

## RESEARCH ARTICLES

## ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

## ОЦЕНКА ПЛОТНОСТИ И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГРУППИРОВКИ БУРОГО МЕДВЕДЯ С ПОМОЩЬЮ ФОТОЛОВУШЕК В ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЗАПАД ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ)

С. С. Огурцов<sup>1,2</sup> <sup>1</sup>Центрально-Лесной государственной природный биосферный заповедник, Россия<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Россияe-mail: [etundra@mail.ru](mailto:etundra@mail.ru)

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

Представлены результаты оценки плотности населения и численности *Ursus arctos* (далее – бурый медведь) в Южном лесничестве Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГЗ) в 2021 г. на основе модели случайных столкновений (Random Encounter Model, REM), построенной по данным с фотоловушек. Оценка плотности населения с помощью этого метода выполнена впервые в России. Продемонстрированы способы получения всех необходимых параметров для построения модели. Всего было отработано 7970 фотоловушко-суток на 46 локациях и получено 502 независимых регистрации. Средний индекс относительного обилия (число регистраций на 100 фотоловушко-суток) составил  $6.28 \pm 1.59$ . Итоговая средняя плотность населения бурого медведя оказалась  $0.086 \pm 0.034$  особей/км<sup>2</sup>. Расчетная численность составила  $18.98 \pm 7.54$  особей на эффективную площадь учета (222 км<sup>2</sup>). Коэффициент вариации оказался равным 38%. Оценки плотности населения имели ярко выраженную сезонную динамику. Минимальное значение отмечено для периода с 24 июня по 23 июля (питание бурых медведей луговой растительностью и муравьями за пределами ЦЛГЗ), а максимальное – для периода с 24 июля по 22 августа (питание ягодой в ЦЛГЗ). Мы выявили сильную и достоверную корреляцию между плотностью населения бурого медведя и значением индекса его относительного обилия ( $r = 0.81$ ,  $p < 0.05$ ). Было установлено, что с увеличением продолжительности периода учета оценка плотности населения заметно снижалась ( $r = -0.53$ ,  $p < 0.05$ ). Наибольшей вариабельности подвержены параметры средней скорости передвижения и уровня активности, что определяет существенную вариабельность суточного хода. В целом метод оценки плотности населения с помощью REM является очень перспективным для проведения учетов бурого медведя в лесистой и горно-лесистой местности по сравнению с традиционными методами (визуальными и по следам).

**Ключевые слова:** REM, Ursidae, *Ursus arctos*, крупные хищники, модель случайных столкновений, нераспознаваемые особи, размер популяции, суточный ход, учеты

**Введение**

*Ursus arctos* Linnaeus, 1758 (далее – бурый медведь) является одним из самых проблемных видов в России с точки зрения учета (Лобачев и др., 1987). Согласно Пажетнову (1990), численность бурого медведя определить достаточно сложно. Это является следствием сразу нескольких обстоятельств. Во-первых, для данного вида свойственны большие индивидуальные участки обитания особей и сложная пространственная организация популяционных группировок (Seryodkin et al., 2017, 2021; Todorov et al., 2020). Во-вторых, он является зимоспящим и поэтому не попадает под традиционные в России методы учета многих других наземных млекопитающих (например, зимние маршрутные учеты). В-третьих, бурый медведь относится к тем видам млекопитающих, особи которых не имеют устойчивых ин-

дивидуальных паттернов окраски или морфологических образований, которые можно было бы наблюдать на фотографиях с фотоловушек (далее – виды с нераспознаваемыми особями). Лишь некоторые звери (чаще медвежата) имеют отличительные черты шерстяного покрова (пятна, «галстуки» и т.п.), по которым их можно визуально идентифицировать. Поэтому бурые медведи также не попадают под традиционные методы оценки численности с помощью фотоловушек (методы с повторным отловом, «mark-resight» и т.п.) (Wearn & Glover-Kapfer, 2017). В-четвертых, этот вид обладает протяженным суточным ходом и способен существовать в разнообразных местообитаниях. При этом длина суточного хода и размеры индивидуального участка обитания подвержены ярко выраженной сезонной динамике (Pop et al., 2018; Середкин, 2020), а оседлость свой-

ственна лишь части особей (самки с медвежатами) (Пажетнов, 1990). Все это существенно затрудняет проведение учетов.

Международным «золотым стандартом» для оценки численности популяций бурых медведей являются методы на основе молекулярно-генетического анализа. Благодаря им удается не только получить точное значение минимального числа особей, но и смоделировать прогнозируемую численность и плотность при помощи «capture-mark-recapture» моделей и их производных (Mowat & Strobeck, 2000; Poole et al., 2001; Bellemain et al., 2005; Kendall et al., 2008; Sawaya et al., 2012; Beddari et al., 2020). Для улучшения работы данного метода могут также применяться фотоловушки (Огурцов и др., 2017). Главным его недостатком является дороговизна в проведении самого анализа и необходимость в дорогостоящем оборудовании. В условиях российской науки его широкая применимость для фоновых видов млекопитающих пока маловероятна.

Все большее распространение приобретают методы оценки плотности населения видов с нераспознаваемыми особями при помощи фотоловушек (Gilbert et al., 2020). Среди них наиболее популярным является метод на основе модели случайных столкновений (Random Encounter Model, REM; Rowcliffe et al., 2008). Его активно применяют в исследованиях самых разных млекопитающих по всему миру (Schaus et al., 2020; Jayasekara et al., 2021; Kavčić et al., 2021). Несмотря на большое разнообразие охваченных видов, оценки плотности населения бурого медведя с помощью REM практически полностью отсутствуют. Так, согласно работе Foster & Harmsen (2012) по оценке плотности населения млекопитающих при помощи фотоловушек на момент выхода этой публикации не было ни одного исследования по бурому медведю. Согласно новейшему обзору работ, посвященных REM (Palencia et al., 2022), из всех видов рода *Ursus* данный метод был применен только для *Ursus americanus* Pallas, 1780 (Pettigrew et al., 2021). В свою очередь нами найдена всего одна специализированная работа по бурому медведю на эту тему (Pорова et al., 2017).

Целью настоящего исследования было опробовать метод REM на примере бурого медведя с учетом всех изложенных ранее рекомендаций и современных разработок (Огурцов, 2023). Были поставлены следующие задачи:

1) определить плотность населения и численность бурого медведя на исследуемой территории в 2021 г. при помощи REM; 2) установить характер взаимосвязи между оценкой плотности населения бурого медведя и индексом его относительного обилия; 3) выявить изменения (вариабельность) оценок и параметров REM в зависимости от продолжительности сезона учета; 4) обсудить эффективность REM по сравнению с другими методами учета численности бурого медведя в России.

## Материал и методы

### Территория исследования

Материал собирали на территории Южного лесничества Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (далее – Центрально-Лесной заповедник; 56.4333°–56.5167° N, 32.4833°–33.0167° E), которая представляет собой южнотаежный ландшафт, в малой степени трансформированный человеческой деятельностью. Центрально-Лесной заповедник расположен на юго-западе Валдайской возвышенности (Тверская область, Россия). Это грядово-холмистая возвышенная равнина с абсолютными высотами от 200 м н.у.м. до 240 м н.у.м. Его площадь составляет 244.21 км<sup>2</sup>, а площадь охранной зоны вокруг него – 466.94 км<sup>2</sup>. В схеме ботанико-географического районирования он размещается в самой южной части Валдайско-Онежской подпровинции в полосе южнотаежных лесов. Для дренированных частей моренных гряд характерны южнотаежные широколиственно-еловые леса и их производные, для озерных и флювиогляциальных равнин – бореальные еловые (*Picea abies* (L.) H. Karst.) леса. На пологих склонах моренных гряд и в отдельных понижениях озерных равнин развиты верховые болота (Пузаченко и др., 2016).

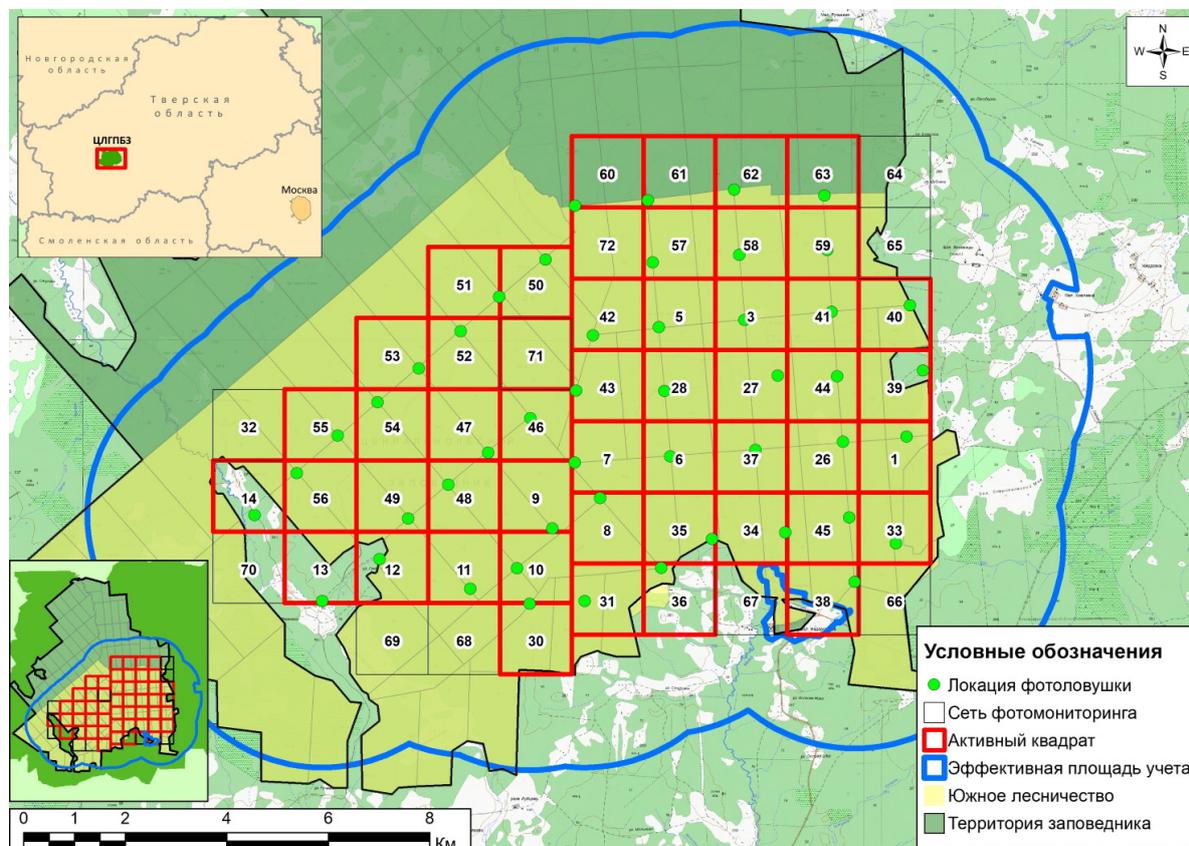
### Общий дизайн исследования

В настоящем исследовании мы использовали данные, полученные в рамках Программы фотомониторинга в Центрально-Лесном заповеднике (Огурцов, Желтухин, 2022). Согласно ей, расположение фотоловушек подчинено регулярному (систематическому) дизайну по принципу грида с 1 локацией (местом установки фотоловушки) на квадрат площадью 2 км<sup>2</sup> по протоколу проекта TEAM (Jansen et al., 2014; Rovero & Zimmermann, 2016). Всего в 2021 г. было активно 48 локаций, но две из

них оказались сильно завалены в результате последствий ветровалов; поэтому в обработку поступили данные только с 46 локаций. На них было установлено 35 фотоловушек Seelock S308, 10 фотоловушек Bushnell TrophyCam HD 119776 и три фотоловушки KeepGuard KG780-NV. Все камеры работали в режиме «фото» (пять фотографий на триггер для Seelock, три – для Bushnell и KeepGuard) без задержки между срабатываниями. Все фотоловушки были размещены напротив просек или лесных дорог так, чтобы каждая локация была, по возможности, равноудалена от соседних, находясь при этом в своем квадрате грида (рис. 1). Приборы крепили на стволах деревьев в среднем на высоте  $105.21 \pm 12.05$  см с северной или северо-западной/северо-восточной экспозицией. Камеры были непрерывно активны в течение круглых суток на протяжении всего года. Ни на одной локации не была использована никакая-либо естественная или искусственная приманка. Фотоловушки проверяли с периодичностью раз в два месяца, согласно установленному протоколу. Во время проверок те локации, ко-

торые сильно зарастали травянистой растительностью, обкашивали складной косой. Все проверки производили пешком.

