

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

**УСПЕХИ
СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ**

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ДЕНДРОАКТИВНОСТИ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS*)

© 2005 г. С. В. Пучковский

Удмуртский государственный университет, Ижевск

Рассматривается концепция дендроактивности бурого медведя – понятия, объединяющего любые формы воздействия зверя на древесную растительность или отдельные деревья. Анализируются и обсуждаются результаты многолетних исследований автора и его коллег, литературные данные, полученные в регионах России и бывшего Советского Союза по вопросам, смежным для этологии и экологии популяций бурого медведя. Выделяются основные формы дендроактивности. Маркировочное поведение медведей и коммуникативные популяционные системы рассматриваются в рамках социального поведения. Из разных предположений о вероятном биологическом значении маркировочного поведения бурого медведя и медвежьих деревьев более обоснованной выглядит гипотеза об их широком коммуникативном (социальном) значении. Изучение коммуникативных систем и дендроактивности бурого медведя перспективно для совершенствования мониторинга в популяциях этого вида, обитающих на особо охраняемых и неохраняемых территориях. Обычно дендроактивность бурого медведя не оказывает существенного вреда фитоценозам. Предполагается, что концепция дендроактивности пригодна для понимания ряда вопросов экологии и поведения других видов млекопитающих, биология которых связана с древесной растительностью.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования филогении бурого медведя, зоогеографические данные о современном и восстановленном ареалах этого вида, знания по морфологии, экологии и этологии подтверждают и развивают давно сложившееся представление о том, что бурый медведь – преимущественно лесной вид. Популяциям этого вида свойственны разнообразные, многоаспектные связи с древесной растительностью природных ландшафтов. Широко известная маркировочная деятельность медведей [38, 50, 102, 114] именуется так условно, ибо ее биологическое значение многосторонне [58, 60].

Для бурого медведя деревья лесных экосистем могут не только играть роль носителей внутривидовых сигналов, имеющих коммуникативное значение. Проведенные исследования, результаты которых обсуждаются в данной статье, позволили также обнаружить в активности бурого медведя, направленной на отдельные деревья и древесную растительность, комфортное, защитное, пищевое и игровое значение, нередко со многими вариантами. Этот аспект знаний по экологии и этологии вида пока не нашел достаточно полного отражения в научной литературе. В статье приведены результаты многолетних исследований автора и его коллег, проводится обзор литературных данных и их анализ. Главные задачи – обсудить формы воздействия бурых медведей на древесную растительность, а также следы этого воздействия, которые имеют (или могут иметь) коммуникативное значение для самих медведей. Они могут быть подвергнуты дальнейшему изу-

чению специалистами и явиться основой для формирования системы мониторинга [59, 62, 63], продолжить верификацию концепции многофункциональной дендроактивности бурого медведя [58, 60], обозначить в ней проблемные вопросы и вероятные направления для их решения.

Названные задачи, в основном, решались с использованием опубликованных результатов, полученных при изучении популяций бурого медведя России и бывшего Советского Союза. В ряде случаев для сравнения использовались публикации зарубежных коллег, однако задача достаточно полного обзора изданной за рубежом литературы по этому виду мною не ставилась.

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛЫ

Наши материалы по биологии бурого медведя собирались стационарно в Ярском районе Удмуртской Республики с 1983 по 1995 гг., а также в ходе эпизодических выездов в другие административные районы Удмуртии и в ряд других регионов России – от Вологодской области до юга Красноярского края (Саяно-Шушенский заповедник) и Тоджинского района Тувинской АССР (ныне – Республика Тыва). Летом 1999 г. было проведено предварительное обследование в верховьях Печоры на территории Печоро-Ильчского заповедника (Республика Коми). В два летних сезона (2002 и 2003 гг.) материалы собирались в Якшинском лесничестве заповедника и в его окрестностях, а в 2004 г. – в лесах бассейна реки Ильч Печоро-Ильчского заповедника.

Основные методы работы были заимствованы нами из публикаций ряда исследователей [50, 72, 82, 102, 114]. Методические приемы частично были модифицированы нами и дополнены новыми приемами. Методика работы подробно изложена в ряде публикаций [55, 56, 61, 63, 66, 68].

Указывалась (по возможности) видовая принадлежность дерева, регистрировались “метки” (следы деятельности медведя на дереве), различая следы мечения текущего года (сезона работы), многолетнего мечения или однократного мечения за прошлые годы. К повреждающим меткам были отнесены и регистрировались царапины (повреждающие, точечные и поверхностные), закусы, сдиры коры, следы скусывания веток. Регистрировались шерсть, оставленная медведями за прошлые годы, шерсть текущего года (отмечались единичные волоски, пучки волос, ключья шерсти), обтертость и загрязнение на стволе. Отмечались также следовые метки, обтопанность возле дерева или каталище, следы лап на почве и грунте. Принимались во внимание и описывались также другие следы пребывания и активности медведей: остатки жертв, экскременты, царапины на валежинах и т.д.

Измерялись диаметр дерева (на уровне груди), высота расположения меток на дереве, на глаз оценивалась площадь сдира коры (в дм^2); рассчитывалась линейная частота мечения, выражаемая в среднем количестве зарегистрированных медвежьих деревьев на 10 км маршрута [59, 65]. Для определения избирательности бурыми медведями объектов мечения проводился учет деревьев древостоя вдоль линии движения на полосе общей шириной в 1 м, располагающейся по обе стороны просвета (на просеке, лесной дороге, тропе). Результаты этого учета (встречаемость деревьев разных пород в древостое) сравнивались с долевым соотношением разных пород среди медвежьих деревьев [67].

Указывались доминанты ярусов растительности, тип леса и рельефа. Для выявления неоднократных подходов медведя к дереву и новых следов дендроактивности на Ярском стационаре применяли многократные (до 6 раз за полевой сезон) регистрации состояния медвежьих деревьев на фиксированных маршрутах, обматывание ствола по спирали ниткой [55, 64]. По мере необходимости использовали метод тропления. Результаты регистрировались и статистически обрабатывались.

Руковский [72] сравнивал щепки и ключья коры, собранные под медвежьим деревом, с травмами на этом дереве, чтобы по результатам такой реконструкции выявить факты вероятного поедания медведем частей этого дерева. Мы также использовали названный прием при изучении следов недавней (текущего года) дендроактивности.

Статья написана, в основном, в виде обзора опубликованных данных, которые подвергаются анализу, обсуждению и обобщению. По некоторым вопросам имеется уже значительное количество публикаций, полное перечисление и тем более анализ которых занял бы слишком большой объем. Поэтому при возможности мною использовались обзорные либо более полно излагающие сущность вопроса труды. С другой стороны, я предпочитаю не обходить вниманием публикации, авторы которых высказали оригинальные суждения, даже если они и не были поддержаны другими специалистами.

Некоторая часть наших результатов уже опубликована и приводятся соответствующие ссылки. В тексте преимущественно названы материалы или данные, которые нашли отражение лишь в тезисной форме либо еще не публиковались.

ДЕНДРОАКТИВНОСТЬ БУРОГО МЕДВЕДЯ И ЕЕ ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ

Во многих случаях активность медведей по отношению к древесной растительности или отдельным деревьям находит довольно определенное объяснение в связи, например, с очевидными пищевыми потребностями зверя. Однако нередко дать однозначное истолкование биологического значения следов деятельности или поведения медведей в отношении деревьев не удается. Например, роль “медвежьих” (сигнальных) деревьев в биологии этих зверей может расцениваться лишь предположительно, а функции соответствующего поведения, направленного на эти деревья, — множественно [50, 82, 102, 114]. Поэтому любое воздействие бурых медведей на древесную растительность или на отдельные деревья определяется как *дендроактивность* [58–60]. Далее в тексте статьи обсуждаются различные формы дендроактивности, выделенные ранее (там же) в соответствии с функциональной классификацией основных форм поведения животных [39, 83]. Те основные формы дендроактивности, которые достаточно обоснованно можно выделить для бурого медведя, приведены на рисунке. Предложенная классификация рассматривается как основа для обсуждения, развития и вероятного совершенствования.

