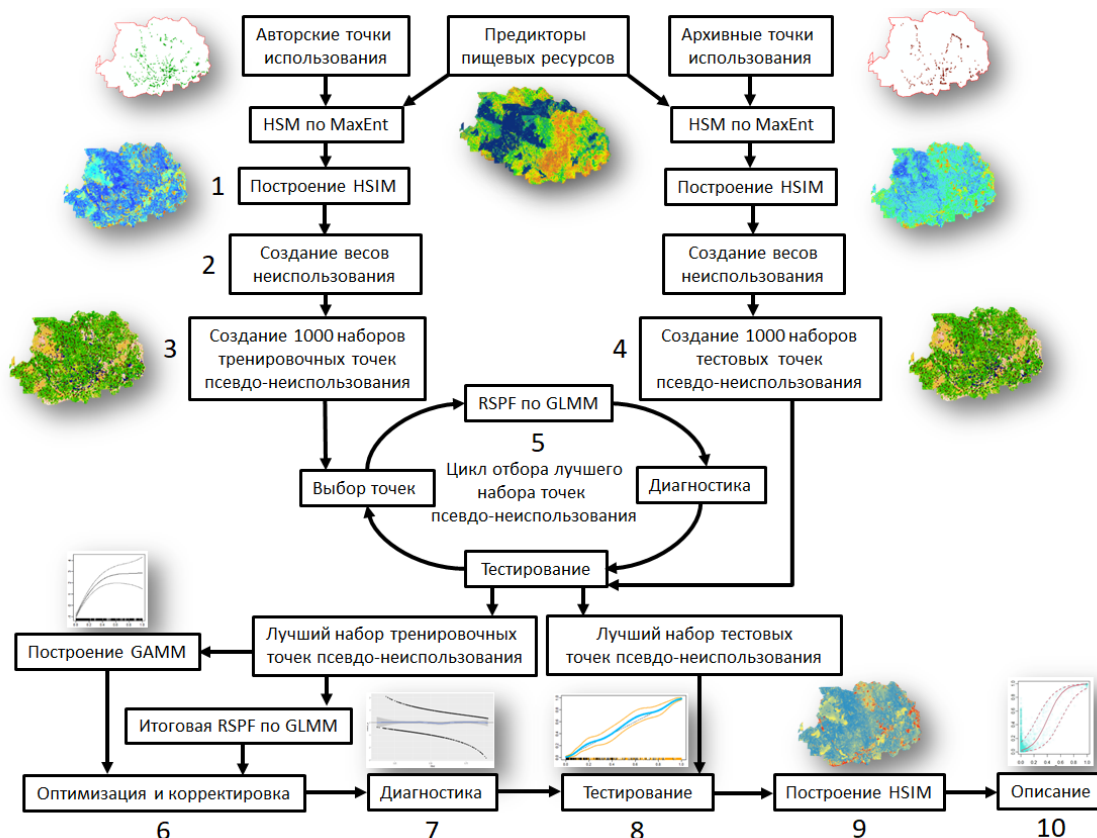


Рисунок 4. Алгоритм поэтапного построения реальной RSPF бурого медведя в условиях Центрально-Лесного заповедника и его ОЗ.

## ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ПИЩЕВОГО РАЦИОНА БУРОГО МЕДВЕДЯ

### 4.1. Общая характеристика пищевого рациона бурого медведя

В исследованных экскрементах чаще всего регистрировали остатки плодов (ягоды, яблоки, костянки; FO = 61.1%). Среди них наибольшая встречаемость отмечена для плодов яблони (FO = 31.5%) и черники (FO = 17.0%). Частота встречаемости вегетативных частей растений (побегов трав, листьев деревьев) составляла 41.0% при абсолютном доминировании травянистых растений (FO = 37.2%). Встречаемость искусственной подкормки (овес и кукуруза) составила 14.0% при абсолютном доминировании овса (FO = 13.6%), а орехов лещины – 4.8%. Для животных кормов этот показатель равнялся 20.5% (FO = 15.7% для насекомых, FO = 5.2% для млекопитающих и FO = 0.9% для птиц). Чаще всего в экскрементах находили остатки вегетативных частей растений вместе с плодами (13.4% встреч) и животными (7.2%), а также остатки животных вместе с плодами (5.5%) и плоды вместе с искусственной подкормкой (FO = 4.0%).

Согласно сочетанию встречаемости и обилия (показатель IRI), важными пищевыми объектами (IRI > 10) были яблоки (IRI = 1317.8), травянистые растения (IRI = 1818.6), черника (IRI = 408.9), овес (IRI = 233.2), клюква (IRI = 153.8), муравьи (IRI = 64.2), общественные осы (IRI = 33.3), лещина (IRI = 32.3), рябина (IRI = 28.5), лось (IRI = 21.3) и осина (IRI = 19.4). Наиболее важными пищевыми ресурсами с энергетической точки зрения (EDEC > 2) были яблоки (EDEC = 21.6%), орехи лещины (EDEC = 17.1%), лось (EDEC = 13.5%), черника (EDEC = 9.0%), овес (EDEC = 9.1%), травы (EDEC = 5.9%), рябина (EDEC = 5.0%), клюква (EDEC = 3.8%), муравьи (EDEC = 3.4%) и осы (EDEC = 2.9%).

