

Высотное распределение бурых медведей в четырех регионах Дальнего Востока России

Иван Владимирович СЕРЁДКИН
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник
Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Россия
seryodkinivan@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

Юрий Константинович ПЕТРУНЕНКО
кандидат биологических наук, научный сотрудник
Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Россия
yurbarius@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-8784-9845>

Аннотация. В горной местности, в частности на Дальнем Востоке России, высотное размещение бурых медведей (*Ursus arctos*) является важным элементом характеристики их пространственного распределения, информация о котором имеет большое значение в практике управления популяциями данного вида животных. Годовое и сезонное распределение медведей по абсолютным высотам изучали в Кроноцком заповеднике, бассейнах рек Камчатка и Тигиль (Камчатка), Восточном Сахалине и Среднем Сихотэ-Алине с помощью GPS-телеметрии. Наблюдение за 14 бурыми медведями, оснащенными спутниковыми ошейниками, вели в 2005–2018 гг. В течение года медведи использовали высоты с медианами от 41 (самка на Восточном Сахалине) до 648 м над ур. м. (самка в Кроноцком заповеднике). Самки на Восточном Сахалине использовали относительно меньшие высоты, чем самки в Кроноцком заповеднике на Камчатке, что обусловлено различиями в рельефе этих территорий. На Среднем Сихотэ-Алине самцы в течение всего года обитали в зоне кедрово-широколиственных лесов на высоте с медианой 589 м над ур. м. Животные в разные сезоны чаще использовали меньшие высоты по сравнению имеющимися на территории их обитания. Выбор медведями местообитаний с определенными высотами менялся от месяца к месяцу, что определяло вертикальные перемещения животных. Высота расположения берлог в большинстве случаев была больше медиан высот, используемых этими животными как за весь год, так и за сезоны по отдельности. Сезонное высотное распределение имело территориальную специфику и зависело от распределения кормов, а также наличия мест, удобных для устройства берлог.

Ключевые слова: абсолютная высота, ландшафт, телеметрия, хищные млекопитающие, экология животных

Для цитирования: Серёдкин И.В., Петруненко Ю.К. Высотное распределение бурых медведей в четырех регионах Дальнего Востока России // Тихоокеанская география. 2023. № 3. С. 90–100. https://doi.org/10.35735/26870509_2023_15_8.

Altitude distribution of brown bears in four regions of the Russian Far East

Ivan V. SERYODKIN

Candidate of Biological Sciences, Leading research associate
Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia
seryodkinivan@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

Yuri K. PETRUNENKO

Candidate of Biological Sciences, Research associate
Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia
yurbarius@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-8784-9845>

Abstract. Spatial distribution of animals includes their altitude distribution, which depends at the territorial level on the presented landscapes that are characterized by certain heights due to the features of the relief. In mountainous areas, particularly in the Russian Far East, the altitude distribution of brown bears (*Ursus arctos*) is an important element of their spatial distribution, and knowledge of it has a great importance in the population management of this species. We studied annual and seasonal distribution of bears by altitudes in the Kronotsky Reserve (Kamchatka), Kamchatka and Tigil river basins (Kamchatka), Eastern Sakhalin, and Middle Sikhote-Alin using GPS telemetry. Overall 14 brown bears were equipped with GPS-collars in 2005–2018. Brown bears utilized a broad range of altitudes, occupying habitats including coastal areas, river valleys from lower to upper reaches, foothills, mountain slopes, and ridges. During a year, bears used altitudes with medians ranging from 41 m (female in Eastern Sakhalin) to 648 m (female in Kronotsky Reserve) m above sea level. Females in Eastern Sakhalin used relatively lower altitudes than females in Kamchatka (Kronotsky Reserve), due to differences in the topography of these territories. In the Middle Sikhote-Alin, males inhabited throughout the year in the zone of pine-deciduous forests at an altitude with a median of 589 m above sea level. Animals in different seasons more often used lower altitudes compared to those available in their habitat. The choice of habitats with certain altitudes by bears varied from month to month, which determined the vertical movements of animals. The range of altitudes used and the direction of seasonal vertical movements of a brown bear were dependent on the location of their habitat in relation to the landscape. The altitude of the dens in most cases was higher than the median altitudes used by these animals both for the whole year and for separate seasons. Seasonal altitudinal distribution had a territorial specificity and depended on the distribution of food, as well as the availability of places suitable for dens.

Keywords: absolute height, landscape, telemetry, carnivorous, animal ecology

For citation: Seryodkin I.V., Petrunenko Yu.K. Altitude distribution of brown bears in four regions of the Russian Far East. *Pacific Geography*. 2023;(3):90-100. (In Russ.). https://doi.org/10.35735/26870509_2023_15_8.