ПИЩЕВАЯ ДЕНДРОАКТИВНОСТЬ

В связи с функцией питания бурые медведи часто оказывают прямое (пищевое использование каких-либо частей деревьев) или косвенное (повреждение деревьев при поиске или использовании в пищу растительных и животных объектов) воздействие на деревья. Питание бурого медведя разнообразными растительными и животными объектами, довольно обстоятельно изученное

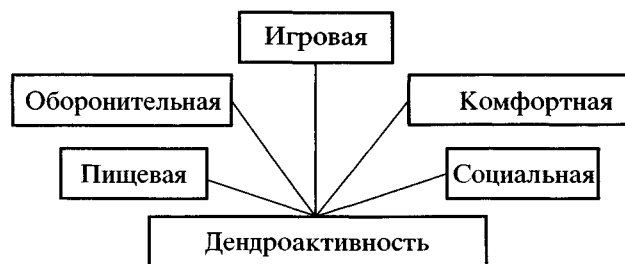
отечественными и зарубежными зоологами, заслуживает отдельного обсуждения и рассматривается мною только в соответствии с названными выше задачами.

Бурые медведи поедают в весеннее и летнее время молодые побеги и листья осины, березы, ивы, липы, рябины, бука, молодые побеги сосны [11, 12, 21, 30, 45, 51, 74, 81], оставляя на деревьях (как правило, это молодые экземпляры) следы разной степени заметности, обычно менее различимые по прошествии многих лет. По нашим наблюдениям в 2003 г. [68], на неохраняемых лесных территориях (зарастающие вырубki), соседствующих с Якшинским лесничеством Печоро-Ильчского заповедника, медведи часто повреждают молодые деревца осины, пригибая и надламывая ствол и ветви, царапая кору и объедая листья.

Зато в орехоплодных и фруктовых садах и лесах Кавказа и гор Средней Азии, в равнинных и горных широколиственных лесах бурые медведи, кормясь орехами, яблоками, грушами, желудями и другими плодами нередко прямо на деревьях, оставляют хорошо заметные, многие годы сохраняющиеся следы своей деятельности: ломают ветви и при этом довольно сильно повреждают кроны деревьев и кустов [18, 22, 32, 40, 48, 75]. В отдельные годы заметную роль в осеннем питании бурых медведей бореальных лесов составляют черемуха и рябина [12, 45]. Доставая высоко расположенные ягоды, медведи могут сильно пригибать стволы деревьев, иногда ломая их. Обычные признаки такой кормежки – следы от когтей на коре и согнутые или надломленные ветви.

В таежных лесах медведи могут кормиться опавшими шишками сибирского кедра (сосны сибирской), но нередко молодые звери залезают на деревья с хорошим урожаем шишек, повреждая при этом когтями кору и обламывая ветви. Иногда такое воздействие формирует крону кедра и узнаваемо через десятки лет [77]. Медведь может подгрызть и свалить небольшое дерево (диаметром 10 см), добравшись таким способом до шишек [60, 77]. В Восточной Сибири важное место в рационе местных медведей занимают орешки кедрового стланика [45, 86].

По наблюдениям в Дарвинском заповеднике [30], бурые медведи нередко залезают на деревья, добываясь до гнезд хищных птиц и голиных дуплянок. Посещение медведями дупел или бортей с пчелами [42] может быть регулярным, при этом животные довольно сильно повреждают стволы деревьев. Осинные гнезда нередко располагаются в дуплах или трещинах у комлей деревьев, либо в сломе пня. По нашим наблюдениям, обычно медведи обгрызают или отдирают когтями части дерева, мешающие добраться до гнезда



Основные формы дендроактивности бурого медведя [58].

ос. Известно, что медведи могут взбираться на столбы телеграфной и телефонной связи. Высказано мнение [43], что хищников привлекает гудение проводов, которое похоже на звуки пчелиного роя.

Несколько особый случай дендроактивности – разрушение пней, переворачивание и разрушение валежин в поисках беспозвоночных или мелких млекопитающих [12, 45, 51]. Результаты этой деятельности обычно хорошо заметны, хотя подобные следы могут оставлять кабаны. Экосистемное значение такой деятельности, следы которой особенно заметны в северной и средней тайге, пока не нашло достойного отражения в научной литературе.

По наблюдениям Слободяна [45, 76], в Украинских Карпатах бурые медведи довольно активно повреждают ели и пихты. Автор отрицает маркировочную функцию такого поведения местных медведей, зато считает, что они поедают в весеннее и летнее время камбий и кору хвойных деревьев. Слободян высказал также мнение, что еловая кора нормализует работу пищеварительного тракта медведей в период перехода на питание свежей зеленью. Поедание коры, питание заболонью и соком пихты указано для южной части Дальнего Востока [12]. Предполагается, что такое пищевое поведение характерно для лет с низкой численностью копытных зверей [87]. Из других регионов России факты поедания коры или камбия хвойных деревьев мне не известны. Руковский [72], изучая медвежьи деревья в лесах Вологодской области, пришел к выводу, что поедания бурыми медведями названных выше частей лесных деревьев не происходит. Автор обстоятельного обзора зарубежных публикаций о маркировочной деятельности бурых медведей [102] пишет, что поедание медведями коры, заболони, камбия, лизание смолы хвойных деревьев отмечалось разными исследователями по наблюдениям в природе и в зоопарке.

Из 95 медвежьих деревьев хвойных пород, которые изучались нами в Ярском районе в 1985 г., со сдирами коры было обнаружено 33. При этом площадь сдира достигала примерно 7–8 дм². Ни в

одном случае явных следов поедания или фактов исчезновения оторванных медведем щепок, частей коры отмечено не было, как и во все последующие годы наших исследований. Из медвежьих деревьев Ярского стационара в 1985 г. 24 несли следы зубов (закусы). В последних случаях вопрос о вероятном поедании камбия, лизании живицы остается открытым. Однако масштабы такого вероятного воздействия на деревья и древесность невелики.

ОБОРОНИТЕЛЬНАЯ ДЕНДРОАКТИВНОСТЬ

По данным Пажетнова [51], медвежата к концу пятого месяца жизни способны избегать многих опасностей, забираясь на деревья. Такая защитная реакция молодых медведей общеизвестна, ее следы на дереве с близкого расстояния обычно хорошо различимы. Особенно заметны следы когтей на коре берез: в первое время они имеют розоватый цвет, впоследствии темнеют и сохраняются многие годы. На фиксированных маршрутах Ярского стационара протяженностью 79 км мне было известно 4 таких дерева. В двух случаях остались следы когтей медвежат-лончаков, забравшихся на дерево, в других случаях медведи были сравнительно взрослее. Если учесть, что рядом располагались медвежьи деревья, посещаемые взрослыми зверями в состоянии гона, можно предположить, что более молодые медведи спасались от угрозы нападения. Известно, что взрослые бурые медведи могут быть опасными для медвежат, особенно во время гона [24, 37, 98, 115]. Убийство себе подобных (включая инфантицид) и каннибализм не являются повседневными явлениями в популяциях этого вида, однако отмечаются в самых разных частях видовой ареала бурого медведя и обсуждаются как один из механизмов популяционной саморегуляции [45, 86, 103, 116].

