

# МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРИГОДНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS*) В ПОДЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДА МАКСИМАЛЬНОЙ ЭНТРОПИИ

С. С. Огурцов

Центрально-Лесной государственной природный биосферный заповедник, Россия  
e-mail: [etundra@mail.ru](mailto:etundra@mail.ru)

Поступила: 27.05.2019. Исправлена: 28.07.2019. Принята к опубликованию: 13.08.2019.

В статье представлены результаты моделирования пригодности местообитаний и распределения бурого медведя (*Ursus arctos*), выполненного для территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны (Тверская область, Россия) с помощью программы MaxEnt. Вкратце рассмотрены основные правила выполнения подобных работ, подходы и техника моделирования. В качестве предикторов использовали вегетационные индексы, морфометрические характеристики рельефа, растры близости и типы ландшафтного покрова. Точки встреч вида регистрировали на постоянных маршрутах с помощью GPS-навигатора в течение периода 2008–2018 гг. В качестве итоговых выбраны восемь моделей с различным сочетанием входных данных (точек встреч и параметров среды). При моделировании использовано два основных подхода. Первый подход включал в себя только точки встреч, отражающие связи вида с местообитанием (как правило, пищевые связи), на основании которых были построены модели пригодности местообитаний. Второй подход включал в себя все точки встреч вида, на основании которых построены модели распределения медведей в пространстве. В качестве набора независимых тестовых данных использовали точки встреч медведя, зарегистрированные сотрудниками заповедника. Отдельно смоделированы сценарии влияния антропогенных источников пищи (зброшенных яблоневых садов и засеваемых овсяных полей). Значения AUCtest варьировали от 0.61 до 0.73. Максимальный показатель TSStest составил 0.50, а значения непрерывного индекса Бойса – от 0.63 до 0.99. Модели правильно распознали от 68% до 82% независимых точек. Предиктор антропогенных источников пищи вносил наибольший вклад во все модели, где он был представлен, и сильно искажал общую картину пригодности и распределения. В других случаях наибольший вклад вносили луговые биотопы, индекс NDVI и молодые лиственные леса. На территории исследований медведи предпочитают материковые луга, сосредоточенные по моренно-камовым грядам, которые обеспечивают их кормом в течение всего периода бодрствования, а также лесные поляны, перелески, молодые лиственные и смешанные леса с продуктивным подлеском и неморальные ельники. Территория частично нарушенной охранной зоны оказалась более пригодной для медведей, чем мало нарушенная территория заповедника (66–67% и 51% пригодных местообитаний соответственно). Выявлены основные упущения в методике регистрации точек встреч, которые приводят к неверным оценкам вклада некоторых предикторов (недооценкам бореальных ельников, верховых болот и пойменных лугов).

**Ключевые слова:** habitat suitability modelling (HSM), MaxEnt, species distribution modelling (SDM), биотоп, ГИС, Максэнт, пространственное моделирование

## Введение

Умение грамотно предсказывать распределение вида по территории – одно из наиболее значимых условий организации успешной программы по его сохранению (Corsi et al., 2000; Hirzel et al., 2001; Pearce & Boyce, 2006; Hirzel & Le Lay, 2008). Подобный подход в литературе имеет множество разных обозначений, таких как «niche-based modelling», «ecological niche modelling (ENM)», «species distribution modelling (SDM)», «habitat suitability modelling (HSM)», «climate envelope modelling (CEM)», «habitat distribution models (HDM)», «resource selection functions (RSF)» или «space distribution modelling» (Hirzel & Le Lay, 2008; Ghoddousi, 2010; Lobo et al., 2010; Elith et al., 2011; Guisan

et al., 2017). Все эти подходы объединяет то, что они могут быть использованы как для исследования видовой ниши (niche modelling), так и предсказания распределения вида в пространстве (distribution modelling; Guisan et al., 2017). В данной работе мы придерживаемся наиболее устоявшихся и рекомендуемых формулировок: «habitat suitability modelling» (т.е. «моделирование пригодности местообитаний») и «species distribution modelling» (т.е. «моделирование пространственного распределения вида»). Такие исследования характеризуются применением разнообразных подходов в моделировании совместно с использованием ГИС-технологий и созданием тематических карт распределения и пригодности местообитаний для вида (Guisan

& Zimmermann, 2000; Пузаченко и др., 2010). Модель пригодности местообитания стремится соотнести элементы экологической ниши с наличием вида и затем спрогнозировать определяющие факторы в географическое пространство, чтобы создать предсказанную карту распределения в сходных условиях.

На сегодняшний день использование метода максимальной энтропии (maximum entropy), реализованного в программе MaxEnt (Phillips et al., 2004, 2006), является, вероятно, самым популярным подходом в моделировании пригодности местообитаний различных видов (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Guisan et al., 2017). Такая популярность обусловлена несколькими причинами. Во-первых, MaxEnt использует данные только о присутствии вида (presence-only data), что является наиболее простым и удобным с точки зрения их сбора (Li et al., 2011). Во-вторых, он обладает высокой точностью прогнозирования по сравнению с другими подходами (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013). В-третьих, MaxEnt является достаточно простым в использовании (Kramer-Schadt et al., 2013). Этот метод широко применяется для моделирования потенциального распространения редких и угрожаемых видов (Clements et al., 2012; Thapa et al., 2018), моделирования экологических ниш (Kalkvik et al., 2012), построения прогнозов о будущем распределении видов в связи с изменениями климата (Priti et al., 2016; Moya et al., 2017; Su et al., 2018), а также исследования расширения ареалов (Markov et al., 2019), последствий и предсказаний инвазий (Callen & Miller, 2015; Yiwen et al., 2016) или эпизоотий (Fekede et al., 2018).

Теоретические предпосылки построения моделей в MaxEnt подробно описаны (Phillips et al., 2004, 2006; Phillips & Dudík, 2008; Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Phillips et al., 2017). В целом, программа использует принцип максимальной энтропии, чтобы связать данные о присутствии вида с характеристиками окружающей среды и рассчитать на основе этого предсказание распространения вида в пространстве (Phillips et al., 2006).

На сегодняшний день с помощью MaxEnt выполнено большое количество работ, посвященных растениям (Remya et al., 2015; Дудов, 2016; Vanerjee et al., 2017) и животным (Pearson et al., 2007; Лисовский, Оболенская, 2014; Биатов, Пономарева, 2016; Kalboussi & Achour, 2017; Thapa et al., 2018; Freire Filho & Palmeirim, 2019), в том числе крупным хищникам (Матю-

хина и др., 2014; Bassi et al., 2015; Garrote et al., 2018; Eriksson & Dalerum, 2018).

Нами в качестве объекта исследований был выбран бурый медведь (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) – вид-генералист с обширным ареалом в Северном полушарии. Распространено мнение, что такого крупного хищника следует рассматривать как животное целого ландшафта, а не конкретного местообитания (Schoen et al., 1994; Harris & Kangas, 1998). Широкое разнообразие его связей со средой обитания делает моделирование пригодности местообитаний затрудненным, так как в каждом сезоне года при многообразии пригодных биотопов медведь будет использовать лишь некоторые из них. В тоже время значение отдельных местообитаний может быть значительно выше, поскольку они привлекают к себе множество медведей (плодоносящие ягодники, нерестовые реки и т.п.). Либо это – местообитания с жизненно-важными характеристиками: почвы, пригодные для рытья берлог, склоны определенной экспозиции и т.д. (Turney & Roberts, 2004; Munro et al., 2006).

Ранее исследования бурого медведя с использованием MaxEnt проведены для большинства популяций вида в зарубежной Европе (Mateo-Sánchez et al., 2013; van Gils et al., 2014; Maiorano et al., 2015; Ziółkowska et al., 2016; Zarzo-Arias et al., 2019), в некоторых районах Северной Америки (Libal et al., 2011), в некоторых странах Азии (Farashi et al., 2016; Su et al., 2018). До сих пор подобные исследования медведя в России не проводились.

Медведь широко представлен как на территории исследований (Центрально-Лесной заповедник), так и за ее пределами (Пажетнов, 1993). Являясь всеядным млекопитающим и имея сложное поведение, вид благополучно приспосабливается к разным условиям окружающей среды и способен существовать в различных местообитаниях. Популяционная группировка бурого медведя на исследуемой территории существует в оптимальных для своего вида условиях много лет и не подвергается каким-либо существенным лимитирующим факторам. Это делает ее подходящим объектом для исследования взаимоотношений вида с окружающей средой в естественных как мало нарушенных, так и в трансформированных условиях обитания.

Цель настоящей работы – применить метод максимальной энтропии для моделирования пригодности местообитаний и распределения бурого медведя в подзоне южной тайги. В свя-

зи с этим были поставлены следующие задачи: 1) продемонстрировать основные возможности и подходы в моделировании с помощью MaxEnt на примере бурого медведя; 2) построить модели пригодности местообитаний для бурого медведя и модели его пространственного распределения для территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны; 3) выявить влияние антропогенных источников пищи (яблоневые сады и овсяные поля) на пригодность местообитаний и распределение медведей; 4) выявить ведущие переменные среды, оказывающие наибольшее влияние на пригодность местообитаний и распределение особей; 5) выявить различия в пригодности местообитаний для бурого медведя между территорией заповедника и его охранной зоной.

Данная работа представляет собой первое оригинальное исследование по моделированию пригодности местообитаний бурого медведя в России, выполненное на основе статистического анализа и алгоритмов машинного обучения. Помимо данных о взаимоотношениях вида со средой обитания, в ней приводятся актуальные на сегодняшний день подходы в моделировании в MaxEnt, а также способы анализа его результатов.

## Материал и методы

### Территория исследований

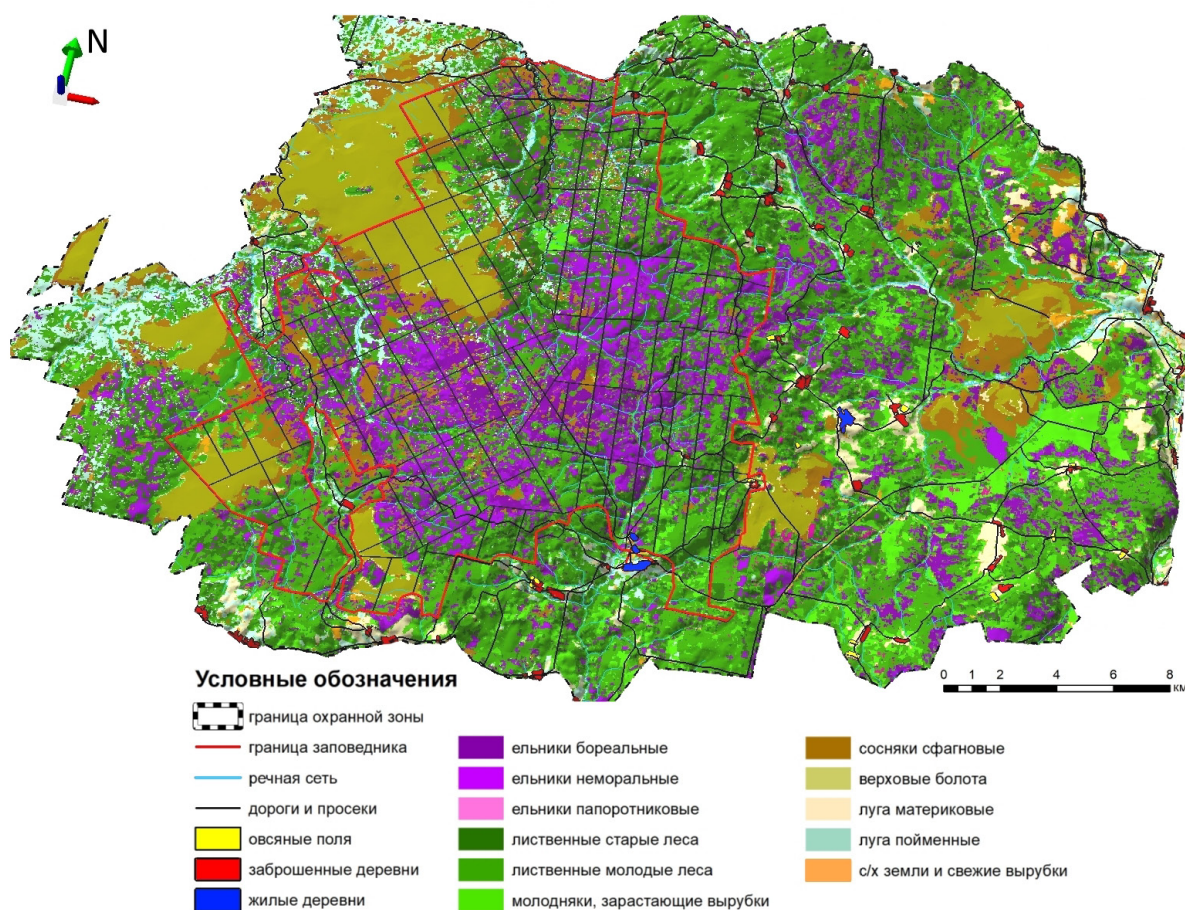
Материал собирали на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и его охранной зоны, которая представляет из себя южнотаежный ландшафт, в разной степени трансформированный человеческой деятельностью. Территория заповедника расположена на юго-западе Валдайской возвышенности (Тверская область). Это грядово-холмистая возвышенная равнина с абсолютными высотами от 200 м до 240 м. Его площадь составляет 244.15 км<sup>2</sup>, а площадь охранной зоны вокруг него – 460.61 км<sup>2</sup>. Здесь представлено три основных типа местностей: моренные гряды, сформированные рисским и вюрмским оледенением, плоские озерные равнины на месте приледниковых озер и флювиогляциальные равнины в южной части территории (Пузаченко, Козлов, 2007). В схеме ботанико-географического районирования территория Центрально-Лесного заповедника размещается в самой южной части Валдайско-Онежской подпровинции в полосе южнотаежных лесов (Исаченко, 1980). 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 отдельных понижениях озерных равнин развиты верховые болота (Желтухин и др., 2016). По болотам и их окраинам распространены сообщества с участием болотной формы сосны (*Pinus sylvestris* L.), а местами встречаются участки сомкнутых сосняков возрастом 200–300 лет (рис. 1).

Во второй половине XX в. в охранной зоне Центрально-Лесного заповедника были произведены промышленные рубки, уничтожившие почти все еловые леса. В конце XX в. и первом десятилетии XXI в. леса продолжали вырубаться. Небольшие по площади сплошные вырубki также проводились в южной части заповедника в период его закрытия (1951–1960 гг.). Рубки конца 1950-х гг. обусловили в составе лесов территории большую долю мелколиственных лесов в разной стадии восстановительной сукцессии. Естественными факторами динамики растительного покрова являются ветровалы, охватывающие большие площади (Желтухин и др., 2016). До 1980-х гг. большая часть охранной зоны была заселена. Здесь функционировали колхозы, и велась различная сельскохозяйственная деятельность. На сегодняшний день все деревни, кроме двух, заброшены. Общая численность сельского населения не превышает 120 человек. На местах бывшей хозяйственной деятельности в настоящее время развиваются луговые сообщества. Их распространение связано с моренными грядами. Многие из сообществ находятся на различных стадиях зарастания лесной растительностью (Cherednichenko et al., 2016).

### Переменные окружающей среды

Выбор переменных окружающей среды очень важен для моделирования пригодности местообитаний и должен подчиняться ряду требований (Guisan & Zimmermann, 2000). Во-первых, переменные должны быть репрезентативны во времени и масштабе, т.е. быть актуальны на момент сбора информации о присутствии вида и отвечать пространственному масштабу исследований (Phillips et al., 2006). Во-вторых, они должны быть экологически релевантны (актуальны) для изучаемого вида (Guisan & Zimmermann, 2000; Phillips et al., 2006; Merow et al., 2013; Guisan et al., 2017). Известно, что для наземной макрофауны такие переменные входят в категории климатических, рельефных, ландшафтных (растительных) и антропогенных (van Gils et al., 2014).



**Рис. 1.** Территория Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и его охранной зоны. Классификация типов ландшафтного покрова, выполненная на основе дешифрирования сцены спутника Landsat 8, наложена на трехмерную цифровую модель рельефа Aster GDEM в разрешении 30 м. Использовано z-шкалирование ( $z$ -фактор = 15.2) и теневая отмывка рельефа.

**Fig. 1.** Map of the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone. The classification of landscape cover types, on the basis of the Landsat 8 satellite image interpretation, was superimposed on a three-dimensional Aster GDEM at a resolution of 30 m. The hillshade and  $z$ -scaling ( $z$ -factor = 15.2) were used.

В качестве источников переменных окружающей среды использовали как общедоступные данные космической съемки, так и архивные данные заповедника. Все использованные переменные можно разделить на четыре категории: данные мультиспектральной спутниковой съемки, данные цифровой модели рельефа (ЦМР), топографические характеристики местности, типы ландшафтного покрова. К первой категории относятся вегетационные индексы (ВИ), рассчитанные на основе сцены спутника Landsat 8 OLI (USGS, 2015) от 06.06.2014 г.: NDVI, GNDVI, NDWI, GRVI, ARVI (Дубинин, 2006; Пузаченко и др., 2010; Черепанов, 2011). Индекс NDVI (нормализованный разностный ВИ) отражает количество фитомассы (интенсивность фотосинтеза, чистая продукция, транспирация; Rouse et al., 1973; Козлов и др., 2008). GNDVI (зеленый NDVI) – модификация NDVI, чувствительная к концентрациям хлорофил-

ла (Пузаченко и др., 2010). Значения NDWI (нормализованный разностный водный индекс) связаны с содержанием влаги в зеленой фитомассе (Gao, 1996). GRVI (ВИ соотношения зеленого и красного) отражает сезонные изменения фотосинтетической производительности (Motohka et al., 2010; Курбанов и др., 2013). ARVI (атмосферостойчивый ВИ) является первым ВИ, устойчивым к влиянию атмосферы. И он также отражает различия по фитомассе (Kaufman & Tanre, 1992).

Ко второй категории относятся морфометрические характеристики рельефа, рассчитанные на основе глобальной ЦМР спутника Terra (Aster GDEM, <http://www.earthexplorer.usgs.gov>) с пространственным разрешением 30 м. Это высота над уровнем моря (н.у.м.), уклон (крутизна) и экспозиция склонов, индекс пересеченности (topographic ruggedness index, TRI; Riley et al., 1999). Характеристики рельефа на разных иерархических уровнях

определяют как микроклимат, так и ландшафтный состав и могут оказывать значительное влияние на распространение различных видов животных (Желтухин и др., 2009).

В качестве топографических характеристик местности были взяты те, которые представляют наибольшее значение для медведя: расстояния до бывших населенных пунктов (б.н.п.), расстояния до дорог, расстояния до рек, расстояния до антропогенных источников пищи (яблоневые сады и овсяные поля). Вся эта информация получена на основе топографических карт масштаба 1:50 000, съемок с помощью квадрокоптера (DJI Phantom 3 Pro), панхроматического канала спутниковых снимков Sentinel-2B и наземных обследований.

