

УДК 599.742.21:591.52
doi: 10.17223/19988591/49/6

И.В. Серёдкин

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

Суточные перемещения бурых медведей (*Ursus arctos*) на Камчатке и Сахалине

Использование пространства – один из основных вопросов экологии диких животных, применимых для практики управления их популяциями. Протяженность и характер суточных перемещений, выраженные в векторных смещениях между двумя локациями животных с интервалом в сутки и в показателях, приближенных к суточному ходу, изучены с помощью спутникового слежения у четырех бурых медведей на Камчатке в 2005–2006 гг. и трех – на Сахалине в 2011–2012 гг. Установлено, что средние суточные смещения взрослых самок за год составили 1 812 и 967 м для Камчатки и Сахалина соответственно. Весной суточные смещения самок в обоих регионах оказались меньше, чем летом и осенью. Самец на Камчатке имел максимальную дальность перемещений среди всех медведей, его среднесуточное смещение осенью составило 3 425 м. Суточные перемещения медведей с июня по сентябрь оказались относительно больше, чем в другие месяцы внеберложного периода. Показана возможность применения линейной модели для расчета аппроксимированного суточного хода медведей при известном суточном смещении. Выделены три типа суточных перемещений, отличающихся дальностью и извилистостью пути. Характер перемещений зависел от распределения кормов, в частности лососей.

Ключевые слова: *Ursus arctos; суточный ход; суточное смещение; GPS-телеметрия; Кроноцкий заповедник; о. Сахалин.*

Введение

Бурый медведь (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) играет важную роль в экосистемах Дальнего Востока, являясь ключевым звеном многих трофических цепей. Он имеет большое практическое значение для человека, являясь охотничьим видом и объектом туризма [1, 2]. На Камчатке и Сахалине популяции медведя относительно благополучны, тем не менее они нуждаются в грамотном управлении, гарантирующем их сохранение.

Одной из важнейших экологических характеристик популяции является использование животными пространства [3–5]. Интенсивное освоение человеком медвежьих местообитаний ведет к изменению условий существования животных, что влечет за собой перераспределение медведей, изменение их перемещений и активности [6–8]. Знание экологических параметров популяции, связанных, в частности, с использованием животными пространства, важно для разработки плана сохранения и рационального использования бу-

рого медведя. Суточный ход является также параметром, применяемым в расчетах численности животных [5, 9, 10].

Использование телеметрии позволяет определить многие показатели перемещений животных [11]. В России ранее радиотелеметрия применялась только на Сихотэ-Алине, где удалось оценить протяженность суточных и сезонных перемещений бурых медведей [12]. Для Камчатки и Сахалина данный вопрос рассматривается впервые.

Цель данной работы – оценка и характеристика суточных перемещений бурых медведей на Камчатке и Сахалине.

Материалы и методики исследования

Работа осуществлена в рамках программ по изучению и сохранению бурого медведя на Камчатке [13] и на Сахалине [14] с участием Тихоокеанского института географии ДВО РАН (г. Владивосток), Общества сохранения диких животных (г. Владивосток), Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника (г. Петропавловск-Камчатский) и РОО «Экологическая вахта Сахалина» (г. Южно-Сахалинск).

Исследования проведены в Камчатском крае (Кроноцкий заповедник и бассейн р. Камчатка) и в Сахалинской области (заказник «Восточный») в 2005–2012 гг. (рис. 1). Как на Камчатке, так и на Сахалине на территории исследования преобладает горный рельеф. Местообитания медведей на Камчатке представлены березовыми, пойменными и елово-лиственничными лесами, приморскими лугами, стланиковыми зарослями, равнинными и горными тундрами [1]. На Сахалине основным типом растительности является темнохвойная тайга. Бореальному облику растительности особый колорит придают фрагментарно участвующие в соответствующих фитоценозах японо-маньчжурские элементы [15, 16].

Семь бурых медведей (табл. 1) оснастили ошейниками LOTEK GPS 4400 (Lotek Wireless, Inc., Ontario, Canada). Работу с животными проводили щадящими методами с соблюдением этических требований, предъявляемых к подобным исследованиям. Отлов животных проведен двумя способами: обездвиживанием при подходе и с использованием лапозахватывающих ловушек Олдрича. Подходили к медведю, не боящемуся и подпускающему человека на близкую дистанцию, после чего иммобилизовали его дистанционно с помощью шприцев. Ловушки Олдрича для отлова медведей широко распространены в мире [17] и успешно применялись в России [18]. Они представляют собой трос, затягивающийся на лапе животного при помощи пружины. Другой конец троса свободно вращается на вертлюге, что минимизирует травмирование медведей. Ловушки устанавливали у приманки и на тропах, проверяли их не менее двух раз в сутки.

Медведей обездвижили при помощи ружья системы Pneu-Dart, стреляющего шприцами. В качестве анестезирующего препарата использована

смесь золетила (Zoletil, 50% тилетамина гидрохлорида и 50% золазепам гидрохлорида) с ксилазином (Хулазине, ксилазина гидрохлорид). При одновременном использовании двух препаратов концентрация золетила в растворе соответствовала 135 мг/мл, а ксилазина – 89 мг/мл. Дозу препарата рассчитывали с учетом оценочной массы животного. Расчетная доза принята для золетила – 3 мг/кг, для ксилазина – 2 мг/кг. В качестве антидота к ксилазину использован антиседан (Antisedan, атипамезола гидрохлорид) в концентрации 5 мг/мл.

В июне 2005 г. в Кроноцком заповеднике (Долина гейзеров) с подхода обездвижены и оснащены ошейниками два медведя (№ 1 и № 2, табл. 1). Два медведя (№ 3 и № 4) отловлены в ловушки Олдрича в июне 2005 г. в бассейне р. Камчатка (окрестности оз. Двухюрточное). В июне–июле 2011 г. в заказнике Восточный (бассейн р. Венгери) на Сахалине оснащены ошейниками три медведя: № 5 и № 6 обездвижены с подхода и № 7 отловлен с помощью ловушки.

Ошейники для животных № 1–4 запрограммировали на определение своего местонахождения GPS-приемником один раз каждые три часа, для медведей № 5–7 – каждый час. Координаты местоположения животных получены после возвращения карт памяти ошейников наблюдателям.



