

Минобрнауки России  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр Российской академии наук»  
(КарНЦ РАН)

На правах рукописи

Кузнецова Анастасия Сергеевна

НАУЧНЫЙ ДОКЛАД

об основных результатах научно-квалификационной работы (диссертации)  
на тему: **«Структурная организация населения бурого медведя Кольско-  
Карельского региона (в пространственном, экологическом и генетическом  
отношениях)»**, подготовленной в соответствии с требованиями  
Федерального государственного образовательного стандарта  
высшего образования по направлению  
06.06.01. Биологические науки  
(уровень подготовки кадров высшей квалификации)

Научный руководитель:  
г.н.с., д.б.н., проф. П.И. Данилов

Петрозаводск 2019

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** Бурый медведь – самый крупный хищник Европейской тайги и важный компонент таежных биоценозов. Особенно значительна его роль как хищника проявляется в экосистемах Севера. Весьма существенна его деятельность в биоценозах и как потребителя беспозвоночных животных и растительных кормов (ягод, корневищ, вегетативных частей растений). Особенное место медведь занимает в жизни, культуре и быте человека в России. Это традиционный охотничий зверь и его популярность как объекта охотничьего туризма и трофейной охоты растет с каждым годом. В определенных ситуациях хищник представляет опасность для человека и домашних животных. В настоящее время нападения медведей на домашних животных регистрируются редко. Причина в том, что местное население оставило малые населенные пункты, соответственно, не стало и в них крупного и мелкого скота, обычно свободно выпасавшегося в окрестных лесах, где они и становились жертвами медведя. Антропогенная трансформация и сокращение естественных местообитаний медведя вынуждает зверей все чаще появляться на окраинах населенных пунктов, в садово-огородных кооперативах, автомобильных дорог, на городских свалках, куда зверь приходит в поисках пищи, оставленной людьми. При этом увеличивается риск встречи хищника с человеком и повышается вероятность его нападения.

Для рационального использования ресурсов вида, научно-обоснованного управления его популяцией и для благополучного взаимоотношения зверя с человеком необходимо комплексное изучение вида, которое должно базироваться на оценке численности, трендах ее динамики, распределении животных по территории, знании структуры популяции и демографических процессов, происходящих в ней. Изучение предусматривает использование как традиционных, так и современных методов популяционных исследований, качественно повышающих уровень получаемой информации. Одним из таких методов служит микросателлитный анализ. Его использование позволяет производить индивидуальную идентификацию особей, выявлять родственные связи в семьях, отдельных группах или территориальных популяциях. Этот метод широко применяется при оценке численности, определении области распространения вида, случаев межвидовой гибридизации животных, в том числе и медведя. Микросателлитный анализ используется в популяционных исследованиях для определения эффективного размера популяции, потока генов, структуры и генетического разнообразия (Schwartz et al., 1999, 2006; Kindberg, 2011; Swenson et al., 2011; Jansson et al., 2012).

**Цель наших исследований заключалась в изучении пространственной, экологической и генетической структуры популяции бурого медведя Кольско-Карельского региона. При этом решались следующие задачи:**

1. Оценка численности и распределения медведя по территории изучаемого региона.
2. Изучение пространственной структуры населения бурого медведя в разных частях Кольско-Карельского региона.
3. Определение половой, возрастной структуры популяции бурого медведя в разных ландшафтно-географических зонах.
4. Изучение генетической структуры популяции, родственных, внутри- и межпопуляционных связей животных опытных территорий.

**Научная новизна работы.** История изучения бурого медведя в регионе насчитывает около 50 лет. Предшествующие исследования имели отношение преимущественно к оценке численности зверя, распределению его по территории и изучению некоторых особенностей экологии вида (питания, размножения, хищничества). Структурная организация популяции медведя в пространственном, экологическом и генетическом отношении в исследованиях прошлых лет не была их основной целью. Именно поэтому в работе мы уделили наибольшее внимание изучению этих малоизвестных сторон экологии бурого медведя, при этом были применены новые методы сбора биоматериала, обработки и анализа данных.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Полученные нами материалы о структуре популяции бурого медведя Кольско-Карельского региона станут научной основой мониторинга динамики численности и состояния популяции в разных ландшафтно-географических зонах и административных территориях и позволят разработать варианты стратегий управления видом.

**Личное участие автора.** Автор лично проанализировал литературные данные по всем направлениям исследования, организовал и провел сбор и обработку биологического материала, обобщил и интерпретировал полученные результаты. Автор лично принял участие в подготовке материалов для научных публикаций, основанных на результатах исследования. Научно-квалификационная работа (диссертация) написана автором самостоятельно.

**Апробация работы.** Результаты научных исследований представлены на Международной конференции «European large carnivores: problems of small-sized populations, study on reproduction, and challenges of reintroduction programs» (2014, Dobroplyosy village, Verknedvinsk district, Belarus), II Международной научно-практической конференции «Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных России и сопредельных территорий» (Балашиха, 2016), Всероссийской научной конференции с международным участием «Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования», посвященной 70-летию КарНЦ РАН (Петрозаводск, 2016), Международной конференции «Научная неделя молодых ученых и специалистов в области биологических наук

– 2017» (Петрозаводск, 2017), VII Международном симпозиуме "Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы" (Петрозаводск, 2018).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 14 работ, из них 5 статей – в рецензируемых журналах, входящих в перечень изданий, рекомендованных ВАК.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Объект исследования.** На территории Кольско-Карельского региона обитают медведи, относящиеся к номинальному подвиду *Ursus arctos arctos* L. Карельские медведи характеризуются средними размерами тела и черепа. Наибольшее значение веса, среди взвешенных и измеренных особей (N=75), имели три самца (320,340 и 370 кг), при длине тела 235, 250 и 255 см (Данилов, 2017). Мурманские медведи сравнительно невелики. Среди добытых зверей в районе Лапландского заповедника наибольший вес имел взрослый самец массой 200 кг, при длине тела 205 см. Вес взрослой самки достигал 105 кг при длине тела 145 см (Семенов-Тянь-Шанский, 1982). Окрас медведей, населяющих Кольский полуостров и Карелию варьирует от соломенного до черного, встречаются звери с седоватым лбом и спиной, с белым галстуком.

Бурий медведь распространен по всей территории республики Карелия, при этом прослеживается определенная закономерность - на севере региона численность зверей ниже, чем на юге. Это связано с ландшафтными особенностями и антропогенным воздействием на популяцию и условия ее обитания. С наибольшей плотностью медведь населяет значительную часть Суоярвского и Медвежьегорского районов, где численность местами достигает 2 экз. на 1000 га (Заонежье). Довольно высока плотность зверей в Пудожском, Питкярантском, Олонецком, Пряжинском районах, средняя – в Прионежском, Муезерском и Калевальском (рис.1., Данилов, 2017).

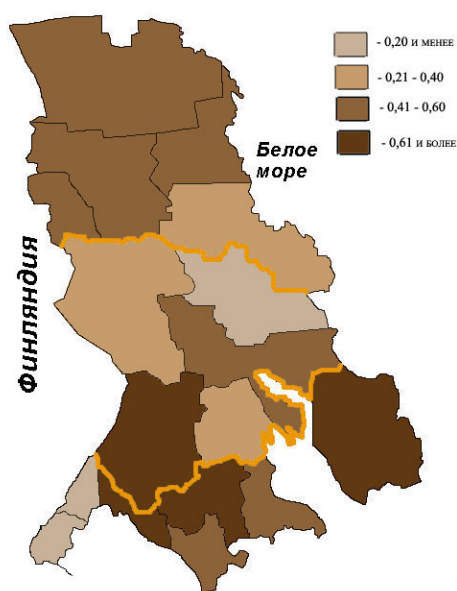


Рис.1.Распределение и численность медведя в Карелии, экз. на 1000 га  
(по: Данилов, 2017)

Распространение медведя в Мурманской области связано с территорией покрытой лесом. Регулярные встречи его в лесотундре позволяют поднять границу ареала вида значительно севернее, чем считалось раньше (Семенов-Тян-Шанский, 1982). Летом медведи выходят на побережья морей, особенно часто их видят на Терском берегу Белого моря. Наибольшая численность и плотность зверей на полуострове наблюдается в Кандалакшском и Терском районах (Макарова, Ермолаев, 1986).