ИГРОВАЯ ДЕНДРОАКТИВНОСТЬ

Тропление в апреле 1985 г. в Ярском районе Удмуртии в пяту семьи, состоявшей из медведицы и трех лончаков, показало, что по выходе из берлоги медведи перемещались довольно медленно. Зато по пути следования медвежата разваливали трухлявые пни, валежины, забирались на некрупные липы, оставшиеся на вырубке. Наиболее заметные повреждения живым липам медвежата наносили в момент спуска, оставляя когтями продольные царапины с завитками из коры и луба, свешивающимися в нижней части царапин. Подобные следы вероятной игровой активности медвежат или молодых медведей регистрировались мною во всех регионах в разные месяцы ак-

тивной жизни этих зверей, в том числе по снегу в апреле (около берлоги) и в октябре.

Игровая активность медвежат постепенно, по мере формирования их поведения, переходит в другие формы активности: оборонительную, пищевую и т.д. [51, 117]. Наблюдения в зоопарках показали, что набор поведенческих реакций медведей (бурого и других видов), содержащихся в неволе, реализуется более полно при усложнении (довольно простыми способами, имитирующими фрагменты древесной растительности и валежника) среды обитания зверей [91]. Видимо, древесная растительность в естественной обстановке как важная часть разнообразия среды обитания может иметь определенное значение для формирования поведения медведей в эволюции и онтогенезе. Проблема вероятного влияния древесной растительности на онтогенез поведения бурых медведей (например, в зависимости от ландшафтно-географических условий, которые могут существенно трансформироваться воздействием человека, от продолжительности периода семейной жизни, которая заметно варьируется географически [56, 112]) исследованиями почти не затронута.

КОМФОРТНАЯ ДЕНДРОАКТИВНОСТЬ

Залегая в берлоги, бурые медведи часто устраивают в ней подстилку из веток, коры, луба деревьев различных пород, прикрывают верховые берлоги сверху сломанными (или скусенными) молодыми деревцами; иногда кора на таких деревьях бывает основательно изжевана зубами [11, 12, 19, 30, 45, 51, 76, 86, 100]. Часто около берлоги сооружаются несколько поверхностных лежек с подстилкой из веток. Естественно, что заготовка зверем "строительного материала" для берлог и лежек оставляет достаточно заметные следы: пеньки от сломанных молодых деревьев, следы скусывания веток и вершинок подроста, ободранные стволы деревьев и т.д. В провинции Альберта (Канада) зафиксирована берлога гризли, деревья возле которой были обломаны до высоты 4.6 м [121]. Авторы цитируемого исследования считают, что медведь делал на снегу основательную подстилку для поверхностных лежек при высоте снежного покрова близ берлоги более двух метров.

Интенсивность дендроактивности медведей у берлог очень изменчива и, видимо, зависит от ряда внешних естественных причин: географических, биотопических, характера берлог (верховых, грунтовых, в пещере) и прочих. Возможны и другие причины, включая возраст, индивидуальный опыт зверей, фактор беспокойства [100]. По нашим наблюдениям, в Ярском районе медведи, вынужденные бросить берлогу среди зимы, устраивают поверхностную берлогу в новом месте, со-

оружая подстилку из стволиков и веток и укрытие из некрупных елок сверху. В летнее время установить место расположения верховой берлоги можно по следам дендроактивности, однако они не бросаются в глаза и, видимо, недолговечны.

В Южной Норвегии, где обитает небольшая изолированная (remnant) популяция, были обследованы 10 медвежьих берлог [99]. Обычно зверь обламывал ветви с деревьев (чаще это были пихты) для берлоги или устройства лежек на снегу (весной), в двух случаях ободрал кору. На иву он влезал, чтобы есть цветы. По следам было установлено, что иногда медведь влезал на деревья (до высоты 7 м), как считают авторы исследования (со ссылкой на мнение Херреро, 1972) – для тренировки мускулов после зимнего сна.

Среди бывалых охотников распространено мнение, что возле медвежьих берлог обычно бывают помеченные медведем деревья. Совмещение на одних и тех же деревьях следов комфортной дендроактивности и медвежьих меток, имеющих коммуникативное значение, возможно, видимо, в той же степени, как и совпадение мест расположения берлог и мест гонной активности бурых медведей. Полной определенности в этом вопросе пока нет, но места гона и расположения берлог, как правило, не совпадают [45]. Именно в равнинных лесах средней полосы европейской части России такое совпадение более вероятно, хотя также не является обычным. Исаев [29] при описании 10 берлог в Костромской области возле одной из них отметил на деревьях закусы и задиры.

За все годы наших исследований в Удмуртии мечение деревьев ранее, чем в мае, не регистрировалось, уход же медведей от берлог происходит у нас в апреле. Тропление показало, что в этом месяце взрослые самцы оставляют медвежьи деревья без внимания. Отмечены единичные случаи подхода некрупных медведей (предположительно – самок) еще по снегу к медвежьим деревьям без заметных признаков маркировочного поведения. Нейфельд обнаружил в Якшинском лесничестве (1999 г.) берлогу взрослого медведя-самца, возле которой деревья (сосны) были маркированы медведем еще по насту. Из 9 других берлог разных лет использования медведями, найденных нами в 2002 г. в Якшинском лесничестве, ни одна не имела поблизости меченных медведем деревьев.

Дендроактивность, связанная с комфортным поведением в других ситуациях, названных далее, вполне может совмещаться с маркировочным поведением бурых медведей. Стволы или отдельные низко расположенные сучья живых деревьев могут, как полагают некоторые ученые [11, 38, 72, 82, 102], играть роль чесал, которые используются медведями в связи с линькой или воздействием эктопаразитов. Очевидно, что в данном слу-

чае роль деревьев, в основном, механическая, они могут замещаться сухими деревьями, пнями, столбами, скалами и некоторыми другими предметами [15, 19, 23, 60, 61, 63, 68, 102, 104]. В этой категории дендроактивности нельзя исключить вероятного присутствия элементов маркировочного поведения.

Высказано также предположение, что у медведей во время зимнего сна заметно отрастают когти и животные стачивают их о поверхность древесных стволов [43, 76, 81]. Есть также мнение, что особую роль в теплое время года могут исполнять хвойные деревья: нанося на свои кроны живицу, медведи используют репеллентное действие пахучего вещества или, засмаливая мех, делают свою кожу менее доступной для эктопаразитов [34]. Корягин выделяет парфюмерное значение живицы хвойных деревьев для медведей [34-36].

СОЦИАЛЬНАЯ ДЕНДРОАКТИВНОСТЬ

Несколько особое место в жизни бурых медведей занимают так называемые медвежьи (сигнальные) деревья. Поведение медведей в отношении этих деревьев характеризуется возбужденным состоянием, своеобразными реакциями, в результате которых на дереве и на почве около него остаются характерные следы. Эта особенность биологии бурых медведей была издавна известна знатокам охоты и охотничьей фауны России и Северной Америки [20, 46, 82, 85, 114]. Небольшая часть медвежьих деревьев несет на себе следы активности рыси *Lynx lynx*, кабана *Sus scrofa*, лося *Alces alces*, благородного оленя *Cervus elaphus* [5, 26, 45, 50, 55, 78]: царапины и другие повреждения коры, потертости, шерстинки и т.д. По нашим наблюдениям, в Печоро-Ильчском заповеднике на таких деревьях может быть изредка встречена шерсть северного оленя *Rangifer tarandus*.

Медвежьи деревья явно тяготеют к местам вероятной встречи взрослых медведей в период гона и, как правило, большинство их размещается на лесных дорогах, зимниках, просеках, звериных и человеческих тропах, естественных рубежах, каковыми могут быть коренные берега и террасы речных долин, гривы в болотах разных типов, опушки леса, границы биотопов и т.д. [15, 26, 29, 38, 41, 50-52, 60, 61, 64, 70, 72, 82, 102, 114]. В Северо-Восточной Сибири и на о. Кунашир меченые деревья располагаются на тропах близ нерестилищ рыб, которые ежегодно посещаются многими членами популяции бурого медведя [3, 86]. Эти деревья могут быть объектами активности медведей неоднократно в течение одного сезона активной жизни [26, 55, 102] и использоваться многие годы [38, 50, 60, 61, 68, 72, 78, 102, 104, 114].

