

# Oponentský posudok

## na správu z výskumu

---

### **Odhad početnosti populácie medveďa hnedého (*Ursus arctos*) analýzou DNA**

(autori: Nikola Tkáčová, Jana Šrutová, Barbora Černá Bolfíková, Veronika Kornová, Mária Apfelová, Michal Kalaš, Vladimír Antal, Slavomír Findo, Marián Hletko a Pavel Hulva)

---

#### **1 Úvodné prehlásenie**

Posudzovaný výskum (ďalej len „výskum“ alebo „štúdia“) je predkladaný ako správa k projektu: Zisťovanie početnosti veľkých šeliem a zisťovanie stupňa hybridizácie vlka dravého na základe analýz DNA (Referenčné číslo: ŠOP SR/1159/2017). O vypracovanie oponentského posudku sme boli požiadaní Štátnou ochranou prírody SR dňa 30. 11. 2022. Všetky pripomienky sa týkajú verzie správy ako bola spracovaná v danom čase. Na tomto mieste tiež vyhlasujeme, že nie sme v danom výskume nijako zainteresovaní a nie sme v konflikte záujmov voči autorom tohto výskumu. Vzhľadom na celospoločenské aspekty spojené s uvedenou problematikou a v záujme otvoreného, transparentného a reprodukovateľného vedeckého bádania prosíme, aby bol tento posudok zverejnený v plnom znení spolu s finálnou verziou výskumnej správy.

#### **2 Prehľad spracovania**

Štúdia sa zaoberá veľkosťou populácie medveďa hnedého (*Ursus arctos*) na Slovensku v rokoch 2019 až 2021, ktoré boli pre účely analýz rozdelené do dvoch sezón, a to jednotne od augusta do septembra nasledujúceho roka. Vedecké spracovanie štúdie je štandardné. Prezentovaný text správy je delený do klasických kapitol (úvod, materiál a metodika, výsledky, diskusia) a spolu s 19 tabuľkami, 23 obrázkami a rozsiahlym zoznamom použitej literatúry zaberá celkovo 80 strán. Výsledky sú založené na analýze mikrosatelitových genotypov získaných hlavne z neinvazívne zozbieraných vzoriek trusu a srsti, ktoré sú doplnené o vzorky krvi a tkanív z uhynutých alebo usmrtených jedincov. Z týchto vzoriek sú stanovené vybrané parametre genetickej diverzity a demografie populácie medveďa na Slovensku. Autori využili konvenčné analytické (laboratórne, štatistické) prostriedky na spracovanie dát a dosiahnutie stanovených cieľov.

Hlavným cieľom štúdie bolo (i) určenie veľkosti populácie tohto druhu na danom území. V abstrakte však autori uvádzajú aj ďalšie tri oblasti problematiky (ii, stanovenie trendov zmien veľkosti populácie; iii, stanovenie potenciálneho premnoženia; iv, analýza pravdepodobnosti stretnutia medveďa s človekom). Okrem stanovenia zmeny veľkosti populácie sa ďalšími bodmi (iii, iv) v samotnej štúdii už nezaoberali. Keďže v zmluve o dielo,

zverejnenej v Centrálnom registri zmlúv, je predmet zmluvy špecifikovaný iba ako vypracovanie komplexnej štúdie odhadu početnosti populácie medveďa analýzou DNA, nie je jasné, či je možné chápať tieto ciele ako súčasť „komplexnej štúdie“. V štúdií sa však nachádzajú viaceré nezrovnalosti a nepresnosti, ktoré môžu nezainteresovaného čitateľa nabádať k nadmernému zovšeobecňovaniu publikovaných výsledkov (typicky porovnávanie celkového odhadu početnosti z predchádzajúceho genetického monitoringu z rokov 2012–2015 s výsledkami tejto štúdie). Z výsledkov ako sú teraz prezentované by sa čitateľ mohol napr. jednoducho domnievať, že početnosť populácie medveďa sa medzi sledovanými obdobiami nezmenila.