В результате первой инвентаризации населения вида в Карелии посредством прямых учетов на пробных площадях, проведенной в 1974 – 1976 гг., установлена общая численность зверей в республике: 2500-2700 медведей (Данилов и др., 1979). Повторные учеты не выявили существенных изменений населения вида. Всего в настоящее время в Карелии обитает немногим более 3000 зверей (Данилов, 2017), что согласуется и с официальными оценками Центрохотконтроля (Губарь, 2010).

Согласно разным оценкам, численность бурого медведя в Мурманской области варьировала с 200-400 (1970-80 гг.) (Семенов-Тян-Шанский, 1982) до 961 экз. (2017 г.) (Доклад ..., 2017). Существенный рост численности хищника начался с 2006 (Хохлов, Макарова, 2011) или 2008 года (Губарь, 1996, 2003, 2007, 2010).

Вызывает сомнение достоверность такой оценки населения бурого медведя – типичного представителя k-стратегии размножения, так как за минувшие годы не происходило внезапных изменений ландшафтно-климатических условий и в целом среды обитания вида, которые могли бы повлечь за собой резкий рост его численности за счет размножения и/или миграции из соседних областей.

Излюбленными местами обитания медведей в Карелии являются территории с пестрым составом стадий на слабовсхлопленном рельефе, с сетью ручьев, рек, озер. Предпочтение он отдает спелым и перестойным ельникам, захламленным буреломом и ветровалом, зарастающим вырубкам, смешанным и лиственным лесам. Медведи избегают больших пространств свежих вырубок, однако через 3-5 лет, когда на них увеличивается урожайность брусники, окраины зарастают малиной, а в пнях и валежнике в массе размножаются короеды, муравьи, другие беспозвоночные, начинается возобновление древесной растительности, повышающей защитность этих стадий, встречи зверей здесь становятся обычными (Данилов, 1991). В приморских районах на приморской террасе следы медведей часто встречаются вдоль берега моря, на литорали в период отлива. Звери так же любят посещать овсяные и овсяно-гороховые поля и поля с отавой многолетних трав (клевер, тимофеевка) (Данилов, 2017).

Наблюдения О.И. Семенова-Тян-Шанского (1982) в Лапландском заповеднике показали, что в половине случаев регистраций зверей они встречались в лесу, чаще всего сосновом, реже еловом или березовом. Нередко, особенно весной, его видели на льду или на берегах озер и

рек, а также на горных тундрах, куда он выходил кормиться. Стационное распределение медведей в Мурманской области, описанное О.А. Макаровой и В.Т. Ермолаевым в 1970-1980-е годы, свидетельствует о возрастании числа встреч зверей в антропогенном ландшафте.

Большинство взрослых зверей держатся оседло, занимая территорию, размеры которой зависят от ландшафтно-экологических условий, их кормности, защитности, фактора беспокойства. В Карелии индивидуальный участок бурого медведя имеет размеры от 13 до 25 км<sup>2</sup> в южных районах, в северных он почти вдвое больше, главным образом за счет нелесных территорий, – 20-60 км<sup>2</sup> (Данилов и др., 1993). На Кольском полуострове индивидуальная территория зверей простирается на 20-94 км<sup>2</sup> (Семенов-Тян-Шанский, 1982).

Медведи оставляют различные метки, сообщая другим зверям о том, что эта территория занята. Наиболее распространены и заметны так называемые «медвежьи деревья». Медведи трутся о деревья спиной и боками, сдирают кору, оставляют следы когтей («задиры») и шерсть. Еще один след, который можно обнаружить на дереве, это «закусы», которые медведь оставляет, поднявшись на задние лапы, и клыком вырывая щепу.

Пространственная структура населения бурого медведя имеет ряд особенностей. Взрослые половозрелые самцы терпимо относятся к присутствию на их участках молодых неполовозрелых особей того же пола, но не уживаются с медведями равного с ними ранга и размера. Концентрация корма на ограниченном участке сглаживает территориальность поведения и приводит к нарушению пространственной организации населения медведей. Взамен формируется иерархическая структура временных скоплений животных, где доминантное положение занимают самки с медвежатами (Данилов, 1988).

Зимние убежища медведей на территории Кольско-Карельского региона, как и на Европейском Севере России, во многих случаях располагаются в пределах участка его обитания. Медведи устраивают берлоги, как правило, в отдаленных или мало посещаемых людьми местах. Это преимущественно сильнозахламленные, темнохвойные леса с густым подростом и подлеском (Данилов, 1991). Известны случаи залегания медведей в непосредственной близости от дорог, полей, недалеко от селений (Новиков и др., 1969; Калецкая, 1973; Данилов и др., 1979).

Устраиваясь на зиму в пределах своего участка обитания, медведь начинает готовить убежище за 1-1,5 месяца до залегания. Часто предпринимает 2-3 попытки сделать берлогу, иногда строит 2-3 убежища. В последующем зверь регулярно проверяет берлогу и если она обнаружена человеком, в нее не ложится. Большинство медведей в Карелии уходят в берлогу перед самым выпадением снега или в тот же день. В обычные по срокам наступления зимы большинство зверей залегают в берлоги в южной и средней Карелии в конце октября – начале ноября, причем весь процесс укладывается в 7-10 дней (Данилов, 1991, 2017). Наиболее ранние

даты добычи медведя на берлогах: 8, 19, 20, 25, 30 октября (Данилов и др, 1979). Самый ранний выход медведя из берлоги в Карелии зарегистрирован 14 марта 1972 года. Средние сроки выхода – это вторая декада апреля и различаются они по годам не более чем на 5-7 дней. На севере Карелии сроки залегания в берлогу и выход из нее отличаются на 7-10, а иногда и на 15 дней от таковых в южных районах. Существуют и половые различия в сроках залегания и оставления берлог. Позже всех на 10-15 дней выходят из берлог медведицы с медвежатами. Они же и залегают на такой же срок раньше остальных зверей. Исходя из средних сроков залегания и выхода из берлог, расчётная продолжительность зимнего сна медведя в Карелии составляет 160-170 дней (Данилов, 1991).

Залегание медведей в берлоги в Мурманской области совпадает с образованием снежного покрова и замерзания мелководных водоемов. Средняя дата последней встречи медведя и его следов – 28 октября. На севере района медведи залегают в начале-середине октября, на юге области – в конце октября – начале ноября. Первые медведи выходят из берлоги в среднем 20 апреля, близко ко времени появления первых проталин, в южных районах выходы зверей отмечались с 15 марта. Расчетная средняя продолжительность зимнего сна бурого медведя в Мурманской области равняется 150-190 дней (Семенов-Тян-Шанский, 1982; Макарова, Ермолаев, 1986).

Бурый медведь – эврифаг. Состав кормов этого зверя в изучаемом регионе разнообразен и характеризуется постепенной сменой компонентов в течение года, что подтверждается анализом содержимого желудков, состава экскрементов и следов кормодобывающей деятельности. Сезонная смена кормов обусловлена их созреванием и обилием. Основное значение в жизни медведей имеет растительная пища — травянистые растения, их листья, стебли, соцветия и корневища, семена, плоды, ягоды. Животная пища также разнообразна — это насекомые, особенно муравьи, их личинки, земляные шмели, осы, млекопитающие (от полевки до лося).

После выхода из берлоги медведи часто поедают различные балласты: труху пней, злаковую ветошь, строительный мусор муравейников. До схода снега и начала вегетации в рационе медведя возрастает значение кормов животного происхождения (Юргенсон, 1968). Звери нападают на лосей, а также подбирают погибших по разным причинам животных. Сравнение доли участия копытных в питании медведя на севере и юге исследуемого региона показало, что в Лапландском заповеднике в рационе хищника они составляют 20,7 % (Насимович, Семенов-Тян-Шанский, 1951), в Карелии -13,1 % (Данилов и др., 1979), при этом наибольшая активность нападения медведя на лося наблюдается в Мурманской области и на севере Карелии. Другие копытные, обитающие на изучаемой территории – северный олень, кабан, косуля становятся добычей медведя значительно реже (Данилов, 1994). Поздней осенью



наблюдается второй пик хищничества медведей, вызванный снижением обилия и доступности основных кормов.