Введение

Пространственное распределение наземных животных включает их высотное размещение, зависящее на территориальном уровне от представленных ландшафтов, которые благодаря особенностям рельефа характеризуются определенными высотами [1]. Особенно это актуально в горах, где имеется высотная зональность, выраженная в смене

природных зон и условий по мере возрастания абсолютной высоты. Благодаря высотной поясности в горах животным присущи вертикальные перемещения [2, 3], являющиеся проявлениями их адаптации к сезонным изменениям среды. Животные перемещаются, чтобы получить доступ к кормовым ресурсам, убежищам и для поиска половых партнеров [3]. В отличие от горизонтальных миграций вертикальные перемещения позволяют животным менять требуемые сезонные стадии без значительных по протяженности переходов и увеличения размеров участков обитания [4, 5].

Для Дальнего Востока России характерна в основном горная местность [1], которая заселена бурыми медведями (*Ursus arctos*), приспособленными к обитанию в широком высотном диапазоне с различными условиями [6]. Фенологические изменения, последовательно проявляющиеся на разных высотах, способствуют сезонным вертикальным перемещениям медведей.

Целью данной работы являлось выявление особенностей распределения бурых медведей по высоте над уровнем моря на Дальнем Востоке России. Исследование заключалось в вычислении и сравнении показателей годового и сезонного высотного распределения медведей, а также самих высот, на которых расположены их берлоги.

Материалы и методы

Исследования проводили в четырех регионах Дальнего Востока России: в Кроноцком заповеднике на Восточной Камчатке в 2005–2006 гг., в бассейнах рек Камчатка и Тигиль на Камчатке в 2005–2006 гг., на Восточном Сахалине (заказник «Восточный») в 2011–2012 гг. и на Среднем Сихотэ-Алине (Сихотэ-Алинский заповедник и окрестности) в 2011–2018 гг. Для всех регионов характерна горная местность.

На Камчатке помимо приморских и моренных равнин высотой до 300 м широко представлены складчато-глыбовые и вулканические низкогорья, среднегорья и высокогорья со средними высотами 500–1000 м и вершинами, поднимающимися на 2000–2500 м над ур. м. [1]. Местобитания бурого медведя на Камчатке представлены березовыми, пойменными и елово-лиственничными лесами, стланиковыми зарослями, равнинными и горными тундрами.

На Восточном Сахалине присутствуют следующие ландшафты: низменные террасированные морские равнины, складчатые и складчато-глыбовые низко- и среднегорья [1]. Расположенный на территории исследования Набильский хребет имеет вершины, достигающие 1600 м. Господствующей растительной формацией здесь является темнохвойная тайга.

На Среднем Сихотэ-Алине ландшафты представлены в основном низко- и среднегорьями, первые из которых имеют водораздельный уровень с абсолютными отметками 300–800 м, а вторые – 700–1500 м [7]. От морского побережья по мере повышения высоты широколиственные леса сменяются кедрово-широколиственными, а затем темнохвойными лесами.

Наблюдение вели за 14 взрослыми бурыми медведями (табл. 1), оснащенными GPS-ошейниками. Самку № 1 в 2005 г. сопровождали два медвежонка второго года жизни. Самка № 6 до августа 2011 г. ходила вместе с медвежонком третьего года жизни, а в 2012 г. у нее были два медвежонка первого года жизни.

Медведей № 1–7 оснастили ошейниками Lotek GPS 4400 (Lotek Wireless, Онтарио, Канада). Ошейники для медведей № 1–4 запрограммировали на определение своего местонахождения приемником GPS один раз каждые 3 ч, для животных № 5–7 – каждый час. Координаты местоположения животных сохранялись на карте памяти ошейников и были получены после их возвращения наблюдателям. Медведей № 8 и 9 снабдили ошейниками «Пульсар» (ЗАО «ЭС-ПАС», Москва, Россия). Спутниковый ошейник данной модели содержит встроенный приемник GPS, определяющий местонахождение меченого животного.

Таблица 1

Характеристика меченых бурых медведей и данные наблюдения за ними на Дальнем Востоке России

Table 1. Characteristics of collared brown bears and their observational data in the Russian Far East

Номер особи	Пол	Возраст, год*	Масса, кг	Длина тела, см	Дата мечения	Дата окончания слежения	Количество локаций
Кроноцкий заповедник, Камчатка							
1	Самка	8–10	120	176	05.06.2005	06.06.2006	1281
2	Самка	12	150	–	05.06.2005	06.06.2006	1089
Бассейны рек Камчатка и Тигиль, Камчатка							
3	Самка	4	120	165	23.06.2005	22.07.2005	211
4	Самец	5	150	175	23.06.2005	09.05.2006	753
Восточный Сахалин							
5	Самка	4	80	161	21.06.2011	24.08.2012	4022
6	Самка	6–7	108	177	25.06.2011	26.08.2012	4090
7	Самец	8–10	275	219	03.07.2011	27.07.2011	313
Средний Сихотэ-Алинь							
8	Самец	8–10	235	218	23.09.2011	26.10.2011	21
9	Самец	6–7	180	194	12.10.2011	18.11.2011	82
10	Самец	7–8	192	203	28.08.2016	02.05.2017	1588
11	Самец	5	150	191	24.10.2016	23.11.2017	2757
12	Самец	10–15	263	221	10.05.2017	02.10.2017	1521
13	Самец	15–20	304	222	24.05.2017	13.11.2017	1827
14	Самец	10	310	225	22.05.2018	04.08.2018	740

Примечание: * – возраст животных определяли по числу линий прироста в зубном цементе передних премоляров, не несущих функциональную нагрузку, а также по состоянию зубов и степени их истертости.