### 3 Hlavné pripomienky

V úvode autori podrobne identifikujú výhody a limity využitia CMR (Capture Mark Recapture) prístupu, kde citujú aj prácu Tumendemberel at al. (2021), ktorá okrem konzervatívneho CMR prístupu na odhad početnosti používa aj aktuálne štandardnú metodiku SCR (Spatial Capture Recapture) na odhad denzity populácie medveďa. Prístup SCR v hodnotenej štúdií chýba napriek tomu, že priestorovým nárokom a interakciám je v úvode venovaná značná časť textu a zozbierané údaje sú pre použitie SCR vo vybraných študovaných územiach dostatočné. Navyše, jedným zo základných predpokladov štúdií zameraných na odhad početnosti pomocou CMR je časovo a priestorovo rovnomerný a systematický zber záznamov o výskyte konkrétnych jedincov, v tomto prípade genotypov. Celkovo viac ako dvojnásobný počet vzoriek (genotypov) v druhej sezóne ako aj rozdielna intenzita zbierania materiálu v rôznych územiach naznačuje, že išlo skôr o náhodný a nesystematický zber. Taktiež nie je vysvetlené a diskutované ako mohlo dôjsť pri významne rozdielnom počte identifikovaných jedincov v jednotlivých sezónach ( $n_{\text{sezóna1}} = 233$  vs.  $n_{\text{sezóna2}} = 412$  unikátnych genotypov) k takmer identickému odhadu veľkosti populácie, vždy cca 1000 jedincov (s podobnými 95% intervalmi) bez ohľadu na sezónu a použitú štatistickú metódu. Súčet  $233 + 412 = 645$  ale sumárny počet unikátnych genotypov (jedincov) za obidve sezóny bol 632. Z toho vyplýva, že v každej sezóne sa vzorkovali fakticky iné medvede, pričom v druhej sezóne sa opätovne zachytilo zjavne menej ako 6 % jedincov z prvej sezóny (žiaľ obrázok znázorňujúci záchyty jednotlivých zvierat v priebehu času celej štúdie je nečitateľný). Bolo by určite zaujímavé, dosadiť tieto hodnoty do klasického CMR vzorca pre výpočet veľkosti uzavretej populácie ( $n = M \times C/R$ )... Táto disproporcija vysvetľuje asi aj skutočnosť, prečo záchytové obdobie v CMR analýzach nebolo definované celou sezónou (čo by bolo celkom logické pre veľké a dlhoveké živočíchy). Namiesto toho autori rozdelili sezóny do intervalov 25, resp. 20 záchytových udalostí a každú sezónu analyzovali zvlášť. Z metodiky nie je síce úplne jasné, čo táto záchytová udalosť predstavovala (v čase), ale je očakávané, že s rozdelením sezóny do viacerých kratších časových intervalov stúpa pravdepodobnosť opätovných záchytov medzi intervalmi. V každom prípade, podľa tohto by sa autormi vyrátané populačné odhady pre jednotlivé sezóny mali asi skôr sčítať ako spriemerovať. Záchyt prevažne iných jedincov v každej sezóne tiež možno naznačuje priestorovú otvorenosť populácie v dôsledku veľkej imigrácie/emigrácie jedincov.

Pri odhade veľkosti populácie je kriticky dôležitejšia interpretácia vzťahu medzi počtom získaných genotypov a počtom identifikovaných unikátnych jedincov v sledovanej