С проявлением проталин медведь начинает кормиться сохранившимися прошлогодними ягодами брусники, клюквы, вороники, альпийской толокнянки (Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Данилов, 2017; Тирронен и др., 2016). С появлением первых трав, медведи пасутся на лесных полянах, лужайках, сенокосах и кормятся молодой растительностью. Анализ состава экскрементов показал, что во все сезоны активной жизни медведя растительные остатки встречаются в 84–100 и 96–98 % проб в Карелии и Мурманской области, соответственно, при этом наибольшее значение в питании зверя имеют злаковые, зонтичные, осоковые растения (Тирронен и др., 2016).

Во второй половине лета появляются ягоды, и медведи начинают активно питаться этими кормами. Особое значение в питании имеет малина, черника, брусника, черемуха и рябина. К концу августа поспевают овес, и животные стараются максимально использовать этот источник пищи.

К.Ф. Тирронен с соавторами (2016) впервые для региона отметили питание медведей плодами садовых растений – черноплодной рябины и яблок, а также ранее не отмеченных в их питании желудей. Пробы экскрементов данного состава были собраны в сентябре–октябре 2016 г. недалеко от г. Петрозаводска в районе Ботанического сада ПетрГУ ( $n = 24$ ) и дачного пос. Пиньгуба ( $n = 12$ ).

Важная роль в питании медведя принадлежит общественным насекомым: шмелям, осам, но главным образом – муравьям. В Карелии медведи разоряют не более 37 % муравейников, при этом в южных районах более 60 % муравейников разрушаются медведями, на севере только 21 %, а в Мурманской области – только 18 % (Тирронен и др., 2016).

Половой зрелости самцы медведя достигают на четвёртом году жизни. Это было установлено путём микроскопического анализа генеративных органов зверей (Данилов 1988; Данилов и др., 1979). В этом возрасте самцы в размножении по всей вероятности не участвуют, поскольку не достигают еще веса 100-120 кг и, очевидно, отгоняются от самок взрослыми более крупными самцами. Гистологические исследования половой системы самок показали, что половина медведиц в возрасте трех с половиной лет становится половозрелой и только 50% из них участвовали в размножении (Данилов, 1994). В зоопарках молодые звери обоих полов обычно начинают размножаться в четыре с половиной года. Гон медведей в Карелии растянут и проходит с конца мая до конца июля. Его продолжительность увеличивается за счет более поздних сроков течки молодых самок и повторного вступления в размножении медведиц, потерявших по какой-либо причине медвежат. Продолжительность беременности у медведиц, рассчитанная по средним датам гона и рождения молодых, равняется 6,5 – 7 месяцам.

Медведица в наших широтах приносит медвежат раз в два года. Детеныши рождаются в берлоге в середине зимы. Плодовитость, рассчитанная по данным встреч медведиц с сеголетками, среди карельских медведей колебалась от 1,67 до 2,47 и в среднем составила 2,10 медвежонка на размножающуюся самку (Данилов, 1988, 1994, 2017); для мурманских медведей этот показатель был несколько ниже – 1,65 (Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Макарова, Ермолаев, 1986).

**Сбор данных.** Полевые работы выполнены весной, летом и осенью 2014-2016 гг. в Терском районе Мурманской области. Маршруты пролегли вдоль побережья Белого моря, по долинам крупных рек и охватывали некоторые внутренние территории района. В Республике Карелия исследования проводили летом и осенью 2016 года в Пряжинском, Прионежском, Беломорском и Кемском районах.

Для определения численности вида и возрастного состава популяции проведен учет по следам путем измерения отпечатков пальмарной мозоли (Klein, 1959) на линейных, радиальных и кольцевых (замкнутых) маршрутах в соответствии с общепринятыми методами (Данилов и др., 1979, 1985, 2014; Пажетнов, Кораблев, 1979; Методические указания..., 1990). Фиксировались встречи животных на маршрутах, и проводилась регистрация зверей с помощью фотоловушек.

Для генетического анализа был произведен сбор биологических образцов. Взятие биоматериала происходило неинвазивно: сбор волос с «медвежьих» деревьев, а также со специальных ловушек для сбора шерсти медведя. Пробы экскрементов хищника собирали на маршрутах, пролежавших вдоль морского побережья, по долинам рек, грунтовыми дорогам и тропам животных. При сборе экскрементов использовались 2 метода фиксации: консервация в стабилизирующем растворе Qiagen QIAamp DNA stool kit (Qiagen Inc.) и в гранулированном силикагеле (КСКГ ГОСТ 3956-76). Каждую пробу помещали в герметичную 30 мл пробирку, заполненную консервантом, и сопровождали описанием, содержащим дату, координаты места сбора образца, свежесть, состав пищевых остатков. Пробы шерсти помещались в бумажные конверты для защиты от влаги и солнечного света.

В исследовании также были использованы образцы мышечной ткани от добытых медведей, которые хранились в 96% этаноле, до проведения экстракции ДНК. Общее количество биологического материала, использованного в анализе, составило 420 проб (393 пробы экскрементов, 4 – шерсти, 23 – мышечной ткани).

Для анализа динамики численности и структурных изменений популяции бурого медведя Кольско-Карельского региона была использована научная литература по теме исследования, материалы по численности и добыче зверя в регионе, опубликованные в ежегодных Государственных докладах о состоянии окружающей среде в Республике Карелия и

Мурманской области, а так же результаты летних маршрутных учетов по следам, проводимых в охотничьих хозяйствах Карелии.

**Генетический анализ.** Комплекс генетических исследований был проведен в ДНК-лаборатории Норвежского института биоэкономических исследований Сванховд (NIBIO), Сванвик, Норвегия. Изучение современного генетического статуса популяции было выполнено с помощью микросателлитного анализа. Аутосомные микросателлиты (STRs) состоят из участков ДНК длиной в 2 – 6 пар оснований тандемно повторенных много раз. Они распространены по всему эукариотическому геному. Микросателлиты имеют относительно малые размеры и могут, следовательно, легко амплифицироваться при использовании ПЦР на ДНК, экстрагируемой из экскрементов и шерсти. Благодаря высокой степени полиморфизма, эти маркеры широко распространены в генетических исследованиях и мониторинге.

Выделение ядерной ДНК из экскрементов производили с помощью PSP Spin Stool DNA Plus Kit (Invitek) (система для сбора, транспортировки и хранения образцов экскрементов и последующей очистки ДНК); из волос и тканей - с помощью набора Qiagen DNeasy Tissue kit (Qiagen), следуя инструкции производителя и в соответствии с протоколом, опубликованном в статье Linacre et al., 2011. ПЦР-амплификация проводилась согласно протоколу, описанному в статье Andreassen et al., 2012. Использовали 8 микросателлитных маркеров, разработанных для бурого медведя: Mu05, Mu09, Mu10, Mu23, G10L, Mu50, Mu51, Mu59 (Taberlet et al., 1997). ПЦР проведено в объеме 10  $\mu$ л, содержащим 1x PCR Gold буфер, 200  $\mu$ M dNTP, 1,5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0,5  $\mu$ M каждого праймера, 1 ед. AmpliTaqGold ДНК полимеразы, 1x BSA и 1  $\mu$ л матричной ДНК. Протокол ПЦР: первоначальная денатурация при 95°C в течение 10 минут, 35 циклов - 30 с при 94°C, 30 с при 58°C и 1 мин при 72°C, финальная элонгация в течение 15 мин при 72°C.

Для определения пола использовали праймеры SE47 (Yamamoto et al., 2002) и R143 (50-AGGTGGCTGTGGCGGCA-30) (Kopatz et al., 2012). ПЦР проведено в объеме 20  $\mu$ л, содержащим 10 mM Tris H-Cl pH 8.3, 50 mM KCl, 200  $\mu$ M dNTP, 1,5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.001 (W/v) gelatin, 0,2  $\mu$ M каждого праймера, 0,1 U AmpliTaqGold ДНК полимеразы, и 5  $\mu$ л матричной ДНК. Протокол ПЦР: первоначальная денатурация при 95°C в течение 9 минут, 35 циклов - 30 с при 94°C, 30 с при 58°C и 1 мин при 72°C, финальная элонгация в течение 5 мин при 72°C.