## 4.2. Сезонная динамика пищевого рациона бурого медведя

На территории исследований питание медведя характеризуется выраженной сезонной динамикой, которая определяется доступностью кормов и пищевыми требованиями вида. Весной основные энергетические приобретения поступали за счет животных кормов, летом – вегетативных частей растений, ягод черники и насекомых, осенью – сочных плодов, орехов и искусственной подкормки (рис. 5).

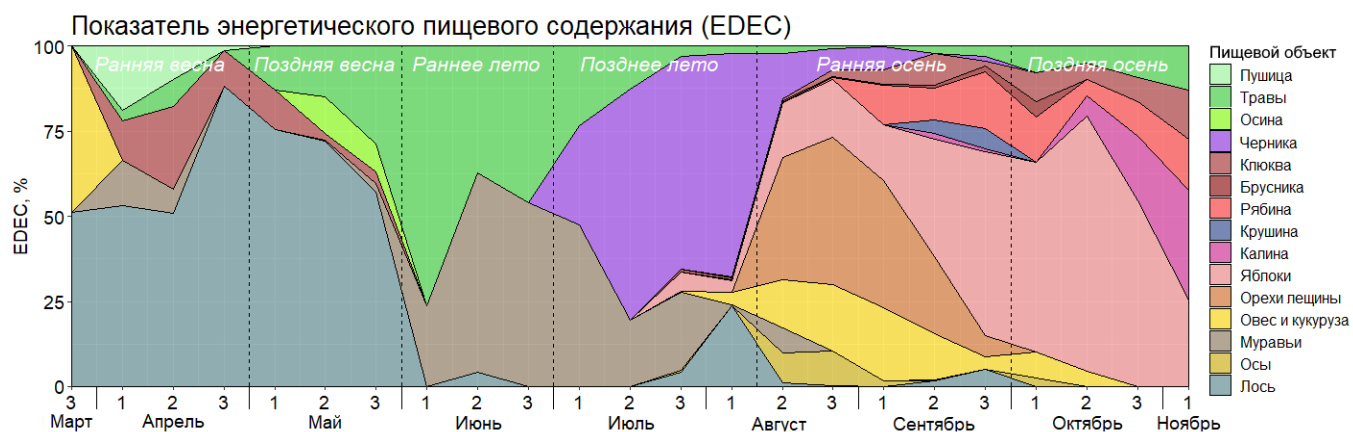


Рисунок 5. Сезонная динамика пищевого рациона бурого медведя. По оси абсцисс отражено время (месяц, декада).

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

Экскременты, содержащие яблоки, чаще встречались на территории ОЗ, чем в заповеднике (Cliff's Delta = 0.19), также как и экскременты с овсом (Cliff's Delta = 0.14). В заповеднике чаще встречались экскременты с черникой (Cliff's Delta = -0.20). Другие пищевые ресурсы несущественно различались по их содержанию в экскрементах медведя на разных территориях. Медведи получали намного больше энергии из ягод черники на территории заповедника (core), чем в его ОЗ (buffer) ( $EDEC_{core} = 17.2$ ;  $EDEC_{buffer} = 4.5$ ). Основные энергетические приобретения от главных наживочных кормов были отмечены для территории ОЗ: яблок ( $EDEC_{buffer} = 25.6$ ;  $EDEC_{core} = 14.5$ ) и овса ( $EDEC_{buffer} = 12.8$ ;  $EDEC_{core} = 2.5$ ).

В разделе 4.4 диссертации приводится сравнение пищевого рациона бурого медведя исследуемой территории с другими европейскими популяциями.

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

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

В качестве основных пищевых ресурсов бурого медведя мы определили те пищевые объекты, которые играют существенную роль в рационе согласно результатам анализа экскрементов ( $EDEC > 2$ ) и на основе данных полевых исследований. По этим показателям выделили яблоки, орехи лещины, лося, ягоды черники, овес, травянистые растения, плоды рябины, ягоды клюквы, купольные гнезда муравьев, а также общественных ос и насекомых-ксилобионтов (см. подраздел 3.4.3).

## 5.2. Оценка качества моделей пространственного распределения пищевых ресурсов

Среди всех построенных моделей превосходными значениями показателя TSS ( $> 0.85$ ) обладали SDM для яблонь (0.95), бутеня (0.92), клюквы (0.92) и купольных гнезд муравьев (0.88). Эти же модели обладали наивысшими показателями  $AUC_{test}$  и наименьшими значениями  $AUC_{diff}$ . Хорошими оценками TSS (0.55–0.70) обладали SDM для сныти (0.60) и дудника (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 (0.53), трав сем. *Ariaceae* (0.51), черники (0.50), лося (0.44), осины (0.41) и рябины (0.40). Для всех этих моделей были также хорошие показатели  $AUC_{test}$  кроме осины (0.64) и рябины (0.64). Максимальные значения CBI отмечены для SDM лося (0.99), черники (0.98), трав сем. *Ariaceae* (0.97), лещины (0.97), клюквы (0.95), сныти (0.93) и дудника (0.92).