Первичную обработку и тегирование фотографий проводили в программе Camelot (Hendry & Mann, 2018). Дальнейшую обработку, анализ и построение моделей выполняли в программе RStudio 1.1.447 на базе R 4.0.3 (R Core Team, 2020). В качестве временного интервала для разделения регистраций на независимые было выбрано 30 мин согласно общим рекомендациям протокола проекта TEAM (Rovero & Zimmermann, 2016). Показатель отлова (Trapping Rate, TR) или индекс относительного обилия (Relative Abundance Index, RAI) рассчитывали как отношение числа независимых регистраций (Trap Events, TE) к числу отработанных фотоловушко-суток (Trap Nights, TN) с умножением на 100 (Wearn & Glover-Kapfer, 2017). Для расчета стандартной ошибки (Standard Error, SE) индекса применяли бутстрепинг с ресамплингом локаций фотоловушек с 10 000 перестановками согласно рекомендациям Rowcliffe et al. (2008).



**Рис. 1.** Сеть фотомониторинга в Южном лесничестве Центрально-Лесного заповедника (Россия). Цифрами обозначены номера квадратов и соответствующих им локаций. Красным цветом показаны квадраты (2 км<sup>2</sup> каждый), где были активны локации на момент 2021 г. Синий контур – границы эффективной площади учета.

**Fig. 1.** Camera trap monitoring network in the Southern Forestry of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Russia. The numbers indicate grid squares and their corresponding camera stations. The red-lined 2-km<sup>2</sup> squares indicate where cameras were active in 2021. The blue outline presents the boundaries of the effective sampling area.

Для определения продолжительности сезона учета строили диаграмму результативности работ фотоловушек на локациях, по которой устанавливали временные рамки с минимальным числом пропусков в работе фотоловушек (рис. 2). В результате в качестве сезона учета был выбран временной отрезок с 25.05.2021 г. по 21.11.2021 г. Затем сезон был разбит на равные интервалы, которые соответствовали отдельным периодам учета продолжительностью 30 дней каждый. Продолжительность выбирали так, чтобы число независимых регистраций в каждом отдельном периоде соответствовало минимальному необходимому значению (50 регистраций) согласно рекомендациям Маркуса Роуклиффа (Rovero et al., 2013). **Всего было выделено шесть таких периодов (рис. 2).**

Основная теория метода REM изложена в работах Rowcliffe et al. (2008, 2011, 2014, 2016), а также обобщена ранее нами (Огурцов, 2023). Модель случайных столкновений основана на теоретической модели идеального газа, с помощью которой была выведена следующая формула расчета плотности населения животных (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 обработанных фотоловушко-суток;  $v$  – суточный ход;  $r$  – эффективный радиус зоны срабатывания;  $\theta$  – эффективный угол зоны срабатывания;  $g$  – средний размер группы особей;  $\pi \approx 3.14$ .

#### **Определение эффективной зоны срабатывания фотоловушек**

Параметры эффективной зоны срабатывания фотоловушки определяли для первого кадра каждой регистрации бурого медведя (самого первого появления животного в кадре) (Rowcliffe et al., 2011) с помощью специального веб-приложения Animal-Tracker (<https://lauravzarco.github.io/animaltracker>) (Rowcliffe, 2021). Предварительно в нем же выполнили калибровку каждой модели фотоловушки (Электронное приложение; рис. П1) и калибровку каждой локации (Электронное приложение; рис. П2, рис. П3). Для определения эффективного радиуса срабатывания ( $r$ ) применяли простую модель отношения рисков (simple hazard rate model) согласно рекомендациям Rowcliffe et al. (2011). Для определения эффективного угла срабатывания ( $\theta$ ) применяли полунормаль-

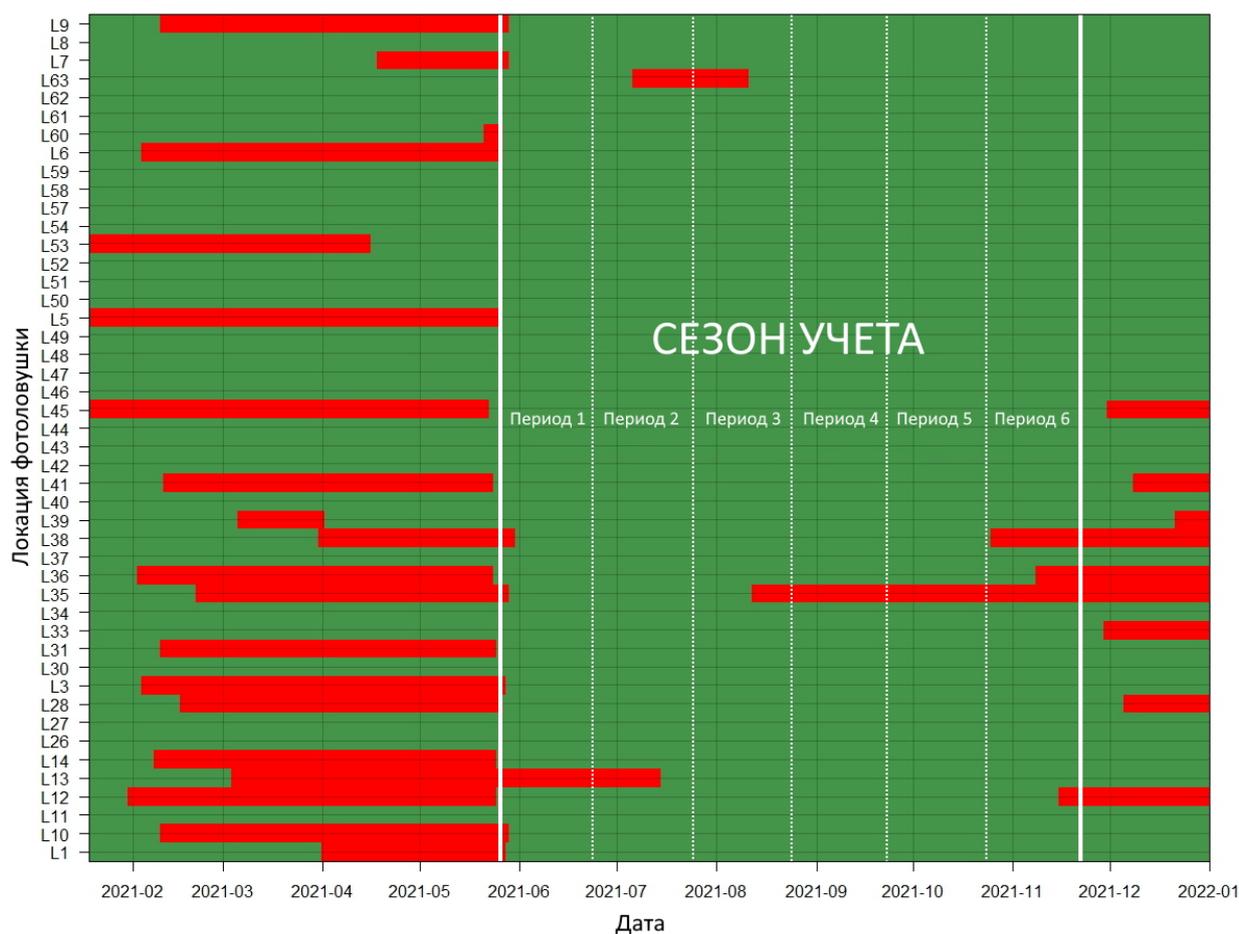
ную модель (half-normal model) также согласно рекомендациям Rowcliffe et al. (2011). Моделирование данных параметров проводили при помощи R-пакетов «CTtracking» (<https://github.com/MarcusRowcliffe/CTtracking>), «distanceDF» (<https://github.com/MarcusRowcliffe/distanceDF>) и «Distance» (Miller, 2020).

#### **Определение уровня активности бурого медведя**

Поскольку фотоловушки работали круглые сутки, уровень активности рассчитывали для полных суток (24 часа). Перед выполнением анализа все время переводили в радианы. Для определения уровня активности ( $\rho$ ) строили циркулярную кернел-модель с помощью R-пакета «activity» (Rowcliffe, 2019). Для определения стандартной ошибки использовали бутстрепинг со 10 000 репликациями. Согласно построенным кривым кернел-плотностей для бурого медведя характерна сумеречная активность с большой долей дневной активности (Электронное приложение, рис. П4). В связи с этим, согласно рекомендациям Rowcliffe et al. (2014), мы рассматриваем активность данного вида как равномерную, но с преобладанием дневной доли. Поэтому для коэффициента регулировки ширины полосы пропускания (bandwidth adjustment) было выбрано значение 1.5. Оно также является оптимальным для размера выборок каждого периода учета (Rowcliffe et al., 2014).

#### **Определение скорости передвижения и суточного хода бурого медведя**

Скорость передвижения ( $\mu$ ) определяли для всех регистраций одиночных особей в пределах каждого периода учета. Для семейных групп скорость определяли только для медведицы. Для самостоятельных медвежат-лончаков скорость, по возможности, определяли для каждой особи. Регистрации, в которых звери оказывались далеко за пределами области калибровки (например, шли сквозь лес вдали от фотоловушки), не учитывали, однако использовали их для определения эффективной зоны срабатывания. Мы также не учитывали передвижения бурых медведей, вызванные их интересом к фотоловушке (когда звери подходили к камере, обнюхивали ее или пытались сорвать) согласно общим рекомендациям (Rowcliffe et al., 2016; Palencia et al., 2021a). **Всего в обработку поступило 3390 изображений.**



**Рис. 2.** Результативность работы фотоловушек на локациях в течение 2021 г. Зеленый цвет – фотоловушка исправно работала; красный цвет – фотоловушка не работала (пропуск). Выбранный сезон учета ограничен белой сплошной линией. Выбранные периоды учета – белой пунктирной линией.