К типам ландшафтного покрова были отнесены следующие категории: темнохвойные леса (ельники бореальные, ельники неморальные, ельники папортниковые), сосняки сфагновые, лиственные леса (спелые лиственные леса, молодые лиственные леса, зарастающие вырубki возрастом старше пяти лет), открытые ландшафты (верховые болота, пойменные луга, материковые луга, сельскохозяйственные земли и свежие вырубki). Все эти данные были получены на основе карты типологии ландшафтного покрова, построенной по результатам дешифрирования той же сцены Landsat 8. Дешифрирование выполняли с помощью набора инструментов Image Classification в ГИС ArcMap методом классификации максимального подобия (maximum likelihood classification; Pal & Mather, 2003). Удаление шумов проводили при помощи инструмента Majority Filter.

Все переменные среды были приведены к единому географическому экстенду и системе координат WGS84 в проекции UTM 36N с разрешениями 30 м. Такой уровень был выбран по минимальному разрешению данных (снимок Landsat и продукт Aster GDEM). В ArcMap был создан грид (полигон с ячейками 30 × 30 м), охватывающий всю территорию исследований. Каждой ячейке этого грида с помощью инструмента Zonal Statistic задавали значения всех параметров среды, а также рассчитывали долю каждого типа ландшафтного покрова в процентах. Затем создавали отдельные растры всех переменных и переводили их в формат ASCII. Таким образом, был создан набор из 24 предельных параметров среды.

Проблема мультиколлинеарности становится особо острой при больших наборах пространственных переменных (Dormann et al., 2013). Алгоритмы работы MaxEnt крайне чувствительны к коррелирующим между собой предикторам (Merow et al., 2013; Radosavljevic & Anderson, 2014). Поэтому все параметры окружающей среды прошли проверку на мультиколлинеарность. К тому же, известно, что процедуры фильтрации переменных среды сильнее повышают качество модели по сравнению с пространственной фильтрацией точек встреч (Varela et al., 2014). Сначала была выполнена попарная корреляция Спирмена и составлена матрица. На ее основании среди переменных были выбраны кандидаты на исключение (при  $r > 0.7$ ). Нами был выбран порог в  $r = 0.7$  как наиболее умеренный среди встречающихся в литературе (от 0.6 до 0.8) (Kramer-Schadt et al., 2013; Glover-Kapfer, 2015; Maiorano et al., 2015; Eriksson & Dalerum, 2018; Freire Filho & Palmeirim, 2019; Zarzo-Arias et al., 2019). Дополнительно был проведен трехступенчатый VIF-тест (variance inflation factor). Он более предпочтителен, чем простая корреляция ввиду большей чувствительности для скрытых связей между переменными (Guisan et al., 2017; Thapa et al., 2018). На основании исключения наиболее коррелирующих между собой переменных (при VIF > 10) получен набор из 20 параметров окружающей среды. В дальнейшем пришлось исключить еще две переменные (расстояния до дорог и расстояния до б.н.п.), поскольку первоначальный анализ показал значительную переоценку их вклада, что вызвано характером сбора данных (Glover-Kapfer, 2015). В итоговый набор предикторов, таким образом, вошло 18 переменных среды (табл. 1). Они отражают орографические, экологические, ландшафтные и антропогенные свойства, которые были неоднократно признаны экологически релевантными для моделирования местообитаний медведя (Nielsen et al., 2002; Posillico et al., 2004; Ciarniello et al., 2007; GÜthlin et al., 2011; Martin et al., 2012; van Gils et al., 2014). Помимо этого, был создан дополнительный набор предикторов, в котором типы ландшафтного покрова были объединены в общие группы (темнохвойные леса, лиственные леса, луга). В таком случае в моделировании участвовало 14 переменных среды (табл. 1).

**Таблица 1.** Переменные окружающей среды, прошедшие проверки на мультиколлинеарность, используемые в качестве предикторов в моделировании пригодности местообитаний и распределения бурого медведя в условиях Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны в 2008–2018 гг.

**Table 1.** Environmental variables that have passed multicollinearity tests, used as predictors in the modelling of brown bear habitat suitability and distribution in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone during 2008–2018

№	Название переменной	Обозначение переменной в моделях	Источник данных
Вегетационные индексы			
1	NDVI	ndvi	Landsat 8 OLI
2	NDWI	ndwi	Landsat 8 OLI
Морфометрические характеристики рельефа			
3	высота н.у.м.	elevation	Aster GDEM
4	уклон (крутизна) склонов	slope	Aster GDEM
5	экспозиция склонов	aspect	Aster GDEM
Топографические характеристики местности			
6	расстояние до рек	rivers	топокарта
7	расстояние до яблоневых садов и овсяных полей	artifict	съемка с дрона
Проективное покрытие типов ландшафтного покрова			
8	темнохвойные леса (ельники бореальные)	coniferous (old spruce)	Landsat 8 OLI *
9	темнохвойные леса (ельники неморальные)	coniferous (nemoral spruce)	Landsat 8 OLI *
10	темнохвойные леса (ельники папоротниковые)	coniferous (fern spruce)	Landsat 8 OLI *
11	сосняки сфагновые	pine bogs	Landsat 8 OLI *
12	лиственные леса (спелые)	deciduous (old leaf)	Landsat 8 OLI *
13	лиственные леса (молодые)	deciduous (young leaf)	Landsat 8 OLI *
14	молодняки и зарастающие вырубки	clearcuts	Landsat 8 OLI *
15	верховые болота	bogs	Landsat 8 OLI *
16	луга (материковые)	all fields (fields)	Landsat 8 OLI *
17	луга (пойменные)	all fields (meadows)	Landsat 8 OLI *
18	с/х земли, ветровалы, гари и свежие вырубки	agriculture	Landsat 8 OLI *

*Примечание:* \* – на основе полуавтоматической классификации.

#### Данные о присутствии вида

В качестве данных о присутствии вида были использованы материалы регистраций точек встреч в ходе регулярных маршрутов по исследуемой территории. Любые признаки присутствия медведя (отпечатки лап, следы питания, экскременты, лежки, визуальные встречи и т.п.) отмечали с помощью GPS-навигатора Garmin GPSmap 62s и в дальнейшем рассматривали как точки достоверного присутствия вида на территории. Такая практика сбора данных о присутствии является неинвазивной и повсеместно используется в подобных исследованиях по изучению бурого медведя (Posillico et al., 2004; Martin et al., 2012; van Gils et al., 2014; Mateo-Sánchez et al., 2016; Piédallu et al., 2017). Маршруты выбирали таким образом, чтобы их линия пересекала максимально возможное число различных местообитаний медведя. Большая часть маршрутов проходила по просекам, лесным дорогам и тропам. Ввиду слабого антропогенного влияния на исследуемой территории все виды средних и крупных млекопитающих активно используют указанные пути сообщения для передвижения и не избегают их (Желтухин, Огурцов, 2018). Помимо этого, часть маршрутов проходила вне каких-либо видимых путей передвижения.

В течение 2008–2018 гг. автором собрано 2804 точки присутствия бурого медведя на исследуемой территории. Для независимой проверки (тестирования) качества моделей из архива заповедника были взяты 1811 точек присутствия медведя, собранных сотрудниками отделов охраны и науки за тот же период времени отдельно от авторских данных.

Чтобы учесть неизбежную погрешность при сборе точек встреч (Phillips et al., 2009; Anderson & Gonzalez, 2011; Kramer-Schadt et al., 2013; Merow et al., 2013), нами были проведены процедуры их фильтрации согласно Boria et al. (2014), Radosavljevic & Anderson (2014), Varela et al. (2014) и манипуляции с фоновыми данными (background data) согласно Phillips et al. (2009), Syfert et al. (2013). На первом этапе для каждой ячейки грида оставили только одну точку (центроид), удалив все остальные. Данная коррекция нивелирует неоднородность при сборе данных, уравнивая частоты посещений различных участков территории между собой в пределах маршрутов (Boria et al., 2014; Su et al., 2018). Таким образом, мы сократили число точек встреч до 1949 авторских и 1208 архивных (тестовых).

Используя MaxEnt в качестве инструмента моделирования пригодности местообитаний,

необходимо внимательно подходить не только к пространственной, но и к временной фильтрации точек (van Gils et al., 2014). Известно, что биотопическая приуроченность бурого медведя во многом определяется пищевыми предпочтениями и поэтому сильно зависит от сезона года (Munro et al., 2006; Mateo-Sánchez et al., 2016). Так, для территории исследований мы выявили существенное изменение ширины трофической ниши медведя в течение периода бодрствования (Ogurtsov, 2018). Именно поэтому необходимо максимально сгладить различия между сезонными выборками. Все точки встреч по датам регистрации были разбиты на три сезона (весна, лето, осень), которые соответствуют основным биотопическим предпочтениям медведя на территории исследования. Чтобы выровнять влияния сезонов, число точек в каждом из них было уменьшено до среднего значения всех трех групп (van Gils et al., 2014). **Уменьшение проводили** выбором соответствующего числа точек из сезонной выборки с помощью процедуры рандомизации в ArcMap. Таким образом, количество сократили с 1949 до 1435 для авторских точек и с 1208 до 1006 для тестовых точек.

Пригодность местообитания для медведя определяется следующими критериями: пищевой значимостью, защищенностью (ремизностью), берложной значимостью и антропогенным влиянием (Kusak & Huber, 1998; Mitchell et al., 2002). В данной работе мы рассматриваем лишь период бодрствования вида. Поэтому берложная значимость нами не учитывается. Поскольку территория исследований на 80% покрыта лесами, а человеческая деятельность выражена слабо, критерии защищенности и антропогенного влияния не являются первостепенными. В результате именно пищевая значимость выступает решающим критерием при выборе медведем местообитаний. Наиболее оптимально представлять модель пригодности местообитаний для него, опираясь на модели пищевых предпочтений и использования кормовых ресурсов, которые подкреплены картами, отражающими значения основных кормов (Nielsen et al. 2002; Munro et al., 2006).

Таким образом, использование всех точек встреч в этом случае могло бы сильно исказить итоговый результат. Так, любые встречи отпечатков лап, троп и экскрементов отражают лишь использование видом местообитания, как транзитного коридора, через которое он перемещается. Такая информация не несет в себе смысла о пищевой и защитной пригодности самих место-

обитаний, а в плане перемещений вся исследуемая территория пригодна для медведя (за исключением населенных пунктов). Некоторые авторы используют в качестве точек встреч экскременты медведя, интерпретируя результаты моделирования именно как пригодности местообитаний (Posillico et al., 2004; Farashi et al., 2016). Другие авторы используют различные точки встреч, но предпочтения также отдают экскрементам (van Gils et al., 2014). **На наш взгляд, это не совсем верно**, так как, по нашим данным (Ogurtsov, 2018), пространственное нахождение экскрементов не всегда связано с источником пищи, т.е. с критерием пищевой значимости местообитания.

В связи с этим, мы сформировали два подхода к моделированию. Первый демонстрирует прогнозируемое распределение медведя по территории (species distribution model; SDM-подход) и включает в себя все точки встреч (1435 и 1006). Второй подход отражает именно пригодность местообитаний (habitat suitability model; HSM-подход) и включает только те точки, которые имели отношение к использованию местообитания видом иначе как для перемещений, т.е. включает любые проявления пищевой деятельности (поеди, жировочные тропы и т.п.), лежки, посещение водоемов и т.п. В большей степени эти точки отражали пищевую пригодность местообитания и в меньшей – защитную. Несмотря на то, что понятия SDM и HSM являются в литературе синонимичными (Hirzel & Le Lay, 2008; Elith et al., 2011; Guisan et al., 2017), в данной работе мы с определенной долей условности их разделяем.

После выбора из первоначальной («сырой») выборки только тех регистраций, которые несут информацию об использовании видом местообитания, осталось 1144 авторских и 417 архивных (тестовых) точек. С ними были проведены все те же процедуры фильтрации, в результате чего осталось 566 авторских и 341 тестовых точек.

Поскольку территория исследований небольшая, и все материалы собраны в рамках маршрутов, которые часто проходили через одни и те же места, наши точки не выдерживают проверки на пространственную автокорреляцию с помощью теста Морана (Guisan et al., 2017). **Только разрежение** точек путем сокращения их числа до 92 позволило добиться случайного пространственного распределения. Поскольку такое количество не может отражать реальную биотопическую приуроченность медведя, в данной работе мы отказались от использования теста Морана, как не подходящего при выбранном методе сбора данных.

### Построение моделей

При построении моделей пригодности местообитаний использовали исходный формат представления данных (raw), что соответствует значениям ROR (relative occurrence rate; Merow et al., 2013). В этом случае предсказания интерпретировали как индексы пригодности местообитаний (habitat suitability index, HSI), где 0 – абсолютно непригодные участки, 1 – абсолютно пригодные (Merow et al., 2013). Чтобы перейти к предсказаниям вероятностей встреч и смоделировать распределение медведей в пространстве, мы использовали комплементарное лог-лог преобразование (cloglog), которое было реализовано в одной из последних версий программы (начиная с 3.4.0; Phillips et al., 2017). Во всех случаях использовали максимум 5000 итераций и порог сходимости (convergence threshold)  $10^{-5}$ .

В рамках двух обозначенных подходов к моделированию были выбраны восемь основных сценариев (табл. 2), отличающихся по числу входных данных (предикторов и точек встреч). Сценарии включали в себя все переменные среды, прошедшие тесты на мультиколлинеарность (сценарии 1 и 5); тот же набор, но без учета антропогенных источников пищи (2 и 6); тот же набор, но с объединенными в группы типами ландшафтного покрова (3 и 7); тот же набор с группированными переменными, но без учета антропогенных источников пищи (4 и 8). Это было сделано для того, чтобы оценить влияние антропогенной пищи и уровня дробности типов ландшафтного покрова на качество местообитаний для медведей. При моделировании распределения использовали все отфильтрованные точки (1435, сценарии 1–4). При моделировании пригодности местообитаний брали отфильтрованные точки, несущие информацию об использовании медведем местообитания (566, сценарии 5–8).

### Настройки, выбор оптимальных моделей и их тестирование

В качестве числа фоновых точек (background samples) было выбрано 25 000. Несмотря на известное мнение о том, что увеличение числа таких точек больше 10 000 не приводит к улучшению модели (Phillips & Dudík 2008; Vaasch et al., 2010), в нашем случае, как и в ряде других работ (Mateo-Sánchez et al., 2013), это позволило сделать ее существенно лучше. В качестве числовых признаков (feature types) использовали сочетание линейных (linear, L), квадратичных (quadratic, Q), их произведений (product, P) и нелинейных (hinge, H),

как наиболее соответствующих взаимоотношениям объекта исследований с переменными среды (Phillips et al., 2004). Значения параметра множественной регуляризации (regularisation multiplier, RM) выбирали как наиболее оптимальные для тестирования данных и для предотвращения переобучения модели (Phillips, 2010; Merow et al., 2013). Перечень всех использованных значений указан в табл. 2. Выбор оптимальных настроек был предварительно определен и оценен на основе проверки многочисленных моделей в различных сочетаниях в пакете R «ENMeval» (Muscarella et al., 2018). Наилучшую комбинацию числовых признаков, числа фоновых точек и параметра множественной регуляризации определяли с помощью информационного критерия Акаике (AIC, Akaike's information criterion; Akaike, 1974), его скорректированной формы ( $AIC_c$ ) и разницы между ним и его минимальным значением ( $\Delta AIC_c$ ; Burnham, Anderson, 2002; Электронное Приложение). Известно, что информационные критерии AIC и BIC (Bayesian information criterion) превосходят AUC в способности оценивать адекватность моделей при их выборе (Warren & Seifert, 2011) и широко для этого используются (Eriksson & Dalerum, 2018).

Неравномерное распределение маршрутов по исследуемой территории неизбежно приводит к предвзятости в сборе данных (Merow et al., 2013). Это в свою очередь может сильно исказить реалистичность моделей (Syfert et al., 2013). Для исправления этой погрешности нами был создан корректирующий файл (bias file) на основе минимального выпуклого полигона (minimum convex polygon), охватывающего все пройденные маршруты, т.е. отражающий усилие на отбор проб (Maiorano et al., 2015). В пределах этого файла с помощью процедур рандомизации было создано 25 000 точек, не включающих точки встреч, которые в дальнейшем указывались MaxEnt как фоновые точки для сравнений.

Для тестирования моделей нами была применена k-мерная кросс-валидация по методу шахматной доски второго порядка (checkerboard2; Muscarella et al., 2014). Данный способ позволяет учесть не только пространственную, но и экологическую автокорреляцию точек встреч. Помимо этого, проводили независимое тестирование с помощью данных, собранных отдельно от тех, на основе которых строили модель. Для этого мы использовали данные о встречах медведя, собранные за тот же период времени другими сотрудниками заповедника (тестовые точки; 1006 и 341 для обоих подходов соответственно).



### Оценка качества моделей

Для оценки моделей использовали как порог-независимые, так и порог-зависимые показатели (Boria et al., 2014). Как и в большинстве подобных работ, в качестве меры дискриминирующей способности модели использовали порог-независимую площадь под кривой (area under the curve, AUC) ROC-графика (receiver operating characteristic; Fielding & Bell, 1997). Значения AUC варьируют от 0 до 1, где 1 означает превосходную способность модели различать точки встреч от точек фона, а 0.5 – различие на уровне случайности (Elith et al., 2006; Hirzel et al., 2006). Качество дискриминации модели со значением AUC > 0.7 считалось хорошим (Kramer-Schadt et al., 2013; Zarzo-Arias et al., 2019). Поскольку мы не рассматриваем вариант экстраполяции результатов на другие территории, наиболее адекватной оценкой в нашем случае являлась  $AUC_{test}$  – способность модели правильно различить случайную точку присутствия в тестовой выборке от случайной точки фона (Phillips, 2010; Merow et al., 2013; Syfert et al., 2013). Для оценки переобучения модели использовали  $AUC_{diff}$ , которую рассчитывали как  $AUC_{train} - AUC_{test}$ . Чем меньше разница между значениями, тем меньше степень переобучения (Warren & Seifert, 2011; Boria et al., 2014).

Тем не менее, показатель AUC подвергся серьезной критике и не рекомендуется для использования в качестве основного в оценке точности presence-only моделей (Lobo et al., 2008; Warren & Seifert, 2011). Для дополнительных оценок мы использовали показатель TSS (true skill statistic) и непрерывный индекс Бойса (continuous Boyce index). TSS включает в себя как оценку чувствительности, так и специфичности и может быть выражен следующей формулой: чувствительность + специфичность – 1 (Allouche et al., 2006). Он является производной каппы Коэна (Cohen's kappa) для presence-only данных. Поэтому шкала оценки качества модели аналогична и выглядит следующим образом: 0.00–0.40 – плохое качество, 0.40–0.55 – приемлемое, 0.55–0.70 – хорошее, 0.70–0.85 – очень хорошее, 0.85–0.99 – превосходное (Monserud & Leemans, 1992). Поскольку TSS является порог-зависимой величиной, для его расчета мы использовали MaxSSS-порог (maximum sum of sensitivity and specificity; Frans et al., 2018). Этот порог учитывает как чувствительность, так и специфичность, что делает его оптимальным выбором (Liu et al., 2013). Однако следует иметь в виду, что поскольку TSS основан на специфичности (т.е. доли правильно

предсказанных отсутствий), в нашем случае он имеет определенные ограничения, так как мы имеем дело не с отсутствиями, а с фоновыми точками, которые, строго говоря, не являются также и «псевдо-отсутствиями» (Merow et al., 2013).

