

REVIEW ARTICLES

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

ОЦЕНКА ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ С ПОМОЩЬЮ ФОТОЛОВУШЕК НА ОСНОВЕ МОДЕЛИ СЛУЧАЙНЫХ СТОЛКНОВЕНИЙ: ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

С. С. Огурцов^{1,2} ¹Центрально-Лесной государственной природный биосферный заповедник, Россия²Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Россияe-mail: etundra@mail.ru

Поступила: 08.08.2022. Исправлена: 28.10.2022. Принята к опубликованию: 06.11.2022.

Оценка плотности населения млекопитающих долгие годы остается одной из проблемных задач как фундаментальной популяционной экологии, так и практических программ по сохранению популяций конкретных видов. Большинство методов расчета плотности населения с помощью фотоловушек сосредоточены вокруг видов с индивидуально распознаваемыми особями. В настоящем обзоре приводятся теоретические основы и практические рекомендации для метода оценки плотности населения видов млекопитающих с индивидуально нераспознаваемыми особями при помощи фотоловушек – модели случайных столкновений (Random Encounter Model, REM). На основе обширного анализа литературы и собственного опыта обсуждаются теоретические и практические положения для применения данного метода, а также его сильные и слабые стороны. С помощью REM, зная параметры эффективной зоны срабатывания фотоловушки (радиус и угол), а также длину суточного хода вида, можно скорректировать значение показателя отлова (числа независимых регистраций на число отработанных фотоловушко-суток), чтобы рассчитать плотность населения. Эффективная зона срабатывания фотоловушки определяется через моделирование с применением алгоритмов компьютерного зрения. Суточный ход животного рассчитывается на основе уровня его активности и скорости передвижения с учетом поведенческих паттернов на основе моделей машинного обучения. Для REM должен использоваться случайный или систематический дизайн распределения локаций фотоловушек. Если камеры установлены напротив троп, дорог или просек, то должны применяться соответствующие поправочные коэффициенты. Эффективность и надежность REM подтверждена многими независимыми оценками плотности населения, включая анализы с повторным отловом, визуальные учеты на трансектах и учеты по экскрементам. На сегодняшний день реализация метода и его расширений представлена в среде программирования R. Установлено, что основными трудностями при работе являются технические несовершенства самих фотоловушек, относительно большое необходимое число их локаций (от 50 и больше), а также долгие калибровочные работы. Для устранения этих трудностей приводятся возможные пути решения. В заключение, приведены практические рекомендации для применения REM в исследованиях на заповедных территориях.

Ключевые слова: REM, мониторинг, нераспознаваемые особи, размер популяции, суточный ход, учеты, фотомониторинг, численность

Введение

Определение размера популяций различных видов животных всегда было одной из самых сложных задач популяционной экологии (Seber, 1982; Reed et al., 2003; Nichols & Williams, 2006; Morellet et al., 2007), формируя при этом основу многих программ мониторинга млекопитающих (Jones et al., 2013; Сутырина и др., 2013; Rovero & Zimmermann, 2016; Рожнов и др., 2018; Огурцов, Желтухин, 2022). Без знаний о численности невозможны грамотные действия по сохранению видов (Carbajal-Borges et al., 2014; Caravaggi et al., 2016; Wearn & Glover-Kapfer, 2017; Palencia et al., 2022). В то же время многие методы оценки численности являются либо слишком материально-затратными, либо имеют слабую теоретическую основу (Zero et al., 2013). Далее мы

будем говорить в первую очередь о плотности населения животных (т.е. числа особей на единицу площади), как о «золотом стандарте», потому что расчет численности (абсолютного числа особей) требует определения эффективной площади учета, которую часто сложно однозначно установить (Wearn & Glover-Kapfer, 2017).

За последние 15 лет исследования с применением фотоловушек значительно продвинулись в вопросе оценки плотности населения млекопитающих (Burton et al., 2015; Rovero & Zimmermann, 2016; Zwerts et al., 2021), как одном из самых дискуссионных среди таких исследований (Foster & Harmsen, 2012; Wearn & Glover-Kapfer, 2017; Palencia et al., 2021a; Zwerts et al., 2021). Долгие годы большинство методов оценки плотности населения при помощи фотоловушек (например,

«capture-recapture» и «mark-resight») были сосредоточены на видах, особи которых имеют индивидуальную окраску или морфологические образования (чаще всего рога) (Foster & Harmsen, 2012; Hernandez-Blanco et al., 2013; Royle et al., 2013; Сутырина и др., 2013; Matiukhina et al., 2016; Wearn & Glover-Kapfer, 2017; Заумыслова, Бондарчук, 2017; Gamelon et al., 2020). При этом особи большинства других видов млекопитающих не обладают такими уникальными особенностями, которые позволяли бы их визуально распознавать (идентифицировать) по фотографиям с фотоловушек (далее – виды с нераспознаваемыми особями). В то же время уже достаточно давно ведутся разработки методологических решений как раз для таких млекопитающих (Gilbert et al., 2020; Palencia et al., 2022). Среди этих методов можно отметить построение следующих моделей: «Random Encounter Model» (REM) (или модель случайных столкновений; Rowcliffe et al., 2008), «Random Encounter and Staying Time» (REST; Nakashima et al., 2018), «Camera Traps Distance Sampling» (CT-DS; Howe et al., 2017), «Time to Event» (TTE; Moeller et al., 2018), «Spatial Counts» (Chandler & Royle, 2013), «Spatial Presence-Absence» (SPA; Ramsey et al., 2015), «Species Space Use» (SPU; Luo et al., 2020). Первые четыре метода являются наиболее популярными и часто используются совместно (например, ENETwild Consortium et al., 2020, 2021; Jayasekara et al., 2021; Palencia et al., 2021a; Jensen et al., 2022).

Согласно проведенным исследованиям, REM является самым популярным методом оценки плотности населения видов с нераспознаваемыми особями (Gilbert et al., 2020), поэтому в настоящей работе мы решили подробно рассмотреть именно его. Данный метод был применен для расчета плотности популяций 45 видов самых разнообразных млекопитающих (Palencia et al., 2022): насекомоядных (Schaus et al., 2020), зайцеобразных (Caravaggi et al., 2016; Jensen et al., 2022; Palencia et al., 2022), средних и крупных хищников (Cusack et al., 2015a,b; Popova et al., 2017; Jayasekara et al., 2021; Loonam et al., 2021; Pettigrew et al., 2021). Но наибольшее распространение он получил в исследованиях различных копытных (Zero et al., 2013; Carbajal-Borges et al., 2014; Massei et al., 2017; Pfeiffer et al., 2018; Marcon et al., 2019, 2020; Nickerson & Parks, 2019; ENETwild Consortium et al., 2020, 2021; Kavčić et al., 2021; Palencia et al., 2022).

Долгое время моделирование с помощью REM осложнялось необходимостью данных

по скорости передвижений животных и зоне срабатывания фотоловушки, расчет которых, в идеале, должен быть проведен за тот же период времени и в тех же условиях, что и сам фоточет (Rowcliffe et al., 2008). Такие требования сильно ограничивали применимость REM и препятствовали его широкому и повсеместному использованию (Palencia et al., 2021a). Для выполнения этих условий за последние годы были разработаны оригинальные способы расчета требуемых показателей исключительно по данным фотоловушек (Rowcliffe et al., 2016; Rowcliffe, 2020; Palencia et al., 2021a), что многократно повысило применимость REM.

Метод REM уже несколько раз упоминался в русскоязычной литературе, но был рассмотрен очень поверхностно и без раскрытия своего потенциала (Кастрикин и др., 2020; Askerov et al., 2022). Насколько мы знаем, на сегодняшний день REM еще не применялся в России и пока слабо известен широкой аудитории пользователей фотоловушек. Целью настоящего обзора является подробный разбор теоретических и практических принципов применения REM на основе обширного анализа литературы и личного опыта его использования с 2018 г. В качестве примера исследования, где демонстрируются все изложенные рекомендации, мы приводим результаты работы по оценке плотности и численности популяционной группировки *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 в Центральном-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (ЦЛГЗ, Тверская область, Россия), изложенные в работе Огурцова (2023).

Материал и методы

При подготовке настоящего обзора был использован литературный анализ публикаций с момента выхода первой статьи по REM (Rowcliffe et al., 2008) и до июля 2022 г. Поиск работ осуществляли с помощью баз данных Scopus (<https://www.scopus.com>), Web of Science Core Collection (<https://www.webofscience.com>), ResearchGate (<https://www.researchgate.net>) и Google Scholar (<https://scholar.google.com/>) по ключевым запросам «Random Encounter Model», «REM», «density estimation», «unmarked species» и «camera traps». Апробирование REM проводили на основе данных, полученных в рамках работ по фотомониторингу в Южном лесничестве ЦЛГЗ (Огурцов, Желтухин, 2022) за период с 2018 по 2021 гг. (подробнее см. Огурцов, 2023).

В настоящем обзоре мы следовали определенной логической структуре, которая включала в себя

знакомство с общими теоретическими концепциями метода, объяснения расчетов основных параметров, выбор дизайна исследования и корректировку результатов, обсуждение надежности метода и его развития, а также описание потенциальных проблем, с которыми столкнется исследователь, и их возможных решений. В конце приводится список основных рекомендаций при работе с REM.

Результаты и обсуждение

Предпосылки REM: отражает ли показатель отлова обилие вида?

Известно, что показатель отлова (Trapping Rate, TR – отношение числа независимых регистраций к числу отработанных фотоловушко-суток) или индекс относительного обилия (Relative Abundance Index, RAI) могут содержать в себе информацию о численности животных (Rowcliffe et al., 2008; Rovero & Marshall, 2009; Wearn & Glover-Kapfer, 2017), а ряд исследований выявил высокую корреляцию между его значениями и независимыми оценками плотности населения (O'Brien et al., 2003; Kelly, 2008; Rovero & Marshall, 2009). Логично предположить, что с увеличением численности вида возрастает вероятность контактов его особей с фотоловушками, что приводит к увеличению числа регистраций и соответственно RAI (Rovero & Marshall, 2009). В то же время есть исследования, где значения RAI не соотносятся с оценками REM (Jayasekara et al., 2021).

Применение RAI в качестве индекса обилия противоречиво как с теоретической, так и с практической точек зрения (Jennelle et al., 2002; Karanth et al., 2003), главным образом, потому, что он не учитывает вероятность обнаружения и, таким образом, искажается под влиянием варибельности этого фактора (MacKenzie et al., 2002; Pollock et al., 2002). Сама вероятность обнаружения зависит сразу от нескольких независимых друг от друга параметров – вида животного, скорости его передвижения, поведения, температуры и влажности среды, а также условий расположения фотоловушки (Larussa et al., 2007; Harmsen et al., 2010; Cusack et al., 2015a,b; Mann et al., 2015). В максимальном упрощении это означает, что RAI отражает плотность населения животных лишь в том случае, если он откалиброван для каждой локации (места установки фотоловушки), временного периода, вида животного и условий съемки, что в свою очередь обесценивает необходимость в индексе как таковом (Rowcliffe et al., 2008). Если же

мы сможем контролировать все эти параметры (через их моделирование), то появится возможность скорректировать RAI для максимально правдоподобного отражения абсолютного обилия (Rowcliffe et al., 2008, 2011). В этом и состоит главный замысел REM.

Общие теоретические положения REM

Основная концепция метода REM изложена в работах Rowcliffe et al. (2008, 2011, 2012, 2013, 2014, 2016) и Palencia et al. (2021a). Он основан на теоретической модели идеального газа из молекулярной физики, которая успешно применяется в экологии для описания взаимодействий (контактов) между животными (Hutchinson & Waser, 2007). Главными постулатами молекулярно-кинетической теории идеального газа являются следующие: 1) крайне малый размер частиц (молекул) по сравнению с расстояниями между ними; 2) силы притяжения между молекулами не учитываются, а импульс передается только при соударениях; 3) соударения частиц между собой и стенками абсолютно упруги; 4) количество молекул в газе велико и фиксировано; 5) газ находится в состоянии термодинамического равновесия (Ландау и др., 1965).

На основе этой теории была разработана «модель случайных столкновений», которая определяет характер контактов («столкновения») между животными и фотоловушками (Rowcliffe et al., 2008). Действительно, участок пространства с локациями фотоловушек можно представить как двумерную модель идеального газа, где одни подвижные частицы (особи животных) «случайным» образом двигаются относительно других неподвижных частиц (фотоловушек) (рис. 1А). При этом «столкновения» (регистрации животных камерами) происходят лишь в эффективной зоне срабатывания фотоловушки (рис. 1В). На основе характера таких «столкновений», а также показателя отлова была разработана модель и выведена формула, по которой можно рассчитать плотность населения особей (Rowcliffe et al., 2008).

Вероятность «столкновения» животного с фотоловушкой, согласно теории идеального газа, определяется числом самих животных (неизвестная искомая величина), расстоянием, которое проходят животные за определенное время (чем больше расстояние, тем больше вероятность «столкновения») и размером эффективной зоны срабатывания фотоловушки (чем

больше зона, тем больше вероятность «столкновения»). Расстояние, преодолеваемое животным (например, его суточный ход), является производным скорости передвижения и времени, которое животное находилось в активном состоянии (т.е. когда оно не спало и не отдыхало). Эффективная зона срабатывания фотоловушки представляет собой сектор, который определяется двумя характеристиками – эффективным радиусом (т.е. расстоянием от пассивного инфракрасного (Passive Infra-Red, PIR) датчика камеры до животного) и эффективным углом (т.е. двойным углом между линией до животного (радиусом) и перпендикулярной линией от PIR-датчика). Из этого была выведена следующая формула согласно Rowcliffe et al. (2008):

$$D = \left(\frac{y}{t} \times \frac{\pi}{v \times r \times (2 + \theta)} \right) \times g,$$

где D – это плотность населения особей; y – число независимых регистраций; t – число отработанных фотоловушко-суток; v – суточный ход; r – эффективный радиус зоны срабатывания; θ – эффективный угол зоны срабатывания; g – средний размер группы особей; $\pi \approx 3.14$ (рис. 1С).

Данная формула позволяет извлечь данные о плотности населения из показателя отлова,

скорректировав его с помощью независимых оценок параметров модели (суточного хода и зоны срабатывания). По умолчанию REM относится к тем методам, которые не позволяют контролировать эффективную площадь учета (effective sampling area), поэтому оперирует лишь с плотностью населения в отличие от таких методов как «capture-recapture», «mark-resight» и модели Ройла-Николса, которые дают оценки абсолютного обилия (численности) особей (Wearn & Glover-Kapfer, 2017).

Применимость REM определяется рядом теоретических и практических требований. Согласно используемой теории, лежащей в основе метода, необходимо принять следующие допущения: 1) животные адекватно соответствуют используемой модели (т.е. ведут себя как молекулы идеального газа); 2) регистрации представляют собой независимые контакты между животными и фотоловушками; 3) популяция является географически закрытой (отсутствует эмиграция/иммиграция особей) и демографически закрытой (отсутствует рождаемость/смертность особей) (Rowcliffe et al., 2008). Очевидно, что на практике эти требования выглядят практически невыполнимыми.