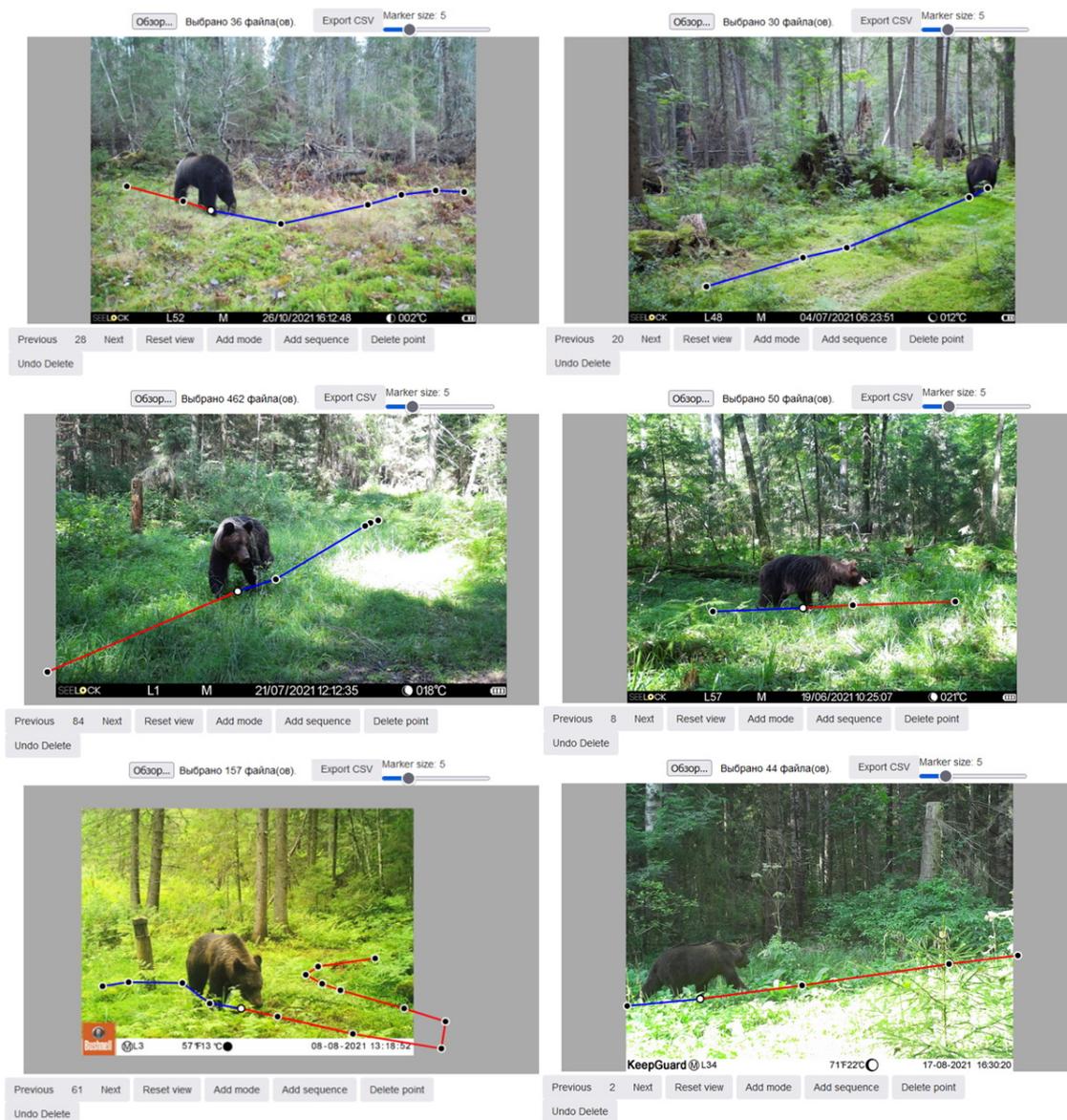
**Fig. 2.** Effectiveness of camera trap stations during 2021. Green colour – a camera trap worked properly; red colour – a camera trap did not work. The selected season is limited by a white solid line. The selected counting periods are marked with a white dotted line.

Для определения скорости передвижения использовали веб-приложение *Animal-Tracker*. Позиции бурых медведей в пространстве отмечали на каждой фотографии, пометая точкой проекцию центра масс зверя на земле. Точки каждой фотографии в пределах одной регистрации соединяли между собой линиями, получая воссозданный путь особи (рис. 3), после чего проводили расчет скорости (Rowcliffe, 2021). Чтобы исключить возможные выбросы (аномально малые или большие скорости), согласно рекомендациям Rowcliffe (2020), использовали нижний (0.01 м/с) и верхний (12 м/с) пороги. Моделирование скорости передвижения бурых медведей проводили при помощи R-пакетов «sbd» ([github.com/MarcusRowcliffe/sbd](https://github.com/MarcusRowcliffe/sbd)) и «CTtracking» (Rowcliffe, 2020, 2021). Суточный ход ( $v$ ) определяли с помощью модели машинного обучения DRRB (Palencia et al., 2021b) с выделением двух поведенческих паттернов передвижения (Огурцов, 2023) при помощи

R-пакета «trappingmotion» (<https://github.com/PabloPalencia/trappingmotion>) (Palencia, 2021).

#### *Определение размера группы особей*

Несмотря на то, что бурый медведь по своей природе является одиночным животным и редко образует сложные социальные объединения, с точки зрения REM, его следует рассматривать как групповое. В наших условиях, помимо семейных групп, в которых на протяжении всего периода бодрствования может быть до пяти особей (медведица и четыре медвежонка), существуют временные объединения: гонные группы, состоящие чаще всего из 2–3, но иногда и из четырех особей; группы самостоятельных медвежат-лончаков или даже медвежат-третьяков (2–3 особи), которые некоторое время могут держаться вместе после отделения от матери-медведицы. По этой причине мы также использовали параметр размера группы особей ( $g$ ), который определяли как среднее число бурых медведей в группе.



**Рис. 3.** Примеры восстановления пройденных путей бурых медведей по кадрам фотоловушек в интерфейсе веб-приложения Animal-Tracker. Синие сегменты – путь пройденный, красные – путь предстоящий. Точки – проекции центра масс зверя на поверхность земли.

**Fig. 3.** Examples of restoring the traversed paths of brown bears based on camera trap images in the Animal-Tracker web-application interface. The blue segments are the path travelled; the red segments are the path ahead. Points are projections of the brown bear's centre of mass on the ground surface.

### Построение и корректировка функции REM

Построение REM проводили при помощи R-пакета «camtools» (Rowcliffe, 2020). Доверительные интервалы плотности населения рассчитывали с помощью бутстрепа с 1000 перестановками. Коэффициент вариации (CV) рассчитывали на основе дельта-метода (Seber, 1982), согласно персональным рекомендациям Маркуса Роуклиффа (Zero et al., 2013). Итоговую среднюю плотность населения за весь сезон ( $REM_{mean}$ ) рассчитывали как среднее значение всех плотностей населения, вычисленных для каждого из шести периодов учета. Для сравнения также строили REM для всего сезо-

на учета и рассчитывали по ней общую плотность населения ( $REM_{general}$ ).

Известно, что оценки REM сами по себе завышены относительно других методов (например, REST, CT-DS) (Palencia et al., 2021a). Помимо этого доказано, что при расположении фотоловушек вдоль троп и дорог оценка плотности населения, полученная с помощью REM, переоценивается еще больше (Garrote et al., 2021). По этой причине мы рассчитывали поправочный коэффициент CF (Correction Factor) и корректировали с его помощью результаты REM для получения REMc (REM corrected) согласно рекомендациям Garrote et al. (2021)

(подробнее см. Огурцов, 2023). В отличие от этих авторов в нашем распоряжении нет данных GPS-телеметрии, по которой определялись локация животных. В то же время у нас накоплен большой массив данных по точкам встреч бурого медведя, собранный в рамках работ по моделированию пригодности его местообитаний за период с 2008 по 2021 гг. (Огурцов, 2019). Для территории сети фотомониторинга нами был подготовлен отфильтрованный набор из 1358 таких точек.

Вокруг линий всех просек и дорог в геоинформационной системе (ГИС) NextGIS QGIS 21.10.0 был создан буфер шириной 6 м. Общая площадь покрытия расчищенных просек и дорог в пределах сети фотомониторинга составила 1.19 км<sup>2</sup>. Эффективная площадь покрытия сети фотомониторинга составила 46 квадратов грида – 92 км<sup>2</sup>. Таким образом, доля дорог оказалась равна 1.29%. Из 1358 точек бурого медведя 985 оказались на дорогах (72.5%). Все точки были собраны в рамках пеших маршрутов, из которых 1977 км проходили по дорогам и просекам и 289 км за их пределами. Поэтому мы внесли поправки на скошенный сбор данных, введя коэффициент переоценки дорог, который составил 6.84. Согласно этой правке доля точек на дорогах составила 10.60%. Таким образом, итоговый поправочный коэффициент CF оказался равным 0.12.

### **Эффективная площадь учета**

Для определения численности рассчитывали эффективную площадь учета на основе среднего значения максимального расстояния между точками повторных отловов (Mean Maximum Distance Moved, **MMDM** или в данном контексте Mean Maximum Displacement Distance, **MMDD**). Затем вокруг каждой локации фотоловушки строили круговой буфер с радиусом  $\frac{1}{2}$  MMDM, согласно общим рекомендациям (Wearn & Glover-Kapfer, 2017). Поскольку индивидуальность бурого медведя очень редко удается надежно устанавливать по данным фотоловушек, в качестве модельного объекта мы взяли уникальную для Европы семейную группу (медведица и три медвежонка), за которой мы наблюдаем в течение трех лет. Данная группа уникальна тем, что медведица ходит с медвежатами три года подряд (три совместных зимовки с 2020 по 2022 гг.), и все медвежата имеют индивидуальные рисунки (пятна) на шерстяном покрове.

В 2020 г. группа держалась очень локально, потому что медвежата были еще на первом году жизни. По этой причине для расчета мы взяли данные за 2021 г., когда медвежата уже подросли, и группа стала передвигаться намного шире. Мы рассчитали кратчайшие манхэттенские расстояния между локациями, где была зафиксирована данная группа в течение одного и того же дня ( $4.4 \pm 1.3$  км;  $n = 11$ ) и высчитали среднее для трех самых больших значений ( $6.6 \pm 0.3$  км). После этого вокруг каждой локации фотоловушки мы построили буфер радиусом 3.3 км и объединили все буферы вместе. Далее мы вырезали из полученного полигона все земли жилых населенных пунктов и водные объекты (рис. 1). Таким образом, эффективная площадь учета составила 222 км<sup>2</sup> – площадь, в целом, сопоставимая со всей территорией Центрально-Лесного заповедника (244 км<sup>2</sup>).

### **Вариабельность результатов REM**

Для исследования влияния продолжительности учета на вариабельность результатов REM и его параметры мы провели расчеты плотности населения бурого медведя, начиная с минимально допустимой продолжительности учета (для получения 50 регистраций – 626 фотоловушко-суток) до максимально возможной (до окончания сезона учета – 7970 фотоловушко-суток) с шагом в один день. Всего было построено 165 REM. На каждом шаге мы по отдельности рассчитывали значения параметров REM с фиксацией остальных. Для выявления характера зависимости для каждого параметра строили обобщенную аддитивную модель (Generalized Additive Model, GAM), на основе функции которой создавали сглаженную кривую со сплайн-коэффициентом 3 при помощи R-пакета «gam» (Hastie, 2019). Для выявления тренда строили простую линейную модель (Linear Model, LM). Взаимозависимость оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена ( $r$ ) при установленном пороге уровня значимости  $p = 0.05$ .

### **Результаты**

За весь сезон учета было отработано 7970 фотоловушко-суток и получено 502 независимых регистрации бурого медведя. Средний индекс относительного обилия (RAI) составил  $6.28 \pm 1.59$  (здесь и далее – SE) (табл. 1). Средний эффективный радиус срабатывания соста-

вил  $10.11 \pm 0.78$  м, а эффективный угол срабатывания –  $0.72 \pm 0.13$  радиан. Средний уровень активности был равен  $0.46 \pm 0.08$ . Средняя гармоническая скорости передвижения равнялась  $0.74 \pm 0.14$  м/с. Средний суточный ход бурого медведя по данным моделирования в DRRB составил  $28.79 \pm 7.23$  км. Средний размер группы оказался равным  $1.51 \pm 0.13$  особей (табл. 2). Итоговая средняя плотность населения бурого медведя согласно  $REM_{mean}$  составила  $0.086 \pm 0.034$  особей/км<sup>2</sup> при точности оценок (CV) 38%. Средняя численность в этом случае оказалась равной  $18.98 \pm 7.54$  особей (табл. 3). Плотность населения согласно  $REM_{general}$  составила  $0.043 \pm 0.010$  особей/км<sup>2</sup>, а

численность –  $9.46 \pm 2.30$  особей при точности оценок (CV) 24% (табл. 3).

Оценки плотности населения имели ярко выраженную сезонную динамику (рис. 4). Минимальное значение ( $0.034 \pm 0.010$  особей/км<sup>2</sup>) отмечено для второго периода (с 24.06.2021 по 23.07.2021 гг.), а максимальное ( $0.144 \pm 0.062$  особей/км<sup>2</sup>) – для третьего периода (с 24.07.2021 по 22.08.2021 гг.). Минимальное значение RAI отмечено также для второго периода ( $3.69 \pm 0.74$ ), а максимальное – для третьего ( $9.62 \pm 2.54$ ). Нами получены большие значения коэффициента корреляции между плотностью населения бурого медведя и его значением RAI ( $r = 0.81, p < 0.05$ ) (рис. 4).