Рис. 1. Районы исследований суточных перемещений бурых медведей на Камчатке и Сахалине: 1 – Кроноцкий заповедник (54°25'50"N, 160°08'22"E); 2 – бассейн р. Камчатка (56°49'35"N, 159°59'08"E); 3 – заказник «Восточный» (50°36'18"N, 143°41'48"E)

[Fig. 1. Study areas of daily movements of brown bears in Kamchatka and Sakhalin: 1 - Kronotsky Reserve (54°25'50"N, 160°08'22"E); 2 - Basin of the Kamchatka River (56°49'35"N, 159°59'08"E); 3 - Vostochny Zakaznik (50°36'18"N, 143°41'48"E)]

Таблица 1 [Table 1]

**Характеристика меченных GPS-ошейниками бурых медведей
и данные о наблюдениях за ними**
[Characteristics of brown bears marked with GPS collars and data on their observations]

№ медведя [Bear No]	Место наблюдения [Observation place]	Пол, возраст на момент мечения, год [Sex, age at time of marking, year]	Период наблюдения [Observation period]	Количество замеров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
1	Камчатка, Кроноцкий заповедник [Kamchatka, Kronotsky Reserve]	♀*, 8–10	05.06.2005– 05.06.2006	173
2	Камчатка, Кроноцкий заповедник [Kamchatka, Kronotsky Reserve]	♀, > 12	05.06.2005– 05.06.2006	151
3	Камчатка, бассейн р. Камчатка [Kamchatka, Kamchatka River basin]	♂, 5	24.06.2005– 29.10.2005	125
4	Камчатка, бассейн р. Камчатка [Kamchatka, Kamchatka River basin]	♀, 4	24.06.2005– 22.07.2005	28
5	Сахалин, заказник «Восточный» [Sakhalin, Vostochny Zakaznik]	♀, 3–4	22.06.2011– 24.08.2012	276
6	Сахалин, заказник «Восточный» [Sakhalin, Vostochny Zakaznik]	♀**, 6–7	27.06.2011– 26.08.2012	256
7	Сахалин, заказник «Восточный» [Sakhalin, Vostochny Zakaznik]	♂, 8–10	04.07.2011– 26.07.2011	22

Примечание. * – самку сопровождали два медвежонка второго года жизни; ** – до августа 2011 г. медведица ходила вместе с медвежонком третьего года жизни, в 2012 г. она имела два медвежонка первого года жизни.

[Note. * Two second-year cubs accompanied the female; ** Until August 2011, the bear went along with a cub of the third year of life; in 2012, she had two cubs of the first year of life].

Ошейники медведей № 1 и № 2 возвращены с помощью механизма, позволяющего радиосигналом дистанционно разомкнуть крепление ремня. Медведей № 5 и № 6 для процедуры снятия оборудования обездвигивали. Три ошейника сброшены животными (№ 3, № 4 и № 7) самостоятельно.

Для характеристики перемещений определяли суточное смещение – расстояние между парами GPS-позиций каждого медведя, временной интервал между которыми составлял около суток (20–28 ч). Всего суточные смещения медведей определены 1 031 раз (см. табл. 1). Данные, полученные методом телеметрии, неточно отражают пройденное животными расстояние за сутки, так как не регистрируют весь путь, а оценивают дистанцию между двумя точками пеленгации. Суточные смещения меньше фактических расстояний, пройденных животным за сутки, тем не менее они позволяют оценить интенсивность перемещений и закономерности использования пространства животными.

Оценить истинный суточный ход медведя с учетом извилистости пути с помощью телеметрии сложно, поскольку частота определения местополо-

жения животного ограничена техническими возможностями оборудования. В нашем исследовании наименьшая запрограммированная частота локаций (одна в час) была у животных на Сахалине. Сумма 24 линейных часовых отрезков пути может характеризоваться как аппроксимированный суточный ход животного, приближающийся к истинному суточному ходу. Тем не менее GPS-приемник ошейника определяет координаты в запланированное время не каждый раз. Полный набор локаций получен нами только для 70 суток (самки № 5 и № 6), для которых и рассчитаны два значения: сумма 24 отрезков пути (аппроксимированный суточный ход) и расстояние между первой и последней позициями (суточное смещение). Учитывали отношение этих двух показателей, которое отражает, во сколько раз приближенное к пройденному за сутки животным расстояние превышает его суточное смещение в пространстве.

Использование показателей аппроксимированного суточного хода и линейного смещения, полученных для 70 суток, позволили построить линейную модель [19] для предсказания первого параметра для тех суток, когда был известен только второй, с помощью формулы: $Y = a + bX$, где Y – аппроксимированный суточный ход (зависимая переменная), X – суточное смещение (независимая переменная или предиктор), a – свободный коэффициент, которому равна зависимая переменная, если предиктор равен нулю, b – угол наклона прямой, который показывает, насколько изменяется зависимая переменная при изменении предиктора. Это позволило предсказывать аппроксимированный суточный ход, учитывающий в какой-то мере извилистость пути, для тех суток, когда было известно только суточное смещение.

Для сравнения выборок с показателями суточных перемещений медведей было обосновано применение непараметрического статистического критерия. Критерий Шапиро – Уилка ($W = 0,40-0,90$; $p \leq 0,001$) и построение гистограмм не показали нормального распределения выборок, а критерий Бартлетта (Bartlett's $K_2 = 1532,6$; $df = 22$; $p < 0,001$) не выявил равенство их дисперсий. Сравнение выборок, требующих парного сравнения, провели U-критерием Манна – Уитни. Различия в длине суточных смещений медведей для трех сезонов между двумя регионами и внутри каждого из регионов выявили критерием Краскела – Уоллиса ($\chi^2 = 90,5$; $df = 5$; $p < 0,001$), а дальнейшее попарное сравнение выполнили U-критерием Манна – Уитни с поправкой Бонферрони.

Для понимания кормовых предпочтений меченых животных и определения наличия у самок медвежат проведены визуальные наблюдения с 5 по 20 июня 2005 г. и с 1 по 20 июня 2006 г. на Камчатке за медведями № 1 и № 2 (12 ч наблюдений) и на Сахалине – с 21 июня по 20 октября 2011 г. и с 15 мая по 26 августа 2012 г. за медведями № 5 и № 6 (76 ч наблюдений).

Участки обитания всех семи наблюдавшихся медведей проанализированы ранее [20]. Благодаря этому стало возможным оценить взаимосвязь размеров участков обитания со средней длиной суточных смещений. Рассчитан

коэффициент корреляции (r) между месячными значениями этих двух показателей. Доверительный 95%-ный интервал получен с помощью бутстрэпа с 10000 повторениями.

Построение линейной модели, расчеты статистических критериев и коэффициентов корреляции проведены в программе R (ver. 3.5.2), а графическая обработка – в программе QGIS (v. 3.4.1).

Анализ данных проводили для внеберложного периода. В качестве сезонов выделены обычные календарные сроки: весна, лето, осень и отдельные месяцы этих сезонов.

Результаты исследования

Данные о суточных перемещениях в течение целого года получены для двух самок с Камчатки (№ 1 и № 2) и двух – с Сахалина (№ 5 и № 6). На Камчатке среднесуточные смещения самок за год оказались достоверно больше, чем на Сахалине ($p < 0,001$) и составили в среднем 1812 и 967 м соответственно (табл. 2). В отдельные сутки величина смещений варьировала в широких пределах – от 4 до 24 292 м.

Весной суточные смещения самок были меньше, чем в летний период в обоих регионах ($p < 0,001$), и меньше, чем осенью на Камчатке ($p < 0,001$) (см. табл. 2). На Сахалине средние суточные смещения двух особей весной отличались между собой: 899 и 355 м у самок № 5 и № 6 соответственно. Максимальный переход за сутки в этот сезон совершила самка № 2 на Камчатке, он составил 4 847 м.

Летом наибольшее среднее суточное смещение наблюдалось у самки № 4, обитавшей в бассейне р. Камчатка (см. табл. 2). В среднем перемещения самца № 3 в этот сезон оказались меньше, чем у самок № 2 ($p = 0,001$) и № 4 ($p = 0,002$), несмотря на то, что у него зафиксировано максимальное смещение за сутки среди всех медведей – 19 078 м. Самки на Камчатке летом в среднем смещались за сутки больше, чем на Сахалине ($p = 0,003$; 2 239 и 1 147 м соответственно). Для двух самок на Сахалине, участки которых перекрывались [20], получены результаты за два летних сезона. У самки № 5 среднее суточное смещение было значимо больше ($p < 0,001$) летом 2012 г. по сравнению с летом 2011 г., тогда как у самки № 6, наоборот, было больше в 2011 г. ($p < 0,001$).