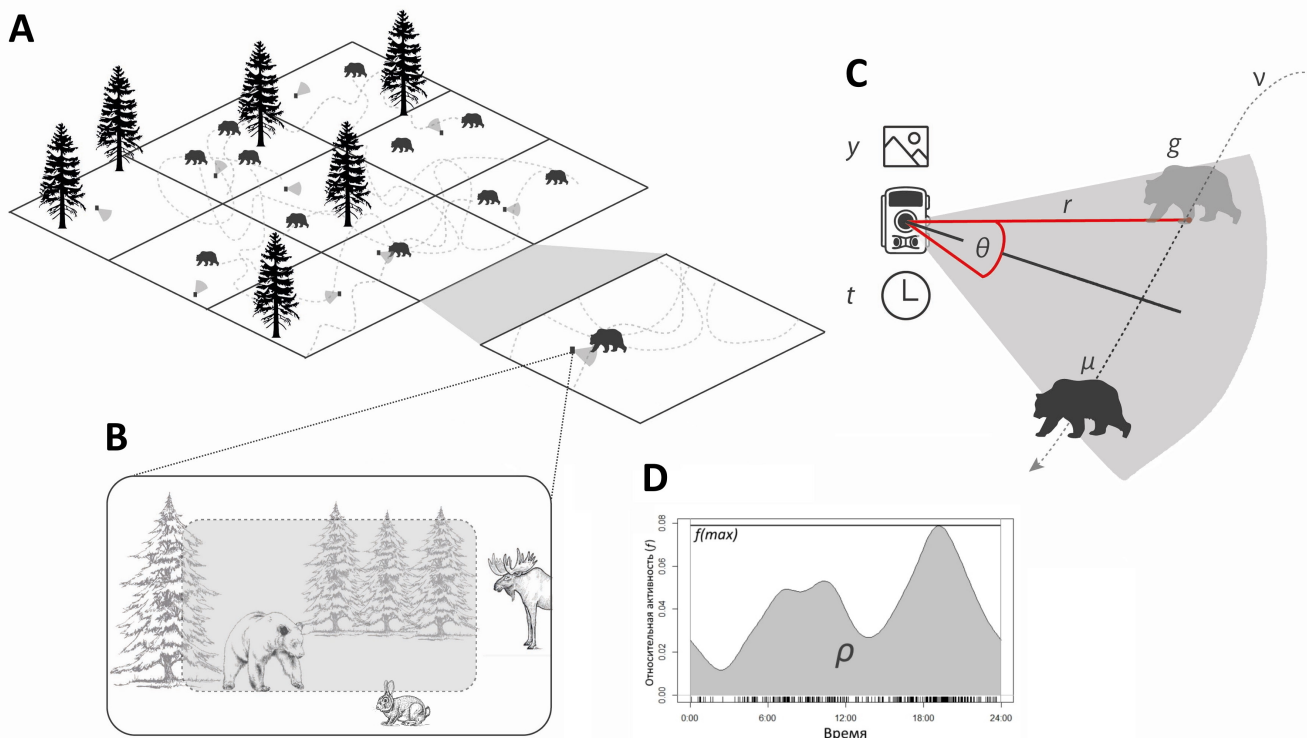


Рис. 1. Общий принцип работы Random Encounter Model (REM). Условные обозначения: А – «случайные» (относительно фотоловушек) передвижения животных; В – контакты с эффективной зоной срабатывания камеры (серый цвет); С – параметры модели, требуемые для расчета плотности; D – график уровня активности.

Fig. 1. The general principle of Random Encounter Model (REM). Designations: А – random (relative to camera traps) movements of animals; В – contacts with effective camera-trap detection zone (grey colour); С – model parameters required for density calculation; D – activity pattern plot.

Животные никогда не ведут себя как молекулы идеального газа (их передвижения не случайны, а детерминированы сложным комплексом факторов). Это обстоятельство стало одной из причин критики REM (Foster & Harmsen, 2012). Однако было продемонстрировано, что модель является достаточно устойчивой к нарушению первого допущения и подходит для многих типичных поведенческих паттернов млекопитающих (Rowcliffe et al., 2008). Первое допущение подразумевает, что животные должны двигаться независимо не сами по себе, а именно относительно фотоловушек (Rowcliffe et al., 2013).

Соблюдение второго допущения может быть вполне реально и требует для этого случайного (насколько это возможно) расположения локаций и отсутствия каких-либо аттрактантов (приманок). В то же время REM не является восприимчивым к пространственной автокорреляции (т.е. фиксации одной и той же особи на нескольких локациях) (Palencia et al., 2021a).

Третье допущение трудновыполнимо, поскольку в дикой природе не существуют полностью закрытых популяций. С одной стороны, им можно пренебречь, если максимально сократить продолжительность учета и проводить его вне периода размножения/смертности особей. С другой стороны, даже если продолжительность учета большая, и обилие особей меняется на его протяжении, то считается, что REM просто вычислит средние оценки плотности за это время (Palencia et al., 2021a).

Также существуют и практические (технические) условия применимости REM: 1) необходимо использовать минимум 20 (а лучше 40 и больше) локаций фотоловушек; 2) необходимо получить минимум 20 независимых регистраций; 3) для редких видов хищников и копытных должно быть отработано более 1000 фотоловушко-суток; для фоновых видов хищников – 500–1000 фотоловушко-суток; для фоновых видов копытных – 100–1000 фотоловушко-суток (Rowcliffe et al., 2008). Впрочем, Rovero et al. (2013) рекомендуют использовать для REM как минимум 50 локаций фотоловушек и как минимум 50 независимых регистраций. Протокол REM-REST для *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 программы ENETwild включает использование 45 локаций на расстоянии примерно 1.5 км друг от друга (ENETwild Consortium et al., 2021). Впрочем, некоторые авторы используют меньшее число локаций (например, 25

локаций у Carbajal-Borges et al., 2014) или добиваются необходимого числа простой перестановкой фотоловушек (например, Pfeffer et al., 2018; Marcon et al., 2019; Jayasekara et al., 2021; Palencia et al., 2021a). Но все же доказано, что чем больше локаций фотоловушек используется, тем более надежные оценки дает данный метод (Chauvenet et al., 2017).

Расчет эффективной зоны срабатывания фотоловушки

Определение параметров эффективной зоны срабатывания фотоловушки является важным этапом REM (Rowcliffe et al., 2011). Анализ чувствительности показал, что изменение радиуса и угла зоны срабатывания на 1% изменяет итоговое значение плотности на 1.0% и 0.3% соответственно (Cusack et al., 2015a).

Любая фотоловушка обладает техническими характеристиками, включающими помимо прочих максимальную дальность срабатывания и угол обзора объектива камеры. Тем не менее, по этим характеристикам невозможно рассчитать эффективную зону срабатывания хотя бы потому, что зона чувствительности PIR-датчика, как правило, не совпадает с углом обзора объектива и не прописана в техническом паспорте устройства. Известно, что помимо модели камеры (т.е. чувствительности PIR-датчика и узора линзы Френеля) эта зона меняется в зависимости от вида животного (Kelly & Holub, 2008; Hobbs & Brehme, 2017), его массы тела и скорости передвижения (Kelly, 2008; Rowcliffe et al., 2011), а также условий окружающей среды (в первую очередь влажности: Rowcliffe et al., 2011). Тем не менее, во многих исследованиях по REM применяются фиксированные (иногда даже паспортные) значения угла и радиуса (например, Zero et al., 2013; Carbajal-Borges et al., 2014; Popova et al., 2017; Marcon et al., 2019, 2020; Nickerson & Parks, 2019; Pettigrew et al., 2021). Это связано либо с отсутствием альтернативных способов оценки этих параметров на тот момент либо с намеренным упрощением авторами процедуры расчета. Так, например, для модели фотоловушки Seelock S308 согласно паспортным данным угол обзора объектива равен 50° или 0.87 радиан, тогда как на самом деле средний эффективный угол срабатывания в случае *Ursus arctos* составил 0.72 ± 0.04 радиан (Огурцов, 2023). Установлено, что переоценка параметров эффективной зоны срабатывания приводит к занижению оценок плотности населения по REM (Palencia et al., 2022).

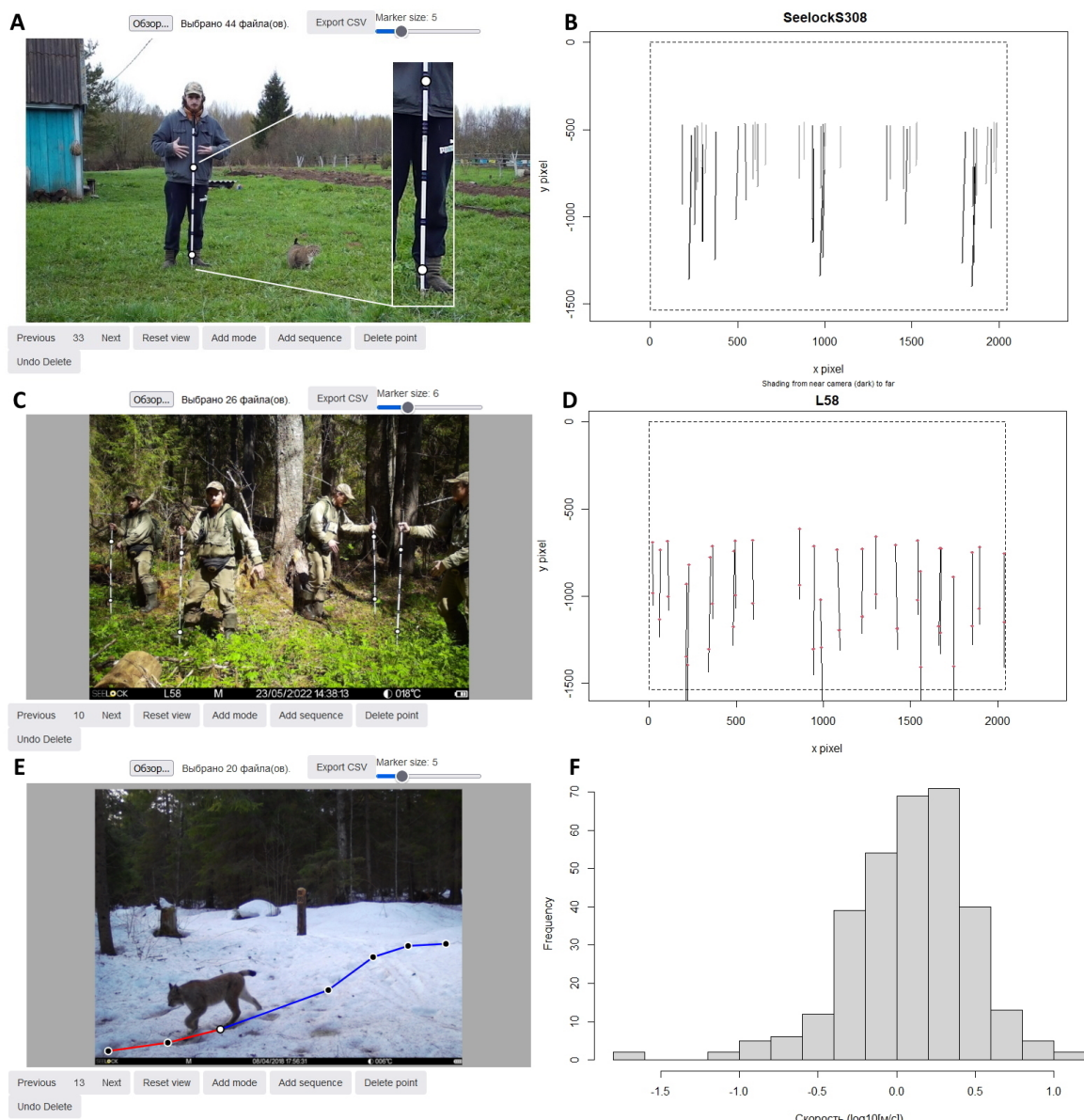


Рис. 2. Пример калибровки модели фотоловушки (A, B), локации фотоловушки (C, D), воссоздания пройденного пути животного на изображениях (E) при помощи веб-приложения Animal-Tracker, а также гистограмма распределения десятичных логарифмов рассчитанных скоростей (F).
Fig. 2. An example of camera calibrating (A, B), deployment calibrating (C, D), and the recreating of paths travelled by animals in images (E) using the Animal-Tracker web-application, as well as a barplot of the distribution of decimal logarithms of the calculated animal speed (F).

Процесс определения параметров эффективной зоны срабатывания изначально был самым трудоемким, предполагавшим распечатку фотографий (или их просмотр на картридере/ноутбуке) непосредственно на самой локации и ручное измерение расстояния и угла до места первой фиксации животного с помощью рулетки и компаса (Rowcliffe et al., 2011). В других случаях для этого также использовались естественные отметки (камни, кусты, деревья) (например, EN-ETwild Consortium et al., 2020, 2021; Kavčić et al., 2021; Palencia et al., 2021a, 2022), специальные шесты (Caravaggi et al., 2016; Hofmeester et al., 2017) или ленты (Pfeffer et al., 2018), расстояния

до которых были заранее измерены. Отдельные авторы накладывали на фотографии (или видео) специально созданную сетку с известными размерами ячеек (Jayasekara et al., 2021). Благодаря современным разработкам в области технологий компьютерного зрения удастся избежать таких трудностей, что делает процесс измерения эффективной зоны срабатывания значительно проще (Rowcliffe, 2020, 2021).

Параметры эффективной зоны срабатывания определяются для первого кадра каждой регистрации вида (т.е. самого первого появления животного) (Rowcliffe et al., 2011). На сегодняшний день разработан специальный

алгоритм определения таких параметров, реализованный в веб-приложении Animal-Tracker (<https://lauravzarco.github.io/animaltracker>). Это приложение позволяет создавать модели компьютерного зрения на основе тренировочного набора фотографий. Всего необходимо построить три типа моделей: модели калибровки камер (для каждой модели фотоловушки), модели калибровки локаций (для каждой локации фотоловушки) и модели позиций животных на фотографиях (Rowcliffe, 2021) (рис. 2).

Калибровка камер проводится в контролируемых условиях (в офисе, во дворе дома, в лаборатории), когда фотоловушка крепится на устойчивую опору на открытом месте, а затем производится фотосъемка специально подготовленного калибровочного шеста на различных заранее измеренных расстояниях от фотоловушки. Калибровочный шест представляет собой любую прямую палку (лыжную или трекинговую), на которой через каждые 20 см сделаны отметки (от 0 м до 1 м). При фотографировании исследователь показывает пальцами текущее расстояние от шеста до камеры (например, 8 м на рис. 2А). В дальнейшем в Animal-Tracker на всех полученных фотографиях отмечаются самая нижняя и самая верхняя видимые отметки на шесте и расстояния до них (рис. 2А). Такая процедура проводится для каждой модели камеры.