го, и радиопередатчик, посылающий информацию с географическими координатами на спутники системы Argos. С помощью GPS-ошейников «Пульсар» получали в среднем две локаций в сутки на каждого из животных. Медведи № 10–14 носили ошейники Vectronic GPS PLUS Collar Iridium (Vectronic Aerospace GmbH, Берлин, Германия). Локации определялись приемником GPS 1 раз в 2 ч и передавались наблюдателям через систему спутников Iridium.

Слежение за медведями осуществляли от 25 до 431 дня. В анализе использовали 20295 локаций животных (табл. 1). В качестве сезонов выделены календарные весна, лето и осень. Местоположение каждой берлоги включали в выборки весны и осени только 1 раз.

Для каждой локаций определяли высоту над уровнем моря, используя цифровую модель высот радиолокационной топографической миссии шаттла (Shuttle radar topography mission) с разрешением 30 м [8].

В качестве характеристики множества абсолютных высот использовали медиану, поскольку данные были распределены асимметрично и имелись выбросы. Для статистического анализа было обосновано применение непараметрических критериев. Критерий Шапиро – Уилка и построение гистограмм показали распределение, отличающееся от нормального ($W = 0.499–0.983$; $p < 0.001$). Для выборок, требующих парного сравнения, использован U-критерий Манна – Уитни. Для данных, состоящих из нескольких групп, наличие различий выявили критерием Крускала – Уоллиса, а дальнейшее попарное сравнение выполнили U-критерием Манна – Уитни с поправкой Бонферрони.

Для территорий, ограниченных локациями трех групп животных (самок № 1 и 2 в Кроноцком заповеднике на Камчатке, самок № 5 и 6 на Восточном Сахалине и самцов №

10–13 на Среднем Сихотэ-Алине), для которых имелись полноценные выборки используемых животными высот в течение всех сезонов, рассчитали медианы высот из случайно выбранных растровых ячеек площадью 900 м². Для оценки выбора медведями высот из имеющихся на используемом ими пространстве выборки высот этих трех территорий сравнили с выборками высот, использованных обозначенными группами медведей в течение года, сезонов и месяцев. Из-за неоднородности распределения сезонных данных у особей в выделенных группах анализировали количественно равнозначные выборки использованных высот, которые уравнили для каждого животного по минимальному значению.

Статистический анализ данных проводили в программе R (v. 4.2.0), а графическую обработку и геометрические расчеты – в программе QGIS (v. 3.4.1).

Результаты и обсуждение

Распределение высот нахождения медведей за год

Медианы используемых в течение года высот (когда имеются локации за все сезоны) определены для двух самок из Кроноцкого заповедника, одного самца с территории бассейнов рек Камчатка и Тигиль, двух самок с Восточного Сахалина и четырех самцов со Среднего Сихотэ-Алиня. Наименьшие высоты использовали самки на Восточном Сахалине, а наибольшие – самка № 1 в Кроноцком заповеднике (табл. 2). Медиана высот для двух самок из Кроноцкого заповедника составила 538 м над ур. м., тогда как для двух самок с Восточного Сахалина – 154 м над ур. м. Данный показатель для четырех самцов со Среднего Сихотэ-Алиня составил 526 м над ур. м. Эта высота на Сихотэ-Алине соответствует поясу кедрово-широколиственных лесов [9].

Таблица 2

Распределение используемых мечеными бурыми медведями абсолютных высот во внеберложный и берложный периоды на Дальнем Востоке России

Table 2. Distribution of absolute altitudes used by collared brown bears during non-denning and denning periods in the Russian Far East

Номер особи	Пол	Медиана высот локаций, м над ур. м.				Высота расположения берлоги, м над ур. м.
		Год	Весна	Лето	Осень	
Кроноцкий заповедник, Камчатка						
1	Самка	648	449.5	642	696	820
2	Самка	515	450	513	740	399
Бассейны рек Камчатка и Тигиль, Камчатка						
3	Самка	–	–	307	–	–
4	Самец	282	954	284	276	796
Восточный Сахалин						
5	Самка	184	299	126	221	312
6	Самка	41	40	30	207	261
7	Самец	–	–	5	–	–
Средний Сихотэ-Алинь						
8	Самец	–	–	–	583	–
9	Самец	–	–	–	521	–
10	Самец	582	753	582	537	796
11	Самец	625	590,5	672	605	624
12	Самец	375	309	420	252	–
13	Самец	449	582	424	453	–
14	Самец	–	505	460	–	–

В Кроноцком заповеднике самки медведей обитали на территории с медианой абсолютных высот 708 м, самки на Восточном Сахалине – 267 м, а самцы на Среднем Сихотэ-Алине – 589 м. Во всех трех случаях реально используемые медведями в течение всего года высоты были меньше имеющихся на этих территориях высот ($U = 9.9\text{--}25.1$; $df = 1414\text{--}3634$; $p < 0.001$).