Капиллярный электрофорез осуществляли на генетическом анализаторе ABI 3130x1 и ПЦР-продукты анализировались в GeneMapper 4.0 (ABI). Гомозиготные генотипы были подтверждены фрагментным анализом минимум в трех повторностях, а гетерозиготные минимум в двух.

**Методы статистической обработки данных.** Полученные данные проверены на наличие нуль-аллелей в программе Micro-checker (Van Oosterhout et al., 2004). Расчет основных параметров генетического разнообразия (число аллелей на локус (A), значения наблюдаемой

( $H_o$ ) и ожидаемой ( $H_e$ ) гетерозиготности, коэффициента инбридинга ( $F$ )) выполнен в программе Genetix (Belkhir et al., 1996–2004), GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012) и Excel microsatellite toolkit (Park, 2000). Анализ молекулярной вариации (AMOVA) проведен в Genetix. Для изучения генетической структуры населения бурого медведя применена Structure 2.3.4. (Pritchard et al., 2000) – программа, использующая методы кластеризации на основе подходов Байеса. Визуализации полученных результатов проведена в программе Structure harvester (Earl, Vonholdt, 2012), основанная на методе Эванно (Evanno et al., 2005). В программе Clumpp (Jakobsson, Rosenberg, 2007) произведена обработка результатов, в соответствии с выявленным в Structure harvester количеством кластеров ( $K$ ), в дальнейшем с помощью Structure plot (Ramasamy et al., 2014) построены диаграммы генотипов. Дополнительно для выявления генетической дифференциации выполнен факториальный анализ соответствия (FCA) в программе Genetix. Для анализа родственных связей использован ML-Relate (Kalinowski et al., 2006). В программе BayesAss Version 3 (Wilson, Rannala, 2003) был посчитан уровень миграции между различными генетическими группировками. Карты распределения особей по району исследования выполнены в среде MapInfo и Google Earth.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За годы исследований проведены учеты на Терском берегу Белого моря общей протяженностью 453 км, в ходе которых были зарегистрированы 70 медведей с шириной пальмарной мозоли от 6 до 15 см. В целом, исследуемая территория побережья, на которой выполнены учеты, составила около 200 км.

В ходе генетического анализа ДНК, выделенной из собранного биоматериала, определены генотипы 66 особи бурого медведя, 20 из Карелии и 46 с территории Кольского полуострова. Проверка на ошибки генотипирования (Micro-checker) не выявила наличия в генотипах нуль-аллелей. Идентифицированным особям присваивали индивидуальный номер, который включал в себя название района сбора (МО или КО) и порядковый номер генотипа, например МО 23. Успешность генотипирования (экстракции и амплификации ДНК) оказалась различной для трех видов образцов (табл.1). 4 особи (МО29, МО32, МО52, МО58), ранее идентифицированные по неинвазивно собранному материалу, в 2016 году были установлены по анализу ДНК, выделенной из мышц добытых животных (табл.2, выделены жирным шрифтом).

Таблица 1

Успешность идентификации особи бурого медведя путем микросателлитного анализа для различных биологических образцов

Тип биоматериала	Количество проб	Количество идентифицированных особей	Успешность идентификации (%)
экскременты	393	48	12
шерсть	4	2	50
мышцы	23	20	87

**Пространственная структура.** По результатам учета в Терском районе Мурманской области мы определили плотность населения медведя в прибрежной зоне, которая варьировала и местами достигала 7 экз. на 1000 га, в среднем составляя 1,8-2 экз. на 1000 га. При прохождении одного из маршрутов (почти прямолинейный, протяженностью 12 км) было зарегистрировано не менее 8 разных медведей, среди которых были: самка с двумя сеголетками, самка с двумя пестунами и 4 взрослых одиночных медведя. На отдельных участках побережья протяженностью около 2 км за 2 часа наблюдений визуально отмечалось до 5 различных зверей.

Генотипы бурого медведя Кольско-Карельского региона, идентифицированные в различные годы исследования

2014_1	2014_2	2015	2016	
MO20	MO25	<b>MO29</b>	KO122	<b>MO29</b>
MO21	MO26	<b>MO32</b>	KO123	<b>MO32</b>
MO22	MO27	MO33	KO124	<b>MO52</b>
MO23	<b>MO29</b>	MO36	KO125	<b>MO58</b>
MO24	MO30	MO37	KO126	MO59
MO25	MO31	MO38	KO127	MO60
MO26	<b>MO32</b>	MO51	KO128	MO61
MO27	MO33	<b>MO52</b>	KO129	MO62
MO28	MO34	MO53	KO130	MO63
	MO35	MO54	KO131	MO64
	MO36	MO55	KO132	MO65
	MO37	MO56	KO133	MO66
	MO38	MO57	KO134	MO67
	MO39	<b>MO58</b>	KO135	MO68
	MO40		KO136	MO69
			KO137	MO70
			KO138	MO71
			KO139	MO72
			KO140	MO73
			KO141	MO74
				MO75

На основании генетического анализа была составлена карта распределения идентифицированных особей. Наибольшее число медведей в весенне-летний и осенний сезоны концентрировалось на побережье Белого моря (n=31) и только 2 особи (MO21 и MO22) были встречены во внутренних частях района (рис.2). Это были самцы, которые находились на

расстоянии 10 км друг от друга, при этом наличие каких-либо родственных связей между ними не было выявлено.

Во время первой экспедиции 2014 года на территории Терского района Мурманской области идентифицировано 9 особей бурого медведя (3 самки и 6 самцов), во второй – 15 (11 самок и 4 самца). В 2015 году определены генотипы у 14 медведей (8 самок и 6 самцов), в 2016 по неинвазивно собранному материалу идентифицированы всего 4 медведицы.



Рис.2. Карта распределения идентифицированных особей бурого медведя в Терском районе Мурманской области (желтым цветом отмечены места регистрации на побережье, красным - внутри района)

Неоднократный сбор биологического материала от одной особи позволяет проследить ее перемещение по территории в период проведения учета. Так, максимальное расстояние между двумя экскрементами, оставленными медведем-самцом (МО33) во время одного сезона, составило более 50 км. На расстоянии 20 км были собраны образцы, принадлежащие самцу МО58, для остальных медведей это расстояние в среднем составляло 10 км. Аналогичные исследования, проводимые в Пинежском Государственном заповеднике, показали, что максимальные расстояния между находками экскрементов одного и того же зверя в течение одного года составляли для крупных самцов – 9-10 км, для медведиц с сеголетками – 6-7 км (Рыков, 2010).

В Карелии за осенний период 2016 года на территории Ботанического сада ПетрГУ путем генетического анализа обнаружено 5 зверей (2 самки и 3 самца) (рис.3,а). В дачном поселке Пиньгуба в это время зарегистрировано 6 медведей (3 самки и 3 самца) (рис.3,б). При визуальном обследовании территории в Ботаническом саду установлено постоянное пребывание медведицы с двумя медвежатами этого года, в Пиньгубе – одной медведицы с одним сеголетком. Кроме того, на этих территориях регистрировались встречи одиночных

взрослых особей. Расстояние между районами сбора биоматериала по прямой линии составляло примерно 10 км. Известно, что животные могут перемещаться на такие дистанции (Danilov, 1998), однако нам не удалось обнаружить следов посещения медведями соседних территорий, т.е. генотипы, встреченные в Ботаническом саду, не были зафиксированы в Пиньгубе и наоборот. Анализ, выполненный в программе ML-relate, выявил наличие родственных отношений среди этих зверей, при этом наиболее высокие показатели родства были между особями KO122 и KO123, KO131 и KO133.