Согласно значениям TSS плохое качество отмечено только для моделей XYLO (насекомые-ксилобионты) (0.34) и SOWA (общественные осы) (0.39). Принимая во внимание показатель  $AUC_{test}$ , плохое качество было у моделей XYLO (0.60), SOWA (0.66), SOAU (рябина) (0.64) и POTR (осина) (0.64). При этом показатель  $AUC_{diff}$  был максимален для модели XYLO (0.12) и АЕРО (сныть) (0.11), что говорит также и об их переобученности. Значения CBI оказались наименьшими для моделей SOAU (0.35) и XYLO (0.54).

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),  $CBI \geq 0.7$  (хорошее качество) и  $AUC_{diff} \leq 0.05$  (не слишком переобученные модели). Исходя из полученных оценок, модели для насекомых-ксилобионтов (XYLO) и общественных ос (SOWA) обладают наихудшими прогностическими способностями. В связи с этим мы не можем включать карты их предсказаний в итоговое RSPF-моделирование (третий этап, гл. 6), как надежные предикторы распространения пищевых ресурсов бурого медведя.

## 5.3. Вклад переменных в пространственное распределение пищевых ресурсов

Распределение травянистых растений сем. *Ariaceae* было связано в основном с участками с богатой фитомассой и влажными условиями на юго-восточных склонах (материковые луга, опушки вторичных смешанных лесов, периферии пойменных лугов). Осина предпочитала участки с обилием фитомассы на возвышенностях. Черника была приурочена к влажным бореальным ельникам, а клюква – к верховым болотам в понижениях местности. Лещина и рябина предпочитали смешанные леса на возвышенностях. При этом рябина также присутствовала в подлеске бореальных еловых лесов. Распространение яблонь было связано с сухими лугами в местах заброшенных культурных ландшафтов, а также с лесными полянами небольшой площади. Купольные муравейники были распространены на сухих почвах материковых лугов и на периферии лесных участков с высокой освещенностью. Размещение лосей весной и в начале лета было связано с приречными пойменными лугами с богатой травянистой растительностью и разреженными смешанными лесами.



#### 5.4. Карты пространственного распределения пищевых ресурсов

Для всех надежных моделей были построены карты потенциального присутствия пищевых ресурсов (рис. 6). Согласно им установлено, что подавляющее большинство пищевых ресурсов бурого медведя в своем распространении тяготеет к ОЗ, и только черника имела широкое распространение в заповеднике (табл. 2).