Осенью среднесуточные смещения самок на Камчатке оказались больше, чем на Сахалине ($p < 0,001$) (см. табл. 2). Наибольшего значения данный средний показатель имел у самца № 3 (3 425 м), ему же принадлежало и максимальное смещение за сутки в осенний период (23 085 м). У двух животных средние суточные смещения были больше осенью, чем летом (№ 1, № 3), у других они уступали летним (№ 2, № 5, № 6).

Менее всего самки медведей на исследуемых территориях перемещались в апреле–мае и октябре–ноябре (табл. 3, 4, рис. 2).

Таблица 2 [Table 2]

**Суточные смещения бурых медведей на Камчатке
и Сахалине в течение года и за сезоны**

[Daily linear distances of brown bears in Kamchatka and Sakhalin during a year and for seasons]

Особь [Individuals]	Период [Period]	Суточное смещение, м [Daily linear distances, m]				Количество за- меров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
		Среднее [Mean]	SD	Min	Max	
<i>Камчатка [Kamchatka]</i>						
Самки вместе [Females together]	Год [Year]	1 812	2 926	4	24 292	323
	Весна [Spring]	474	670	15	4 847	58
	Лето [Summer]	2 239	3 331	16	17 619	209
	Осень [Autumn]	1 872	1 940	4	8 896	80
♀ No 1	Год [Year]	1 313	1 438	4	8 037	172
	Весна [Spring]	423	395	15	2 030	34
	Лето [Summer]	1 353	1 214	31	4 525	91
	Осень [Autumn]	1 932	1 970	4	8 037	45
♀ No 2	Год [Year]	2 381	3 926	16	24 292	151
	Весна [Spring]	547	938	47	4 847	24
	Лето [Summer]	2 877	4 194	16	17 002	90
	Осень [Autumn]	1 796	1 927	36	8 896	35
♂ No 3	Лето [Summer]	1 442	2 720	26	19 078	68
	Осень [Autumn]	3 425	3 649	37	23 085	56
♀ No 4	Лето [Summer]	3 066	4 230	52	17 619	28
<i>Сахалин [Sakhalin]</i>						
Самки вместе [Females together]	Год [Year]	967	1 106	5	9 338	407
	Весна [Spring]	624	659	5	2 662	89
	Лето [Summer]	1 147	1 242	5	9 338	304
	Осень [Autumn]	844	793	12	4 394	135
♀ No 5	Год [Year]	949	884	5	5 451	212
	Весна [Spring]	899	680	73	2 662	44
	Лето (2 года вместе) [Summer (2 years together)]	1 189	1 072	5	5 982	154
	2011, лето [Summer]	772	840	5	5 451	70
	2012, лето [Summer]	1 537	1 124	29	5 982	84
	Осень [Autumn]	916	805	26	4 394	76
♀ No 6	Год [Year]	987	1 307	5	9 338	195
	Весна [Spring]	355	516	5	2 654	45
	Лето (2 года вместе) [Summer (2 years together)]	1 105	1 398	6	9 338	150
	2011, лето [Summer]	1 693	1 836	21	9 338	64
	2012, лето [Summer]	667	687	6	3 348	86
	Осень [Autumn]	750	774	12	3 912	59

Относительно больше их суточные перемещения были с июня по сентябрь, при этом у разных животных они достигали максимума в разные месяцы, например, у самки № 5 – в июне, самок № 2 и № 6 – в августе, самки № 1 – в сентябре. На Камчатке в июне среднее суточное смещение у самок оказалось невысоким. В целом максимальная подвижность самок приходилась на август (см. рис. 2).

Таблица 3 [Table 3]

**Суточные смещения бурых медведей на Камчатке в разные месяцы
внеберложного периода**
[Daily linear distances of brown bears in Kamchatka in different months
of the non-hibernating period]

Особи [Individuals]	Суточное смещение, м [Daily linear distances, m]				Количество замеров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
	Среднее [Mean]	SD	Min	Max	
Май [May]					
Самки вместе [Females together]	448	656	15	4 847	54
♀ No 1	369	272	15	994	30
♀ No 2	547	938	47	4 847	24
Июнь [June]					
Самки вместе [Females together]	841	1 463	65	9 745	64
♀ No 1	384	270	65	1 123	29
♀ No 2	739	492	105	2 301	29
Июль [July]					
Самки вместе [Females together]	2173	3 300	16	17 619	80
♀ No 1	1575	1 433	71	4 525	30
♀ No 2	2174	3 650	16	16 541	29
♂ No 3	828	702	75	2 503	30
♀ No 4	3026	4 482	52	17 619	21
Август [August]					
Самки вместе [Females together]	3 925	4 124	231	17 002	60
♀ No 1	2 135	869	605	3 685	30
♀ No 2	5 716	5 217	231	17 002	30
♂ No 3	2 214	3 918	53	19 078	30
Сентябрь [September]					
Самки вместе [Females together]	2 277	2 083	36	8 896	58
♀ No 1	2 688	2 079	143	8 037	29
♀ No 2	1 866	2 040	36	8 896	29
♂ No 3	3 671	2 270	213	9 647	29
Октябрь [October]					
Самки вместе [Females together]	797	901	4	3 421	20
♀ No 1	534	451	4	1 357	15
♂ No 3	3 072	4 812	37	23 085	26

На Сахалине за двумя самками имеются наблюдения в июле и августе за два года. Суточные смещения каждой из самок варьировали в разные годы одного месяца. Так, у самки № 6 в 2011 г. они были больше, чем в 2012 г. как в июле, так и в августе, тогда как у самки № 5 в июле 2011 г. перемещения были достоверно меньше, чем в аналогичном месяце следующего года ($p < 0,001$) (табл. 4).

Данных по суточным перемещениям самцов недостаточно для сравнительного анализа по всем месяцам внеберложного периода. У самца № 3 с Камчатки средние суточные смещения увеличивались с июля по сентябрь и

в октябре также оказались на относительно высоком уровне. При этом в сентябре и октябре они были больше, чем у самок в данном регионе ($p = 0,001$ и $p = 0,03$ соответственно) (см. табл. 3). В октябре самец № 3 за сутки сместился на максимальную дистанцию – 23 085 м. На Сахалине у самца № 7 суточные смещения определены только для июля, и в этот месяц их среднее значение было больше, чем у самок (см. табл. 4) ($p = 0,01$).

Протяженность суточных смещений медведей имела положительную корреляцию ($r = 0,79$; доверительный интервал 0,61–0,88; $t = 7,2$; $df = 32$; $p < 0,001$) с размерами участков их обитания. Таким образом, в периоды с относительно высоким средним суточным смещением медведя следует ожидать и относительно большие по площади участки его обитания.