Еще более надежной оценкой можно считать индекс Бойса, который оценивает насколько сильно предсказанные моделью значения отличаются от случайно ожидаемых (Boyce, 2002). В данной работе мы использовали непрерывную модификацию данного индекса по методу скользящего окна (moving window) с шириной  $W = 0.1$  ( $B_{cont(0.1)}$ ; Hirzel et al., 2006). Значения индекса варьируют от -1 до 1, где 1 означает полное соответствие распределения предсказанных значений распределению тестовых, 0 – распределение не отличается от случайного, -1 – наблюдается обратный эффект (Hirzel et al., 2006). При расчете индекса в качестве тестовых точек мы использовали архивные данные.

В качестве порога для разделения предсказаний на дискретные классы (пригодные / непригодные местообитания) мы использовали пороговое значение 10TP (10% training presence threshold). Оно является одним из самых популярных в моделировании в MaxEnt (Young et al., 2011; Farashi et al., 2016; Eriksson & Dalerum, 2018; Thapa et al., 2018; Zarzo-Arias et al., 2019), хотя также подвергается критике (Liu et al., 2013). Этот порог отбирает те значения, выше которых 90% обучающих точек правильно классифицированы.

### Оценка вклада переменных в предсказания

Для оценки вклада переменных в предсказания пригодности местообитаний и вероятностей присутствия применяли анализ методом складного ножа (jackknife) и эвристический метод, предоставляемый в MaxEnt. Анализ методом складного ножа показывает прирост значений AUC для каждой переменной, когда она используется изолированно, и нехватку прироста, когда она исключается из всего набора предикторов. Эвристический метод рассчитывает долю (в процентах) вклада каждой переменной в общее предсказание распределения (Phillips & Dudík, 2008; Phillips, 2010).

### Используемое программное обеспечение

Расчеты вегетационных индексов, морфометрических характеристик рельефа и растров близости (расстояний до объектов) проводили в QGIS 2.18.14. Дешифрирование сцены Landsat и создание слоев типов ландшафтного покрова проводили в ArcGIS 10.2 (Esri Inc.) и QGIS с по-

мощью плагина SCP (semi-automatic classification plugin; Congedo, 2014), в результате чего была выбрана оптимальная классификация. Все дальнейшие процедуры подготовки данных для анализа были выполнены в ArcMap 10.2. При подготовке данных в ArcMap, а также для процедур рандомизации использовали набор инструментов SD-Mtoolbox 2.4 (Brown, 2014; Brown et al., 2017). Трехмерная модель территории исследований подготовлена в ArcScene 10.2.

Для моделирования пространственного распределения применяли программу MaxEnt 3.4.1 (Phillips et al., 2018), доступную для свободного использования ([www.cs.princeton.edu/~eschapire/maxent](http://www.cs.princeton.edu/~eschapire/maxent)). Само моделирование проводили в RStudio 1.1.447 на базе R 3.5 (R Development Core Team, 2018) с помощью пакетов «dismo» (Hijmans et al., 2017) и «ENMeval» (Muscarella et al., 2018). Проверки качества моделей и их сравнение выполняли с помощью пакета «ENMeval» и программы ENMTools 1.4.4 (Warren et al., 2010; Warren & Seifert, 2011). Расчет TSS проводили с помощью скрипта R (Frans et al., 2018). Непрерывный индекс Бойса рассчитывали с помощью пакета «ecospat» (Broennimann et al., 2018).

Остальные статистические процедуры, а также дальнейшие анализы и оценки выполняли в RStudio. Для ГИС-обработки, подготовки данных к моделированию и их визуализации были использованы следующие пакеты: «rgdal», «maptools», «gridExtra», «grid», «lattice», «reshape», «reshape2», «rasterVis», «igraph», «rgeos», «raster». Для тестов и проверок на мультиколлинеарность применяли пакеты «ecospat» и «usdm». Также использовали вспомогательные пакеты «ROCR», «plyr», «xtable» и «rJava». Визуализация результатов в виде графиков и диаграмм выполнена с помощью библиотеки «ggplot2».

## Результаты

### Оценка качества моделей

Всего смоделировано 149 различных сценариев, среди которых были выбраны восемь. Их моделирование выполнено согласно настройкам, соответствующим минимальному значению AICc и  $\Delta AIC = 0$  (Электронное Приложение: рис. 1П, рис. 2П, рис. 3П, рис. 4П). Отобранные сценарии представляют собой рабочие гипотезы о взаимоотношениях вида со средой обитания в различных комбинациях входных данных (табл. 2). По каждому сценарию построена модель пригодности местообитаний и модель распределения животных в пространстве. Адекватность и качество моделей определяли как ее предсказательную способность, так и биологической интерпретируемостью. В качестве главных сценариев выбраны №4 (модель MAS4) и №8 (модель MASH4), интерпретация карт предсказаний которых максимально близка к знаниям об экологии вида на исследуемой территории.

Все рассматриваемые модели имеют значения тестовой зависимой AUC (AUCtest<sub>1</sub>) выше 0.75. Это является хорошим показателем дискриминации, но ничего не говорит об общем качестве. У моделей пригодности местообитаний такие показатели оказались во всех случаях выше, чем у моделей распределения (табл. 3). В то же время, наименее переобученными оказались как раз модели распределения, все сценарии которых имели меньшие значения AUCdiff<sub>1</sub>. Независимые оценки дали значительно более строгие результаты. Во всех случаях независимая тестовая AUC (AUCtest<sub>2</sub>) оказалась существенно меньше, чем зависимая, а разница с тренировочной AUC (AUCdiff<sub>2</sub>) заметно возросла (табл. 3).

**Таблица 2.** Входные данные и настройки восьми рассматриваемых моделей пригодности местообитаний и распределения бурого медведя в условиях Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны в 2008–2018 гг.

**Table 2.** The input data and settings of the eight considered models of brown bear habitat suitability and distribution in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone during 2008–2018

№ сценария	Подход к моделированию	Название модели*	Число предикторов	Число точек встреч	Числовые признаки	RM
1	SDM	MAS1	18	1435	LQHP	4.5
2	SDM	MAS2	17	1435	LQHP	3.5
3	SDM	MAS3	14	1435	LQHP	5
4	SDM	MAS4	13	1435	LQH	4.5
5	HSM	MASH1	18	566	LQHP	8
6	HSM	MASH2	17	566	LQH	3
7	HSM	MASH3	14	566	LQHP	5
8	HSM	MASH4	13	566	LQHP	2.5

Примечание: \* – расшифровка названий моделей приводится в Электронном Приложении.

**Таблица 3.** Оценки качества дискриминации и критерии AICc для восьми рассматриваемых моделей пригодности местообитаний и распределения бурого медведя в условиях Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны в 2008–2018 гг.  
**Table 3.** Evaluation of the discrimination quality and the AICc criteria for the eight considered models of brown bear habitat suitability and distribution in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone during 2008–2018

Название модели	AUCtest <sub>1</sub>	AUCdiff <sub>1</sub>	AUC SD	AUCtest <sub>2</sub>	AUCdiff <sub>2</sub>	AICc
MAS1	0.77	-0.004	0.0234	0.609	0.156	37428.99
MAS2	0.75	0.011	0.0226	0.654	0.102	37960.78
MAS3	0.77	0.004	0.0226	0.611	0.163	37466.40
MAS4	0.74	0.010	0.0226	0.660	0.090	38070.52
MASH1	0.79	0.022	0.0333	0.669	0.138	14353.49
MASH2	0.78	0.020	0.0330	0.729	0.069	14576.54
MASH3	0.80	0.021	0.0328	0.658	0.155	14365.29
MASH4	0.78	0.017	0.0328	0.715	0.082	14741.41

Примечание: AUCtest<sub>1</sub> и AUCdiff<sub>1</sub> – зависимые оценки, рассчитанные на тех же данных, по которым строилась модель. AUCtest<sub>2</sub> и AUCdiff<sub>2</sub> – независимые оценки, рассчитанные по архивным данным заповедника. SD – стандартное отклонение.

При сравнении показателей AICc очевидно преимущество моделей с включенным предиктором «artifict» (MAS1, MAS3, MASH1, MASH3). В этом случае для обоих подходов значения AICc получились минимальными независимо от других включенных переменных. Увеличение числа предикторов также уменьшает значения AICc во всех случаях.

Все построенные модели отличались невысокими значениями тестовой TSS, которые располагались в пределах от 0.39 до 0.5, т.е. в диапазоне приемлемого качества (табл. 4). Обе наших главных модели (MASH4 и MAS4) имели небольшие значения TSS, но у модели местообитаний оно заметно выше (0.48 и 0.39 соответственно; табл. 4). В то же время значения непрерывного индекса Бойса оказались достаточно высокими. Самые высокие показатели были у моделей распределения (MAS3, MAS1, MAS2) и модели местообитаний MASH2 (табл. 4). Наш главный сценарий MASH4 также обладал высоким значением индекса (0.87). Доля правильно предсказанных точек для зависимой тестовой выборки у всех моделей оказалась схожей и составила от 87% до 89.5% (табл. 4), что является хорошим результатом. В этом отношении модели пригодности местообитаний не отличались от моделей

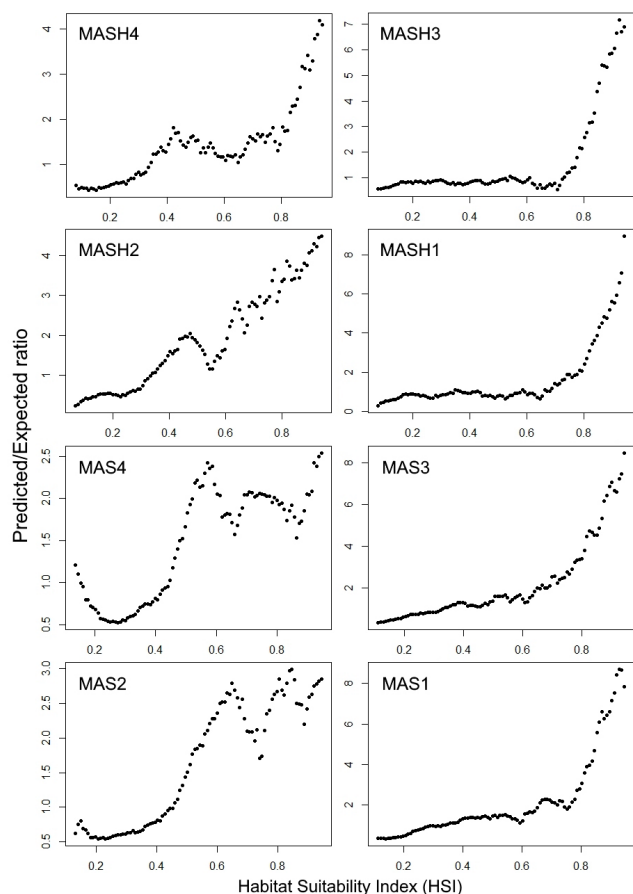
распределения. При тестировании данных на независимой (архивной) выборке доля правильно предсказанных точек находилась уже в диапазоне от 69% до 82% для моделей местообитаний и от 73% до 81% для моделей распределения (табл. 4). Обе главных модели достаточно успешно предсказали точки встреч (примерно по 81% каждая), что рассматривается как очень хороший показатель для эвритопного вида. Во всех случаях, когда был включен предиктор «artifict», модели предсказывали правильно меньшее число точек. Это говорит об искажении картины реальных отношений медведя со средой обитания.

Графики зависимости распределения отношений предсказанных значений к случайно ожидаемым (predicted/expected ratio) от индексов пригодности местообитаний (HSI) демонстрируют хорошо выраженную корреляцию (рис. 2). Для всех сценариев без предиктора «artifict» заметен спад качества соответствия в промежутках значений от 0.45 до 0.65 для моделей местообитаний и от 0.6 до 0.7–0.8 для моделей распределения. Именно эти диапазоны могут рассматриваться как наиболее проблемные при прогнозировании. Среди них самым сглаженным является график модели MASH4, что говорит о ее хорошем качестве.

**Таблица 4.** Оценки качества и пороговые значения для восьми рассматриваемых моделей пригодности местообитаний и распределения бурого медведя в условиях Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны в 2008–2018 гг.

**Table 4.** Quality assessments and threshold values for the eight considered models of brown bear habitat suitability and distribution in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone during 2008–2018

Название модели	TSS <sub>test</sub>	TSS SD	10TP	MaxSSS	B <sub>cont(0.1)</sub>	доля правильно распознанных точек (%)	
						зависимые	независимые
MAS1	0.41537	0.02854	0.2495	0.5068	0.98	89.48	78.93
MAS2	0.39989	0.02315	0.2897	0.4900	0.91	87.94	79.42
MAS3	0.41746	0.03265	0.2439	0.5197	0.99	88.92	73.86
MAS4	0.39286	0.01845	0.2965	0.4619	0.77	89.06	81.11
MASH1	0.50232	0.06448	0.2254	0.4374	0.80	87.28	69.12
MASH2	0.47001	0.05970	0.2058	0.3870	0.97	89.22	82.06
MASH3	0.49810	0.05386	0.2033	0.3836	0.63	87.10	67.65
MASH4	0.47488	0.05824	0.2093	0.3832	0.87	88.69	80.59



**Рис. 2.** Графики зависимости распределения отношений предсказанных значений к случайно ожидаемым (**predicted/expected ratio**) от индексов пригодности местообитаний (HSI), построенные для восьми рассматриваемых моделей по результатам моделирования в MaxEnt для территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны в 2008–2018 гг.

**Fig. 2.** Predicted/expected plots computed by a moving window of width 0.1, calculated for the eight models based on the results of modelling in the MaxEnt in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone during 2008–2018.

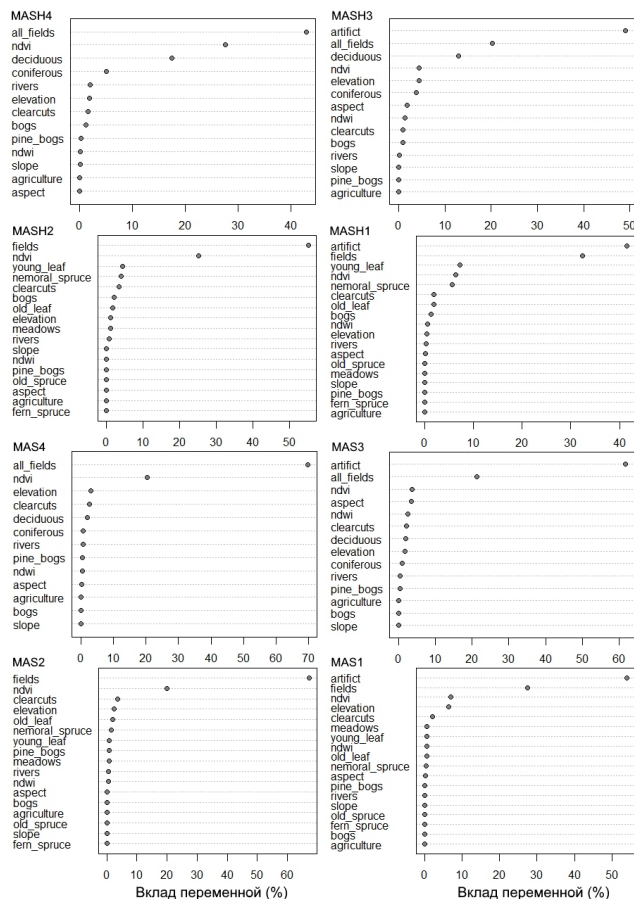
Подводя общий итог, можно заключить, что самой качественной моделью местообитаний оказалась MASH2, у которой максимальное сочетание значений TSS и индекса Бойса и небольшое значение AICс. В тоже время она являлась наименее переобученной. Модель с минимальным числом предикторов (MASH4) обладала в целом также удовлетворительными показателями как TSS, так и  $AUC_{test}$ . Она имела минимальное значение  $AUC_{diff1}$  и в то же время достаточно высокий индекс Бойса и самый сглаженный график. Из моделей распределения по соотношению значений TSS и AICс приемлемыми следует признать MAS1 и MAS3. Эти модели очень похожи также и по значениям обоих AUC, индексов Бойса и являлись наименее переобученными.

### Вклад переменных среды в предсказания

Во всех сценариях с включенным предиктором «artifact» его вклад оказался максимальным и составил 42–49% в моделях пригодности местообитаний и 54–62% в моделях распределения (Электронное Приложение: табл. 1П). Это говорит о большом влиянии яблоневых садов и овсяных полей как на качество местообитаний медведя, так и на его размещение по территории исследования. Во всех случаях следующей важной переменной также является проективное покрытие лугов (рис. 3). Предиктор «all\_fields» (луга в целом) занимает первые места в моделях без учета яблоневых садов и овсяных полей (70% и 43%), а при их наличии – вторые места (21% и 20%). При разбиении лугов на две категории, становится очевидным, что наибольшее значение для медведя имеют именно материковые луга (предиктор «fields», 55% и 67% для первого места; 28% и 32% для второго места, соответственно), а не пойменные (предиктор «meadows», от 0% до 1.2%).

Еловые леса в целом играют небольшую роль как в качестве местообитаний (до 5%), так и в предсказаниях распределения медведей (1%). При этом из них единственно важной категорией оказались неморальные ельники (до 5.7%). Лиственные леса оказывают значительно большее влияние в моделях MASH4 и MASH3 (17.5% и 13% соответственно). В остальных случаях их участие невелико (2%). При этом значение молодых лиственных лесов с продуктивным подростом больше, чем старых лесов, где продуктивность подростка заметно ниже. Это видно в модели MASH1, где их доля составила 7.2%. Зарастающие молодняком вырубки, ветровалы и гари оказали небольшое влияние во всех случаях (2–3% для каждой категории). Вклад верховых болот и сфагновых сосняков во всех случаях также оказался очень малым (рис. 3).

Среди морфометрических характеристик рельефа самой значимой стала только высота, которая вносила некоторый вклад в модели MASH3 (4.4%) и MAS1 (6.4%). Экспозиция и крутизна не оказали заметного влияния ни в одном сценарии. Среди вегетационных индексов значительно влияние NDVI в моделях без яблоневых садов и овсяных полей. В этих случаях он занимает второе место по значимости после проективного покрытия лугов. Остальные предикторы не играют заметной роли (рис. 3).

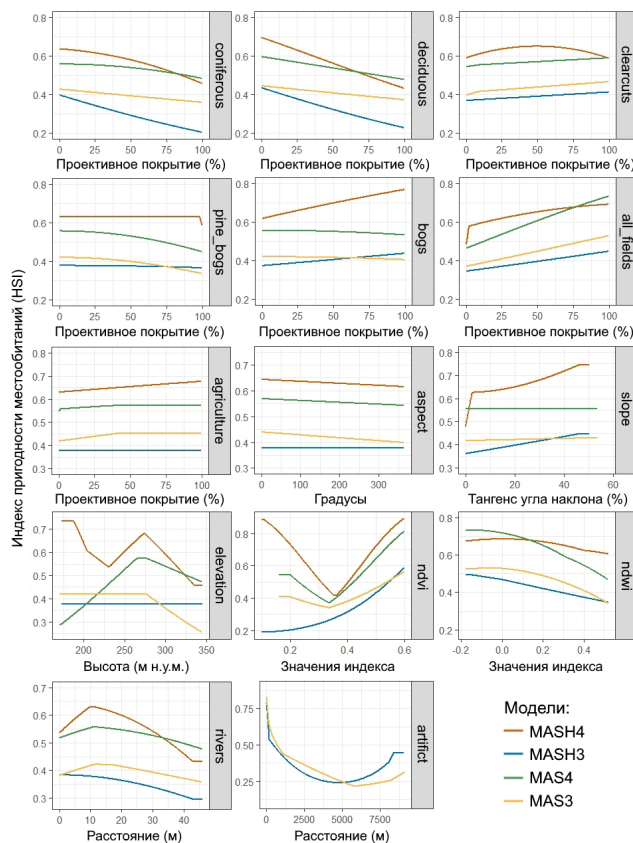


**Рис. 3.** Вклады переменных окружающей среды в предсказания пригодности местообитаний и распределения бурого медведя на территории исследования, рассчитанные для восьми рассматриваемых моделей по результатам моделирования в программе MaxEnt в Центрально-Лесном заповеднике и его охранной зоне в 2008–2018 гг. **Fig. 3.** Contributions of environmental variables onto predictions of the brown bear habitat suitability and distribution, calculated for the eight models based on the results of modeling in the MaxEnt in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone during 2008–2018.