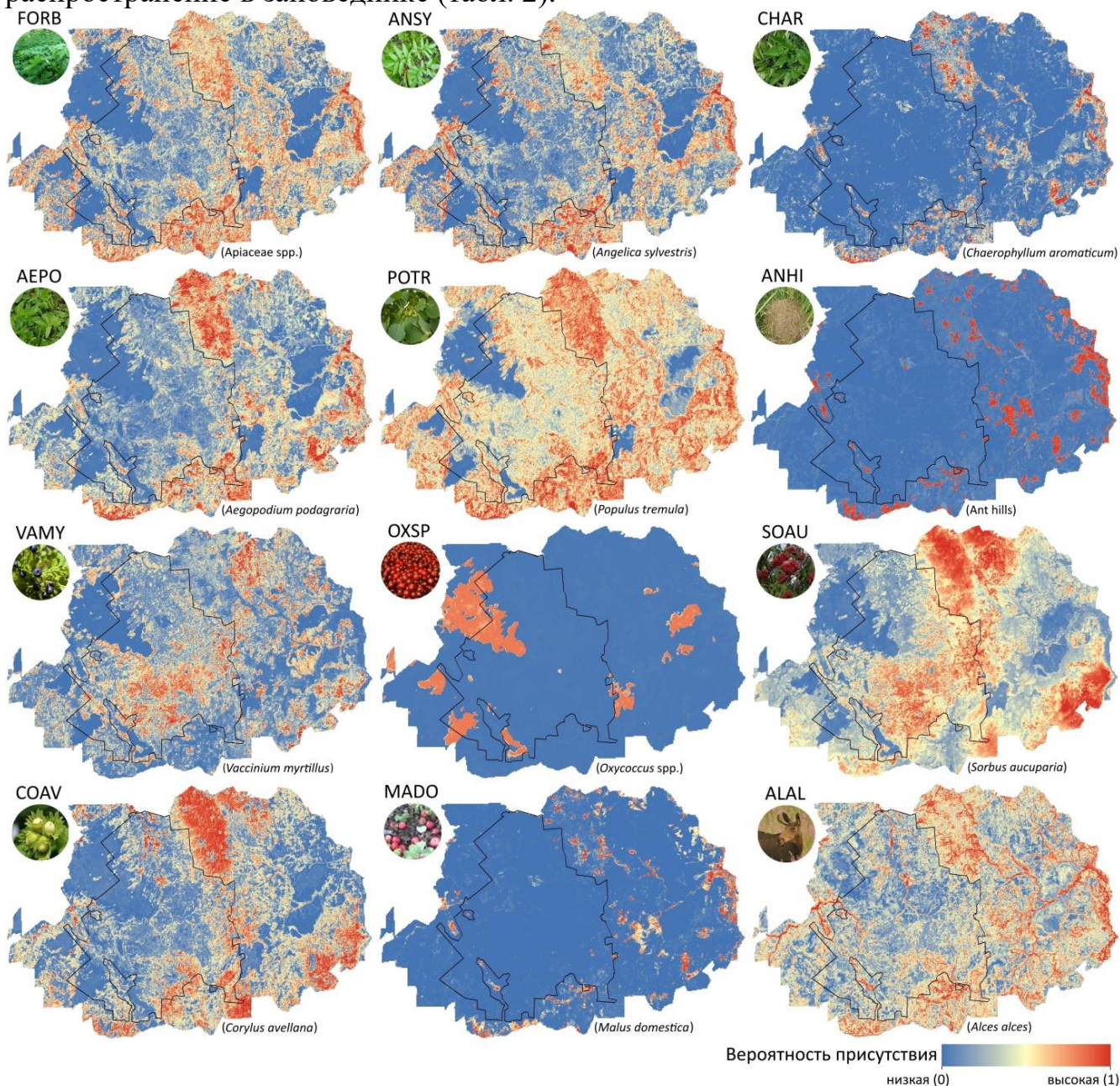


Рисунок 6. Карты пространственного распределения 12 пищевых ресурсов бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его ОЗ.

Таблица 2. Богатство пищевых ресурсов бурого медведя на территориях с различным статусом согласно моделям их пространственного распределения.

| Статус территории | Число видов/категорий 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 |

## 5.5. Выбор переменных пищевых ресурсов для построения RSPF

Выбор переменных для построения общей RSPF осуществлялся на основе отсутствия коллинеарности между предикторами, а для сезонных RSPF, кроме этого – на результатах анализа сезонной динамики пищевого рациона (Раздел 4.2). Всего для общей RSPF было отобрано 6 основных предикторов пищевых ресурсов, которые успешно прошли проверку на мультиколлинеарность: переменные пространственного распределения трав сем. *Ariaceae* («forbs»), купольных гнезд муравьев («anthills»), черники («bilberry»), клюквы («cranberry»), лещины («hazel») и рябины («rowan»). Согласно сезонной значимости пищевых ресурсов для бурого медведя и результатам проверок на мультиколлинеарность для весенней RSPF были отобраны переменные пространственного распределения осины («aspen»), клюквы, сныти («aegorodium») и лося («moose»). Для летнего набора предикторов возникла сильная коллинеарность между переменными распределения дудника («angelica») и бутеня («chaerophyllum») ( $r = 0.85$ ), поэтому мы объединили эти виды и построили для них общую модель «ANSY+CHAR», по которой рассчитали предсказания и получили новый предиктор «angelica+chaerophyllum». В итоге для летней RSPF были отобраны переменные распределения купольных гнезд муравьев, дудника и бутеня, и черники. Для осенней RSPF были отобраны переменные распределения яблонь («apples»), черники, клюквы, сныти, лещины и рябины.

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

### 6.1. Оптимизация моделей

Среди всех возможных моделей на основе различных наборов точек псевдо-неиспользования выбраны модели, которые обладали самыми высокими значениями оценок качества. Общая модель включала в себя 6 основных предикторов («anthills», «forbs», «bilberry», «cranberry», «hazel», «rowan»). Последующее упрощение модели позволило сократить число предикторов до пяти наиболее важных («anthills», «forbs», «bilberry», «cranberry», «hazel»), в результате чего была получена сокращенная модель. После процедур оптимизации итоговая весенняя модель включала в себя 4 основных предиктора («aspen», «cranberry», «aegorodium», «moose»), летняя – 3 («anthills», «bilberry», «angelica+chaerophyllum») и осенняя – 3 («apples», «cranberry», «hazel»).

### 6.2. Диагностика моделей

Для построенных моделей не выявлена остаточная коллинеарность между предикторами ( $VIF \leq 2$ ). Ни для одной модели не наблюдался криволинейный паттерн связи между стандартизованными пирсоновскими остатками и предсказанными значениями. Это говорит о том, что линейность связи моделей не нарушена. Все модели успешно прошли проверку 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,  $p = 1$ . Индекс I Морана по остаткам модели составил 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. Согласно

построенным коррелограммам благодаря использованию группирующей переменной «clusters» в качестве случайного эффекта модели не испытывали значительного влияния пространственной автокорреляции в остатках.

### 6.3. Оценка качества моделей

Общая модель обладала достаточно низкими оценками качества по сравнению с сезонными моделями (табл. 3). Она объясняла меньше всего девиансы ( $\text{ExpD}=0.69$ ). Тем не менее, это достаточно высокий показатель, который говорит о хорошем соответствии модели данным. Осенняя модель оказалась наилучшей ( $\text{ExpD}=0.96$ ). Во всех моделях практически полностью исчезла пространственная автокорреляция, о чем свидетельствуют низкие значения индексов Морана. Косвенным образом это подтверждают высокие значения коэффициентов внутрикласовой корреляции (ICC; от 0.77 до 0.83).

Таблица 3. 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:  $r_{pb}$  – коэффициент точечной бисериальной корреляции.