Таблица 4 [Table 4]

**Суточные смещения бурых медведей на Сахалине в разные месяцы
внеберложного периода**
[Daily linear distances of brown bears in Sakhalin in different months
of the non-hibernating period]

Особь [Individuals]	Суточное смещение, м [Daily linear distances, m]				Количество замеров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
	Среднее [Mean]	SD	Min	Max	
<i>Апрель [April]</i>					
Самки вместе [Females together]	416	627	5	2 306	27
♀ No 5	747	749	73	2 306	13
♀ No 6	109	238	5	866	14
<i>Май [May]</i>					
Самки вместе [Females together]	726	664	14	2 662	60
♀ No 5	983	651	84	2 662	30
♀ No 6	469	580	14	2 654	30
<i>Июнь [June]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 150	1 050	29	5 070	69
♀ No 5	1 399	1 120	29	5 070	37
♀ No 6	862	897	30	3 351	32
<i>Июль [July]</i>					
Самки вместе [Females together]	939	1 473	5	9 338	119
♀ No 5	988	1 157	5	5 982	60
♀ No 6	889	1 746	6	9 338	59
♂ No 7	2021	2 121	22	6 490	22
<i>2011, Июль [July]</i>					
Самки вместе [Females together]	894	1 721	5	9 338	59
♀ No 5	430	367	5	1 162	30
♀ No 6	1 375	2 351	21	9 338	29
<i>2012, Июль [July]</i>					
Самки вместе [Females together]	983	1 193	6	5 982	60
♀ No 5	1 546	1 395	65	5 982	30
♀ No 6	419	543	6	2 048	30

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Особи [Individuals]	Суточное смещение, м [Daily linear distances, m]				Количество замеров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
	Среднее [Mean]	SD	Min	Max	
<i>Август [August]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 346	996	89	5 898	108
♀ No 5	1 281	926	111	5 451	53
♀ No 6	1 409	1 063	89	5 898	55
<i>2011, Август [August]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 549	1 133	111	5 898	60
♀ No 5	1 214	1 072	111	5 451	30
♀ No 6	1 885	1 109	458	5 898	30
<i>2012, Август [August]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 093	726	89	2 534	48
♀ No 5	1 370	707	255	2 453	23
♀ No 6	838	658	89	2 534	25
<i>Сентябрь [September]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 037	866	49	4 394	58
♀ No 5	1 121	1 047	162	4 394	29
♀ No 6	953	645	49	2480	29
<i>Октябрь [October]</i>					
Самки вместе [Females together]	691	740	12	3 912	
♀ No 5	814	593	30	2 005	
♀ No 6	564	858	12	3 912	
<i>Ноябрь [November]</i>					
♀ No 5	669	582	26	1 952	

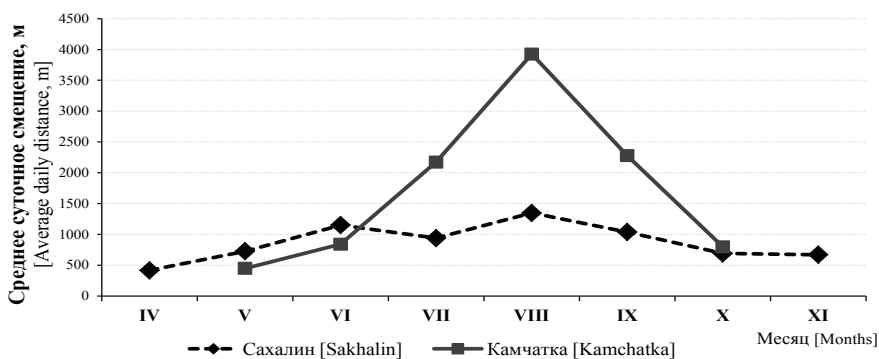


Рис. 2. Изменение среднесуточных смещений самок бурого медведя на Сахалине и Камчатке по месяцам

[Fig. 2. Change in average daily linear distances of brown bear females in Sakhalin and Kamchatka by months]

Линейная модель показала наличие взаимосвязи между аппроксимированным суточным ходом и суточным смещением животного ($p < 0,001$) и значимый уровень для рассматриваемых параметров (табл. 5). Модель по-

зволила рассчитать параметры a и b , которые применимы при определении аппроксимированного суточного хода медведя (Y), когда известно только суточное смещение (X), по формуле $Y = 2016,425 + 1,351X$.

Таблица 5 [Table 5]

Параметры линейной модели, устанавливающей взаимосвязь суточного смещения и аппроксимированного суточного хода бурых медведей на Сахалине
[The parameters of a linear model that establishes the relation of the daily linear distance and the approximated daily movement of brown bears in Sakhalin]

Параметр [Parameter]	Значение [Value]	SEM	t -value	p
a^*	2 016,425	318,861	6,324	< 0,001
b^{**}	1,351	0,208	6,485	< 0,001

Примечание. a^* – свободный коэффициент, b^{**} – угол наклона прямой, который показывает, насколько изменяется зависимая переменная при изменении предиктора.

[Note. a^* - Free coefficient, b^{**} - Slope of the line, which shows how much the dependent variable changes as the predictor changes].

Отношение аппроксимированного суточного хода самок медведей на Сахалине к суточному смещению в разные сутки варьировало в широких пределах: от 1,27 до 343,59. Данный показатель демонстрирует степень извилистости пути животного: чем он больше, тем большей извилистостью характеризуется путь.

Анализ часовых перемещений за сутки позволил выделить три типа перемещений медведей. Первый заключается в целенаправленном переходе с одной части участка обитания в другую. Отношение аппроксимированного суточного хода к суточному смещению при данном типе перемещений было небольшим (< 2 в наиболее типичных случаях), тогда как суточное смещение было относительно высоким. Такое перемещение демонстрирует суточный переход самки № 5 с верхнего течения одного из притоков Венгери в устье этой реки к морскому побережью 2–3 июня 2012 г. (рис. 3, a), где суточное смещение составило 7 294 м при аппроксимированном суточном ходе 9 287 м.

При втором типе перемещений животное в течение суток перемещается на относительно большие расстояния, но возвращается к предпочитаемому им месту, нахождение на котором может быть связано с кормлением или отдыхом. При таких перемещениях аппроксимированный суточный ход превышает суточное смещение более чем в 10 раз. На рис. 3, b такой суточный ход показан для самки № 5 (18–19 июня 2012 г.). Пройдя минимум 4 633 м в пределах двух притоков Венгери, она вернулась к месту своего пребывания суточной давности. Отношение аппроксимированного суточного хода к суточному смещению в данном случае составило 181,09, а суточное смещение – всего 25 м. При третьем типе перемещений медведь не совершает значительных переходов, придерживаясь локального предпочитаемого участка. В таких случаях аппроксимированный суточный ход и суточное смещение были невелики (обычно до 3 км), а их отношение чаще имело средние значения.