Калибровка локаций проводится аналогичным образом, но без измерения расстояний до шеста. На каждой локации фотоловушки исследователь располагает калибровочный шест на различном удалении от камеры в тех местах, где вероятнее всего ходят животные. Всего отмечается 20–30 (иногда до 40) положений (рис. 2С). Дальнейшая процедура аналогична калибровке камер.

Затем, применяя технологии компьютерного зрения, мы обучаем модели сопоставлять значения координат пикселей изображения и разницу их положений в кадре с реальным положением точек в пространстве и расстоянием между ними. В итоге наши модели могут быть представлены как условные рисунки воссозданных шестов, где они уже являются геометрическими объектами с известными размерами (рис. 2В, D).

Для определения эффективного радиуса срабатывания (r) применяется простая модель отношения рисков (simple hazard rate model), а для эффективного угла срабатывания (θ) – полунормальная модель (half-normal model), согласно

рекомендациям Rowcliffe et al. (2011). При этом очень важно правильно настроить остальные параметры этих моделей, потому что они сильно зависят от физических условий каждой локации.

Расчет уровня активности животных

Уровень активности животных (ρ) – это доля времени, в течение которого животное остается активным (Rowcliffe et al., 2014). Согласно REM, животные считаются активными, когда они не находятся в своих убежищах (логовах или на лежаках). Для определения уровня активности необходимо построить функцию циркулярной kernel-модели (circular kernel model) активности $f(x)$, соответствующую набору времени регистраций (в радианах). В этом случае площадь под кривой такой функции будет соответствовать общему времени, затраченному животным на активность. Площадь под касательной к максимуму вероятностной функции плотности $f(max)$ между 0 и 2π будет пропорциональна максимально возможному общему уровню активности при условии постоянной активности всех особей в популяции. Уровень активности в таком случае можно рассчитать как отношение двух этих площадей (рис. 1D) (Rowcliffe et al., 2014):

$$\rho = \frac{1}{2 \times \pi \times f_{\max}},$$

где ρ – уровень активности животных, $\pi \approx 3.14$, f_{\max} – касательная под максимумом вероятностной функции плотности.

Расчет скорости передвижения животных

Передвижения животных – это ключевой параметр их пространственного распределения (Morales & Ellner, 2002) и численности популяции (Royle et al., 2013). Скорость движения (movement rate) может быть измерена в двух временных шкалах. В короткой шкале она отражает скорость животного во время всплесков активности (например, преследование хищником жертвы, ее бегство, жировка, миграция и т.п.). Это т.н. скорость передвижения (travel speed). Она отражает степень взаимодействия животных и их ресурсов, а также степень активных энергозатрат. Это средняя скорость передвижения особей популяции в состоянии активности (Rowcliffe et al., 2016). В длинной шкале она отражает скорость животного в течение всего цикла активности. Это так называемый суточный ход (day range), который характеризует использование животным пространства. Суточный ход является производным от скорости передвиже-

ния и доли времени активности в течение суток (уровня активности) (Rowcliffe et al., 2016) и рассчитывается по формуле:

$$v = \mu \times \rho,$$

где v – суточный ход, μ – скорость передвижения, ρ – уровень активности.

В идеале скорость срабатывания фотоловушки должна быть меньше 0.5 с, а точность записи времени – 0.1 с, чтобы даже для самых быстрых перемещений было получено как минимум два кадра с разницей во времени (Rowcliffe et al., 2016). К сожалению, большинство доступных моделей фотоловушек не обладает такими характеристиками, что сильно усложняет работу. Однако с помощью соответствующей корректировки и правильной разметки удается обойти эту проблему. Для этого можно также использовать способ, предложенный Rowcliffe et al. (2016).

Известно, что при определении скорости передвижений животных по данным фотоловушек, распределение скоростей часто смещено в сторону более высоких значений, поэтому для расчета среднего не рекомендуется использовать среднее арифметическое (Rowcliffe et al., 2016; Palencia, 2021; Palencia et al., 2021b). Сначала для расчета скорости использовалось среднее геометрическое (Rowcliffe et al., 2008); затем скорость стала моделироваться по методу максимального правдоподобия (Rowcliffe et al., 2016), а в недавних рекомендациях предлагается использовать среднее гармоническое, которое позволяет снизить эффект больших скоростей (Rowcliffe, 2020).

Для определения скорости передвижения (μ) используется тот же алгоритм компьютерного зрения веб-приложения Animal-Tracker, что и для определения эффективной зоны срабатывания фотоловушки. Позиции животных в пространстве отмечаются на каждой фотографии регистрации, помечая точкой проекцию центра масс зверя на земле (рис. 2E). После этого точки каждой фотографии в пределах одной регистрации соединяются между собой, образуя ломаную линию – воссозданный путь особи (рис. 2E) (Rowcliffe, 2021). Поскольку все модели фотоловушек и локация уже откалиброваны, на фотографиях становятся возможны линейные метрические измерения. Зная точное время каждой точки ломаной линии, извлеченное из метаданных соответствующего ей изображения, а также длины каждого ее сегмента, удастся рассчитать как пройденное в поле зрения камеры расстояние, так и затраченное на это время, а значит – скорость передвижения животного в кадре (Rowcliffe et al., 2016). Обработав

таким образом все фотографии, мы получаем набор данных по скоростям передвижения и можем оценить их распределение (рис. 2F).

Расчет суточного хода

Известно, что длина суточного хода является наиболее влиятельным параметром при построении REM (Rowcliffe et al., 2016; Pfeffer et al., 2018; Jayasekara et al., 2021; Kavčić et al., 2021), поэтому от ее грамотного расчета будет напрямую зависеть итоговая оценка плотности населения. Многие исследования по определению суточного хода выполнены на основе VHF/GPS-телеметрии, которая неизбежно занижает его значения (Rowcliffe et al., 2012; Nickerson & Parks, 2019; Palencia et al., 2019, 2021a). Это происходит потому, что расстояния обычно высчитываются по прямой между локациями, не учитывая извилистости пути (Середкин и др., 2014; Palencia et al., 2019, 2022; Pettigrew et al., 2021).

Считается, что для точного расчета суточного хода по данным телеметрии необходимо получение нескольких GPS-локаций в минуту (Rowcliffe et al., 2012). Однако такая частая фиксация до сих пор невозможна во многих исследованиях. Так, например, время между последовательными GPS-локациями *Ursus arctos* в Румынии составляло от 1 ч до 2 ч (Pop et al., 2018). Для VHF-телеметрии периодичность фиксации радиолокаций может быть еще реже, например, 1 локация в 1.8 дней (Clevenger et al., 1990). Разумеется, за это время животные совершают значительные смещения от передвижений по прямой линии. Именно поэтому для правильного расчета настоящего суточного хода необходимо вводить специальный поправочный коэффициент на извилистость пути (Palencia et al., 2019). Ситуация может быть еще более критичной. Например, Manzo et al. (2012) установили, что даже при частой фиксации GPS-локаций (например, через каждые 15 мин) приходилось умножать суточный ход *Martes martes* Linnaeus, 1758 на коэффициент 2.2, чтобы учесть перемещения, которые особи совершали между GPS-локациями. В другом исследовании суточного хода *Sus scrofa* в Испании с помощью GPS-телеметрии и фотоловушек было установлено, что согласно данным телеметрии суточный ход составил 2.82 км, 1.96 км и 6.19 км для трех временных периодов (Palencia et al., 2019). С введением поправочного коэффициента на извилистость пути эти расстояния увеличились до 18.61 км, 18.24 км и 12.77 км соответственно (Palencia et al., 2019). Это еще раз

подчеркивает, насколько сильно GPS-телеметрия занижает значение суточного хода при расчете прямых отрезков без поправки на извилистость. Если значение суточного хода будет занижено, это приведет к переоценке плотности населения вида с помощью REM (Palencia et al., 2022).

Суточный ход, рассчитанный по данным фотоловушек, часто оказывается намного больше, чем по данным телеметрии. Установлено, что он может быть в 1.9–7.3 раз больше такового (Rowcliffe et al., 2016). Например, Pfeffer et al. (2018) выяснили, что в Швеции длина суточного хода *Alces alces* Linnaeus, 1758, полученная на основе GPS-телеметрии, составила 2.08 км, а по данным фотоловушек – 8.59 км; для *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758 эти значения составили 4.22 км и 11.90 км соответственно. Косвенно это наблюдалось и для мезо-хищников, для которых суточный ход по данным фотоловушек оказался довольно большим: 31.13 км для *Canis aureus* Linnaeus, 1758, 28.97 км для *Lutra lutra* Linnaeus, 1758, 17.22 км для *Urva smithii* J.E. Gray, 1837 (Jayasekara et al., 2021). Скорости этих видов составили 3.10 км/ч, 3.42 км/ч и 1.84 км/ч соответственно (Jayasekara et al., 2021). Для *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758 длина суточного хода составила от 16.71 км до 26.74 км, от 3.83 км до 4.85 км для *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 и от 5.03 км до 13.10 км для *Sus scrofa* (Palencia et al., 2021a).

Суточный ход, который в большей степени определяется скоростью передвижения животного, очень сильно влияет на итоговое значение плотности населения и связан с ней обратно пропорционально (Carbajal-Borges et al., 2014; Rowcliffe et al., 2016; Marcon et al., 2020). Например, для *Tapirus bairdii* Gill, 1865 было продемонстрировано, что с уменьшением суточного хода вдвое (с 14.4 км до 7.2 км) плотность населения *T. bairdii* увеличилась соответственно (с 0.12 особей/км² до 0.24 особей/км²), но с увеличением суточного хода (с 14.4 км до 21.6 км) уменьшение плотности населения было уже не столь значительным (с 0.12 особей/км² до 0.08 особей/км²) (Carbajal-Borges et al., 2014).

Отдельные исследования установили, что данные, полученные с фотоловушек, могут завышать значение суточного хода (Rowcliffe et al., 2016; Pfeffer et al., 2018). Во многом это происходит потому, что во время расчета не учитываются особенности поведения (паттерны), которые напрямую определяют скорость передвижения млекопитающих (поиск пищи, преследование/бегство, миграции и т.п.).

Чтобы учесть поведенческий паттерн в расчете скорости передвижения, был разработан специальный анализ на основе модели машинного обучения, так называемая «оценка суточного хода с учетом отношений поведенческих паттернов» (Day Range estimation with Ratios between Behaviors, DRRB) (Palencia et al., 2019, 2021b). В общих чертах, он состоит из следующих основных этапов: 1) выделения поведенческих паттернов i по скорости передвижения по методу кластеризации k -средних; 2) расчета показателя «speed-ratio» (отношения средней скорости самого быстрого поведенческого паттерна к средней скорости поведенческого паттерна i) для каждого поведенческого кластера, по которому взвешивается число регистраций (рис. 3); 3) умножения доли каждого поведенческого паттерна на общий уровень активности a и расчета доли активности для каждого поведения (p_i); 4) расчета суточного хода (v) как суммы произведений средней скорости s_i и уровня активности a_i (т.е. $a \times p_i$) (Palencia et al., 2021b):

$$v = \sum s_i \times a_i,$$

где v – суточный ход, s_i – средняя скорость, a_i – уровень активности.

Данный метод расчета позволяет учесть переоценку больших скоростей передвижений при расчете среднего показателя, а также учесть различные характеры передвижения, выражающиеся через поведенческие паттерны, что позволяет получать реалистичные значения суточного хода (Jayasekara et al., 2021) и существенно повышает точность оценок REM (Palencia, 2021; Palencia et al., 2021b). Установлено, что расчет скорости без учета поведенческих паттернов дает точные оценки суточного хода только в случае значения показателя «speed-ratio» меньше 10 и доли времени, когда животные демонстрируют медленное поведение, больше 0.5 (Palencia et al., 2021b). Если при наличии нескольких поведенческих паттернов не использовать DRRB, а рассчитывать среднюю арифметическую скорость, то ее значения будут переоценены, и, как следствие, будет получен слишком большой суточный ход (Palencia et al., 2021b). Использование DRRB позволяет получить оценки суточного хода, сопоставимые с GPS-телеметрией с поправкой на извилистость пути, в отличие от расчета на основе средней скорости передвижения с помощью лог-нормальной и вейбулловской моделей (Palencia et al., 2019). Если суточный ход основан только на GPS-телеметрии, то оценки плотности населения по REM будут сильно завышены (Palencia et al., 2022).

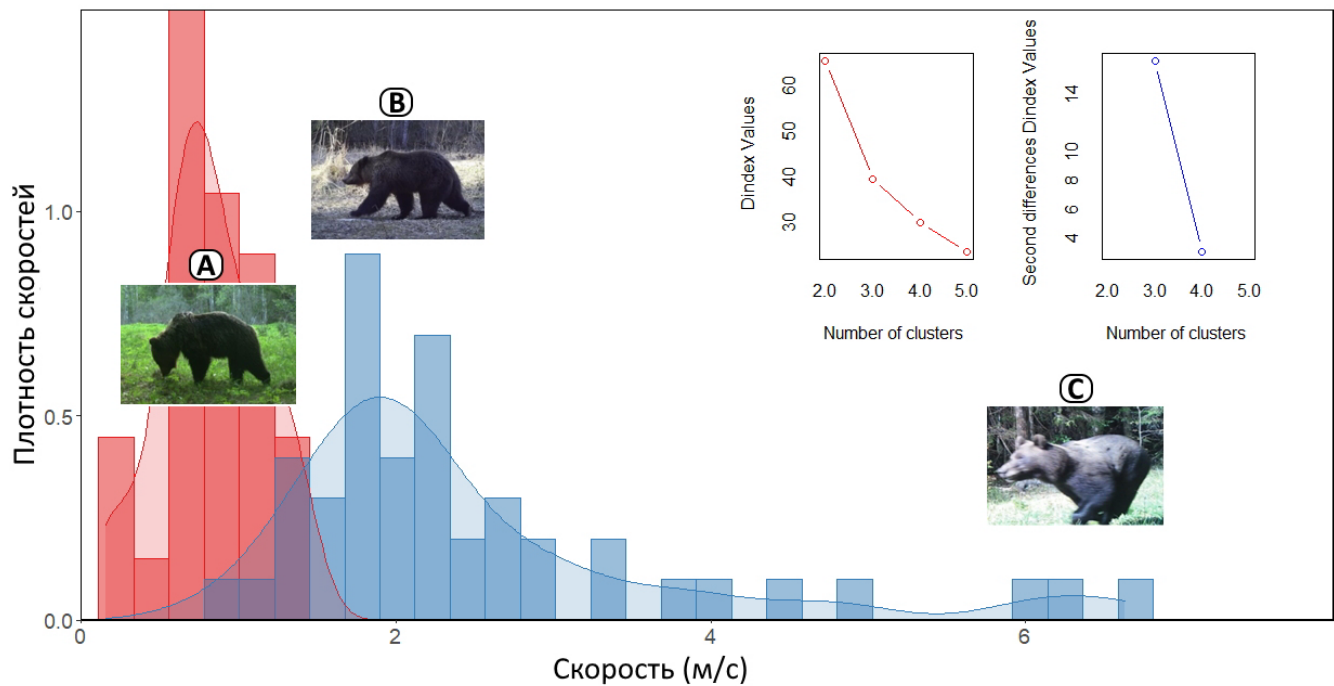


Рис. 3. Пример расчета показателя скорости передвижения *Ursus arctos* для выделенных поведенческих паттернов на основе моделирования с помощью оценки суточного хода с учетом отношений поведенческих паттернов (DRRB). В данном случае модель выделила два кластера (А – медленный, соответствующий, в основном, питанию и исследованию; В – средний, соответствующий перемещениям между местообитаниями). На графике заметны своеобразные «выбросы» (наиболее высокие скорости, соответствующие погоням *Ursus arctos* за *Alces alces* и друг за другом), но их число недостаточно для выделения третьего отдельного кластера С.