Результаты оценок прироста в тренировочных моделях методом складного ножа демонстрируют, что переменные «artifict», «fields», «all\_fields» и «ndvi» обеспечивают максимальный прирост в индивидуальном порядке во всех моделях, где они участвуют (Электронное Приложение: рис. 5П, рис. 6П).

Помимо общего количественного вклада переменных в предсказания моделей также возможно оценить характер этого вклада. Так, с увеличением расстояния до яблоневых садов и овсяных полей индекс пригодности местообитаний резко сокращается, но только до расстояния 5–5.3 км. Затем он начинает постепенно возрастать (рис. 4). С увеличением значений NDVI пригодность местообитаний сначала падает, но затем снова возрастает. Только в моде-

ли MASH3 наблюдается ее планомерный рост. Увеличение доли проективного покрытия лугов во всех случаях приводит к повышению значения HSI. Обратная ситуация наблюдается с проективным покрытием лесов (как хвойных, так и лиственных), где с увеличением его доли значение индекса снижается. Несмотря на малый вклад открытых участков верховых болот, увеличение доли их участия приводит к росту пригодности местообитаний, особенно в модели MASH4. Зависимость индекса от высоты, вероятно, самая неоднозначная. Для трех моделей мы наблюдали одно и то же переломное значение (около 275 м н.у.м.), после которого HSI начинает снижаться. На рис. 4 хорошо видно сильное влияние переменной «artifict». Так, во всех случаях кривые отклика моделей MASH3 и MAS3 находятся в диапазоне значений HSI, расположенном ниже, чем у MASH4 и MAS4.



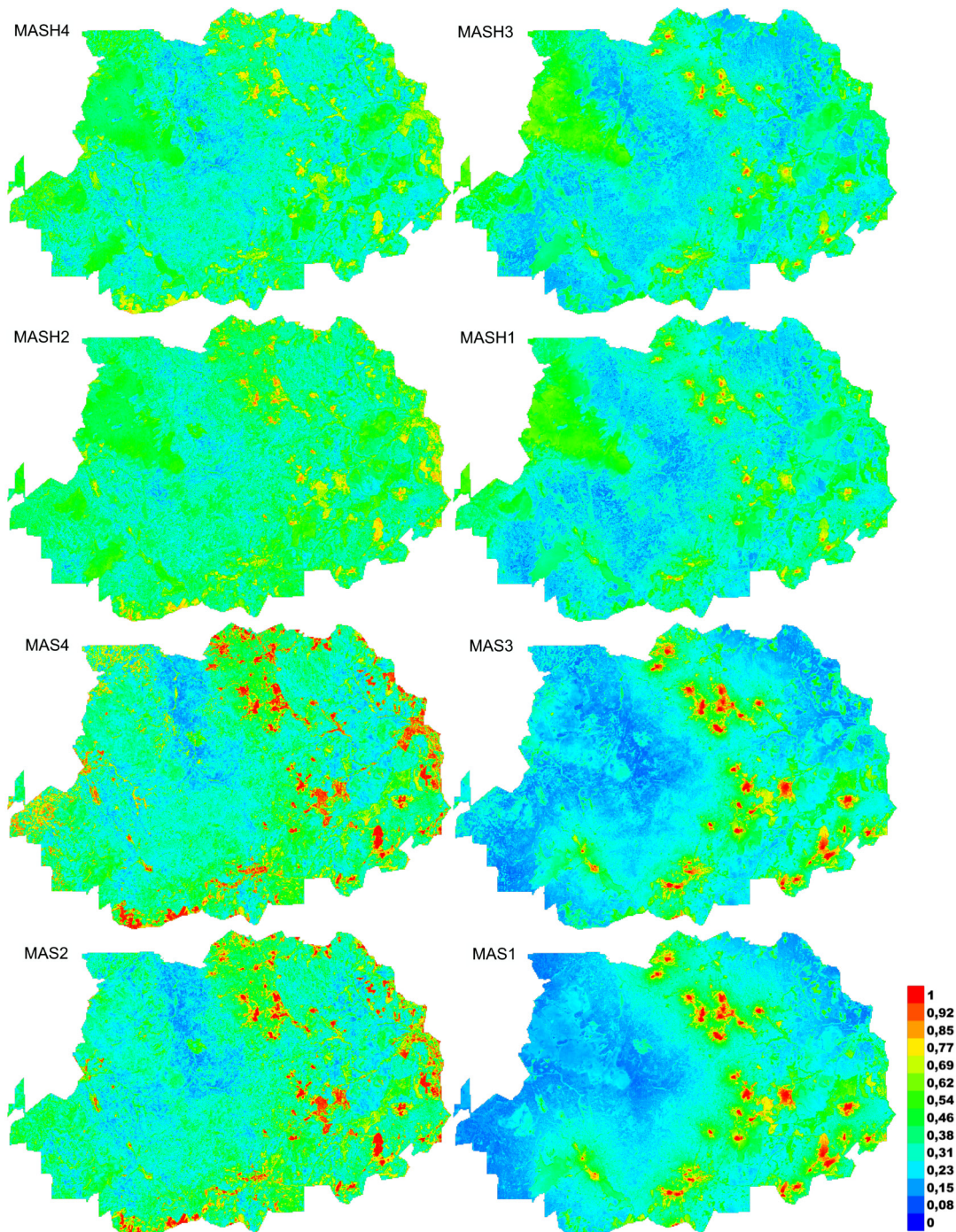
**Рис. 4.** Кривые отклика для переменных окружающей среды для моделей с группированными предикторами, построенные по результатам моделирования пригодности местообитаний и распределения бурого медведя в программе MaxEnt в Центрально-Лесном заповеднике и его охранной зоне в 2008–2018 гг.

**Fig. 4.** Response curves for environmental variables for models with grouped variables, based on the results of brown bear habitat suitability and distribution modelling in the MaxEnt in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone during 2008–2018.

### Картографирование пригодности местообитаний и пространственного распределения

Визуализировав предсказания вероятностей в виде карт, удается представить значения HSI в пространстве. Во всех случаях, когда в модель включен предиктор «artifict», наблюдается жесткая кластеризация значений вокруг заброшенных деревень. Значимость остальной территории при этом резко снижается

(рис. 5, правый ряд). При отсутствии переменной «artifict» распределение предсказаний было более равномерное. Но заброшенные деревни и луга вокруг них всегда оказываются наиболее пригодными местообитаниями (рис. 5, левый ряд). Поскольку для моделирования распределения мы использовали cloglog преобразование, индексы пригодности для лугов и деревень у этих моделей значительно выше.

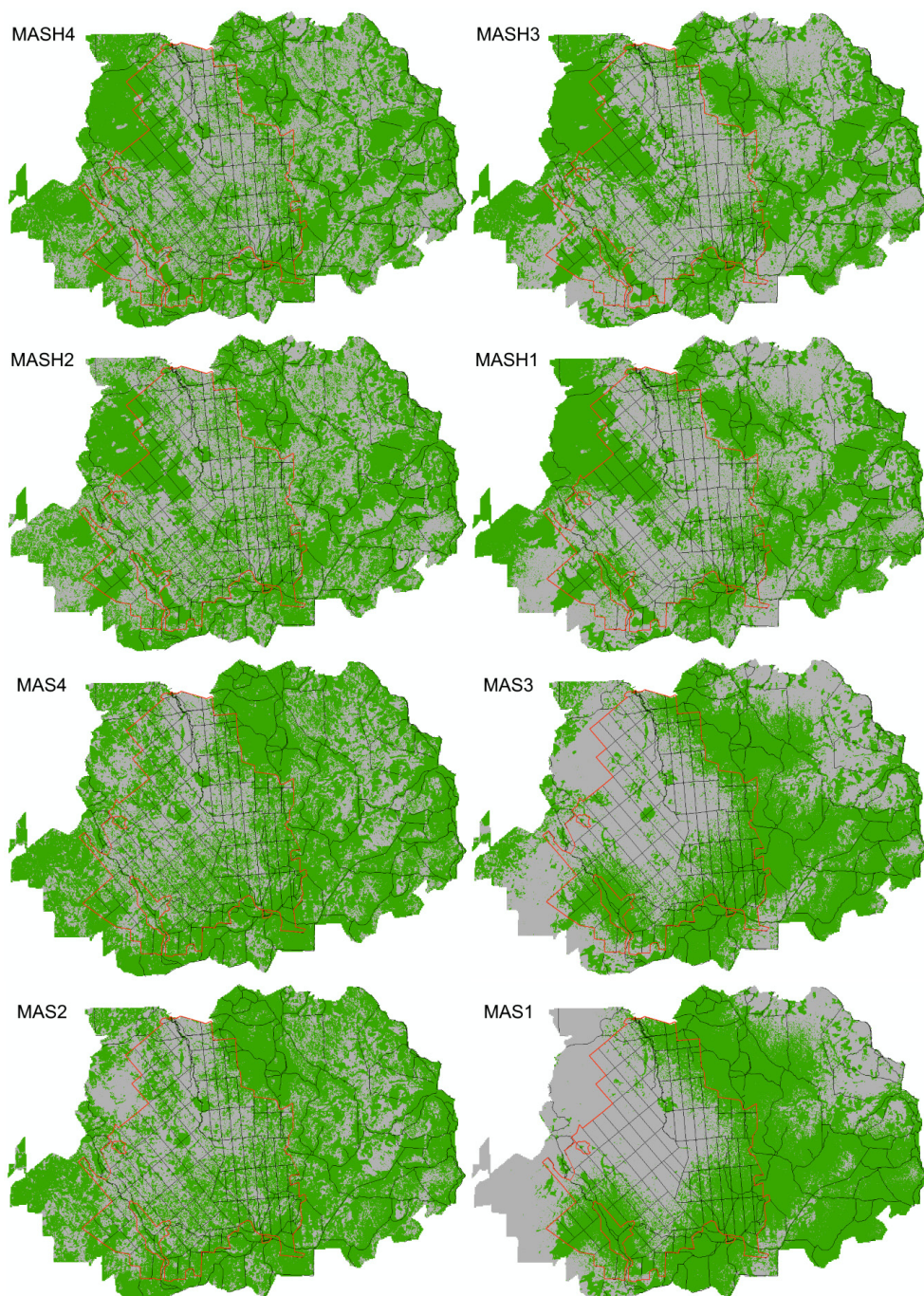


**Рис. 5.** Карты пригодности местообитаний и распределения бурого медведя в Центрально-Лесном заповеднике и его охранный зоне, построенные с помощью моделирования методом максимальной энтропии. Представлены восемь рассматриваемых моделей. Цветовая шкала отражает значения индексов пригодности местообитаний (HSI; для моделей MASH1–MASH4) и вероятностей присутствия медведя (для моделей MAS1–MAS4).

**Fig. 5.** Brown bear habitat suitability and distribution maps in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone, created using the MaxEnt modelling. Eight considered models are presented. The colour scale reflects the value of habitat suitability indices (HSI; for models MASH1–MASH4) and probability of brown bear presence (for models MAS1–MAS4).

Основываясь на выбранном пороговом значении, карты непрерывных предсказаний возможно трансформировать в карты с двумя дискретными классами (пригодные/непригодные местообитания; рис. 6). Согласно этим картам, во всех случаях потенциально пригодной оказалось более половины исследуемой территории (от 54% до 68%). Во всех моделях,

где нет предиктора «artifict», большая часть территории пригодна для медведей. Максимальное значение пригодной площади отмечено для модели MAS4 (68%, табл. 5), т.е. для модели распределения с минимальным числом предикторов. Среди моделей местообитаний наибольшим показателем (61.5%) обладает главная модель MASH4.



**Рис. 6.** Карты пригодности местообитаний бурого медведя в Центральном-Лесном заповеднике и его охранной зоне, построенные с помощью моделирования методом максимальной энтропии. Представлены восемь рассматриваемых моделей с бинарной классификацией по типам пригодности, основанной на пороговом значении 10TP. Зеленый цвет – пригодные местообитания, серый – непригодные. Красным обозначены границы заповедника, черным – его квартальные просеки и лесные грунтовые дороги.

**Fig. 6.** Brown bear habitat suitability maps in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone, created using the MaxEnt modelling. Eight considered models are presented with binary suitability classification based on a threshold of 10TP. Green colour – suitable habitats, grey colour – unsuitable habitats, red colour indicates boundaries of the Protected Area, black colour – forest clearings and forest roads.

**Таблица 5.** Доля пригодных местообитаний (% площади) исследуемой территории для восьми моделей пригодности местообитаний и распределения бурого медведя в Центральном-Лесном заповеднике и его охранный зоне в 2008–2018 гг. Разделение на пригодные/непригодные местообитания проводилось по порогу 10TP

**Table 5.** The proportion of suitable habitats (% of the whole area) in the study area for the eight habitat suitability and distribution models for the brown bear in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone during 2008–2018. Binary suitability classification based on a threshold of 10TP

Название модели	доля пригодной территории (вся территория)	доля пригодной территории (заповедник)	доля пригодной территории (охранная зона)
MAS1	55.5	46.2	60.6
MAS2	65.3	51.0	73.1
MAS3	54.0	42.1	60.5
MAS4	68.0	54.7	75.3
MASH1	55.2	41.5	62.7
MASH2	60.8	51.1	66.0
MASH3	55.5	43.0	62.4
MASH4	61.5	51.0	67.0

Во всех сценариях доля пригодной территории для охранной зоны больше, чем для заповедника (табл. 5). Наибольшие показатели отмечены для моделей распределения без переменной «artifict» (73.1% и 75.3%). Среди моделей местообитаний главный сценарий MASH4 имеет самый высокий показатель пригодной территории в охранной зоне (67%).

### Обсуждение

Сложность моделирования местообитаний бурого медведя на исследуемой территории заключается в том, что вероятность обнаружения следов его присутствия повсеместно велика. Плотность популяционной группировки медведя уже много лет держится на достаточно высоком уровне (0.7–0.8 особей / 10 км<sup>2</sup>). Фактор беспокойства в настоящее время оказывает на медведей здесь небольшое воздействие, слабо ограничивая их распространение. В целом, вся территория в той или иной степени пригодна для существования хищника. Абсолютно непригодных местообитаний здесь нет. К самым малопривлекательным можно отнести водные объекты, сплошные вырубki или ветровалы и населенные пункты. В то же время, водные объекты (реки, болотные озерца и искусственные пруды) могут использоваться зверем для охлаждения и в качестве водопоя. Сплошные вырубki и ветровалы не пригодны для медведя с пищевой точки зрения только в первые 2–3 года до появления активного подростa, но могут использоваться в качестве берложных стаций или мест лежек. Населенные пункты, несмотря на постоянное присутствие человека, регулярно посещаются зверями в урожайные на яблоки годы (Огурцов, Желтухина, 2017).

Полученные нами значения AUC оказались не столь велики. Тем не менее, это говорит не столько о невысоком качестве моделей, сколько об их соответствии экологической нише вида. Известно, что для видов-генералистов и видов с широким распространением значения AUC будут меньше, чем для специализированных видов с небольшими участками обитания относительно территории исследований (Phillips et al., 2004; Phillips, 2010). Еще одной возможной причиной небольших значений AUC наших моделей является применение процедур пространственной фильтрации данных (как точек наблюдения, так и фоновых точек), что, как известно, понижает значение AUC. Особенно сильно это проявляется на территориях с гетерогенным ландшафтом, так как могут исключаться точки, несущие уникальную информацию о среде (Varela et al., 2014).

В отличие от AUC, TSS не зависит от площади территории исследований и распространенности точек встреч (prevalence). Это делает его оценки более объективными, но в то же время более строгими (Allouche et al., 2006). В нашем случае мы получили небольшие, но вполне надежные значения TSS, что может говорить в целом о приемлемом качестве моделей. При построении 149 моделей и поиске самых оптимальных из них мы применяли разнообразные подходы и настройки, но значения TSS никогда не превышали 0.5. Вполне возможно, что это связано с особенностями территории, которая в большинстве своем пригодна для существования медведей. Рассчитанные значения непрерывного индекса Бойса свидетельствуют о высоком качестве большинства моделей; т.е. они достаточно точно предсказывают присутствие вида там, где он действительно существует.

Дополнительные источники питания, которые используются для привлечения диких жи-



вотных (в основном копытных), стали важными пищевыми компонентами для многих популяций бурого медведя. Это наиболее актуально для Центральной и Восточной Европы (Гынчев 1993; Rigg & Gorman, 2005; Sidorovich, 2006; Vulla et al., 2009), а также Центральной части Европейской России (Пажетнов, 1993). В нашем случае таким источником могут являться только овсяные поля, засеиваемые в рамках биотехнических мероприятий. В то же время яблоневые сады не являются именно подкормкой, но так же имеют антропогенное происхождение.

Из восьми рассмотренных сценариев во всех, где был включен предиктор яблоневых садов и овсяных полей, мы наблюдали сильную переоценку этой переменной. Она как перетягивала на свою сторону процентный вклад, так и сосредотачивала вокруг себя пригодные местообитания в пространстве (рис. 5, правый ряд). Включение этой переменной в моделирование было предпринято нами с целью выяснения величины ее значимости. Во всех случаях именно она имела наибольший вес. В целом, чем меньше было расстояние до антропогенных источников пищи, тем выше качество местообитаний для медведей, и больше шансов обнаружить их присутствие. Однако данный ресурс имеет большое значение лишь в нажировочный период и только в урожайные годы (Ogurtsov, 2018), поэтому не может определять общую пригодность за период в 10 лет. В связи с этим, очевидно, что модели без данного предиктора становятся реалистичнее; но целиком его значение при этом не пропадает. Яблоневые сады находятся в заброшенных деревнях, которые расположены на песчаных и супесчаных отложениях камов и озов. После прекращения хозяйственной деятельности эти места и близлежащие пашни и сенокосы трансформировались в материковые луга. Овсяные поля засеивают также недалеко от заброшенных деревень. Таким образом, предиктор материковых лугов (и лугов в целом) косвенно отражает значение яблоневых садов и овсяных полей для медведей. В дальнейшем мы будем обсуждать только модели без учета переменной антропогенных источников пищи.

