

УДК 599.742,59.087

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ АКТИВНОСТИ НА ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ПАТТЕРНЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КРУПНЫХ ХИЩНИКОВ С ПОМОЩЬЮ ФОТОЛОВУШЕК В ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

© 2023 г. С. С. Огурцов^{a, b, *}, А. С. Желтухин^a

^aЦентрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,
пос. Заповедный, Нелидовский городской округ, Тверская область, 172521 Россия

^bИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

*e-mail: etundra@mail.ru

Поступила в редакцию 30.03.2023 г.

После доработки 27.07.2023 г.

Принята к публикации 28.07.2023 г.

На примере трех видов крупных хищников – бурого медведя (*Ursus arctos*), обыкновенной рыси (*Lynx lynx*) и обыкновенного волка (*Canis lupus*) – впервые в России демонстрируются возможности оценки влияния антропогенной активности на млекопитающих с помощью фотоловушек. Для этого использовали односезонный анализ заселенности на видовом уровне и анализ суточной активности. Исследование проводили в 2022 г. на территории Южного лесничества Центрально-Лесного государственного заповедника в период максимальной антропогенной активности (июль–август). В качестве переменных использовали индексы относительного обилия пеших людей, внедорожной техники, а также расстояния до населенных пунктов. Максимальная прогнозируемая заселенность была выявлена для рыси ($\psi = 0.97$), а минимальная – для волка ($\psi = 0.78$). Вероятность обнаружения была наибольшей для бурого медведя ($p = 0.18$), в отличие от рыси и волка (по 0.08). Для рыси и бурого медведя отмечены большие степени перекрытия суточных активностей с пешими людьми ($\Delta_4 = 0.57$ и $\Delta_4 = 0.47$) и внедорожной техникой ($\Delta_4 = 0.51$ и $\Delta_4 = 0.41$), в отличие от волка ($\Delta_1 = 0.37$ и $\Delta_1 = 0.35$ соответственно). Антропогенная активность не оказывала заметного влияния ни на пространственные, ни на временные паттерны распределения бурого медведя и рыси. В отличие от них, волк демонстрировал смещение обоих паттернов в сторону от человеческой активности. Совместное применение анализов заселенности и суточной активности на основе данных с фотоловушек является оптимальным методом оценки и регулирования антропогенной активности на особо охраняемых природных территориях для крупных млекопитающих.

Ключевые слова: бурый медведь, волк, заселенность, рысь, суточная активность, фотоловушки, эко-туризм

DOI: 10.31857/S0044513423100070, **EDN:** UYOYML

Оценка состояния популяций крупных млекопитающих до сих пор остается острым вопросом сохранения биоразнообразия (Charpon et al., 2014; Rich et al., 2016; Milda et al., 2023). Среди них крупные хищники часто подвергаются большому риску из-за низких темпов размножения, из-за потребностей в больших площадях подходящих местообитаний и потенциальной конфликтности с людьми (Taylor, Knight, 2003; Linnell, Boitani, 2011; Charpon et al., 2014; Filla et al., 2017; Bombieri et al., 2018; Penteriani et al., 2018).

Бурый медведь (*Ursus arctos* L. 1758), обыкновенная рысь (*Lynx lynx* L. 1758) и обыкновенный волк (*Canis lupus* L. 1758) являются наиболее рас-

пространенными видами крупных хищников в Европе. Основными угрозами их существования выступают различные антропогенные факторы (Чапский, 1957; Кириков, 1966; Подласая, Копейкин, 1982; Swenson et al., 1999; Basille et al., 2009; Linnell, Boitani, 2011; Bouyer et al., 2015; Penteriani et al., 2018; Ripari et al., 2022). Изучение реакции бурого медведя на человеческую деятельность представляет собой актуальную тему многих исследований по всему миру (Swenson et al., 1999; Fortin et al., 2016; Penteriani et al., 2017, 2021; Ladle et al., 2019; Sharief et al., 2020; Salvatori et al., 2023), также как рыси (Basille et al., 2009; Belotti et al., 2012; Bouyer et al., 2015; Filla et al., 2017; Ripari

et al., 2022) и волка (Hebblewhite, Merrill, 2008; Rogala et al., 2011; Lesmerises et al., 2012).

Известно, что основной механизм влияния антропогенных факторов на бурого медведя, рысь и волка проявляется через смещение их распределений во времени и пространстве (Kaczensky et al., 2006; Belotti et al., 2012; Fortin et al., 2016; Filla et al., 2017; Oberosler et al., 2017; Ladle et al., 2019; Oberosler et al., 2020; Salvatori et al., 2023). В отличие от других методов, фотоловушки способны очень точно отражать антропогенную активность в пространственно-временном градиенте, что делает их оптимальным инструментом для оценок такого влияния (Oberosler et al., 2020). Пространственный паттерн принято отражать через анализ заселенности (O'Connell, Bailey, 2011; Rovero, Spitalale, 2016), а временной — через анализ суточной активности (Zimmermann et al., 2016).

Заселенность или занятость (occupancy) определяется как доля области (ее отдельных участков или локаций), занятая видом (MacKenzie et al., 2002, 2006), а ее параметры могут характеризовать распределение животных в экогеографическом пространстве (O'Connell, Bailey, 2011). Анализ заселенности способен учитывать несовершенство обнаружения (imperfect detection) вида через расчет вероятности обнаружения (detection probability; т.е. шанса зафиксировать вид при условии его присутствия). Такой подход активно применяется в различных исследованиях по оценке антропогенного воздействия на млекопитающих с помощью фотоловушек (Ahumada et al., 2011; Rovero et al., 2013, 2014; Niedballa et al., 2015; Rich et al., 2016; Burton et al., 2018; Johnson et al., 2020; Oberosler et al., 2020; Milda et al., 2023; Salvatori et al., 2023). Анализ суточной активности также часто используется для оценки влияния человеческой деятельности на различных млекопитающих (Ota et al., 2019; Bonnot et al., 2020; Ikeda et al., 2022), в частности бурого медведя (Olson et al., 1998; Klinka, Reimchen, 2002; Kaczensky et al., 2006; Ordiz et al., 2016), рысь (Bonnot et al., 2020) и волка (Marcon et al., 2017; Oliveira et al., 2017), поэтому эти два подхода очень хорошо работают вместе (Oberosler et al., 2017, 2020; Diao et al., 2021). В то же время подобные исследования в России все еще мало распространены. Во многом это связано с меньшей плотностью населения человека и меньшим антропогенным влиянием на природные территории в отличие от стран Европы.

Несмотря на общую изученность проблематики, большинство таких работ проводились на территориях с существенной антропогенной нагрузкой и/или с антропогенными ландшафтами. Подобные исследования редко осуществлялись на строго-охраняемых природных территориях, где,

как считается, антропогенная активность должна четко регулироваться, чтобы не оказывать негативного влияния на диких животных. Тем не менее, на сегодняшний день в российской заповедной практике нет однозначных методов оценки такого влияния на средних и крупных млекопитающих. На многих особо охраняемых природных территориях (ООПТ) осуществляется рекреационная деятельность, но практически ни одна из этих ООПТ не проводит специализированных работ по оценке влияния такой деятельности на млекопитающих. Это часто приводит к тому, что туристический поток контролируется слабо, ввиду отсутствия однозначных показателей допустимой антропогенной нагрузки.

В качестве возможного и перспективного метода оценки влияния человеческой активности на млекопитающих в целом и крупных хищников в частности, мы предлагаем использовать два популярных анализа на основе данных с фотоловушек, которые отражают как пространственный (анализ заселенности), так и временной (анализ суточной активности) паттерны такого влияния. Такой подход входит в программу фотомониторинга Центрально-Лесного заповедника (Огурцов, Желтухин, 2022) и используется для оценки антропогенной нагрузки на сообщества средних и крупных млекопитающих. В настоящей работе мы приводим данные по оценке влияния антропогенной активности на три вида крупных хищников (бурого медведя, рысь и волка) на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в 2022 г.

Целью исследования было оценить пространственно-временные паттерны ответных реакций бурого медведя, рыси и волка на антропогенную активность (посещаемость территории людьми и внедорожной техникой). В связи с этим были выделены следующие задачи: 1) рассчитать настоящую заселенность и вероятность обнаружения трех видов крупных хищников в зависимости от ковариат антропогенной активности; 2) выявить ключевые ковариаты антропогенной активности и характер их влияния на заселенность и вероятность обнаружения исследуемых видов; 3) оценить сопряженность ритмик суточной активности крупных хищников и человека.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследований

Исследование проводили на ООПТ со строгим режимом охраны — Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (далее ЦЛГЗ) — которая представляет собой южнотаежный ландшафт, в прошлом частично

трансформированный человеческой деятельностью. Заповедник расположен на юго-западе Валдайской возвышенности (Россия, Тверская обл., $56^{\circ}26' - 56^{\circ}31'$ с.ш., $32^{\circ}29' - 33^{\circ}01'$ в.д.); это грядово-холмистая возвышенная равнина с высотами от 238 до 267 м над ур. м. Его площадь составляет 24 421 га, а площадь охранной зоны вокруг него — 46 694 га. Для дренированных частей моренных гряд характерны южнотаежные широколиственно-еловые леса и их производные, для озерных и флювиогляциальных равнин — бореальные еловые леса. На пологих склонах моренных гряд и в понижениях озерных равнин развиты верховые болота. Для территории характерен умеренно-континентальный климат. Более половины осадков выпадает в виде дождя в летне-осенний период; остальное количество — в виде снега зимой — весной. Средняя температура воздуха составляет $+4.21^{\circ}\text{C}$ (в июле $+16^{\circ}\text{C}$, в январе -10°C), среднегодовое количество осадков — 730.9 мм (Пузаченко и др., 2016).

Для территории Южного лесничества заповедника в 2022 г. отмечена высокая плотность населения бурого медведя — 0.86 особей/10 км², что соответствовало примерно 19 особям (Огурцов, 2023). Плотность населения рыси в заповеднике в 2022 г. составляла 0.06 особей/10 км², а волка — 0.04 особей/10 км² (данные зимнего маршрутного учета (ЗМУ); Летопись Природы ЦЛГЗ, 2023). Однако методика ЗМУ не позволяет оценить точную численность этих видов, в том числе потому, что участки обитания большинства их особей выходят далеко за пределы заповедника. Согласно нашим экспертным оценкам в 2022 г. число постоянно заходящих на территорию рысей составило до 6 особей, волков — до 8.

Несмотря на строго охраняемый статус, территория заповедника (преимущественно Южное участковое лесничество) подвергается антропогенной нагрузке. Ежегодно ее посещают как сами сотрудники, так и приезжающие специалисты, студенты, а также местные жители. В 2022 г. были выданы разрешения на 121 человека. Люди передвигаются по заповеднику не только пешком, но и используют внедорожную технику (вездеходы Argo, квадроциклы, автомобили, трактора). Использование техники обусловлено режимными охраняемыми и противопожарными мероприятиями, которые проводит отдел охраны заповедника.