Fig. 3. An example of calculating the *Ursus arctos* travel speed for the selected behavioural ratios based on modelling using the Day Range estimation with Ratios between Behaviours (DRRB). In this case, the model has identified two clusters (A – slow, corresponding mainly to feeding and exploration; B – medium, corresponding to movements between habitats). On the bar plot, peculiar outliers are noticeable (the highest speed corresponding to the pursuit of both *Alces alces* by *Ursus arctos* and *U. arctos* individuals for each other), but their number is not sufficient to distinguish a third separate cluster C.

Распределение локаций и корректировка REM

Rowcliffe et al. (2008) предупреждали, что случайное распределение локаций (т.е. нарушение второго допущения) приводит к скошенным оценкам плотности населения, где среди примеров упомянуто также и расположение фотоловушек на дорогах и звериных тропах. Rowcliffe et al. (2013) подчеркивали, что условия локаций должны быть репрезентативны всей территории исследований и отдельно отмечали, что для построения REM подходит случайный стратифицированный или регулярный (систематический) дизайн. Именно поэтому многие исследования на основе REM применяют случайный (Carbajal-Borges et al., 2014; Caravaggi et al., 2016; Marcon et al., 2019; Nickerson & Parks, 2019; Jayasekara et al., 2021; Pettigrew et al., 2021) или регулярный дизайн по типу грида (Zero et al., 2013; Cusack et al., 2015a; Kavčić et al., 2021; Palencia et al., 2021a). Размещение фотоловушек вдоль троп и дорог приводит к завышению показателя отлова (TR), что, в свою очередь, ведет к переоценке плотности населения вида (Palencia et al., 2022).

В другой работе справедливо отмечено, что многие хищники (особенно крупные и средние виды Felidae) склонны использовать дороги и тропы в качестве путей перемещения, и случайное расположение фотоловушек не позволит зафиксировать их в каком-либо достаточном количестве (Garrote et al., 2021). Это утверждение основано на анализе многочисленных исследований (Lattucea et al., 2007; Harmsen et al., 2010; Blake & Mosquera, 2014; Di Bitetti et al., 2014; Cusack et al., 2015a,b).

В тропических лесах восточного Эквадора не нашли достоверных отличий в регистрациях многих видов животных на тропах и в глубине леса, хотя во многом это также определялось шириной троп (Blake & Mosquera, 2014). В приведенном исследовании тропы были очень узкие (< 1 м) и слабо контрастировали с окружающей растительностью, но *Panthera onca* Linnaeus, 1758 и *Leopardus pardalis* Linnaeus, 1758 были зарегистрированы практически только по тропам. В другом исследовании в Аргентине лесные дороги были проезжими для автомобилей (с интенсивностью движения 1 автомобиль/день) с шириной около 5 м, и на них было значительно больше

регистраций различных видов, чем за их пределами, также, в первую очередь, для средних и крупных хищников (Di Bitetti et al., 2014). Авторы обоих исследований справедливо указывают, что использование животными дорог сильно зависит от общих условий исследуемой территории (в первую очередь, густоты подлеска), типов ландшафтов, а также характера самих дорог или троп (Blake & Mosquera, 2014; Di Bitetti et al., 2014).

Например, в национальном парке Серенгети (Танзания) для многих хищников установленные значения RAI были значительно выше на тропах, чем на случайных локациях (Cusack et al., 2015b). Помимо этого различия в RAI между тропами и случайными локациями определялись также трофическим статусом, размером тела и условиями среды (влажный/сухой сезоны), что свидетельствует и о видоспецифичной особенности использования троп (Cusack et al., 2015b). В другом исследовании в национальном парке Серенгети *Panthera leo* Linnaeus, 1758 были привязаны в своих перемещениях не к тропам как таковым, а к деревьям, чтобы скрываться днем от палящего солнца в открытой саванне, поэтому размещение фотоловушек на деревьях приводило к переоценке плотности населения *Panthera leo* (Cusack et al., 2015a). Интересно, что при исключении дневных регистраций, переоценка пропала (Cusack et al., 2015a).

Известно, что если в исследованиях хищников использовать случайный дизайн расположения локаций, то понадобится слишком большое число фотоловушек и продолжительность учета (Garrote et al., 2021). Например, для *Leopardus pardalis* установлено, что для достижения десяти независимых регистраций нужно потратить 2545–5090 фотоловушко-суток вне дорог и только 59–566 фотоловушко-суток по дорогам (т.е. в 5–32 раза меньше) (Garrote et al., 2021).

Во многих исследованиях с фотоловушками камеры не устанавливаются случайным образом в лесу, а ставят вдоль грунтовых дорог, просек или троп, чтобы увеличить вероятность регистраций животных (Carbone et al., 2001; Wearn & Glover-Karfer, 2017). Так же поступают на абсолютном большинстве российских особо охраняемых природных территорий (ООПТ). При этом известно, что показатель отлова в таких местах завышен не только у хищных, но и у травоядных млекопитающих (Di Bitetti et al., 2014; Cusack et al., 2015b). Это означает, что для правильного расчета оценок REM необходимо проводить соответствующую корректировку; в противном случае оценки плотности населения будут очень

сильно завышены (Garrote et al., 2021).

Для корректировки результатов REM, позволяющей учесть переоценку использования животными дорог и троп, был разработан поправочный коэффициент CF (Correction Factor), с помощью которого удается получить скорректированную REM (т.е. Random Encounter Model corrected, REMc) (Garrote et al., 2021). В основе данного подхода лежит гипотеза о том, что если известно отношение использования видом дорог и остальной территории, а также отношение площади самих дорог к площади всей территории, то можно рассчитать коэффициент, который сможет исправить завышенные оценки REM в результате нарушения допущения о случайном расположении локаций фотоловушек (Garrote et al., 2021). Для этого используется следующая формула:

$$CF = \frac{\text{Доступность дорог}}{\text{Использование дорог}} = \frac{\frac{\text{Площадь дорог}}{\text{Общая площадь}}}{\frac{\text{Локации вида на дорогах}}{\text{Все локация вида}}}$$

REMc рассчитывается простым умножением результатов оригинальной модели (REM) на поправочный коэффициент (CF) (Garrote et al., 2021):

$$REM_c = REM \times CF,$$

где REMc – скорректированная REM, REM – результаты оригинальной модели, CF – поправочный коэффициент.

Авторы данного метода доказали на примере *Lynx pardinus* Temminck, 1827, что в случае применения поправочного коэффициента погрешность результатов REM относительно независимых оценок с помощью пространственно-явного повторного отлова (Spatially Explicit Capture-Recapture, SECR) снижается с 378% до 16% (Garrote et al., 2021).

Надежность REM

Согласно Palencia et al. (2022), было опубликовано 25 работ, где REM сравнивали с другими независимыми методами, и в большинстве из них надежность REM подтвердилась. Во-первых, он изначально показал высокую пригодность во время своих тестовых испытаний его авторами при сопоставлении с данными по независимым визуальным учетам в контролируемых условиях (Rowcliffe et al., 2008). REM также давал схожие оценки плотности населения, что и методы с повторным отловом, включая SECR (Zero et al., 2013; Anile et al., 2014; Schaus et al., 2020; Pettigrew et al., 2021; Jensen et al., 2022; Palencia et al., 2022), или визуальные учеты на трансектах (Zero et al., 2013; Palencia et al., 2021a, 2022). Оценки плотности на-

селения *Alces alces* в Швеции, полученные с помощью REM, достоверно не отличались от результатов учетов по экскрементам (Pfeffer et al., 2018).

В то же время были проведены исследования, где оценки REM отличались от данных независимых учетов, как визуальных (Marcon et al., 2020), так и с помощью молекулярно-генетических методов (Balestrieri et al., 2016). Стоит отметить, что во всех случаях такие различия обусловлены несоблюдением требований построения REM. Так, например, Marcon et al. (2020) в своем исследовании *Dama dama* Linnaeus, 1758 на военно-морской базе в Италии использовали всего девять локаций фотоловушек, суточный ход, полученный на основе VHF-телеметрии (1.63 км), фиксированные характеристики зоны срабатывания камеры (взяты из технического паспорта) и условия вольерного содержания. Marcon et al. (2020) справедливо делают вывод, что все эти факторы сильно повлияли на результаты и не позволили получить оценки, сходные с данными независимых визуальных учетов. В другом исследовании было выявлено, что REM дает погрешность при оценке плотности населения социальных животных (например, *Sus scrofa*), потому что не учитывает размеров групп особей (Chauvenet et al., 2017), хотя он обладает соответствующей поправкой. Тем не менее, даже в этой работе авторы подтвердили адекватность применения REM для оценки плотности населения видов с нераспознаваемыми особями. По результатам Balestrieri et al. (2016) оценки по REM для *Martes martes* оказались на 60% ниже, чем по данным генетического анализа. Сами авторы полагают, что это произошло из-за неадекватного суточного хода (взятого из литературы) без учета поведенческих паттернов и трудности расчета скорости передвижения скрытных видов без использования инвазивных методов (Balestrieri et al., 2016). Впрочем, с учетом последних вышеизложенных разработок все эти проблемы могут быть решены.

Дальнейшее развитие REM

Несмотря на то, что с момента первой публикации о REM прошло уже 15 лет, этот метод все еще продолжает активно развиваться. Из-за сложностей в определении многих параметров довольно долгое время число публикаций по нему оставалось невелико. По данным Palencia et al. (2022), с применением REM опубликовано 34 работы на март 2022 г. В течение последних 12 лет данный метод был существенно доработан и адаптирован, став не только еще более надежным, но и удобным

в использовании. Особый всплеск интереса к REM намечился с 2020 г., и в ближайшее время стоит ожидать еще больше исследований с его применением. Во многом этому будет способствовать R-пакет «camtools» (Rowcliffe, 2020), который еще не загружен в репозиторий CRAN в виде самостоятельного пакета, но доступен в виде набора функций (<https://github.com/MarcusRowcliffe/camtools>).

Сегодня REM все еще находится в своей активной стадии развития как со статистической, так и с технической точек зрения. Например, последние рекомендации по расчету дисперсии и доверительных интервалов подразумевают использование логарифмического шкалирования (Jourdain et al., 2020), хотя в текущей версии R-пакета «camtools» до сих пор применяется бутстрепинг. Это обстоятельство, по всей видимости, часто приводит к широким значениям доверительных интервалов. Также остается открытым вопрос о влиянии продолжительности учета на среднюю скорость передвижения животных (подробнее см. Огурцов, 2023).

В последние годы все чаще стали появляться различные расширения REM, включая упомянутый выше REST (Nakashima et al., 2018), а также gREM (generalised REM; Lucas et al., 2015) и iREM (integrated REM; Jourdain et al., 2020). Недавно Wearn et al. (2022) адаптировали REM для расчета плотностей многовидовых сообществ с помощью Байесовских подходов. Достаточно надежным с точки зрения результатов выглядит REST, несмотря на различия в оценках плотности населения *Sus scrofa* с визуальным учетом на трансектах (Palencia et al., 2021a). Этот метод уже использовался для оценки плотности населения лесных копытных (Nakashima et al., 2020) и тестировался с помощью волонтеров (Garland et al., 2020), но пока еще не получил широкого применения (Palencia et al., 2021a). С одной стороны, его преимуществом является то, что модель опирается не на суточный ход животного (что является самым проблематичным параметром REM), а на время, которое оно проводит в кадре (Palencia et al., 2021a). С другой стороны, его применение требует видеорежима (или «near-video» фотографий), а также кропотливой работы по разметке области перед камерой (Nakashima et al., 2020).

Видеорежим до сих пор не может быть рекомендован для широких исследований с фотоловушками (за исключением поведенческих) (Rovero & Zimmermann, 2016) по двум основным причинам. Во-первых, ограничения связаны с техническим несовершенством самих фотолову-

шек – временной задержкой между срабатыванием (триггером) и началом записи видео (так называемое «время восстановления» или «recovery time») (Nakashima et al., 2018; Palencia et al., 2019), которая у некоторых моделей может достигать 3–4 с. Это неизбежно приведет к пропуску многих регистраций и «пустым» видеозаписям, что мы неоднократно наблюдали и в собственных исследованиях. Во-вторых, из-за большого энергопотребления видеоловушек неизбежно увеличится частота их проверки (в лучшем случае) или появятся многочисленные пропуски в записях в результате ложных срабатываний (в худшем случае). В конечном итоге, использование видеорежима также скажется на скорейшем износе аккумуляторов, необходимости более объемных карт памяти и в результате на увеличении стоимости обслуживания фотоловушек. При этом проблема обработки видео, о которой тоже обычно упоминают (Steenweg et al., 2017), по нашему мнению, не является такой острой, учитывая новые доступные программы и нейросетевые алгоритмы распознавания образов на видеоизображениях. Проблема больших объемов видео, требующих значительно большего места для хранения, чем фотографии (Glen et al., 2013), сегодня также легко решается, учитывая постоянно растущие объемы внешних накопителей данных или серверное хранение.

Помимо видеорежима REST также требует достаточно большого числа локаций фотоловушек, например, 50–100 (Nakashima et al., 2018). Кроме того, на этот метод распространяются те же ограничения, что и на REM (независимость регистраций, случайное расположение локаций и т.п.). Мы считаем, что на сегодняшний день пока именно REMc является наиболее оптимальным методом оценки плотности населения видов млекопитающих с нераспознаваемыми особями при помощи фотоловушек.