Предиктор проективного покрытия лугов внес наибольший вклад во все модели. Согласно другим нашим работам, значение материковых лугов очень высоко для медведей в течение всего периода бодрствования. Весной, как только начинается период вегетации растений, источником первой обильной пищи становится сныть (*Aegopodium podagraria* L.). Летом медведь переключается

на питание дудником (*Angelica sylvestris* L.), бутенем (*Chaerophyllum aromaticum* L.) и борщевиком (*Heraclеum sibiricum* L.) (Огурцов, 2015). С созреванием личинок, а затем куколок земляных муравьев он начинает сочетать питание растениями с раскапыванием гнезд этих насекомых (Огурцов, Федосеева, 2018). Осенью в урожайные годы преобладающее место занимают яблоки и овес, которые также распространены по материковым лугам (Ogurtsov, 2018). Таким образом, довольно большая часть пищевых требований удовлетворяется медведем с использованием данного биотопа.

В моделях пригодности местообитаний медведя в Хорватии и Словении луга занимают второе место после лесов и составляют от 3.7% до 4.2% участия соответственно (Ghoddousi, 2010). В Хорватии чаще всего они используются летом и являются важными пищевыми станциями (Kusak & Huber, 1998). В Словении, помимо травянистой растительности и муравьев, медведи добывают на лугах новорожденных оленят, не способных в первое время следовать за матерью (Ghoddousi, 2010). В некоторых регионах, таких как горы Пиндос в Греции, медведи проявляют устойчивое предпочтение открытых биотопов подобного типа (Mertzanis et al., 2008). В таежной зоне Европейской России предпочтение медведями лугов особенно велико. Учитывая достаточно низкую продуктивность лесов таежного облика, луга в кормовом отношении имеют здесь большое значение. Это отмечено для медведей Архангельской (Рыков, 1987) и Мурманской (Огурцов и др., 2017) областей.

Несмотря на использование медведем самых разнообразных местообитаний, основными для него являются все же лесные биотопы, представляя как широкое разнообразие источников пищи, так и надежные укрытия (Clevenger et al., 1992, 1997; Servheen et al., 1998; Munro et al., 2006; Ghoddousi, 2010). Во многих моделях именно проективное покрытие лесных территорий имело решающее значение для бурого медведя (Kobler & Adamic, 2000; Posillico et al., 2004; G uthlin et al., 2011; Martin et al., 2012). В то же время в нашем случае открытые пространства, напротив, обладали большей привлекательностью. Это связано со следующими причинами. Во-первых, территория исследований на 80.1% покрыта лесами. И наличие облесенных участков как главных защитных станций не является лимитирующим фактором. Во-вторых, беспокойство со стороны человека выражено слабо. Поэтому медведи-резиденты не испытывают выраженной реакции избегания открытых пространств. В-третьих, кормовые ре-

сурсы открытых территорий используются медведем на протяжении большего периода времени, чем лесные. Несмотря на то, что лесные биотопы представляют лучшие защитные станции, запасы пищи в них не так велики. Большая часть кормовых ресурсов медведей сосредоточена на открытых территориях, что свойственно и для других популяций вида (van Gils et al., 2014). Важно отметить, что участки с небольшим проективным покрытием лиственного леса имеют относительно высокие значения HSI (рис. 4). Именно такими участками являются небольшие лесные поляны, опушки и зарастающие лесной растительностью периферии лугов, т.е. основные места произрастания дудника и сныти. Известно, что подобные экотопы особенно привлекательны для медведей (Posillico et al., 2004).

Среди группы лиственных лесов выделяют молодые леса, пригодность которых больше, чем у спелых. Это связано с основными продуцируемыми кормами – орехами лещины (*Corylus avellana* L.) и ягодами рябины (*Sorbus aucuparia* L.), которые имеют важное значение для популяционной группировки медведя (Ogurtsov, 2018). Лиственные леса, производящие ягоды, семена и орехи, являются ключевыми местообитаниями для многих европейских популяций бурого медведя (Clevenger et al., 1992; Posillico et al., 2004).

Леса группы ельников-черничников имеют большое значение для всей популяционной группировки в годы урожая черники (*Vaccinium myrtillus* L.), которая является важным кормовым ресурсом для многих популяций медведя Европы (Johansen, 1997; Kusak & Huber, 1998; Hertel et al., 2016). Тем не менее, в построенных моделях мы не смогли полноценно отразить роль таких лесов. Несмотря на то, что все известные нам ельники-черничники, где кормятся медведи, попали в категорию пригодных местообитаний, их значения HSI не высоки, а вклад хвойных лесов в предсказания не велик (5% у модели MASH4). Так или иначе, хвойные леса подвержены рубкам на большей части Европейской России за пределами ООПТ. В ходе динамики сукцессионных рядов, которая следует за этим, ценность хвойных лесов для медведя сильно различается. На стадии вырубки они имеют нулевую пригодность, т.к. не обеспечивают животное ни пищей, ни укрытием. Есть сведения, доказывающие, что сплошные рубки в бореальных лесах уничтожают до 70% проективного покрытия черники (Atlegrim & Sjöberg, 1996), лишая, таким образом, медведя одного из важнейших кормов. Для полного восстановления

черничника необходимо около 55 лет (Hertel et al., 2016). При этом промежуточные стадии восстановления бореального леса также неблагоприятны в кормовом отношении, из-за густого лесного подроста, слабой освещенности и высокой конкуренции видов, что приводит к низкой продуктивности ягодных кустарничков (Hertel et al., 2016). Таким образом, только спелые еловые леса представляют для медведя пищевой интерес.

Верховые болота имеют минимальный показатель ремизности, но обеспечивают медведя кормом в самом начале весны и осенью (Пажетнов, Пажетнова, 1991). В первую очередь, это ягоды клюквы (*Oxycoccus* sp.), а также пушица (*Eriophorum vaginatum* L.). По результатам обзора наших моделей местообитаний, все болота обладают средним значением HSI, но вносят малый вклад в предсказания. Характерно, что модели распределения уменьшают значения предсказаний для болотных территорий, т.е. вероятность обнаружить там следы присутствия медведя оказывается небольшой (рис. 5).

Расстояние до воды может играть важную роль в пригодности местообитаний для животных (Gomez et al., 2014), в том числе медведей (Ansari & Ghoddousi, 2018). В наших моделях расстояние до рек не явилось значимым фактором. Это может быть связано как с тем, что на территории исследований хорошо развита сеть мелких рек и ручьев, так и с тем, что используемые точки встреч не смогли отразить их значение для бурого медведя. Помимо самих рек интерес для медведя представляют пойменные луга, сосредоточенные в их долинах. На таких участках животные питаются, кроме сныти и дудника, также таволгой (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), скердой (*Crepis paludosa* (L.) Moench) и бодяком (*Cirsium oleraceum* (L.) Scop.). Тем не менее, предиктор пойменных лугов не был значимым ни в одной из наших моделей, что связано с малым числом точек встреч в таких местах.

Поскольку на исследуемой территории фактор антропогенного беспокойства небольшой, он не оказывает заметного влияния на пригодность местообитаний медведей, в отличие от других исследований, где он является одним из ключевых (Kobler & Adamic, 2000; Mateo-Sánchez et al., 2013; Farashi et al., 2016; Piédallu et al., 2017). Известно, что человеческая деятельность, в частности его жилые поселения, отрицательно коррелирует с качеством местообитаний бурого медведя (Kobler & Adamic, 2000; Posillico et al., 2004; van Gils et al., 2014), что также доказано на моделях Мах-

Ent (Farashi et al., 2016). Тем не менее, территории, трансформированные такой деятельностью, после прекращения воздействия могут стать важными кормовыми станциями медведей. В нашем случае, кроме лугов, это заброшенные деревни, которые играют существенную роль в обеспечении медведей пищей на сегодняшний день. Несмотря на постепенное ухудшение качества яблоневых садов ввиду деятельности самих же медведей (заламывание яблонь до стадии прекращения роста), их плоды еще сохраняют высокие вкусовые качества и дают хорошие урожаи каждые 2–3 года.

Во многих работах фактор высоты над уровнем моря часто выступает как один из определяющих пригодность местообитаний медведя. Это особенно выражено для горных и сильно пересеченных территорий (Kobler & Adamic, 2000; van Gils et al., 2014; Maiorano et al., 2015). Предикторы крутизны и экспозиции, как правило, также играют существенную роль, влияя как на защитные свойства местообитаний, так и на качество растительности (van Gils et al., 2014). **Значение крутизны** как защитного фактора, снижающего риск контакта с человеком, было доказано для медведей в Швеции (Martin et al., 2010). **В нашем случае** эти две характеристики рельефа не вносили большой вклад. Это вызвано в целом равнинным характером территории. Однако их влияние выражено опосредованно через растительность.

Согласно построенным моделям, наиболее привлекательные территории для медведя сосредоточены в большей степени в охранной зоне, а не в самом заповеднике. Это области с относительно высоким рельефом и высокой продуктивностью растительности (индексом NDVI). Именно эти две переменные оказали наибольшее влияние в наших предыдущих моделированиях, выполненных с помощью дискриминантного анализа (Огурцов, 2016; Огурцов и др., 2016). В данной работе роль рельефа оказалась невысокой в связи с введением переменных типов ландшафтного покрова, которые не учитывались нами ранее. Место рельефа в иерархическом уровне значимости предикторов заняли материковые луга, распространение которых связано с моренно-камовыми грядами и связано с выпуклыми водораздельными поверхностями и склонами с агродерновой подзолистой почвой (Смирнова, Шапошников, 1999). Таким образом, данная переменная приняла на себя также и роль рельефа, который она косвенно отражает.

Модели распределения в целом воспроизводят те же отношения вида со средой обитания. Но

они увеличивают предсказания присутствия для материковых лугов и уменьшают их для других местообитаний, в частности для верховых болот и лиственных лесов. Таким образом, наиболее вероятными местами встреч следов жизнедеятельности медведя также являются материковые луга и заброшенные деревни, что в целом отражает особенности сбора данных о присутствии вида на территории исследования.

С точки зрения рассчитанной пригодной площади, в охранной зоне сосредоточено больше важных для медведей территорий, чем в заповеднике. Принимая во внимание только модели пригодности местообитаний без яблоневых садов и овсяных полей, в них привлекательно 66–67% охранной зоны и только 51% территории заповедника. Многие участки охранной зоны, в прошлом трансформированной активной человеческой деятельностью, находятся на стадии возобновления, привлекая медведей высокой продуктивностью кормовых ресурсов. Большой пищевой потенциал обусловлен как особенностями растительности и рельефа, так и хозяйственной деятельностью в прошлом. На фоне вымирания деревень и сокращения фактора беспокойства он определил высокую привлекательность этих мест для медведей. Еловые леса заповедника в этом отношении менее продуктивны с точки зрения кормовых ресурсов. Не считая насекомых-ксилофагов, активно размножающихся в омертвевших еловых стволах, и ос семейства *Vespidae*, они предоставляют, в основном, запасы черники, а неморальные ельники привлекают медведя рябиной и осиною (*Populus tremula* L.).

Точки встреч прошли все основные проверки и процедуры фильтрации. Влияние временной и пространственной неравномерности сбора данных было снижено, насколько это было приемлемо. Тем не менее, когда материал о присутствии диких животных собирается с помощью неинвазивных техник, всегда остается достаточно большая вероятность того, что не будет учтено присутствие вида там, где он в действительности был. Это приводит к ложноотрицательным значениям (false-negative rate; Piédallu et al., 2017), что, в свою очередь, может давать недооценку реального распределения вида (Lahoz-Monfort et al., 2014). Наиболее адекватным способом получения информации о точках встреч следует считать спутниковую телеметрию, что уже было выполнено в ряде работ (Martin et al., 2010; Maiorano et al., 2015). Метод сбора данных, примененный в настоящем исследовании, безусловно, не может

считаться наиболее подходящим для таких крупномасштабных исследований. Нами выявлены следующие его недостатки.

Во-первых, обследуя территории, так или иначе привязанные к сети лесных дорог и просек, исследователь не в силах получить информацию о реальном размещении медведей. Обнаружение следов их присутствия сильно зависит как от наблюдательности исследователя и знаний об экологии вида, так и от характера наземного покрова. Например, зарегистрировать питание медведя ягодами в ельниках-черничниках намного сложнее, чем питание растительностью или разорение муравейников на лугу ввиду различного субстрата и особенностей потребления пищи. Таким образом, значение ельников-черничников было нами явно недооценено. Удаленность болот и сложная проходимость многих речных пойм также приводят к недооценке данных местообитаний.

Во-вторых, помимо пространственной предвзятости в сборе данных, существует еще и временная: объем выборки за весенний период во всех случаях оказался намного меньше, чем за летний и осенний. Несмотря на выравнивание сезонных выборок, во всех моделях наблюдается переоценка значения наживочного периода и недооценка весеннего периода.

В-третьих, построенные модели пригодности местообитаний представляют собой в большей степени модели трофической ниши медведя, поскольку для их построения были использованы в основном данные о пищевых взаимосвязях (Mateo-Sánchez et al., 2016). Требования к защищенности угодий были нами также недооценены, так как для этого необходим большой объем данных о местах расположения берлог и лежек, сбор которых возможен только с применением телеметрии или участием многих полевых исследователей. Именно поэтому в наших моделях так низко значение темнохвойных лесов – важных защитных и зимовочных (берложных) стадий бурого медведя.

Наконец, вполне возможна «недостаточная реакция» вида на используемые предикторы. Есть основания полагать, что, если в качестве переменных среды вместо типов ландшафтного покрова включить основные кормовые ресурсы и защитные станции, реалистичность моделей возрастет.

### Заключение

Нами построены модели, отображающие пригодность местообитаний и потенциальное распределение бурого медведя на территории Центрально-Лесного заповедника и его охран-

ной зоны за период 2008–2018 гг. На их основе продемонстрированы основные возможности и подходы в моделировании с помощью метода максимальной энтропии. Успех предсказания независимых точек встреч для двух главных моделей составил 81%, что является высоким показателем для такого эвристического вида. Выявлено большое значение антропогенных источников пищи и искажение ими общей картины пригодности местообитаний и распределения. Установлено, что наибольшее влияние на пригодность местообитаний и распределение медведя оказывают проективное покрытие растительности лугов и молодых лиственных лесов, а также индекс NDVI. Территория охранной зоны в большей степени привлекательна для бурого медведя, чем территория заповедника за счет более высокой продуктивности экосистем, трансформированных человеческой деятельностью.

Несмотря на высокое качество построенных моделей и их высокую прогностическую способность, они не во всем согласуются с экспертной оценкой. Главным образом, было недооценено значение ельников-черничников, верховых болот, а также пойменных лугов. Построенные модели выявляют основные закономерности в предпочтении видом местообитаний, но не отражают некоторые детали в виду погрешностей при сборе данных. При крупномасштабном моделировании пригодности местообитаний для крупных млекопитающих на основе полевых регистраций точек встреч необходимо очень тщательно планировать маршрутные исследования как в пространстве, так и во времени.

### Дополнительная информация

Переменные окружающей среды, настройки моделей и значения переменных в моделях MaxEnt (Электронное приложение: Переменные окружающей среды, настройки моделей и значения переменных в моделях MaxEnt) могут быть найдены [здесь](#).

### Благодарности

Автор посвящает данную статью д.г.н. проф. Юрию Георгиевичу Пузаченко (ИПЭЭ РАН, Россия), выдающемуся экологу и географу современности, вдохновившему на эту работу. Без его наставлений и советов она не могла бы быть выполнена. Выражаю свою благодарность к.б.н. Анатолию Семеновичу Желтухину (Центрально-Лесной заповедник, Россия), оказавшему неоценимую помощь во время всех полевых исследований, а также всем сотрудникам отделов охраны и науки за предоставленные данные. Отдельно хочу поблагодарить María del Mar Delgado (Research Unit of

Biodiversity, Oviedo University (UMIB), Mieres, Spain), Vincenzo Penteriani (UMIB, Pyrenean Institute of Ecology, Zaragoza, Spain), Alejandra Zarzo-Arias (UMIB, Mieres, Spain) и Hein Van Gils (Northeast Forestry University, Harbin, China) за ценные советы по анализу данных и работе в MaxEnt. Также благодарю всех рецензентов, которые внесли конструктивные замечания и значительно улучшили эту статью.

## Литература

- Биатов А.П., Пономарева А.А. 2016. Опыт моделирования экологической ниши дикого кабана (*Sus scrofa* L.) на территории национального природного парка «Слобожанский» // Материалы III научно-методического семинара «ГИС и заповедные территории». Харьков: типография «Мадрид». С. 12–20.
- Гынчев Р. 1993. Исследование режима питания бурого медведя в Стара Планина // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. В 2 ч. Ч. 1. М.: Аргус. С. 70–74.
- Дубинин М.Ю. 2006. Вегетационные индексы. Перечень индексов и формул их определения // GIS-Lab. Точка доступа: <http://gis-lab.info/qa/vi.html>
- Дудов С.В. 2016. Моделирование распространения видов по данным рельефа и дистанционного зондирования на примере сосудистых растений нижнего горного пояса хр. Тукурингра (Зейский заповедник, Амурская область) // Журнал общей биологии. Т. 77(2). С. 122–134.
- Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б. 2009. Оценка качества местообитаний животных на основе учетов следовой активности и дистанционной информации // Сибирский экологический журнал. №3. С. 341–351.
- Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Котлов И.П., Широия И.И., Сандлерский Р.Б. 2016. Пространственно-временная динамика следовой активности лесной куницы (*Martes martes* L.), зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) и белки (*Sciurus vulgaris* L.) в Европейской южной тайге // Журнал общей биологии. Т. 77(4). С. 33–54.
- Желтухин А.С., Огурцов С.С. 2018. Фотоловушки в мониторинге лесных млекопитающих и птиц. Тверь: Полипресс. 54 с.
- Исаченко Т.И. 1980. Южнотаежные леса // Растительность европейской части СССР / С.А. Грибова, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Наука. С. 93–96.
- Козлов Д.Н., Пузаченко М.Ю., Федяева М.В., Пузаченко Ю.Г. 2008. Отображение пространственного варьирования свойств ландшафтного покрова на основе дистанционной информации и цифровой модели рельефа // Известия РАН. Серия географическая. №4. С. 112–124.
- Курбанов Э.А., Воробьев О.Н., Полевщикова Ю.А., Незамаев С.А., Демищева Е.Н. 2013. Сравнительный анализ спутниковых снимков высокого разрешения при дешифрировании древостоев, загрязненных отходами силикатного производства // Вестник Поволжского государственного технологического университета. №2. С. 74–90.
- Лисовский А.А., Оболенская Е.В. 2014. Исследование ареалов мелких млекопитающих юго-восточного Забайкалья методом моделирования экологической ниши // Журнал общей биологии. Т. 75(5). С. 353–371.
- Матюхина Д.С., Микелл Д.Д., Мурзин А.А., Пикунцов Д.Г., Фоменко П.В., Арамилев В.В., Литвинов М.Н., Салькина Г.П., Середкин И.В., Николаев И.Г., Костыря А.В., Гапонов В.В., Юдин В.Г., Дунищенко Ю.М., Смирнов Е.Н., Коркишко В.Г. 2014. Оценка влияния параметров окружающей среды на распространение амурского тигра на Дальнем Востоке России с помощью метода пространственного моделирования // Успехи наук о жизни. №9. С. 118–126.
- Огурцов С.С. 2015. Количественные характеристики питания бурого медведя (*Ursus arctos* L.) растениями семейства Зонтичные (*Umbelliferae*) // Ученые записки Казанского ун-та. Серия Естественные науки. Т. 157(1). С. 114–126.
- Огурцов С.С. 2016. Моделирование пригодности местообитаний бурого медведя на основе дистанционной информации // Териофауна России и сопредельных территорий: X Съезд Териологического общества при РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 294.
- Огурцов С.С., Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б. 2016. Применение данных дистанционного зондирования и ГИС для построения карт пригодности местообитаний бурого медведя (*Ursus arctos* L.) в Центрально-Лесном заповеднике // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 168.
- Огурцов С.С., Желтухина Ю.С. 2017. Поведение бурого медведя (*Ursus arctos*) во время питания яблоками: опыт использования фотоловушек с видеорежимом // Природные резерваты – гарант будущего. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. С. 195–200.
- 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
- Огурцов С.С., Федосеева Е.Б. 2018. Муравьи в питании бурого медведя (*Ursus arctos*) в Центрально-Лесном заповеднике // Муравьи и защита леса: Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума. Екатеринбург: УГЛТУ. С. 141–147.
- Пажетнов В.С., Пажетнова С.И. 1991. Значение верховых болот в жизни бурого медведя // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга: тезисы XI Всесоюзного полевого семинара-экскурсии по болотоведению. Ленинград. С. 121–124.
- Пажетнов В.С. 1993. Бурый медведь. Центр Европейской территории России // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука. С. 51–58.
- Пузаченко Ю.Г., Козлов Д.Н. 2007. Геоморфологическая история развития территории Центрально-лесного заповедника // Труды Центрально-Лесного государственного заповедника. Вып. 4. С. 125–159.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б. 2010. Анализ пространственно-временной динамики эко-