Дизайн исследования

Дизайн нашего исследования основан на проекте TEAM (Ahumada et al., 2011; Jansen et al., 2014), а также долгосрочном проекте по фотомониторингу в итальянских Альпах (Oberosler

et al., 2017, 2020). Согласно программе фотомониторинга ЦЛГЗ, расположение фотоловушек подчинено регулярному (систематическому) дизайну по принципу грида (сетки) с 1 локацией (местом установки фотоловушки) на квадрат (ячейку) размером 2 км² (Огурцов, Желтухин, 2022) по протоколу проекта TEAM (Rovero, Spitale, 2016) (рис. 1). Пространственное распределение локаций соответствует равноудаленному (ANNI = 1.51, $z = 7.41$, $p < 0.01$; Average Nearest Neighbor Index).

Среднее расстояние между локациями составило 1.46 ± 0.37 (SD) км, что соответствует допустимому расстоянию 1–4 км (Wearn, Glover-Karfer, 2017). В ряде исследований заселенности бурого медведя расстояние между камерами также было небольшое, например 2 км (Sharief et al., 2020). В других же, напротив, плотность расстановки камер была специально увеличена до 4 (Oberosler et al., 2017, 2020) или 25 км² (Burton et al., 2018). В работе по заселенности рыси площадь одной ячейки грида составляла 50 км² (Hofmeester et al., 2021).

Всего в 2022 г. было активно 55 локаций фотоловушек. На всех из них были установлены фотоловушки Spromise Seelock S308, настроенные на съемку серии из 5 фото без задержки между срабатываниями. Практически все фотоловушки были размещены в Южном лесничестве заповедника напротив просек или лесных дорог таким образом, чтобы каждая локация была по возможности равноудалена от соседних локаций и находилась при этом в своем квадрате грида (рис. 1). Приборы крепили на стволах деревьев на высоте в среднем 1.03 ± 0.19 (SD) м с северной или северо-западной/северо-восточной экспозицией и на расстоянии в среднем 6.37 ± 1.53 (SD) м от просеки или дороги перпендикулярно к ней или под небольшим углом относительно перпендикуляра. Камеры были непрерывно активны в течение суток на протяжении всего года. Ни на одной локации не была использована никакая-либо естественная или искусственная приманка. Фотоловушки проверяли с периодичностью 1 раз в 2 месяца, согласно установленному протоколу с помощью мобильного приложения NextGIS Mobile Pro 2.6.48 (компания “НекстГИС”). Во время проверок те локации, которые сильно зарастали растительностью, частично обкашивали складной косой, удаляя лишь наиболее крупные вегетативные побеги.

Эффективность работы фотоловушек на локациях (в %) оценивали как отношение числа отработанных фотоловушко-суток (Trap Nights, TN) к максимально возможному числу фотоловушко-суток для выбранного периода исследований. В качестве временного интервала для разделения

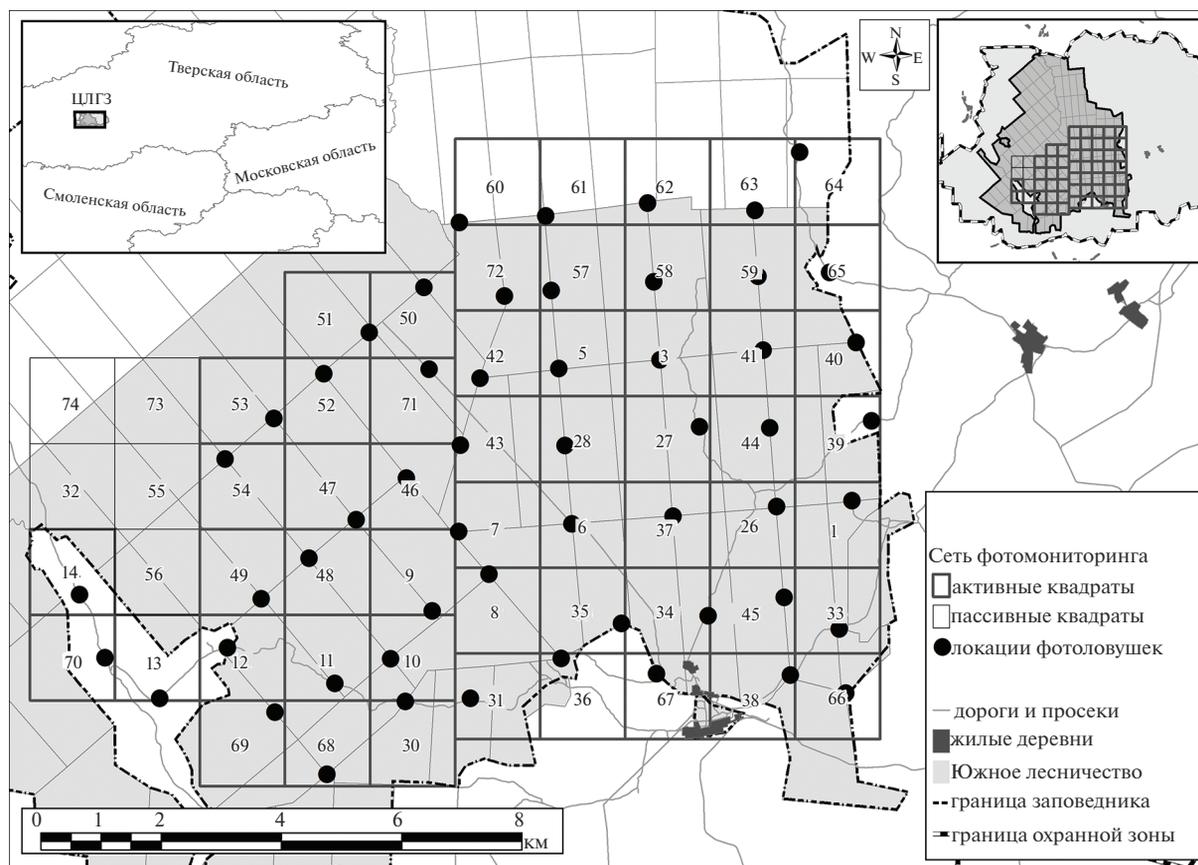


Рис. 1. Сеть фотомониторинга в Южном лесничестве Центрально-Лесного заповедника в 2022 г. Цифрами обозначены номера квадратов и соответствующих им локаций фотоловушек.

регистраций на независимые было выбрано 30 мин (Rovero, Spitale, 2016; Zimmermann et al., 2016; Oberosler et al., 2017, 2020). Индекс относительного обилия (Relative Abundance Index, RAI) крупных хищников рассчитывали как отношение числа их независимых регистраций (Trap Events, TE) к числу отработанных фотоловушко-суток с умножением на 100 (O'Brien, 2011; Rovero et al., 2014; Wearn, Glover-Karfer, 2017).

Тегирование всех полученных фотографий проводили в программе Camelot (Hendry, Mann, 2018). Всю дальнейшую обработку, анализ и построение моделей выполняли в программе RStudio 1.1.447 (RStudio, Inc.) на базе R 4.0.3 (R Core Team, 2020). Представление материала и структура статьи выполнены согласно общим рекомендациям для публикаций по фотоловушкам (Meek et al., 2014).

Переменные окружающей среды

Мы предполагаем, что заселенность крупных хищников является гетерогенной и определяется в контексте данной работы рядом факторов бес-

покойства. В качестве этих факторов были выбраны: индекс относительного обилия пешеходов (human pedestrians, далее RAI пешеходов или "RAI_h"), индекс относительного обилия внедорожной техники (all-terrain vehicle, далее RAI техники или "RAI_{atv}") и удаленность от населенных пунктов (village's distance, далее "vill"). Эти переменные часто используются при оценке влияния антропогенной активности на заселенность разных видов млекопитающих (Rich et al., 2016; Oberosler et al., 2017, 2020; Johnson et al., 2020; Diao et al., 2021). RAI пешеходов и техники рассчитывали аналогично с таковыми для крупных хищников. Расстояния до населенных пунктов рассчитывали на основе евклидовых расстояний до жилых деревень в геоинформационной системе (ГИС) NextGIS QGIS 23.1.0 (компания "Некст-ГИС"). Перед включением переменных в модели они прошли проверку на мультиколлинеарность с помощью расчета коэффициента корреляции Спирмена (при $r < 0.7$), а затем процедуру стандартизации. Все переменные успешно прошли эту проверку ($-0.54 \leq r \leq 0.39$).

Односезонный анализ заселенности на видовом уровне

Дизайн нашего исследования не соблюдал все допущения, нужные для адекватной оценки заселенности, поэтому ее интерпретацию следует проводить с осторожностью (Efford, Dawson, 2012; Oberosler et al., 2020). В связи с этим мы трактуем заселенность именно как долю используемой (но не занятой) области (Mackenzie, Royle, 2005), а главным фокусом внимания является не пространственное распределение видов как таковое, а влияние ковариат на использование ими пространства.

Вначале для каждого вида была рассчитана простая заселенность (Ψ_{naive}), как доля локаций, где он был зафиксирован, от общего числа активных локаций. Затем мы использовали односезонный анализ заселенности на видовом уровне, как наиболее подходящий согласно поставленной цели, для моделирования настоящей заселенности (Ψ) и вероятности обнаружения (p) (Oberosler et al., 2017; Johnson et al., 2020).

Для исследования был выбран временной промежуток с 1 июля по 31 августа 2022 г. продолжительностью 61 день. Выбор такого периода был определен наибольшими значениями RAI пешеходов в 2022 г., которые наблюдались в июле (31.36) и августе (28.00). Мы считаем, что при относительно низкой антропогенной нагрузке на территорию заповедника первоначально целесообразно провести исследование при ее максимальном значении. Предпочтение было отдано именно пешеходам, потому что число их регистраций намного превосходило число регистраций техники (970 против 142).

В анализе было использовано 55 локаций фотоловушек (i), что соответствует общему рекомендованному числу (40–60, согласно Wearn, Glover-Kapfer, 2017; Kays et al., 2020). В качестве числа промежутков регистраций (k , sampling occasions) было выбрано 12 продолжительностью 5 дней каждый (duration of sampling occasions). Таким образом, период исследования (sampling duration) составил 61 день. Промежуток в 5 дней был выбран на основании предварительно рассчитанной простой заселенности всех трех видов, которая у медведя и рыси оказалась довольно большой ($\Psi_{naive} > 0.5$). Это означает, что у нас достаточное число локаций для адекватного расчета вероятности обнаружения, и увеличение числа промежутков регистраций (без сокращения их продолжительности для улучшения сходимости моделей) повысит точность оценок вероятности обнаружения, а значит и настоящей заселенности (Mackenzie, Royle, 2005). Вместе с этим периода в 5 дней достаточно, чтобы снизить влияние автокорреля-

ции и обеспечить независимость промежутков регистраций в пределах своих локаций (Rovero, Spitale, 2016; Wearn, Glover-Kapfer, 2017). В нашем случае такой промежуток обеспечивает также наилучшую сходимость моделей — одно из самых проблемных обстоятельств анализа заселенности на основе частотного подхода с оценкой максимального правдоподобия. Это делает период в 5 дней распространенным выбором в подобных исследованиях (Oberosler et al., 2017, 2020; Burton et al., 2018; Johnson et al., 2020; Diao et al., 2021).