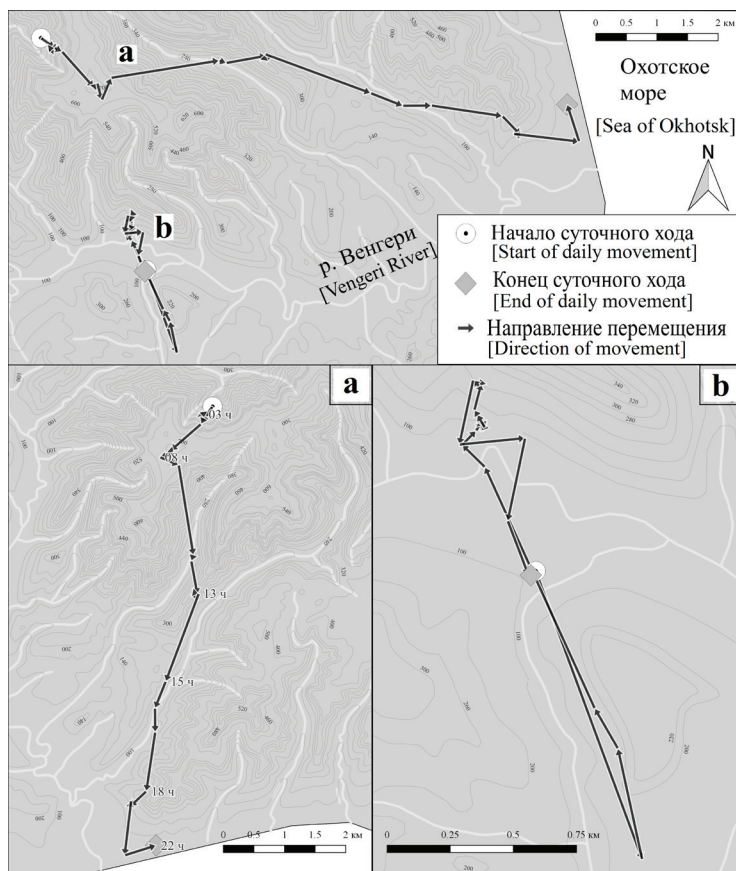


Рис. 3. Суточные перемещения самки бурого медведя на Сахалине:
a – 2–3 июня 2012 г.; *b* – 18–19 июня 2012 г.

[Fig. 3. Daily movements of the female brown bear in Sakhalin: *a* - June 2-3, 2012; *b* - June 18-19, 2012]

Обсуждение результатов исследования

Протяженность суточных перемещений бурых медведей на Камчатке и Сахалине сравнима с таковой в другом регионе Дальнего Востока – Сихотэ-Алине, где ранее проведены подобные исследования [12]. Среднее годовое суточное смещение самок на Сихотэ-Алине составляет 1 650 м, что больше, чем на Сахалине, и несколько меньше, чем на Камчатке. Сопоставимые по протяженности с Дальним Востоком средние суточные смещения отмечены у бурых медведей в Европе: 1 500 м в Хорватии [21], 1 600 м в Югославии [22] и Испании [23], 1 818 м в Румынии [24].

В исследуемых регионах дальность суточных перемещений самок летом оказалась больше, чем весной. На Сихотэ-Алине отмечена та же закономерность [12]. Известно, что в разных частях ареала бурые медведи пребывают в неактивном состоянии относительно большее время весной по сравнению

с другими сезонами внеберложного периода [23, 25, 26], что связано с дефицитом кормов. В этих условиях для животных рационально экономить энергию, расходуя жировые запасы, оставшиеся после выхода из берлог.

Летом и осенью характер перемещений зависит от кормовых условий и может отличаться как в разных регионах, так и в разные годы на одной территории [1, 12, 23, 27, 28]. На Камчатке и Сахалине протяженность летне-осенних перемещений зависела в основном от обилия и распределения лососей. Так, осенью на Камчатке медведи перемещались в поисках лососей больше, чем на Сахалине, где в этот сезон они переходили на питание плодами кедрового стланика (*Pinus pumila*), урожай которого был распределен относительно равномерно. По этой причине самки на Сахалине перемещались больше летом, в отличие от двух медведей с Камчатки, суточные перемещения которых были протяженнее осенью. Самка № 2 на Камчатке в августе 2005 г., покинув Долину гейзеров, много перемещалась в поисках лососей, посетив нерестовые реки, поэтому среднее суточное смещение в этот месяц у нее было максимальным среди всех медведей. В отличие от нее самка № 1, имевшая медвежат, в этом месяце не покидала Долину гейзеров.

Наше исследование показало, что подвижность медведей зависит не только от кормовых условий. На это указывают изменения протяженности суточных перемещений двух самок на одной территории в два летних сезона. В 2012 г. показатель подвижности самки № 5 увеличился по сравнению с 2011 г., тогда как самки № 6 – уменьшился. В данном случае ограничения в перемещениях самки № 6 в 2012 г. обусловлены наличием у нее медвежат первого года жизни.

Недостаток данных по перемещениям взрослых самцов не позволил показать, что их протяженность в целом достоверно больше, чем у самок, как это наблюдается на большей части ареала бурого медведя [12, 29]. Тем не менее суточные смещения двух наблюдаемых самцов в отдельные месяцы демонстрируют, что на Камчатке и Сахалине также прослеживается данная закономерность.

Наличие корреляции между средними суточными смещениями и размерами участков обитания медведей указывает на то, что протяженность перемещений связана с площадью осваиваемого животным пространства. На больших по площади участках обитания медведи за сутки в среднем перемещаются на большие дистанции по сравнению с суточными переходами на относительно меньших по размеру участках.

Линейная модель показала, что зависимость между суточным смещением и суточным ходом существует, тем не менее второй параметр некорректно получить из первого путем умножения его на определенный коэффициент. Формула, рассчитанная с помощью линейной модели, учитывает, что степень извилистости пути уменьшается при увеличении суточного смещения животного.

Линейная модель перспективна для определения суточного хода животных, когда другими методами, например троплением или частым GPS-позиционированием, сделать это не представляется возможным. Для использования модели достаточно определять местонахождение животного один раз в сутки, что является достижимым результатом для большинства телеметрических исследований. Данная методика может быть перспективна для расчета плотности населения животных, поскольку результатом ее применения является определение одного из параметров, который используется в расчетных формулах [5, 9, 10]. Тем не менее применение линейной модели имеет недостатки и ограничения. На суточные перемещения могут влиять многие факторы, включающие как условия существования, так и индивидуальные характеристики животных. Таким образом, следует учитывать сложный характер взаимосвязи суточного смещения с суточным ходом и с осторожностью экстраполировать результаты.

Степень извилистости пути медведей сильно варьирует и зависит от типа их перемещений. Целенаправленные переходы медведей, характеризующиеся относительно небольшой извилистостью пути, могут быть связаны с поиском пищи, в частности нерестящихся лососей [13], переходом от одного источника корма к другому [1, 30], поиском партнера во время брачного сезона [31], переходом в места залегания в берлогу и обратно из берлоги в кормовые станции [12, 30, 32], а также с поиском молодыми животными подходящего участка обитания [33]. Большая степень извилистости пути характерна для перемещений, связанных с повторными посещениями одного и того же места, обычно с большими запасами корма [34]. В нашем исследовании это были места, удобные для добывания рыбы. Там, где распределение кормов равномерно, но их обилие невысоко, например на ягодниках, медведи демонстрируют непрерывные, но достаточно извилистые перемещения [35].

Заключение

Использование GPS-телеметрии позволило изучить характеристики и особенности суточных перемещений бурых медведей на Камчатке и Восточном Сахалине.

Протяженность суточных перемещений бурых медведей в исследуемых регионах сопоставима с таковой на юге Дальнего Востока России и в ряде районов Европы. Тем не менее на Камчатке суточные смещения самок оказались достоверно больше, чем на Сахалине. Среднее суточное смещение особей в разные месяцы варьировало от 109 до 5 716 м. Максимальный показатель смещения за сутки достиг у самки на Камчатке и соответствовал 24 292 м. Наименьшими значениями характеризовались суточные переходы в апреле–мае, а наибольшими – в августе. В летние и осенние месяцы средние суточные смещения медведей отличались как между регионами, так и

в разные годы, что зависело от распределения кормов, в первую очередь лососей.