Значительно реже медвежьи деревья встречаются около мест удачной охоты медведей на копытных зверей или возле падали, близ овсяных полей [1, 9, 33, 35, 51, 54, 68, 106], либо там, где медведь встретил другого медведя, человека или свежие следы их деятельности. Такие деревья в последующие годы как объекты дендроактивности медведями обычно не используются.

Расположение меченых медведями деревьев близ берлог возможно в сравнительно редких случаях и обсуждалось выше.

Биологическое значение медвежьи деревьев оценивается разными авторами довольно различно. Предполагалось, например, что они – мерные деревья, используемые медведями для измерения их роста после выхода из берлог [20, 114]. Есть предположение, что крупные бурые медведи, утратившие способность лазать на деревья, пробуют силу когтей [6]. В пользу этих точек зрения не было собрано достаточно фактов, прямо или косвенно подтверждающих их основательность.

Напомню также, что медвежьи деревья могут быть объектами дендроактивности тех форм, которые уже были названы выше и имеют разную степень доказанности. Наиболее обычный фактический результат дендроактивности – наличие на медвежьем дереве разнотипных повреждений или загрязнений, а также медвежьей шерсти, большое количество которой свидетельствует об активной линьке.

Среди различных объяснений наиболее перспективным оказалось суждение о том, что медвежьи деревья являются средством общения зверей, составляющих популяцию бурого медведя, или своего рода “почтовым ящиком” [82, 114]. Последующие исследования ряда ученых способствовали формированию концепции о социальной функции медвежьи деревьев. В этой функции наметились различные аспекты: маркировочный, коммуникативный, территориальный, иерархический [50–52, 94, 95, 102, 119]. Считается, что медвежьи деревья способствуют распределению медведей по ландшафту, снижая вероятность нежелательных встреч с другими особями; оповещают о социальном статусе зверя, маркировавшего данное дерево; способствуют встрече половых партнеров в период гона [50, 52, 55, 60, 72, 82, 114]. Если учесть, что начало и наибольшая активность маркировочного поведения соответствуют времени гона в местных популяциях бурого медведя [2, 3, 45, 50, 51, 55, 56, 60, 72, 102, 104], то наиболее хорошо доказанная роль медвежьи деревьев – обеспечение встречи медведицы, готовой к спариванию, с половым партнером. Взрослые самцы и медвежьи семьи живут изолированно, а контакты между ними сведены к минимуму. Взаимное избегание в течение всего года и, на-

против, встреча половых партнеров на время спаривания обеспечиваются наличием биологического сигнального поля [47, 49]. Основу биологического сигнального поля в популяциях бурого медведя, обитающих на лесных территориях, составляют медвежьи деревья [58, 60].

МАРКИРОВОЧНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Маркировочное поведение – значительная часть социальной активности бурых медведей. В настоящее время опубликованы многочисленные фотографии (широко известны, например, очень информативные фотографические сериалы о жизни камчатских медведей Николаенко) и фильмы о маркировочном поведении бурых медведей, накопились результаты наблюдений ученых, полученные в зоопарках и в естественных условиях, стала понятной последовательность основных маркировочных действий медведей. Однако все детали маркировочного поведения еще не выявлены, нет пока и удовлетворительного объяснения биологического значения и происхождения этой формы поведения.

По наблюдениям Пажетнова [51], первые проявления маркировочного поведения медвежат обнаруживаются в возрасте 1.5 лет. Однако нет оснований для того, чтобы уверенно считать почески, которые делали медвежата обоюбого пола, именно маркировочным поведением (а не комфортным, игровым и т.д.). В возрасте 2.5 лет медведь-самец, начавший самостоятельную жизнь, активно метил сигнальные деревья [51]. Пока не установлено, способны ли взрослые медведицы к маркировочному поведению. По следам на снегу весной удалось установить (Ярский район), что некрупные звери (вероятно, медведицы) подходят к медвежьим деревьям, однако заметных следов мечения не оставляют. Медведицы в неволе [17] трутся о различные предметы, проявляют другие элементы торгового поведения (см. ниже).

Прямыми наблюдениями в неволе и в природе по следам деятельности (включая отпечатки лап, иногда очень четкие, на почве у медвежьего дерева) в полевых условиях вполне доказано проявление полного репертуара маркировочного поведения взрослыми самцами [51, 55, 60, 72, 94, 95, 102]. Наиболее очевидным результатом такого поведения являются повреждающие “метки”: царапины, проколы и сдиры коры, закусывание. По нашим наблюдениям, есть достаточные основания уверенно говорить о маркировочном поведении только взрослых самцов в период гона.

По наблюдениям в Центрально-лесном заповеднике с наступлением гона взрослый самец бурого медведя передвигается по замкнутому маршруту [52], где и располагаются медвежьи деревья. В Ярском районе путями следования взрослых

самцов бурого медведя являются лесовозные дороги, просеки, лесные опушки, малопосещаемые людьми дороги, по которым медведи могут передвигаться в определенном направлении на протяжении нескольких километров подряд, подходя к расположенным здесь медвежьим деревьям. В Якшинском лесничестве Печоро-Илычского заповедника медвежьи деревья располагаются, в основном, по квартальным и полуквартальным просекам и естественным границам [65]. На соседних неохранных территориях, где ведутся заготовки леса, роль просек как мест расположения медвежьих деревьев значительно понижена [67].

Вблизи от медвежьих деревьев, а иногда и на некотором удалении от них медведь иногда оставляет цепочки следовых меток [3, 50, 51, 53, 70, 72, 78, 102], которые при достаточной длине могут называться следовыми дорожками. Зверь совершает как бы сверлящие вращения задними лапами, ставя их в ранее оставленные следы, нередко довольно глубоко продавливая мягкую почву и оставляя свой интенсивный запах, который человек может ощутить и через несколько часов после ухода медведя. Оставляя следовые метки, медведь мочится, однако последняя реакция может также сопровождать тергоровое поведение зверя (см. ниже). В Ярском районе из 133 медвежьих деревьев следовые метки встречены около 64 раз. Известно (цитированная в этом абзаце литература), что следовые метки иногда появляются на следах медведя-самца и без видимой связи с медвежьими деревьями, обычно при пересечении следов другого медведя-самца или следов человека. В Печоро-Илычском заповеднике близ Печоры зарегистрированы медвежьи тропы со следовыми дорожками протяженностью (с небольшими перерывами) до 600 м [61]. В 2004 г. на Илыче (урочище Шонтэм) нами была описана медвежья тропа длиной несколько более 1 км со следовыми дорожками, которые с перерывами располагались по всей длине тропы. Такие дорожки совмещаются со многими мечеными деревьями и, видимо, используются многие годы и даже десятки лет.

Около сигнального дерева иногда встречается каталище – лужа воды или грязи, ямка, в которую медведь мочится, потом валяется [11, 23, 50, 53, 66, 72]. В Ярском районе из 133 деревьев каталища встречены нами у 8. В других случаях (возле 77 деревьев) мы отмечали обтопанность: когда по следам на траве, моховом покрове или на почве можно было предположить, что медведь либо валялся, либо потоптался лапами. Видимо, в маркировочное поведение входят оба эти действия. Отдельно от медвежьих деревьев нами отмечались факты топтания медведей на минеральных удобрениях, на торфе и на золе от сгоревших автотопокрышек (два случая). После топтания на зо-

ле и удобрениях медведи оставляли на грунте хорошо заметные, соответственно окрашенные отпечатки лап. Установлены два места на зимниках, где медведь катался и топтался на древесных опилках. В Тебердинском заповеднике Бобырь [4] наблюдал медведя, который по выходе из берлоги потоптался на останках тура.