Использование медведями пространства, характеризующегося определенными высотами в течение года, несомненно, зависит от регионального ландшафта, в пределах которого обитают особи или их группировки. Поскольку такие регионы, как п-ов Камчатка, о-в Сахалин и горная система Сихотэ-Алинь почти полностью заселены бурыми медведями [6], а их рельеф имеет разные высотные уровни [1], соответственно и участки обитания животных в разных частях Дальнего Востока России расположены в местах с различным спектром абсолютных высот.

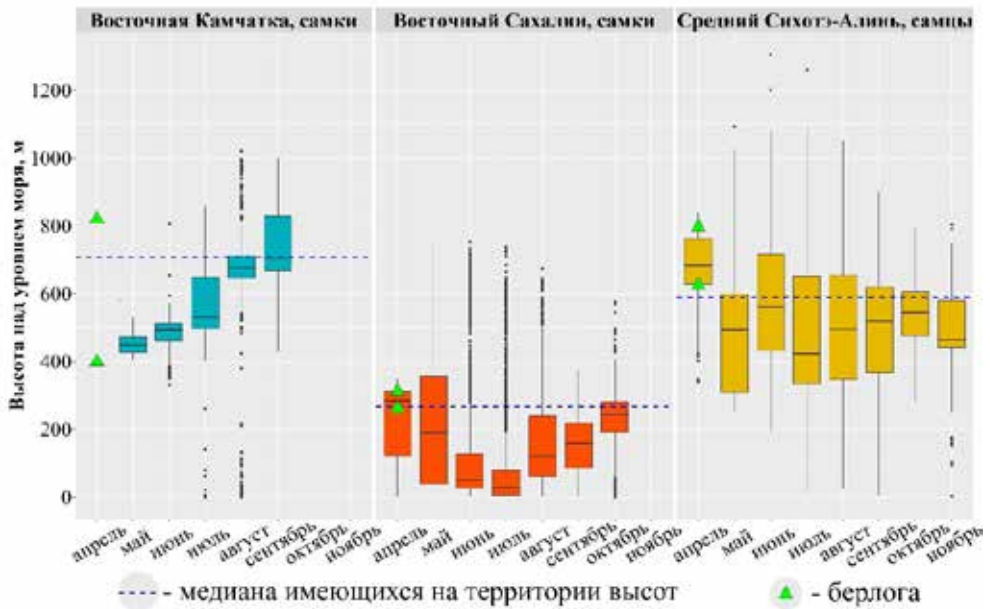
Ареал бурого медведя представлен разнообразными ландшафтами с большим диапазоном абсолютных высот: от морского побережья до высокогорий [10]. На побережье Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого океанов местообитания медведей начинаются с нулевого высотного уровня. На северо-востоке Дальнего Востока в горно-тундровых низкогорных ландшафтах животные обитают на высоте 50–300 м [11]. На Памире, Тянь-Шане и Гималаях имеются высокогорные популяции, где бурые медведи осваивают высоты до 4–5 тыс. м [12, 13].

Сезонное распределение высот нахождения медведей

В Кроноцком заповеднике для двух самок медианы высот составили 450, 530 и 742 м над ур. м. для весны, лета и осени соответственно. Данный показатель рассчитали также для двух самок с Восточного Сахалина: весна – 214, лето – 51, осень – 218 м над ур. м. На Среднем Сихотэ-Алине медиана высот для самцов весной была равна 578, летом – 502 и осенью – 497 м над ур. м. Для всех трех региональных групп животных выявлена достоверная разница имеющихся и использованных медведями высот весной, летом и осенью ($U = 2.5\text{--}54.6$; $df = 401\text{--}11191$; $p \leq 0.01$). При этом только в Кроноцком заповеднике осенью использованные самками высоты превышали имеющиеся на территории. В остальные сезоны в Кроноцком заповеднике, на Восточном Сахалине и Среднем Сихотэ-Алине медведи выбирали меньшие высоты по сравнению с выборкой существующих на этих территориях высот.