Показана возможность использования данных телеметрии для определения суточного хода медведей – параметра, важного для управления популяциями диких животных. Анализ суточных ходов позволил выделить три типа перемещений медведей с характерными для них мотивацией и поведением. Знание характеристик суточного хода позволяет лучше понимать особенности использования медведями пространства и может применяться в учетах численности животных.

Литература

1. Ревенко И.А. Бурый медведь. Камчатка // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь / под ред. М.А. Вайсфельда, И.Е. Честина. М. : Наука, 1993. С. 380–403.
2. Валенцев А.С., Воропанов В.Ю., Гордиенко В.Н., Лебедев А.В. Мониторинг и управление популяцией бурого медведя на Камчатке // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства / под ред. В.Г. Сафронова. Киров : ВНИИОЗ, 2002. С. 168–170.
3. Dahle B., Swenson J.E. Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type // Journal of Zoology. 2003. Vol. 260. PP. 329–335.
4. Rigg R. A review of studies on brown bear (*Ursus arctos*) ecology in relation to home range, habitat selection, activity patterns, social organization, life histories and population dynamics // Oecologia. 2005. Vol. 14. PP. 47–59.
5. Popescu V.D., Iosif R., Pop M.I., Chiriac S., Bouroş G., Furnas B.J. Integrating sign surveys and telemetry data for estimating brown bear (*Ursus arctos*) density in the Romanian Carpathians // Ecology and Evolution. 2017. Vol. 7, № 18. PP. 7134–7144. doi: [org/10.1002/ece3.3177](https://doi.org/10.1002/ece3.3177)
6. Smith T.S. Effects of human activity on brown bear use of the Kulik River, Alaska // Ursus. 2002. Vol. 13. PP. 257–267.
7. Fortin J.K., Rode K.D., Hilderbrand G.V., Wilder J., Farley S., Jorgenson C., Marcot B.G. Impacts of human recreation on brown bears (*Ursus arctos*): A review and new management tool // PLoS One. 2016. Vol. 11, № 1, e0141983. doi: [10.1371/journal.pone.0141983](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141983)
8. Skuban M., Findo S., Kajba M. Human impacts on bear feeding habits and habitat selection in the Poľana Mountains, Slovakia // European Journal of Wildlife Research. 2016. Vol. 62, № 3. PP. 353–364. doi: [org/10.1007/s10344-016-1009-x](https://doi.org/10.1007/s10344-016-1009-x)
9. Формозов А.Н. Формула для количественного учета по следам // Зоологический журнал. 1932. Т. 11, вып. 2. С. 66–69.
10. Челинцев Н.Г. Математические основы учета животных. М. : ГУ Центрохотконтроль, 2000. 431 с.
11. Carnivore ecology and conservation: a handbook of techniques / eds by L. Boitani and R.A. Powell. New York, USA : Oxford University Press, 2012. 506 p.
12. Серёдкин И.В., Костыря А.В., Гудрич Д.М. Суточные и сезонные перемещения бурого медведя на Сихотэ-Алине // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 4. С. 233–240.

13. Серёдкин И.В., Пачковский Д. Программа изучения бурого медведя на Камчатке с целью его сохранения // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11, № 1(2). С. 158–161.
14. Серёдкин И.В., Лисицын Д.В., Борисов М.Ю. Изучение бурого медведя на Сахалине // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(8). С. 1925–1928.
15. Толмачев А.И. Геоботаническое районирование острова Сахалина. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1955. 78 с.
16. Атлас Сахалинской области / под ред. Г.В. Комсомольского, И.М. Сырык. М. : ГУГК, 1967. 135 с.
17. Jonkel J.J. A manual for handling bears for managers and researchers. Bozeman, MT : Interagency Grizzly Bear Study Team, Montana State University, 1993. 175 p.
18. Серёдкин И.В., Костыря А.В., Гудрич Д.М., Шляер Б.О., Микелл Д.Г., Керли Л.Л., Квигли К.С., Квигли Х.Б. Отлов и иммобилизация гималайских и бурых медведей с целью радиомечения // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 12. С. 1508–1515.
19. Chambers J.M., Hastie T. Linear models. California : Wadsworth and Brooks, Cole Advanced Books and Software, 1992. 608 p.
20. Seryodkin I.V., Paczkowski J., Borisov M.Y., Petrunenko Y.K. Home range of brown bears on the Kamchatka Peninsula and Sakhalin Island // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, № 6. PP. 599–611. doi: [10.1134/S1995425517060129](https://doi.org/10.1134/S1995425517060129)
21. Huber D., Roth H.U. Movements of European brown bears in Croatia // Acta Theriologica. 1993. Vol. 38, № 2. PP. 151–159.
22. Huber D., Roth H.U. Home ranges and movements of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia // International Conference on Bear Research and Management. 1986. Vol. 6. PP. 93–97.
23. Clevenger A.P., Purroy F.J., Pelton M.R. Movement and activity patterns of a European brown bear in the Cantabrian Mountains, Spain // International Conference on Bear Research and Management. 1990. Vol. 8. PP. 205–211.
24. Pop I.M., Bereczky L., Chiriac S., Iosif R., Nita A., Popescu V.D., Rozyłowicz L. Movement ecology of brown bears (*Ursus arctos*) in the Romanian Eastern Carpathians // Nature Conservation. 2018. Vol. 26. PP. 15–31. doi: [org/10.3897/natureconservation.26.22955](https://doi.org/10.3897/natureconservation.26.22955)
25. Roth H.U., Huber D. Diel activity of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia // International Conference on Bear Research and Management. 1986. Vol. 6. PP. 177–182.
26. Seryodkin I.V., Kostyria A.V., Goodrich J.M., Miquelle D.G. Daily activity patterns of brown bear (*Ursus arctos*) of the Sikhote-Alin Mountain Range (Primorskiy Krai, Russia) // Russian Journal of Ecology. 2013. Vol. 44, № 1. PP. 50–55.
27. Barnes V.G. The influence of salmon availability on movements and range of brown bears on Southwest Kodiak Island // International Conference on Bear Research and Management. 1990. Vol. 8. PP. 305–313.
28. Sato Y., Kobayashi Y., Urata T., Takatsuki S. Home range and habitat use of female brown bear (*Ursus arctos*) in Urahoro, eastern Hokkaido, Japan // Mammal Study. 2008. Vol. 33. PP. 99–109.
29. McLoughlin P.D., Case R.L., Gau R.J., Ferguson S.H., Messier F. Annual and seasonal movement patterns of barren-ground grizzly bears in Central Northwest Territories // Ursus. 1999. Vol. 11. PP. 79–86.
30. Юдин В.Г. Бурый медведь. Юг Дальнего Востока // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь / под ред. М.А. Вайсфельда, И.Е. Честина. М. : Наука, 1993. С. 348–380.
31. Krofel M., Filacorda S., Jerina K. Mating-related movements of male brown bears on the periphery of an expanding population // Ursus. 2010. Vol. 21. PP. 23–29.
32. Завацкий Б.П. Сроки залегания медведя в берлоги и их типы в енисейской тайге // Экология медведей / под ред. Б.С. Юдина. Новосибирск : Наука, 1987. С. 84–91.