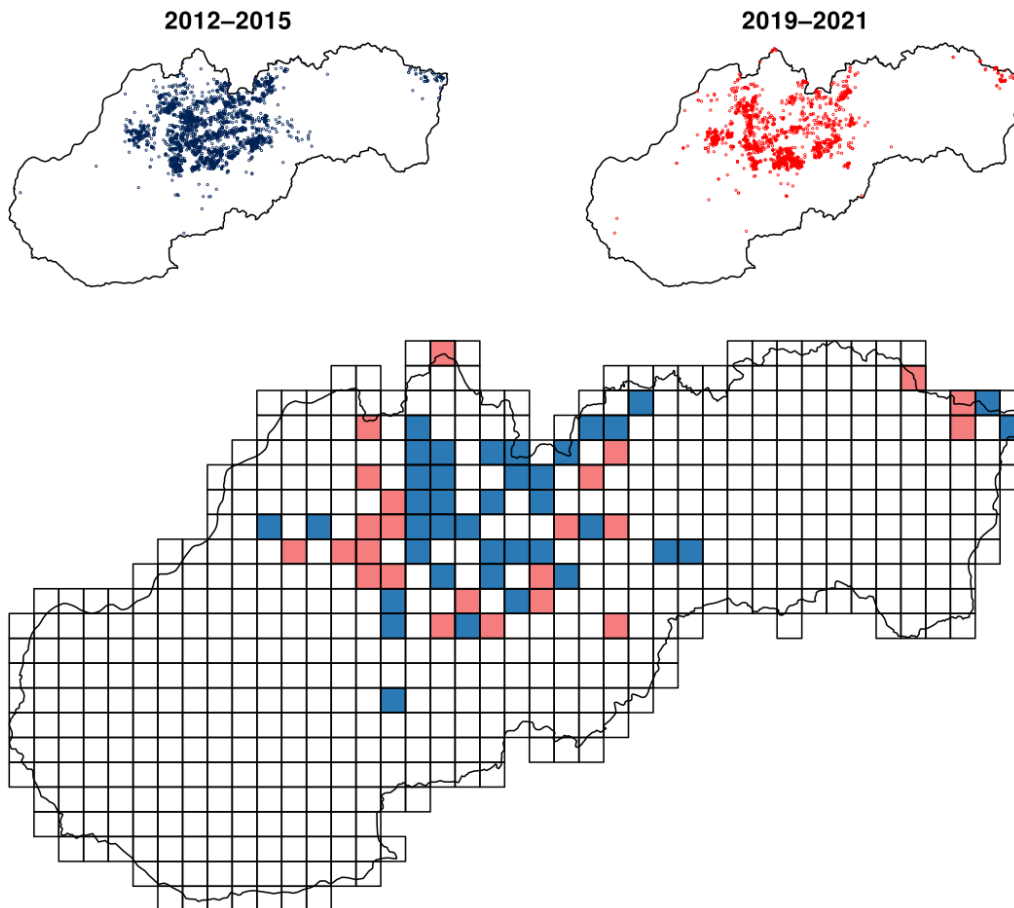
vzorke. Pri dostatočnom počte genotypov pre objektívnu analýzu odhadu početnosti s narastajúcim množstvom genotypov nedochádza už k zvyšovaniu počtu identifikovaných jedincov a takzvaná rarefakčná krivka sa približuje k asymptote. Tu však s počtom vzoriek stále stúpal (takmer priamo úmerne) aj počet identifikovaných jedincov. Rarefakčná krivka (celkovo aj pre sezóny osobitne) teda naznačuje stále vysoký počet (nezachytených) jedincov vo vzorkovanej populácii (Engel et al. 2021). Táto skutočnosť má zásadný vplyv na následné odhady početnosti.

Hoci stanovenie zmeny vo veľkosti populácie je možné riešiť skôr modelovaním parametrov natality a mortality (prežívania) ako indikátorov trendov vývoja početnosti a nie empirickým porovnaním výsledkov dvoch nezávislých genetických štúdií, autori sa o to predsa len pokúsili. Síce konštatujú, že porovnanie aktuálnych výsledkov s predchádzajúcou štúdiou (Paule 2015) kvôli odlišnostiam v metodike nie je možné, avšak jedným dychom dodávajú, že datasety sú viacmenej analogické a je pravdepodobné, že obidve práce [po zjednotení metodiky] by nedospeli k dramatickým rozdielom vo výsledkoch. Taktiež sa odvolávajú na biologické vlastnosti cicavcov a priemerné ročné prírastky u iných druhov. Potom sa ale naskytá otázka zmysluplnosti určenia veľkosti populácie ako hlavného cieľa práce po tak relatívne krátkom období od realizácie prvého genetického sčítania.