С точки зрения дискриминирующей способности (оценки Карра, TSS,  $r_{pb}$  и AUC) общая модель также оказалась хуже остальных (табл. 3). У нее минимальные значения Карра и TSS, которые, в то же время, можно рассматривать как достаточно хорошие ( $0.40 < \text{Карра} < 0.75$ ). У сезонных моделей эти показатели выше. Максимальное значение Карра оказалось у летней модели (0.57), а TSS у весенней (0.62). Значения AUC для всех моделей различались не сильно. Все оценки рассчитаны на основе полностью независимых тестовых данных, поэтому полученные значения не такие высокие. В то же время это еще больше усиливает надежность результатов. В подразделах 6.3.1 и 6.3.2 диссертации отдельно приводятся оценки качества моделей с точки зрения калибровки и дискриминации.

### 6.4. Описание общей RSPF-модели

Для сокращенной общей модели наиболее важными переменными были «cranberry» ( $\beta = 3.30$ ), «forbs» ( $\beta = 3.28$ ), «anthills» ( $\beta = 3.25$ ) и «bilberry» ( $\beta = 2.17$ ), для которых были получены достоверные z-значения. Для всех моделей отмечены положительные отношения в использовании всех ресурсов, что является предсказуемым для основных кормов бурого медведя. Для травянистых растений сем. Ариасеае, черники и клюквы кривые имеют экспоненциальный вид. Характер взаимосвязи с предиктором «anthills» соответствует сигмоидной кривой (сплайн-функции). В целом, все зависимости свидетельствуют о том, что медведи предпочитают участки с максимальной вероятностью присутствия корма.

Итоговое уравнение RSPF в таком случае приняло следующий вид:

$$w(x) = \frac{\exp(3.3\text{cranberry} + 3.28\text{forbs} + 3.25\text{anthills} + 2.17\text{bilberry})}{1 + \exp(3.3\text{cranberry} + 3.28\text{forbs} + 3.25\text{anthills} + 2.17\text{bilberry})}$$

Карта пригодных местообитаний и сопряженных с ними пищевых ресурсов для общей RSPF-модели представлена на Рисунке 7.

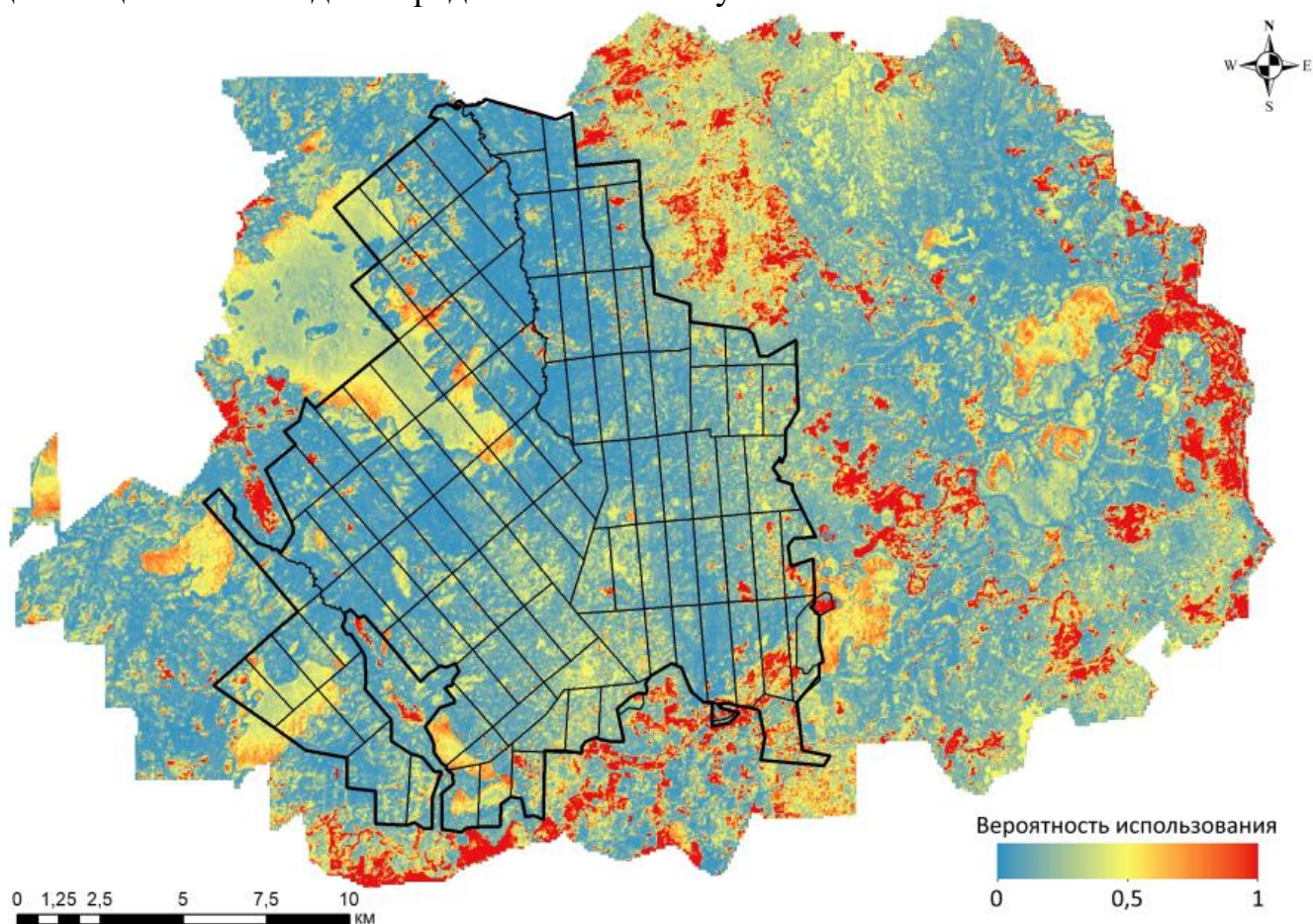


Рисунок 7. Карта вероятностей использования местообитаний и их пищевых ресурсов бурым медведем согласно общей RSPF-модели.