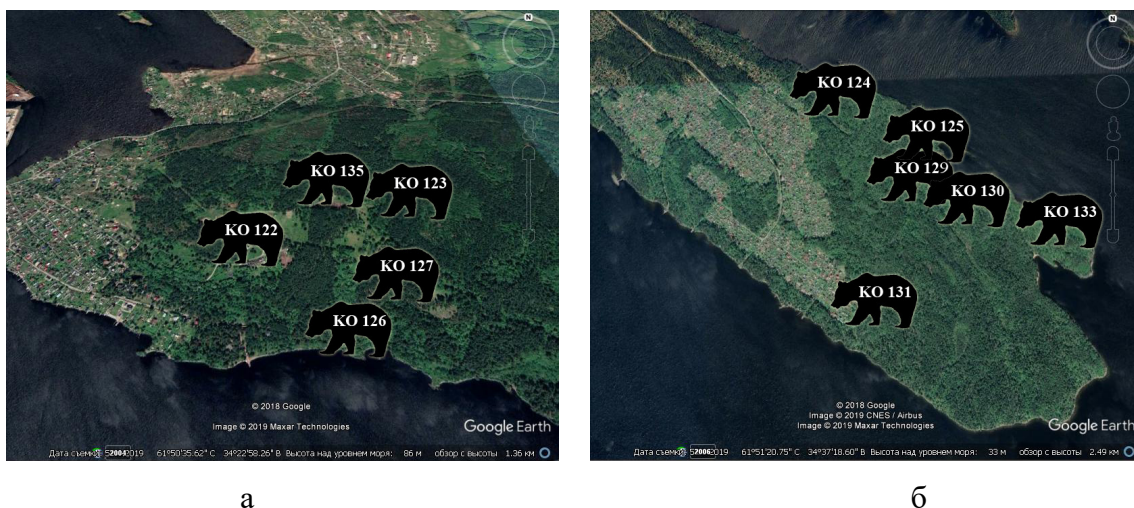


Рис.3. Распределение идентифицированных особей бурого медведя на пробных площадях в республике Карелия: а – территория Ботанического сада ПетрГУ; б – территория дачного поселка Пиньгуба

На пробных площадках, где проводились учеты, наблюдались временные сезонные концентрации зверей, вызванные обилием кормовых ресурсов. В этот период происходит нарушение территориальной структуры населения вида, когда несколько животных могут одновременно кормиться и не проявлять признаков агрессии по отношению друг к другу. Такое явление неоднократно было зафиксировано П.И. Даниловым (2017) во время наблюдениями за животными на овсяных полях. Концентрация животных на небольшой территории может происходить также во время гона, во время залегания в берлогу и после выхода из нее. Территория Ботанического сада и поселка Пиньгуба привлекала зверей пищевыми отходами, оставленными человеком, и наличием садовых плодовых растений, таких как яблоня и черноплодная рябина – остатки этого корма в экскрементах медведя были обнаружены во время проведения исследований по изучению питания хищника. В Мурманской области в прибрежной зоне Терского района скопления медведей наблюдались весной, когда звери кормились на литорали ластоногими и морскими выбросами. Летом медведи концентрировались на этой территории, потребляя растения приморских лугов. При этом



соседствующие тундровые участки почти полностью «освободились от медвежьего присутствия».

**Возрастная структура.** Анализ материалов учетов бурого медведя по следам позволяет определить возрастную структуру популяции. Следуя общепринятому подходу к оценке возраста медведя по ширине отпечатка передней лапы на грунте (Klein, 1959; Данилов и др., 1979, 2014; Семенов-Тян-Шанский, 198;), мы проанализировали встреченные нами в Терском районе следы медведя и выяснили, что в изучаемой популяции преобладают молодые животные (61%), остальная часть представлена взрослыми (39%), а старые животные с шириной отпечатка более 16,5 см встречены не были.

Возрастная структура популяции бурого медведя Карелии оценена путем анализа материалов многолетнего учета. Общая доля взрослых животных варьировала от 51 до 67 % от всех учтенных зверей и в среднем за ряд лет составила 58%. Молодые медведи занимали 30 % от всей популяции, а старые звери до 12 % (рис.4). Анализируя многолетние данные, можно сделать вывод, что за последние 40 лет серьезных изменений возрастной структуры популяции медведя в Карелии не произошло.

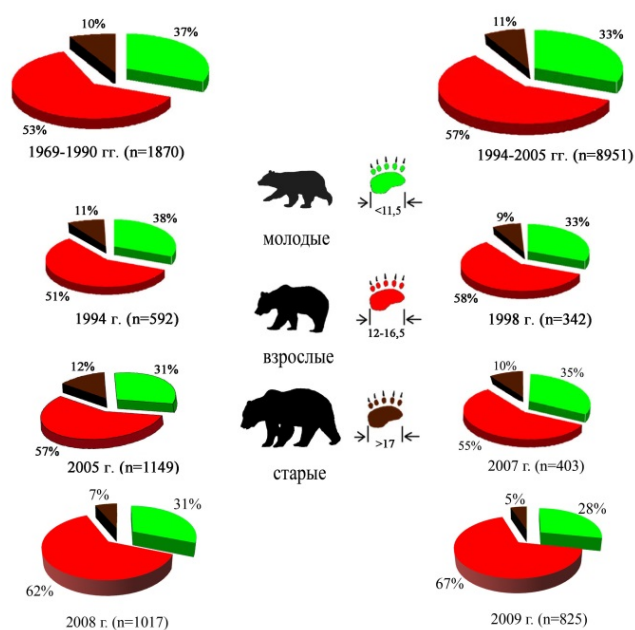


Рис.4. Возрастная структура популяции бурого медведя в республике Карелия, по данным измерения ширины следа передней лапы (по: Данилов,2017)

**Половая структура.** О половом составе населения медведя обычно судят по материалам добычи зверя. Это наиболее массовый и доступный материал, но он наименее достоверно отражает истинное соотношение полов в популяциях. Вследствие запрета охоты на медведиц с

медвежатами и избирательности современных способов охоты в отношении самцов, наблюдается значительное преобладание самцов в изучаемой выборке. В Мурманской области доля самцов превышала 70 % от всех добытых зверей (Семенов-Тян-Шанский, 1982; Хохлов, Макарова, 2006; Холодов, 2010), в Карелии составляла 57% (Данилов, 1988).

При анализе материалов добычи медведя на Северо-Западе России в дореволюционное время, когда отсутствовали половые и возрастные ограничения отстрела, и материалов за 1955-1959 гг., когда за добычу зверя, выплачивались премии как за уничтожение вредного хищника, установлено что самцов добывали лишь немногим больше чем самок (Новиков и др., 1969; Данилов, 1988).

При изучении материалов некоторых зоопарков И.Л. Тумановым (1981) получено примерное соотношение полов 1:1. Так, в Санкт-Петербургском зоопарке в 11 выводках самцов было 53,6%, в Московском в 5-ти выводках – 45,5%, в Таллинском в 14-ти выводках – 52,6 % самцов.

Наиболее достоверно отразить картину соотношения полов в популяции способно использование неинвазивных подходов при сборе проб и их дальнейший генетический анализ. Такой метод не несет в себе избирательного характера и позволяет проводить эффективный многолетний мониторинг, так как особь не изымается из популяции.

Для оценки половой структуры популяции бурого медведя Кольско-Карельского региона мы использовали результаты определения пола генетическим анализом у 66 идентифицированных особей. Соотношение полов среди добытых зверей (n=20) составило 80 % самцов и 20% самок, а при использовании неинвазивных проб (n=50): 44 % самцов и 56% самок. Половая структура населения бурого медведя в Карелии (n=17) составила 53% самки и 47% самцов, в Мурманской области (n=33) – 58% самок и 42% самцов.

Данный метод определения половой структуры применялся при изучении популяции бурого медведя на российской стороне трехстороннего парка «Пасвик-Инари» и в Пинежском государственном заповеднике (ПГЗ). В разные годы исследования в Пасвике обитали 7 самцов и 5 самок (Макарова, 2011), 9 самок и 7 самцов (Огурцов, 2017). В ПГЗ в 2005 и 2006 годах среди 54 медведей старше одного года самцов идентифицировано почти в 2 раза больше, чем самок. В последующие 2 года экскременты самцов и самок встречались поровну (Рыков, 2010). Однозначного ответа, в чем причина значительного превалирования встреч экскрементов самцов над самками авторы статьи дать не смогли.

**Генетическая структура.** Выявленные показатели генетического разнообразия населения бурого медведя изучаемого региона по каждому локусу представлены в таблице 3. Число аллелей варьировало от 6 до 13 и составило в среднем 8,125 и 7,25 на локус для медведей из Карелии и Мурманской области, соответственно. Среднее значение по всем изученным локусам

для ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности было высокое и составило для карельский медведей 0,72 и 0,8, а для мурманских 0,76. Наименьший уровень гетерозиготности получен для локуса MU50 в карельской выборке. Обнаружено достоверно значимое отклонение от равновесного распределения для локуса MU50 и G10L в Карелии и MU59 в Мурманской области.