Autori v kapitole „Zmena veľkosti populácie“ určili podobnosť dvoch datasetov na základe prekryvu MCP (Minimum Convex Polygon) geometrie a predpokladali, že sa územie kde prebiehal výskum nijako zásadne nelíšil od územia v predchádzajúcej štúdiu (Paule 2015). Žiaľ MCP geometria nijako nesúvisí s intenzitou vzorkovania v priestore ale iba s polohu okrajových vzoriek. Preto sme použitím GPS súradníc všetkých vzoriek porovnali priestorovú podobnosť v intenzite vzorkovania na študovanom území v dvoch rôznych obdobiach. Použili sme test rozloženia bodov v priestore (spatial point pattern test), ktorý umožňuje štatistické porovnanie podobnosti dvoch takýchto datasetov bez zaťaženia konceptom náhodnosti, uniformity a zoskupovania bodov (Andresen 2016, Steenbeek et al. 2022). Bez ohľadu na skutočnosť, že počet zozbieraných vzoriek v aktuálnej štúdiu bol oproti Paule (2015) o 27% menší ( $n_{2012-2015} = 2977$  vs.  $n_{2019-2021} = 2172$ ), z danej analýzy vyplýva, že významne sa líšila aj priestorová intenzita vzorkovania populácie medzi obdobiami. Robustná verzia globálneho indexu podobnosti  $S$  identifikovala zhodu iba na 66%. Zatiaľ čo v prvom výskume sa zbieralo najmä v jadre západokarpatského areálu medveďa, v aktuálnom výskume vzorky pochádzali najmä z jeho okrajových častí (obr. 1). Z prezentovaných výsledkov je zrejme že zo zozbieraných vzoriek nebolo možné spracovať odhady celkovej početnosti, resp. denzity na 100 km<sup>2</sup> najmä pre TANAP a NAPANT a tiež ďalších 7 území v kompetencii národných parkov a chránených krajinných oblastí. Relevantné sa javia odhady pre štyri viacmenej periférne oblasti výskytu: Malá Fatra, Veľká Fatra, Poľana, Muránska Planina. Ak chýbajú vzorky z výmerou najrozsiahlejších území považovaných za jadrovú oblasť výskytu medveďa v Západných Karpatoch, môžeme hovoriť o odhade veľkosti populácie pre Západné Karpaty?

Závažným faktorom, ktorý je potrebné brať tiež v úvahu pri porovnávaní populačných odhadov z rôznych štúdií založených na neinvazívnych vzorkách je aj rozdiel v štatistickom spôsobe analýz identít jedincov. Vzorky trusu sú vysoko náchylné na chyby pri genotypovaní (chýbajúca amplifikácia alel). Autori určite správne vyhodnotili, že pre spoľahlivú

identifikáciu jedinca ja možné povoliť nezhodu na 2 lokusoch mikrosatelitového genotypu. Toto kritérium však bolo v predchádzajúcej štúdii (Paule 2015) nastavené nižšie (1 lokus), čo mohlo viesť k výraznému nadhodnoteniu vtedajšieho odhadu počtu jedincov. Pri sade 8 lokusov rozdielne nastavenie tohto parametru môže spôsobiť aj viac ako 50% (*sic!*) rozdiel v odhade veľkosti populácie (Creel et al. 2003). Ak sa majú výsledky týchto dvoch štúdií akokoľvek porovnať, toto je nevyhnutné v danom kontexte správne interpretovať.



Obr. 1. Podobnosť intenzity zbierania vzoriek v rokoch 2012–2015 a 2019–2021. Štvorce (10×10 km), kde bola štatisticky významne ( $p < 0.05$ ) väčšia relatívna intenzita vzorkovania počas prvého výskumu sú modré a štvorce, kde bola intenzita vzorkovania väčšia v druhom výskume sú červené. Štvorce, kde sa relatívna intenzita zberu štatisticky nelíšila sú biele.

#### 4 Ostatné pripomienky

- V „Abstrakte“ sa uvádza amplifikácia 12 mikrosatelitových lokusov, ale z výsledkov a následnej diskusie vyplýva, že pre finálne analýzy bol použitý nakoniec set iba 8 lokusov plus pohlavný SRY lokus (identicky so štúdiou Paule 2015). Túto skutočnosť je potrebné uviesť v abstrakte na správnu mieru.