В качестве входных данных об обнаружении вида использовали матрицу историй обнаружений. В ней каждая строка представляла историю регистраций вида (1 — вид был зарегистрирован, 0 — не был) на протяжении k промежутков регистраций ($k = 12$), продолжительностью 5 дней для каждой i локации ($i = 55$).

Анализ заселенности проводили при помощи R-пакета “unmarked” (Fiske, Chandler, 2011), согласно рекомендациям Роверо и Спитале (Rovero, Spitale, 2016). У нас нет надежных оснований предполагать, какие именно переменные влияют на заселенность, а какие — на вероятность обнаружения. Поэтому мы использовали все эти переменные для построения т.н. “глобальной модели”, когда все они включались в модель как вероятности обнаружения, так и заселенности (Niedballa et al., 2015; Johnson et al., 2020). Так строили все возможные модели на основе различных комбинаций переменных.

Затем проводили отбор лучших моделей при помощи функции “dredge” R-пакета “MuMIn” (Barton, 2020). Лучшие модели выбирали с помощью информационного критерия Акаике (Akaike Information Criterion, AIC; Burnham, Anderson, 2002). Для сравнения моделей между собой использовали общую градацию разницы оценок AIC: модели в целом равнозначны при $\Delta AIC < 2$; модели в целом различны при $\Delta AIC = 4-7$; модели сильно различны при $\Delta AIC > 10$ (Rovero, Spitale, 2016). При наличии нескольких лучших моделей (с $\Delta AIC < 2$) мы строили среднюю модель на их основе (Burnham, Anderson, 2002) с помощью R-пакета “MuMIn”.

Для средней модели проводили оценку параметров, определяя α -коэффициенты для вероятности обнаружения и β -коэффициенты для вероятности заселенности, а также их z -значения и соответствующие p -уровни значимости при помощи R-пакета “AICcmodavg” (Mazerolle, 2020). Важность каждого параметра высчитывали как суммарное значение всех весов AIC в моделях, которые содержат данный параметр (Burnham, Anderson, 2002; Rovero, Spitale, 2016). Затем для

Таблица 1. Общие оценки относительного обилия, заселенности и вероятности обнаружения для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

Вид	TE	RAI	Ψ_{naive}	Ψ_0 (SE)	p_0 (SE)	ψ (SE)	p (SE)
Бурый медведь	203	6.05	0.87	1.00 (–)	0.17 (0.01)	0.95 (0.03)	0.18 (0.01)
Рысь	73	2.18	0.64	1.00 (–)	0.08 (0.01)	0.97 (0.01)	0.08 (0.01)
Волк	36	1.07	0.27	0.43 (0.12)	0.08 (0.02)	0.78 (0.06)	0.08 (0.02)

Примечания. TE (Trap Events) – число независимых регистраций, RAI (Relative Abundance Index) – индекс относительного обилия, Ψ_{naive} – простая заселенность, Ψ_0 – настоящая заселенность нулевой модели, p_0 – вероятность обнаружения нулевой модели, ψ – настоящая заселенность средней модели, p – вероятность обнаружения средней модели, SE (Standard Error) – стандартная ошибка.

средних моделей строили кривые отклика для наиболее важных и достоверных параметров.

Оценку качества моделей проводили при помощи “Goodness-of-fit” теста (далее GOF-тест) МакКензи и Бейли (MacKenzie, Bailey, 2004). Тест проводили с помощью бутстрепа с 1000 репликациями, оценивая p -значение. Если p -значение было больше 0.1, то это указывало на хорошее соответствие модели данным (Niedballa et al., 2015). Наличие сверхдисперсии определяли по значению показателя \hat{c} (c-hat) (MacKenzie et al., 2006). Значение больше 3.0 указывало на наличие сверхдисперсии (Lebreton et al., 1992). Для этого также применяли R-пакет “AICsmodavg”.

Прогнозируемые вероятности заселенности и обнаружения для каждой локации рассчитывали на основе предсказаний средней модели при помощи функции “modavgPred” R-пакета “AICsmodavg”. Итоговые значения настоящей заселенности и вероятности обнаружения высчитывали как средние прогнозируемых значений. Затем вероятности заселенности отражали в виде карт для всех локаций на территории.

Анализ суточной активности

Данный вид анализа проводили на основе оценки степени перекрытия суточных ритмиков двух видов (Ridout, Linkie, 2009). Для медведя и рыси использовали коэффициент перекрытия $\hat{\Delta}_4$, т.к. у обоих видов и всех категорий антропогенной активности было больше 50 независимых регистраций (Ridout, Linkie, 2009). Для волка использовали коэффициент перекрытия $\hat{\Delta}_1$, т.к. у него было только 36 регистраций (Ridout, Linkie, 2009). Вначале считали уровни активности (ρ) для каждого вида животного и антропогенной категории с помощью бутстрепа с 1000 репликациями (Rowcliffe et al., 2014) в R-пакете “activity” (Rowcliffe, 2019), а затем сравнивали их между собой с помощью статистики Уолда и ее уровня значимости. Расчет коэффициентов перекрытия про-

водили в R-пакете “overlap” (Ridout, Linkie, 2009), а графики строили при помощи R-пакета “camtrapR” (Niedballa et al., 2016). Доверительные интервалы для коэффициентов перекрытия рассчитывали на основе бутстрепа с 1000 репликациями в R-пакете “overlap”. Коэффициент перекрытия проверяли на достоверность, оценивая его вероятность принадлежности к случайному распределению (p_{rand}) в R-пакете “activity”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего за выбранный период исследования на 55 локациях было отработано 3355 фотоловушечных суток. Эффективность работы фотоловушек составила 100%. Было получено 203 независимые регистрации бурого медведя, 73 – рыси и 36 независимых регистраций волка. Индекс относительного обилия бурого медведя оказался намного больше (RAI = 6.05), чем рыси (RAI = 2.18) и волка (RAI = 1.07) (табл. 1). Из категорий антропогенной активности зафиксировано 970 регистраций пеших людей и 142 регистрации внедорожной техники. Значения RAI составили 28.91 и 4.23, соответственно.

Оценка пространственных паттернов распределения

Бурый медведь был зарегистрирован на 48 локациях, чему соответствовала простая заселенность $\Psi_{\text{naive}} = 0.87$. Рысь была зарегистрирована на 35 локациях ($\Psi_{\text{naive}} = 0.64$), а волк – на 15 ($\Psi_{\text{naive}} = 0.27$) (табл. 1). Пешеходы были отмечены на всех локациях ($\Psi_{\text{naive}} = 1.00$), а внедорожная техника – больше чем на половине ($\Psi_{\text{naive}} = 0.64$). Настоящая заселенность нулевой модели для бурого медведя и рыси составили 1 (т.е. прогнозируется использование обоими видами всех 55 локаций), что лишь немногим больше настоящей заселенности средних моделей (табл. 1). То же самое отмечено для вероятности обнаружения. Это означает, что включение антропогенных переменных

Таблица 2. Оценки лучших моделей заселенности (ψ) и вероятности обнаружения (p) для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

Вид	Модели	AIC	Δ AIC	wAIC	Σw	k
Бурый медведь	$p(\sim vill) \psi(\sim RAI_h + vill)$	647.66	0.00	0.16	0.16	5
	$p(\cdot) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$	648.52	0.86	0.10	0.26	4
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h + vill)$	648.62	0.97	0.10	0.36	5
	$p(\cdot) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill)$	648.64	0.98	0.10	0.45	5
	$p(\sim RAI_h) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$	648.66	1.00	0.10	0.55	5
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$	648.70	1.04	0.09	0.64	5
	$p(\sim RAI_h) \psi(\sim RAI_h + vill)$	649.07	1.41	0.08	0.72	5
	$p(\cdot) \psi(\sim RAI_h)$	649.44	1.78	0.07	0.79	3
	$p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель	657.34	9.68	<0.01	1.00	2
Рысь	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(\cdot)$	399.51	0.00	0.22	0.22	3
	$p(\sim RAI_{atv} + vill) \psi(\cdot)$	400.17	0.66	0.16	0.37	4
	$p(\sim RAI_h + RAI_{atv}) \psi(\cdot)$	400.87	1.36	0.11	0.48	4
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(vill)$	401.21	1.70	0.09	0.57	4
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(RAI_h)$	401.33	1.82	0.09	0.66	4
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(RAI_{atv})$	401.45	1.94	0.08	0.74	4
	$p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель	406.54	7.02	0.01	0.97	2
	Волк	$p(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill) \psi(\sim RAI_h + vill)$	193.57	0.00	0.27	0.27
$p(\sim RAI_{atv} + vill) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill)$		195.10	1.53	0.12	0.39	7
$p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель		200.90	7.33	0.01	0.98	2

Примечания. AIC (Akaike Information Criterion) – информационный критерий Акаике, Δ AIC – разница значений AIC; wAIC – вес AIC, Σw – кумулятивный вес AIC, k – число параметров в модели.

в модели не позволило сильно изменить предсказания заселенности и вероятности обнаружения. Для волка ситуация иная. Заселенность нулевой модели (0.43) оказалась намного меньше заселенности средней модели (0.78; табл. 1).

Для бурого медведя выбрали 8 лучших моделей, которые были информационно равнозначны (табл. 2). На основании их построили среднюю модель, согласно которой $p = 0.18$ и $\psi = 0.95$ (табл. 1). Прогнозируемая заселенность оказалась больше простой только на 0.08. Для рыси было выбрано 6 лучших моделей, среди которых по Δ AIC особенно выделялись две первые (табл. 2). Согласно средней модели вероятность заселенности составила 0.97, а вероятность обнаружения – 0.08 (табл. 1). Разница между прогнозируемой и простой заселенностью оказалась намного больше (0.33) (табл. 1). Для волка лучшими являлись две модели. Разница между ними была меньше порогового значения (Δ AIC = 1.53), но поскольку моделей было всего две, мы посчитали такую разницу достаточно большой. По этой причине было решено оставить только первую (самую лучшую) модель (табл. 2). Согласно ей прогнозируемая за-

селенность оказалась 0.78, т.е. на 0.51 больше, чем простая (табл. 1), а вероятность обнаружения равнялась 0.08.

