

Избирательность пород деревьев как объектов активности бурого медведя в таежных лесах

С. В. ПУЧКОВСКИЙ

Удмуртский государственный университет
426034, Ижевск, ул. Университетская, 1
E-mail: svpuch@mail.ru

АННОТАЦИЯ

Материалы, характеризующие дендроактивность бурого медведя (*Ursus arctos* L.), собраны в Ярском районе Удмуртии, в Печоро-Илычском (Республика Коми) и Саяно-Шушенском (Западный Саян, Красноярский край) государственных заповедниках. На всех обследованных таежных площадях древостои состоят из лиственных и хвойных пород деревьев. Доля лиственных пород в локальных древостоях изменялась от 10 до 76 % (в среднем 35 %), хвойные представлены 4–5 породами. Проанализированы также публикации, авторы которых описывают медвежьи деревья (МД) в количестве не менее 50 экз. На основе оригинальных материалов сравнивали данные о доле деревьев разных пород среди МД с долей тех же пород в местных древостоях. Использовалась статистика Стьюдента. Сделан вывод об избирательной дендроактивности бурых медведей: объектами активности преимущественно становятся хвойные деревья, а среди них – пихта и ель. Эти звери могут маркировать и лиственные деревья, но при возможности выбора этого не делают.

Ключевые слова: дендроактивность, заповедник, избирательность, медвежье дерево.

Жизнь бурого медведя (*Ursus arctos* L.) во многих отношениях тесно связана с древесной растительностью, причем эти отношения по их значению для популяций названного вида разнообразны. Часть деревьев несет на себе следы активного отношения к ним местных медведей; эти следы могут изучаться. Следы характерных травм заметны как на живом дереве, так и на погибшем. Особую категорию среди лесных деревьев со следами активности медведей представляют медвежьи (сигнальные) деревья (далее МД). Принято считать, что основное значение МД – быть средством обмена сигналами между членами популяций бурого медведя [1–4]. По мере накопления знаний показано, что значение МД для медведей многоаспектно, а активность медведей, направленная на МД,

многофункциональна и определена как дендроактивность [5, 6]. Однако вывод о ведущей роли МД как объектов маркировочного поведения и как существенной части популяционных коммуникативных систем бурого медведя сохранил свое фундаментальное значение [5, 6].

Отметим, что МД давно используются охотниками в практических целях как надежные свидетельства обитания бурых медведей. В наше время открываются перспективы использования МД как объектов мониторинга и источника информации о состоянии популяций этого вида [4, 7–9]. МД являются существенной частью популяционных коммуникативных систем бурого и других видов медведей [6]. Несомненное достоинство МД – возможность широкого применения неинвазивных методов для изучения и использования их как объектов мониторинга.

Пучковский Станислав Владимирович

В качестве МД медведями используются деревья разных пород [цитированные выше публикации, а также 10–18]. Как правило, среди МД преобладают хвойные деревья, а среди последних обычно количественно доминируют ели и пихты. На этом основано широко распространенное мнение о том, что бурые медведи предпочитают маркировать именно эти породы деревьев.

Тем не менее некоторые исследователи считают, что медведи маркируют такие деревья, которые есть в местах их обитания, поэтому говорить о выборе нет оснований [13, 14, 17, 19]. О. Р. Крашевский [11], описав на плато Путорана 201 МД, сделал вывод, что для мечения медведи, напротив, предпочитают более редкие в местных древостоях породы деревьев (ель, березу). По результатам изучения МД в Йеллоустонском регионе (США) Green and Mattson [20] не выявили избирательности по видовой принадлежности деревьев.

Неоднозначность мнений авторов имеет свои основания. В пределах ареала бурого медведя лесистость территорий, породный и возрастной состав древостоев очень различны в пространстве и изменчивы во времени. Различия в составе древостоев могут быть обусловлены зональными, поясными (в горных ландшафтах), локальными, сукцессионными, антропогенными и прочими условиями. Если предположить, что медведи действительно избирательно маркируют деревья, то можно допустить с теми же основаниями, что у медведей различных популяций условия для выбора МД очень различны.

Очевидна необходимость в исследованиях МД, основанных на достаточно представительных материалах, с адекватными методическими подходами, качественными и количественными оценками, подкрепленными методами математической статистики. Публикаций, в которых хотя бы частично соблюдаются названные требования, немного. Наши исследования в Удмуртии и в Печоро-Ильчском заповеднике [15, 16] позволили применить количественные методы и представить выводы, основанные на локальных материалах, об избирательности объектов маркировочного поведения. Изучение МД в Йеллоустонском регионе [20] проводилось с использованием основательного набора методов ма-

тематической статистики, однако объем материалов был сравнительно небольшим: авторы описали 116 МД за 1986–1992 гг.