- V texte sa okrem abstraktu nikde nešpecifikujú ciele. Tie by bolo vhodné uviesť ako samostatnú kapitolu za úvodom.
- Autori používajú termíny Západné a Východné Karpaty. Celé územie Slovenska však geograficky aj bio-geograficky patrí do provincie Západných Karpát (Východné Karpaty je len názov jednej CHKO). Pre sub-populácie medveďa odporúčame radšej používať termíny stredné, resp. východné Slovensko.
- Autori v metodike uvádzajú odhad veľkosti populácie pre územia na základe jedincov z druhej sezóny, ale vo výsledkoch uvádzajú odhady zo sezóny, kde identifikovali viac genotypov. Výpočet hustoty pre plochy kompetenčných území ŠOP SR je zavádzajúci, nakoľko zahŕňa aj plochy nevhodných biotopov. Druhým problémom tohto prístupu je nerešpektovanie behaviorálnych a priestorových nárokov medveďa rozdelením súvislého územia bez migračných bariér medzi dve kompetenčné územia aj keď sa s určitosťou jedná o jednu populáciu (napr. Veporské vrchy patria pod CHKO Poľana aj NP Muránska Planina). Preto odporúčame použiť aktuálne prístupy priestorových odhadov SCR (napr. Royle et al. 2008, 2011, Tumendemberel et al 2021).
- V kapitole „Demografia“ sa pojednáva iba o veľkosti populácie a pomere pohlaví, pričom pojem demografia zahŕňa tiež parametre ako napr. natalita, mortalita, veková štruktúra, prežívanie (survival rate). Vhodnejšie by bolo kapitolu premenovať.
- Pre odhad početnosti sa použili modely uvažujúce o uzavretej populácii, ale na základe testov pre spojené sezóny bola hypotéza uzavretej populácie zamietnutá.
- V kapitole „Efektívna veľkosť populácie a minimálna životaschopná populácia“ pozitívne hodnotíme snahu o stanovenie týchto parametrov. Dovoľujeme si však navrhnúť aktualizáciu tradičnej definície efektívnej veľkosti populácie ( $N_e$ ) v znení, že  $N_e$  vyjadruje odhad genetickej veľkosti populácie, ktorá je nepriamo úmerná rýchlosti genetickej erózie; menšia  $N_e$  spôsobuje väčšie príbuzenské kríženie a stratu genetickej rozmanitosti. Tento vzťah je nelineárny: strata genetickej diverzity sa zrýchľuje s poklesom  $N_e$  a je obzvlášť rýchla vo veľmi malých populáciách (Hoban et al. 2020).
- Autori reportujú štyri homogénne genetické klastre ( $K$ ) v populácii pri odhade efektívnej veľkosti populácie, ale v metodike a výsledkoch sa táto informácia nenachádza. Navrhujeme doplniť analýzu identifikácie  $K$  do metodiky a výsledkov a následne určiť parametre diverzity a početnosti pre každý klastor zvlášť. Informácie k  $N_e$  navrhujeme presunúť z kapitoly „Demografia“ do „Genetická diverzita“.
- K parametrom genetickej diverzity je potrebné doplniť hodnoty smerodajnej odchýlky (SD) po bonferroniho korekcii.
- Uvádzanie minimálnej životaschopnej populácie (MVP, Minimum Viable Population) nemá podporu vo výsledkoch, takže navrhujeme vynechať z nadpisu kapitoly aj textu alebo doplniť o príslušné analýzy nie porovnaním empirických hodnôt dvoch štúdií, ale doplnením o aktuálne analýzy na modelovanie životaschopnosti populácie (Gerber & González-Suárez 2010).
- Uvažovať o efekte autoregulačných mechanizmov v populácii ako to robia autori v diskusii je nemožné, keďže neexistujú relevantné dáta pre skúmanú populáciu. Z evolučného hľadiska je možné očakávať, že pri nadbytku dospelých rujných samíc

bude aj miera sexuálne selektívnej infanticídy nižšia (McLellan 2005). Tento mechanizmus infanticídy je diskutabilný najmä z dôvodu, že samec nemá istotu úspešnej kopulácie neskôr počas ruje a teda otcovstva, obzvlášť v početnej populácii. Aktuálnu prevahu samíc potvrdzuje tiež zistený nepomer v odhadovanej pohlavnej štruktúre (samce:samice = 1:1,2 až 1:1,5 podľa metódy a sezóny). Efekty ďalších potenciálnych mechanizmov infanticídy ako príležitostná potrava a redukcia kompetície v prosperujúcej populácii s dostatkom zdrojov sú ešte menej pravdepodobné (Steyaert et al. 2013).