**Таблица 1.** Результаты работы фотоловушек на 46 локациях в течение сезона и отдельных периодов учета бурого медведя на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в 2021 г. Для RAI указаны средние и их стандартные ошибки

**Table 1.** Results of the work of camera traps at 46 stations during the season and certain periods of the brown bear counting in the Southern Forestry of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve in 2021. For RAI, the means and their standard errors are given

Период учета	Начало	Конец	TE	TN	RAI
1	25.05.2021	23.06.2021	91	1286	$7.08 \pm 1.96$
2	24.06.2021	23.07.2021	49	1329	$3.69 \pm 0.74$
3	24.07.2021	22.08.2021	130	1351	$9.62 \pm 2.54$
4	23.08.2021	21.09.2021	123	1350	$9.11 \pm 2.54$
5	22.09.2021	21.10.2021	57	1350	$4.22 \pm 1.06$
6	22.10.2021	21.11.2021	52	1304	$3.99 \pm 0.73$
Сезон учета	25.05.2021	21.11.2021	502	7970	$6.28 \pm 1.59$

Примечание: TE (Trap Events) – число независимых регистраций; TN (Trap Nights) – число отработанных фотоловушко-суток; RAI (Relative Abundance Index) – индекс относительного обилия.

**Таблица 2.** Параметры REM для сезона и отдельных периодов учета бурого медведя на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в 2021 г. Для каждого параметра указаны средние и их стандартные ошибки

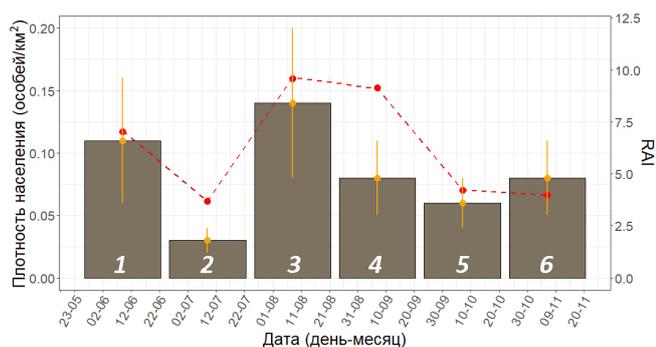
**Table 2.** Parameters of REM for the season and certain periods of the brown bear counting in the Southern Forestry of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve in 2021. For each parameter, the mean and their standard errors are given

Период учета	Радиус (м)	Угол (радианы)	Скорость (м/с)	Уровень активности	Суточный ход (км)	Размер группы (особи)
1	$10.92 \pm 0.52$	$0.75 \pm 0.12$	$0.53 \pm 0.17$	$0.44 \pm 0.09$	$20.12 \pm 4.49$	$1.36 \pm 0.10$
2	$9.89 \pm 0.97$	$0.65 \pm 0.13$	$0.81 \pm 0.12$	$0.49 \pm 0.09$	$34.39 \pm 7.81$	$1.26 \pm 0.10$
3	$10.09 \pm 0.67$	$0.70 \pm 0.15$	$0.57 \pm 0.19$	$0.58 \pm 0.07$	$28.30 \pm 10.08$	$1.83 \pm 0.14$
4	$10.09 \pm 0.69$	$0.76 \pm 0.16$	$1.09 \pm 0.13$	$0.36 \pm 0.07$	$33.83 \pm 6.14$	$1.62 \pm 0.12$
5	$10.69 \pm 0.65$	$0.74 \pm 0.12$	$0.80 \pm 0.15$	$0.43 \pm 0.09$	$29.46 \pm 8.15$	$1.39 \pm 0.14$
6	$8.96 \pm 1.20$	$0.70 \pm 0.12$	$0.66 \pm 0.10$	$0.46 \pm 0.09$	$26.65 \pm 6.63$	$1.63 \pm 0.19$
$REM_{mean}$	$10.11 \pm 0.78$	$0.72 \pm 0.14$	$0.74 \pm 0.14$	$0.46 \pm 0.08$	$28.79 \pm 7.23$	$1.51 \pm 0.13$
$REM_{general}$	$10.42 \pm 0.29$	$0.73 \pm 0.06$	$0.69 \pm 0.09$	$0.53 \pm 0.06$	$31.84 \pm 5.27$	$1.54 \pm 0.06$

**Таблица 3.** Оценки плотности населения и численности (на 222 км<sup>2</sup>) бурого медведя по результатам REM для сезона и отдельных периодов учета на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в 2021 г. Указаны средние и их стандартные ошибки

**Table 3.** Estimates of the brown bear population density and abundance (per 222 km<sup>2</sup>) based on results of REM for the season and certain periods in the Southern Forestry of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve in 2021. The means and their standard errors are given

Период учета	Плотность (особей/км <sup>2</sup> )	Численность (особей)	CV, %
1	$0.113 \pm 0.050$	$25.10 \pm 11.10$	44
2	$0.034 \pm 0.010$	$7.62 \pm 2.17$	28
3	$0.144 \pm 0.062$	$31.93 \pm 13.85$	43
4	$0.080 \pm 0.030$	$17.84 \pm 6.73$	38
5	$0.058 \pm 0.019$	$12.83 \pm 4.15$	32
6	$0.084 \pm 0.033$	$18.58 \pm 7.22$	39
$REM_{mean}$	$0.086 \pm 0.034$	$18.98 \pm 7.54$	38
$REM_{general}$	$0.043 \pm 0.010$	$9.46 \pm 2.30$	24



**Рис. 4.** Оценки плотности населения бурого медведя в Южном лесничестве Центрально-Лесного заповедника по результатам анализа REM в 2021 г. Приведены средние и их стандартные ошибки для каждого периода учета (показаны цифрами). Значения RAI показаны красным.

**Fig. 4.** Estimates of the brown bear population density in the Southern Forestry of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve based on results of the REM in 2021. The means and their standard errors are given for each period (shown by numbers). RAI values are shown in red.

Оценка плотности населения подвержена существенной вариабельности с увеличением продолжительности учета ( $CV = 34\%$ ) с общим трендом снижения ( $r = -0.53$ ,  $p < 0.05$ ) (рис. 5A). Особенно ярко это наблюдается с увеличением периода до 3000 фотоловушко-суток (чуть больше двух месяцев). После этого оценки становятся более стабильными. При этом точность оценок плотности населения устойчиво возрастает с увеличением продолжительности учета ( $r = -0.97$ ,  $p < 0.05$ ) и также подвержена вариабельности ( $CV = 21\%$ ) (рис. 5B). Несмотря на то, что достаточно быстро она пересекает отметку в 40% (минимально-допустимая точность оценки), она так и не доходит до отметки 20% (оптимальная точность оценки).

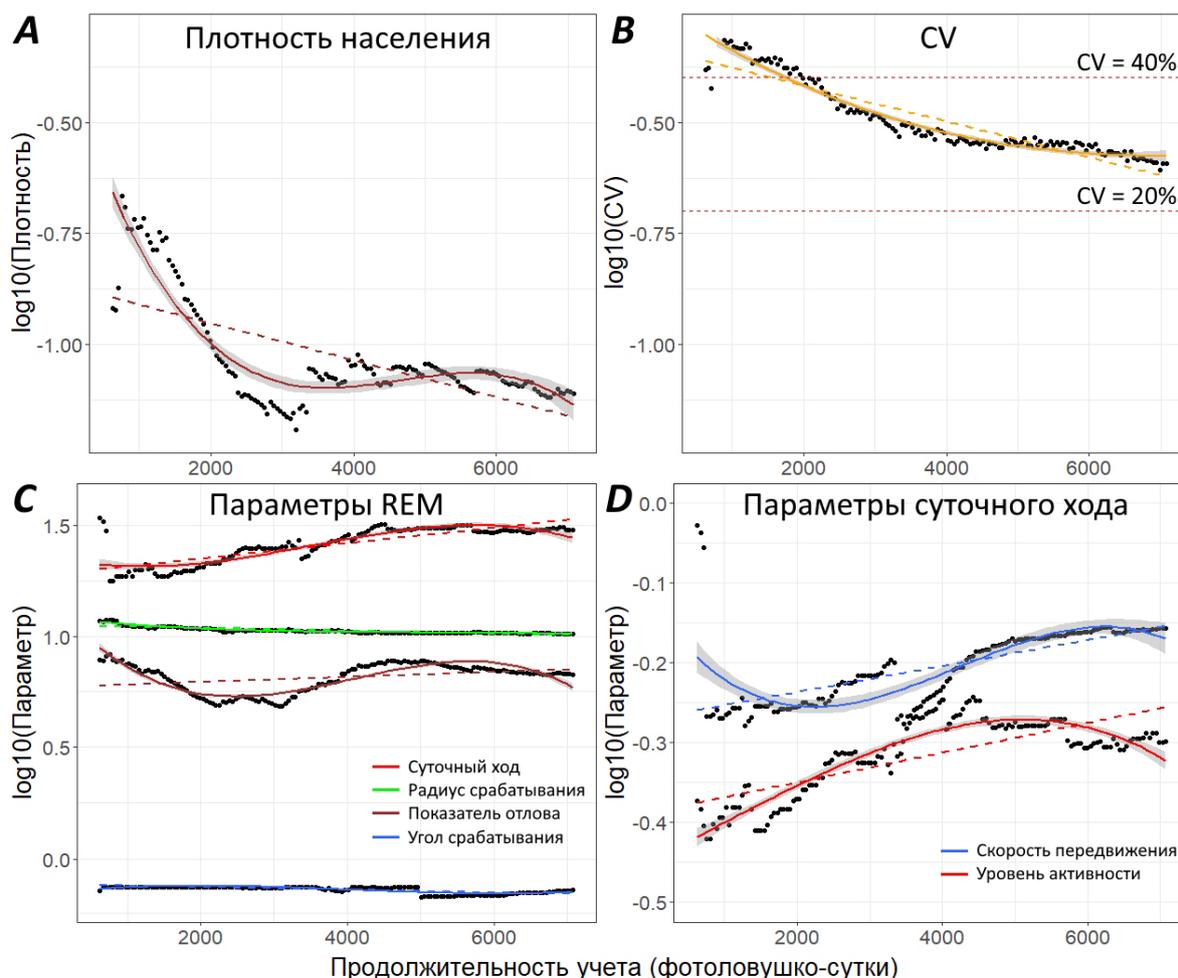
Среди параметров REM сильнее всего изменялись суточный ход ( $CV = 17\%$ ) и показатель отлова ( $CV = 14\%$ ), тогда как эффективный радиус срабатывания ( $CV = 3\%$ ) и эффективный угол срабатывания ( $CV = 4\%$ ) менялись незначительно (рис. 5C). Для суточного хода выявлен намного более выраженный тренд повышения значения с увеличением продолжительности учета ( $r = 0.78$ ,  $p < 0.05$ ), чем для показателя отлова ( $r = 0.21$ ,  $r < 0.05$ ) (рис. 5C). Среди параметров самого суточного хода отмечена вариабельность как для средней скорости передвижения ( $CV = 12\%$ ), так и для уровня активности ( $CV = 10\%$ ) также с выраженной тенденцией к увеличению ( $r = 0.81$ ,  $r < 0.05$  для суточного хода;  $r = 0.68$ ,  $r < 0.05$  для уровня активности) (рис. 5D).

## Обсуждение

По результатам построения  $REM_{mean}$  итоговая плотность населения бурого медведя на исследуемой территории составила 0.086 особей/км<sup>2</sup>. У нас отсутствуют другие источники данных по плотности населения бурого медведя в Центрально-Лесном заповеднике, которые были бы получены независимыми объективными методами (например, с помощью генотипирования), поэтому нам сложно однозначно проверить полученные оценки. По нашему мнению, они вполне реалистичны и экологически релевантны.