Таблица 3

Значение количества аллелей (A), количество эффективных аллелей (Ne), ожидаемой (Ho) и наблюдаемой гетерозиготности (He), коэффициента инбридинга (Fis), подсчитанное по 8 микросателлитным маркерам для изучаемой популяции (значимое отклонения от равновесия Харди-Вайнберга выделено жирным шрифтом).

Район исследования	N	Локус	A	Ne	Ho	He	Fis
Республика Карелия	20	MU05	7,000	2,667	0,650	0,625	-0,040
		MU09	9,000	7,273	0,950	0,863	<b>-0,101</b>
		G10L	6,000	3,789	0,833	0,736	<b>-0,132</b>
		MU10	7,000	3,509	0,900	0,715	-0,259
		MU23	9,000	5,096	0,900	0,804	-0,120
		MU50	7,000	1,895	0,368	0,472	<b>0,220</b>
		MU51	7,000	3,292	0,850	0,696	-0,221
		MU59	13,000	9,818	0,944	0,898	-0,052
		Мурманская область	46	MU05	6,000	5,440	0,826
MU09	8,000			4,927	0,761	0,797	0,045
G10L	7,000			3,749	0,738	0,733	-0,007
MU10	7,000			3,040	0,696	0,671	-0,037
MU23	6,000			3,209	0,711	0,688	-0,033
MU50	8,000			4,470	0,800	0,776	-0,031
MU51	6,000			4,450	0,739	0,775	0,047
MU59	10,000			5,561	0,821	0,820	<b>0,000</b>

Моделирование популяционной структуры выполнено в программе Structure 2.3.4. В выборку были включены генотипы 61 особи медведя, остальные 5 были исключены ввиду отсутствия в генетическом профиле значений по некоторым маркерам. Анализ выявил возможное число генетических кластеров. Наибольшее значение параметра  $\Delta K$  установлено при  $K=3$ , то есть в изучаемой выборке можно четко выделить 3 генетических кластера (рис.4). Принадлежность к определенному кластеру устанавливали при значении коэффициента  $q > 0,7$ .

В первую группу вошли особи бурого медведя, населяющие Республику Карелия (n=12), ко второй принадлежали генотипы особей обеих изучаемых территорий (n=12), к третьей – большинство особей из Мурманской области (n=29) (рис.5); 8 особей бурого медведя не были отнесены к какому-либо кластеру ( $q < 0,7$ ).

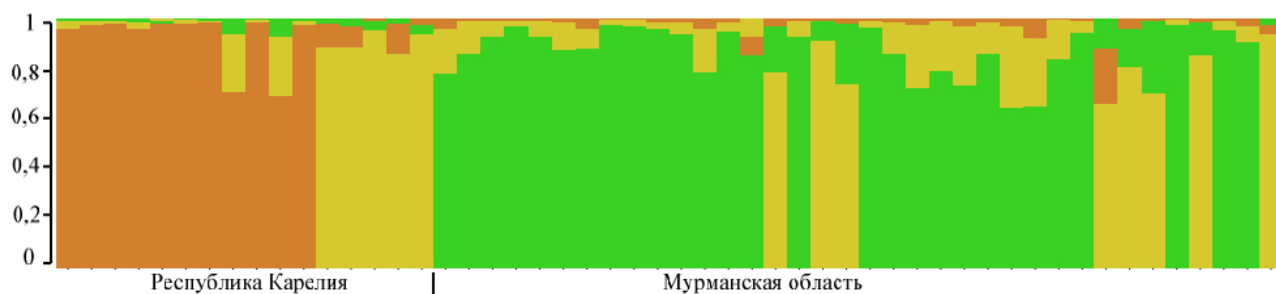


Рис. 4. Результаты анализа популяционной структуры населения бурого медведя на Европейском Севере России по 8 микросателлитным маркерам в программе Structure 2.3.4. (K=3, n=53): оранжевый цвет – генетический кластер 1 (Республика Карелия), желтый – генетический кластер 2 (смешанный), зеленый - генетический кластер 3 (Мурманская область)

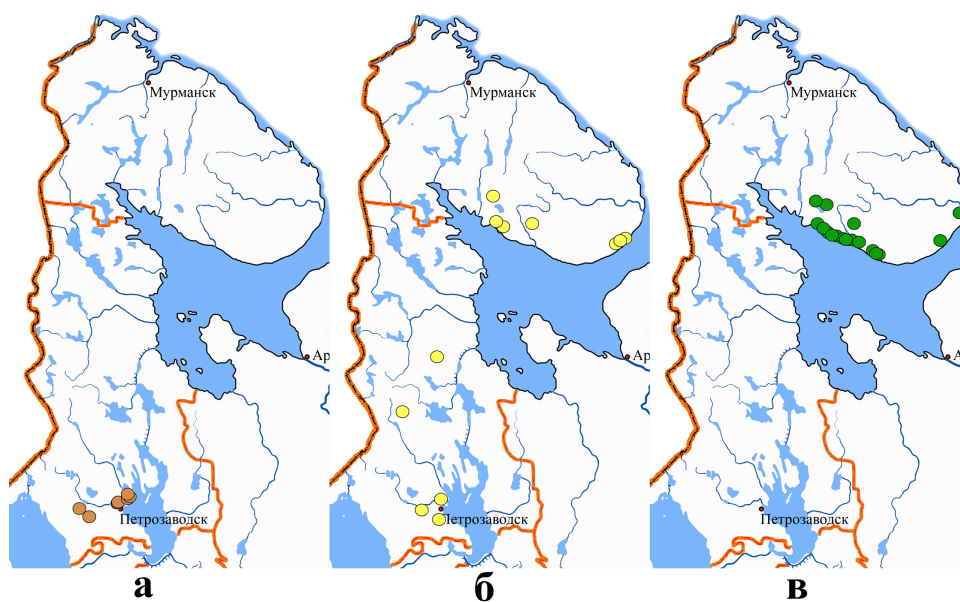


Рис. 5. Карта распределения генотипов в зависимости от принадлежности особи к определенному кластеру: а – генетический кластер 1 (n=12), б – генетический кластер 2 (n=12), в – генетический кластер 3 (n=29)

Факториальный анализ соответствия (FCA), выполненный в программе Genetix (рис.3), показал генетическую дифференциацию внутри изучаемой выборки и отсутствие существенных перекрытий и смешивания между анализируемыми группировками, результат был получен как при делении на группы на основании географической принадлежности (рис. 6,

а), так и при делении на 3 генетических кластера, полученных в результате моделирования популяционной структуры в программе Structure (рис. 6, б).