- Kapitoly „Vzťah populácie k nosnej kapacite prostredia“ a „Zmeny správania medvedov“ je potrebné vypustiť z diskusie. Autori tieto problematiky neanalyzovali.
- Niektoré obrázky a tabuľky opakujú tú istú informáciu. Navyše v duplicitnom obrázku 16 k tabuľke 11 nesedia údaje pre Poľanu. Podobne v tabuľkách 11 a 17 nesedia počty jedincov pre NP Veľká Fatra, TANAP, CHKO Ponitrie a CHKO Kysuce.
- V záverečnom poďakovaní sa nelogicky ďakuje spoluautorom výskumu za zber vzoriek a uvádza sa tiež, kto z autorov realizoval laboratórne práce a viedol výskum. Tieto informácie by mali byť uvedené pod názvom kapitoly „Autorský podiel“ (author contributions).

## 5 Celkové zhodnotenie a odporúčania

Vedecký údaj bez interpretácie v kontexte okolností ako sa k nemu dospelo zostáva iba nič nehovoriacim číslom, akým je aj medializovaný údaj o odhade veľkosti populácie zistený touto štúdiou. Žiaľ vedeckému bádaniu sa týmto (pod politickým tlakom) urobila doslova „medvedia služba“. Vznesením viacerých – viac či menej – závažných pripomienok k predloženej štúdii sme určite nechceli kritizovať odborné schopnosti autorov, ktorí sa pokúsili z nazbieraného materiálu vyťažiť maximum informácií. Hlavnou príčinou problému je jednoznačne nedostatočné vzorkovanie populácie v teréne. Musíme len súhlasiť s tvrdením autorov, že napriek použitiu rovnakých laboratórnych postupov a štatistických analýz, kvôli odlišnostiam v metodike nie je možné výsledky porovnávať absolútne. Ale naopak, myslíme si, že výsledky je možné a potrebné porovnávať relatívne s ohľadom na okolnosti zberu vzoriek. Po detailnom preštudovaní použitej metodiky a prezentovaných výsledkov sme presvedčení, že v predkladanej štúdii je dostatok nepriamych dôkazov o náraste početnosti medveďa na Slovensku v porovnaní s posledným genetickým monitoringom v rokoch 2012–2015.

Ak majú byť výsledky aktuálnej štúdie využité v programe starostlivosti o medveďa hnedého na Slovensku, je potrebné ich interpretovať objektívne a komplexne. Zvlášť je dôležité aby interpretácia výsledkov bola konzistentná už v abstrakte, ktorému bude asi drvivá väčšina čitateľov venovať najväčšiu pozornosť. Preto navrhujeme aby sa vo finálnej verzii správy (aj v abstrakte) jasne uviedlo, že:

1. Jednalo sa o náhodný a nesystematický zber, pričom v druhej sezóne s dvojnásobným počtom vzoriek sa opätovne zachytilo menej ako 6 % unikátnych jedincov z prvej sezóny. Počet identifikovaných jedincov úmerne stúpala s pribúdajúcimi genotypmi, čo svedčí o nedostatočnom ovzorkovaní populácie.

2. Podobnosť rozloženia vzoriek v priestore medzi aktuálnou a predchádzajúcou štúdiou bola nízka (66 %). Narozdiel od prvého výskumu, keď sa zbierali vzorky najmä v jadre západokarpatského areálu medveďa, v aktuálnom výskume vzorky pochádzali najmä z jeho okrajových častí. Kvôli nedostatku vzoriek nebolo možné ani objektívne modelovať odhad veľkosti populácie v kľúčových jadrových územia ako NAPANT a TANAP.
3. Zo získaných dát nie je možné urobiť odhad početnosti medveďa pre celé Slovensko, ale len vo vybraných územiach areálu, avšak relatívne porovnanie s predchádzajúcou štúdiou v kontexte metodických rozdielov naznačuje zväčšenie populácie na Slovensku za necelú dekádu.