Цель статьи – проверка гипотезы об избирательности бурыми медведями деревьев разных пород при использовании их в качестве МД. В обзорной части статьи проводится сравнительный анализ результатов, полученных исследователями биологии бурого медведя в регионах России и бывшего Советского Союза. Для этого использованы публикации, авторы которых не ограничивались чисто описательными материалами и зарегистрировали не менее 50 МД. Во второй части статьи осуществляется более детальный анализ (включающий методы математической статистики) материалов, собранных нами в таежных лесах Удмуртии, Печоро-Ильчского и Саяно-Шушенского заповедников.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы собраны нами в северной части Удмуртии (Ярский стационар, 1991 г.), в трех лесничествах Печоро-Ильчского заповедника (2002, 2004 и 2005 гг.) и в Большеурском лесничестве Саяно-Шушенского заповедника (2007 г.). Кроме того, часть материалов собрана в Комсомольском лесничестве Комсомольского лесхоза (Республика Коми) в 2003 г. Территория Комсомольского лесничества примыкает к Якшинскому лесничеству Печоро-Ильчского заповедника и по своим условиям отличается от последнего только режимом природопользования и охраны. Количественные характеристики наших материалов представлены в табл. 1. Под линейной частотой мечения понимается количество МД в пересчете на 10 км рабочего маршрута [8, 9].

Опыт показал, что ведомственные документы (карты лесоустройства и лесотаксационные описания) для нашей работы оказались малопригодными, ибо они не отражают достаточно точно узколокальные особенности древостоя. Медведи метят в основном деревья, находящиеся в краевой полосе древостоя вдоль опушек, лесных дорог, зимников и кварталных просек, звериных троп. Мы предполагаем, что выбор объектов для маркировки реально осуществляется именно среди деревьев этой сравнительно узкой поло-

Количество учтенных МД и результаты учета пород древостоя в местах работ в разные годы

Показатель	Ярский стационар, 1991	Якшинское лесниче- ство, 2002	Комсомоль- ское лесниче- ство, 2003	Егро-Лягское лесничество, 2004	Верхне-Пе- чорское лес- ничество, 2005	Большеур- ское лесни- чество, 2007
Зарегистрировано МД	79	197	67	402	389	386
Протяженность рабочих маршрутов для регистрации МД, км	79	316	359	336	332	139
Линейная частота мечения	10	6,3	1,87	12	11,7	27,8
Учтено деревьев в по- лосе древостоя	2643	3555	1739	9533	6455	5200
Протяженность учетных маршрутов, км	14,4	31,9	10,4	42,2	32,5	67,5

сы. Поэтому нами проведен учет лесных деревьев по краю опушки или по обе стороны от просвета просеки (дороги, зимника, тропы) в полосе шириной (с одной стороны) 0,5 м. Общая ширина учетной “ленты” (две стороны вместе) составила 1 м, на ней учтены все деревья диаметром на уровне груди учетчика не менее 5 см [15]. Если встречалась группа тесно расположенных деревьев (или стволов одного дерева с кустовидной кроной), то учитывали только одно из них, расположенное ближе к безлесному пространству.

Учет деревьев в древостоях проводили лишь на части маршрутов (см. табл. 1), на которых изучали МД, поскольку такая работа довольно трудоемка. Для учета всегда выбирали маршруты, на которых предварительно зарегистрировали сравнительно много МД. Обычно такую форму учета проводили три исполнителя: двое (каждый на своей стороне просеки) определяли породу дерева и окружность стволов на высоте груди, третий вел записи данных.

Для количественной оценки результатов применяли коэффициент избирательности, который часто используется в экологии животных, в том числе при выявлении пищевых объектов, предпочитаемых млекопитающими. В нашем случае коэффициент избирательности объектов мечения – это показатель K , количественно характеризующий степень усилий, которые затрачивает бурый медведь, выбирая среди леса дерево для маркировки [15]. Коэффициент избирательности определяли по формуле:

$$K = m/l,$$

где K – коэффициент избирательности (далее – КИ); m – частота (относительное обилие) древесной породы среди МД, %; l – частота этой же породы в древостое. Если частоты древесной породы среди МД и в древостое совпадают ($m = l$), K равняется единице и, следовательно, избирательности объектов мечения среди лесных деревьев этой породы нет. При $K > 1$ выбор данной породы положительен, при $K < 1$ зверь избегает метить (отрицательный выбор) данную породу деревьев.

Для оценки достоверности различий между сравниваемыми значениями (см. табл. 9) использовалась статистика Стьюдента в соответствии с публикациями [21, 22].

В качестве графического варианта использовали столбчатую диаграмму, где значения частот разных пород среди МД и в древостое (см. рисунок) совмещаются на плоскости относительно оси ординат (Kubick, 1969, по: [23]). Если бы медведи метили деревья разных пород в полном соответствии с их частотой в древостое без всякого выбора ($K = 1$), изображение было бы вполне симметричным (при изображении данных по разные стороны оси ординат) или совпадающим (при изображении по одну сторону этой оси). Нарушение симметрии (или совпадения) означает избирательность мечения, что уже отмечено нами на материалах из Удмуртии и Егро-Лягского лесничества [15, 16].