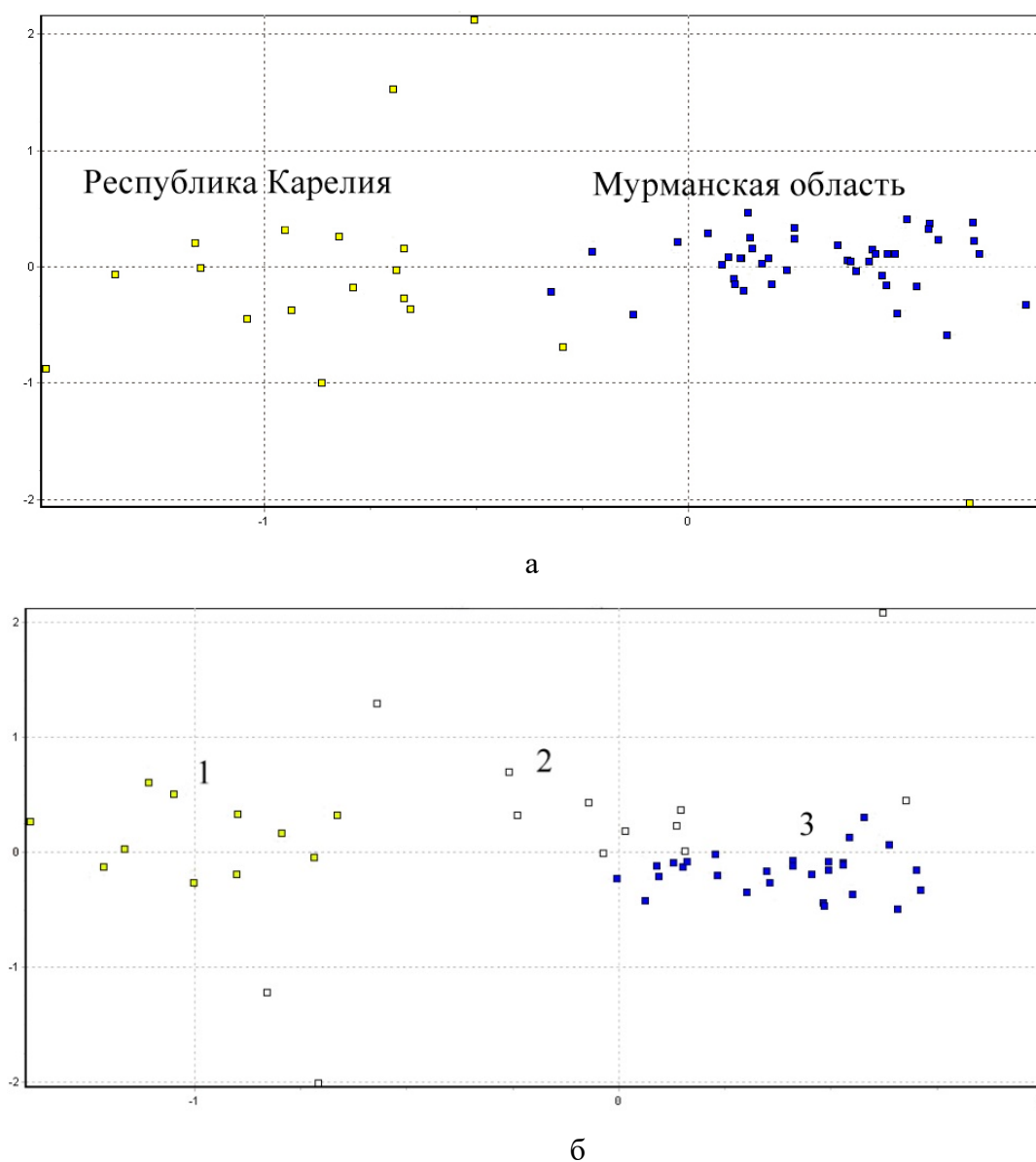


Рис. 3. Результаты FCA анализа, выполненного программе Genetix: а – деление на группы на основании географической принадлежности, б – деление на 3 генетических кластера, полученных в результате моделирования популяционной структуры в программе Structure

Анализ молекулярной вариации (AMOVA) установил, что в составе общей генетической гетерогенности вида 16% генетического разнообразия приходится на межпопуляционные различия, а 84 % составляет доля внутривидового полиморфизма. Данный результат был получен как при делении выборки по территориальному признаку, так и на основании результатов Байесовского кластерного алгоритма (K=3), выполненного в программе Structure.

В программе BAYESASS 1.3 мы провели оценку уровня миграции между и внутри группировок. Уровень миграции оценивается как доля мигрировавших особей на поколение.

При делении по территориальному признаку (Карелия и Мурманская область), установлены высокие значения коэффициента миграции внутри и низкие между регионами (табл.4). На основании результатов Байесовского кластерного алгоритма (Structure) (табл.5) выявлена высокая скорость миграции (22%) из 2-го генетического кластера, который составляли особи из обоих изучаемых регионов, в 3-й кластер, состоящий из особей с территории Кольского полуострова. Из 2-го кластера в 1-й (Республика Карелия) так же наблюдалась миграция, и она составила 7% на поколение. В заключении, мы выполнили анализ, комбинируя территориальный признак и результаты моделирования генетической структуры (табл.6). Определено, что генетический кластер 2 играет роль источника мигрантов – доля мигрировавших особей из карельской части 2-го кластера в 1-й составила 15 %, а из мурманской части 2-го кластера в 3-й – 22 %.

Таблица 4

Уровень миграции между популяционными группировками медведей Карелии и Мурманской области

	Карелию	Мурманскую обл.
из Карелии в	0.9575(0.0304)	<b>0.0425(0.0304)</b>
из Мурманской обл. в	<b>0.0108(0.0102)</b>	0.9892(0.0102)

Таблица 5

Уровень миграции между 3 генетическими кластерами (по результатам моделирования генетической структуры)

	генетический кластер 1	генетический кластер 3	генетический кластер 2
из генетического кластера 1 в	0.9413(0.0357)	0.0318(0.0282)	0.0269(0.0244)
из генетического кластера 3 в	0.0156(0.0147)	0.9641(0.0230)	0.0203(0.0186)
из генетического кластера 2 в	0.0751(0.0445)	<b>0.2220(0.0530)</b>	0.7029(0.0343)

Уровень миграции между генетическими кластерами  
(по территориальному признаку и результатам моделирования генетической структуры)

	генетический кластер 1	генетический кластер 3	генетический кластер 2 (Карелия)	генетический кластер 2 (Мурманская обл.)
из генетического кластера 1 в	0.9224(0.0382)	0.0291(0.0256)	0.0238(0.0225)	0.0247(0.0236)
из генетического кластера 3 в	0.0157(0.0144)	0.9537(0.0234)	0.0123(0.0118)	0.0183(0.0164)
из генетического кластера 2 (Карелия) в	<b>0.1553(0.0636)</b>	0.0593(0.0499)	0.7182(0.0450)	0.0673(0.0483)
из генетического кластера 2 (Мурманская обл.)	0.0315(0.0288)	<b>0.2282(0.0508)</b>	0.0293(0.0271)	0.7109(0.0401)

## ВЫВОДЫ

1. На территории Республики Карелия обитают немногим более 3000 бурых медведей, в Мурманской области – около 1000 особей. В Кольско-Карельском регионе бурый медведь широко распространен, и следы его постоянного пребывания встречаются до северной границы леса. В распределении медведя по территории прослеживается определенная закономерность - на севере региона численность зверей ниже, чем на юге. С наибольшей плотностью медведь населяет значительную часть Суоярвского и Медвежьегорского районов. Наибольшая численность и плотность зверей на Кольском полуострове наблюдается в Кандалакшском и Терском районах.

2. При изучении пространственной структуры населения вида в разных частях Кольско-Карельского региона, выявлены места сезонных временных концентраций, вызванные обилием кормовых ресурсов. Так, на Кольском полуострове в местах скопления медведей в прибрежной зоне Терского района плотность населения достигала 7 экз. на 1000 га. При помощи генетической идентификации по неинвазивно собранному биоматериалу (экскременты) прослежены особенности использования участка обитания хищником. В среднем повторные регистрации зверей происходили в пределах 10 км, а максимальное расстояние, прошедшее зверем за один сезон, составило 50 км,

3. В популяции бурого медведя, населяющего Мурманскую область, преобладают молодые животные (61%), взрослые особи составляют оставшуюся часть популяции (39%). В Республике Карелия доля взрослых животных составила 58%, молодых – 30%, а старых зверей – 12 %. Изучение половой структуры популяции бурого медведя с помощью молекулярно-генетических методов показало, что среди добытых зверей самцы составили 80 %, а самки – 20%, тогда как при использовании неинвазивных проб было установлено преобладание самок – 56%.

4. Анализ генетической структуры и разнообразия населения бурого медведя Кольско-Карельского региона методом микросателлитного анализа выявил высокий уровень внутривидового генетического полиморфизма в изучаемом регионе. Исследование генетической дифференциации показало наличие 3-х генетических кластеров, ассоциированных с территориальной разобщенностью, что, вероятно, связано как с наличием некоторых барьеров ограничивающих поток генов, так и с изоляцией расстоянием. Установлен низкий уровень миграции между изучаемыми группировками зверей в Карелии и Мурманской области. Анализ внутривидовых связей выявил наличие большого количества различного рода родственных отношений между особями.