Каталища могут быть встречены на кормовых площадках на овсяных полях [51] или на лугах выше границы леса (Печоро-Илычский заповедник, наблюдения автора). Однако обычно в этом заповеднике каталища располагаются на тропе медведя и представляют собой места, где лишайниковый (или моховой) покров сбит и обнажен грунт с включением гальки [61, 63]. Характер каталищ имеет значение для описания следов маркировочной дендроактивности. В ландшафтах с глинистыми грунтами (Ярский стационар) медведь нередко сильно пачкает метящийся объект. Напротив, в ландшафтах с преимущественно песчаными грунтами (Якшинское лесничество) загрязнения на коре медвежьих деревьев незначительны и со временем, видимо, быстро исчезают под действием дождя и ветра.

Подойдя к дереву, медведь обычно становится на задние лапы, трется о ствол спиной, холкой, шеей и головой, кожей передних лап. Он может тереться о дерево боком, в положении на четырех лапах и даже лежа [34, 50, 94, 95, 102], а также грудью. В 73% случаев медведь в европейских лесах маркирует деревья, стоя на задних лапах [102], хотя из любого положения зверь может царапать ствол дерева или сделать закус.

Результатом маркировочной деятельности медведя-самца оказываются разнообразные следы, различимые на медвежьем дереве или рядом с ним: единичные волоски, клочья остевых волос или обильный пух; потертость и засаленность ствола, загрязнение почвой и глиной; царапины разной глубины и длины, расположенные на различной высоте (до 2.7 м); сдиры коры площадью до 8 дм² и более; закусы зубами, повреждающие кору и древесину, сломанные сучки. Иногда маркирующий медведь в одном месте скусывает или ломает несколько мелких (диаметром на уровне груди 3–7 см) деревьев.

Предполагается, что основное сигнальное значение имеет наносимый медведем на маркируемое дерево запах, характерный для данного зверя и, видимо, несущий информацию о его видовой, возрастной, половой принадлежности и индивидуальном своеобразии. Такое допущение вполне согласуется с выводами, которые делают авторы исследований и обзоров литературы по проблемам социобиологии, хемокоммуникации и территориальности млекопитающих [71, 80, 109, 119]. Обонятельный сигнал является одним из наиболее действенных средств коммуникации млекопи-

тающих [27]. Видимо, такое же значение имеет запах следов медведя на почве и грунте (следовые метки).

Неясно, имеют ли коммуникативное значение все остальные следы, оставляемые медведями на сигнальном дереве и возле него. Только очень условно механические изменения на поверхности ствола, шерсть и грязь можно именовать “метками”. Пажетнов [50, 51] полагает, что тактильное и визуальное воздействие этих меток может иметь сигнальное значение. Названное предположение пока не имеет доказательств. В этом вопросе полезно принять во внимание мнение Иванниченко [28, с. 140] о необходимости “с осторожностью относиться к оценке коммуникативных функций тех сигналов, которые кажутся нам специально созданными для передачи информации”. С другой стороны, эксперименты в зоопарке показали, что бурые медведи при непосредственных контактах друг с другом для передачи угрожающих сигналов пользовались, по меньшей мере, тремя каналами: химическим, визуальным и вокальным [94].

Согласно наблюдениям ряда исследователей, следы деятельности человека (свежие отпечатки ног человека, затесы на деревьях, кострища, палатки, столбики с указателями для туристов и т.д.) провоцируют маркировочное поведение бурых медведей [15, 30, 31, 102, Нейфельд, устное сообщение]. При этом объектами активности медведей могут явиться расположенные поблизости деревья или сами предметы, установленные человеком. На нашем Ярославском стационаре близ палатки с многолетним кострищем медведи пометили в разные годы четыре дерева, однако последние не стали объектами постоянного мечения. Небольшая сосна, помеченная медведем в месте встречи с нами в мае 1987 г., в последующие годы также не метилась.

Есть мнение, что с ростом численности популяции маркировочная дендроактивность бурых медведей нарастает [38, 55, 72, 102]. Наоборот, изъятие из популяции взрослых самцов заметно снижает интенсивность мечения деревьев [102]. По нашим наблюдениям, в Ярославском районе отстрел в 1989 г. одного местного самца-резидента отразился в последующие годы в показателях маркировочной активности, которые мы обнаруживали на медвежьих деревьях в 59- и 60-ом лесных кварталах. Мечение стало более поздним, изменились порядок и манера маркировки медвежьих деревьев, заметность наносимых повреждений возросла.

Известно, что сильно пахнущие вещества самой различной природы провоцируют тергоровую реакцию и маркировочное поведение бурых медведей [7, 34, 53, 57, 94, 102]: это могут быть свежие древесные опилки, скипидар, живица,

краски, солидол и другие нефтепродукты, резина, валериана, анис, падаль. В Ярославском районе нами отмечены два случая купания медведя-самца в сырой нефти, с последующим мечением ближайших медвежьих деревьев [57]. При этом, естественно, деревья были сильно запачканы нефтью. По наблюдениям Нейфельда, в Печоро-Ильчском заповеднике медведь, убивший лося, валялся на содержимом желудка и потом вымазал кору сосны [54]. Нами в бассейне Ильча в июле 2004 г. найдены останки взрослого лося, убитого, видимо, медведем. Медведь валялся на останках (шерсть, кости), пометил три ели, на которые нанес лосиную шерсть.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ОБЪЕКТОВ МЕЧЕНИЯ

На большей части видового ареала (в Евразии и в Северной Америке) бурые медведи чаще всего маркируют хвойные деревья, из которых предпочитают пихту и ель при наличии таковых в местных древостоях [5, 21, 29, 45, 50, 54, 60, 61, 70, 102, 108, 114]. Наши исследования в Ярославском и Кезском районах Удмуртии показали: сравнение доли деревьев разных пород в древостое и среди медвежьих деревьев демонстрирует явно избирательное отношение медведей к объектам дендроактивности в пользу ели и, особенно, пихты [69]. В 2004 г. в лесах бассейна Ильча были зарегистрированы 121 пихта из 402 медвежьих деревьев, что составило 30%. В древостое на учетных маршрутах (протяженностью 42.25 км) доля пихты составила 8%.

Однако медведи вполне могут метить березы и другие лиственные деревья. Доля лиственных среди маркированных деревьев в Ярославском районе возросла с 1% в 1985 г. до 16.7% в 1995 г. Доля березы в древостое бассейна Ильча составила 43.75%, среди маркированных медведями деревьев оказалось 8 берез (2%).

Согласно литературным данным, бурые медведи вполне могут метить лиственные деревья в разных регионах. В биотопах с невысокой лесистостью или с низкой долей в древостое хвойных деревьев мечение лиственных деревьев оказывается более обычным [15, 23, 45, 53, 55, 65, 76, 82].

Преобладание среди медвежьих деревьев хвойных пород некоторые авторы склонны объяснять привлекающим воздействием живицы [29, 51, 72, 102]. Отмечено [там же; 60, 62, 68], что медвежья деревья очень часто несут на себе повреждения антропогенного происхождения, которые активизируют выделение деревом сока и живицы. Например, 52 из 133 медвежьих деревьев Ярославского стационара имели затески топором и/или травмы от вывозки леса. С другой стороны, на обширных площадях России в недалеком про-

шлом проводилась подсочка сосновых деревьев, следы которой все еще нередки в таежных лесах. На реках бассейна Печоры хвойные деревья, расположенные близ русла реки, часто имеют большие повреждения (льдом и плывущими стволами в период весеннего половодья), сочащиеся живицей. У меня не сложилось впечатления, что травмированные хвойные деревья более привлекательны для медведей. Более вероятно, что медведи выбирают наиболее удобный для движения путь – по просеке, по террасе вдоль границы леса, по речному пляжу и т.д. В период гона здесь же больше шансов найти партнера для спаривания.