### 6.5. Описание сезонных RSPF-моделей

Для весенней модели были получены достоверные  $z$ -значения для коэффициентов переменных относительных вероятностей присутствия клюквы ( $\beta = 5.04$ ), сныти ( $\beta = 4.37$ ) и осины ( $\beta = 3.19$ ). Для летней модели были получены достоверные  $z$ -значения для купольных гнезд муравьев ( $\beta = 4.27$ ), дудника-бутеня ( $\beta = 2.60$ ) и черники ( $\beta = 2.41$ ). Для осенней модели были получены достоверные  $z$ -значения для яблонь ( $\beta = 4.81$ ), клюквы ( $\beta = 3.32$ ) и лещины ( $\beta = 2.21$ ). Для сезонных моделей также отмечены экспоненциальные положительные зависимости в использовании всех основных ресурсов. Для весенней модели высокие вероятности использования принадлежат ресурсам клюквы, сныти и осины. Вероятность использования ресурсов лося отрицательная, о чем говорит коэффициент для данного предиктора ( $\beta = -1.34$ ), т.е. медведь, наоборот, не посещает участки концентрации лосей в весенний период. Для летней модели наиболее значимой переменной являлась относительная вероятность присутствия купольных гнезд муравьев, за которой следовали дудник и бутень, а затем черника. Для осенней модели наиболее значимыми переменными являлись относительная вероятность присутствия яблонь, клюквы и лещины.

## 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 построенной RSPF-модели пригодность местообитаний медведя определялась наличием 6 пищевых ресурсов: травянистых растений сем. *Ariaceae*, купольных гнезд муравьев, черники, клюквы, яблонь и лещины. Влияние также оказывали такие второстепенные корма как осина и рябина.

На основании моделей пространственного распределения пищевых ресурсов (Раздел 5.3) установлено, что травянистые растения сем. *Ariaceae*, а также купольные гнезда муравьев приурочены, в первую очередь, к материковым лугам, лесным полянам и опушкам. Некоторые виды трав (например, дудник) произрастают в разреженных смешанных лесах и лесных экотонах (окнах, вдоль дорог и просек). Определенное значение имеют пойменные луга, где также произрастают травянистые растения, потребляемые медведем. Распространение черники связано с бореальными лесами. Главным образом, это леса группы ельников-черничников, сфагновые ельники и сосняки, а также окраины верховых болот. Верховые болота являются основными местами произрастания клюквы. Яблони сосредоточены в заброшенных деревнях на материковых лугах и в отдельных случаях на небольших лесных полянах и опушках. Лещина на территории исследований приурочена к смешанным и широколиственным лесам, где произрастает в подлеске, либо к зарастающим вырубкам, где она может формировать первый ярус. Распространение рябины также связано со смешанными и лиственными лесами, но в отличие от лещины, она может произрастать в угнетенном состоянии в подлеске хвойных лесов.

На исследуемой территории основными местообитаниями бурого медведя, которые выступают для него кормовыми станциями, являются материковые луга, верховые болота, смешанные леса, вторичные мелколиственные леса и зарастающие вырубки возрастом до 25–30 лет. К второстепенным местообитаниям относятся сфагновые ельники и сосняки, бореальные ельники, а также пойменные луга. Материковые луга и вторичные леса используются медведем на протяжении всего периода бодрствования. Распространение многих из них приурочено к моренно-камовым грядам. Именно растительный покров и мезорельеф выступают определяющими факторами, формирующими структуру местообитаний бурого медведя на территории исследований.

В последующих разделах 7.2–7.6 диссертации рассмотрено значение естественных и антропогенно-трансформированных местообитаний в жизни бурого медведя и их связь с выбором пищевых ресурсов.

### 7.7. Оценка использования местообитаний бурым медведем на территориях с различным типом природопользования

На основании полученных пороговых значений для RSPF-моделей были построены бинарные карты используемой/неиспользуемой территории бурым медведем (Глава 6). Доли таких территорий для заповедника и ОЗ различны как для общей, так и для сезонных моделей (Таблица 4).

Таблица 4. Соотношение территории, используемой и неиспользуемой бурым медведем, на основе RSPF-моделей (% площади).

| 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         |

Согласно общей модели только 14% площади заповедника пригодны для использования бурым медведем, в то время как для ОЗ это почти 29%, т.е. вдвое больше. Согласно сезонным моделям заповедная территория по наличию пищи наименее пригодна для медведя весной (6.6%), а наиболее – летом (9.7%); охранная зона – наименее пригодна осенью (16.8%), а наиболее – летом (25.9%).