- логической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) // Журнал общей биологии. Т. 71(6). С. 467–487.
- Рыков А.М. 1987. Экология бурого медведя в Среднем Пинежье // Экология медведей. Новосибирск: Наука. С. 76–84.
- Смирнова О.В., Шапошников Е.С. (ред.). 1999. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. Спб.: РБО. 549 с.
- Черепанов А.С. 2011. Вегетационные индексы // Геоматика. №2. С. 98–102.
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification // IEEE Transactions on Automatic Control. Vol. 19(6). P. 716–723. DOI: 10.1109/TAC.1974.1100705
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) // Journal of Applied Ecology Vol. 43(6). P. 1223–1232. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Anderson R.P., Gonzalez Jr.I. 2011. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent // Ecological Modelling. Vol. 222(15). P. 2796–2811. DOI:10.1016/j.ecolmodel.2011.04.011
- Ansari M.H., Ghoddousi A. 2018. Water availability limits brown bear distribution at the southern edge of its global range // Ursus. Vol. 29(1). P. 13–24. DOI: 10.2192/URSUS-D-16-00017.1
- Atlegrim O, Sjöberg K. 1996. Response of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) to clearcutting and single-tree selection harvests in uneven-aged boreal *Picea abies* forests // Forest Ecology and Management. Vol. 86(1–3). P. 39–50. DOI: 10.1016/S0378-1127(96)03794-2
- Baasch D.M., Tyre A.J., Millspaugh J.J., Hygnstrom S.E., Vercauteren K.C. 2010. An evaluation of three statistical methods used to model resource selection // Ecological Modelling. Vol. 221(4). P. 565–574. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2009.10.033
- Banerjee A.K., Mukherjee A., Dewanji A. 2017. Potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in India – evidence of climatic niche and biome shifts // Flora. Vol. 234. P. 215–223. DOI: 10.1016/j.flora.2017.08.001
- Bassi E., Willis S.G., Passilongo D., Mattioli L., Apollonio M. 2015. Predicting the Spatial Distribution of Wolf (*Canis lupus*) Breeding Areas in a Mountainous Region of Central Italy // PLoS ONE. Vol. 10(6). Art. e0124698. DOI: 10.1371/journal.pone.0124698
- Boria R.A., Olson L.E., Goodman S.M., Anderson R.P. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models // Ecological Modelling. Vol. 275. P. 73–77. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K.A. 2002. Evaluating resource selection functions // Ecological Modelling. Vol. 157(2–3). P. 281–300. DOI: 10.1016/S0304-3800(02)00200-4
- Broennimann O. 2018. Package ‘ecospat’, version 3.0. Spatial Ecology Miscellaneous Methods. 107 p.
- Brown J.L. 2014. SDMtoolbox: a Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // Methods in Ecology and Evolution. Vol. 5(7). P. 694–700. DOI: 10.1111/2041-210X.12200
- Brown J.L., Bennett J.R., French C.M. 2017. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // PeerJ. Vol. 5. Art. e4095. DOI: 10.7717/peerj.4095
- Burnham K.P., Anderson D.R. 2002. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. 2<sup>nd</sup> ed. USA, New York: Springer-Verlag. 488 p. DOI: 10.1007/b97636
- Callen S.T., Miller A.J. 2015. Signatures of niche conservatism and niche shift in the North American kudzu (*Pueraria montana*) invasion // Diversity and Distributions. Vol. 21(8). P. 853–863. DOI: 10.1111/ddi.12341
- Cherednichenko O., Gorik V., Borodulina V. 2016. Herb vegetation diversity in the north of Central Forest Reserve (Tver province, Russia) // 25<sup>th</sup> Meeting of European Vegetation Survey. Italy, Roma: Sapienza University. P. 26.
- Ciarniello L.M., Boyce M.S., Heard D.C., Seip D.R. 2007. Components of grizzly bear habitat selection: density, habitats, roads, and mortality risks // Journal of Wildlife Management. Vol. 71(5). P. 1446–1457. DOI: 10.2193/2006-229
- Clements G.R., Rayan D.M., Aziz S.A., Kawanishi K., Traeholt C., Magintatn D., Yazi M.F.A., Tingley R. 2012. Predicting the distribution of the Asian Tapir (*Tapirus indicus*) in Peninsular Malaysia using maximum entropy modelling // Integrative Zoology. Vol. 7(4). P. 400–406. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2012.00314.x
- Clevenger A.P., Purroy F.J., Pelton M.R. 1992. Brown bear (*Ursus arctos* L.) habitat use in the Cantabrian Mountains, Spain // Mammalia. Vol. 56(2). P. 203–214. DOI: 10.1515/mamm-1992-0204
- Clevenger A.P., Purroy F.J., Campos M.A. 1997. Habitat assessment of a relict brown bear population in Northern Spain // Biological Conservation. Vol. 80(1). P. 17–22. DOI: 10.1016/S0006-3207(96)00081-X
- Congedo L. 2014. Semi-Automatic Classification Plugin. Documentation. 106 p.
- Corsi F., De Leeuw J., Skidmore A. 2000. Modelling Species Distribution with GIS // Research techniques in animal ecology: controversies and consequences / L. Boitani, K. Fuller. (Eds.). New York: Columbia University Press. P. 389–425.
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Marquéz J.R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P.J., Münkemüller T., McClean C., Osborne P.E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A.K., Zurell D., Lautenbach S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance // Ecography. Vol. 36(1). P. 27–46. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehman A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.M.M., Peterson A.T., Phillips S.J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S., Zimmermann N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occur-

- rence data // *Ecography*. Vol. 29(2). P. 129–151. DOI: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for Ecologists // *Diversity and Distributions*. Vol. 17(1). P. 43–57. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Eriksson T., Dalerum F. 2018. A MaxEnt approach to identify potential range expansion areas for an expanding wolf population // *Biological Conservation*. Vol. 220. P. 170–181. DOI: 10.1016/j.biocon.2018.02.019
- Farashi A., Parvian N., Najafabadi M.S. 2016. Land Use and Land Cover Change in Protected Areas: Using Remote Sensing to Survey Suitable Habitats of Brown Bear *Ursus arctos* // *Polish Journal of Ecology*. Vol. 64(3). P. 420–430. DOI: 10.3161/15052249PJE2016.64.3.011
- Fekede R.J., van Gils H., Huang L., Wang X. 2018. High probability areas for ASF infection in China along the Russian and Korean borders // *Transboundary and Emergence Diseases*. Vol. 66(2). P. 852–864. DOI: 10.1111/tbed.13094
- Fielding A.H., Bell J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models // *Environmental Conservation*. Vol. 24(1). P. 38–49. DOI: 10.1017/S0376892997000088
- Frans V.F., Augé A.A., Edelhoff H., Erasmí S., Balkenhol N., Engler J.O. 2018. Quantifying apart what belongs together: A multi-state species distribution modelling framework for species using distinct habitats // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 9(1). P. 98–108. DOI: 10.1111/2041-210X.12847
- Freire Filho R., Palmeirim J.M. 2019. Potential distribution of and priority conservation areas for the Endangered Caatinga howler monkey *Alouatta ululata* in north-eastern Brazil // *Oryx*. DOI: 10.1017/S0030605318001084
- Gao B.C. 1996. NDWI – A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space // *Remote Sensing of Environment*. Vol. 58(3). P. 257–266. DOI: 10.1016/S0034-4257(96)00067-3
- Garrote G., Fernández-López J., López G., Ruiz G., Simón M.A. 2018. Prediction of Iberian lynx road-mortality in southern Spain: a new approach using the MaxEnt algorithm // *Animal Biodiversity and Conservation*. Vol. 41(2). P. 217–225. DOI: 10.32800/abc.2018.41.0217
- Ghoddousi A. 2010. Habitat suitability modelling of the Brown bear *Ursus arctos* in Croatia and Slovenia using telemetry data. MSc Thesis. London: Imperial College London. 71 p.
- Glover-Kapfer P. 2015. A training manual for habitat suitability and connectivity modeling using tigers (*Panthera tigris*) in Bhutan as example. Technical Report. WWF – Bhutan. 46 p. DOI: 10.13140/RG.2.2.34804.86409
- Gomez J.J., Túnez J.I., Fracassi N., Cassini M.H. 2014. Habitat suitability and anthropogenic correlates of Neotropical river otter (*Lontra longicaudis*) distribution // *Journal of Mammalogy*. Vol. 95 (4). P. 824–833. DOI: 10.1644/13-MAMM-A-265
- Guisan A., Zimmermann N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological Modelling*. Vol. 135 (2–3). P. 147–186. DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. 2017. *Habitat suitability and distribution models*. Cambridge: Cambridge University Press. 462 p.
- Güthlin D., Knauer F., Kneip T., Küchenhoff H., Kaczensky P., Rauer G., Jonozović M., Mustoni A., Jerina K. 2011. Estimating habitat suitability and potential population size for brown bears in the Eastern Alps // *Biological Conservation*. Vol. 144(5). P. 1733–1741. DOI: 10.1016/j.biocon.2011.03.010
- Harris L.D., Kangas P. 1988. Reconsideration of the habitat concept // *Transactions of the 53<sup>rd</sup> North American Wildlife and Natural Resources Conference / R.E. McCabe (Ed.)*. Washington, DC.: Wildlife Management Institute. P. 137–143.
- Hertel A.G., Steyaert S.M.J.G., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H.K., Gelink H.W., Kindberg J., Swenson J.E. 2016. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. Vol. 70(6). P. 831–842. DOI 10.1007/s00265-016-2106-2
- Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. 2017. Package ‘dismo’, version 1.1-4. *Species Distribution Modeling*. 68 p.
- Hirzel A.H., Helfer V., Metral F. 2001. Assessing habitat-suitability models with a virtual species // *Ecological Modelling*. Vol. 145(2–3). P. 111–121. DOI: 10.1016/S0304-3800(01)00396-9
- Hirzel A.H., Le Lay G., Helfer V., Randin C., Guisan A. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // *Ecological Modelling*. Vol. 199(2). P. 142–152. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017
- Hirzel A.H., Le Lay G. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 45(5). P. 1372–1381. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x
- Johansen T. 1997. The diet of the brown bear (*Ursus arctos*) in central Sweden. MSc Thesis. Trondheim: Norwegian University of Science and Technology. 36 p.
- Kalboussi M., Achour H. 2017. Modelling the spatial distribution of snake species in northwestern Tunisia using maximum entropy (Maxent) and Geographic Information System (GIS) // *Journal of Forestry Research*. Vol. 29(1). P. 233–245. DOI: 10.1007/s11676-017-0436-1
- Kalkvik H.M., Stout I.J., Doonan T.J., Parkinson C.L. 2012. Investigating niche and lineage diversification in widely distributed taxa: phylogeography and ecological niche modeling of the *Peromyscus maniculatus* species group // *Ecography*. Vol. 35(1). P. 54–64. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2011.06994.x
- Kaufman Y.J., Tanre D. 1992. Atmospherically resistant vegetation index (ARVI) for EOS-MODIS // *IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium*. New York: IEEE. P. 261–270.
- Kobler A., Adamic M. 2000. Identifying brown bear habitat by a combined GIS and machine learning method // *Ecological Modelling*. Vol. 135(2–3). P. 291–300. DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00384-7
- Kramer-Schadt S., Niedballa J., Pilgrim J.D., Schröder B., Lindenborn J., Reinfelder V., Stillfried M., Heckmann I., Scharf A.K., Augeri D.M., Cheyne S.M., Hearn A.J., Ross J., Macdonald D.W., Mathai J., Eaton J., Marshall A.J., Semiadi G., Rustam R., Bernard H., Alfred R., Samejima H., Duckworth J.W., Breitenmoser-Wuersten C., Belant J.L., Hofer H., Wilting A. 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribu-

- tion models // Diversity and Distributions. Vol. 19(11). P. 1366–1379. DOI: 10.1111/ddi.12096
- Kusak J., Huber D. 1998. Brown bear habitat quality in Gorski kotar, Croatia // *Ursus*. Vol. 10. P. 281–291.
- Lahoz-Monfort J.J., Guillera-Aroita G., Wintle B.A. 2014. Imperfect detection impacts the performance of species distribution models // *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 23(4). P. 504–515. DOI: 10.1111/geb.12138
- Li W., Guo Q.E.C., Elkan C. 2011. Can we model the probability of presence of species without absence data? // *Ecography*. Vol. 34 (6). P. 1096–1105. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2011.06888.x
- Libal N.S., Belant J.L., Leopold B.D., Wang G., Owen P.A. 2011. Despotism and risk of infanticide influence grizzly bear den-site selection // *PLoS ONE*. Vol. 6(9). Art. e24133. DOI: 10.1371/journal.pone.0024133
- Liu C., Berry P.M., Dawson T.P., Pearson R.G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions // *Ecography*. Vol. 28(3). P. 385–393. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x
- Liu C., White M., Newell G. 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data // *Journal of Biogeography*. Vol. 40(4). P. 778–789. DOI: 10.1111/jbi.12058
- Lobo J.M., Jiménez-Valverde A., Real R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models // *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 17(2). P. 145–151. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Lobo J., Jiménez-Valverde A., Hortal J. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling // *Ecography*. Vol. 33(1). P. 103–114. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x
- Maiorano L., Boitani L., Monaco A., Tosoni E., Ciucci P. 2015. Modeling the distribution of Apennine brown bears during hyperphagia to reduce the impact of wild boar hunting // *European Journal of Wildlife Research*. Vol. 61(2). P. 241–253. DOI: 10.1007/s10344-014-0894-0
- Markov N., Pankova N., Morelle K. 2019. Where winter rules: Modeling wild boar distribution in its north-eastern range // *Science of the Total Environment*. Vol. 687. P. 1055–1064. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.06.157
- Martin J., Basille M., Van Moorter B., Kindberg J., Allainé D., Swenson J.E. 2010. Coping with human disturbance: spatial and temporal tactics of the brown bear (*Ursus arctos*) // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 88(9). P. 875–883. DOI: 10.1139/Z10-053
- Martin J., Revilla E., Quenette P.Y., Naves J., Allainé D., Swenson J.E. 2012. Brown bear habitat suitability in the Pyrenees: transferability across sites and linking scales to make the most of scarce data // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 49(3). P. 621–631. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2012.02139.x
- Mateo-Sánchez M.C., Cushman S.A., Saura S. 2013. Scale dependence in habitat selection: the case of the endangered brown bear (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Range (NW Spain) // *International Journal of Geographical Information Science*. Vol. 28(8). P. 1531–1546. DOI: 10.1080/13658816.2013.776684
- Mateo-Sánchez M.C., Gastón A., Ciudad C., García-Viñas J.I., Cuevas J., López-Leiva C., Fernández-Landa A., Algeet-Abarquero N.A., Marchamalo M., Fortin M.J., Saura S. 2016. Seasonal and temporal changes in species use of the landscape: how do they impact the inferences from multi-scale habitat modeling? // *Landscape Ecology*. Vol. 31(6). P. 1261–1276. DOI: 10.1007/s10980-015-0324-z
- Merow C., Smith M.J., Silander Jr.J.A. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter // *Ecography*. Vol. 36(10). P. 1058–1069. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x
- Mertzanis G., Kallimanis A., Kanellopoulos N., Sgardelis S., Tragos A., Aravidis I. 2008. Brown bear (*Ursus arctos* L.) habitat use patterns in two regions of northern Pindos, Greece – management implications // *Journal of Natural History*. Vol. 42(5–8). P. 301–315. DOI: 10.1080/00222930701835175
- Mitchell M.S., Zimmerman J.W., Powell R.A. 2002. Test of a Habitat Suitability Index for Black Bears in the Southern Appalachians // *Wildlife Society Bulletin*. Vol. 30(3). P. 794–808. DOI: 10.2307/3784233
- Monserud R.A., Leemans R. 1992. Comparing global vegetation maps with Kappa statistic // *Ecological Modelling*. Vol. 62(4). P. 275–293. DOI: 10.1016/0304-3800(92)90003-W
- Motohka T., Nasahara K.N., Oguma H., Tsuchida S. 2010. Applicability of Green-Red Vegetation Index for Remote Sensing of Vegetation Phenology // *Remote Sensing*. Vol. 2(10). P. 2369–2387. DOI: 10.3390/rs2102369
- Moya W., Jacome G., Yoo C. 2017. Past, current, and future trends of red spiny lobster based on PCA with MaxEnt model in Galapagos Islands, Ecuador // *Ecology and Evolution*. Vol. 7(13). P. 4881–4890. DOI: 10.1002/ece3.3054
- Munro R.H.M., Nielsen S.E., Price M.H., Stenhouse G.B., Boyce M.S. 2006. Seasonal and diel patterns of grizzly bear diet and activity in West-Central Alberta // *Journal of Mammalogy*. Vol. 87(6). P. 1112–1121. DOI: 10.1644/05-MAMM-A-410R3.1
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 5(11). P. 1198–1205. DOI: 10.1111/2041-210X.12261
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P. 2018. Package 'ENMeval', version 0.3.0. Automated Runs and Evaluations of Ecological Niche Models. 26 p.
- Nielsen S.E., Boyce M.S., Stenhouse G.B., Munro R.H.M. 2002. Modeling grizzly bear habitats in the Yellowhead ecosystem of Alberta: taking autocorrelation seriously // *Ursus*. Vol. 13. P. 45–56.
- 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
- Pal M., Mather P.M. 2003. An assessment of the effectiveness of decision tree methods for land cover classification // *Remote Sensing of Environment*. Vol. 86(4). P. 554–565. DOI: 10.1016/S0034-4257(03)00132-9
- Pearce J., Boyce M. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data // *Journal of Applied*