Говоря о разных деревьях, мы используем слово “порода”, что на практике обычно

соответствует уровню таксономического рода. “Сосной” в статье именуется сосна обыкновенная, “кедром” – сосна сибирская.

ОБЗОР ОПУБЛИКОВАННЫХ ДАННЫХ

При рассмотрении данных о породной принадлежности МД в сопоставлении с древостоями (на уровнях локальном, региональном и общероссийском) авторы большинства публикаций ограничиваются сравнением описаний и использованием самых общих количественных оценок. Из просмотренных публикаций следует, что в ландшафтах с достаточным уровнем лесистости (включая лесотундру) бурые медведи метят в основном хвойные деревья разных пород [1, 3, 11, 12, 17, 24–28].

Метятся деревья всех пород, широко распространенных в России и не представляющих редкости в древостоях: ель, пихта, сосна, кедр, лиственница. При наличии нескольких пород хвойных деревьев в местных и региональных древостоях авторами публикаций обычно отмечается преобладание среди МД ели и пихты [3, 12, 25, 28–38]. Преобладание хвойных, а среди них – елей свойственно МД Словакии [4].

В местах, где в древостоях заметно преобладают другие породы хвойных, а ель и пихта редки или отсутствуют, медведи метят имеющиеся деревья. Среди МД, например, преобладает сосна в Якшинском лесничестве Печоро-Ильчского заповедника [37, 39]. Подобным образом отмечается частая маркировка медведями лиственниц на плато Путорана [11] и на северо-востоке Сибири [27]. В локальных материалах по МД могут доминировать маркированные кедры, что отмечалось в Саяно-Шушенском заповеднике [17]. На о. Кунашир хвойные среди всех зарегистрированных МД составляют около 47 % [13]. Автор этой публикации А. П. Берзан считает, что там, где в лесах Кунашира доминируют ель и пихта, медведь предпочитает метить деревья с гладкой корой – пихту или нетолстые ели.

Показательны материалы (см. табл. 7), полученные нами в 2007 г. [38]. Доля пихты в лесах Саяно-Шушенского заповедника сравнительно невелика, что особенно заметно в

южной части заповедника [40, 41]. Мы зарегистрировали 8 пихтовых МД, из них 6 встречены в долине ручья Алды-Узын в двух небольших участках леса, пересекаемых тропой. В обоих случаях наблюдались необычно скученно расположенные МД (около десятка пихт в каждом месте), причем деревья явно метились медведями уже многие годы и очень интенсивно. Зарегистрировано 6 пихт, располагавшихся непосредственно вдоль тропы. На них зарегистрированы глубокие, многократно возобновляемые закусы, многочисленные царапины и обширные сдиры коры. В данном случае предпочтение пихты как объектов дендроактивности выражено необычно ярко.

В самых разных регионах России и соседних территориях бурые медведи маркируют и лиственные деревья, однако их доля, как правило, значительно уступает таковой среди МД хвойных пород [1, 3, 12, 24–26, 28–32, 34, 35, 37, 38, 42, 43]. В Западных Карпатах (Словакия) из 270 МД только два принадлежали к лиственным породам [4].

Относительную редкость среди МД лиственных деревьев подтверждают и такие факты: по материалам первоначальных исследований авторами иногда делается вывод о мечении медведями только хвойных деревьев, например в лесах Республики Коми [44] и Саяно-Шушенского заповедника [17, 19, 25]. По мере накопления более представительных материалов авторы более поздних публикаций дополняют свои выводы и отмечают реальность лиственных МД в заповедных лесах Республики Коми [28, 37] и Саяно-Шушенского заповедника [38].

Как следует из литературных данных, в регионах с невысокой лесистостью, в местобитаниях с пониженной долей хвойных пород, в сильно омоложенных (после рубок и пожаров) древостоях мечение бурыми медведями лиственных деревьев не представляет редкости [12, 15, 28, 38, 34, 35, 45]. На о. Кунашир (Курильские острова) лиственные деревья составляют среди МД около 54 % [13]. В Долине Гейзеров (Кроноцкий заповедник, Камчатка) в составе МД есть только лиственные деревья, среди которых преобладают каменные березы [18, 46]; важно отметить, что хвойные породы в этом месте представлены только кедровым стлаником.

РЕЗУЛЬТАТЫ И СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Наши материалы о породном составе МД и древостоев, значениях КИ представлены в табл. 2–8. Их объединяет не только единство методики при сборе, но также то, что во всех местах нашей работы местные леса включают в свои древостои довольно значительную долю лиственных пород, а хвойные деревья представлены 4–5 породами. В древостоях (объединенные данные, см. табл. 8) хвойные

составляют 65 %. Из табличных данных по МД следует, что и в локальных материалах, и в сводном массиве (см. табл. 8) преобладание хвойных значительнее, их доля в общем количестве МД превышает 94 %. Коэффициент избирательности хвойных равен 1,45.