Среди параметров модели для бурого медведя ни один не обладал статистически значимым коэффициентом (табл. 3). При этом самыми важными параметрами были $\psi(RAI_h)$ и $\psi(vill)$ с большими отрицательными значениями β -коэффициентов, а также $\psi(RAI_{atv})$ с большим положительным значением (табл. 3). Влияния антропогенных факторов на вероятность обнаружения не отмечено (рис. 2). Для рыси самым важным и достоверным параметром оказался $p(RAI_{atv})$, который входил во все лучшие модели. Для него получен небольшой положительный α -коэффициент (табл. 3), что говорит о некоторой прямой зависимости вероятности обнаружения от активности внедорожной техники (рис. 2). Следующий по важности параметр $p(vill)$ демонстрировал очень слабое влияние на вероятность обнаружения (рис. 2). В случае волка получены достоверные значения практически для всех параметров вероятности обнаружения (табл. 3). Лишь для $p(RAI_h)$ значимость была пограничной. При этом для $p(vill)$,

Таблица 3. Расчетные оценки α и β коэффициентов для параметров средних моделей (для волка только первой) заселенности (ψ) и вероятности обнаружения (p), а также их z -значения для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

Параметр модели	$\alpha/\beta \pm SE$	z	p	n	Важность параметра
Бурый медведь					
$\psi(RAI_h)$	-49.59 ± 92.10	0.54	0.59	8	0.79
$\psi(vill)$	-33.85 ± 43.24	0.78	0.43	4	0.44
$\psi(RAI_{atv})$	20.27 ± 190.61	0.11	0.92	4	0.39
$p(RAI_{atv})$	-0.03 ± 0.10	0.32	0.75	2	0.19
$p(RAI_h)$	-0.04 ± 0.16	0.22	0.83	2	0.18
$p(vill)$	0.15 ± 0.11	1.33	0.18	1	0.16
Рысь					
$p(RAI_{atv})$	0.31 ± 0.11	2.73	<0.05	6	0.74
$p(vill)$	-0.19 ± 0.17	1.13	0.26	1	0.16
$p(RAI_h)$	0.11 ± 0.14	0.79	0.43	1	0.11
$\psi(vill)$	-0.97 ± 1.92	0.50	0.62	1	0.09
$\psi(RAI_h)$	0.39 ± 1.25	0.31	0.76	1	0.09
$\psi(RAI_{atv})$	0.02 ± 1.14	0.02	0.99	1	0.08
Волк					
$\psi(RAI_h)$	-99.40 ± 116.20	-0.86	0.39	1	0.27
$\psi(vill)$	-102.20 ± 119.80	-0.85	0.39	1	0.27
$p(RAI_h)$	1.04 ± 0.54	1.93	0.05	1	0.27
$p(RAI_{atv})$	0.79 ± 0.38	2.06	<0.05	1	0.27
$p(vill)$	1.50 ± 0.54	2.80	<0.05	1	0.27

Примечания. α – оценки коэффициентов модели вероятности обнаружения, β – оценки коэффициентов модели вероятности заселенности, p – уровень значимости, n – число моделей с параметром, SE (Standard Error) – стандартная ошибка.

$p(RAI_{atv})$ и $p(RAI_h)$ были получены положительные α -коэффициенты.

Модели для бурого медведя в целом оказались приемлемого качества ($p = 0.20$ – 0.26) и не проявляли сверхдисперсии ($\hat{c} = 0.69$ – 1.08) (табл. 4). Для рыси модели оказались немного хуже ($p = 0.13$ – 0.17), но сверхдисперсии также не наблюдалось, хоть значения \hat{c} были значительно больше ($\hat{c} = 1.78$ – 2.07). Модель для волка оказалась хуже всего ($p = 0.07$; $\hat{c} = 2.26$; табл. 4).

На представленных кривых отклика для наиболее важных и показательных параметров видно отсутствие значительного влияния антропогенных факторов на вероятность обнаружения всех трех видов (рис. 2). Для бурого медведя влияние практически полностью отсутствует, для рыси оно выражено незначительно только для переменной “ RAI_{atv} ”, а для волка обнаружено небольшое влияние переменных “ $vill$ ”, “ RAI_h ” и “ RAI_{atv} ” (последняя имеет практически идентичный характер влияния, что и “ RAI_h ” и не показана на

графиках; рис. 2). Представленные карты отражают предсказанные значения настоящей заселенности в пространстве (рис. 2).

Оценка временных паттернов распределения

Максимальный уровень активности был отмечен для рыси ($\rho = 0.73$), а минимальный – для бурого медведя ($\rho = 0.49$) (табл. 5). Это говорит о том, что активность рыси имеет более равномерный характер, чем у медведя и волка ($\rho = 0.54$), что также отражается на графиках (рис. 3). Уровень активности пешеходов составил 0.33 ± 0.02 (SE), а уровень активности внедорожной техники – 0.24 ± 0.03 (SE). Во всех случаях разница была существенной и достоверной (табл. 5).

Перекрытие суточных активностей бурого медведя и человека было значительным как для пешеходов ($\hat{\Delta}_4 = 0.47$), так и техники ($\hat{\Delta}_4 = 0.41$). Для рыси такие перекрытия были еще больше ($\hat{\Delta}_4 = 0.57$ и $\hat{\Delta}_4 = 0.51$). Для волка синхронность

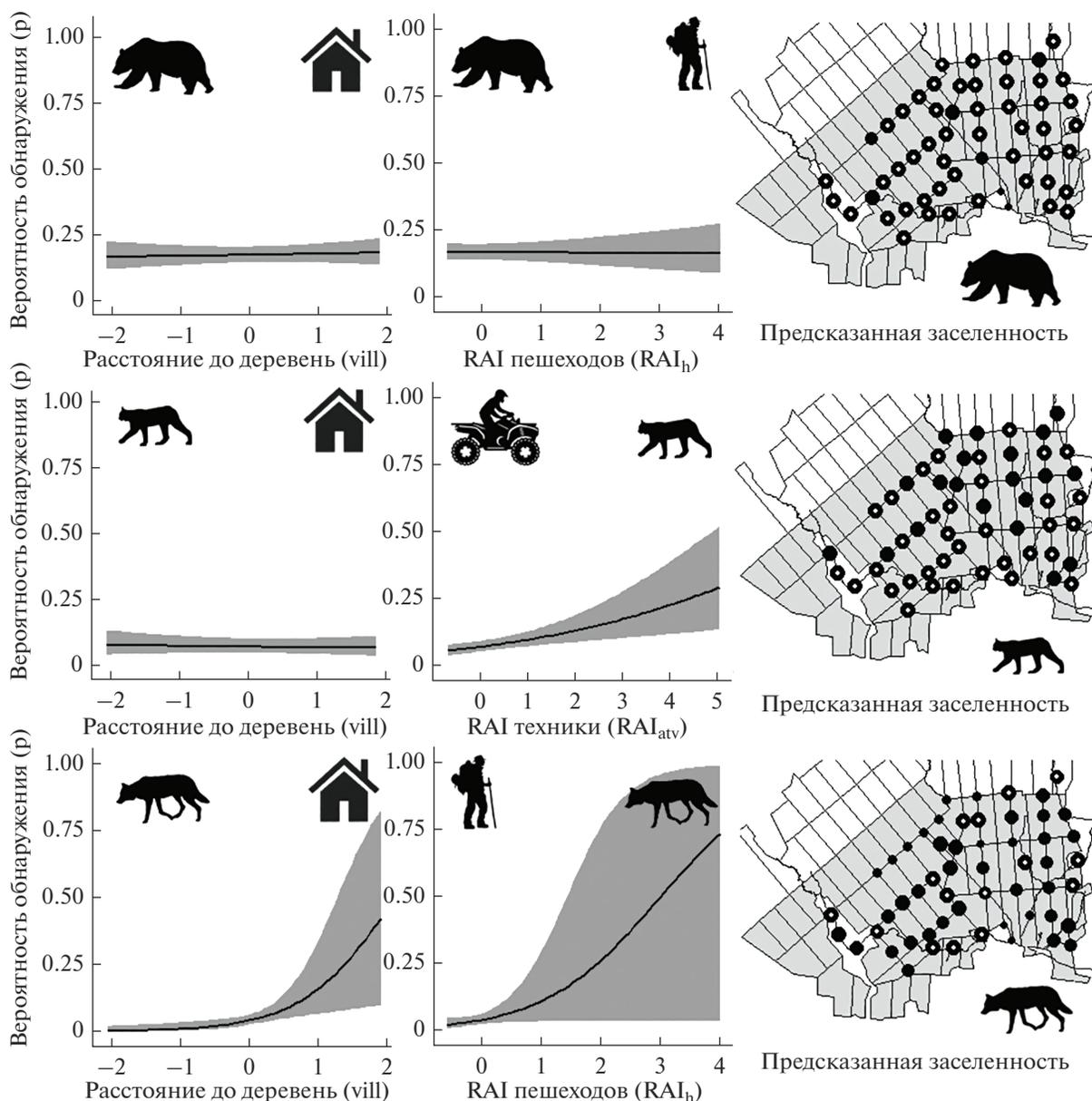


Рис. 2. Кривые отклика вероятности обнаружения (p) в зависимости от факторов антропогенной активности (слева) и карты прогнозируемой заселенности (справа) для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г. На картах черными кругами показана предсказанная заселенность с размером, отражающим ее значение $+1$; белыми точками указаны те локации, где вид действительно был зафиксирован (наблюдаемая заселенность).

суточных ритмик была минимальной как с пешеходами ($\hat{\Delta}_1 = 0.37$), так и с техникой ($\hat{\Delta}_1 = 0.35$) (рис. 3). Во всех случаях коэффициенты перекрытия были достоверны (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Антропогенная активность, в частности рекреационная деятельность и т.н. “экотуризм”, является распространенной практикой в местобитаниях многих крупных хищников, в т.ч. бу-

рого медведя (Fortin et al., 2016; Penteriani et al., 2017, 2018; Ladle et al., 2019), рыси (Bouyer et al., 2015; Filla et al., 2017) и волка (Rogala et al., 2011; Lesmerises et al., 2012). Во многих исследованиях было выявлено негативное влияние такой активности на заселенность различных видов хищников. Последствиями такого влияния являются фрагментация или уничтожение естественных ландшафтов, охотничий или туристический пресс и нарушение режима ООПТ (Ahumada et al., 2011; Rovero et al., 2013, 2014; Oberosler et al., 2017, 2020;

Таблица 4. Оценки качества моделей заселенности для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

Вид	Модели	GOF-тест		
		χ^2	p	\hat{c}
Бурый медведь	$p(\sim vill) \psi(\sim RAI_h + vill)$	6573.62	0.25	1.05
	$p(\cdot) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$	6948.16	0.23	0.96
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h + vill)$	6911.99	0.23	1.01
	$p(\cdot) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill)$	6634.64	0.26	0.69
	$p(\sim RAI_h) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$	6929.63	0.22	1.08
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$	6903.18	0.24	1.05
	$p(\sim RAI_h) \psi(\sim RAI_h + vill)$	6853.70	0.25	1.05
	$p(\cdot) \psi(\sim RAI_h)$	7307.93	0.20	1.02
	$p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель	8136.58	0.19	1.13
Рысь	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(\cdot)$	8469.26	0.13	1.99
	$p(\sim RAI_{atv} + vill) \psi(\cdot)$	7390.763	0.16	1.78
	$p(\sim RAI_h + RAI_{atv}) \psi(\cdot)$	8097.556	0.17	1.87
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim vill)$	8069.083	0.15	1.89
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h)$	7848.498	0.17	1.88
	$p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_{atv})$	8127.22	0.16	2.07
	$p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель	21426.34	0.01	1.16
Волк	$p(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill) \psi(\sim RAI_h + vill)$	3622.58	0.07	2.26
	$p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель	2956.327	0.09	1.61

Примечания. GOF-тест – “Goodness-of-fit” тест с указанием его значения χ^2 и p , \hat{c} – показатель сверхдисперсии.