- Ecology. Vol. 43(3). P. 405–412. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2005.01112.x
- Pearson R.G., Raxworthy C., Nakamura M., Peterson A.T. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar // *Journal of Biogeography*. Vol. 34(1). P. 102–117. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Phillips S.J. 2010. A Brief Tutorial on Maxent // *Lessons in Conservation*. Vol. 3. P. 108–135.
- Phillips S.J., Dudík M., Schapire R.E. 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling // *Proceedings of the 21<sup>st</sup> International Conference on Machine Learning*. Banff, Canada. P. 655–662.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modelling*. Vol. 190(3–4). P. 231–259. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips S.J., Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. Vol. 31(2). P. 161–175. DOI: 10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x
- Phillips S.J., Dudík M., Elith J., Graham C.H., Lehmann A., Leathwick J., Ferrier S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data // *Ecological Applications*. Vol. 19(1). P. 181–197. DOI: 10.1890/07-2153.1
- Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair M.E. 2017. Opening the black-box: an open-source release of Maxent // *Ecography*. Vol. 40(7). P. 887–893. DOI: 10.1111/ecog.03049
- Phillips S.J., Dudík M., Schapire R.E. 2018. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). Available from: [http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/)
- Piédallu B., Quenette P.Y., Bombillon N., Gastineau A., Miquel C., Gimenez O. 2017. Determinants and patterns of habitat use by the brown bear *Ursus arctos* in the French Pyrenees revealed by occupancy modelling // *Oryx*. Vol. 53(2). P. 334–343. DOI: 10.1017/s0030605317000321
- Posillico M., Meriggi A., Pagnin E., Lovari S., Russo L. 2004. A habitat model for brown bear conservation and land use planning in the central Apennines // *Biological Conservation*. Vol. 118(2). P. 141–150. DOI: 10.1016/j.biocon.2003.07.017
- Priti H., Aravind N.A., Uma Shaanker R., Ravikanth G. 2016. Modeling impacts of future climate on the distribution of Myristicaceae species in the Western Ghats, India // *Ecological Engineering*. Vol. 89. P. 14–23. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2016.01.006
- R Development Core Team. 2018. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from: <http://www.R-project.org>
- Radosavljevic A., Anderson R.P. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation // *Journal of Biogeography*. Vol. 41(4). P. 629–643. DOI: 10.1111/jbi.12227
- Remya K., Ramachandran A., Jayakumar S. 2015. Predicting the current and future suitable habitat distribution of *Myristica dactyloides* Gaertn. using MaxEnt model in the Eastern Ghats, India // *Ecological Engineering*. Vol. 82. P. 184–188. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2015.04.053
- Rigg R., Gorman M. 2005. Diet of brown bears (*Ursus arctos*): New results from the Tatras region and a comparison of research methods // *Výskum a ochrana cicavcov na Slovensku*. Vol. 7. P. 61–79.
- Riley S.J., DeGloria S.D., Elliot S.D. 1999. A Terrain Ruggedness Index that quantifies topographic heterogeneity // *Intermountain Journal of Sciences*. Vol. 5(1–4). P. 23–27.
- Rouse J.W., Haas R.H., Schell J.A., Deering D.W. 1973. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS // *Third ERTS Symposium*. NASA SP-351. Vol. 1. Washington, DC. P. 309–317.
- Schoen J.W., Flynn R.W., Suring L.H., Titus K., Beier L.R. 1994. Habitat-capability model for brown bear in Southeast Alaska // *Ursus*. Vol. 9(1). P. 327–337. DOI: 10.2307/3872718
- Servheen C., Herrero S., Peyton B. 1998. Bears. Status Survey and Conservation Action Plan. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Bear and Polar Bear Specialist Groups. 309 p.
- Sidorovich V.E. 2006. Ecological studies of brown bear (*Ursus arctos*) in Belarus: Distribution, population trends and dietary structure // *Acta Zoologica Lituanica*. Vol. 16(3). P. 185–190. DOI: 10.1080/13921657.2006.10512729
- Su J., Aryal A., Hegab I.M., Shrestha U.B., Coogan S.C.P., Sathyakumar S., Dalannast M., Dou Z., Suo Y., Dabu X., Fu H., Wu L., Ji W. 2018. Decreasing brown bear (*Ursus arctos*) habitat due to climate change in Central Asia and the Asian Highlands // *Ecology and Evolution*. Vol. 8(23). P. 11887–11899. DOI: 10.1002/ece3.4645
- Syfert M.M., Smith M.J., Coomes D.A. 2013. The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models // *PLoS ONE*. Vol. 8(7). Art. e55158. DOI: 10.1371/journal.pone.0055158
- Thapa A., Wu R., Hu Y., Nie Y., Singh P., Khatiwada J.R., Yan L., Gu X., Wei F. 2018. Predicting the potential distribution of the endangered red panda across its entire range using MaxEnt modeling // *Ecology and Evolution*. Vol. 8(21). P. 10542–10554. DOI: 10.1002/ece3.4526
- Turney L., Roberts A.M. 2004. Grizzly Bear Spring, Summer, and Fall – Habitat Suitability Models. Morice and Lakes Forest Districts IFPA: Ardea Biological Consulting. 24 p.
- USGS. 2015. Landsat 8 (L8) data users handbook. Version 1.0. Earth Resources Observation and Science (EROS) Center 8. 98 p.
- Van Gils H., Westinga E., Carafa M., Antonucci A., Ciaschetti G. 2014. Where the bears roam in Majella National Park, Italy // *Journal for Nature Conservation*. Vol. 22(1). P. 23–34. DOI: 10.1016/j.jnc.2013.08.001
- Varela S., Anderson R.P., García-Valdés R., Fernández-González F. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models // *Ecography*. Vol. 37(11). P. 1084–1091. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x
- Vulla E., Hobson K.A., Korsten M., Leht M., Martin A.J., Lind A., Männil P., Valdmann H., Saarma U. 2009. Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: Evidence from brown bears, badgers and pine

- martens // *Annales Zoologici Fennici*. Vol. 46(6). P. 395–415. DOI: 10.5735/086.046.0601
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. Vol. 33(3). P. 607–611. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x
- Warren D.L., Seifert S.N. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria // *Ecological Applications*. Vol. 21(2). P. 335–342. DOI: 10.1890/10-1171.1
- Yiwen Z., Wei L.B., Yeo D.C.J. 2016. Novel methods to select environmental variables in MaxEnt: A case study using invasive crayfish // *Ecological Modelling*. Vol. 341. P. 5–13. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2016.09.019
- Young N., Carter L., Evangelista P., Jarnevich C. 2011. A MaxEnt model v.3.3.3e tutorial (ArcGIS v.10). Fort Collins, Colorado: Natural Resource Ecology Laboratory at Colorado State University and the National Institute of Invasive Species Science. P. 1–30.
- Zarzo-Arias A., Penteriani V., Delgado M.d.M., Peón Torre P., García-González R., Mateo-Sánchez M.C., García P.V., Dalerum F. 2019. Identifying potential areas of expansion for the endangered brown bear (*Ursus arctos*) population in the Cantabrian Mountains (NW Spain) // *PLoS ONE*. Vol. 14(1). Art. e0209972. DOI: 10.1371/journal.pone.0209972
- Ziółkowska E., Ostapowicz K., Radeloff V.C., Kuemmerle T., Sergiel A., Zwijacz-Kozica T., Zięba F., Śmietana W., Selva N. 2016. Assessing differences in connectivity based on habitat versus movement models for brown bears in the Carpathians // *Landscape Ecology*. Vol. 31(8). P. 1863–1882. DOI: 10.1007/s10980-016-0368-8
- ## References
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19(6): 716–723. DOI: 10.1109/TAC.1974.1100705
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43(6): 1223–1232. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Anderson R.P., Gonzalez Jr.I. 2011. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent. *Ecological Modelling* 222(15): 2796–2811. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2011.04.011
- Ansari M.H., Ghoddousi A. 2018. Water availability limits brown bear distribution at the southern edge of its global range. *Ursus* 29(1): 13–24. DOI: 10.2192/URSUS-D-16-00017.1
- Atlegrim O., Sjöberg K. 1996. Response of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) to clearcutting and single-tree selection harvests in uneven-aged boreal *Picea abies* forests. *Forest Ecology and Management* 86(1–3): 39–50. DOI: 10.1016/S0378-1127(96)03794-2
- Baasch D.M., Tyre A.J., Millsbaugh J.J., Hygnstrom S.E., Vercauteren K.C. 2010. An evaluation of three statistical methods used to model resource selection. *Ecological Modelling* 221(4): 565–574. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2009.10.033
- Banerjee A.K., Mukherjee A., Dewanji A. 2017. Potential distribution of *Mikania micrantha* Kunth in India – evidence of climatic niche and biome shifts. *Flora* 234: 215–223. DOI: 10.1016/j.flora.2017.08.001
- Bassi E., Willis S.G., Passilongo D., Mattioli L., Apollonio M. 2015. Predicting the Spatial Distribution of Wolf (*Canis lupus*) Breeding Areas in a Mountainous Region of Central Italy. *PLoS ONE* 10(6): e0124698. DOI: 10.1371/journal.pone.0124698
- Biatov A.P., Ponomareva A.A. 2016. Experience in modeling the ecological niche of wild boar (*Sus scrofa* L.) on the territory of Slobzhansky National Park. In: *GIS and Protected Areas: Proceedings of the III Scientific-Methodical Seminar*. Kharkiv: Publishing House «Madrid». P. 12–20. [In Russian]
- Boria R.A., Olson L.E., Goodman S.M., Anderson R.P. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275: 73–77. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K.A. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157(2–3): 281–300. DOI: 10.1016/S0304-3800(02)00200-4
- Broennimann O. 2018. Package ‘ecospat’, version 3.0. *Spatial Ecology Miscellaneous Methods*. 107 p.
- Brown J.L. 2014. SDMtoolbox: a Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution* 5(7): 694–700. DOI: 10.1111/2041-210X.12200
- Brown J.L., Bennett J.R., French C.M. 2017. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *PeerJ* 5: e4095. DOI: 10.7717/peerj.4095
- Burnham K.P., Anderson D.R. 2002. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. 2<sup>nd</sup> ed. USA, New York: Springer-Verlag. 488 p. DOI: 10.1007/b97636
- Callen S.T., Miller A.J. 2015. Signatures of niche conservatism and niche shift in the North American kudzu (*Pueraria montana*) invasion. *Diversity and Distributions* 21(8): 853–863. DOI: 10.1111/ddi.12341
- Cherednichenko O., Gorik V., Borodulina V. 2016. Herb vegetation diversity in the north of Central Forest Reserve (Tver province, Russia). In: *25<sup>th</sup> Meeting of European Vegetation Survey*. Italy, Roma: Sapienza University. P. 26.
- Cherepanov A.S. 2011. Vegetation indices. *Geomatika* 2: 98–102. [In Russian]
- Ciarniello L.M., Boyce M.S., Heard D.C., Seip D.R. 2007. Components of grizzly bear habitat selection: density, habitats, roads, and mortality risks. *Journal of Wildlife Management* 71(5): 1446–1457. DOI: 10.2193/2006-229
- Clements G.R., Rayan D.M., Aziz S.A., Kawanishi K., Traeholt C., Magintatn D., Yazi M.F.A., Tingley R. 2012. Predicting the distribution of the Asian Tapir (*Tapirus indicus*) in Peninsular Malaysia using maximum entropy modelling. *Integrative Zoology* 7(4): 400–406. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2012.00314.x
- Clevenger A.P., Purroy F.J., Pelton M.R. 1992. Brown bear (*Ursus arctos* L.) habitat use in the Cantabrian Moun-

- tains, Spain. *Mammalia* 56(2): 203–214. DOI: 10.1515/mamm-1992-0204
- Clevenger A.P., Purroy F.J., Campos M.A. 1997. Habitat assessment of a relict brown bear population in Northern Spain. *Biological Conservation* 80(1): 17–22. DOI: 10.1016/S0006-3207(96)00081-X
- Congedo L. 2014. *Semi-Automatic Classification Plugin*. Documentation. 106 p.
- Corsi F., De Leeuw J., Skidmore A. 2000. Modelling Species Distribution with GIS. In: L. Boitani, K. Fuller (Eds.): *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. New York: Columbia University Press. P. 389–425.
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Márquez J.R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P.J., Münkemüller T., McClean C., Osborne P.E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A.K., Zurell D., Lautenbach S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36(1): 27–46. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x
- Dubin M. 2006. Vegetation indices. The list of indices and formulas for their definition. In: *GIS-Lab*. Available from: <http://gis-lab.info/qa/vi.html> [In Russian]
- Dudov S.V. 2016. Modeling of species distribution using topography and remote sensing data, with vascular plants of the Tukuringra Range low mountain belt (Zeya State Nature Reserve, Amur Region) as a case study. *Zhurnal Obshchei Biologii* 77(2): 122–134. [In Russian]
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehman A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.M.M., Peterson A.T., Phillips S.J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S., Zimmermann N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29(2): 129–151. DOI: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17(1): 43–57. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Eriksson T., Dalerum F. 2018. A MaxEnt approach to identify potential range expansion areas for an expanding wolf population. *Biological Conservation* 220: 170–181. DOI: 10.1016/j.biocon.2018.02.019
- Farashi A., Parvian N., Najafabadi M.S. 2016. Land Use and Land Cover Change in Protected Areas: Using Remote Sensing to Survey Suitable Habitats of Brown Bear *Ursus arctos*. *Polish Journal of Ecology* 64(3): 420–430. DOI: 10.3161/15052249PJE2016.64.3.011
- Fekede R.J., van Gils H., Huang L., Wang X. 2018. High probability areas for ASF infection in China along the Russian and Korean borders. *Transboundary and Emergence Diseases* 66(2): 852–864. DOI: 10.1111/tbed.13094
- Fielding A.H., Bell J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24(1): 38–49. DOI: 10.1017/S0376892997000088
- Frans V.F., Augé A.A., Edelhoff H., Erasmi S., Balkenhol N., Engler J.O. 2018. Quantifying apart what belongs together: A multi-state species distribution modelling framework for species using distinct habitats. *Methods in Ecology and Evolution* 9(1): 98–108. DOI: 10.1111/2041-210X.12847
- Freire Filho R., Palmeirim J.M. 2019. Potential distribution of and priority conservation areas for the Endangered Caatinga howler monkey *Alouatta ululata* in north-eastern Brazil. *Oryx*. DOI: 10.1017/S0030605318001084
- Gao B.C. 1996. NDWI – A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sensing of Environment* 58(3): 257–266. DOI: 10.1016/S0034-4257(96)00067-3
- Garrote G., Fernández-López J., López G., Ruiz G., Simón M.A. 2018. Prediction of Iberian lynx road-mortality in southern Spain: a new approach using the MaxEnt algorithm. *Animal Biodiversity and Conservation* 41(2): 217–225. DOI: 10.32800/abc.2018.41.0217
- Ghoddousi A. 2010. *Habitat suitability modelling of the Brown bear Ursus arctos in Croatia and Slovenia using telemetry data*. MSc Thesis. London: Imperial College London. 71 p.
- Glover-Kapfer P. 2015. *A training manual for habitat suitability and connectivity modeling using tigers (Panthera tigris) in Bhutan as example*. Technical Report. WWF – Bhutan. 46 p. DOI: 10.13140/RG.2.2.34804.86409
- Gomez J.J., Túnez J.I., Fracassi N., Cassini M.H. 2014. Habitat suitability and anthropogenic correlates of Neotropical river otter (*Lontra longicaudis*) distribution. *Journal of Mammalogy* 95(4): 824–833. DOI: 10.1644/13-MAMM-A-265
- Guisan A., Zimmermann N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135 (2–3): 147–186. DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. 2017. *Habitat suitability and distribution models*. Cambridge: Cambridge University Press. 462 p.
- Güthlin D., Knauer F., Kneip T., Küchenhoff H., Kaczensky P., Rauer G., Jonozovič M., Mustoni A., Jerina K. 2011. Estimating habitat suitability and potential population size for brown bears in the Eastern Alps. *Biological Conservation* 144(5): 1733–1741. DOI: 10.1016/j.biocon.2011.03.010
- Gynchev R. 1993. Study of the brown bear diet in Stara Planina. In: *Bears of Russia and adjacent countries – the status of populations. Part 1*. Moscow: Argus. P. 70–74. [In Russian]
- Harris L.D., Kangas P. 1988. Reconsideration of the habitat concept. In: R.E. McCabe (Ed.): *Transactions of the 53rd North American Wildlife and Natural Resources Conference*. Washington, DC.: Wildlife Management Institute. P. 137–143.
- Hertel A.G., Steyaert S.M.J.G., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H.K., Gelink H.W., Kindberg J., Swenson J.E. 2016. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70(6): 831–842. DOI: 10.1007/s00265-016-2106-2
- Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. 2017. *Package 'dismo', version 1.1-4. Species Distribution Modeling*. 68 p.