Среди всех хвойных пород, свойственных обследованным нами территориям, зарегистрированы МД (см. табл. 8). Если опираться на данные по абсолютным и относительным значениям количества МД разных пород, то

Т а б л и ц а 2
Породный состав древостоя, МД и КИ деревьев Ярского стационара (Удмуртская Республика) в 1991 г.

Порода дерева	Породный состав				КИ
	древостоя		МД		
	n	%	n	%	
Ель	502	18,99	34	43,04	2,27
Пихта	105	3,97	22	27,85	7,01
Сосна	15	0,57	4	5,06	8,92
Лиственница	1	0,04	1	1,27	33,46
Хвойные	623	23,57	61	77,22	3,39
Береза	1153	43,62	15	18,99	0,44
Липа	382	14,45	1	1,27	0,09
Осина	287	10,86	1	1,27	0,12
Ива	178	6,73	1	1,27	0,19
Ольха	18	0,68	–	–	–
Рябина	2	0,08	–	–	–
Лиственные	2020	76,43	18	22,78	0,30
Всего	2643	100	79	100	–

Т а б л и ц а 3
Породный состав древостоя, МД и КИ деревьев Якшинского лесничества в 2002 г.

Порода дерева	Породный состав				КИ
	древостоя		МД		
	n	%	n	%	
Ель	201	5,65	17	8,63	1,52
Пихта	0	0	5	2,54	–
Сосна	2691	75,70	169	85,79	1,13
Кедр	14	0,40	3	1,52	3,8
Лиственница	147	4,13	3	1,52	0,37
Хвойные	3053	85,88	197	100	1,16
Береза	497	13,98	–	–	–
Осина	1	0,03	–	–	–
Ольха	4	0,11	–	–	–
Лиственные	502	14,12	–	–	–
Всего	3555	100	197	100	–

Т а б л и ц а 4

Породный состав древостоя, МД и КИ деревьев Комсомольского лесничества в 2003 г.

Порода дерева	Породный состав				КИ
	древостоя		МД		
	n	%	n	%	
Ель	73	4,20	19	28,36	6,75
Пихта	6	0,35	3	4,48	12,8
Сосна	1454	83,61	44	65,68	0,79
Кедр	12	0,69	1	1,49	2,16
Лиственница	14	0,80	–	–	–
Хвойные	1559	89,65	67	100	1,11
Береза	180	10,35	–	–	–
Лиственные	180	10,35	–	–	–
Всего	1739	100	67	100	–

Т а б л и ц а 5

Породный состав древостоя, МД и КИ деревьев Егро-Лягского лесничества в 2004 г.

Порода дерева	Породный состав				КИ
	древостоя		МД		
	n	%	n	%	
Ель	4259	44,68	253	62,94	1,41
Пихта	765	8,02	121	30,10	3,75
Сосна	69	0,72	11	2,74	3,78
Кедр	164	1,72	9	2,24	1,30
Хвойные	5257	55,15	394	98,01	1,78
Береза	4171	43,75	8	1,99	0,05
Осина	18	0,19	–	–	–
Ива	1	0,01	–	–	–
Ольха	86	0,90	–	–	–
Лиственные	4276	44,85	8	1,99	0,04
Всего	9533	100	402	100	–

можно видеть частичное подтверждение упомянутой выше точки зрения Б. П. Завацкого [17] и А. П. Берзана [13, 14]: среди хвойных МД преобладает ель (доминирует в древостоях среди хвойных), среди лиственных МД – береза (доминирует в древостоях среди лиственных). Однако сравнение значений КИ разных пород дает основания сделать и иные выводы.

По всем выборкам (см. табл. 2–7) и сводным материалам (см. табл. 8) КИ, определенный для всех пород хвойных деревьев, вместе взятых, превышает единицу. Из них заметно выделяется суммарное значение пихты (3,52); минимален этот показатель для

лиственницы (1,09). При рассмотрении локальных материалов обращает на себя внимание высокая частота сосны среди МД Якшинского и Комсомольского лесничеств (см. табл. 3, 4). Отметим, что на этих территориях доминируют сосновые леса [47, 48], что отражено и в составе древостоя по нашим учетным данным. В остальных случаях среди хвойных пород древостоев доминирует ель (см. табл. 2, 5–7).

По сводным данным, лиственные деревья составляют в среднем 35 % обследованных древостоев (см. табл. 8). Среди МД их доля намного меньше, а КИ заметно меньше единицы во всех локальных материалах (см. табл.

Т а б л и ц а 6

Породный состав древостоя, МД и КИ деревьев Верхне-Печорского лесничества в 2005 г.