Выявленная динамика плотности населения хорошо согласуется с результатами моделей пригодности местообитаний бурого медведя и сезонной динамикой потребления пищевых ресурсов (Ogurtsov, 2018; Ogurtsov, 2019). Минимальная оценка плотности населения (0.034 особей/км<sup>2</sup>) отмечена для периода 24.06–23.07.2021 г. В это время животные сосредоточены, в большей степени, на материковых лугах и их окрестностях в охранной зоне Центрально-Лесного заповедника, где питаются травянистой растительностью и расплодом купольных гнезд муравьев. Их концентрация в Южном лесничестве в это время минимальна из-за отсутствия здесь основных пищевых ресурсов.

Максимальное значение плотности населения (0.144 особей/км<sup>2</sup>) было отмечено в период активного плодоношения *Vaccinium myrtillus* L. (далее – черника), 24.07–23.08.2021 г., которая является одной из самых любимых ягод бурого медведя на территории исследований (Ogurtsov, 2018). С началом массового созревания ее плодов звери начинают перемещаться в ельники Центрально-Лесного заповедника; поэтому их концентрация в Южном лесничестве возрастает. Черника – единственный пищевой ресурс бурого медведя, который распространен в самом Центрально-Лесном заповеднике больше, чем в его охранной зоне (Ogurtsov et al., 2022). По этой причине совершенно логично ожидать высокую концентрацию бурого медведя в Южном лесничестве именно в это время. Второй пик плотности населения (0.113 особей/км<sup>2</sup>) отмечен во второй половине гона. На протяжении многих лет в Южном лесничестве фотоловушками фиксируются 2–3 гонных группы по 2–3 особи каждая.



**Рис. 5.** Вариабельность результатов REM (A – плотности населения, B – коэффициента вариации (CV)), четырех основных параметров REM (C) и параметров суточного хода (D) в зависимости от продолжительности периода учета (числа отработанных фотоловушка-суток). Построены графики сглаживающей GAM-функции со сплайн-коэффициентом 3 и 95% доверительными интервалами, а также линия тренда LM (пунктир).

**Fig. 5.** Variability of REM results (A – population density, B – coefficient of variation (CV)), four main REM parameters (C) and parameters of day range (D) depending on the duration of the sample period (number of camera trap nights). Curves of the GAM-smoothing function with a spline coefficient of 3, 95% CI, and a trend (dotted) line are plotted.

Центрально-Лесной заповедник всегда отличался высокой плотностью населения бурых медведей. Еще на самых первых этапах его функционирования в 1932 г. Юргенсон (1937) по собранным наблюдениям предполагал присутствие не менее 23 бурых медведей на его первоначальной площади (около 300 км<sup>2</sup>), т.е. плотность населения тогда составляла примерно 0.076 особей/км<sup>2</sup>. Спустя 30 лет Приклонский (1967) привел цифру в 0.066 особей/км<sup>2</sup>, что являлось на тот момент одним из самых высоких показателей среди заповедников РСФСР (Штарев, 1974). За период с 1976 по 1984 гг. Пажетнов (1990) указывал цифру в среднем 0.071 особей/км<sup>2</sup>. Во всех случаях это достаточно высокие показатели.

В качестве примера рассмотрим данные о плотности населения бурого медведя на основе исследований с применением молекулярно-генетических методов, как наиболее популярных и

точных. В разных районах Британской Колумбии (Канада) плотность населения бурого медведя составляла 0.027 особей/км<sup>2</sup> (Mowat & Strobeck, 2000) и 0.016 особей/км<sup>2</sup> (Poole et al., 2001). В Центральной Швеции оценки были еще ниже, от 0.007 особей/км<sup>2</sup> до 0.012 особей/км<sup>2</sup> (Bellemain et al., 2005). В национальном парке Глейшир (Монтана, США) плотность населения была 0.030 особей/км<sup>2</sup> (Kendall et al., 2008), а в национальном парке Банфф (Альберта, Канада) – от 0.022 особей/км<sup>2</sup> до 0.033 особей/км<sup>2</sup> (Sawaya et al., 2012). В другом районе Альберты она составила 0.015 особей/км<sup>2</sup> (Mowat & Strobeck, 2000). Стоит учитывать, что все приведенные исследования выполнены в северных районах, где плотность населения бурого медведя обычно значительно ниже. Сравнение с другими работами по REM (Porova et al., 2017; Askerov et al., 2022) будет не совсем корректно, учитывая неточный расчет некоторых

параметров и пренебрежение допущениями в данных исследованиях.

Размер эффективной площади учета в нашем случае основан на данных о перемещениях всего одной семейной группы; поэтому оценки абсолютного обилия не стоит считать слишком надежными. Тем не менее, на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника и его окрестностей наиболее ожидаемо присутствие в среднем 19 бурых медведей. Единственным источником данных для сравнений могут быть только результаты весенне-летнего учета по следам.

Почти ежегодно в мае-июне в Центрально-Лесном заповеднике проводятся традиционные маршрутные учеты бурого медведя по следам (Пажетнов и др., 2014), начиная с самого его основания (1931 г.), а практически непрерывные ряды наблюдений существуют с 1969 г. За это время средняя численность бурого медведя во всем заповеднике составляла  $15.71 \pm 3.88$  особей (Летопись природы, 1969–2021). При этом в последние годы насчитано 20 (2020 г.) и 19 (2021 г.) особей. В 2021 г. в Южном лесничестве и его окрестностях было отмечено присутствие примерно 17 особей (Летопись природы, 1969–2021). Согласно результатам REM, в это время на той же территории обитали около 25 особей, что кажется нам более реалистичным. Приблизительно такое же число животных (18–25) было субъективно подсчитано по фотографиям с фотоловушек за этот период учета независимыми исследователями. Согласно Пажетнову (1990), при одновременном проведении маршрутных учетов обычно наблюдается некоторый недоучет зверей, и не бывает завышения показателей. Тем не менее, еще рано судить о сопоставимости результатов, полученных фотоловушками и традиционными методами. Для этого необходимо как минимум пять лет активных учетов как с помощью REM, так и по следам для выявления общих трендов динамики численности.

В целом мы получили довольно высокие оценки CV (38%), но вполне допустимые по сравнению с другими исследованиями: CV = 61% (Rovero & Marshall, 2009), CV = 26% (Zero et al., 2013), CV = 27% (Marcon et al., 2019), CV = 39–52% (Marcon et al., 2020), CV = 9–38% (Schaus et al., 2020), CV = 21–46% (Jayasekara et al., 2021), CV = 25% (Kavčić et al., 2021), CV = 36% (Palencia et al., 2021a), CV = 39% (Pettigrew et al., 2021), CV = 47% (34–75%) (Palencia et al., 2022). Такое высокое значение может быть объяснено относительно коротким периодом учета (30 дней) и небольшим числом

локаций (46) (Rovero et al., 2013; Schaus et al., 2020; Cappelle et al., 2021). Согласно Cappelle et al. (2021), наиболее желательны оценки точности в диапазоне CV = 10–20%. Существует мнение, что для того, чтобы получить такой CV (что является необходимым значением для эффективного управления популяциями согласно Williams et al. (2002)), для расчета REM нужно около 100 локаций фотоловушек (Palencia et al., 2021a). Впрочем, на сегодняшний день считается, что оценки CV < 40% можно рассматривать, как вполне адекватные (Jayasekara et al., 2021). Таким образом, для повышения точности оценок плотности населения необходимо увеличивать число локаций и продолжительность учета (Cappelle et al., 2021; Palencia et al., 2022), что напрямую упирается в ограниченные бюджеты российских заповедников и национальных парков. При этом полученная нами оценка точности так и не смогла приблизиться к желаемой отметке в 20% даже при максимальной продолжительности учета (CV = 24%). Это указывает на то, что продолжительность работы камер, скорее всего, не так важна как число их локаций.

Предположение о положительной взаимосвязи показателя плотности населения и RAI в нашем случае подтвердилось, что согласуется с предыдущими исследованиями (Kelly, 2008; Rovero & Marshall, 2009), но уровень значимости был пограничным ( $p = 0.049$ ). Для более надежных выводов необходимо провести исследования в более длительном временном интервале.

Мы установили, что с увеличением продолжительности периода учета оценка плотности населения бурого медведя снижается. Наибольшей вариабельности подвержены параметры средней скорости передвижения и уровня активности, что определяет существенную вариабельность суточного хода. Оба параметра имеют свойство возрастать. При этом нами не выявлено существенного изменения параметров эффективной зоны срабатывания фотоловушки. Показатель отлова, хоть и существенно менялся с течением времени, но не проявлял выраженного тренда к увеличению. Исходя из этого, стоит заключить, что именно возрастание суточного хода определяет существенное снижение плотности с течением времени, так как эти показатели связаны обратной зависимостью (Rowcliffe et al., 2016; Marcon et al., 2020). При этом такое устойчивое снижение никак не подтверждается результатами учета в отдельные периоды и не соотносится с особенностями экологии вида на территории. По нашему мнению,

это связано как с особенностями расчета средней скорости передвижения при помощи DRRB, так и самого уравнения REM. Например, средняя плотность населения по данным  $REM_{general}$ , построенной за весь сезон, составила 0.043 особей/км<sup>2</sup> (численность – 9.46 особей), что в два раза меньше, чем  $REM_{mean}$ . В это же время на этой территории постоянно присутствовало три хорошо различимых семейных группы (одна медведица и два медвежонка-сеголетка; одна медведица и три медвежонка-сеголетка; одна медведица и три медвежонка-лончака), что составляло уже 11 особей, не считая других.

Сначала Rowcliffe et al. (2008) рекомендовали в качестве продолжительности учета для фоновых видов хищников придерживаться максимального порога в 1000 фотоловушко-суток и 25 независимых регистраций. В последующих публикациях акцент был смещен именно на число независимых регистраций, а не на продолжительность учета (Rovero et al., 2013; Palencia et al., 2021a). До сих пор остается не до конца решенным вопрос о компромиссе между закрытостью популяции и необходимым числе регистраций. Заключение о том, что REM отражает средние оценки плотности при продолжительном периоде учета (Palencia et al., 2021a), нами не подтвердилось. Это нуждается в дополнительном исследовании, но на сегодняшний день мы считаем целесообразным проводить учет в несколько отдельных периодов и рассчитывать итоговую среднюю плотность по ним (т.е.  $REM_{mean}$ ), а не за весь сезон ( $REM_{general}$ ). Это также соответствует рекомендациям по проведению фоточета для *Panthera tigris altaica*, Temminck, 1844 с помощью метода повторного отлова (Сутырина и др., 2013) и общим рекомендациям по построению REM (Rowcliffe et al., 2008).

Условие закрытости популяции (третье допущение REM) может быть соблюдено увеличением числа локаций фотоловушек (чем больше локаций, тем меньше период учета) и увеличением числа периодов учета. Действительно, в нашем случае было всего 46 локаций, что вынудило нас принять в качестве продолжительности периода учета 30 дней. При этом мы проводили учет на протяжении шести периодов и таким образом получили оценки плотности населения при различных условиях существования популяционной группировки бурого медведя (гон, «затишье», нажировка, предзимье). Это позволяет выявить общий тренд плотности населения и учесть сезонность использования местообитаний видом в течение периода бодрствования. К сожалению,

мы не смогли охватить время выхода из берлог и начало гона за счет нехватки фотоловушек.

Известно, что наибольшая длина суточного хода бурого медведя наблюдается во время нажировки и гона, а наименьшая – во время плодоношения лесных ягод в середине лета и перед залеганием в берлогу (Clevenger et al., 1990; Pop et al., 2018). В нашем случае мы не смогли полностью захватить период гона; поэтому во второй его половине была установлена наименьшая длина суточного хода (20.12 км), а наибольшая длина была зафиксирована в середине лета (34.39 км) и в нажировочный период (33.83 км). Это очень большие расстояния. Установлено, что на охраняемых или малонарушенных территориях длина суточного хода млекопитающих больше, чем там, где присутствует антропогенное воздействие (Wearn et al., 2022). В связи с этим, полученные нами значения могут быть также обусловлены охранным статусом территории исследований.