Технические проблемы при работе с REM

Среди недостатков REM выделяют продолжительное время, необходимое на обработку изображений (Palencia et al., 2021a). Также остаются до сих пор нерешенными многие технические проблемы, связанные с самими фотоловушками. Например, при использовании приборов Bushnell Aggressor Trophy Cam были выявлены сбои в работе и несоответствие реальной скорости срабатывания техническим характеристикам, что привело к занижению оценок плотности населения в случае REST и СТ-DS (Palencia et al., 2021a). В исследовании Огурцова (2023) также использованы

эти камеры, и подтверждено, что скорость срабатывания и число фотографий часто не позволяют получить полные последовательности изображений. Например, при указании в настройках последовательности из трех фотографий, фотоловушка часто делает всего один снимок на срабатывание, особенно при недостаточной освещенности. В результате автоматически рассчитать скорость передвижения становится невозможно и приходится делать это для каждой регистрации вручную. Основная модель фотоловушек, использованная нами – это Seelock S308, которая продемонстрировала себя намного лучше. Проблема данной модели в том, что иногда штамп времени (секунды) на фото не совпадает со временем в метаданных изображения. Это может привести к путанице и ошибкам при обработке фотографий, но решается правильной последовательностью действий. Намного серьезнее общая проблема всех использованных нами камер (Reconyx HC600, Seelock S308, Bushnell 199776, KeepGuard KG-780NV) – очень грубые оценки времени (в секундах), т.е. невозможность расчета с точностью до децисекунд (0.1 с). Это снижает точность оценок скорости передвижения по фотографиям, что также приводит к общей погрешности при расчете плотности населения животных. Остается надеяться, что производители фотоловушек в скором времени смогут решить эту проблему.

Кроме того, нами выявлены некоторые особенности обработки данных в программе Camelot (Hendry & Mann, 2018), которые затрудняют процесс определения скорости передвижений. Это связано с отсутствием структуры в переименовании файлов изображений при их переносе во внутреннюю базу данных Camelot. Также при подготовке отчетов программа не всегда соблюдает исходную последовательность снимков, что приводит к отсутствию их строгой упорядоченности. Впрочем, все эти проблемы удается решить за счет написания дополнительных исправляющих функций («фиксов») в R. Резюмируя, мы обобщили проблемы в использовании REM, которые известны нам по литературным данным, а также с которыми мы столкнулись самостоятельно во время наших исследований (табл. 1).

Практические рекомендации по применению REM

1. Старайтесь использовать одну модель фотоловушки. Это позволит упростить процесс калибровки и повысить единообразие условий регистрации животных.

Таблица 1. Основные проблемы с применением Random Encounter Model (REM) и возможные способы их решения
Table 1. Main problems with application of the Random Encounter Model (REM) and possible ways to solve them

Основная проблема	Возможное решение
Фотоловушки должны снимать максимально быстро с точностью записи времени до 0.1 с.	Поиск оптимальной модели камеры. В ином случае возможна ручная проверка и исправление скоростей передвижения животных.
Необходимо около 50 локаций фотоловушек или больше.	Число локаций может быть увеличено за счет перестановок фотоловушек, но не в общих мониторинговых исследованиях.
Необходим случайный или строго-равномерный дизайн.	Можно ставить вдоль дорог и троп, но необходимо вводить поправку с помощью поправочного коэффициента (CF).
Необходимы данные по суточному ходу.	Все данные могут быть получены непосредственно с самих фотоловушек с помощью последних технологических разработок.
Долгая работа по калибровке локаций в поле. Неудобно калибровать камеры и локации в одиночку.	Работа в паре или несколькими группами.
Долгая работа по обработке изображений и их калибровке.	С помощью программы Camelot и адаптивных скриптов среды R процесс обработки можно максимально упростить, а время сократить.
Откалиброванные камеры очень чувствительны к любым смещениям.	Участить проверку локаций фотоловушек на предмет возможных смещений позиций камер.

2. Выбирайте фотоловушки с максимальной скоростью срабатывания (0.5 с и меньше) и точностью записи времени до 0.1 с, чтобы не пропустить быстро движущихся животных (Rovero & Zimmermann, 2016) и как можно точнее рассчитать скорость их передвижения (Rowcliffe et al., 2016; Palencia et al., 2021b). Выбирайте фотоловушки с максимально широкой зоной срабатывания по тем же причинам (Rovero et al., 2013; Rovero & Zimmermann, 2016; Palencia et al., 2021b).

3. Используйте полностью невидимую ИК-вспышку (так называемую «no-glow»). Таким образом не будет искажено поведение пугливых животных белой вспышкой (Rowcliffe et al., 2008; Rovero et al., 2013; Jayasekara et al., 2021).

4. В настройках камеры ставьте максимально возможное число фотографий на триггер с минимальной временной задержкой между срабатываниями (режимы «rapid fire», «burst mode», «no delay» и т.п.) (Rovero et al., 2013; Rowcliffe et al., 2016).

5. Размещайте фотоловушки максимально случайно относительно передвижения исследуемых видов животных (Rowcliffe et al., 2013; Palencia et al., 2022). Если фотоловушки устанавливаются вдоль дорог, троп или просек, то обязательно используйте поправочный коэффициент (Garrote et al., 2021).

6. Не используйте приманки. Среди них можно выделить как естественные (водопой, купальни, сигнальные деревья, источники пищи и т.п.), так и искусственные (привады, солонцы, подкормки, запаховые аттрактанты) (Rowcliffe et al., 2008, 2013; Palencia et al., 2022).

7. Придерживайтесь официально заявленного необходимого числа локаций фотоловушек – 40 (Rowcliffe et al., 2008); но еще лучше

неофициального – 50 (Rovero et al., 2013). Для агрегированных популяций нужно минимум 60 локаций (Palencia et al., 2022).

8. Старайтесь максимально сократить период учета и не проводить учет во время появления и/или активного перемещения приплода (Rowcliffe et al., 2008) или высокой агрегированности популяционной группировки (Palencia et al., 2022).

9. Старайтесь получить минимум 50 независимых регистраций на период учета (Rovero et al., 2013).

10. Старайтесь, по возможности, проводить несколько учетов в сезон. В идеале разбивайте сезон учета на равные интервалы (периоды) и проводите по одному учету в каждый интервал, если позволяет число локаций и независимых регистраций.

11. Старайтесь использовать суточный ход, рассчитанный по данным фотоловушек за тот же период учета, а не использовать литературные данные или телеметрию без поправки на извилистость пути (Rowcliffe et al., 2016; Jayasekara et al., 2021; Palencia et al., 2022).

12. При расчете скорости передвижения всегда проводите анализ поведенческих паттернов. Если скорости оказываются слишком разными (т.е. $i > 1$), то используйте метод DRRB для правильной оценки средней скорости, иначе вы переоцените суточный ход и занижите итоговую плотность населения (Palencia et al., 2019, 2021b, 2022).

13. Всегда проводите оценку точности плотности с учетом дисперсий всех параметров REM (Palencia et al., 2022).

Заключение

Установлено, что REM является менее затратным методом учета млекопитающих с точ-

ки зрения физических и материальных затрат в долгосрочной перспективе, чем традиционные методы (Marcon et al., 2019). Также метод может применяться для оценок плотности населения сразу нескольких видов (Palencia et al., 2022), что делает его оптимальным для фотомониторинга. С одной стороны, популярность REM обусловлена его прозрачной и логичной экологической теорией, что привело ко многим исследованиям с его применением и сравнениям с другими независимыми методами. С другой стороны, хорошее соотношение результатов REM с другими методами подтвердило его надежность и еще больше способствовало широкому распространению. Достаточно долго расчет некоторых параметров REM вызывал сложности, но с недавнего времени эта проблема исчезла, что еще больше повысило его привлекательность для повсеместных исследований по оценке плотности населения млекопитающих. Благодаря современным разработкам в области статистики, машинного обучения и технологий компьютерного зрения удастся успешно моделировать все необходимые параметры REM, учитывая таким образом вариабельность локаций, вида, условий съемки и модели фотоловушки. В заключении стоит еще раз сказать, что надежность результатов REM целиком зависит от соблюдения его требований, допущений и правильном расчете параметров модели (Palencia et al., 2022).

Сегодня уже большинство российских ООПТ располагает фотоловушками, часто в достаточном количестве для проведения учетов с помощью REM. Мы надеемся, что настоящий обзор поспособствует не только первоначальному знакомству, но и широкому использованию данного метода для осуществления исследований по оценке плотности населения видов млекопитающих с нераспознаваемыми особями.

Литература

Заумыслова О.Ю., Бондарчук С.Н. 2017. Оценка состояния популяции амурского горала (*Naemorhedus caudatus*: Bovidae) в Сихотэ-Алинском заповеднике с помощью фотоловушек // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2(Suppl. 1). С. 151–163. DOI: 10.24189/ncr.2017.024

Кастрикин В.А., Подольский С.А., Бабыкина М.С. 2020. Предложение по учету наземных животных с помощью автоматических камер на примере определения плотности населения косули (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) (Cervidae, Mammalia) в Хинганском заповеднике // Поволжский экологический журнал. №3. С. 307–317. DOI: 10.35885/1684-7318-2020-3-307-317

Ландау Л.Д., Ахиезер А.И., Лифшиц Е.М. 1965. Курс общей физики: Механика. Молекулярная физика. М.: Наука. 405 с.

Огурцов С.С. 2023. Оценка плотности и численности популяционной группировки бурого медведя с помощью фотоловушек в Центрально-Лесном заповеднике (запад Европейской России) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 8(2). DOI: 10.24189/ncr.2023.008

Огурцов С.С., Желтухин А.С. 2022. Программа фотомониторинга крупных и средних млекопитающих на примере Центрально-Лесного заповедника // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 257.

Рожнов В.В., Ячменникова А.А., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Чистополова М.Д., Сорокин П.А., Добрынин Д.В., Сухова О.В., Поярко А.Д., Дронова Н.А., Трепет С.А., Пхитиков А.Б., Пшегусов Р.Х., Магомедов М.Р.Д. 2018. Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек. М.: Товарищество научных изданий КМК. 121 с.

Середкин И.В., Костыря А.В., Гудрич Д.М. 2014. Суточные и сезонные перемещения бурого медведя на Сихотэ-Алине // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. №4. С. 233–240.

Сутырина С.В., Райли М.Д., Гудрич Д.М., Середкин И.В., Микелл Д.Г. 2013. Оценка популяции амурского тигра с помощью фотоловушек. Владивосток: Дальнаука. 156 с.

Anile S., Ragni B., Randi E., Mattucci F., Rovero F. 2014. Wildcat population density on the Etna volcano, Italy: a comparison of density estimation methods // Journal of Zoology. Vol. 293(4). P. 252–261. DOI: 10.1111/jzo.12141

Askerov E., Trepet S.A., Eskina T.G., Bibina K.V., Narkevich A.I., Pkhitikov A.B., Zazanashvili N., Akhmadova K. 2022. Estimation of the Population Densities of Species Prey or Competitor to the Leopard (*Panthera pardus*) in Hyrcan National Park, Azerbaijan // Biology Bulletin. Vol. 49(7). P. 225–232. DOI: 10.1134/S1062359022070020

Balestrieri A., Ruiz-González A., Vergara M., Capelli E., Tirozzi P., Alfino S., Minuti G., Prigioni C., Saino N. 2016. Pine marten density in lowland riparian woods: a test of the Random Encounter Model based on genetic data // Mammalian Biology. Vol. 81(5). P. 439–446. DOI: 10.1016/j.mambio.2016.05.005

Blake J.G., Mosquera D. 2014. Camera trapping on and off trails in lowland forest of eastern Ecuador: does location matter? // Mastozoología Neotropical. Vol. 21(1). P. 17–26.

Burton A.C., Neilson E., Moreira D., Ladle A., Steenweg R., Fisher J.T., Bayne E., Boutin S. 2015. Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes // Journal of Applied Ecology. Vol. 52(3). P. 675–685. DOI: 10.1111/1365-2664.12432

Caravaggi A., Zaccaroni M., Riga F., Schai-Braun S.C., Dick J.T.A., Montgomery W.I., Reid N. 2016. An invasive-native mammalian species replacement process captured by camera trap survey random encounter models

- // Remote Sensing in Ecology and Conservation. Vol. 2(1). P. 45–58. DOI: 10.1002/rse2.11
- Carbajal-Borges J.P., Godínez-Gómez O., Mendoza E. 2014. Density, abundance and activity patterns of the endangered *Tapirus bairdii* in one of its last strongholds in southern Mexico // Tropical Conservation Science. Vol. 7(1). P. 100–114. DOI: 10.1177/194008291400700102
- Carbone C., Christie S., Conforti K., Coulson T., Franklin N., Ginsberg J.R., Griffiths M., Holden J., Kawanishi K., Kinnaird M., Laidlaw R., Lynam A., Macdonald D.W., Martyr D., McDougal C., Nath L., O'Brien T., Seidensticker J., Smith D.J.L., Sunquist M., Tilson R., Wan Shahruddin W.N. 2001. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals // Animal Conservation. Vol. 4(1). P. 75–79. DOI: 10.1017/S1367943001001081
- Chandler R.B., Royle J.A. 2013. Spatially explicit models for inference about density in unmarked or partially marked populations // Annals of Applied Statistics. Vol. 7(2). P. 936–954. DOI: 10.1214/12-AOAS610
- Chauvenet A.L.M., Gill R.M.A., Smith G.C., Ward A.I., Massei G. 2017. Quantifying the bias in density estimated from distance sampling and camera trapping of unmarked individuals // Ecological Modelling. Vol. 350. P. 79–86. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2017.02.007
- Clevenger A.P., Purroy F.J., Pelton M.R. 1990. Movement and Activity Patterns of a European Brown Bear in the Cantabrian Mountains, Spain // Bears: Their Biology and Management. Vol. 8. P. 205–211. DOI: 10.2307/3872920
- Cusack J.J., Swanson A., Coulson T., Packer C., Carbone C., Dickman A.J., Kosmala M., Lintott C., Rowcliffe J.M. 2015a. Applying a random encounter model to estimate lion density from camera traps in Serengeti National Park, Tanzania // Journal of Wildlife Management. Vol. 79(6). P. 1014–1021. DOI: 10.1002/jwmg.902
- Cusack J.J., Dickman A.J., Rowcliffe J.M., Carbone C., Macdonald D.W., Coulson T., 2015b. Random versus game trail-based camera trap placement strategy for monitoring terrestrial mammal communities // PLoS ONE. Vol. 10(5). Article: e0126373. DOI: 10.1371/journal.pone.0126373
- Di Bitetti M.S., Paviolo A., De Angelo C. 2014. Camera trap photographic rates on roads vs. off roads: location does matter // Mastozoología Neotropical. Vol. 21(1). P. 37–46.
- ENETwild Consortium, Grignolio S., Apollonio M., Brivio F., Vicente J., Acevedo P., Palencia P., Petrovic K., Keuling O. 2020. Guidance on estimation of abundance and density data of wild ruminant population: methods, challenges, possibilities // EFSA supporting publication. Vol. 17(6). Article: 1876E. DOI: 10.2903/sp.efsa.2020.EN-1876
- ENETwild Consortium, Pascual-Rico R., Acevedo P., Apollonio M., Blanco-Aguilar J.A., Body G., Brivio F., Broz L., Cagnacci F., Casaer J., Delibes-Mateos M., Ferroglio E., Focardi S., Gieser T., Hahn N., Jansen P., Martínez-Jauregui M., Keuling O., Marvin G., Morelle K., Plis K., Podgorski T., Scandura M., Smith G., Vada R., Zanet S., Vicente J. 2021. Research protocols for designing studies/pilot trials to evaluate and to improve effectiveness of wild boar management in relation to African swine fever virus. Parma: European Food Safety Authority. 91 p.
- Foster R.J., Harmsen B.J. 2012. A critique of density estimation from camera-trap data // Journal of Wildlife Management. Vol. 76(2). P. 224–236. DOI: 10.1002/jwmg.275
- Gamelon M., Filli F., Sæther B.E., Herfindal I. 2020. Multi-event capture-recapture analysis in Alpine chamois reveals contrasting responses to interspecific competition, within and between populations // Journal of Animal Ecology. Vol. 89(10). P. 2279–2289. DOI: 10.1111/1365-2656.13299
- Garland L., Neilson E., Avgar T., Bayne E., Boutin S. 2020. Random encounter and staying time model testing with human volunteers // Journal of Wildlife Management. Vol. 84(6). P. 1179–1184. DOI: 10.1002/jwmg.21879
- Garrote G., Pérez de Ayala R., Álvarez A., Martín J., Ruiz M., de Lillo S., Simón M. 2021. Improving the random encounter model method to estimate carnivore densities using data generated by conventional camera-trap design // Oryx. Vol. 55(1). P. 99–104. DOI: 10.1017/S0030605318001618
- Gilbert N.A., Clare J.D.J., Stenglein J.L., Zuckerberg B. 2020. Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data // Conservation Biology. Vol. 35(1). P. 88–100. DOI: 10.1111/cobi.13517
- Glen A.S., Cockburn S., Nichols M., Ekanayake J., Warburton B. 2013. Optimising camera traps for monitoring small mammals // PLoS ONE. Vol. 8(6). Article: e67940. DOI: 10.1371/journal.pone.0067940
- Harmsen B.J., Foster R.J., Silver S., Ostro L., Doncaster C.P. 2010. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: A case study from Belize // Biotropica. Vol. 42(1). P. 126–133. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2009.00544.x
- Hendry H., Mann C. 2018. Camelot – intuitive software for camera-trap data management // Oryx. Vol. 52(1). P. 15. DOI: 10.1017/S0030605317001818
- Hernandez-Blanco J.A., Rozhnov V.V., Lukarevskiy V.S., Naidenko S.V., Chistopolova M.D., Sorokin P.A., Litvinov M.N., Kotlyar A.K. 2013. Spatially explicit capture-recapture method (SECR, SPACECAP): A new approach to determination of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population density by means of camera-traps // Doklady Biological Sciences. Vol. 453. P. 365–368. DOI: 10.1134/S0012496613060033
- Hobbs M.T., Brehme C.S. 2017. An improved camera trap for amphibians, reptiles, small mammals, and large invertebrates // PLoS ONE. Vol. 12(10). Article: e0185026. DOI: 10.1371/journal.pone.0185026
- Hofmeester T.R., Rowcliffe J.M., Jansen P.A. 2017. A simple method for estimating the effective detection distance of camera traps // Remote Sensing in Ecology and Conservation. Vol. 3(2). P. 81–89. DOI: 10.1002/rse2.25
- Howe E.J., Buckland S.T., Després-Einspenner M.L., Kühl H.S. 2017. Distance sampling with camera traps // Methods in Ecology and Evolution. Vol. 8(11). P. 1558–1565. DOI: 10.1111/2041-210X.12790
- Hutchinson J.M.C., Waser P.M. 2007. Use, misuse and extensions of “ideal gas” models of animal encounter