Osobitným prínosom realizovaného výskumu je poznanie, že takto navrhnutý monitoring medveďa nie je ďalej zmysluplné aplikovať pre relatívne veľkú populáciu. V tejto fáze, už asi nie je užitočné ani míňať energiu na vyladovanie použitých metodík a opätovné analyzovanie vzoriek. Do budúca navrhujeme aby sa zber dát vykonával systematicky iba na obmedzenom počte vybraných plôch (napr. kvadráty 10×10 km) reprezentujúcich variabilitu identifikovaných genetických sub-populácií, ich biotopov a environmentálnych charakteristík. Týmto spôsobom sa dosiahne dostatočne presný odhad trendu zmien početnosti (Mumma et al. 2015, Kendal et al. 2019), pričom sa výrazne zníži časová aj finančná náročnosť výskumu. Taktiež kombinácia viacerých metodických prístupov poskytne komplexnejšiu informáciu o demografii druhu. Na záver sa chceme poďakovať vedeniu Štátnej ochrany prírody SR, že sme boli poctení možnosťou oponovať túto štúdiu a veríme, že spoločné úsilie v hľadaní „pravdy o medveďovi“ poslúži na prospech druhu a celej spoločnosti.

*Ex scientia, veritas!*

S úctou,



Ing. Peter Klinga, PhD.  
výskumník v oblasti ochranárskej genetiky  
Lesnícka fakulta TU vo Zvolene



Mgr. Peter Kaňuch, PhD.  
samostatný vedecký pracovník,  
odd. evolučnej a behaviorálnej ekológie  
Ústav ekológie lesa SAV vo Zvolene

Zvolen, 12. 12. 2022

## Použitá literatúra

- Andresen M.A. (2016) An area-based nonparametric spatial point pattern test: the test, its applications, and the future. *Methodological Innovations* 9: 1–11.
- Creel S., Spong G., Sands J.L., Rotella J., Zeigle J., Joe L., Murphy K.M. & Smith D. (2003) Population size estimation in Yellowstone wolves with error-prone noninvasive microsatellite genotypes. *Molecular Ecology* 12: 2003–2009.
- Engel T., Blowes S.A., McGlenn D.J., May F., Gotelli N.J., McGill B.J. & Chase J.M. (2021) Using coverage-based rarefaction to infer non-random species distributions. *Ecosphere* 12: e03745.
- Gerber L. & González-Suárez M. (2010) Population viability analysis: Origins and contributions. *Nature Education Knowledge* 3:15.
- Hoban S., Bruford M., D'Urban Jackson J., et al. (2020) Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 global biodiversity framework must be improved. *Biological Conservation* 248: 108654.
- Kendall K.C., Graves T.A., Royle J.A., Macleod A.C., McKelvey K.S., Boulanger J. & Waller J.S. (2019) Using bear rub data and spatial capture-recapture models to estimate trend in a brown bear population. *Scientific Reports* 9: 16804.
- McLellan B.N. (2005) Sexually selected infanticide in grizzly bears: the effects of hunting on cub survival. *Ursus* 16:141–156.
- Mumma M.A., Zieminski C., Fuller T.K., Mahoney S.P. & Waits L.P. (2015) Evaluating noninvasive genetic sampling techniques to estimate large carnivore abundance. *Molecular Ecology Resources* 15: 1133–1144.
- Paule L. (2015) Odhad veľkosti populácie medveďa hnedého na Slovensku na základe genetických analýz. Pp.: 73–84. In: Lešová A. & Antal V. (eds.) *Ochrana a manažment veľkých šeliem na Slovensku*. Štátna ochrana prírody SR, Banská Bystrica.
- Royle J.A., Kéry M. & Guélat J. (2011) Spatial capture-recapture models for search-encounter data. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 602–611.
- Royle J.A. & Young K.G. (2008) A hierarchical model for spatial capture-recapture data. *Ecology* 89: 2281–2289.
- Steenbeek W., Vandeviver C., Andresen M.A., Malleson N. & Wheeler A. (2022) sppt: spatial point pattern test. R package version 0.2.3. <https://github.com/wsteenbeek/sppt>
- Steyaert S.M.J.G., Reusch C., Brunberg S., Swenson J.E., Hackländer K. & Zedrosser A. (2013) Infanticide as a male reproductive strategy has a nutritive risk effect in brown bears. *Biology Letters* 9: 201306242.
- Tumendemberel O., Tebbenkamp J.M., Zedrosser A., Proctor M.F., Blomberg E.J., Morin D.J., Rosell F., Reynolds H. V., Adams J. R. & Waits L.P. (2021) Long-term monitoring using DNA sampling reveals the dire demographic status of the critically endangered Gobi bear. *Ecosphere* 12: 96–111.