33. Støen O.-G., Zedrosser A., Sæbø S., Swenson J.E. Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos* // *Oecologia*. 2006. Vol. 148. PP. 356–364.
34. Selva N., Teitelbaum C.S., Sergiel A., Zwijacz-Kozica T., Zięba F., Bojarska K., Mueller T. Supplementary ungulate feeding affects movement behavior of brown bears // *Basic and Applied Ecology*. 2017. Vol. 24. PP. 68–76. doi: [org/10.1016/j.baae.2017.09.007](https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.007)
35. Hertel A.G., Steyaert S.M.J.G., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H.K., Gelink H.W., Kindberg J., Swenson J.E. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2016. Vol. 70. PP. 831–842. doi: [org/10.1007/s00265-016-2106-2](https://doi.org/10.1007/s00265-016-2106-2)

Поступила в редакцию 17.05.2019 г.; повторно 11.02.2020 г.;
принята 13.02.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

Авторский коллектив:

Серёдкин Иван Владимирович – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории экологии и охраны животных, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН (Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

E-mail: seryodkinivan@inbox.ru

Для цитирования: Серёдкин И.В. Суточные перемещения бурых медведей (*Ursus arctos*) на Камчатке и Сахалине // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 2020. № 49. С. 107–127. doi: 10.17223/19988591/49/6

For citation: Seryodkin IV. Daily movements of Brown bears (*Ursus arctos*) in Kamchatka and Sakhalin. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:107-127. doi: 10.17223/19988591/49/6 In Russian, English Summary

Ivan V. Seryodkin

Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

**Daily movements of Brown bears (*Ursus arctos*)
in Kamchatka and Sakhalin**

Knowledge of ecological parameters of the population, which are associated with the use of the animal territory, is important for developing a plan for the conservation and sustainable use of the brown bear (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758). Daily movement is a parameter used in calculating the number of animals. Formerly in Russia, the movement of animals by radio telemetry was studied only in the Sikhote-Alin, whereas for Kamchatka and Sakhalin this issue is considered for the first time. The aim of this work was to assess and characterize daily movements of brown bears in Kamchatka and Sakhalin. The study included determination of the average distance over which the bears shifted for one day during the year, the seasons and each of the months of the non-hibernating period; assessment of the possibility of using a linear model to determine the approximated daily movement of animals; revelation of types of daily movements of bears and factors on which they depend.

The studies were carried out in two regions of Kamchatka Krai (54°25'50"N, 160°08'22"E; 56°49'35"N, 159°59'08"E) and in Sakhalin Oblast (50°36'18"N, 143°41'48"E) in 2005-2012 (See Fig. 1). The collars (LOTEK GPS 4400) were put on seven brown bears (See Table 1). Collars were programmed to determine their location by GPS-receiver once every 1-3 hours. To characterize the movements, the daily linear distance was determined, which was the distance between the pairs of GPS positions

of each bear, the time interval between which was about a day. Bear daily linear distances were determined 1031 times. For two females from Sakhalin, two values were calculated for 70 days: the sum of 24 segments of the movement (approximated daily movement) and the distance between the first and last positions (daily linear distance). The ratio of these two parameters reflects, at least, how many times the distance actually covered by animals exceeds its daily displacement in space. Using the parameters of the approximated daily movement and daily linear distances allowed us to build a linear model in the R program to predict the first parameter for those days when only the second parameter was known. This made it possible to predict the approximated daily movement, which took into account the tortuosity of the movement for those days when only the daily linear distance was known. The study was conducted in compliance with ethical requirements when working with animals.

Data on daily movements over the whole year were obtained for two females from Kamchatka and two females from Sakhalin. In Kamchatka, the average daily linear distances of females during the year were significantly higher than in Sakhalin and averaged 1812 and 967 m, respectively. In spring, the daily linear distances of females in both regions were less than in the summer and autumn periods (See Table 2). The smallest movement activity of female bears was observed in April-May and October-November (See Tables 3 and 4). There were relatively more daily movements from June to September. The maximum activity of the females was in August (See Fig. 2). In summer and autumn, the movement activity depended primarily on the distribution of salmon. The presence of female cubs of the first year of life limited the range of its movements. The length of the daily linear distances of bears was positively correlated with the size of their home ranges. The linear model showed a statistically-valid relation between the approximated daily movement and the daily linear distances of the animal and a significant level for the parameters under consideration (See Table 5). The degree of tortuosity of the bears' movement decreases with an increase in their daily linear distances. The linear model is promising for determining the daily movement of animals, when it cannot be done by other methods. The results of the linear model are applicable for calculating the population density of animals. Analysis of hourly movements per day allowed us to identify three types of the bear's movements. The first type is the purposeful transition from one part of the home range to another part. The ratio of the approximated daily movement to the daily linear distance with this type of movement was small (<2 in the most typical cases), while the daily linear distance was relatively big (See Fig. 3a). In the second type of movement, the animal moves relatively long distances during the day, but returns to his preferred place, the location of which may be associated with feeding or rest. With such movements, the approximated daily movement is more than 10 times the daily linear distance (See Fig. 3b). In the third type of movement, the bear does not make significant transitions, adhering to the local preferred site. In such cases, the approximated daily movement and daily linear distance were small (usually up to 3 km), and their ratio was more often average.

The paper contains 3 Figures, 5 Tables and 35 References.

Key words: *Ursus arctos*; daily movement; daily linear distance; GPS-telemetry; Kronotsky Reserve; Sakhalin Island.

The Author declares no conflict of interest.

No animals were harmed in this research.