Порода дерева	Породный состав				КИ
	древостоя		МД		
	n	%	n	%	K
Ель	3477	53,87	135	34,70	0,64
Пихта	1151	17,83	213	54,76	3,07
Сосна	–	–	22	5,66	–
Кедр	117	1,81	4	1,03	0,57
Хвойные	4745	73,51	374	96,14	1,31
Береза	1534	23,76	15	3,86	0,16
Осина	131	2,03	–	–	–
Ива	7	0,11	–	–	–
Ольха	1	0,02	–	–	–
Рябина	30	0,46	–	–	–
Черемуха	7	0,11	–	–	–
Лиственные	1710	26,49	15	3,86	0,15
Всего	6455	100	389	100	–

Т а б л и ц а 7

Породный состав древостоя, МД и КИ деревьев Большеурского лесничества в 2007 г.

Порода дерева	Породный состав				КИ
	древостоя		МД		
	n	%	n	%	K
Ель	1978	38,04	204	52,33	1,38
Пихта	0	0	8	1,55	–
Сосна	40	0,77	9	2,85	3,70
Кедр	308	5,92	39	10,36	1,75
Лиственница	1329	25,56	81	21,24	0,83
Хвойные	3655	70,29	341	88,34	1,26
Береза	1420	27,31	44	11,40	0,42
Осина	67	1,29	1	0,26	0,20
Ива	56	1,08	–	–	–
Ольха	1	0,02	–	–	–
Черемуха	1	0,02	–	–	–
Лиственные	1545	29,71	45	11,66	0,39
Всего	5200	100	386	100	–

2–7); для объединенных данных (см. табл. 8) КИ составляет 0,16. Очевидный количественный доминант среди лиственных деревьев в обследованных древостоях – береза. МД других лиственных пород в наших материалах – большая редкость.

На рисунке графически отражены объединенные материалы из табл. 8. Частоты деревьев разных пород в древостоях и среди МД

из разных мест использовались как меняющиеся величины (их количество варьировалось от 4 до 6), которые подвергались анализу с использованием статистики Стьюдента. Результаты оценки достоверности различий между сравниваемыми показателями приведены в табл. 9.

Частоты пород в объединенной выборке определялись уже после их простого сум-

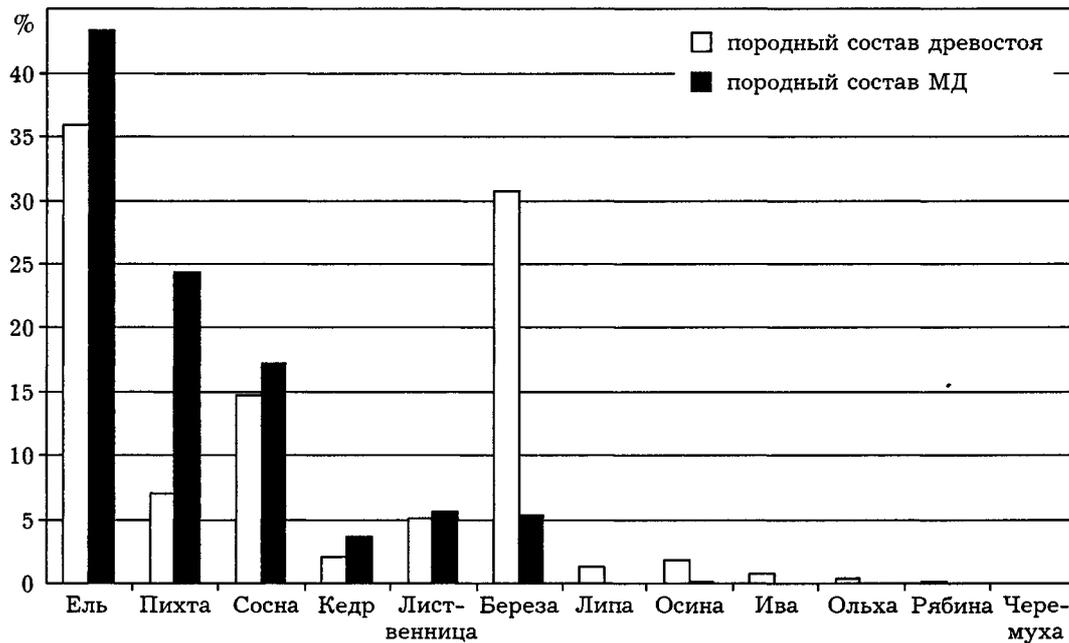
Породный состав древостоя, МД и КИ деревьев по сводным материалам из таблиц 2-7