Очевидно, что современное расположение большей доли медвежьих деревьев навязано популяциям бурого медведя деятельностью человека – созданием сети дорог, троп и просек, фрагментацией лесных массивов [59, 60, 65]. К таким предварительным выводам можно прийти на основе сравнений, оценок и косвенной аргументации. Вместе с тем, мне не известны исследования, в которых предпринимались бы попытки доказать (или отвергнуть), например, предполагаемый выбор медведем для мечения деревьев с потеками живицы на основе статистически значимых материалов,

ТЕРГОРОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Известна привычка многих хищных зверей валяться на субстрате с сильным запахом. Корягин [34] назвал эту реакцию тергоровым поведением. Данная форма поведения изучалась на нескольких видах медведей, а также на других видах млекопитающих [34–36]. Предполагается, что тергоровое поведение имеет наследственную основу и связано с периодом спаривания. Корягин [34] считает возможным обсуждать не только обонятельные, но также зрительные, тактильные и комбинированные стимулы тергоровой реакции. Это предположение все еще нуждается в дальнейшем обосновании.

Корягин считает, что данной поведенческой реакции соответствуют шесть функций: сигнализационно-информационная, ольфакторной мимикрии, половая, парфюмерная и наркотическая, антипаразитарная, гигиены и комфорта. По моему мнению, в тергоровой реакции (валяние на горизонтальной поверхности, потирание о субстрат или о вертикально расположенные предметы) можно обоснованно предполагать две основные функции: сигнальную (как часть социальной) и комфортную. Сигнальная направлена на усиление и распространение запаха (или гаммы запахов), отличающего данную особь: это нанесение на кожу и мех мочи и других собственных выделений, запаха других предметов или веществ (падали, живицы, пищевых остатков, нефтепродуктов, красок и т.д.); последующее нанесение этих запа-

хов на сигнальные деревья и почву (следовые метки). Сигнальная функция, вероятно, важна для репродуктивной функции, хотя можно предположить и ее более универсальное социальное значение.

Комфортная (или гигиеническая) функция допустима в той же мере, ее направленность – избавление от определенных запахов, грязи, вылинявшей шерсти, эктопаразитов. Поведение с такой функцией вполне естественно и за пределами периода гона.

Тергоровое поведение бурого медведя есть по сути, во многом совпадающее с маркировочным и некоторыми другими формами поведения, которые могут быть выделены в дендроактивности этого зверя. Желательно формирование единой классификации обсуждаемых форм поведения.

ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТЬ БУРЫХ МЕДВЕДЕЙ

В научной литературе довольно широкое распространение имело мнение о хорошо выраженной территориальности и территориальной нетерпимости бурых медведей; в соответствии с этим мнением медвежьим деревьям придавалась роль пограничных столбов, располагающихся по границам участка, занимаемого одиночным зверем или семейной группой. Эта точка зрения не однажды обсуждалась в литературе [1, 12, 58, 82, 94, 95, 102, 114, 119]. Гипотеза строгой территориальности бурого медведя не нашла надежной аргументации и противоречит многим известным фактам, из которых наиболее существенны те, которые получены в ходе полевых исследований. Социальное поведение бурого медведя (включая коммуникации, иерархию, территориальное поведение) отличается высокой гибкостью с довольно большим разнообразием вариантов в зависимости от времени года, преобладающей активности (гон, нажировочное поведение и др.), географических условий, возраста и размеров зверей. Например, на богатых рыбой реках во время массового хода рыбы на нерест, на ягодниках бурые медведи (в том числе медвежьи семьи) способны располагаться значительно более плотно, чем в других ситуациях, проявляя при этом большую взаимную терпимость [45, 86, 113]. Популяции этого вида в Скандинавии дают иные примеры внутривидовых отношений, в результате чего авторы, занимавшиеся их исследованием [116], отнесли медведей к несоциальным (nonsocial) хищникам. Этот вывод излишне категоричен, а скандинавские популяции бурого медведя с невысокой плотностью населения – лишь один из примеров большого разнообразия вариантов социальных отношений в пределах огромного ареала вида.

Этологически бурый медведь не может быть отнесен к видам со строго территориальным поведением [88, 89, 102, 119]. Территориальное поведение, направленное на рассредоточение особей популяции в пространстве, в той или иной форме свойственно всем животным. В своем крайнем варианте оно направлено на изгнание другой особи с охраняемого индивидуального или группового участка. В соответствии с таким пониманием территориальности бурого медведя медвежьи деревья должны нести только сигналы, вызывающие реакцию избегания. Однако в период гона медвежьи деревья облегчают именно встречу половых партнеров, т.е. свести роль сигнальных деревьев только к такой форме территориального поведения (напугать и изгнать конкурента) невозможно. Напомню, что медвежьи деревья располагаются, в основном, в местах наиболее вероятного контакта взрослых медведей, готовых к размножению. Более вероятна информационная (оповещающая) роль медвежьих деревьев, которая помогает членам популяции вносить поправки в свое поведение при самых разных обстоятельствах, включая гон.

Социальные аспекты дендроактивности, как и социальные отношения в популяциях бурого медведя, во многом еще исследованы явно недостаточно.

ВЛИЯНИЕ ДЕНДРОАКТИВНОСТИ НА ДРЕВОСТОИ

Часть деревьев, много лет подряд маркируемых медведями, после закусов (иногда многочисленных) может быть свалена ветром [26, 50, 63, 72, 102]. Отдельные нетолстые деревья медведь перекусывает и они валятся сразу. По наблюдениям в Тебердинском заповеднике [5], деревья, поврежденные в результате дендроактивности бурых медведей, замедляют рост, чаще поражаются короедами и патогенными грибами, некоторые из них даже погибают. Однако это воздействие, вредное для отдельных деревьев, для лесных площадей незначительно, а вредная роль медведей в формировании лесных фитоценозов Тебердинского заповедника относительно невелика.

В Ярском районе Удмуртии в учетной полосе метровой ширины (по 0.5 м с двух сторон по границе просеки или дороги) вдоль лесных маршрутов медвежьи деревья составили 1.54% от древостоя [69]. Поскольку в глубине лесного квартала (2 × 1 км) медвежьи деревья встречаются значительно реже, доля деревьев лесного массива, повреждаемых бурыми медведями, незначительна. Поэтому нет оснований говорить о серьезном влиянии маркировочной деятельности бурых медведей на древостои Удмуртии. Наши исследования в других регионах, включая леса Печоро-

Ильчского заповедника и его окрестностей, подтверждают этот вывод.

Несколько заметней подобного рода дендроактивность бурых медведей в Украинских Карпатах [76], где обычно тоже повреждаются лишь единичные деревья. Однако местами медведи довольно сильно травмируют пихты и ели числом до 60–100 экземпляров на 1 га. Для сравнения отмечу, что гималайский медведь *Ursus thibetanus* в Японии питается (наряду с другими кормами) камбием хвойных деревьев, повреждая их сильно и в большом количестве [122], почему и считается там вредным животным. Отмечен также ощутимый вред, наносимый хвойным лесам северо-запада США в результате аналогичной пищевой дендроактивности американского барибала *Ursus americanus* [93]. Интересно, что наибольшую активность в пищевом использовании молодых деревьев проявляют взрослые самки барибала.