Помесячное распределение медиан высот, на которых были расположены локации медведей, демонстрирует сезонные тенденции выбора медведями высот (см. рис.), а сравнение этих значений оказалось достоверным для Кроноцкого заповедника ($X^2 = 1215$; $df = 4$; $p < 0,001$), Восточного Сахалина ($X^2 = 1596$; $df = 6$; $p < 0.001$) и Среднего Сихотэ-Алиня ($X^2 = 526$; $df = 7$; $p < 0,001$). В Кроноцком заповеднике достоверная разница в использованных высотах для самок была между всеми парами месяцев внеберложного периода ($U = 6.8\text{--}52.6$; $df = 441\text{--}818$; $p < 0.001$), при этом медианы высот увеличивались с каждым месяцем от мая до сентября (см. рис.). На Восточном Сахалине используемые самками высоты в апреле были достоверно больше, чем в июне – сентябре ($U = 6.5\text{--}13.6$; $df = 270\text{--}349$; $p < 0.001$), в мае – больше, чем в июне – сентябре ($U = 5.5\text{--}10.8$; $df = 456\text{--}525$; $p < 0.001$), а в июле меньше, чем в каждом из месяцев с августа по октябрь ($U = 11.7\text{--}28.2$; $df = 2722\text{--}3348$; $p < 0.001$). На Среднем Сихотэ-Алине самцы в апреле использовали большие высоты по сравнению со всеми остальными месяцами ($U = 12.8\text{--}25.9$; $df = 380\text{--}1388$; $p < 0.001$), в июне – по сравнению с маем – ноябрем ($U = 5.3\text{--}13.1$; $df = 394\text{--}2300$; $p < 0.001$), в августе и октябре – с июлем ($U = 3.4\text{--}6.9$; $df = 1570\text{--}22112$; $p < 0.001$), а также в октябре по сравнению с сентябрем и ноябрем ($U = 5.9\text{--}9.0$; $df = 595\text{--}1714$; $p < 0.001$).

Максимальные высоты над уровнем моря, на которых присутствовали наблюдавшиеся медведи, были следующими: 1022 м среди самок в Кроноцком заповеднике (особь № 2 в августе), 1109 м у самца № 4, обитавшего в бассейнах рек Камчатка и Тигиль (в марте),



Помесячное распределение абсолютных высот, использованных бурыми медведями на Дальнем Востоке России

Monthly distribution of absolute heights used by brown bears in the Russian Far East

752 м среди самок на Восточном Сахалине (особь № 1 в июне). На Среднем Сихотэ-Алине медведи не избегали абсолютных высот свыше 1000 м во все сезоны. Так, самец № 9 на высоте 1421 м находился в октябре, самец № 13 – на высоте 1306 м в июне, самец № 11 – на высоте 1093 м в мае, а самец № 10 – на высоте 1002 м в декабре. При этом высота в 1514 м была максимальной на территории, осваиваемой мечеными самцами на Сихотэ-Алине. Самки как на Камчатке (Кроноцкий заповедник), так и на Восточном Сахалине не использовали верхний высотный пояс на территориях, ограниченных участками их обитания. Максимальные абсолютные высоты насчитывали 2237 и 889 м на этих двух территориях соответственно.

Результаты демонстрируют, что в разных районах исследования использование медведями местообитаний в разновысотных элементах рельефа носит сезонный характер, но тенденции на разных территориях не одинаковы. Это обусловлено в первую очередь особенностями сезонной смены кормов, а также временным пребыванием животных вблизи берложных стаций в весенний и позднесенний периоды.

На Восточном Сахалине самки медведей использовали наименьшие высоты летом, поскольку в это время питались лососями на побережье в устье р. Венгери, а также в нижнем ее течении [14], где высота над уровнем моря небольшая. По этой же причине для самца № 7 летом используемые высоты имели минимальную медиану в сравнении со всеми остальными медведями (табл. 2). Подобная ситуация, когда летом медведи спускаются с гор для питания лососями, наблюдается на Аляске [15–17]. Осенью как на Восточном Сахалине, так и на Камчатке медведи потребляют меньше лососей и переходят на питание орехами кедрового стланика, который произрастает на горных склонах и хребтах на больших высотах. На Среднем Сихотэ-Алине сравнительно близкие значения медиан высот в разные сезоны объясняются относительно равномерным сезонным распределением кормов, важнейшее значение среди которых кроме травы имеют орехи сосны корейской, желуди дуба монгольского и ягоды брусники [18].

Особенностью образа жизни бурых медведей в горах являются сезонные высотные перемещения, имеющие в ряде регионов признаки миграций. В горах животные используют

главным образом лесной пояс, откуда периодически, в зависимости от высоты снежного покрова и сезонного распределения кормов, переходят вверх в альпийский пояс или вниз в предгорья [19]. Такие закономерности высотного распределения медведей описаны для Карпат [20], Кавказа [21], Саян [22], севера Дальнего Востока [11] и других регионов.

Высота расположения берлог

Высота над уровнем моря была определена для берлог семи меченых медведей. У пяти из них (самка № 1 и самец № 4 на Камчатке, самки № 5 и № 6 на Восточном Сахалине и самец № 10 на Среднем Сихотэ-Алине) высота расположения берлог была больше медиан высот, используемых этими животными за весь год и за все сезоны по отдельности (см. табл. 2, рис.). Расширенные выборки данных о размещении берлог медведей из двух районов исследования также указывают на их относительно высокое расположение и предпочтение устраивать их на склонах верхних частей сопок. В Кроноцком заповеднике медвежьих берлоги располагались в среднем на высоте 513 м над ур. м. [23], а на Среднем Сихотэ-Алине зимние убежища самцов – в среднем на высоте 872 м над ур. м. [24]. Известно, что на Сихотэ-Алине медведи, в большей степени самцы, выбирают места для берлог на относительно удалении от предпочитаемых ими внеберложных мест обитания [25].