- // Biological Reviews. Vol. 82(3). P. 335–359. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2007.00014.x
- Jayasekara D., Mahaulpatha D., Miththarala S. 2021. Population density estimation of meso-mammal carnivores using camera traps without the individual recognition in Maduru Oya National Park, Sri Lanka // *Hystrix*. Vol. 32(2). P. 137–146. DOI: 10.4404/hystrix-00452-2021
- Jennelle C.S., Runge M.C., MacKenzie D.I. 2002. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals: a comment on misleading conclusions // *Animal Conservation Forum*. Vol. 5(2). P. 119–120. DOI: 10.1017/S1367943002002160
- Jensen P.O., Wirsing A.J., Thornton D.H. 2022. Using camera traps to estimate density of snowshoe hare (*Lepus americanus*): a keystone boreal forest herbivore // *Journal of Mammalogy*. Vol. 103(3). P. 693–710. DOI: 10.1093/jmammal/gyac009
- Jones J.P., Asner G.P., Butchart S.H., Karanth K.U. 2013. The “why”, “what” and “how” of monitoring for conservation // *Key Topics in Conservation Biology 2* / D.W. Macdonald, K.J. Willis (Eds.). Oxford: Wiley-Blackwell. P. 327–343. DOI: 10.1002/9781118520178.ch18
- Jourdain N.O.A.S., Cole D.J., Ridout M.S., Rowcliffe J.M. 2020. Statistical Development of Animal Density Estimation Using Random Encounter Modelling // *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. Vol. 25(2). P. 148–167. DOI: 10.1007/s13253-020-00385-4
- Karanth K.U., Nichols J.D., Seidenstricker J., Dinerstein E., Smith J.L.D., McDougal C., Johnsingh A.J.T., Chundawat R.S., Thapar V. 2003. Science deficiency in conservation practice: the monitoring of tiger populations in India // *Animal Conservation Forum*. Vol. 6(2). P. 141–146. DOI: 10.1017/S1367943003003184
- Kavčić K., Palencia P., Apollonio M., Vicente J., Šprem N. 2021. Random encounter model to estimate density of mountain-dwelling ungulate // *European Journal of Wildlife Research*. Vol. 67(5). Article: 87. DOI: 10.1007/s10344-021-01530-1
- Kelly M.J. 2008. Design, evaluate, refine: camera trap studies for elusive species // *Animal Conservation*. Vol. 11(3). P. 182–184. DOI: 10.1111/j.1469-1795.2008.00179.x
- Kelly M.J., Holub E.L. 2008. Camera Trapping of Carnivores: Trap Success Among Camera Types and Across Species, and Habitat Selection by Species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia // *Northwestern Naturalist*. Vol. 15(2). P. 249–262. DOI: 10.1656/1092-6194(2008)15[249:CTOCTS]2.0.CO;2
- Larrucea E.S., Brussard P.F., Jaeger M.M., Barrett R.H. 2007. Cameras, coyotes, and the assumption of equal detectability // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 71(5). P. 1682–1689. DOI: 10.2193/2006-407
- Loonam K.E., Ausband D.E., Lukacs P.M., Mitchell M.S., Robinson H.S. 2021. Estimating abundance of an unmarked, low-density species using cameras // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 85(1). P. 87–96. DOI: 10.1002/jwmg.21950
- Lucas T.C.D., Moorcroft E.A., Freeman R., Rowcliffe J.M., Jones K.E. 2015. A generalised random encounter model for estimating animal density with remote sensor data // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 6(5). P. 500–509. DOI: 10.1111/2041-210X.12346
- Luo G., Wei W., Dai Q., Ran J. 2020. Density Estimation of Unmarked Populations Using Camera Traps in Heterogeneous Space // *Wildlife Society Bulletin*. Vol. 44(1). P. 173–181. DOI: 10.1002/wsb.1060
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., Royle J.A., Langtimm C.A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one // *Ecology*. Vol. 83(8). P. 2248–2255. DOI: 10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2
- Mann G.K., O’Riain M.J., Parker D.M. 2015. The road less travelled: assessing variation in mammal detection probabilities with camera traps in a semi-arid biodiversity hotspot // *Biodiversity and Conservation*. Vol. 24(3). P. 531–545. DOI: 10.1007/s10531-014-0834-z
- Manzo E., Bartolommei P., Rowcliffe J.M., Cozzolino R. 2012. Estimation of population density of European pine marten in central Italy using camera trapping // *Acta Theriologica*. Vol. 57(2). P. 165–172. DOI: 10.1007/s13364-011-0055-8
- Marcon A., Battocchio D., Apollonio M., Grignolio S. 2019. Assessing precision and requirements of three methods to estimate roe deer density // *PLoS ONE*. Vol. 14(10). Article: e0222349. DOI: 10.1371/journal.pone.0222349
- Marcon A., Bongi P., Battocchio D., Apollonio M. 2020. REM: performance on a high-density fallow deer (*Dama dama*) population // *Mammal Research*. Vol. 65(3). P. 835–841. DOI: 10.1007/s13364-020-00522-x
- Massei G., Coats J., Lambert M.S., Pietravalle S., Gill R., Cowan D. 2017. Camera traps and activity signs to estimate wild boar density and derive abundance indices // *Pest Management Science*. Vol. 74(4). P. 853–860. DOI: 10.1002/ps.4763
- Matiukhina D.S., Vitkalova A.V., Rybin A.N., Aramilev V.V., Shevtsova E.I., Miquelle D.G. 2016. Camera-trap monitoring of Amur Tiger (*Panthera tigris altaica*) in southwest Primorsky Krai, 2013–2016: preliminary results // *Nature Conservation Research*. Vol. 1(3). P. 36–43. DOI: 10.24189/ncr.2016.025
- Moeller A.K., Lukacs P.M., Horne J.S. 2018. Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras // *Ecosphere*. Vol. 9(8). Article: e02331. DOI: 10.1002/ecs2.2331
- Morales J.M., Ellner S.P. 2002. Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: The importance of behavior // *Ecology*. Vol. 83(8). P. 2240–2247. DOI: 10.1890/0012-9658(2002)083[2240:SUAMIH]2.0.CO;2
- Morellet N., Gaillard J.M., Hewison A.J.M., Ballon P., Boscardin Y., Duncan P., Klein F., Maillard D. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 44(3). P. 634–643. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2007.01307.x
- Nakashima Y., Fukasawa K., Samejima H. 2018. Estimating animal density without individual recognition using information derivable exclusively from camera traps // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 55(2). P. 735–744. DOI: 10.1111/1365-2664.13059

- Nakashima Y., Hongo S., Akomo-Okoue E.F. 2020. Landscape-scale estimation of forest ungulate density and biomass using camera traps: applying the REST model // *Biological Conservation*. Vol. 241. Article: 108381. DOI: 10.1016/j.biocon.2019.108381
- Nichols J., Williams B. 2006. Monitoring for conservation // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 21(12). P. 668–673. DOI: 10.1016/j.tree.2006.08.007
- Nickerson B.S., Parks L.C. 2019. Estimating population density of black-tailed deer in Northwestern Washington using camera traps and a Random Encounter Model. Management Report. Available from <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28655.18083>
- O'Brien T.G., Kinnaird M.F., Wibisono H.T. 2003. Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape // *Animal Conservation*. Vol. 6(2). P. 131–139. DOI: 10.1017/S1367943003003172
- Palencia P. 2021. trappingmotion: integrate camera-trapping in movement and behavioural studies. R package version 0.1.1. Available from <https://github.com/Pablo-Palencia/trappingmotion>
- Palencia P., Vicente J., Barroso P., Barasona J.Á., Sorriquer R.C., Acevedo P. 2019. Estimating day range from camera-trap data: the animals' behaviour as a key parameter // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 309(3). P. 182–190. DOI: 10.1111/jzo.12710
- Palencia P., Rowcliffe J.M., Vicente J., Acevedo P. 2021a. Assessing the camera trap methodologies used to estimate density of unmarked populations // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 58(8). P. 1583–1592. DOI: 10.1111/1365-2664.13913
- Palencia P., Fernández-López J., Vicente J., Acevedo P. 2021b. Innovations in movement and behavioural ecology from camera traps: day range as model parameter // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 12(7). P. 1201–1212. DOI: 10.1111/2041-210X.13609
- Palencia P., Barroso P., Vicente J., Hofmeester T.R., Ferreres J., Acevedo P. 2022. Random encounter model is a reliable method for estimating population density of multiple species using camera traps // *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. Vol. 8(5). P. 670–682. DOI: 10.1002/rse2.269
- Pettigrew P., Sigouin D., St-Laurent M. 2021. Testing the precision and sensitivity of density estimates obtained with a camera-trap method revealed limitations and opportunities // *Ecology and Evolution*. Vol. 11(12). Article: 7879–7889. DOI: 10.1002/ece3.7619
- Pfeffer S.E., Spitzer R., Allen A.M., Hofmeester T.R., Ericsson G., Widemo F., Singh N.J., Crowsigt J.P.G.M. 2018. Pictures or pellets? Comparing camera trapping and dung counts as methods for estimating population densities of ungulates // *Remote Sensing in Ecology Conservation*. Vol. 4(2). P. 173–183. DOI: 10.1002/rse2.67
- Pollock K.H., Nichols J.D., Simons T.R., Farnsworth G.L., Bailey L.L., Sauer J.R. 2002. Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis // *Environmetrics*. Vol. 13(2). P. 105–119. DOI: 10.1002/env.514
- Pop I.M., Bereczky L., Chiriac S., Iosif R., Nita A., Popescu V.D., Rozyłowicz L. 2018. Movement ecology of brown bears (*Ursus arctos*) in the Romanian Eastern Carpathians // *Nature Conservation*. Vol. 26. P. 15–31. DOI: 10.3897/natureconservation.26.22955
- Popova E., Ahmed A., Stepanov I., Zlatanova D., Genov P. 2017. Estimating brown bear population density with camera traps in Central Balkan Mountain, Bulgaria // *Annuaire de l'Université de Sofia "St. Kliment Ohridski" Faculte de Biologie*. Vol. 103(4). P. 145–151.
- Ramsey D.S., Caley P.A., Robley A. 2015. Estimating population density from presence–absence data using a spatially explicit model // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 79(3). P. 491–499. DOI: 10.1002/jwmg.851
- Reed D.H., O'Grady J.J., Brook B.W., Ballou J.D., Frankham R. 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates // *Biological Conservation*. Vol. 113(1). P. 23–34. DOI: 10.1016/S0006-3207(02)00346-4
- Rovero F., Marshall A.R. 2009. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 46(5). P. 1011–1017. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2009.01705.x
- Rovero F., Zimmermann F. 2016. Camera trapping for wildlife research. Exeter: Pelagic Publishing Ltd. 320 p.
- Rovero F., Zimmermann F., Berzi D., Meek P. 2013. "Which camera trap type and how many do I need?" A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications // *Hystrix*. Vol. 24(2). P. 148–156. DOI: 10.4404/hystrix-24.2-8789
- Rowcliffe J.M. 2020. REM analysis using camtools. Available from <https://github.com/MarcusRowcliffe/camtools>
- Rowcliffe J.M. 2021. Protocol for generating distance data from camera trap images using a simple computer vision approach, CTtracking V0.3.2. Available from <https://github.com/MarcusRowcliffe/CTtracking>
- Rowcliffe J.M., Field J., Turvey S.T., Carbone C. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 45(4). P. 1228–1236. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01473.x
- Rowcliffe J.M., Carbone C., Jansen P.A., Kays R., Kranstauber B. 2011. Quantifying the sensitivity of camera traps: an adapted distance sampling approach // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 2(5). P. 464–476. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2011.00094.x
- Rowcliffe J.M., Carbone C., Kays R., Kranstauber B., Jansen P.A. 2012. Bias in estimating animal travel distance: the effect of sampling frequency // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 3(4). P. 653–662. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2012.00197.x
- Rowcliffe J.M., Kays R., Carbone C., Jansen P.A. 2013. Clarifying assumptions behind the estimation of animal density from camera trap rates // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 77(5). P. 876. DOI: 10.1002/jwmg.533
- Rowcliffe J.M., Kays R., Kranstauber B., Carbone C., Jansen P.A. 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 5(11). P. 1170–1179. DOI: 10.1111/2041-210X.12278