Таблица 5. Разница в уровнях активности трех видов крупных хищников и двух категорий антропогенной активности на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

Вид	ρ (SE)	Пешеходы			Техника		
		разница (SE)	W	p	разница (SE)	W	p
Медведь	0.49 (0.06)	0.16 (0.06)	6.51	<0.05	0.25 (0.06)	14.85	<0.05
Рысь	0.73 (0.10)	0.40 (0.10)	15.36	<0.05	0.49 (0.10)	22.70	<0.05
Волк	0.54 (0.11)	0.21 (0.10)	4.15	<0.05	0.30 (0.11)	7.50	<0.05

Примечания. ρ – уровень активности, W – статистика Уолда, SE (Standard Error) – стандартная ошибка, p – уровень значимости.

Таблица 6. Перекрывание суточных активностей трех видов крупных хищников и двух категорий антропогенной активности на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

Категория	Бурый медведь			Рысь			Волк		
	$\hat{\Delta}_4$	p_{rand}	95% CI	$\hat{\Delta}_4$	p_{rand}	95% CI	$\hat{\Delta}_1$	p_{rand}	95% CI
Пешеходы	0.47	<0.01	0.40–0.53	0.57	<0.01	0.47–0.66	0.37	<0.01	0.24–0.50
Техника	0.41	<0.01	0.34–0.49	0.51	<0.01	0.41–0.62	0.35	<0.01	0.20–0.48

Примечания. $\hat{\Delta}_4$ и $\hat{\Delta}_1$ – коэффициенты перекрывания, p_{rand} – вероятность принадлежности $\hat{\Delta}$ к случайному распределению, 95% CI (Confidence Interval) – 95% доверительный интервал.

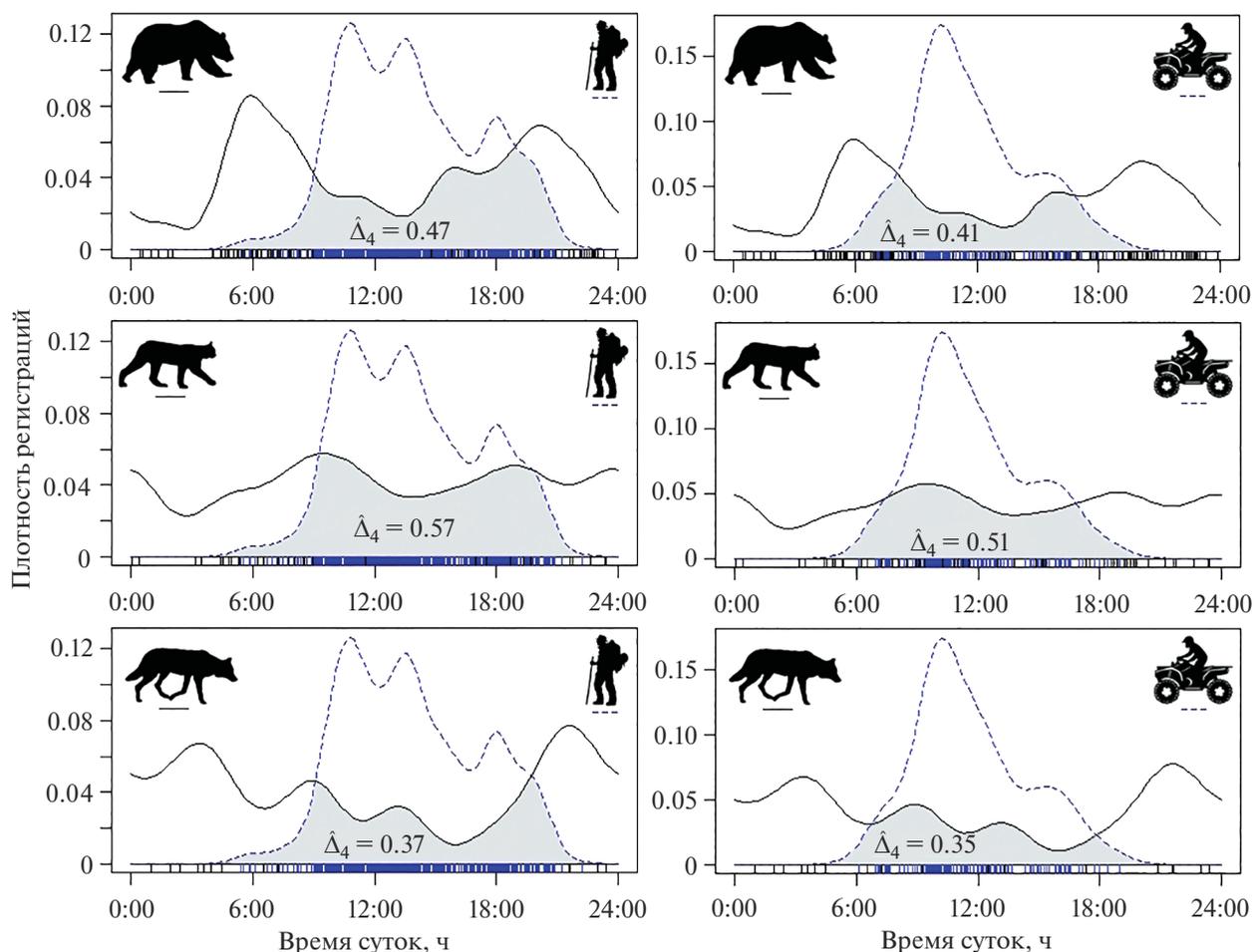


Рис. 3. Графики перекрытия суточных активностей для трех видов крупных хищников и двух категорий антропогенной активности на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

Johnson et al., 2020; Ripari et al., 2022). Рекреационная деятельность оказывает существенное воздействие на крупных хищников, пугая отдельных особей, вовлекая их в конфликтные ситуации с человеком, разрушая местообитания, изменяя трофическое поведение и распределения в пространстве и времени (Taylor, Knight, 2003; Rogala et al., 2011; Bouyer et al., 2015; Fortin et al., 2016; Filla et al., 2017; Penteriani et al., 2017, 2021; Ladle et al., 2019; Diao et al., 2021). В то же время для некоторых видов копытных не было выявлено негативного влияния антропогенной активности на пространственно-временные паттерны распределения (Ota et al., 2019; Diao et al., 2021).

Известно, что при беспокойстве со стороны человека многие виды млекопитающих не меняют свое пространственное распределение, особенно, если нет доступных местообитаний, но сдвигают ритмы активности на ночное время (Bellotti et al., 2012; Filla et al., 2017; Bonnot et al., 2020).

Установлено, что крупные млекопитающие при интенсивной антропогенной нагрузке стараются избегать встреч с человеком в большей степени за счет изменения пространственных паттернов, тогда как для видов средних размеров свойственны сдвиги во временных паттернах (Salvatori et al., 2023). В то же время в исследовании гималайского медведя (*Ursus thibetanus* G. Cuvier 1823) в Японии выявлено, что этот вид избегал человеческой активности за счет смещения временной ниши, но не пространственной (Ikeda et al., 2022). Такое смещение во времени характерно и для бурых медведей во многих регионах Европы и Северной Америки с выраженной антропогенной активностью (Olson et al., 1998; Kaczensky et al., 2006; Fortin et al., 2016; Ordiz et al., 2016), а также для других хищников (Bellotti et al., 2012; Ordiz et al., 2016; Filla et al., 2017). В районах с низкой активностью человека медведи в большей степени ведут дневной образ жизни (Klinka, Reimchen, 2002; Fortin et al.,

2016). В тех местах, где наблюдается беспокойство со стороны людей, бурые и гималайские медведи чаще активны ночью (Kaczensky et al., 2006; Oberosler et al., 2020; Ikeda et al., 2022), также как рысь (Belotti et al., 2012; Filla et al., 2017) и волк (Hebblewhite, Merrill, 2008).

Наиболее уместно будет сравнить полученные нами результаты по бурому медведю с работами Оберослер и ее коллег (Oberosler et al., 2017, 2020) в природном парке Адамелло-Брента и его окрестностях (Adamello-Brenta Natural Park, провинция Трентино, итальянские Альпы), которые очень сходны по дизайну исследования. Так, в 2015 г. простая заселенность бурого медведя там составляла 0.33, а прогнозируемая настоящая – 0.52, с вероятностью обнаружения 0.13 (Oberosler et al., 2017). В нашем случае простая и прогнозируемая заселенности были намного выше (0.87 и 0.95, соответственно) при вероятности обнаружения 0.18. Такое различие неудивительно. В ЦЛГЗ всего за два месяца 2022 г. было получено больше регистраций бурого медведя (203), чем у Оберослер и коллег в течение четырех лет (181) при сопоставимом числе локаций фотоловушек (55 и 60; Oberosler et al., 2020). При этом регистраций антропогенной активности (пешеходов и техники) у нас было получено в 10 раз меньше, чем у Оберослер с соавторами (Oberosler et al., 2020). Это говорит о значительно меньшем уровне фактора беспокойства со стороны человека и большей плотности населения бурого медведя в ЦЛГЗ, чем в природном парке Адамелло-Брента и его окрестностях.

Усредненная модель свидетельствует о том, что бурый медведь широко распространен на территории исследований, и на его пространственные паттерны распределения слабо влияют антропогенные факторы. Модель допускает использование им практически всех локаций ($\psi = 0.95$), даже с относительно большой антропогенной нагрузкой, что близко по значению к реально наблюдаемой заселенности ($\psi_{naive} = 0.87$) и практически полностью соответствует вероятности заселенности нулевой модели ($\psi_0 = 1$). В итальянских Альпах, напротив, человеческая активность и близость поселений негативно влияли на пространственные паттерны распределения медведя (Oberosler et al., 2020).