В одних и тех же регионах берлоги бурых медведей располагаются в широком диапазоне абсолютных высот. На тихоокеанском о-ве Кадьяк берложные местообитания преобладают на высотах 300–760 м [26], на Украинских Карпатах – 500–1200 м [27], на Алтае и в Саянах – 800–2200 м [28], а на Кавказе – 800–2900 м [21].

Бурые медведи, обитающие в высокогорье, могут устраивать берлоги на значительных высотах. Так, в Скалистых горах в штате Монтана (США) большая часть берлог расположена в диапазоне высот от 2050 до 2500 м над ур. м. [29]. В Йеллоустонском национальном парке медведи зимуют на высоте 2000–3050 м, при этом скопление берлог наблюдается в диапазоне 2450–2750 м над ур. м. [30]. На Тянь-Шане и Джунгарском Алатау берлоги находятся на высоте 2000–3500 м, а на Памире – 3600–4000 м над ур. м. [12]. Расположение берлог на возвышенных и относительно крутых склонах обусловлено наличием в таких местах пригодных условий для устройства медведями долговременных убежищ: хорошего дренажа грунта; более длительного периода устойчивого снежного покрова, имеющего изолирующие свойства; длительную задержку снега, заполняющего чело убежища; наличие относительно глубокого слоя грунта над камерой берлоги, что создает большую теплоизоляцию и дополнительную защиту от обрушения [24, 29–32].

Заключение

Бурые медведи используют большой диапазон высот, осваивая местообитания морского побережья, долин рек от нижнего до верхнего течения, предгорий, горных склонов и хребтов. Выбор животными местообитаний с определенными высотными характеристиками носит сезонный характер. Сезонное высотное распределение имеет территориальную специфику и зависит от распределения кормов, а также наличия мест, удобных для устройства берлог. От расположения участка обитания медведя по отношению к ландшафту зависит диапазон используемых высот и направленность вертикальных сезонных перемещений особи.

Литература

1. Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1985. 320 с.
2. Барабаш-Никифоров И.И., Формозов А.Н. Терриология. М.: Высшая школа, 1963. 396 с.

3. John C., Post E. Seasonality, niche management and vertical migration in landscapes of relief // *Ecography*. 2022. e05774.
4. Körner C. The use of 'altitude' in ecological research // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 22. P. 569–574.
5. Klings D.H., Scheffers B.R. Microgeography, not just latitude, drives climate overlap on mountains from tropical to polar ecosystems // *American Naturalist*. 2020. Vol. 197. P. 75–92.
6. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь / под ред. М.А. Вайсфельда, И.Е. Честина. М.: Наука, 1993. 519 с.
7. Ветренников В.В. Геологическое строение Сихотэ-Алинского заповедника и Центрального Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1976. 167 с.
8. NASA Shuttle Radar Topography Mission (SRTM). Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) Global. Distributed by OpenTopography. 2013. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.5069/G9445JDF> (дата обращения: 20.02.2023).
9. Растения, грибы и лишайники Сихотэ-Алинского заповедника / под ред. Е.А. Пименовой. Владивосток: Дальнаука, 2016. 557 с.
10. Bears of the World: Ecology, Conservation and Management / eds V. Penteriani, M. Melletti. Cambridge: Cambridge University Press, 2021. 406 p.
11. Железнов Н.К. Пространственная структура населения бурых медведей на северо-востоке и Камчатке // *Медведи в СССР*. Новосибирск: Наука, 1991. С. 190–211.