Порода дерева	Породный состав				КИ
	древостоя		МД		
	n	%	n	%	
Ель	10 490	36,02	660	43,42	1,21
Пихта	2027	6,96	370	24,34	3,50
Сосна	4269	14,66	261	17,17	1,17
Кедр	615	2,11	57	3,75	1,78
Лиственница	1491	5,12	86	5,66	1,10
Хвойные	18892	64,87	1434	94,34	1,45
Береза	8955	30,75	82	5,39	0,17
Липа	382	1,31	1	0,06	0,26
Осина	504	1,73	2	0,13	0,40
Ива	242	0,83	1	0,06	0,41
Ольха	110	0,38	-	-	-
Рябина	32	0,11	-	-	-
Черемуха	8	0,03	-	-	-
Лиственные	10233	35,13	86	5,66	0,16
Всего	29125	100	1520	100	

мирования (см. табл. 8). Частоты пород для статистического анализа (см. табл. 9) определялись как среднее для ряда чисел, характеризующих частоты пород в частных выборках (см. табл. 2-7). По этой причине средние

значения частот разных пород в табл. 8 и 9 несколько различны.

В верхней части табл. 9 при сравнении по каждой породе ее долевых значений в древостое (Y) с таковыми среди МД (X) той же



Долевое участие пород в древостое и среди маркированных деревьев (объединенная выборка)

Результаты оценки достоверности различий между средними значениями сравниваемых величин; приведены значения t для зависимых (1/) и независимых (/2) выборок

Древесная порода	Y	X	n-1	t(1/2)	Существенные различия	Уровень значимости различий
<i>Сравнение доли породы в древостое (Y) и среди МД (X)</i>						
Ель	0,276	0,384	5	1,597/0,936	Да/нет	$\alpha = 0,1$
Пихта	0,075	0,331	3	3,163/2,236	Да/да	$\alpha = 0,1$
Сосна	0,323	0,323	4	0,009/0,002	Нет	—
Кедр	0,021	0,033	4	1,426/0,589	»	—
Лиственница	0,076	0,059	3	-1,363/-0,215	»	—
Все хвойные вместе	0,663	0,933	5	3,806/2,550	Да/да	$\alpha = 0,05$
Береза	0,268	0,054	5	-3,386/-2,574	То же	$\alpha = 0,05$
Все лиственные вместе	0,337	0,067	5	-3,806/-2,550	»	$\alpha = 0,05$
<i>Попарное сравнение, где КИ первой породы (Y) сравнивается с КИ второй породы (X)</i>						
Ель - пихта	2,767	6,657	3	-5,776/-1,713	Да/нет	$\alpha = 0,05$
Ель - пихта	2,767	6,657	3	-5,776/-1,713	Да/да	$\alpha = 0,1$
Ель - сосна	2,668	3,53	4	-0,636/-0,971	Нет	—
Кедр - ель	1,922	2,342	4	0,370/0,338	»	—
Лиственница - ель	0,397	3,22	3	1,654/1,830	»	—
Береза - ель	0,126	2,342	5	2,365/3,024	Да/да	$\alpha = 0,05$
Сосна - пихта	4,497	7,613	2	0,756/0,919	Нет	—
Кедр - пихта	1,343	6,30	2	1,997/1,690	»	—
Береза - пихта	0,162	6,657	3	2,894/2,922	Да/да	$\alpha = 0,05$
Все лиственные - все хвойные	0,136	1,650	5	4,807/4,373	То же	$\alpha = 0,05$

породы для проверки нулевой гипотезы о равенстве генеральных средних ($M_X = M_Y$) за альтернативу принимались: для хвойных пород ($M_X > M_Y$); для лиственных пород ($M_X < M_Y$).

В нижней части табл. 9 сравнивались КИ по парам пород с проверкой той же нулевой гипотезы против той же альтернативы; здесь в качестве признака X всегда использовался КИ, отвечающий наибольшему значению выборочной средней из двух сравниваемых КИ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение литературных данных и выводов, которые делают авторы просмотренных публикаций, дает основания заключить, что бурые медведи, обитающие в России и на сопредельных территориях, используют в качестве МД различные породы хвойных и лиственных деревьев. Очевидно, что медве-

ди ограничены в своем выборе породами деревьев, имеющимися в местных лесах. Однако при наличии в древостоях хвойных пород последние, как правило, очень заметно преобладают среди МД. В свою очередь, при наличии в древостоях ели и особенно пихты доля этих пород среди МД обычно превосходит таковую других хвойных пород. В местах, где количественно преобладают (и очень значительно) другие породы хвойных (сосна, кедр, лиственница), среди МД может быть преобладающей доля именно этих деревьев.