Длина суточного хода бурого медведя в Европе по данным телеметрии в большинстве случаев намного меньше. В Сербии она составляла  $4.29 \pm 2.99$  (SD) км с максимальным значением в июне 15.62 км (Ćirović et al., 2015). В Греции суточный ход медведицы с медвежатами равнялся  $2.45 \pm 2.26$  (SD) км с максимальным значением 8.5 км (Mertzanis et al., 2005). В Румынских Карпатах длина была  $1.8 \pm 2.3$  (SD) км; максимальное значение составило 20.8 км (Pop et al., 2018). В Хорватии медиана суточного хода бурого медведя составляла 1.5 км (от 0.2 км до 8.5 км) (Huber & Roth, 1993). В Испании взрослый самец бурого медведя имел среднюю длину суточного хода от 0.1 км до 20.5 км со средним значением 1.6 км (Clevenger et al., 1990). На Дальнем Востоке России цифры оказались примерно те же. Так, на Сихотэ-Алине суточное смещение взрослых самцов бурого медведя составило  $3.15 \pm 3.15$  (SD) км при разбросе значений от 0.00 км до 19.20 км, а у самок  $1.65 \pm 1.75$  (SD) км при максимуме 11 км (Середкин и др., 2014). На Камчатке суточные смещения самок составляли в среднем  $1.8 \pm 2.9$  (SD) км (от 4.0 км до 24.3 км), а на Сахалине –  $0.97 \pm 1.10$  (SD) км (от 5.0 км до 9.3 км) (Середкин, 2020). Необходимо учитывать, что поскольку все перечисленные исследования выполнены на основе VHF/GPS-телеметрии, данные по суточному ходу неизбежно занижены (Rowcliffe et al., 2012; Nickerson & Parks, 2019; Palencia et al., 2019, 2021a, 2022).

Дизайн нашего исследования строго подчинялся протоколу Программы фотомониторинга, в рамках которого все фотоловушки расставле-

ны по лесным дорогам и просекам. Сильная заваленность густых еловых и смешанных лесов Центрально-Лесного заповедника не предполагает иной схемы размещения локаций. Известно, что расположение локаций вдоль просек и дорог искажает показатели отлова для многих видов хищных млекопитающих и нарушает правило случайного распределения локаций в REM (Rowcliffe et al., 2008, 2011, 2013).

Нам неизвестны какие-либо исследования по влиянию троп и дорог на частоту регистраций бурого медведя фотоловушками, но мы склонны полагать, что такой крупный хищник с большим суточным ходом, обширными участками обитания и разнообразием используемых местообитаний будет склонен активно передвигаться по любым доступным и безопасным тропам и дорогам для быстрого перемещения из одних местообитаний в другие для поиска пищевых ресурсов (Cusack et al., 2015). Данное утверждение во многом основано на теории оптимальности из трофической экологии, согласно которой любое животное стремится к увеличению приобретаемой энергии за единицу времени и сокращению энергетических затрат на ее получение (Emlen, 1966; MacArthur & Pianka, 1966). Это также подтверждают наши визуальные наблюдения, регистрации следов и тропления отдельных особей в разное время года. Стоит отдельно отметить, что мы рассчитывали поправочный коэффициент CF на основе пеших маршрутных учетов, а не по данным VHF/GPS-телеметрии. Для более точных его оценок необходимы отдельные исследования по влиянию просек и дорог на перемещения бурого медведя.

На сегодняшний день в России активно используются два подхода к учетам бурого медведя: учет по следам и визуальный учет. Первый основан на измерении размеров отпечатков пальмарной мозоли зверя, по которой предполагается его идентификация (Пажетнов и др., 2014). Еще Юргенсон (1937) отмечал, что такой учет строится на основе встреч со зверем, обнаружения следов и определения их размеров, изучения направления троп и прохождения отдельных особей, а также на схематичном определении «микроареала». При этом без информации о размерах индивидуальных участков обитания и суточном ходе различных половозрастных групп достоверно утверждать, на каком расстоянии друг от друга отпечатки лап одного и того же размера принадлежат разным особям, невозможно. Пажетнов (1990) предлагал считать всех зверей с одинаковыми размерами пальмарной мозоли (шириной «ладони») в преде-

лах одного квадрата («клетки»), размеры которого определяются длиной суточного хода, одной и той же особью. Это не всегда соответствует действительности. Именно по этой причине учет по следам субъективен в принципе. Как справедливо указывал Губарь (1987), методы учета бурого медведя трудоемки, видоспецифичны, разнообразны, применяются нестрого и часто уже на первом этапе мало отличаются от мнения. В то же время другой альтернативы в лесной зоне часто не бывает.

По мнению Лобачева и др. (1987) единственным достоверным способом учета остается учет отдельных особей на пробных площадках с последующей экстраполяцией на ту или иную территорию. При этом Губарь (1987) отдельно отмечает, что на небольших площадях – в заповедниках, отдельных охотхозяйствах, где находятся люди, специально занимающиеся учетом бурых медведей, его учет, даже с точностью до одной особи, не представляет непреодолимых трудностей. Пикунов (1987) также отмечал, что абсолютный учет численности бурых медведей возможен лишь на незначительных по площади территориях некоторых заповедников, заказников и охотничьих хозяйств. При этом указанные авторы не рассказывают о том, как именно стоит считать бурых медведей на «пробных площадках» или в заповедниках. Как правило, в таких случаях предполагается использовать визуальный учет.

Визуальные учеты проводятся различными способами в зависимости от региона. В Центральной части России, Северо-Западе и Поволжье – это учеты на овсяных полях (Пажетнов, 1990). В горных районах (Кавказ, Алтай, Саяны) – это учеты на альпийских лугах и солнцепеках (Бобырь, 1981; Собанский, 2005; Калинин, 2020; Trepel et al., 2020). На побережье морей, крупных озер и рек (оз. Байкал, п-ов Камчатка, о. Сахалин) – это учеты вдоль береговой линии с водного судна или на нерестилищах (Устинов, 1993; Юдин, 1993; Костин, Еремин, 2004; Бабина и др., 2021; Kolchin et al., 2021).

Отдельно стоит такая разновидность визуальных учетов, как авиаучеты, которые способны дать более-менее реалистичные оценки численности, но очень дороги в проведении и пригодны только на открытых ландшафтах в определенное время (как правило, ранней весной после выхода бурых медведей из берлог) (Гордиенко и др., 2006). Это приводит к недоучету семейных групп, которые поднимаются из берлог позже остальных, а также делает попросту невозможным применение авиаучетов на лесных территориях.

Преимущество визуальных учетов в том, что они дают одновременное представление о числе особей и при проведении их в короткие сроки практически не зависят от перемещений животных. В то же время, главным их недостатком является охват лишь части популяционной группировки особей. Далеко не все бурые медведи посещают открытые места, пригодные для учетов. Привлекательность таких мест связана с питанием определенной пищей (овсом, травянистой растительностью, ручейниками, лососевой рыбой). Это накладывает ряд ограничений: 1) доступность пищи имеет ярко выраженный сезонный характер (невозможно провести учет в другое время); 2) доступность пищи в определенных местах «стягивает» зверей с близлежащих территорий (в результате, данные по плотности, как правило, искажены); 3) не все бурые медведи используют данный пищевой ресурс (что приводит к недоучету части особей). Так, применительно к горам Алтая Калинин (2020) справедливо утверждал, что результаты визуальных учетов могут значительно варьировать год от года в зависимости от погодных условий и наличия отвлекающих кормов, а также, что не все животные попадают в учет в условиях таежной местности. Калинин (2020) совершенно оправдано делает вывод, что необходима разработка специализированного метода учета бурых медведей в лесных и горных условиях, в частности с использованием фотоловушек.

Фотоловушки уже стали настолько массовым инструментом, что имеются практически на каждой особо охраняемой природной территории (ООПТ), иногда даже в больших количествах (более 40 шт.). Все это приблизило нас к реальной возможности использования фотоловушек в качестве инструмента для оценки плотности населения видов с нераспознаваемыми особями в целом, и бурого медведя в частности. В отличие от учетов по следам, метод REM опирается на прозрачную экологическую теорию и не подвержен субъективным оценкам. Его применимость не ограничена открытыми пространствами, как в случае визуальных учетов. Он может быть одинаково применен как в лесной, так и горно-лесистой местности. В отличие от визуальных учетов метод REM не привязан к каким-либо срокам, а сами учеты можно проводить в течение всего периода бодрствования бурого медведя, что дает уникальные данные, недоступные другим методам – сезонную динамику плотности населения. При этом стоит признать, что на больших и от-

крытых территориях применимость REM все еще остается под вопросом.

### Заключение

В целом, мы получили достаточно адекватные и экологически релевантные оценки плотности населения бурого медведя на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника, которые оказались выше, чем результаты традиционного учета по следам. Нами выявлены некоторые сложности и неоднозначности в определении общей плотности населения, но разбиение сезона учета на отдельные периоды и расчет средней плотности по ним, по нашему мнению, позволил выявить общий тренд в течение лета и осени 2021 г. Мы считаем REM **очень перспективным методом** оценки плотности населения бурого медведя, который может иметь широкое распространение на ООПТ. Вполне вероятно, что уже в ближайшем будущем он сможет, если не заменить традиционные методы учета, то составить им достойную конкуренцию. Остается надеяться на поддержку Министерства природных ресурсов и экологии РФ в снабжении ООПТ фотоловушками, потому что без нее проведение таких работ на сегодняшний день очень проблематично. При этом именно грамотные фотоучеты способны максимально раскрыть потенциал фотоловушек и оправдать материальные затраты на их приобретение.

### Благодарности

Автор выражает глубокую признательность директору Центрально-Лесного заповедника Н.А. Потемкину за обеспечение работ по фотомониторингу (приобретение фотоловушек и их комплекующих), а также всем госинспекторам за помощь при проверке фотоловушек, в особенности С.Н. Степанову, В.Н. Смирнову, Д.В. Шубенко, Н.В. Венкову и А.В. Севостьянову.

### Дополнительная информация

Данные о предварительной калибровке и расчете уровня активности для построения REM (Электронное приложение. Калибровка моделей фотоловушек, их локаций, а также расчет уровня активности для построения REM для оценки плотности населения бурого медведя в Южном лесничестве Центрально-Лесного заповедника (Россия)) могут быть найдены в **Электронном приложении**.

### Литература

Бабина С.Г., Эпова Л.А., Мокрый А.В. 2021. Опыт организации экологического мониторинга ФГБУ