- Hirzel A.H., Le Lay G. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45(5): 1372–1381. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x
- Hirzel A.H., Helfer V., Metral F. 2001. Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling* 145(2–3): 111–121. DOI: 10.1016/S0304-3800(01)00396-9
- Hirzel A.H., Le Lay G., Helfer V., Randin C., Guisan A. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* 199(2): 142–152. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017
- Isachenko T.I. 1980. South taiga forests. In: S.A. Gribova, T.I. Isachenko, E.M. Lavrenko (Eds.): *Vegetation of the European part of the USSR*. Leningrad: Nauka. P. 93–96. [In Russian]
- Johansen T. 1997. *The diet of the brown bear (Ursus arctos) in central Sweden*. MSc Thesis. Trondheim: Norwegian University of Science and Technology. 36 p.
- Kalboussi M., Achour H. 2017. Modelling the spatial distribution of snake species in northwestern Tunisia using maximum entropy (Maxent) and Geographic Information System (GIS). *Journal of Forestry Research* 29(1): 233–245. DOI: 10.1007/s11676-017-0436-1
- Kalkvik H.M., Stout I.J., Doonan T.J., Parkinson C.L. 2012. Investigating niche and lineage diversification in widely distributed taxa: phylogeography and ecological niche modeling of the *Peromyscus maniculatus* species group. *Ecography* 35(1): 54–64. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2011.06994.x
- Kaufman Y.J., Tanre D. 1992. Atmospherically resistant vegetation index (ARVI) for EOS-MODIS. In: *IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium*. New York: IEEE. P. 261–270.
- Kobler A., Adamic M. 2000. Identifying brown bear habitat by a combined GIS and machine learning method. *Ecological Modelling* 135(2–3): 291–300. DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00384-7
- Kozlov D.N., Puzachenko M.Yu., Fedyaeva M.V., Puzachenko Yu.G. 2008. Mapping the spatial variation of landscape cover properties based on distnational information and a digital elevation model. *Izvestiya Akademii Nauk, Seriya Geograficheskaya* 4: 112–124. [In Russian]
- Kramer-Schadt S., Niedballa J., Pilgrim J.D., Schröder B., Lindenborn J., Reinfelder V., Stillfried M., Heckmann I., Scharf A.K., Augeri D.M., Cheyne S.M., Hearn A.J., Ross J., Macdonald D.W., Mathai J., Eaton J., Marshall A.J., Semadi G., Rustam R., Bernard H., Alfred R., Samejima H., Duckworth J.W., Breitenmoser-Wuersten C., Belant J.L., Hofer H., Wilting A. 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions* 19(11): 1366–1379. DOI: 10.1111/ddi.12096
- Kurbanov E.A., Vorobyev O.N., Plevshchikova Yu.A., Nezamaev S.A., Demishcheva Ye.N. 2013. Comparative analysis of high-resolution satellite images when deciphering tree stands contaminated with silicate production waste. *Vestnik of Volga State University of Technology* 2: 74–90. [In Russian]
- Kusak J., Huber D. 1998. Brown bear habitat quality in Gorski kotar, Croatia. *Ursus* 10: 281–291.
- Lahoz-Monfort J.J., Guillera-Aroita G., Wintle B.A. 2014. Imperfect detection impacts the performance of species distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 23(4): 504–515. DOI: 10.1111/geb.12138
- Li W., Guo Q.E.C., Elkan C. 2011. Can we model the probability of presence of species without absence data? *Ecography* 34(6): 1096–1105. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2011.06888.x
- Libal N.S., Belant J.L., Leopold B.D., Wang G., Owen P.A. 2011. Despotism and risk of infanticide influence grizzly bear den-site selection. *PLoS ONE* 6(9): e24133. DOI: 10.1371/journal.pone.0024133
- Lisovsky A.A., Obolenskaya E.V. 2014. A study of the distribution ranges of small mammals from South-Eastern Transbaikalia with ecological niche modeling methods. *Zhurnal Obshchei Biologii* 75(5): 353–371. [In Russian]
- Liu C., Berry P.M., Dawson T.P., Pearson R.G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28(3): 385–393. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x
- Liu C., White M., Newell G. 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography* 40(4): 778–789. DOI: 10.1111/jbi.12058
- Lobo J.M., Jiménez-Valverde A., Real R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17(2): 145–151. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Lobo J., Jiménez-Valverde A., Hortal J. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography* 33(1): 103–114. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x
- Maiorano L., Boitani L., Monaco A., Tosoni E., Ciucci P. 2015. Modeling the distribution of Apennine brown bears during hyperphagia to reduce the impact of wild boar hunting. *European Journal of Wildlife Research* 61(2): 241–253. DOI: 10.1007/s10344-014-0894-0
- Markov N., Pankova N., Morelle K. 2019. Where winter rules: Modeling wild boar distribution in its north-eastern range. *Science of the Total Environment* 687: 1055–1064. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.06.157
- Martin J., Basille M., Van Moorter B., Kindberg J., Allainé D., Swenson J.E. 2010. Coping with human disturbance: spatial and temporal tactics of the brown bear (*Ursus arctos*). *Canadian Journal of Zoology* 88(9): 875–883. DOI: 10.1139/Z10-053
- Martin J., Revilla E., Quenette P.Y., Naves J., Allainé D., Swenson J.E. 2012. Brown bear habitat suitability in the Pyrenees: transferability across sites and linking scales to make the most of scarce data. *Journal of Applied Ecology* 49(3): 621–631. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2012.02139.x
- Mateo-Sánchez M.C., Cushman S.A., Saura S. 2013. Scale dependence in habitat selection: the case of the endangered brown bear (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Range (NW Spain). *International Journal of Geographical Information Science* 28(8): 1531–1546. DOI: 10.1080/13658816.2013.776684
- Mateo-Sánchez M.C., Gastón A., Ciudad C., García-Viñas J.I., Cuevas J., López-Leiva C., Fernández-Landa A., Algeet-Abarquero N.A., Marchamalo M., Fortin M.J., Saura S. 2016. Seasonal and temporal changes in species use of

- the landscape: how do they impact the inferences from multiscale habitat modeling? *Landscape Ecology* 31(6): 1261–1276. DOI: 10.1007/s10980-015-0324-z
- Matyukhina D.S., Miquell D.D., Murzin A.A., Pikunov D.G., Fomenko P.V., Aramilev V.V., Litvinov M.N., Salkina G.P., Seryodkin I.V., Nikolaev I.G., Kostyrya A.V., Gaponov V.V., Yudin V.G., Dunishenko Yu.M., Smirnov E.N., Korkishko V.G. 2014. Assessing influence of environmental parameters on Amur tiger distribution in the Russian Far East using MaxEnt modeling approach. *Achievements in the life sciences* 9: 118–126. [In Russian]
- Merow C., Smith M.J., Silander Jr. J.A. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36(10): 1058–1069. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x
- Mertzanis G., Kallimanis A., Kanellopoulos N., Sgardelis S., Tragos A., Aravidis I. 2008. Brown bear (*Ursus arctos* L.) habitat use patterns in two regions of northern Pindos, Greece – management implications. *Journal of Natural History* 42(5–8): 301–315. DOI: 10.1080/00222930701835175
- Mitchell M.S., Zimmerman J.W., Powell R.A. 2002. Test of a Habitat Suitability Index for Black Bears in the Southern Appalachians. *Wildlife Society Bulletin* 30(3): 794–808. DOI: 10.2307/3784233
- Monserud R.A., Leemans R. 1992. Comparing global vegetation maps with Kappa statistic. *Ecological Modelling* 62(4): 275–293. DOI: 10.1016/0304-3800(92)90003-W
- Motohka T., Nasahara K.N., Oguma H., Tsuchida S. 2010. Applicability of Green-Red Vegetation Index for Remote Sensing of Vegetation Phenology. *Remote Sensing* 2(10): 2369–2387. DOI: 10.3390/rs2102369
- Moya W., Jacome G., Yoo C. 2017. Past, current, and future trends of red spiny lobster based on PCA with MaxEnt model in Galapagos Islands, Ecuador. *Ecology and Evolution* 7(13): 4881–4890. DOI: 10.1002/ece3.3054
- Munro R.H.M., Nielsen S.E., Price M.H., Stenhouse G.B., Boyce M.S. 2006. Seasonal and diel patterns of grizzly bear diet and activity in West-Central Alberta. *Journal of Mammalogy* 87(6): 1112–1121. DOI: 10.1644/05-MAMM-A-410R3.1
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 5(11): 1198–1205. DOI: 10.1111/2041-210X.12261
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P. 2018. Package 'ENMeval', version 0.3.0. *Automated Runs and Evaluations of Ecological Niche Models*. 26 p.
- Nielsen S.E., Boyce M.S., Stenhouse G.B., Munro R.H.M. 2002. Modeling grizzly bear habitats in the Yellowhead ecosystem of Alberta: taking autocorrelation seriously. *Ursus* 13: 45–56.
- Ogurtsov S.S. 2015. Quantitative characteristics of the brown bear (*Ursus arctos* L.) feeding with *Umbelliferae* plants. *Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series* 157(1): 114–126. [In Russian]
- Ogurtsov S.S. 2016. Brown bear habitat suitability modelling based on remote sensing data. Theriofauna of Russia and adjacent territories. In: *X Congress of the Theriological Society of RAS*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 294. [In Russian]
- 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., Fedoseeva E.B. 2018. Ants in the diet of a brown bear (*Ursus arctos*) in the Central Forest Nature Reserve. In: *Ants and forest protection. Materials of the XV All-Russian Myrmecological Symposium*. Ekaterinburg: UGLTU. P. 141–147. [In Russian]
- Ogurtsov S.S., Zheltukhina Yu.S. 2017. The behaviour of the brown bear (*Ursus arctos*) during eating by apples: the experience of using camera traps with video mode. In: *Nature reserves – the guarantor of the future*. Ulan-Ude: BNTS SB RAS Publishing House. P. 195–200. [In Russian]
- Ogurtsov S.S., Zheltukhin A.S., Puzachenko Yu.G., Sandlersky R.B. 2016. The use of remote sensing and GIS data for the brown bear (*Ursus arctos* L.) habitat suitability mapping in the Central Forest Reserve. In: *Research investigations in Russian nature reserves and national parks*. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS. P. 168. [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 the brown bear population in the Russian part of the Pasvik-Inari Trilateral park according to DNA analysis and camera traps. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* 9: 58–72. DOI: 10.17076/eco494 [In Russian]
- Pal M., Mather P.M. 2003. An assessment of the effectiveness of decision tree methods for land cover classification. *Remote Sensing of Environment* 86(4): 554–565. DOI: 10.1016/S0034-4257(03)00132-9
- Pazhetnov V.S., Pazhetnova S.I. 1991. The significance of high bogs in the life of a brown bear. In: *Bogs of Protected Areas: problems of protection and monitoring: abstracts of the XI All-Union Field Workshop-Excursion on wetlands*. Leningrad. P. 121–124. [In Russian]
- Pazhetnov V.S. 1993. Brown bear. Centre of the European Russia. In: *Bears: brown bear, polar bear, Asiatic black bear*. Moscow: Nauka. P. 51–58. [In Russian]
- Pearce J., Boyce M. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43(3): 405–412. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2005.01112.x
- Pearson R.G., Raxworthy C., Nakamura M., Peterson A.T. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34(1): 102–117. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Phillips S.J. 2010. A Brief Tutorial on Maxent. *Lessons in Conservation* 3: 108–135.
- Phillips S.J., Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31(2): 161–175. DOI: 10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x

- Phillips S.J., Dudík M., Schapire R.E. 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. In: *Proceedings of the 21<sup>st</sup> International Conference on Machine Learning*. Banff, Canada. P. 655–662.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190(3–4): 231–259. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips S.J., Dudík M., Elith J., Graham C.H., Lehmann A., Leathwick J., Ferrier S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19(1): 181–197. DOI: 10.1890/07-2153.1
- Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair M.E. 2017. Opening the black-box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40(7): 887–893. DOI: 10.1111/ecog.03049
- Phillips S.J., Dudík M., Schapire R.E. 2018. *Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1)*. Available from: [http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/)
- Piédallu B., Quenette P.Y., Bombillon N., Gastineau A., Miquel C., Gimenez O. 2017. Determinants and patterns of habitat use by the brown bear *Ursus arctos* in the French Pyrenees revealed by occupancy modelling. *Oryx* 53(2): 334–343. DOI: 10.1017/s0030605317000321
- Posillico M., Meriggi A., Pagnin E., Lovari S., Russo L. 2004. A habitat model for brown bear conservation and land use planning in the central Apennines. *Biological Conservation* 118(2): 141–150. DOI: 10.1016/j.biocon.2003.07.017
- Priti H., Aravind N.A., Uma Shaanker R., Ravikanth G. 2016. Modeling impacts of future climate on the distribution of Myristicaceae species in the Western Ghats, India. *Ecological Engineering* 89: 14–23. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2016.01.006
- Puzachenko Yu.G., Kozlov D.N. 2007. Geomorphological history of the development of the territory of the Central Forest Reserve. *Proceedings of the Central Forest State Nature Reserve* 4: 125–159. [In Russian]
- Puzachenko Yu.G., Zheltukhin A.S., Sandler R.B. 2010. Analysis of the spatial-temporal dynamics of the ecological niche on the example of the forest marten population (*Martes martes*). *Zhurnal Obshchei Biologii* 71(6): 467–487. [In Russian]
- R Development Core Team. 2018. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from: <http://www.R-project.org>
- Radosavljevic A., Anderson R.P. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* 41(4): 629–643. DOI: 10.1111/jbi.12227
- Remya K., Ramachandran A., Jayakumar S. 2015. Predicting the current and future suitable habitat distribution of *Myristica dactyloides* Gaertn. using MaxEnt model in the Eastern Ghats, India. *Ecological Engineering* 82: 184–188. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2015.04.053
- Rigg R., Gorman M. 2005. Diet of brown bears (*Ursus arctos*): New results from the Tatra region and a comparison of research methods. *Výskum a ochrana cicavcov na Slovensku* 7: 61–79.
- Riley S.J., Degloria S.D., Elliot S.D. 1999. A Terrain Ruggedness Index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermountain Journal of Sciences* 5(1–4): 23–27.
- Rouse J.W., Haas R.H., Schell J.A., Deering D.W. 1973. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS. In: *Third ERTS Symposium, NASA SP-351*. Vol. 1. Washington, DC. P. 309–317.
- Rykov A.M. 1987. Ecology of a brown bear in the Middle Pinezhye. In: *Ecology of bears*. Novosibirsk: Nauka. P. 76–84. [In Russian]
- Schoen J.W., Flynn R.W., Suring L.H., Titus K., Beier L.R. 1994. Habitat-capability model for brown bear in Southeast Alaska. *Ursus* 9(1): 327–337. DOI: 10.2307/3872718
- Servheen C., Herrero S., Peyton B. 1998. *Bears. Status Survey and Conservation Action Plan*. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Bear and Polar Bear Specialist Groups. 309 p.
- Sidorovich V.E. 2006. Ecological studies of brown bear (*Ursus arctos*) in Belarus: Distribution, population trends and dietary structure. *Acta Zoologica Lituanica* 16(3): 185–190. DOI: 10.1080/13921657.2006.10512729
- Smirnova O.V., Shaposhnikov E.S. (Eds.). 1999. *Succession Processes in Russian Nature Reserves and Problems of Biodiversity Conservation*. St. Petersburg: RBO. 549 p. [In Russian]
- Su J., Aryal A., Hegab I.M., Shrestha U.B., Coogan S.C.P., Sathyakumar S., Dalannast M., Dou Z., Suo Y., Dabu X., Fu H., Wu L., Ji W. 2018. Decreasing brown bear (*Ursus arctos*) habitat due to climate change in Central Asia and the Asian Highlands. *Ecology and Evolution* 8(23): 11887–11899. DOI: 10.1002/ece3.4645
- Syfert M.M., Smith M.J., Coomes D.A. 2013. The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models. *PLoS ONE* 8(7): e55158. DOI: 10.1371/journal.pone.0055158
- Thapa A., Wu R., Hu Y., Nie Y., Singh P., Khatiwada J.R., Yan L., Gu X., Wei F. 2018. Predicting the potential distribution of the endangered red panda across its entire range using MaxEnt modeling. *Ecology and Evolution* 8(21): 10542–10554. DOI: 10.1002/ece3.4526
- Turney L., Roberts A.M. 2004. *Grizzly Bear Spring, Summer, and Fall – Habitat Suitability Models*. Morice and Lakes Forest Districts IFPA: Ardea Biological Consulting. 24 p.
- USGS. 2015. *Landsat 8 (L8) data users handbook. Version 1.0*. Earth Resources Observation and Science (EROS) Center 8. 98 p.
- Van Gils H., Westinga E., Carafa M., Antonucci A., Ciaschetti G. 2014. Where the bears roam in Majella National Park, Italy. *Journal for Nature Conservation* 22(1): 23–34. DOI: 10.1016/j.jnc.2013.08.001
- Varela S., Anderson R.P., García-Valdés R., Fernández-González F. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography* 37(11): 1084–1091. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x
- Vulla E., Hobson K.A., Korsten M., Leht M., Martin A.-J., Lind A., Männil P., Valdmann H., Saarma U. 2009.

- Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: Evidence from brown bears, badgers and pine martens. *Annales Zoologici Fennici* 46(6): 395–415. DOI: 10.5735/086.046.0601
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33(3): 607–611. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x
- Warren D.L., Seifert S.N. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21(2): 335–342. DOI: 10.1890/10-1171.1
- Yiwen Z., Wei L.B., Yeo D.C.J. 2016. Novel methods to select environmental variables in MaxEnt: A case study using invasive crayfish. *Ecological Modelling* 341: 5–13. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2016.09.019
- Young N., Carter L., Evangelista P., Jarnevich C. 2011. *A MaxEnt model v.3.3.3e tutorial (ArcGIS v.10)*. Fort Collins, Colorado: Natural Resource Ecology Laboratory at Colorado State University and the National Institute of Invasive Species Science. P. 1–30.
- Zarzo-Arias A., Penteriani V., Delgado M.d.M., Peón Torre P., García-González R., Mateo-Sánchez M.C., García P.V., Dalerum F. 2019. Identifying potential areas of expansion for the endangered brown bear (*Ursus arctos*) population in the Cantabrian Mountains (NW Spain). *PLoS ONE* 14 (1): e0209972. DOI: 10.1371/journal.pone.0209972
- Zheltukhin A.S., Puzachenko Yu.G., Sandlersky R.B. 2009. Assessment of the quality of animal habitats based on tracking of trace activity and distance information. *Siberian Ecological Journal* 3: 341–351. [In Russian]
- Zheltukhin A.S., Puzachenko Yu.G., Kotlov I.P., Shironya I.I., Sandlersky R.B. 2016. Spatio-temporal dynamics of forest marten (*Martes martes* L.), white hare (*Lepus timidus* L.) and squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) in the European southern taiga. *Zhurnal Obshchei Biologii* 77(4): 33–54. [In Russian]
- Zheltukhin A.S., Ogurtsov S.S. 2018. *Camera traps in monitoring of forest mammals and birds*. Tver: Polypress. 54 p. [In Russian]
- Ziółkowska E., Ostapowicz K., Radeloff V.C., Kuemmerle T., Sergiel A., Zwijacz-Kozica T., Zięba F., Śmietana W., Selva N. 2016. Assessing differences in connectivity based on habitat versus movement models for brown bears in the Carpathians. *Landscape Ecology* 31(8): 1863–1882. DOI: 10.1007/s10980-016-0368-8

## BROWN BEAR (*URSUS ARCTOS*) HABITAT SUITABILITY AND DISTRIBUTION MODELLING IN THE SOUTHERN TAIGA SUBZONE USING THE METHOD OF MAXIMUM ENTROPY

**Sergey S. Ogurtsov**

*Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Russia  
e-mail: etundra@mail.ru*

The article presents results of the brown bear habitat suitability and distribution modelling, conducted in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone (West-European Russia, Tver region) using the MaxEnt approach. The basic rules for performing such a study, approaches and modelling techniques were reviewed briefly. Vegetation indices, morphometric characteristics of the relief, proximity rasters and land cover types were used as predictors. The occurrence points of the studied species were recorded on permanent routes using a GPS navigator during 2008–2018. Eight models with different combinations of input data (occurrence points and environment parameters) were chosen as final set. We used two main modelling approaches. In the first approach, for modelling we used only occurrence points reflecting the relationships of the species with the habitat (feeding places mainly). On the basis of them, habitat suitability models were built. In the second approach, we used all occurrence points of the studied species. On the basis of them, distribution models were built. The set of brown bear occurrence points registered by forest rangers and researchers was used as an independent test data set. The scenarios of the influence of anthropogenic food sources (abandoned apple orchards and oat fields) were modelled separately. The obtained AUCtest values ranged from 0.61 to 0.73. The maximum TSStest was 0.50. The continuous Boyce index ranged from 0.63 to 0.99. The models correctly recognised from 68% to 82% of independent points. The predictor of anthropogenic food sources largely contributed to all models, where it was presented, and highly distorted the overall picture of suitability and distribution. In other cases, grasslands, NDVI, and young deciduous forests had the highest contribution. In the study area, brown bears preferred grasslands, concentrated on moraine-kama ridges, which provided them with food throughout the wakeful period, as well as forest glades, scarce forests, young deciduous and mixed forests with dense undergrowth and nemoral spruce forests. The study area of the partially disturbed buffer zone was more suitable for brown bears than the intact areas of the Protected Area (66–67% and 51% of suitable habitats, respectively). We identified main omissions in the applied method of occurrence point's registration. This could lead to incorrect estimates of the contribution of some predictors (underestimations of boreal spruce forests, raised bogs and floodplain meadows).

**Key words:** GIS, habitat suitability modelling (HSM), MaxEnt, species distribution modelling (SDM), spatial modelling