12. Жиряков В.А., Грачев Ю.А. Бурый медведь. Центральная Азия и Казахстан // *Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь*. М.: Наука, 1993. С. 170–206.
13. Nawaz M.A., Swenson J.E., Zakaria V. Pragmatic management increases a flagship species, the Himalayan brown bears, in Pakistan's Deosai National Park // *Biological Conservation*. 2008. Vol. 141. P. 2230–2241.
14. Серёдкин И.В., Лисицын Д.В., Борисов М.Ю. Изучение бурого медведя на Сахалине // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2012. Т. 14, № 1 (8). С. 1925–1928.
15. Schoen J.W., Lentfer J.W., Beier L. Differential distribution of brown bears on Admiralty Island, Southeast Alaska: a preliminary assessment // *International Conference on Bear Research and Management*. 1986. Vol. 6. P. 1–5.
16. Belant J.L., Follmann E.H. Sampling considerations for American black and brown bear home range and habitat use // *Ursus*. 2002. Vol. 13. P. 299–315.
17. Collins G.H., Kovach S.D., Hinkes M.T. Home range and movements of female brown bears in southwestern Alaska // *Ursus*. 2005. Vol. 16, N 2. P. 181–189.
18. Серёдкин И.В. Сравнительный анализ спектров питания бурого и гималайского медведей на Среднем Сихотэ-Алине // *Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология»*. 2015. Т. 14. С. 32–38.
19. Тихонов А.Н. Систематика, биология и экология бурого медведя гор СССР // *Экология медведей*. Новосибирск: Наука, 1987. С. 6–12.
20. 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. P. 15–31.
21. Кудакин А.Н., Честин И.Е. Бурый медведь. Кавказ // *Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь*. М.: Наука, 1993. С. 136–170.
22. Зырянов А.Н. Биотопическое размещение и поведение бурого медведя в Саянах // *Медведи в СССР*. Новосибирск: Наука, 1991. С. 171–181.
23. Seryodkin I.V., Zhakov V.V., Paczkowski J. Brown bear (*Ursus arctos*) (Carnivora, Mammalia) dens of the Kronotsky Nature Reserve // *Поволжский экологический журн*. 2018. № 1. С. 101–105.
24. Seryodkin I.V., Kostyria A.V., Goodrich J.M., Miquelle D.G., Smirnov E.N., Kerley L.L., Quigley H.B., Hornocker M.G. Denning ecology of brown bears and Asiatic black bears in the Russian Far East // *Ursus*. 2003. Vol. 14, N 2. P. 153–161.
25. Seryodkin I.V., Paczkowski J., Goodrich J.M., Petrunenko Y.K. Locations of dens with respect to space use, pre- and post-denning movements of brown bears in the Russian Far East // *Nature Conservation Research*. 2021. Vol. 6, N 3. P. 97–109.
26. Lentfer J.W., Hensel R.J., Miller L.H., Glenn L.P., Berns V.D. Remarks on denning habits of Alaska brown bears // *International Conference on Bear Research and Management*. 1972. Vol. 2. P. 125–132.
27. Слободян А.А. Бурый медведь. Украина // *Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь*. М.: Наука, 1993. С. 67–91.
28. Собанский Г.Г., Завацкий Б.П. Бурый медведь. Алтай и Саяны // *Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь*. М.: Наука, 1993. С. 214–249.
29. Servheen C., Klaver R. Grizzly bear dens and denning activity in the Mission and Rattlesnake Mountains, Montana // *International Conference on Bear Research and Management*. 1983. Vol. 5. P. 201–207.
30. Judd S.L., Knight R.R., Blanchard B.V. Denning of grizzly bears in the Yellowstone National Park area // *International Conference on Bear Research and Management*. 1986. Vol. 6. P. 111–117.
31. Vroom G.W., Herrero S., Ogilvie R.T. The ecology of winter den sites of grizzly bears in Banff National Park, Alberta // *International Conference on Bear Research and Management*. 1980. Vol. 4. P. 321–330.