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 ОЗ, что объясняется пространственным разнообразием пищевых ресурсов. В это время медведи используют как бореальные леса заповедника и ОЗ для питания черникой, так и материковые луга для питания травянистой растительностью и муравьями. Несмотря на критическую важность нажировочного периода и большое разнообразие кормов в осенний период, используемая площадь оказалась небольшой, особенно для ОЗ. Это связано с тем, что основные пищевые потребности медведей удовлетворяются в заброшенных деревьях на материковых лугах, где они питаются яблоками, а также на верховых болотах с клюквой. На материковых лугах звери также посещают овсяные поля. Поскольку как лещина, так и рябина оказались малозначимыми предикторами, хвойно-широколиственные леса и зарастающие вырубki не внесли существенного вклада в общую долю пригодных территорий.

В целом полученные результаты позволяют утверждать, что территория ОЗ характеризуется высокой пригодностью для бурого медведя с точки зрения используемых пищевых ресурсов. На основании этого также можно заключить, что антропогенно-трансформированные ландшафты представляют для медведя ключевые местообитания и обеспечивают его главные пищевые потребности. Во-первых, это связано с прошлой сельскохозяйственной деятельностью, во время которой местное население пахало землю, пасло скот, заготавливало сено и выращивало плодово-ягодные сорта растений. В результате деградации сельского хозяйства и массового оттока населения в города бывшие агроландшафты постепенно возвращаются к своему естественному состоянию. На их месте формируются продуктивные материковые луга. Сухие почвы и высокая инсоляция таких мест обеспечивают оптимальные условия для интенсивного развития колоний муравьев, в том числе с крупными надземными постройками. Во-вторых, постепенное зарастание таких лугов лесной растительностью создает условия для формирования крупностебельного разнотравья, в первую очередь, дудника лесного и бутеня ароматного. В-третьих, наличие яблоневых садов и

овсяных полей, как антропогенных источников пищи, на таких территориях еще больше увеличивает их пищевую значимость для бурого медведя. В-четвертых, на многих сплошных вырубках формируются заросли лещины, которые активно плодоносят до 25–30 лет. Именно эти условия мозаичных ландшафтов сформировали благоприятные условия для использования медведями охранной зоны в течение всего периода бодрствования. Этим обусловлена общая высокая плотность населения вида, которая по результатам модели случайных столкновений (Random Encounter Model), построенной по данным с фотоловушек, в 2021 г. составила  $0.086 \pm 0.034$  особей/км<sup>2</sup> (Огурцов, 2023).

## 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 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 обладали хорошими оценками качества на основе независимого тестирования. Согласно этим моделям пригодность местообитаний бурого медведя определяется наличием 6 основных пищевых ресурсов: трав сем. *Ariaceae*, купольных гнезд муравьев, черники, клюквы, яблонь и лещины. Определенное влияние также оказывает осина в весенний период.

5. Построенные RSPF выявили, что большую роль играет не только наличие самого пищевого ресурса, но и его пригодность (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 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 вырубki. 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 бурого 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.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

##### *Статьи в научных журналах, рекомендуемых ВАК:*

1. **Огурцов С.С.** Количественные характеристики питания бурого медведя (*Ursus arctos* L.) растениями семейства Зонтичные (*Umbelliferae*) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2015. – Т.157, кн. 1. – С. 114-126.
2. **Огурцов С.С., Желтухин А.С.** Применение фотоловушек в изучении популяционной группировки бурого медведя (*Ursus arctos*) в Центрально-Лесном заповеднике // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96, № 3. – С. 360-372.
3. **Огурцов С.С.** Пищевой рацион бурого медведя (*Ursus arctos*) Центрально-Лесного заповедника по данным анализа экскрементов // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, № 4. – С. 486-502.
4. **Ogurtsov S.S., Zheltukhin A.S., Kotlov I.P.** Daily activity patterns of large and medium-sized mammals based on camera traps data in the Central Forest Nature Reserve, Valdai Upland, Russia // Nature Conservation Research. – 2018. – Vol. 3(2). – P. 68-88.
5. **Огурцов С.С.** Моделирование пригодности местообитаний и распределения бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью метода максимальной энтропии // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2019. – Т. 4, № 4. – С. 34-64.
6. **Огурцов С.С., Желтухина Ю.С.** Ягоды кустарничков в питании бурого медведя (*Ursus arctos*) южной тайги на примере Центрально-Лесного заповедника // Труды Карельского научного центра РАН. – 2020. – № 5. – С. 29-43.



7. **Огурцов С.С.** Моделирование экологической ниши и пригодности местообитаний бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью метода факторного анализа GNESFA // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2020. – Т. 5, № 3. – С. 86-113.

**Статьи в зарубежных научных журналах из баз Scopus и Web of Science:**

8. **Ogurtsov S.S.,** Khapugin A.A., Zheltukhin A.S., Fedoseeva E.B., Antropov A.V., Delgado M.d.M., Penteriani V. Brown bear food habits in natural and human-modified landscapes in West-European Russia // *Ursus*. – 2023. (В печати).
9. **Ogurtsov S.S.,** Khapugin A.A., Zheltukhin A.S., Fedoseeva E.B., Antropov A.V., Delgado M.d.M., Penteriani V. Brown bear food-probability models in West-European Russia: on the way to the real resource selection function // *Forests*. – 2022. – Vol. 13. No. 8. 1247.