References

1. Revenko IA. Buryy medved'. Kamchatka [The Brown Bear. Kamchatka]. In: *Medvedi: buryy medved', belyy medved', gimalayskiy medved'* [Bears: Brown bear, Polar bear, and Asian black bear]. Vaysfel'd MA and Chestin IE, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1993. pp. 380-403. In Russian
2. Valentsev AS, Voropanov VYu, Gordienko VN, Lebed'ko AV. Monitoring i upravlenie populyatsiyey burogo medvedya na Kamchatke [Monitoring and population management of the Brown bear in Kamchatka]. In: *Sovremennyye problemy prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva* [Modern problems of nature management, hunting and fur-farming]. Safronov VG, editor. Kirov: VNIIOZ Publ.; 2002. pp. 168-170. In Russian
3. Dahle B, Swenson JE. Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): Effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. *J Zoology*. 2003;260:329-335.
4. Rigg R. A review of studies on brown bear (*Ursus arctos*) ecology in relation to home range, habitat selection, activity patterns, social organization, life histories and population dynamics. *Oecologia*. 2005;14:47-59.
5. Popescu VD, Iosif R, Pop MI, Chiriac S, Bouroş G, Furnas BJ. Integrating sign surveys and telemetry data for estimating brown bear (*Ursus arctos*) density in the Romanian Carpathians. *Ecology and Evolution*. 2017;7(18):7134-7144. doi: [org/10.1002/ece3.3177](https://doi.org/10.1002/ece3.3177)
6. Smith TS. Effects of human activity on brown bear use of the Kulik River, Alaska. *Ursus*. 2002;13:257-267.
7. Fortin JK, Rode KD, Hilderbrand GV, Wilder J, Farley S, Jorgenson C, Marcot BG. Impacts of human recreation on brown bears (*Ursus arctos*): A review and new management tool. *PLoS One*. 2016;11(1):e0141983. doi: [10.1371/journal.pone.0141983](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141983)
8. Skuban M, Find'o S, Kajba M. Human impacts on bear feeding habits and habitat selection in the Poľana Mountains, Slovakia. *European J Wildlife Research*. 2016;62(3):353-364. doi: [org/10.1007/s10344-016-1009-x](https://doi.org/10.1007/s10344-016-1009-x)
9. Formozov AN. Formula dlya kolichestvennogo ucheta po sledam [Tracks quantification formula]. *Zoologicheskiiy zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 1932;11(2):66-69. In Russian
10. Chelintsev NG. Matematicheskie osnovy ucheta zhyvotnykh [The mathematical basis of animal surveys]. Moscow: GU Tsentrokhotkontrol' Publ.; 2000. 431 p. In Russian
11. *Carnivore ecology and conservation: A handbook of techniques*. Boitani L and Powell RA, editors. New York, USA: Oxford University Press; 2012. 506 p.
12. Seryodkin IV, Kostyria AV, Goodrich JM. Sutochnyye i sezonnyye peremeshcheniya burogo medvedya na Sikhote-Aline [Daily and seasonal movements of brown bear in the Sikhote-Alin]. *Vestnik TvGU. Seriya "Biologiya i ekologiya" = Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2014;4:233-240. In Russian
13. Seryodkin IV, Paczkowski J. Programma izucheniya burogo medvedya na Kamchatke s tsel'yu ego sokhraneniya [Program to study Brown bears on Kamchatka with the goal of conservation]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2009;11,1(2):158-161. In Russian
14. Seryodkin IV, Lisitsyn DV, Borisov MY. Izuchenie burogo medvedya na Sakhaline [Study of Brown bear at Sakhalin]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14,1(8):1925-1928. In Russian
15. Tolmachev AI. Geobotanicheskoye rayonirovaniye ostrova Sakhalina [Geobotanical zoning of Sakhalin Island]. Moscow, St. Petersburg: AN SSSR Publ.; 1955. 78 p. In Russian

16. *Atlas Sakhalinskoy oblasti* [Atlas of Sakhalin Oblast]. Komsomol'skiy GV and Siryk IM, editors. Moscow: GUGK Publ.; 1967. 135 p. In Russian
17. Jonkel JJ. A manual for handling bears for managers and researchers. Bozeman, MT: Interagency Grizzly Bear Study Team, Montana State University; 1993. 175 p.
18. Seryodkin IV, Kostyrya AV, Goodrich DM, Schleyer BO, Miquelle DG, Kerley LL, Quigley KS, Quigley HB. Otlov i immobilizatsiya gimalayskikh i burykh medvedey s tsel'yu radiomecheniya [Capture and immobilization of Asiatic black and brown bears for radio marking]. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2005;84(12):1508-1515. In Russian
19. Chambers JM, Hastie T. Linear models. California: Wadsworth and Brooks, Cole Advanced Books and Software; 1992. 608 p.
20. Seryodkin IV, Paczkowski J, Borisov MY, Petrunenko YK. Home range of brown bears on the Kamchatka Peninsula and Sakhalin Island. *Contemporary Problems of Ecology*. 2017;10(6):599-611. doi: [10.1134/S1995425517060129](https://doi.org/10.1134/S1995425517060129)
21. Huber D, Roth HU. Movements of European brown bears in Croatia. *Acta Theriologica*. 1993;38(2):151-159.
22. Huber D, Roth HU. Home ranges and movements of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia. *International Conference on Bear Research and Management*. 1986;6:93-97.
23. Clevenger AP, Purroy FJ, Pelton MR. Movement and activity patterns of a European brown bear in the Cantabrian Mountains, Spain. *International Conference on Bear Research and Management*. 1990;8:205-211.
24. Pop IM, Bereczky L, Chiriac S, Iosif R, Nita A, Popescu VD, Rozyłowicz L. Movement ecology of brown bears (*Ursus arctos*) in the Romanian Eastern Carpathians. *Nature Conservation*. 2018;26:15-31. doi: [org/10.3897/natureconservation.26.22955](https://doi.org/10.3897/natureconservation.26.22955)
25. Roth HU, Huber D. Diel activity of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia. *International Conference on Bear Research and Management*. 1986;6:177-182.
26. Seryodkin IV, Kostyrya AV, Goodrich JM, Miquelle DG. Daily activity patterns of brown bear (*Ursus arctos*) of the Sikhote-Alin Mountain Range (Primorskiy Krai, Russia). *Russian Journal of Ecology*. 2013;44(1):50-55. doi: [10.1134/S1067413613010104](https://doi.org/10.1134/S1067413613010104)
27. Barnes VG. The influence of salmon availability on movements and range of brown bears on Southwest Kodiak Island. *Inter-national Conference on Bear Research and Management*. 1990;8:305-313.
28. Sato Y, Kobayashi Y, Urata T, Takatsuki S. Home range and habitat use of female brown bear (*Ursus arctos*) in Urahoro, eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study*. 2008;33:99-109.
29. McLoughlin PD, Case RL, Gau RJ, Ferguson SH, Messier F. Annual and seasonal movement patterns of barren-ground grizzly bears in Central Northwest Territories. *Ursus*. 1999;11:79-86.
30. Yudin VG. Buryy medved'. Yug Dal'nego Vostoka [The Brown Bear. South of Far East]. In: *Medvedi: buryy medved', belyy medved', gimalayskiy medved'* [Bears: Brown bear, Polar bear, and Asian black bear]. Vaysfel'd MA and Chestin IE, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1993. pp. 348-380. In Russian
31. Krofel M, Filacorda S, Jerina K. Mating-related movements of male brown bears on the periphery of an expanding population. *Ursus*. 2010;21:23-29.
32. Zavatskiy BP. Sroki zaleganiya medvedya v berlogi i ikh tipy v eniseyskoy tayge [Den entry dates of bears and types of dens in the Yenisei taiga]. In: *Ekologiya medvedey* [Ecology of bears]. Yudin BS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. pp. 84-91. In Russian
33. Støen O-G, Zedrosser A, Sæbø S, Swenson JE. Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos*. *Oecologia*. 2006;148:356-364.

34. Selva N, Teitelbaum CS, Sergiel A, Zwijacz-Kozica T, Zięba F, Bojarska K, Mueller T. Supplementary ungulate feeding affects movement behavior of brown bears. *Basic and Applied Ecology*. 2017;24:68-76. doi: [org/10.1016/j.baae.2017.09.007](https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.007)
35. Hertel AG, Steyaert SMJG, Zedrosser A, Mysterud A, Lodberg-Holm HK, Gelink HW, Kindberg J, Swenson JE. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2016;70:831-842. doi: [org/10.1007/s00265-016-2106-2](https://doi.org/10.1007/s00265-016-2106-2)

*Received 17 May 2019; Revised 11 February 2020;
Accepted 13 February 2020; Published 27 March 2020.*

Author info:

Seryodkin Ivan V, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Animal Ecology and Conservation, Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 7 Radio Str., Vladivostok 690041, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

E-mail: seryodkinivan@inbox.ru