**Список основных научных публикаций, в которых изложены результаты научно-квалификационной работы**

**Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ**

1. Bugmyrin S.V., Tirronen K.F., Panchenko D.V., Kopatz A., Hagen S.B., Eiken H.G., **Kuznetsova A.S.** Helminths of brown bears (*Ursus arctos*) in the Kola Peninsula // *Parasitology Research*. 2017. V.116 (6). P. 1755–1760. Scopus-2,558
2. **Кузнецова А. С.**, Тирронен К. Ф., Панченко Д. В., Шрегель Дж., Хижкин Е. А. Оценка эффективности методических приемов сбора и консервации неинвазивных проб при проведении популяционно-генетических исследований бурого медведя (*Ursus arctos*)// Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Петрозаводск. 2019. РИНЦ- 0,443
3. **Кузнецова А.С.**, Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., Шрегель Дж. Анализ генетической структуры населения бурого медведя (*Ursus arctos l.*) Кольско-Карельского региона // Вестник охотоведения. 2018. Т. 15. № 4. С. 271-275. РИНЦ-0,218
4. Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., **Кузнецова А.С.** Бурый медведь (*Ursus arctos L.*) побережья Белого моря Кольского полуострова // Вестник охотоведения. 2015. Т. 12, № 2. С. 125-136. РИНЦ-0,218
5. Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., **Кузнецова А.С.** Новые данные о питании Бурого медведя (*Ursus arctos l.*) Карелии и юга Кольского п-ова // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Петрозаводск. 2016. Вып. 12, №. С. 144-122. РИНЦ- 0,443

**Публикации в других изданиях**

1. Tirronen K., Panchenko D., Danilov P., **Kuznetsova A.** Ecological and genetic traits of the brown bear at the White sea// Abstracts of Intern. scientific conference «European large carnivores: problems of small-sized populations, study on reproduction, and challenges of reintroduction programs» (Dobroplyosy village, Verknedvinsk district, Belarus, 15th-22nd September 2014).Minsk, «NiktagraphicsPlus».P. 56-57.
2. **Кузнецова А. С.**, Тирронен К. Ф., Панченко Д. В., Tobiassen С., Hagen S. В. Изучение бурого медведя (*Ursus arctos L.*) Кольского полуострова с использованием методов молекулярной биологии // Мат. Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию КарНЦ РАН (г. Петрозаводск, 24–27 мая 2016 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. С.134-138.
3. **Кузнецова А.С.**, Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., Tobiassen С., Hagen S.В. Опыт применения неинвазивного метода сбора проб для молекулярно-генетических исследований при проведении учета бурого медведя (*Ursus arctos L.*) на Кольском Полуострове // Матер. II Межд. конф. (10-11 марта 2016 г.). Балашиха. 2016. С. 306-311.
4. **Кузнецова А.С.**, Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., Данилов П.И. Некоторые материалы по структуре популяции бурого медведя (*Ursus arctos*) Кольского полуострова и Карелии // Териофауна России и сопредельных территорий. Москва, 2016. С. 204.
5. **Кузнецова А.С.**, Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., Шрегель Дж. К генетической структуре популяции бурого медведя (*Ursus arctos*) на Северо-западе России // Материалы Международной конференции «Научная неделя молодых ученых и специалистов в области биологических наук - 2017» (Петрозаводск, Карелия, Россия, 20–25 ноября 2017). Петрозаводск. 2017. С.276-278.
6. **Кузнецова А.С.**, Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., Шрегель Дж. Анализ генетической структуры популяции бурого медведя (*Ursus arctos*) Европейского Севера России // Материалы VII Международного симпозиума "Динамика популяций охотничьих животных

Северной Европы" (Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 24 – 28 сентября 2018) Петрозаводск. 2018. С.70.

7. Тирронен К.Ф., Данилов П.И., Панченко Д.В., **Кузнецова А.С.**, Hagen S.B. 2016. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) Карелии и Кольского полуострова: состояние популяции, мониторинг // Матер. Всеросс. науч. конф. с межд. участием, посвященной 70-летию КарНЦ РАН (г. Петрозаводск, 24–27мая 2016 г.). С. 80-81.

8. Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., Бугмырин С.В., **Кузнецова А.С.** 2015. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) побережья Белого моря Кольского полуострова: численность, особенности распределения и экологии // Мат. Международной научно-практической конференции «Биологические ресурсы: состояние, использование и охрана» (Киров, 3-5.06.2015 г.) С. 179-181.

9. Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., **Кузнецова А.С.**, Tobiassen C., Hagen S.B. 2016. Структура популяции бурого медведя (*Ursus arctos* L.) юго-востока Кольского полуострова // Матер. II Межд. конф. «Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных России и сопредельных территорий» (10-11 марта 2016 г.). Балашиха. С. 488-493.

**Список всероссийских и международных конференций, на которых были представлены результаты научно-квалификационной работы**

1. Международная конференция «European large carnivores: problems of small-sized populations, study on reproduction, and challenges of reintroduction programs», 15th-22nd September 2014, Dobroplyosy village, Verknedvinsk district, Belarus. Tirronen K., Panchenko D., Danilov P., Kuznetsova A., стендовый доклад.
2. II Международная научно-практическая конференция «Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных России и сопредельных территорий», 10-11 марта 2016 г. Балашиха, Россия. Тирронен К.Ф. Кузнецова А.С., 2 устных доклада.
3. Всероссийская научная конференция с международным участием «Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования», посвященной 70-летию КарНЦ РАН, 24–27 мая 2016 г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Тирронен К.Ф. Кузнецова А.С., 2 устных доклада.
4. Международная конференция «Научная неделя молодых ученых и специалистов в области биологических наук-2017», 20–25 ноября 2017 г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Кузнецова А.С., устный доклад.
5. VII Международный симпозиум "Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы", 24 – 28 сентября 2018. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Кузнецова А.С., устный доклад.

### **Список конкурсных проектов, в рамках которых выполнялись исследования**

Конкурсный проект РФФИ «Экологические коридоры Восточной Фенноскандии: роль в формировании и сохранении фауны Европейского Севера в условиях интенсивной антропогенной трансформации их пространства» (№ 18-05-00646, руководитель д.б.н., профессор Данилов П.И.).

Конкурсный проект РФФИ «Изучение структуры населения и пространственной организации популяции бурого медведя на побережье и в долинах рек бассейна Белого моря» (№ 14-04-31796, руководитель к.б.н. Тирронен К.Ф.).

Конкурсный проект РФФИ «Естественные закономерности и антропогенные механизмы динамики ареалов и пространственной организации популяций млекопитающих Европейского Севера России» (№ 14-05-00439, руководитель д.б.н., профессор Данилов П.И.).

Проект программы Президиума РАН «Структура популяций и динамика фауны позвоночных в зонах нормы и пессимума ареалов, оценка состояния и основы управления» (№ г.р. 0221-2015-0004, руководитель д.б.н., профессор Данилов П.И.).

Проект программы Президиума РАН «Оценка антропогенных изменений и современное состояние разнообразия наземной и водной фауны позвоночных животных Кольско-Карельского региона» (№ 0221-2018-0002, руководитель д.б.н., профессор Данилов П.И., д.б.н., доцент Ильмаст Н.В.).

Конкурсный проект РФФИ «Особенности динамических процессов и механизмов устойчивости в популяциях копытных млекопитающих в зоне экологического оптимума и на периферии ареала» (№ 18-54-00018, руководитель к.б.н. Панченко Д.В.).

### **Благодарности**

Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н. Данилову П.И. за постоянную поддержку, ценные советы и всестороннюю помощь на всех этапах выполнения научно-квалификационной работы (диссертации). Автор искренне благодарит старших научных сотрудников лаборатории зоологии к.б.н. К.Ф. Тирронена и к.б.н. Д.В. Панченко за помощь в проведении полевых работ, сборе биоматериала, обработке и анализе данных и интерпретации полученных результатов. Автор выражает признательность руководителям и сотрудникам лаборатории популяционной генетики Института общей генетики им. Вавилова (Москва), департамента зоологии Университета Тарту (Эстония), лаборатории экологических и зоологических исследований Университета Оулу (Финляндия) за помощь в освоении методов молекулярно-генетического анализа и статистической обработки генетических данных. Благодарность выражается сотрудникам Норвежского института биоэкономических исследований Сванховд (NIBIO) за содействие в проведении генетического анализа. Автор благодарит сотрудников лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН за ценные советы и рекомендации при обсуждении результатов исследования.