Для бурого медведя все модели содержали параметр $\psi(RAI_h)$ с самым большим и отрицательным значением коэффициента ($\beta = -49.59$). Важность этой переменной оказалась максимальной (0.79). При этом достоверность значения не была подтверждена ($p = 0.59$). Это говорит о потенциальном негативном влиянии переменной RAI пешеходов на заселенность бурого медведя при

больших ее значениях. Параметр $\psi(RAI_{atv})$ содержался только в половине моделей, его важность была вдвое меньше (0.39), а значение коэффициента хотя и было большим ($\beta = 20.27$), но достоверно также не подтвердилось ($p = 0.92$). Интересно его положительное влияние, которое можно трактовать как активное использование медведем проезжих дорог для перемещений.

Известно, что бурые медведи в меньшей степени используют местообитания вблизи активных туристических троп и лесных дорог, где наблюдается внедорожная техника (Fortin et al., 2016; Laddle et al., 2019). Активность внедорожной техники в итальянских Альпах имела достоверный отрицательный эффект на заселенность бурого медведя, в отличие от активности пешеходов, потенциальное влияние которой было также отрицательным, но статистически незначимым (Oberosler et al., 2017, 2020). Достоверное негативное влияние на заселенность наблюдалось для большой панды (*Ailuropoda melanoleuca* David 1869) по отношению к туристической активности и близости к дорогам (Diao et al., 2021). В нашем случае не отмечено влияния активности пешеходов ($\alpha = -0.04$, $p = 0.83$) и техники ($\alpha = -0.03$, $p = 0.75$) на вероятность обнаружения бурого медведя, в отличие от результатов Оберослер с соавторами, где активность и пешеходов, и техники производили значительный негативный эффект (Oberosler et al., 2017, 2020).

В целом для бурого медведя свойственно смещение пространственного распределения в сторону от населенных пунктов и мест концентрации человека (Fortin et al., 2016). В итальянских Альпах расстояние до населенных пунктов являлось самой влиятельной переменной с достоверным и большим положительным эффектом как на вероятность обнаружения, так и на заселенность бурого медведя (Oberosler et al., 2017, 2020). В другом случае для тяньшанского бурого медведя (*U. a. isabellinus* Horsfield 1826) не было выявлено влияния расстояния до населенных пунктов на вероятность обнаружения ($\alpha < -0.01 \pm 0.00$) (Sharief et al., 2020).

В нашем случае параметр $\psi(vill)$ был на втором месте по значимости (0.44), также с большим, но отрицательным и не достоверным коэффициентом ($\beta = -33.85$, $p = 0.43$). Это говорит о низком влиянии соседства деревень на заселенность бурого медведя в условиях ЦЛГЗ. При этом отрицательное значение коэффициента косвенно подтверждает использование окрестностей деревень медведями. Летом это происходит, главным образом, во время питания травянистой растительностью и муравьями, а в нажировочный период –

во время посещения яблоневых садов на окраинах деревень (Огурцов, 2023а).

Влияние активности пешеходов и техники на заселенность и вероятность обнаружения сообщества 44 видов африканских млекопитающих были совсем небольшим ($\beta = -0.19$ и $\alpha = -0.05$, соответственно) даже в заказнике Мореми (Moremi Game Reserve, Ботсвана, Африка), где сильно развита рекреационная нагрузка (Rich et al., 2016). Такие небольшие значения при существенном факторе беспокойства объяснялись смещением активностей многих видов на ночное время, когда отсутствовали туристические группы (Rich et al., 2016).

Коэффициент перекрывания суточных ритмик бурого медведя с человеком в итальянских Альпах составил 0.24 (0.19–0.29) (Oberosler et al., 2020). В нашем случае он оказался значительно больше, как в случае с пешеходами ($\hat{\Delta}_4 = 0.47$), так и в случае с внедорожной техникой ($\hat{\Delta}_4 = 0.41$). Несмотря на ярко-выраженные пики сумеречной активности медведя в ЦЛГЗ ($\rho = 0.49$), в целом для него характерна бóльшая доля дневной активности, чем в природном парке Адамелло-Брента и его окрестностях, где медведь был активен в основном в сумерках и ночью, а люди – в дневные часы (Oberosler et al., 2020).

Таким образом, для бурого медведя не выявлено значительного влияния антропогенной активности ни на пространственные, ни на временные паттерны распределения в условиях Южного лесничества ЦЛГЗ в 2022 г. По сравнению с другими исследованиями, мы можем заключить, что наблюдаемые факторы беспокойства не производили заметного эффекта на заселенность, вероятность обнаружения и суточную ритмику бурого медведя в нашем случае.

Согласно полученным результатам, негативное влияние антропогенных факторов на пространственное распределение рыси на исследуемой территории выражено в наименьшей степени. По данным средней модели рысь может использовать практически все локации ($\psi = 0.97$) вне зависимости от их посещаемости пешими людьми или внедорожной техникой. В то же время в реальности рысь посетила только 35 локаций из 55 ($\psi_{naive} = 0.64$). Очевидно, что существуют другие факторы, которые определяют ее заселенность, которые не были учтены в наших моделях.

В случае рыси нами получено достоверное значение α -коэффициента ($\alpha = 0.31$, $p < 0.05$) для параметра $\rho(\text{RAI}_{atv})$. Согласно нему вероятность ее обнаружения склонна незначительно возрастать с увеличением активности внедорожной техники (рис. 2). Возможно, это связано с тем, что внедо-

рожная техника в большей степени проезжает по лесным дорогам и в меньшей степени по просекам. Таким образом, положительное значение коэффициента может говорить о большей вероятности обнаружения рыси на более открытых и просматриваемых лесных дорогах. В то же время это противоречит ранее полученным данным, где вероятность обнаружения рыси, наоборот, увеличивалась с возрастанием общей ремизности локации (Hofmeester et al., 2021). Кроме этого были получены отрицательные коэффициенты для лесных дорог ($\alpha = -3.6$) и звериных троп ($\alpha = -8.4$), но их значения не были достоверны (Hofmeester et al., 2021).

Известно, что в целом рысь избегает областей с интенсивной деятельностью человека, предпочитая разнообразные леса с достаточной плотностью населения копытных (Müller et al., 2014; Filla et al., 2017; Ripari et al., 2022). В то же время, ряд исследований выявил не только отсутствие избегания рысью человеческой активности, но даже, наоборот, некоторое тяготение к ней. Например, согласно результатам работ, проведенных в южной Норвегии, распределение рыси положительно связано с дорогами, ее индивидуальные участки обитания часто включают в себя населенные пункты (и даже окрестности таких крупных городов как Осло), а из всех антропогенных ландшафтов она избегает только сельскохозяйственных земель (Basille et al., 2009; Vouyer et al., 2015). Выявлено, что рысь тяготеет к антропогенным ландшафтам, в т.ч. к дорогам и населенным пунктам, за счет большей плотности населения потенциальной добычи (косуль и зайцев) в их округе. При этом она выбирает оптимальный баланс между доступностью пищевых ресурсов и человеческой активностью (Bunnefeld et al., 2006; Basille et al., 2009; Vouyer et al., 2015). В другой работе, проведенной в Центральной Европе, было выяснено, что рысь выбирает открытые местообитания с высокой плотностью населения копытных ночью, чтобы минимизировать контакты с человеком, а в течение дня предпочитает леса с густым подлеском вдали от человеческой инфраструктуры (Filla et al., 2017). Также известно, что избегание антропогенных местообитаний (в частности, дорог) происходит именно в дневное время, тогда как ночью рысь их активно использует (Sunde et al., 1998). То же самое было показано в Чехии, где рысь использовала дороги и туристические тропы ночью, но избегала их днем (Belotti et al., 2012).

В нашем случае перекрывание активности рыси было высоким как с пешеходами ($\hat{\Delta}_4 = 0.57$), так и с внедорожной техникой ($\hat{\Delta}_4 = 0.51$). Таким образом, мы не наблюдали заметного негативно-

го влияния антропогенной активности ни на пространственные, ни на временные паттерны рыси на территории исследований в 2022 г.

Для волка были получены самая низкая оценка вероятности заселенности ($\psi = 0.78$) и самая большая разница между простой и настоящей заселенностями ($\Delta\psi = 0.51$). В целом низкая заселенность волками исследуемой территории в летний период не позволяет выявить более явные паттерны их пространственной структуры. На вероятность обнаружения волка достоверно влияли переменные расстояния до деревьев ($\alpha = 1.50, p < 0.05$) и RAI техники ($\alpha = 0.79, p < 0.05$). При этом отмечено пограничное значение для переменной RAI пешеходов ($\alpha = 1.04, p = 0.05$). Таким образом, фотоловушке труднее зарегистрировать волка вблизи населенных пунктов за счет его большей скрытности, но легче обнаружить на проезжих лесных дорогах, в т.ч. с активностью человека. В Норвегии для вероятности обнаружения волка были также получены небольшой положительный коэффициент для лесных дорог ($\alpha = 0.37$) и намного больший отрицательный коэффициент для троп ($\alpha = -7.5$), но оба значения были недостоверны (Hofmeester et al., 2021). В Румынии было установлено, что успех отлова волка был выше на лесных дорогах, чем на тропах, но достоверной разницы выявлено не было (Oliveira et al., 2017).

В то же время известно, что при интенсивном посещении территории людьми в дневное время активность волков становится преимущественно ночной (Hebblewhite, Merrill, 2008). В Румынии коэффициент перекрытия суточных ритмов волка с человеком был самым низким ($\hat{\Delta}_1 = 0.29$) (Marcon et al., 2017). В другом исследовании также отмечено, что волк значительно чаще встречался в местах с активностью человека, но посещал их в ночное время, поэтому их временные ниши мало перекрывались (Oliveira et al., 2017). В нашем случае коэффициент перекрытия волка был наименьшим как в случае с пешеходами ($\hat{\Delta}_1 = 0.37$), так и в случае с техникой ($\hat{\Delta}_1 = 0.35$). Таким образом, полученные нами результаты согласуются с результатами рассмотренных работ. В условиях Южного лесничества ЦЛГЗ в 2022 г. для волка было свойственно как пространственное (в меньшей степени), так и временное (в большей степени) смещение паттернов распределения относительно человека.

Мы получили достаточно низкие значения вероятности обнаружения всех трех видов, особенно для рыси и волка, что также встречается и в других исследованиях. К примеру, в работе Ахумады с коллегами средняя вероятность обнаруже-

ния различных тропических млекопитающих была еще ниже ($p = 0.06$; Ahumada et al., 2011). Как правило, типичные вероятности обнаружения для большинства видов в исследованиях с фотоловушками обычно меньше 0.2 (Wearn, Glover-Kapfer, 2017).