Из наших материалов (см. табл. 1) вполне определенно следует, что бурые медведи, обитающие на обследованных нами территориях, предпочитают маркировать хвойные деревья (см. табл. 2-8 и рисунок), тем самым превращая их в МД. Среди хвойных пород медведи заметно чаще отмечают следами своей дендроактивности пихту. Второе место после пихты по величине КИ занимает

кедр (1,72) Для определенного вывода о предпочтении этой породы нужны дополнительные материалы. Наименее предпочтительна среда среди хвойных лиственница

Наши исследования проводились в местах, где в древостоях сочетаются деревья хвойных и лиственных пород, при этом последние не редки (от 10 до 76 %), т. е. мечение лиственных пород вполне возможно, но при возможности выбора медведи явно избегают метить лиственные деревья и метят хвойные

Наличие выборок, собранных на нескольких (от 4 до 6) лесных площадях и содержащих значительное количество данных, позволило при анализе достоверности различий средних величин использовать критерий Стьюдента. В части случаев различия между частотами древесных пород в древостое (Y) и среди МД (X), а также между КИ при попарном сравнении древесных пород оказались существенными. Вероятно, что в некоторых случаях статистическая несущественность различий обусловлена именно недостаточно большим количеством выборок или недостаточным различия сравниваемых величин оказались при сопоставлении объединенных выборок из всех лиственных и (отдельно) из всех хвойных деревьев, достаточно убедительны сравнения в парах береза – ель и береза – пихта

Анализ опубликованных данных ряда исследователей, наших данных, собранных за годы исследований, в сочетании с результатами анализа наших материалов методами математической статистики позволяет уверенно сделать вывод о реальной избирательности бурными медведями объектов дендроактивности. При наличии смешанных древостоев (сочетающих хвойные и лиственные породы) медведи предпочитают маркировать хвойные деревья. Среди последних в качестве МД приоритетное значение имеют пихта и ель

Хотя обсуждаемые в статье материалы (оригинальные и опубликованные) дают основания для определенных выводов, подчеркнем следующее. Бурый медведь имеет обширный ареал с огромным разнообразием условий, в том числе лесорастительных. Популяции и особи этого вида приспосабливаются к разнообразию условий благодаря очень богатой внутривидовой изменчивости, видимо, особую роль в процессе приспособления

играют разнообразие и пластичность поведения, свойственные особям бурого медведя [49, 50]. К тому же дендроактивность бурого медведя многофункциональна [5, 6]. Поэтому с большой долей уверенности можно ожидать новые аспекты в проблеме избирательности медведями лесных деревьев как объектов активности

Выражаю благодарность К. Д. Бельтюкову, М. С. Буйновской, Г. В. Быданову, П. В. Копысову, Г. М. Чигвинцеву, В. Н. Чукавиной за участие в полевых работах, Д. К. Воронцову – за обработку данных методами математической статистики. Наши исследования частично (с 2004 по 2007 г.) поддержаны грантами РФФИ, проекты № 04-04-96021-p2004урал_a и 07-04-00275-a

ЛИТЕРАТУРА

- 1 К. К. Флеров, *Ежегодник Зоол. музея АН СССР*, 1929, **30**: 3, 351–358
- 2 E. T. Seton, *Lives of Game Animals*, N. Y., 1937, 2
- 3 В. С. Пажетнов, *Зоол. журн.*, 1979, **58**: 10, 1536–1542
- 4 J. Jamnicky, *Folia Venatoria*, 1987, 151–167
- 5 С. В. Пучковский, *Успехи совр. биологии*, 2005, **125**: 3, 328–342
- 6 С. В. Пучковский, *Наука Удмуртии*, 2007, 4 (17), 128–142
- 7 С. В. Пучковский, *Зоол. журн.*, 1991, **70**: 1, 155–157
- 8 С. В. Пучковский, *Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций*, ч. 2, М., Центрально-лесной гос. заповедник, 1993, 42–62
- 9 С. В. Пучковский, *Экология*, 1998, 5, 390–395
- 10 О. В. Егоров, *Млекопитающие Якутии*, М., 1971, 416–430
- 11 О. Р. Крашевский, *Медведи в СССР*, Новосибирск, 1991, 143–148
- 12 *Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь*. Размещение запасов, экология, использование и охрана. Отв. ред. М. А. Вайсфельд, И. Е. Честин, М., 1993
- 13 А. П. Берзан, *Бюл. Моск. о-ва испытателей природы Отд. биол.*, 1996, **101**: 5, 30–38
- 14 А. П. Берзан, Там же, 2005, **110**: 3, 10–20
- 15 С. В. Пучковский, М. С. Митюхина, *Сиб. экол. журн.*, 2001, 1, 99–102
- 16 S. Puchkovskiy, N. Neifeld, *International Bear News*, 2005, **14**: 1, 11, 16–17
- 17 Б. П. Завацкий, *Снежный барс, бурый медведь и волк Саяно-Шушенского заповедника*, Шушенское, 2004
- 18 И. В. Середкин, Дж. Пачковский, *Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование*, Владивосток, 2006, 125–137
- 19 Б. П. Завацкий, *Медведи СССР – состояние популяций*, Ржев, 1991, 103–109
- 20 G. I. Green, D. I. Mattson, *Wild Biol.*, 2003, 9, 1–9
- 21 Л. Закс, *Статистическое оценивание*, М., 1976
- 22 А. А. Боровков, *Математическая статистика*, М., 1984
- 23 Ю. Е. Егоров, *Механизмы дивергенции*, М., 1983