- «Заповедное Прибайкалье» // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 28. С. 40–50.
- Бобырь Г.Я. 1981. Учет численности бурого медведя в горах // Экология, морфология и охрана медведей в СССР. Москва. С. 40–41.
- Гордиенко В.Н., Гордиенко Т.А., Кириченко В.Е. 2006. Обзор работ по авиаучету численности бурого медведя на Камчатке // Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование. Владивосток: Дальнаука. С. 56–64.
- Губарь Ю.П. 1987. Методы оценки численности бурого медведя на больших территориях // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Ржевская типография. С. 52–55.
- Калинкин Ю.Н. 2020. Бурый медведь *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 Алтайского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 24. С. 151–160.
- Костин А.А., Еремин Ю.П. 2004. Бурый медведь (*Ursus arctos*) на Сахалине и Курильских островах // Вестник Сахалинского музея. Т. 1(11). С. 366–375.
- Летопись Природы. 1969–2021. Летопись Природы Центрально-Лесного государственного заповедника с 1969 по 2021 гг. Т. 9–61. Архив Центрально-Лесного заповедника.
- Лобачев В.С., Честин И.Е., Губарь Ю.П. 1987. Численность бурого медведя в СССР (1960–1987 гг.) // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Ржевская типография. С. 145–158.
- Огурцов С.С. 2019. Моделирование пригодности местообитаний и распределения бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью метода максимальной энтропии // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 4(4). С. 34–64. DOI: 10.24189/ncr.2019.061
- Огурцов С.С. 2023. Оценка плотности населения млекопитающих с помощью фотоловушек на основе модели случайных столкновений: теоретические основы и практические рекомендации // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 8(1). С. 1–23. DOI: 10.24189/ncr.2023.007
- 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.
- Огурцов С.С., Макарова О.А., Поликарпова Н.В., Копатц А., Эйкен Х.Г., Хаген С.Б. 2017. Результаты изучения популяции бурого медведя (*Ursus arctos*) на российской стороне Трехстороннего парка «Пасвик-Инари» по данным ДНК-анализа и фотоловушек // Труды Карельского научного центра РАН. №9. С. 58–72. DOI: 10.17076/eco494
- Пажетнов В.С. 1990. Бурый медведь. М.: Агропромиздат. 215 с.
- Пажетнов В.С., Пажетнов С.В., Бондарь Д.Г. 2014. Методическое пособие для учета численности, полового, возрастного и размерного состава популяции бурого медведя по карточкам встреч. Великие Луки: Великолукская типография. 39 с.
- Пикунов Д.Г. 1987. Учеты численности медведей в горных лесах юга Дальнего Востока // Экология медведей. Новосибирск: Наука. С. 174–184.
- Приклонский С.Г. 1967. Размещение и численность бурого медведя и рыси в средней полосе европейской части РСФСР // Труды Окского заповедника. Вып. 7. С. 69–115.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Козлов Д.Н., Кораблев Н.П., Федяева М.В., Пузаченко М.Ю., Сиунова Е.В. 2016. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник. Научно-популярный очерк. Издание 2-е. Тверь: Печатня. 80 с.
- Середкин И.В. 2020. Суточные перемещения бурых медведей (*Ursus arctos*) на Камчатке и Сахалине // Вестник Томского государственного университета. Биология. Т. 49. С. 107–127. DOI: 10.17223/19988591/49/6
- 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. Т. 4. С. 233–240.
- Собанский Г.Г. 2005. Звери Алтая. Крупные хищники и копытные. Барнаул: Алтай. 373 с.
- 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.
- Устинов С.К. 1993. Прибайкалье // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука. С. 275–296.
- Штарев Ю.Ф. 1974. К экологии бурого медведя // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 6. С. 50–78.
- Юдин В.Г. 1993. Сахалин и Курильские острова // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука. С. 403–416.
- Юргенсон П.Б. 1937. К распространению и биологии промысловой фауны Волжско-Двинского водораздела // Труды Центрального Лесного государственного заповедника. Вып. 2. С. 281–289.
- 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 Hycan National Park, Azerbaijan // Biology Bulletin. Vol. 49(7). P. 225–232. DOI: 10.1134/S1062359022070020
- Beddari B., Ogurtsov S., Magga S., Kangasniemi J., Fløystad I., Søvik I.H., Sotkajervi T.H., Randa R., Ollila L., Lindgren V., Bakke B.B., Beddari V., Polikarpova N., Ollila T., Hagen S., Eiken H.G. 2020. Monitoring of the Pasvik-Inari-Pechenga brown bear (*Ursus arctos*) population in 2019 using hair trap // NIBIO Report. Vol. 6(61). 30 p.
- Bellemain E., Swenson J.E., Tallmon D., Brunberg S., Taberlet P. 2005. Estimating Population Size of Elusive Animals with DNA from Hunter-Collected Feces: Four Methods for Brown Bears // Conservation Biology. Vol. 19(1) P. 150–161. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2005.00549.x

- Cappelle N., Howe E.J., Boesch C., Kühl H.S. 2021. Estimating animal abundance and effort–precision relationship with camera trap distance sampling // *Ecosphere*. Vol. 12(1). Article: e03299. DOI: 10.1002/ecs2.3299
- Ćirović D., Hernando M.G., Paunović M., Karamanlidis A.A. 2015. Home range, movements, and activity patterns of a brown bear in Serbia // *Ursus*. Vol. 26(2). P. 79–85. DOI: 10.2192/URSUS-D-15-00010
- 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., Dickman A.J., Rowcliffe J.M., Carbone C., MacDonald D.W., Coulson T. 2015. 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
- Emlen J.M. 1966. The role of time and energy in food preference // *American Naturalist*. Vol. 100(916). P. 611–617.
- 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
- 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
- Hastie T. 2019. gam: Generalized Additive Models. R package version 1.16.1. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=gam>
- Hendry H., Mann C. 2018. Camelot – intuitive software for camera-trap data management // *Oryx*. Vol. 52(1). P. 15. DOI: 10.1017/S0030605317001818
- Huber D., Roth H.U. 1993. Movements of European brown bears in Croatia // *Acta Theriologica*. Vol. 38(2). P. 151–159.
- Jansen P.A., Ahumada J.A., Fegraus E., O'Brien T. 2014. TEAM: a standardised camera trap survey to monitor terrestrial vertebrate communities in tropical forests // *Camera Trapping in Wildlife Research and Management* / P.D. Meek, P.J.S. Fleming, A.G. Ballard, P.B. Banks, A.W. Claridge, J.G. Sanderson, D.E. Swann (Eds.). Melbourne: CSIRO Publishing. P. 263–270.
- 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*. Vol. 32(2). P. 137–146. DOI: 10.4404/hystrix-00452-2021
- 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
- Kendall K.C., Stetz J.B., Roon D.A., Waits L.P., Boulanger J.B., Paetkau D. 2008. Grizzly bear density in Glacier National Park, Montana // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 72(8). P. 1693–1705. DOI: 10.2193/2008-007
- Kolchin S.A., Volkova E.V., Pokrovskaya L.V., Zavadskaya A.V. 2021. Consequences of a sockeye salmon shortage for the brown bear in the basin of Lake Kurilskoe, Southern Kamchatka // *Nature Conservation Research*. Vol. 6(2). P. 53–65. DOI: 10.24189/ncr.2021.025
- MacArthur R.H., Pianka E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment // *American Naturalist*. Vol. 100(916). P. 603–609.
- 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(4). P. 835–841. DOI: 10.1007/s13364-020-00522-x
- Mertzanis Y., Ioannis I., Mavridis A., Nikolaou O., Riegler S., Riegler A., Tragos A. 2005. Movements, activity patterns and home range of a female brown bear (*Ursus arctos*, L.) in the Rodopi Mountain Range, Greece // *Belgian Journal of Zoology*. Vol. 135(2). P. 217–221.
- Miller D.R. 2020. Distance sampling detection function and abundance estimation. Available from <http://github.com/DistanceDevelopment/Distance/>
- Mowat G., Strobeck C. 2000. Estimating population size of grizzly bears using hair capture, DNA profiling, and mark-recapture analysis // *Journal of Wildlife Management*. Vol. 64(1). P. 183–193. DOI: 10.2307/3802989
- 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. 18 p. Available from <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28655.18083>
- Ogurtsov S.S. 2018. The diet of the brown bear (*Ursus arctos*) in the Central Forest Nature Reserve (West-European Russia), based on scat analysis data // *Biology Bulletin*. Vol. 45(9). P. 1039–1054. DOI: 10.1134/S1062359018090145
- Ogurtsov S.S., Khapugin A.A., Zheltukhin A.S., Fedoseeva E.B., Antropov A.V., Delgado M.D.M., Penteriani V. 2022. Brown bear food-probability models in West-European Russia: on the way to the real Resource Selection Function // *Forests*. Vol. 13(8). Article: 1247. DOI: 10.3390/f13081247
- Palencia P. 2021. trappingmotion: integrate camera-trapping in movement and behavioural studies. R package version 0.1.1. Available from <https://github.com/PabloPalencia/trappingmotion>
- Palencia P., Vicente J., Barroso P., Barasona J.Á., Soriguer 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.H. 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). P. 7879–7889. DOI: 10.1002/ece3.7619
- Poole K.G., Mowat G., Fear D.A. 2001. DNA-based population estimate for grizzly bears *Ursus arctos* in northeastern British Columbia, Canada // *Wildlife Biology*. Vol. 7(2). P. 105–115. DOI: 10.2981/wlb.2001.014
- Pop I.M., Berezky 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.
- R Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from <http://www.R-project.org>
- 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. 2019. Activity: animal activity statistics. R package version 1.3. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=activity>
- 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
- Sawaya M.A., Stetz J.B., Clevenger A.P., Gibeau M.L., Kalinowski S.T. 2012. Estimating Grizzly and Black Bear Population Abundance and Trend in Banff National Park Using Noninvasive Genetic Sampling // *PLoS ONE*. Vol. 7(5). Article: e34777. DOI: 10.1371/journal.pone.0034777
- 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.
- Seryodkin I.V., Paczkowski J., Borisov M.Y., Petrunenko Y.K. 2017. Home ranges of brown bears on the Kamchatka peninsula and Sakhalin Island // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol. 10(6). P. 599–611. DOI: 10.1134/S1995425517060129
- Seryodkin I.V., Paczkowski J., Goodrich J.M., Petrunenko Yu.K. 2021. Locations of dens with respect to space use, pre- and post-denning movements of brown bears in the Russian Far East // *Nature Conservation Research*. Vol. 6(3). P. 97–109. DOI: 10.24189/ncr.2021.041
- Todorov V.R., Zlatanova D.P., Valchinkova K.V. 2020. Home range, mobility and hibernation of brown bears (*Ursus arctos*, Ursidae) in areas with supplementary feeding // *Nature Conservation Research*. Vol. 5(4). P. 1–15. DOI: 10.24189/ncr.2020.050
- Trepet S.A., Eskina T.G., Pkhitikov A.B., Kudaktin A.N., Bibina K.V. 2020. Modern Condition and Population Dynamics of the Brown Bear (*Ursus arctos meridionalis*) in the Western Caucasus // *Biology Bulletin*. Vol. 47(8). P. 1022–1031. DOI: 10.1134/S1062359020080142
- 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
- Williams B., Nichols J., Conroy M. 2002. Analysis and management of animal populations. San Diego: Academic Press. 817 p.
- 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
- ### References
- 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
- Babina S.G., Epova L.A., Mokryy A.V. 2021. Experience of organization of environmental monitoring in FSBI «Western Baikal Protected Areas». *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve* 28: 40–50. [In Russian]
- Beddari B., Ogurtsov S., Magga S., Kangasniemi J., Fløystad I., Søvik I.H., Sotkajervi T.H., Randa R., Ollila L., Lindgren V., Bakke B.B., Beddari V., Polikarpova N., Ollila T., Hagen S., Eiken H.G. 2020. Monitoring of the Pasvik-Inari-Pechenga brown bear (*Ursus arctos*) population in 2019 using hair trap. *NIBIO Report* 6(61). 30 p.
- Bellemain E., Swenson J.E., Tallmon D., Brunberg S., Taberlet P. 2005. Estimating Population Size of Elusive Animals with DNA from Hunter-Collected Feces: Four Methods for Brown Bears. *Conservation Biology* 19(1): 150–161. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2005.00549.x
- Bobyry G.Ya. 1981. Accounting for the number of brown bears in mountains. In: *Ecology, morphology and protection of bears in the USSR*. Moscow. P. 40–41. [In Russian]
- Cappelle N., Howe E.J., Boesch C., Kühl H.S. 2021. Estimating animal abundance and effort–precision relationship with camera trap distance sampling. *Ecosphere* 12(1): e03299. DOI: 10.1002/ecs2.3299
- Chronicles of Nature. 1969–2021. Chronicles of Nature of the Central Forest State Nature Reserve for 1969–2021. Vol. 9–61. Archive of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve. [In Russian]
- Ćirović D., Hernando M.G., Paunović M., Karamanlidis A.A. 2015. Home range, movements, and activity patterns of a brown bear in Serbia. *Ursus* 26(2): 79–85. DOI: 10.2192/URSUS-D-15-00010
- Clevenger A.P., Purroy F.J., Pelton M.R. 1990. Movement and Activity Patterns of a European Brown Bear in the Cantabrian Mountains, Spain. In: *Bears: Their Biology and Management*. Vol. 8. P. 205–211. DOI: 10.2307/3872920
- Cusack J.J., Dickman A.J., Rowcliffe J.M., Carbone C., MacDonald D.W., Coulson T. 2015. 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
- Emlen J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist* 100(916): 611–617.
- 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
- 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
- Gordienko V.N., Gordienko T.A., Kirichenko V.E. 2006. A summary of the aerial census of the brown bear of Kamchatka. In: *Kamchatka brown bear: ecology, conservation, and sustainable use*. Vladivostok: Dalnauka. P. 56–64. [In Russian]
- Gubar Yu.P. 1987. Methods for estimating the number of brown bears at vast areas. In: *Bears of the USSR – the state of populations*. Rzhnev: Rzhnev typography. P. 52–55. [In Russian]
- Hastie T. 2019. *gam: Generalized Additive Models*. R package version 1.16.1. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=gam>
- Hendry H., Mann C. 2018. Camelot – intuitive software for camera-trap data management. *Oryx* 52(1): 15. DOI: 10.1017/S0030605317001818
- Huber D., Roth H.U. 1993. Movements of European brown bears in Croatia. *Acta Theriologica* 38(2): 151–159.
- Jansen P.A., Ahumada J.A., Fegraus E., O'Brien T. 2014. TEAM: a standardised camera trap survey to monitor terrestrial vertebrate communities in tropical forests. In: P.D. Meeke, P.J.S. Fleming, A.G. Ballard, P.B. Banks, A.W. Claridge, J.G. Sanderson, D.E. Swann (Eds.): *Camera Trapping in Wildlife Research and Management*. Melbourne: CSIRO Publishing. P. 263–270.
- 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
- Kalinkin Yu.N. 2020. Brown bear *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 of the Altai Reserve. *Proceedings of the Mordovia State Natural Reserve* 24: 151–160. [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