32. Eriksen A., Wabakken P., Maartmann E., Zimmermann B. Den site selection by male brown bears at the population's expansion front // PLoS ONE. 2018. Vol. 13, N 8. e0202653.

References

1. Isachenko, A.G. USSR Landscapes. Leningrad University Press: Leningrad, Russia, 1985; 320 p. (In Russian)
2. Barabash-Nikiforov, I.I.; Formozov, A.N. Teriology. Vysshaya shkola: Moscow, Russia, 1963; 396 p. (In Russian)
3. John, C.; Post, E. Seasonality, Niche Management and Vertical Migration in Landscapes of Relief. *Ecography*. 2022, e05774.
4. Körner, C. The Use of 'Altitude' in Ecological Research. *Trends in Ecology and Evolution*. 2007, 22, 569-574.
5. Klings, D.H.; Scheffers, B.R. Microgeography, Not Just Latitude, Drives Climate Overlap on Mountains from Tropical to Polar Ecosystems. *American Naturalist*. 2020, 197, 75-92.
6. Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear / eds. M.A. Vaisfeld, I.E. Chestin. Nauka: Moscow, Russia, 1993; 519 p. (In Russian)
7. Vetrennikov, V.V. Geological Structure of the Sikhote-Alin Reserve and Central Sikhote-Alin. Far Eastern Book Publishing House: Vladivostok, Russia, 1976; 167 p. (In Russian)
8. NASA Shuttle Radar Topography Mission (SRTM). Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) Global. Distributed by OpenTopography, 2013. Available online: <https://doi.org/10.5069/G9445JDF> (accessed on 20 February 2023).
9. Plants, fungi and lichens of the Sikhote-Alin Reserve / ed. E.A. Pimenova. Dalnauka, Moscow, Russia, 2016; 557 p. (In Russian)
10. Bears of the world: ecology, conservation and management / eds. V. Penteriani, M. Melletti. Cambridge University Press: Cambridge, 2021; 406 p.
11. Zhelezov, N.K. Spatial Structure of the Population of Brown Bears in the Northeast and Kamchatka. In *Bears in the USSR*. Nauka: Novosibirsk, Russia, 1991, 190-211. (In Russian)
12. Zhiryakov, V.A.; Grachev, Y.A. The Brown Bear. Central Asia and Kazakhstan. In *Bears: Brown Bear, Polar Bear, Asian Black Bear*. Nauka: Moscow, Russia, 1993, 170-206. (In Russian)
13. Nawaz, M.A.; Swenson, J.E.; Zakaria, V. Pragmatic Management Increases a Flagship Species, the Himalayan Brown Bears, in Pakistan's Deosai National Park. *Biological Conservation*. 2008, 141, 2230-2241.
14. Seryodkin, I.V.; Lisitsyn, D.V.; Borisov, M.Y. Study of Brown Bear at Sakhalin. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012, 14, 1(8), 1925-1928. (In Russian)
15. Schoen, J.W.; Lentfer, J.W.; Beier, L. Differential Distribution of Brown Bears on Admiralty Island, Southeast Alaska: a Preliminary Assessment. *International Conference on Bear Research and Management*. 1986, 6, 1-5.
16. Belant, J.L.; Follmann, E.H. Sampling Considerations for American Black and Brown Bear Home Range and Habitat Use. *Ursus*. 2002, 13, 299-315.
17. Collins, G.H.; Kovach, S.D.; Hinkes, M.T. Home Range and Movements of Female Brown Bears in Southwestern Alaska. *Ursus*. 2005, 16(2), 181-189.
18. Seryodkin, I.V. Diet Composition of Brown Bear and Asiatic Black Bear in the Middle Sikhote-Alin (Russian Far East): Comparative Study. *The Bulletin of Irkutsk State University». Series "Biology. Ecology"*. 2015, 14, 32-38. (In Russian)
19. Tikhonov, A.N. Systematics, biology and ecology of the brown bear in the mountains of the USSR. In *Bears Ecology*. Nauka: Novosibirsk, Russia, 1987, 6-12. (In Russian)
20. 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, 26, 15-31.
21. Kudaktin, A.N.; Chestin, I.E. The Brown Bear. The Caucasus. In *Bears: Brown Bear, Polar Bear, Asian Black Bear*. Nauka: Moscow, Russia, 1993, 136-170. (In Russian)
22. Zyryanov, A.N. Habitat Distribution and Behavior of the Brown Bear in the Sayan Mountains. In *Bears in the USSR*. Nauka: Novosibirsk, Russia, 1991, 171-181. (In Russian)
23. Seryodkin, I.V.; Zhakov, V.V.; Paczkowski, J. Brown Bear (*Ursus Arctos*) (Carnivora, Mammalia) Dens of the Kronotsky Nature Reserve. *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2018, 1, 101-105.
24. Seryodkin, I.V.; Kostyria, A.V.; Goodrich, J.M.; Miquelle, D.G.; Smirnov, E.N.; Kerley, L.L.; Quigley, H.B.; Hornocker, M.G. Denning Ecology of Brown Bears and Asiatic Black Bears in the Russian Far East. *Ursus*. 2003, 14(2), 153-161.
25. Seryodkin, I.V.; Paczkowski, J.; Goodrich, J.M.; Petrunenko, Y.K. Locations of Dens with Respect to Space Use, Pre- and Post-Denning Movements of Brown Bears in the Russian Far East. *Nature Conservation Research*. 2021, 6(3), 97-109.
26. Lentfer, J.W.; Hensel, R.J.; Miller, L.H.; Glenn, L.P.; Berns, V.D. Remarks on Denning Habits of Alaska Brown Bears. *International Conference on Bear Research and Management*. 1972, 2, 125-132.
27. Slobodyan, A.A. The Brown Bear. Ukraine. In *Bears: Brown Bear, Polar Bear, Asian Black Bear*. Nauka: Moscow, Russia, 1993, 67-91. (In Russian)

28. Sobanskii, G.G.; Zavatskii, B.P. The Brown Bear. The Altai and Sayan. In *Bears: Brown Bear, Polar Bear, Asian Black Bear*. Nauka: Moscow, Russia, 1993, 214-249. (In Russian)
29. Servheen, C.; Klaver, R. Grizzly Bear Dens and Denning Activity in the Mission and Rattlesnake Mountains, Montana. *International Conference on Bear Research and Management*. 1983, 5, 201-207.
30. Judd, S.L.; Knight, R.R.; Blanchard, B.V. Denning of Grizzly Bears in the Yellowstone National Park Area. *International Conference on Bear Research and Management*. 1986, 6, 111-117.
31. Vroom, G.W.; Herrero, S.; Ogilvie, R.T. The Ecology of Winter Den Sites of Grizzly Bears in Banff National Park, Alberta. *International Conference on Bear Research and Management*. 1980, 4, 321-330.
32. Eriksen, A.; Wabakken, P.; Maartmann, E.; Zimmermann, B. Den Site Selection by Male Brown Bears at the Population's Expansion Front. *PLoS ONE*. 2018, 13(8), e0202653.

Статья поступила в редакцию 27.01.2023; одобрена после рецензирования 15.02.2023; принята к публикации 21.02.2023.

The article was submitted 27.01.2023; approved after reviewing 15.02.2023; accepted for publication 21.02.2023.