- Rowcliffe J.M., Jansen P.A., Kays R., Kranstauber B., Carbone C. 2016. Wildlife speed cameras: measuring animal travel speed and day range using camera traps // *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. Vol. 2(2). P. 84–94. DOI: 10.1002/rse2.17
- Royle J.A., Chandler R.B., Sollmann R., Gardner B. 2013. Spatial capture-recapture. Waltham: Academic Press. 577 p.
- Schaus J., Uzal A., Gentle L.K., Baker P.J., Bearman-Brown L., Bullion S., Gazzard A., Lockwood H., North A., Reader T., Scott D.M., Sutherland C.S., Yarnell R.W. 2020. Application of the Random Encounter Model in citizen science projects to monitor animal densities // *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. Vol. 6(4). P. 514–528. DOI: 10.1002/rse2.153
- Seber G.A.F. 1982. The estimation of animal abundance and related parameters. New York: Macmillan Pub. Co. 672 p.
- Steenweg R., Hebblewhite M., Kays R., Ahumada J., Fisher J.T., Burton C., Townsend S.E., Carbone C., Rowcliffe J.M., Whittington J., Brodie J., Royle J.A., Switalski A., Clevenger A.P., Heim N., Rich L.N. 2017. Scaling-up camera traps: monitoring the planet's biodiversity with networks of remote sensors // *Frontiers in Ecology and the Environment*. Vol. 15(1). P. 26–34. DOI: 10.1002/fee.1448
- Wearn O.R., Glover-Kapfer P. 2017. Camera-trapping for conservation: a guide to best-practices. WWF Conservation Technology Series 1(1). Woking: WWF-UK. 181 p.
- Wearn O.R., Bell T.E.M., Bolitho A., Durrant J., Haysom J.K., Nijhawan S., Thorley J., Rowcliffe M. 2022. Estimating animal density for a community of species using information obtained only from camera-traps // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 13(10). P. 2248–2261. DOI: 10.1111/2041-210x.13930
- Zero V.H., Sundaresan S.R., O'Brien T.G., Kinnaird M.F. 2013. Monitoring an Endangered savannah ungulate, Grevy's zebra *Equus grevyi*: choosing a method for estimating population densities // *Oryx*. Vol. 47(3). P. 410–419. DOI: 10.1017/S0030605312000324
- Zwerts J.A., Stephenson P.J., Maisels F., Rowcliffe M., Astaras C., Jansen P.A., van der Waarde J., Sterck L.E.H.M., Verweij P.A., Bruce T., Brittain S., van Kuijk M. 2021. Methods for wildlife monitoring in tropical forests: Comparing human observations, camera traps, and passive acoustic sensors // *Conservation Science and Practice*. Vol. 3(12). Article: e568. DOI: 10.1111/csp2.568
2016. Pine marten density in lowland riparian woods: a test of the Random Encounter Model based on genetic data. *Mammalian Biology* 81(5): 439–446. DOI: 10.1016/j.mambio.2016.05.005
- Blake J.G., Mosquera D. 2014. Camera trapping on and off trails in lowland forest of eastern Ecuador: does location matter? *Mastozoología Neotropical* 21(1): 17–26.
- Burton A.C., Neilson E., Moreira D., Ladle A., Steenweg R., Fisher J.T., Bayne E., Boutin S. 2015. Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology* 52(3): 675–685. DOI: 10.1111/1365-2664.12432
- Caravaggi A., Zaccaroni M., Riga F., Schai-Braun S.C., Dick J.T.A., Montgomery W.I., Reid N. 2016. An invasive-native mammalian species replacement process captured by camera trap survey random encounter models. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 2(1): 45–58. DOI: 10.1002/rse2.11
- Carbajal-Borges J.P., Godínez-Gómez O., Mendoza E. 2014. Density, abundance and activity patterns of the endangered *Tapirus bairdii* in one of its last strongholds in southern Mexico. *Tropical Conservation Science* 7(1): 100–114. DOI: 10.1177/194008291400700102
- Carbone C., Christie S., Conforti K., Coulson T., Franklin N., Ginsberg J.R., Griffiths M., Holden J., Kawanishi K., Kinnaird M., Laidlaw R., Lynam A., Macdonald D.W., Martyr D., McDougal C., Nath L., O'Brien T., Seidensticker J., Smith D.J.L., Sunquist M., Tilson R., Wan Shahrudin W.N. 2001. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation* 4(1): 75–79. DOI: 10.1017/S1367943001001081
- Chandler R.B., Royle J.A. 2013. Spatially explicit models for inference about density in unmarked or partially marked populations. *Annals of Applied Statistics* 7(2): 936–954. DOI: 10.1214/12-AOAS610
- Chauvenet A.L.M., Gill R.M.A., Smith G.C., Ward A.I., Massei G. 2017. Quantifying the bias in density estimated from distance sampling and camera trapping of unmarked individuals. *Ecological Modelling* 350: 79–86. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2017.02.007.
- Clevenger A.P., Purroy F.J., Pelton M.R. 1990. Movement and Activity Patterns of a European Brown Bear in the Cantabrian Mountains, Spain. *Bears: Their Biology and Management* 8: 205–211. DOI: 10.2307/3872920
- Cusack J.J., Swanson A., Coulson T., Packer C., Carbone C., Dickman A.J., Kosmala M., Lintott C., Rowcliffe J.M. 2015a. Applying a random encounter model to estimate lion density from camera traps in Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Wildlife Management* 79(6): 1014–1021. DOI: 10.1002/jwmg.902
- Cusack J.J., Dickman A.J., Rowcliffe J.M., Carbone C., Macdonald D.W., Coulson T., 2015b. Random versus game trail-based camera trap placement strategy for monitoring terrestrial mammal communities. *PLoS ONE* 10(5): e0126373. DOI: 10.1371/journal.pone.0126373
- Di Bitetti M.S., Paviolo A., De Angelo C. 2014. Camera trap photographic rates on roads vs. off roads: location does matter. *Mastozoología Neotropical* 21(1): 37–46.

References

- Anile S., Ragni B., Randi E., Mattucci F., Rovero F. 2014. Wildcat population density on the Etna volcano, Italy: a comparison of density estimation methods. *Journal of Zoology* 293(4): 252–261. DOI: 10.1111/jzo.12141
- Askerov E., Trepet S.A., Eskina T.G., Bibina K.V., Narkevich A.I., Pkhitikov A.B., Zazanashvili N., Akhmadova K. 2022. Estimation of the Population Densities of Species Prey or Competitor to the Leopard (*Panthera pardus*) in Hyrcan National Park, Azerbaijan. *Biology Bulletin* 49(7): 225–232. DOI: 10.1134/S1062359022070020
- Balestrieri A., Ruiz-González A., Vergara M., Capelli E., Tirozzi P., Alfino S., Minuti G., Prigioni C., Saino N.

- ENETwild Consortium, Grignolio S., Apollonio M., Brivio F., Vicente J., Acevedo P., Palencia P., Petrovic K., Keuling O. 2020. Guidance on estimation of abundance and density data of wild ruminant population: methods, challenges, possibilities. *EFSA supporting publication* 17(6): 1876E. DOI: 10.2903/sp.efsa.2020.EN-1876
- ENETwild Consortium, Pascual-Rico R., Acevedo P., Apollonio M., Blanco-Aguilar J.A., Body G., Brivio F., Broz L., Cagnacci F., Casaer J., Delibes-Mateos M., Ferroglio E., Focardi S., Gieser T., Hahn N., Jansen P., Martínez-Jauregui M., Keuling O., Marvin G., Morelle K., Plis K., Podgorski T., Scandura M., Smith G., Vada R., Zanet S., Vicente J. 2021. *Research protocols for designing studies/pilot trials to evaluate and to improve effectiveness of wild boar management in relation to African swine fever virus*. Parma: European Food Safety Authority. 91 p.
- Foster R.J., Harmsen B.J. 2012. A critique of density estimation from camera-trap data. *Journal of Wildlife Management* 76(2): 224–236. DOI: 10.1002/jwmg.275
- Gamelon M., Filli F., Sæther B.E., Herfindal I. 2020. Multi-event capture-recapture analysis in Alpine chamois reveals contrasting responses to interspecific competition, within and between populations. *Journal of Animal Ecology* 89(10): 2279–2289. DOI: 10.1111/1365-2656.13299
- Garland L., Neilson E., Avgar T., Bayne E., Boutin S. 2020. Random encounter and staying time model testing with human volunteers. *Journal of Wildlife Management* 84(6): 1179–1184. DOI: 10.1002/jwmg.21879
- Garrote G., Pérez de Ayala R., Álvarez A., Martín J., Ruiz M., de Lillo S., Simón M. 2021. Improving the random encounter model method to estimate carnivore densities using data generated by conventional camera-trap design. *Oryx* 55(1): 99–104. DOI: 10.1017/S0030605318001618
- Gilbert N.A., Clare J.D.J., Stenglein J.L., Zuckerberg B. 2020. Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data. *Conservation Biology* 35(1): 88–100. DOI: 10.1111/cobi.13517
- Glen A.S., Cockburn S., Nichols M., Ekanayake J., Warburton B. 2013. Optimising camera traps for monitoring small mammals. *PLoS ONE* 8(6): e67940. DOI: 10.1371/journal.pone.0067940
- Harmsen B.J., Foster R.J., Silver S., Ostro L., Doncaster C.P. 2010. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: A case study from Belize. *Biotropica* 42(1): 126–133. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2009.00544.x
- Hendry H., Mann C. 2018. Camelot – intuitive software for camera-trap data management. *Oryx* 52(1): 15. DOI: 10.1017/S0030605317001818
- Hernandez-Blanco J.A., Rozhnov V.V., Lukarevskiy V.S., Naidenko S.V., Chistopolova M.D., Sorokin P.A., Litvinov M.N., Kotlyar A.K. 2013. Spatially explicit capture-recapture method (SECR, SPACECAP): A new approach to determination of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population density by means of camera-traps. *Doklady Biological Sciences* 453: 365–368. DOI: 10.1134/S0012496613060033
- Hobbs M.T., Brehme C.S. 2017. An improved camera trap for amphibians, reptiles, small mammals, and large invertebrates. *PLoS ONE* 12(10): e0185026. DOI: 10.1371/journal.pone.0185026
- Hofmeester T.R., Rowcliffe J.M., Jansen P.A. 2017. A simple method for estimating the effective detection distance of camera traps. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 3(2): 81–89. DOI: 10.1002/rse2.25
- Howe E.J., Buckland S.T., Després-Einspenner M.L., Kühl H.S. 2017. Distance sampling with camera traps. *Methods in Ecology and Evolution* 8(11): 1558–1565. DOI: 10.1111/2041-210X.12790
- Hutchinson J.M.C., Waser P.M. 2007. Use, misuse and extensions of “ideal gas” models of animal encounter. *Biological Reviews* 82(3): 335–359. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2007.00014.x
- Jayasekara D., Mahaulpatha D., Miththapala S. 2021. Population density estimation of meso-mammal carnivores using camera traps without the individual recognition in Maduru Oya National Park, Sri Lanka. *Hystrix* 32(2): 137–146. DOI: 10.4404/hystrix-00452-2021
- Jennelle C.S., Runge M.C., MacKenzie D.I. 2002. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals: a comment on misleading conclusions. *Animal Conservation Forum* 5(2): 119–120. DOI: 10.1017/S1367943002002160
- Jensen P.O., Wirsing A.J., Thornton D.H. 2022. Using camera traps to estimate density of snowshoe hare (*Lepus americanus*): a keystone boreal forest herbivore. *Journal of Mammalogy* 103(3): 693–710. DOI: 10.1093/jmammal/gyac009
- Jones J.P., Asner G.P., Butchart S.H., Karanth K.U. 2013. The “why”, “what” and “how” of monitoring for conservation. In: D.W. Macdonald, K.J. Willis (Eds.): *Key Topics in Conservation Biology* 2. Oxford: Wiley-Blackwell. P. 327–343. DOI: 10.1002/9781118520178.ch18
- Jourdain N.O.A.S., Cole D.J., Ridout M.S., Rowcliffe J.M. 2020. Statistical Development of Animal Density Estimation Using Random Encounter Modelling. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 25(2): 148–167. DOI: 10.1007/s13253-020-00385-4
- Karanth K.U., Nichols J.D., Seidenstricker J., Dinerstein E., Smith J.L.D., McDougal C., Johnsingh A.J.T., Chundawat R.S., Thapar V. 2003. Science deficiency in conservation practice: the monitoring of tiger populations in India. *Animal Conservation Forum* 6(2): 141–146. DOI: 10.1017/S1367943003003184
- Kastrikin V.A., Podolskii S.A., Babykina M.S. 2020. A new method for calculating the population density of terrestrial animals using camera traps with assessment of roe deer (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) (Cervidae, Mammalia) population density in the Khingán Nature Reserve as an example. *Povolzhskiy Journal of Ecology* 3: 307–317. DOI: 10.35885/1684-7318-2020-3-307-317 [In Russian]
- Kavčić K., Palencia P., Apollonio M., Vicente J., Šprem N. 2021. Random encounter model to estimate density of mountain-dwelling ungulate. *European Journal of Wildlife Research* 67(5): 87. DOI: 10.1007/s10344-021-01530-1