- Kendall K.C., Stetz J.B., Roon D.A., Waits L.P., Boulanger J.B., Paetkau D. 2008. Grizzly bear density in Glacier National Park, Montana. *Journal of Wildlife Management* 72(8): 1693–1705. DOI: 10.2193/2008-007
- Kolchin S.A., Volkova E.V., Pokrovskaya L.V., Zavadskaya A.V. 2021. Consequences of a sockeye salmon shortage for the brown bear in the basin of Lake Kurilskoe, Southern Kamchatka. *Nature Conservation Research* 6(2): 53–65. DOI: 10.24189/ncr.2021.025
- Kostin A.A., Eremin Yu.P. 2004. Brown bear (*Ursus arctos*) on Sakhalin and the Kuril Islands. *Bulletin of the Sakhalin Museum* 1(11): 366–375. [In Russian]
- Lobachev V.S., Chestin I.E., Gubar Yu.P. 1987. The number of brown bears in the USSR (1960–1987). In: *Bears of the USSR – the state of populations*. Rzhnev: Rzhnev typography. P. 145–158. [In Russian]
- MacArthur R.H., Pianka E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100(916): 603–609.
- 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., Bongio P., Battocchio D., Apollonio M. 2020. REM: performance on a high-density fallow deer (*Dama dama*) population. *Mammal Research* 65(4): 835–841. DOI: 10.1007/s13364-020-00522-x
- Mertzanis Y., Ioannis I., Mavridis A., Nikolaou O., Riegler S., Riegler A., Tragos A. 2005. Movements, activity patterns and home range of a female brown bear (*Ursus arctos*, L.) in the Rodopi Mountain Range, Greece. *Belgian Journal of Zoology* 135(2): 217–221.
- Miller D.R. 2020. *Distance sampling detection function and abundance estimation*. Available from <http://github.com/DistanceDevelopment/Distance/>
- Mowat G., Strobeck C. 2000. Estimating population size of grizzly bears using hair capture, DNA profiling, and mark-recapture analysis. *Journal of Wildlife Management* 64(1): 183–193. DOI: 10.2307/3802989
- 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. 18 p. Available from <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28655.18083>
- Ogurtsov S.S. 2018. The diet of the brown bear (*Ursus arctos*) in the Central Forest Nature Reserve (West-European Russia), based on scat analysis data. *Biology Bulletin* 45(9): 1039–1054. DOI: 10.1134/S1062359018090145
- Ogurtsov S.S. 2019. Brown bear (*Ursus arctos*) habitat suitability and distribution modelling in the southern taiga subzone using the method of maximum entropy. *Nature Conservation Research* 4(4): 34–64. DOI: 10.24189/ncr.2019.061 [In Russian]
- Ogurtsov S.S. 2023. Mammal population density estimation using camera traps based on a random encounter model: theoretical basis and practical recommendations. *Nature Conservation Research* 8(1): 1–23. DOI: 10.24189/ncr.2023.007 [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 (XI Congress of the Theriology Society at the Russian Academy of Sciences)*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 257. [In Russian]
- Ogurtsov S.S., Makarova O.A., Polikarpova N.V., Kopatz A., Eiken H.G., Hagen S.B. 2017. The results of the study of the brown bear population in the Russian part of the Pasvik-Inari Trilateral Park according to DNA analysis and data from camera traps. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* 9: 58–72. DOI: 10.17076/eco494 [In Russian]
- Ogurtsov S.S., Khapugin A.A., Zheltukhin A.S., Fedoseeva E.B., Antropov A.V., Delgado M.D.M., Penteriani V. 2022. Brown bear food-probability models in West-European Russia: on the way to the real Resource Selection Function. *Forests* 13(8): 1247. DOI: 10.3390/f13081247
- Palencia P. 2021. *trappingmotion: integrate camera-trapping in movement and behavioural studies*. R package version 0.1.1. Available from <https://github.com/PabloPalencia/trappingmotion>
- Palencia P., Vicente J., Barroso P., Barasona J.Á., Soriguer 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* 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
- Pazhetnov V.S. 1990. *Brown bear*. Moscow: Agropromizdat. 215 p. [In Russian]
- Pazhetnov V.S., Pazhetnov S.V., Bondar D.G. 2014. *Methodological manual for accounting for the number, sex, age and size composition of the brown bear population according to encounter cards*. Velikie Luki: Velikie Luki Publishing. 39 p. [In Russian]
- Pettigrew P., Sigouin D., St-Laurent M.H. 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
- Pikunov D.G. 1987. Accounts of the number of bears in the mountain forests of the south of the Far East. In: *Ecology of bears*. Novosibirsk: Nauka. P. 174–184. [In Russian]

- Poole K.G., Mowat G., Fear D.A. 2001. DNA-based population estimate for grizzly bears *Ursus arctos* in north-eastern British Columbia, Canada. *Wildlife Biology* 7(2): 105–115. DOI: 10.2981/wlb.2001.014
- 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.
- Priklonskiy S.G. 1967. Distribution and abundance of the brown bear and lynx in the middle zone of the European part of the RSFSR. In: *Proceedings of the Oksky State Nature Reserve* 7: 69–115. [In Russian]
- Puzachenko Yu.G., Zheltukhin A.S., Kozlov D.N., Korablev N.P., Fedyayeva M.V., Puzachenko M.Yu., Siunova E.V. 2016. *Central Forest State Nature Biosphere Reserve. Popular science essay*. 2<sup>nd</sup> ed. Tver: Pechatnya Press. 80 p. [In Russian]
- R Core Team. 2020. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from <http://www.R-project.org>
- 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. 2019. *Activity: animal activity statistics*. R package version 1.3. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=activity>
- 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
- Sawaya M.A., Stetz J.B., Clevenger A.P., Gibeau M.L., Kalinowski S.T. 2012. Estimating grizzly and black bear population abundance and trend in Banff National Park using noninvasive genetic sampling. *PLoS ONE* 7(5): e34777. DOI: 10.1371/journal.pone.0034777
- 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. 2020. Daily movements of Brown bears (*Ursus arctos*) in Kamchatka and Sakhalin. *Bulletin of Tomsk State University. Biology Series* 49: 107–127. DOI: 10.17223/19988591/49/6 [In Russian]
- 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]
- Seryodkin I.V., Paczkowski J., Borisov M.Y., Petrunenko Y.K. 2017. Home ranges of brown bears on the Kamchatka peninsula and Sakhalin Island. *Contemporary Problems of Ecology* 10(6): 599–611. DOI: 10.1134/S1995425517060129
- Seryodkin I.V., Paczkowski J., Goodrich J.M., Petrunenko Yu.K. 2021. Locations of dens with respect to space use, pre- and post-denning movements of brown bears in the Russian Far East. *Nature Conservation Research* 6(3): 97–109. DOI: 10.24189/ncr.2021.041
- Shtarev Yu.F. 1974. Towards the ecology of the brown bear. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve* 6: 50–78. [In Russian]
- Sobansky G.G. 2005. *Mammals of Altai. Large carnivores and ungulates*. Barnaul: Altai Publishing. 373 p. [In Russian]
- Soutyrina S.V., Riley M.D., Goodrich J.M., Seryodkin I.V., Miquelle D.G. 2013. *A population estimate of Amur tigers using camera traps*. Vladivostok: Dalnauka. 156 p. [In Russian]
- Todorov V.R., Zlatanova D.P., Valchinkova K.V. 2020. Home range, mobility and hibernation of brown bears

- (*Ursus arctos*, Ursidae) in areas with supplementary feeding. *Nature Conservation Research* 5(4): 1–15. DOI: 10.24189/ncr.2020.050
- Trepet S.A., Eskina T.G., Pkhitikov A.B., Kudaktin A.N., Bibina K.V. 2020. Modern Condition and Population Dynamics of the Brown Bear (*Ursus arctos meridionalis*) in the Western Caucasus. *Biology Bulletin* 47(8): 1022–1031. DOI: 10.1134/S1062359020080142
- Ustinov S.K. 1993. Baikal Region. In: *Bears: brown bear, polar bear, Asiatic black bear*. Moscow: Nauka. P. 275–296. [In Russian]
- 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
- Williams B., Nichols J., Conroy M. 2002. *Analysis and management of animal populations*. San Diego: Academic Press. 817 p.
- Yudin V.G. 1993. Sakhalin and the Kuril Islands. In: *Bears: brown bear, polar bear, Asiatic black bear*. Moscow: Nauka. P. 403–416. [In Russian]
- Yurgenson P.B. 1937. To the distribution and biology of commercial fauna at the Volga-Dvina watershed. *Proceedings of the Central Forest State Nature Reserve* 2: 281–289. [In Russian]
- 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* 47(3): 410–419. DOI: 10.1017/S0030605312000324

## ESTIMATING BROWN BEAR POPULATION DENSITY AND ABUNDANCE USING CAMERA TRAPS IN THE CENTRAL FOREST STATE NATURE RESERVE (WEST OF EUROPEAN RUSSIA)

Sergey S. Ogurtsov<sup>1,2</sup> 

<sup>1</sup>Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Russia

<sup>2</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Russia  
e-mail: [etundra@mail.ru](mailto:etundra@mail.ru)

This paper presents the results of estimating the population density and abundance of *Ursus arctos* (hereinafter – brown bear) in the Southern Forestry of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve (CFNR), West of European Russia, in 2021 based on the Random Encounter Model (REM) based upon data obtained from camera traps. Methods for obtaining parameters necessary for building a model are demonstrated. A total of 7970 camera trap nights were worked out at 46 stations, and 502 independent trap events were obtained. The average relative abundance index (RAI) was  $6.28 \pm 1.59$ . The total average brown bear population density was  $0.086 \pm 0.034$  individuals per 1 km<sup>2</sup>. The approximate estimated abundance was  $18.98 \pm 7.54$  individuals. The coefficient of variation was 38%. Population density estimates had a pronounced seasonal dynamics. The minimum value was recorded for the period from 24 June to 23 July (individuals feeding on meadows and ants outside the CFNR core area), and the maximum for the period from 24 July to 22 August (brown bears feeding by berries in the CFNR core area). We found a strong significant correlation between brown bear population density and its relative abundance index ( $r = 0.81$ ,  $p < 0.05$ ). It was found that with an increase in the sampling period duration, the estimate of the population density noticeably decreases ( $r = -0.53$ ,  $p < 0.05$ ). Parameters of the average travel speed and activity level are a subject to the greatest variability, which determines the significant variability of the day range. In general, the method of population density estimation using REM is highly promising to carry out the brown bear population size estimation in forests and mountain forests, where visual estimations are difficult or impossible.

**Key words:** day range, large carnivores, population size, random encounter model, REM, unmarked species, Ursidae, *Ursus arctos*