В целом, оценки качества моделей для всех трех видов оказались невысокими, что, скорее всего, связано с небольшим числом фотоловушек. По нашему мнению, это также является следствием слабой объяснительной силы моделей, потому что использованные переменные недостаточно полно объясняют наблюдаемые распределения видов в пространстве. Это еще раз подчеркивает отсутствие выраженной реакции исследуемых видов на антропогенную активность. В частности, оценки качества моделей для волка оказались хуже всего в результате малого объема данных (MacKenzie, Bailey, 2004). В нашем случае имеющаяся сеть фотомониторинга не в состоянии грамотно оценить заселенность волка в летний период ввиду особенностей пространственной структуры его популяционной группировки. Это происходит, главным образом, потому, что все логова и большинство участков семей находятся за пределами области исследований (Летопись Природы ЦЛГЗ, 2023), что и определяет низкую заселенность волка. Для такого сложносциального вида как волк наблюдается сезонная динамика использования пространства различными членами семьи (Эрнандес-Бланко и др., 2005), что также оказывает большое влияние на заселенность. В связи с этим делать однозначные выводы о влиянии антропогенной активности на волка в нашем случае пока преждевременно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Антропогенная активность в целом, а также рекреационная деятельность и т.н. “экотуризм” в частности наносят существенный вред популяциям крупных хищников по всему миру, и изучению этого влияния уделяется большое внимание (Ahumada et al., 2011; Rovero et al., 2013, 2014; Fortin et al., 2016; Oberosler et al., 2017, 2020; Ordiz et al., 2016; Johnson et al., 2020; Penteriani et al., 2021; Ikeda et al., 2022; Salvatori et al., 2023). К сожалению, в России на сегодняшний день отсутствуют надежные методы оценки и регулирования такого влияния на млекопитающих. Совмещение анализа заселенности вместе с анализом суточной активности в рамках фотомониторинга на ООПТ способно предоставить ценный инструмент для управления человеческим вмешательством в Дикую Природу и сохранения естественных экосистем. Наиболее востребованным такой подход

должен стать в национальных парках, где предполагается рекреационная деятельность.

Также важно подчеркнуть ценность данных методов для своевременного выявления отрицательного влияния антропогенной активности на редкие и исчезающие виды крупных млекопитающих, такие как зубр (*Bison bonasus* L. 1758), переднеазиатский (*Panthera pardus ciscaucasica* Satunin 1914) и дальневосточный (*P. pardus orientalis* Schlegel 1857) леопарды, амурский тигр (*P. tigris altaica* Temminck 1844) и снежный барс (*P. uncia* Schreber 1775), восстановление и сохранение которых является национальным приоритетом государства.

Согласно полученным результатам, можно заключить, что строгий режим охраны Центрально-Лесного заповедника, отсутствие “экотуризма” непосредственно на самой его территории и регулируемое посещение способствуют поддержанию естественных паттернов пространственно-временного распределения бурого медведя и рыси. Для волка наблюдаемая антропогенная активность, по всей видимости, является уже ощутимой, но для более точных выводов необходимо учитывать социальность вида и расширить сеть фотоловушек. Подобную оценку необходимо проводить на постоянной основе, чтобы вовремя зафиксировать возможные негативные изменения и определить допустимые пороговые значения антропогенного пресса. Активность посетителей подвержена значительной сезонной динамике (студенческие практики, сезонные полевые работы сотрудников и т.п.), поэтому на следующем этапе мы планируем рассмотреть изменение заселенности крупных хищников в течение времени с помощью межсезонного анализа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность двум анонимным рецензентам и редакции “Зоологического журнала” за ценные замечания и советы, которые позволили значительно улучшить рукопись статьи на этапе ее подготовки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кириков С.В., 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. АН СССР. М.: Наука. 348 с.
- Летопись Природы. “Динамика явлений и процессов в природном комплексе заповедника”, 2023. Центрально-Лесной государственный заповедник. Книга 62. 316 с.
- Огурцов С.С., 2023. Оценка плотности и численности популяционной группировки бурого медведя с помощью фотоловушек в Центрально-Лесном заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 8. № 2. С. 1–21.
- Огурцов С.С., 2023а. Моделирование пригодности местообитаний бурого медведя *Ursus arctos* (Linnaeus, 1758) на основе функции выбора ресурсов в мозаичных ландшафтах южной тайги. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 26 с.
- 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. Мат. конф. с межд. уч. 14–18 марта 2022. Москва, ИПЭЭ РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 257.
- Подласая А.И., Копеин К.И., 1982. Влияние антропогенных факторов на численность хищных млекопитающих // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюзного териолог. общества. Т. II. М. С. 243–244.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Козлов Д.Н., Кораблев Н.П., Федяева М.В., и др., 2016. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник. Научно-популярный очерк. Издание 2-е. Тверь: ООО “Печатня”. 80 с.
- Чапский К.К., 1957. Преобразование животного мира СССР. М.: Советская наука. 316 с.
- Эрнандес-Бланко Х.А., Поярков А.Д., Крутова В.И., 2005. Организация семейной группы волков (*Canis lupus lupus*) в Воронежском заповеднике // Зоологический журнал. Т. 84. № 1. С. 80–93.
- Ahumada J.A., Silva C.E., Gajapersad K., Hallam C., Hurtado J. et al., 2011. Community structure and diversity of tropical forest mammals: data from a global camera trap network // Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Science. V. 366. № 1578. P. 2703–2711.
- Barton K., 2020. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>. Дата обновления: 20.03.2023.
- Basille M., Herfindal I., Santin-Janin H., Linnell J.D.C., Odden J. et al., 2009. What shapes Eurasian lynx distribution in human dominated landscapes: selecting prey or avoiding people? // Ecography. V. 32. P. 683–691.
- Belotti E., Heurich M., Kreisinger J., Šustr P., Bufka L., 2012. Influence of tourism and traffic on the Eurasian lynx hunting activity and daily movements // Animal Biodiversity and Conservation. V. 35. P. 235–246.
- Bombieri G., Delgado M.D.M., Russo L.F., Garrote P., López-Bao J.V. et al., 2018. Patterns of wild carnivore attacks on humans in urban areas // Scientific Reports. V. 8. № 17728.
- Bonnot N.C., Couriot O., Berger A., Cagnacci F., Ciuti S., et al., 2020. Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe // Journal of Animal Ecology. V. 89. P. 132–145.
- Bouyer Y., Gervasi V., Poncin P., Beudels-Jamar R.C., Odden J. et al., 2015. Lynx tolerance to human disturbance in Norway // Animal Conservation. V. 18. P. 271–278.
- Bunnefeld N., Linnell J.D.C., Odden J., Van Duijn M.A.J., Andersen R., 2006. Risk taking by Eurasian lynx (*Lynx*

- lynx*) in a human-dominated landscape: effects of sex and reproductive status? // *Journal of Zoology*. V. 270. P. 31–39.
- Burnham K.P., Anderson D.R., 2002. Model selection and multi-model inference. A practical information–theoretic approach. New York: Springer. 488 p.
- Burton A.C., Fisher J.T., Adriaens P., Treweek J., Paetkau D., et al., 2018. Density and distribution of a brown bear (*Ursus arctos*) population within the Caucasus biodiversity hotspot // *Journal of Mammalogy*. V. 99. № 5. P. 1249–1260.
- Chapron G., Kaczensky P., Linnell J., von Arx M., Huber D., et al., 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes // *Science*. V. 346. P. 1517–1519.
- Diao Y., Zhao Q., Weng Y., Gu B., Wang F., 2021. Temporal shifts as elusive responses to anthropogenic stressors in a mammal community // *Biodiversity and Conservation*. V. 30. P. 1–16.
- Efford M.G., Dawson D.K., 2012. Occupancy in continuous habitat // *Ecosphere*. V. 3. P. 1–15.
- Filla M., Premier J., Magg N., Dupke C., Khorozyan I., et al., 2017. Habitat selection by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) is primarily driven by avoidance of human activity during day and prey availability during night // *Ecology and Evolution*. V. 7. P. 6367–6381.
- Fiske I., Chandler R., 2011. Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance // *Journal of Statistical Software*. V. 43. P. 1–23.
- Fortin J.K., Rode K.D., Hilderbrand G.V., Wilder J., Farley S., Jorgensen C., Marcot B.G., 2016. Impacts of human recreation on brown bears (*Ursus arctos*): a review and new management tool // *PLoS ONE*. V. 11. e0141983.
- Hebblewhite M., Merrill E., 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models // *Journal of Applied Ecology*. V. 45. P. 834–844.
- Hendry H., Mann C., 2018. Camelot – intuitive software for camera-trap data management // *Oryx*. V. 52. P. 15–15.
- Hofmeester T.R., Thorsen N.H., Cromsigt J.P.G.M., Kindberg J., Andrén H., et al., 2021. Effects of camera-trap placement and number on detection of members of a mammalian assemblage // *Ecosphere*. V. 12. e03662.
- Ikedo T., Higashide D., Shichijo T., 2022. Impact of human disturbance in Japan on the distribution and diel activity pattern of terrestrial mammals // *Journal for Nature Conservation*. V. 70. 126293.
- Jansen P.A., Ahumada J., Fegraus E., O'Brien T., 2014. TEAM: a standardised camera-trap survey to monitor terrestrial vertebrate communities in tropical forests // *Camera Trapping: Wildlife Research and Management*. Meek P.D., Ballard A.G., Banks P.B., Claridge A.W., Fleming P.J.S., (Eds). Melbourne: CSIRO Publishing. P. 263–270.
- Johnson C., Hilser H., Linkie M., Rahasia R., Rovero F., et al., 2020. Using occupancy-based camera-trap surveys to assess the Critically Endangered primate *Macaca nigra* across its range in North Sulawesi, Indonesia // *Oryx*. V. 54. P. 784–793.
- Kaczensky P., Huber D., Knauer F., Roth H., Wagner A., et al., 2006. Activity patterns of brown bears (*Ursus arctos*) in Slovenia and Croatia // *Journal of Zoology*. V. 269. P. 474–485.
- Kays R., Arbogast B.S., Baker-Whetton M., Beirne C., Boone H.M., et al., 2020. An empirical evaluation of camera trap study design: How many, how long and when? // *Methods of Ecology and Evolution*. V. 11. P. 700–713.
- Klinka D.R., Reimchen T.E., 2002. Nocturnal and diurnal foraging behaviour of brown bears (*Ursus arctos*) on a salmon stream in coastal British Columbia // *Canadian Journal of Zoology*. V. 80. P. 1317–1322.
- Ladle A., Avgar T., Wheatley M., Stenhouse G.B., Nielsen S.E., Boyce M.S., 2019. Grizzly bear response to spatio-temporal variability in human recreational activity // *Journal of Applied Ecology*. V. 56. P. 375–386.
- Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R., 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // *Ecological Monographs*. V. 62. P. 67–118.
- Lesmerises F., Dussault C., St-Laurent M.-H., 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest // *Forest Ecology and Management*. V. 276. P. 125–131.
- Linnell J.D., Boitani L., 2011. Building biological realism into wolf management policy: the development of the population approach in Europe // *Hystrix*. V. 23. P. 80–91.
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., Royle J.A., et al., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one // *Ecology*. V. 83. P. 2248–2255.
- MacKenzie D.I., Bailey L.L., 2004. Assessing the fit of site-occupancy models // *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. V. 9. P. 300–318.
- MacKenzie D.I., Royle J.A., 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort // *Journal of Applied Ecology*. V. 42. P. 1105–1114.
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Royle J.A., Pollock K.H., Bailey L.L., et al., 2006. Occupancy estimation and modeling: Inferring patterns and dynamics of species occurrence. San Diego: Elsevier. 344 p.
- Marcon A., Chiriac S., Corradini A., Pop I.-M., Oliveira T., et al., 2017. Diel activity overlap of wolf and sympatric large mammals as revealed by a camera-trapping survey in the Eastern Carpathians, Romania // 10th Baltic Theriological conference. 27–30 September 2017. Tartu. Estonia. Abstract Booklet. P. 54.
- Meek P.D., Ballard G., Claridge A., Kays R., Moseby K., et al., 2014. Recommended guiding principles for reporting on camera trapping research // *Biodiversity Conservation*. V. 23. P. 2321–2343.
- Mazerolle M.J., 2020. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1. [Электронный ресурс]. Режим досту-