- Kelly M.J. 2008. Design, evaluate, refine: camera trap studies for elusive species. *Animal Conservation* 11(3): 182–184. DOI: 10.1111/j.1469-1795.2008.00179.x
- Kelly M.J., Holub E.L. 2008. Camera Trapping of Carnivores: Trap Success Among Camera Types and Across Species, and Habitat Selection by Species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northwestern Naturalist* 15(2): 249–262. DOI: 10.1656/1092-6194(2008)15[249:CTOCTS]2.0.CO;2
- Landau L.D., Akhiezer A.I., Lifshitz E.M. 1965. *General physics course: Mechanics. Molecular physics*. Moscow: Nauka Publishing. 405 p. [In Russian]
- Larrucea E.S., Brussard P.F., Jaeger M.M., Barrett R.H. 2007. Cameras, coyotes, and the assumption of equal detectability. *Journal of Wildlife Management* 71(5): 1682–1689. DOI: 10.2193/2006-407
- Loonam K.E., Ausband D.E., Lukacs P.M., Mitchell M.S., Robinson H.S. 2021. Estimating abundance of an unmarked, low-density species using cameras. *Journal of Wildlife Management* 85(1): 87–96. DOI: 10.1002/jwmg.21950
- Lucas T.C.D., Moorcroft E.A., Freeman R., Rowcliffe J.M., Jones K.E. 2015. A generalised random encounter model for estimating animal density with remote sensor data. *Methods in Ecology and Evolution* 6(5): 500–509. DOI: 10.1111/2041-210X.12346
- Luo G., Wei W., Dai Q., Ran J. 2020. Density Estimation of Unmarked Populations Using Camera Traps in Heterogeneous Space. *Wildlife Society Bulletin* 44(1): 173–181. DOI: 10.1002/wsb.1060
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., Royle J.A., Langtimm C.A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83(8): 2248–2255. DOI: 10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2
- Mann G.K., O’Riain M.J., Parker D.M. 2015. The road less travelled: assessing variation in mammal detection probabilities with camera traps in a semi-arid biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 24(3): 531–545. DOI: 10.1007/s10531-014-0834-z
- Manzo E., Bartolommei P., Rowcliffe J.M., Cozzolino R. 2012. Estimation of population density of European pine marten in central Italy using camera trapping. *Acta Theriologica* 57(2): 165–172. DOI: 10.1007/s13364-011-0055-8
- Marcon A., Battocchio D., Apollonio M., Grignolio S. 2019. Assessing precision and requirements of three methods to estimate roe deer density. *PLoS ONE* 14(10): e0222349. DOI: 10.1371/journal.pone.0222349
- Marcon A., Bonghi P., Battocchio D., Apollonio M. 2020. REM: performance on a high-density fallow deer (*Dama dama*) population. *Mammal Research* 65(3): 835–841. DOI: 10.1007/s13364-020-00522-x
- Massei G., Coats J., Lambert M.S., Pietravallo S., Gill R., Cowan D. 2017. Camera traps and activity signs to estimate wild boar density and derive abundance indices. *Pest Management Science* 74(4): 853–860. DOI: 10.1002/ps.4763
- Matiukhina D.S., Vitkalova A.V., Rybin A.N., Aramilev V.V., Shevtsova E.I., Miquelle D.G. 2016. Camera-trap monitoring of Amur Tiger (*Panthera tigris altaica*) in southwest Primorsky Krai, 2013–2016: preliminary results. *Nature Conservation Research* 1(3): 36–43. DOI: 10.24189/ncr.2016.025
- Moeller A.K., Lukacs P.M., Horne J.S. 2018. Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras. *Ecosphere* 9(8): e02331. DOI: 10.1002/ecs2.2331
- Morales J.M., Ellner S.P. 2002. Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: The importance of behavior. *Ecology* 83(8): 2240–2247. DOI: 10.1890/0012-9658(2002)083[2240:SUAMIH]2.0.CO;2
- Morellet N., Gaillard J.M., Hewison A.J.M., Ballon P., Boscardin Y., Duncan P., Klein F., Maillard D. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44(3): 634–643. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2007.01307.x
- Nakashima Y., Fukasawa K., Samejima H. 2018. Estimating animal density without individual recognition using information derivable exclusively from camera traps. *Journal of Applied Ecology* 55(2): 735–744. DOI: 10.1111/1365-2664.13059
- Nakashima Y., Hongo S., Akomo-Okoue E.F. 2020. Landscape-scale estimation of forest ungulate density and biomass using camera traps: applying the REST model. *Biological Conservation* 241: 108381. DOI: 10.1016/j.biocon.2019.108381
- Nichols J., Williams B. 2006. Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 21(12): 668–673. DOI: 10.1016/j.tree.2006.08.007
- Nickerson B.S., Parks L.C. 2019. *Estimating population density of black-tailed deer in Northwestern Washington using camera traps and a Random Encounter Model*. Management Report. Available from <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28655.18083>
- O’Brien T.G., Kinnaird M.F., Wibisono H.T. 2003. Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation* 6(2): 131–139. DOI: 10.1017/S1367943003003172
- Ogurtsov S.S. 2023. Estimating brown bear population density and abundance using camera traps in the Central Forest State Nature Reserve (West-European Russia). *Nature Conservation Research* 8(2). DOI: 10.24189/ncr.2023.008 [In Russian]
- Ogurtsov S.S., Zheltukhin A.S. 2022. Camera traps monitoring program for large and medium-sized mammals on the example of the Central Forest Nature Reserve. In: *Mammals in a changing world: current problems of theriology*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 257. [In Russian]
- Palencia P. 2021. *trappingmotion: integrate camera-trapping in movement and behavioural studies*. R package version 0.1.1. Available from <https://github.com/Pablo-Palencia/trappingmotion>
- Palencia P., Vicente J., Barroso P., Barasona J.Á., Sorriquer R.C., Acevedo P. 2019. Estimating day range from camera-trap data: the animals’ behaviour as a key parameter. *Journal of Applied Ecology* 309(3): 182–190. DOI: 10.1111/jzo.12710

- Palencia P., Rowcliffe J.M., Vicente J., Acevedo P. 2021a. Assessing the camera trap methodologies used to estimate density of unmarked populations. *Journal of Applied Ecology* 58(8): 1583–1592. DOI: 10.1111/1365-2664.13913
- Palencia P., Fernández-López J., Vicente J., Acevedo P., 2021b. Innovations in movement and behavioural ecology from camera traps: day range as model parameter. *Methods in Ecology and Evolution* 12(7): 1201–1212. DOI: 10.1111/2041-210X.13609
- Palencia P., Barroso P., Vicente J., Hofmeester T.R., Ferreres J., Acevedo P. 2022. Random encounter model is a reliable method for estimating population density of multiple species using camera traps. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 8(5): 670–682. DOI: 10.1002/rse2.269
- Pettigrew P., Sigouin D., St-Laurent M. 2021. Testing the precision and sensitivity of density estimates obtained with a camera-trap method revealed limitations and opportunities. *Ecology and Evolution* 11(12): 7879–7889. DOI: 10.1002/ece3.7619
- Pfeffer S.E., Spitzer R., Allen A.M., Hofmeester T.R., Ericsson G., Widemo F., Singh N.J., Cromsigt J.P.G.M. 2018. Pictures or pellets? Comparing camera trapping and dung counts as methods for estimating population densities of ungulates. *Remote Sensing in Ecology Conservation* 4(2): 173–183. DOI: 10.1002/rse2.67
- Pollock K.H., Nichols J.D., Simons T.R., Farnsworth G.L., Bailey L.L., Sauer J.R. 2002. Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics* 13(2): 105–119. DOI: 10.1002/env.514
- Pop I.M., Bereczky L., Chiriac S., Iosif R., Nita A., Popescu V.D., Rozyłowicz L. 2018. Movement ecology of brown bears (*Ursus arctos*) in the Romanian Eastern Carpathians. *Nature Conservation* 26: 15–31. DOI: 10.3897/natureconservation.26.22955
- Popova E., Ahmed A., Stepanov I., Zlatanova D., Genov P. 2017. Estimating brown bear population density with camera traps in Central Balkan Mountain, Bulgaria. *Annuaire de l'Université de Sofia "St. Kliment Ohridski" Faculte de Biologie* 103(4): 145–151.
- Ramsey D.S., Caley P.A., Robley A. 2015. Estimating population density from presence–absence data using a spatially explicit model. *Journal of Wildlife Management* 79(3): 491–499. DOI: 10.1002/jwmg.851
- Reed D.H., O'Grady J.J., Brook B.W., Ballou J.D., Frankham R. 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* 113(1): 23–34. DOI: 10.1016/S0006-3207(02)00346-4
- Rovero F., Marshall A.R. 2009. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* 46(5): 1011–1017. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2009.01705.x
- Rovero F., Zimmermann F. 2016. *Camera trapping for wildlife research*. Exeter: Pelagic Publishing Ltd. 320 p.
- Rovero F., Zimmermann F., Berzi D., Meek P. 2013. "Which camera trap type and how many do I need?" A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix* 24(2): 148–156. DOI: 10.4404/hystrix-24.2-8789
- Rowcliffe J.M. 2020. *REM analysis using camtools*. Available from <https://github.com/MarcusRowcliffe/camtools>
- Rowcliffe J.M. 2021. *Protocol for generating distance data from camera trap images using a simple computer vision approach, CTtracking V0.3.2*. Available from <https://github.com/MarcusRowcliffe/CTtracking>
- Rowcliffe J.M., Field J., Turvey S.T., Carbone C. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology* 45(4): 1228–1236. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01473.x
- Rowcliffe J.M., Carbone C., Jansen P.A., Kays R., Kranstauber B. 2011. Quantifying the sensitivity of camera traps: an adapted distance sampling approach. *Methods in Ecology and Evolution* 2(5): 464–476. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2011.00094.x
- Rowcliffe J.M., Carbone C., Kays R., Kranstauber B., Jansen P.A. 2012. Bias in estimating animal travel distance: the effect of sampling frequency. *Methods in Ecology and Evolution* 3(4): 653–662. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2012.00197.x
- Rowcliffe J.M., Kays R., Carbone C., Jansen P.A. 2013. Clarifying assumptions behind the estimation of animal density from camera trap rates. *Journal of Wildlife Management* 77(5): 876. DOI: 10.1002/jwmg.533
- Rowcliffe J.M., Kays R., Kranstauber B., Carbone C., Jansen P.A. 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution* 5(11): 1170–1179. DOI: 10.1111/2041-210X.12278
- Rowcliffe J.M., Jansen P.A., Kays R., Kranstauber B., Carbone C. 2016. Wildlife speed cameras: measuring animal travel speed and day range using camera traps. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 2(2): 84–94. DOI: 10.1002/rse2.17
- Royle J.A., Chandler R.B., Sollmann R., Gardner B. 2013. *Spatial capture-recapture*. Academic Press. 577 p.
- Rozhnov V.V., Yachmennikova A.A., Naidenko S.V., Hernandez-Blanco J.A., Chistopolova M.D., Sorokin P.A., Dobrynin D.V., Sukhova O.V., Poyarkov A.D., Dronova N.A., Trepet S.A., Pkhitikov A.B., Pshegusov R.Kh., Magomedov M.R.D. 2018. *Monitoring of the Persian leopard and other large cats*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 121 p. [In Russian]
- Schaus J., Uzal A., Gentle L.K., Baker P.J., Bearman-Brown L., Bullion S., Gazzard A., Lockwood H., North A., Reader T., Scott D.M., Sutherland C.S., Yarnell R.W. 2020. Application of the Random Encounter Model in citizen science projects to monitor animal densities. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 6(4): 514–528. DOI: 10.1002/rse2.153
- Seber G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. New York: Macmillan Pub. Co. 672 p.
- Seryodkin I.V., Kostyria A.V., Goodrich J.M. 2014. Daily and seasonal movements of brown bear in the Sikhotealin. *Bulletin of Tver State University. Series: Biology and Ecology* 4: 233–240. [In Russian]
- Soutyrina S.V., Riley M.D., Goodrich J.M., Seryodkin I.V., Miquelle D.G. 2013. *A population estimate of amur ti-*

- gers using camera traps. Vladivostok: Dalnauka. 156 p. [In Russian]
- Steenweg R., Hebblewhite M., Kays R., Ahumada J., Fisher J.T., Burton C., Townsend S.E., Carbone C., Rowcliffe J.M., Whittington J., Brodie J., Royle J.A., Switalski A., Clevenger A.P., Heim N., Rich L.N. 2017. Scaling-up camera traps: monitoring the planet's biodiversity with networks of remote sensors. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15(1): 26–34. DOI: 10.1002/fee.1448
- Wearn O.R., Glover-Kapfer P. 2017. *Camera-trapping for conservation: a guide to best-practices*. WWF Conservation Technology Series 1(1). Woking: WWF-UK. 181 p.
- Wearn O.R., Bell T.E.M., Bolitho A., Durrant J., Haysom J.K., Nijhawan S., Thorley J., Rowcliffe M. 2022. Estimating animal density for a community of species using information obtained only from camera-traps. *Methods in Ecology and Evolution* 13(10): 2248–2261. DOI: 10.1111/2041-210x.13930
- Zaumyslova O.Yu., Bondarchuk S.N. 2017. Assessment of the Long-tailed Goral (*Naemohedus caudatus*: Bovidae) population status in the Sikhote-Alin Reserve using camera-traps. *Nature Conservation Research* 2(Suppl. 1): 151–163. DOI: 10.24189/ncr.2017.024 [In Russian]
- Zero V.H., Sundareshan S.R., O'Brien T.G., Kinnaird M.F. 2013. Monitoring an Endangered savannah ungulate, Grevy's zebra *Equus grevyi*: choosing a method for estimating population densities. *Oryx* 47(3): 410–419. DOI: 10.1017/S0030605312000324
- Zwerts J.A., Stephenson P.J., Maisels F., Rowcliffe M., Astaras C., Jansen P.A., van der Waarde J., Sterck L.E.H.M., Verweij P.A., Bruce T., Brittain S., van Kuijk M. 2021. Methods for wildlife monitoring in tropical forests: Comparing human observations, camera traps, and passive acoustic sensors. *Conservation Science and Practice* 3(12): e568. DOI: 10.1111/csp2.568

MAMMAL POPULATION DENSITY ESTIMATION USING CAMERA TRAPS BASED ON A RANDOM ENCOUNTER MODEL: THEORETICAL BASIS AND PRACTICAL RECOMMENDATIONS

Sergey S. Ogurtsov^{1,2} 

¹Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Russia

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Russia
e-mail: etundra@mail.ru

Estimating the population density of mammals has long been one of the problematic tasks of both fundamental population ecology and practical programmes for their conservation and management. The majority of methods for population density estimation using camera traps are focused on individually marked species. This review paper presents the theoretical and practical foundations of a method, Random Encounter Model (REM), used for estimating the population density of unmarked mammal species using camera traps. Based on an extensive analysis of the literature and our personal practical experience, we discussed the theory and practice for the application of this method, as well as its strengths and weaknesses. In this method, if we know parameters of the effective detection zone of a camera trap (radius and angle), and the length of the day range, it is possible to correct the trapping rate (i.e. the number of independent trap events per total number of camera traps-nights) in order to calculate the population density of species. The effective detection zone of a camera trap is determined through modelling using computer vision algorithms. The mammal day range is calculated based on its activity level and travel speed, taking into account behavioural patterns based on machine learning models. For REM, a random or systematic design for the camera trap placements should be used. If camera traps are installed against trails or roads, appropriate correction factors must be applied. The effectiveness and reliability of REM has been confirmed by many independent population density estimates, including capture-recapture analyses, visual transect counts, and scat counts. To date, the implementation of REM and its extensions is presented in the R programming environment. It has been established that the main difficulties in the use of the REM are technical imperfections of the camera traps themselves, the relatively large required number of their stations (at least 50 or more), as well as long calibration work. For all these difficulties, possible solutions are proposed. In conclusion, practical recommendations are provided for the use of REM in studies in Protected Areas.

Key words: abundance, day range, monitoring, population size, REM, unmarked species