- 24 Ю А Грачев, Млекопитающие Казахстана, т 3, ч 1, Алма-Ата, 1981, 148-191
- 25 С В Пучковский, И В Левонюк, В Ф Трофимов, Адаптации животных в естественных и антропогенных ландшафтах, Иваново, 1990, 134-141
- 26 Г Я Бобырь, В Г Онипченко, Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций, ч 1, Мат-лы 6-го совещ специалистов, изучающих медведей, Ц -Лесной заповедник, Тверская обл, 6-11 сент 1993 г, М, 1993, 32-43
- 27 Ф Б Чернявский, М А Кречмар, Бурый медведь (*Ursus arctos* L) на Северо-Востоке Сибири, Магадан, 2001
- 28 С В Пучковский, П В Копысов, Н Д Нейфельд, Труды Печоро-Илычского заповедника, Сыктывкар, 2005, 14, 230-234
- 29 Г Г Исаев, Животный мир южной тайги Проблемы и методы исследования, М, 1984, 39-45
- 30 Н Н Руковский, Экология медведей, Новосибирск, 1987, 134-139
- 31 А М Рыков, Там же, 76-84
- 32 С К Устинов, Год и вся жизнь медведя, Иркутск, 1987
- 33 Ю В Ревин, В М Сафронов, Я Л Вольперт, А Л Попов, Экология и динамика численности млекопитающих Предверхожья, Новосибирск, 1988
- 34 А А Слободян, Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование, охрана, Киев, 1988, 77-91
- 35 В А Жиряков, Медведи СССР – состояние популяций, Ржев, 1991, 98-102
- 36 I I Mordosov, *International Bear News*, 2001, 10: 2, 5-6
- 37 Н Д Нейфельд, Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, Сыктывкар, 2004, 316-329
- 38 С В Пучковский, Д А Адаховский, Г М Чигвинцев, К Б Сулин, *Вестник Удмуртского ун-та, Биология*, 2007, 10, 76-78
- 39 S Puchkovskiy, *International Bear News*, 2003, 12: 1, 11
- 40 В И Власенко, Структура и динамика лесной растительности заповедных территорий Алтае-Саянской горной страны, М, 2003
- 41 Т А Макашова, Труды Гос природного биосферного заповедника “Саяно-Шушенский”, 2005, 1, 185-191
- 42 Т В Плешак, *Экология*, 1990, 2, 80-82
- 43 В Арамилев, В Солкин, Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций, ч 1 Мат-лы 6-го совещ специалистов, изучающих медведей, Ц -Лесной заповедник, Тверская обл, 6-11 сент 1993 г, М, 1993, 5-10
- 44 Н М Полежаев, Н Д Нейфельд, Фауна европейского Северо-Востока России, Млекопитающие, т 2, ч 2, Китообразные, Хищные, Ластоногие, Парнопалые, СПб, 1998, 66-79
- 45 Ю А Грачев, Э Д Смирнова, *Зоол журн*, 1982, 61: 8, 1242-1252
- 46 В Николаенко, Камчатский медведь, М, 2003
- 47 А Н Лавренко, Э Г Улле, Н П Сердитов, Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника, СПб, 1995
- 48 Леса Республики Коми Под ред Г М Козубова и А И Таскаева М, 1999
- 49 С А Корытин, Поведение и обоняние хищных зверей, М, 1979
- 50 Л В Крушинский, Проблемы поведения животных, М, 1993

Selectivity for Tree Species as the Objects of Activity of Brown Bear in the Taiga Forests

S V PUCHKOVSKY

Udmurt State University
426034, Izhevsk, Universitetskaya str , 1
E-mail: svpuch@mail.ru

Data characterizing the dendroactivity of brown bear (*Ursus arctos* L) were collected in the Yarsky District of Udmurtya, in the Pechora-Ilych (Republic of Komi) and the Sayan-Shusha state reserves. The tree stands at all the examined taiga grounds consist of hardwood and coniferous tree species. The fraction of hardwood species in local tree stands varied from 10 to 76 % (the average value being 35 %), confers are represented by 4-5 species. Publications describing bear-affected trees (BT) in the amount of more than 50 species are also analyzed. On the basis of the original information, the data on the fractions of different tree species among the BT were compared with the fraction of the same species in local tree stands. Student statistics was used. It was concluded that the dendroactivity of brown bears is selective: the objects of activity become mainly coniferous trees, among them abies and spruce. These animals may also mark hardwood species but they do not do so if there is a choice.

Key words: dendroactivity, reserve, selectivity, bear-affected tree