- па: <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.
Дата обновления: 20.03.2023.
- Milda D., Kumar A., Ramesh T., Kalle R., Thanikodi T., 2023. Evaluation of anthropogenic pressure on the occupancy patterns of large mammals in the Western and Eastern Ghats // *Landscape Ecology*. V. 38. P. 409–422.
- Müller J., Wöfl M., Wöfl S., Müller D.W., Hothorn T., et al., 2014. Protected areas shape the spatial distribution of a European lynx population more than 20 years after reintroduction // *Biological Conservation*. V. 177. P. 210–217.
- Niedballa J., Sollmann R., Mohamed A.B., Bender J., Wilting A., 2015. Defining habitat covariates in camera-trap based occupancy studies // *Scientific reports*. V. 5. P. 1–10.
- Niedballa J., Sollmann R., Courtiol A., Wilting A., 2016. camtrapR: an R package for efficient camera trap data management // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 7. P. 1457–1462.
- O'Brien T.G., 2011. Abundance, density and relative abundance: a conceptual framework // *Camera traps in animal ecology: methods and analysis*. O'Connell A.F., Nichols J.D., Karanth K.U. (Eds). New York: Springer. P. 71–96.
- O'Connell A.F., Bailey L.L., 2011. Inference for Occupancy and Occupancy Dynamics // *Camera traps in animal ecology: methods and analysis*. O'Connell A.F., Nichols J.D., Karanth K.U. (Eds). New York: Springer. P. 191–205.
- Oberosler V., Groff C., Iemma I., Pedrini P., Rovero F., 2017. The influence of human disturbance on occupancy and activity patterns of mammals in the Italian Alps from systematic camera trapping // *Mammalian Biology*. V. 87. P. 50–61.
- Oberosler V., Tenan S., Rovero F., 2020. Spatial and temporal patterns of human avoidance by brown bears in a reintroduced population // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. V. 31. P. 148–153.
- Oliveira T., Chiriac S., Corradini A., Marcon A., Pop I.-M., et al., 2017. Factors influencing wolf (*Canis lupus*) detection rate in a camera trapping survey in the Eastern Carpathians, Romania // 10th Baltic Theriological conference. 27–30 September 2017. Tartu, Estonia. Abstract Booklet. P. 59.
- Olson T.L., Squibb R.C., Gilbert B.K., 1998. Brown bear diurnal activity and human use: a comparison of two salmon streams // *Ursus*. V. 10. 547–555.
- Ordiz A., Sæbø S., Kindberg J., Swenson J.E., Støen O.G., 2016. Seasonality and human disturbance alter brown bear activity patterns: implications for circumpolar carnivore conservation? // *Animal Conservation*. V. 20. P. 51–60.
- Ota A., Takagi E., Yasuda M., Hashim M., Hosaka T., et al., 2019. Effects of nonlethal tourist activity on the diel activity patterns of mammals in a National Park in Peninsular Malaysia // *Global Ecology and Conservation*. V. 20. e00772.
- Penteriani V., Delgado M.D.M., Krofel M., Jerina K., Ordiz A., et al., 2018. Evolutionary and ecological traps for brown bears *Ursus arctos* in human-modified landscapes // *Mammal Review*. V. 48. P. 180–193.
- Penteriani V., Lamamy C., Kojola I., Heikkinen S., Bombieri G., et al., 2021. Does artificial feeding affect large carnivore behaviours? The case study of brown bears in a hunted and tourist exploited subpopulation // *Biological Conservation*. V. 254. 108949.
- Penteriani V., López-Bao J.V., Bettega C., Dalerum F., Delgado M., et al., 2017. Consequences of brown bear viewing tourism: A review // *Biological Conservation*. V. 206. P. 169–180.
- R Development Core Team., 2020. R: a language and environment for statistical computing. Vienna; Austria: R Foundation for Statistical Computing [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.R-project.org>. Дата обновления: 20.03.2023.
- Rich L.N., Miller D.A.W., Robinson H.S., McNutt J.W., Kelly M.J., 2016. Using camera trapping and hierarchical occupancy modelling to evaluate the spatial ecology of an African mammal community // *Journal of Applied Ecology*. V. 53. P. 1225–1235.
- Ridout M.S., Linkie M., 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data // *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. V. 14. P. 322–337.
- Ripari L., Premier J., Belotti E., Bluhm H., Breitenmoser C., et al., 2022. Human disturbance is the most limiting factor driving habitat selection of a large carnivore throughout Continental Europe // *Biological Conservation*. V. 266. 109446.
- Rogala J.K., Hebblewhite M., Whittington J., White C.A., Coleshill J., et al., 2011. Human Activity Differentially Redistributes Large Mammals in the Canadian Rockies National Parks // *Ecology and Society*. V. 16 (3). P. 1–24.
- Rovero F., Collett L., Ricci S., Martin E., Spitalè D., 2013. Distribution, occupancy, and habitat associations of the gray-faced sengi (*Rhynchocyon udzungwensis*) as revealed by camera traps // *Journal of Mammalogy*. V. 94. P. 792–800.
- Rovero F., Spitalè D., 2016. Species-level occupancy analysis // *Camera trapping for wildlife research*. Rovero F., Zimmermann F. (Eds). Exeter, UK: Pelagic Publishing. P. 113–149.
- Rovero F., Martin E., Rosa M., Ahumada J.A., Spitalè D., 2014. Estimating species richness and modelling habitat preferences of tropical forest mammals from camera trap data // *PLoS ONE*. V. 9. e103300.
- Rowcliffe M.J., Kays R., Kranstauber B., Carbone C., Jansen P.A., 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 5. P. 1170–1179.
- Rowcliffe M.J., 2019. activity: Animal Activity Statistics. R package version 1.3. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=activity>. Дата обновления: 20.03.2023.
- Salvatori M., Oberosler V., Rinaldi M., Franceschini A., Truschi S., et al., 2023. Crowded mountains: Long-term effects of human outdoor recreation on a community of wild mammals monitored with systematic camera trap-

- ping // *Ambio. A Journal of the Human Environment*. V. 52 (6). P. 1085–1097.
- Sharief A., Joshi B.D., Kumar V., Kumar M., Dutta R., et al., 2020. Identifying Himalayan brown bear (*Ursus arctos isabellinus*) conservation areas in Lahaul Valley, Himachal Pradesh // *Global Ecology and Conservation*. V. 21. e00900.
- Sunde P., Stener S.Ø., Kvam T., 1998. Tolerance to humans of resting lynxes *Lynx lynx* in a hunted population // *Wildlife Biology*. V. 4. P. 177–183.
- Swenson J.E., Sandegren F., Söderberg A., Heim M., Sørensen O.J., et al., 1999. Interactions between brown bears and humans in Scandinavia // *Biosphere Conservation*. V. 2. P. 1–9.
- Taylor A.R., Knight R.L., 2003. Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions // *Ecological Applications*. V. 13. P. 951–963.
- 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.
- Zimmermann F., Foresti D., Rovero F., 2016. Behavioural studies // *Camera trapping for wildlife research*. Rovero F., Zimmermann F. (Eds). Exeter, UK: Pelagic Publishing. P. 142–167.

EVALUATION OF THE INFLUENCE OF HUMAN ACTIVITY ON THE SPATIO-TEMPORAL DISTRIBUTION PATTERNS OF LARGE CARNIVORES USING CAMERA TRAPS IN THE CENTRAL FOREST NATURE RESERVE

S. S. Ogurtsov^{1, 2, *}, A. S. Zheltukhin¹

¹Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Nelidovo District, Tver Region, 172521 Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: etundra@mail.ru

The possibilities for assessing the impact of human activity on mammals using camera traps are demonstrated in Russia for the first time, three species of large carnivores taken as examples: the brown bear (*Ursus arctos*), the Eurasian lynx (*Lynx lynx*), and the grey wolf (*Canis lupus*). To do this, a single-season species-level occupancy analysis and an analysis of daily activity were utilized. The study was carried out in 2022 in the territory of the Southern Forestry of the Central Forest Nature Reserve, western European Russia during the period of maximum human activity (July–August). The relative abundance indices of pedestrians, all-terrain vehicles, as well as the distance to villages were used as variables. The maximum predicted occupancy was found for the lynx ($\psi = 0.97$), vs the minimum for the wolf ($\psi = 0.78$). The detection probability was the highest for the brown bear ($p = 0.18$), in contrast to both lynx and wolf (0.08 each). For the lynx and the brown bear, large degrees of overlap of daily activities with pedestrians ($\hat{\Delta}_4 = 0.57$ and $\hat{\Delta}_4 = 0.47$) and all-terrain vehicles ($\hat{\Delta}_4 = 0.51$ and $\hat{\Delta}_4 = 0.41$) were noted, in contrast to those for the wolf ($\hat{\Delta}_1 = 0.37$ and $\hat{\Delta}_1 = 0.35$, respectively). Human activity had no noticeable effect on either the spatial or temporal distribution patterns of the brown bear and lynx. In contrast, the wolf showed a shift in both patterns away from human activity. The combined use of occupancy and daily activity analyses based on data from camera traps is the optimal method for assessing and regulating the human activity in particularly strictly protected natural areas.

Keywords: brown bear, daily activity, ecotourism, grey wolf, lynx, occupancy