Отдельные популяции бурого медведя и других представителей семейства могут оказывать заметное влияние на древостои. Судя по известной мне литературе, попыток оценить вероятное воздействие дендроактивности медведей на динамику лесных экосистем сделано пока немного.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В наше время многие популяции бурого медведя уже не существуют [12, 79], численность других популяций существенно изменилась [13, 16, 45, 123], причем направленность их динамики различна. Популяции этого вида во многих странах (например, в Испании, Италии, Монголии, Индии и ряде других) вызывают озабоченность специалистов и рост средств, вкладываемых в охрану и реинтродукцию медведей. Напротив, состояние многих популяций бурого медведя в Канаде, США, России, Румынии, Хорватии, Словении и в некоторых других странах удовлетворительное. В стратегии отношения людей к этому виду ведущую роль все более явно занимает управление популяциями, включая их восстановление, охрану и рациональное использование [92, 107, 110]. Эффективное управление популяциями требует все более полных и точных знаний о поведении и экологии популяций бурого медведя, о вероятных ближайших и отдаленных эффектах при тех или иных формах природопользования, о путях и методах целенаправленного воздействия на популяции, занимающие территории с разным режимом охраны и использования природных ресурсов. Заметно меняется понимание специалистами многогранности значимости и перспективности многоцелевого использования популяций охотничьих видов, в том числе и бурого медведя. Вероятно, бурый медведь приносит человеку наибольшую пользу как существенный элемент природного

механизма, обеспечивающего устойчивую динамику экосистем.

В соответствии с традиционным интересом к бурому медведю сформировалась практика слежения за численностью этого вида в России. Однако значительные изменения в интенсивности и распределении антропогенного пресса, расширение системы ООПТ России, смена приоритетов в природопользовании требуют дальнейшего развития системы мониторинга [8, 10]. Уже накопленные сведения о численности бурого медведя и динамике популяций в регионах России [13, 16] необходимо дополнить данными, которые отражали бы состояние популяций на уровне административных районов [62].

Изучение фактов, иллюстрирующих дендроактивность бурого медведя, дает основания считать эту форму активности особей вида как пример высокой избыточности [58]. Дендроактивность может толковаться как достаточно сложный комплекс поведенческих реакций с рядом функций, среди которых основные – пищевая, игровая, защитная, социальная и комфортная. В свою очередь, среди этих главных форм дендроактивности могут быть определено названы или с некоторой степенью уверенности предполагаться более частные формы активности – маркировочная, парфюмерная, ольфакторная мимикрия [34]. Проведенный анализ показывает, что обозначенная проблема нуждается в более широком проведении экспериментальных лабораторных исследований с применением физико-химических методов. Очевидно, нужны дальнейшие исследования с использованием обновленных методов полевого эксперимента и накопление наблюдений в природе.

Более определенно можно констатировать наличие в популяциях бурого медведя коммуникативных систем [55, 58, 59, 61], которые свойственны многим млекопитающим [47, 49]. Коммуникативные системы не сводятся только к результатам социальной дендроактивности, однако в значительной своей части эти понятия совпадают. Элементы коммуникативных систем бурого медведя располагаются на разнообразных носителях, в качестве которых могут быть лесные деревья, пни, валежины, столбы, скалы и другие предметы, поверхность почвы или обнаженный грунт (следовые метки). Для популяций бурого медведя России и многих других территорий все еще огромного видового ареала основным носителем коммуникативных систем является древесная растительность.

Бурый медведь – перспективный объект мониторинга на заповедных и неохранных территориях России [59, 62, 63]. Для проведения эффективного менеджмента популяциями этого вида наши знания об их состоянии, включая динамику

демографических показателей, особенности экологии и поведения, характеристики факторов динамики численности, во многом уже недостаточны. Столь же необходимы знания о динамике среды обитания и интенсивности антропогенных факторов, частоте конфликтных (человек – медведь) ситуаций. За рубежом управление популяциями бурого медведя сопровождается изучением изменчивости и генетических процессов в них [90, 118].

Видимо, все уровни биологической организации бурого медведя могут быть в принципе объектами мониторинга или биологическими индикаторами состояния экосистем (среды обитания). Однако суть мониторинга – сбор, хранение и обработка информации, создание моделей, характеризующих современное и будущее состояние объекта мониторинга. В этой связи особое место в мониторинге должны занять популяционные коммуникативные системы вида, которые сами имеют информационную природу [49, 58, 59]. В частности, в лесистых ландшафтах для оценки состояния популяций бурого медведя эффективен учет медвежьих деревьев на просеках, лесных дорогах, тропах и естественных границах [42, 59, 63–65] в сочетании с достаточно подробным обследованием сигнальных деревьев. При этом получение исследователем информации о состоянии популяций (в том числе пригодная для анализа ДНК шерсть) основано только на неинвазивных (noninvasive) методах, что особенно важно при обследовании особо охраняемых территорий [84]. Для сравнения отмечу, что зарубежные коллеги для сбора медвежьей шерсти используют специальные “волосные ловушки” (hair trap) из колючей проволоки в сочетании с приманкой [90, 105].

Медвежьи деревья нередко несут на себе следы активности других видов крупных млекопитающих (отмечено выше). Естественно предположить вероятность межвидового значения сигналов, располагающихся на таких деревьях, что нуждается в проведении специальных исследований. Полифункциональная дендроактивность известна у североамериканского барibalа [93, 114] и южноамериканского очкового *Tremarctos ornatus* [96, 101] медведя; азиатских гималайского [45, 122], малайского *Helarctos malayanus* [120] и бамбукового *Ailuropoda melanoleuca* [97] медведей. Заметно беднее она у кошачьих: евразийской рыси [73, 80] и амурского тигра *Panthera tigris* [44].

Сама дендроактивность зверей может быть причиной гибели отдельных медвежьих деревьев (см. выше). В то же время последние, располагаясь в пограничной полосе лесного массива, наиболее подвержены антропогенным воздействиям и по этим двум причинам чаще других деревьев выпадают из древостоя [59, 64]. Ущерб несет не только древостой, но и удобная для целей мони-

торинга часть коммуникативной системы популяций крупных млекопитающих. Целесообразно по мере возможности усилить охрану пограничной полосы лесных массивов вдоль опушек, просек, лесных дорог и троп.

Изложение и анализ концепции дендроактивности бурого медведя обнаруживает целый ряд проблемных вопросов. Вместе с тем, в ней обозначаются определенные, достаточно актуальные прикладные аспекты. Концепция может иметь более общее значение при изучении биологии многих видов зверей, филогенез, поведение и экология которых в той или иной степени связаны с древесной растительностью.

В сборе полевых материалов и их обработке принимали участие бывшие студенты биолого-химического и географического факультетов Удмуртского государственного университета: К.Д. Бельтюков, А.В. Борисов, Г.В. Быданов, И.В. Кириллова, Т.Н. Кондратьева, П.В. Копысов, И.В. Левонюк, С.А. Маштакова, М.С. Митюхина, Н.С. Поздеева, А.Л. Пономарев, Г.Л. Сунцова, И.Л. Трифонов, Н.А. Филимонцева и другие. Эффективное содействие работе оказывали Н.Д. Нейфельд, другие сотрудники и администрация Печоро-Ильчского государственного природного биосферного заповедника. Всем им автор выражает свою глубокую благодарность.