**Публикации в других изданиях:**

10. **Огурцов С.С.** Особенности питания бурого медведя орехами лещины на территории Центрально-Лесного заповедника // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2017. – Т. 26, № 4. – С. 238-243.
11. **Огурцов С.С.** Описание экологической ниши бурого медведя (*Ursus arctos*) на основе факторного анализа ENFA // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, вып. 7 – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. – С. 136-148.

**Публикации в сборниках тезисов научных конференций:**

12. **Огурцов С.С.** Особенности питания бурого медведя (*Ursus arctos* L.) в летний период в Центрально-Лесном заповеднике // Биология: от молекулы до биосферы. Мат. III Межд. конф. молодых ученых. – Харьков: СПД ФО Михайлов Г.Г., 2008. – С. 386-387.
13. **Огурцов С.С.,** Желтухин А.С. Бурый медведь в антропогенных ландшафтах Верхневолжья // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. Сборник мат. 4-ой межд. науч.-практ. конф. – М., 2011. – С. 308-310.
14. **Огурцов С.С.** Моделирование пригодности местообитаний бурого медведя на основе дистанционной информации. Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. сов. (X Съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – С. 294.
15. **Огурцов С.С.** Особенности питания бурого медведя яблоками на территории Центрально-Лесного заповедника // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. сов. (X Съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – С. 295.
16. **Огурцов С.С.** Питание бурого медведя (*Ursus arctos* L.) ягодами черники в ельниках Центрально-Лесного заповедника // Биоразнообразии: глобальные и региональные процессы. Мат. IV Всерос. конф. молодых ученых. – Улан-Удэ, 2016. – С. 100-101.
17. **Огурцов С.С.,** Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б. Применение данных дистанционного зондирования и ГИС для построения карт пригодности местообитаний бурого медведя (*Ursus arctos* L.) в Центрально-Лесном заповеднике // Научные исследования в заповедниках и

- национальных парках России. Мат. Всерос. науч.-практ. конф. – Петрозаводск, 2016. – С. 168.
18. **Огурцов С.С.**, Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б., Волков В.П. ГИС-технологии и ДДЗ в изучении экологии крупных млекопитающих на примере бурого медведя (*Ursus arctos* L.) // Современные технологии в деятельности ООПТ. Мат. межд. научно-практ. сем. ГИС-Нарочь. – Минск, 2016. – С. 35-39.
  19. **Огурцов С.С.** Пищевой рацион бурого медведя Центрально-Лесного заповедника по данным анализа экскрементов // Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных. Мат. науч. конф. – Пенза: изд-во ПГУ, 2016. – С. 75.
  20. **Огурцов С.С.** Влияние нажировочных кормов на качество местообитаний бурого медведя // Мат. Всерос. науч. конф. с межд. уч. XXX Люблинские чтения «Современные проблемы экологии и эволюции». – Ульяновск, 2017. – С. 333-341.
  21. **Огурцов С.С.**, Желтухина Ю.С. Поведение бурого медведя (*Ursus arctos*) во время питания яблоками: опыт использования фотоловушек с видеорежимом // Природные резерваты – гарант будущего. Всерос. науч.-практ. конф. с межд. уч. – Улан-Удэ, изд-во БНЦ СО РАН, 2017. – С. 195-200.
  22. **Ogurtsov S.S.**, Zheltukhin A.S., Puzachenko Yu.G. Results of the long-term study of the brown bear ecological niche in the West of European Russia // 26th International conference on Bear Research and Management. Majić Skrbinšek A (Ed.). – Ljubljana, Slovenia, 2018. – P. 112.
  23. **Огурцов С.С.**, Федосеева Е.Б. Муравьи в питании бурого медведя (*Ursus arctos*) в Центрально-Лесном заповеднике // Муравьи и защита леса. Мат. XV Всерос. мирмекологического симпозиума. – Екатеринбург, 2018. – С. 141-147.
  24. **Огурцов С.С.** Построение моделей пригодности местообитаний бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью программы MaxEnt // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. Мат. научн. конф. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2019. – С. 196-199.
  25. **Огурцов С.С.**, Хапугин А.А., Желтухин А.С. Картографирование видов сем. Ариáceае как пищевых ресурсов бурого медведя в южной тайге на основе моделей MaxEnt // Научные основы устойчивого управления лесами. Мат. Всерос. науч. конф. с межд. уч., посвященной 30-летию ЦЭПЛ РАН. – М., 2022. – С. 188-192.
  26. **Огурцов С.С.**, Желтухин А.С. Заповедники как экологические обсерватории для моделирования пространственного распределения и пригодности местообитаний видов // Мат. Всерос. науч. конф. с межд. уч. «Научные исследования и экологический мониторинг на ООПТ России и сопредельных стран». М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2022. – С. 88-94.
  27. **Огурцов С.С.**, Федосеева Е.Б., Желтухин А.С. Модель пространственного распределения купольных гнезд муравьев как пищевого ресурса бурого медведя в южной тайге // Муравьи и защита леса. Мат. XVI Всерос. мирмекологического симпозиума. – ЗБС МГУ, 2022.