Наши исследования в 2004 г. были поддержаны грантом РФФИ-Урал (проект № 04-04-96021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арамилев В., Солкин В. // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. М.: Аргус, 1993. Ч. 1. С. 5.
2. Берзан А.П. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 30.
3. Берзан А.П. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 39.
4. Бобырь Г.Я. // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Гос. ком. СССР по охране природы, 1991. С. 25.
5. Бобырь Г.Я., Онинченко В.Г. // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. М.: Аргус, 1993. Ч. 1. С. 32.
6. Бромлей Г.Ф. Медведи Дальнего Востока СССР. М.–Л.: Наука, 1965. 120 с.
7. Вайсфельд М.А. // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука, 1993. С. 37.
8. Виноградов Б.В. // Заповедное дело. Научно-методические записки. 1996. Вып. 1. С. 22.
9. Вишневецкий Ю.Н. // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Гос. ком. СССР по охране природы, 1991. С. 47.
10. Волков А.М. // Заповедники и нац. парки. 1999. № 28. С. 36.
11. Воронов В.Г. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 164 с.
12. Гейтнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Морские коровы и хищные. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1967. Т. 2. Ч. 1. 1004 с.
13. Глушков В.М., Граков Н.Н., Гревцев В.И., Карпунин В.И., Козловский И.С., Колесников В.В., Макаров В.А., Машкин В.И., Пиминов В.Н., Синицин А.А., Скуматов Д.В., Шилева Л.М. Учеты и современное состояние ресурсов охотничьих животных. Киров: ВНИИОЗ, 2003. 128 с.
14. Грачев Ю. А. // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 23.
15. Грачев Ю. А., Смирнова Э.Д. // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 8. С. 1242.
16. Губарь Ю.П. // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации. Информационно-аналитические материалы. Вып. 2. М.: Изд-во ГУ Центрохотконтроль, 2000. С. 66.
17. Гуляев С.В. // Бюл. зоопарков и зоосадов. 1934. № 2. С. 13.
18. Гынчев Р. // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. М.: Аргус, 1993. Ч. 1. С. 70.
19. Данилов П.И. // Медведи в СССР – состояние популяций. Ржев: Гос. ком. СССР по охране природы, 1991. С. 56.
20. Егорнов Н. // Журн. охоты. 1874. № 3, 4, 6. С. 33, 46, 30.
21. Егоров О.В. // Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. С. 416.
22. Жиряков В.А. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. № 2. С. 20.
23. Жиряков В.А. // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Гос. ком. СССР по охране природы, 1991. С. 98.
24. Жиряков В.А. // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. М.: Аргус, 1993. Ч. 1. С. 86.
25. Завацкий Б.П. // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 84.
26. Завацкий Б.П. // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Гос. ком. СССР по охране природы, 1991. С. 103.
27. Зинкевич Э.П., Васильева В.С. // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 1. С. 10.
28. Иваницкий В.В. // Поведение животных и человека: сходство и различия. Пушино: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. С. 124.
29. Исаев Г.Г. // Животный мир южной тайги. Проблемы и методы исследования. М.: Наука, 1984. С. 39.
30. Калецкая М.Л. // Тр. Дарвинского гос. заповедника. 1973. Вып. 11. С. 13.
31. Калецкая М.Л., Филонов К.П. // Экология. 1986. № 6. С. 58.

32. Козин Ю.В. // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Гос. ком. СССР по охране природы, 1991. С. 120.
33. Козловский И.С., Масленников В.А. // Охота, воспроизводство и охрана промысловых зверей и птиц. Пермь: Кировский СХИ, 1985. С. 17.
34. Корытин С.А. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во МГУ, 1979. 224 с.
35. Корытин С.А. Повадки диких зверей. М.: Агропромиздат, 1986. 319 с.
36. Корытин С.А., Азбукина М.Д. // Тр. ВНИИОЗ, Киров. 1975. Вып. 25. С. 183.
37. Косарев М.Н. // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. М.: Аргус, 1993. Ч. 1. С. 116.
38. Крашевский О.Р. // Медведи в СССР. Новосибирск: Наука, 1991. С. 143.
39. Крушинский Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М.: Изд-во МГУ, 1960. 264 с.
40. Кудактин А.Н. // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Гос. ком. СССР по охране природы, 1991. С. 131.
41. Лобачев В.С., Честин И.Е., Кудактин А.Н., Фомин С.В. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 1. С. 23.
42. Лоскутов А.В., Павлов М.П., Пучковский С.В. // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука, 1993. С. 91.
43. Мантейфель П.А. Жизнь пушных зверей. М.: Гос. изд-во культ.-просвет. лит., 1947. 88 с.
44. Матюшкин Е.Н. // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 146.
45. Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука, 1993. 519 с.
46. Мельницкий Н.А. Медведь и охота на него. Петроград: Наша охота, 1915. 223 с.
47. Мозговой Д.П. // Экологические исследования в Среднем Поволжье. Куйбышев, 1986. С. 3.
48. Насимович А.А. // Науч.-метод. зап. Глав. управления по заповедникам. М.: Изд-во Глав. управления по заповедникам при Сов. Мин. РСФСР, 1940. Вып. 7. С. 211.
49. Наумов Н.П. // Успехи соврем. териологии. М.: Наука, 1977. С. 91.
50. Пажетнов В.С. // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 10. С. 1536.
51. Пажетнов В.С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990. 215 с.
52. Пажетнов В.С. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 2. С. 3.
53. Плешак Т.В. // Экология. 1990. № 2. С. 80.
54. Полежаев Н.М., Нейфельд Н.Д. // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. 2. Ч. 2. Китообразные, Хищные, Ластоногие, Парнопалые. СПб.: Наука, 1998. С. 66.
55. Пучковский С.В. // Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 1. С. 155.
56. Пучковский С.В. // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. М.: Центрально-лесной гос. заповедник, 1993. Ч. 2. С. 42.
57. Пучковский С.В. // Экологические проблемы Предуралья: стратегия изучения и пути решения: мат-лы науч.-практ. конф. Ижевск, 1994. С. 45.
58. Пучковский С.В. Избыточность жизни. Ижевск: РИО Удм. ун-та, 1998. 376 с.
59. Пучковский С.В. // Экология. 1998. № 5. С. 390.
60. Пучковский С.В. // Вестн. Удмуртского ун-та. 2000. № 3. С. 69.
61. Пучковский С.В. // Вестн. Удмуртского ун-та. 2001. № 5. С. 10.
62. Пучковский С.В. // Сб. докл. II Междунар. сов. по медведю в рамках СИС (3–6 ноября 2002 г.). М., 2002. С. 20.
63. Пучковский С.В. // Методы популяционной биологии: Сб. материалов VII Всерос. популяционно-го семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 174.
64. Пучковский С.В., Борисов А.В. // Сиб. экол. журн. 2001. № 1. С. 93.
65. Пучковский С.В., Копысов П.В., Поздеева Н.С., Филимонцева Н.А. // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд териологического общества): Мат-лы Междунар. сов. 6–7 февраля 2003 г., Москва. М., 2003. С. 283.
66. Пучковский С.В., Копысов П.В., Поздеева Н.С., Филимонцева Н.А. // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд териологического общества): Мат-лы Междунар. сов. 6–7 февраля 2003 г., Москва. М., 2003. С. 283.
67. Пучковский С.В., Копысов П.В., Пономарев А.Л. // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. мат-лов Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2004. С. 169.
68. Пучковский С.В., Левонюк И.В., Трофимов В.Ф. // Адаптации животных в естественных и антропогенных ландшафтах. Иваново: Изд-во Иванов. ун-та, 1990. С. 134.
69. Пучковский С.В., Митюхина М.С. // Сиб. экол. журн. 2001. № 1. С. 99.
70. Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Вольперт Я.Л., Попов А.Л. Экология и динамика численности млекопитающих Предверхоянья. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с.
71. Рожнов В.В. // Итоги науки и техн. ВИНТИ. Зоол. позвоночных. 1988. Т. 15. С. 152.
72. Руковский Н.Н. // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 134.
73. Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны / Матюшкин Е.Н., Вайсфельд М.А. ред. М.: Наука, 2003. 523 с.
74. Сабанеев Л.П. Охотничьи звери. М.: Физкультура и спорт, 1988. 480 с.
75. Самигуллин Г.М. // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье: Тр. Междунар. сов. 1–3 февраля 1995 г., Москва. М., 1996. С. 295.

76. Слободян А.А. // Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование, охрана. Киев, 1988. С. 77.
77. Смирнов М.Н., Шурыгин В.В. // Медведи в СССР. Новосибирск: Наука, 1991. С. 162.
78. Собанский Г.Г. // Хищные млекопитающие. М.: ВНИИПрирода, 1981. С. 26.
79. Соколов В.Е. Редкие и исчезающие животные. Млекопитающие: Справ. пособие. М.: Высш. шк., 1986. 519 с.
80. Соколов В.Е., Найдено С.В., Сербенюк М.А. // Изв. РАН. 1996. № 5. С. 571.
81. Строганов С.У. Звери Сибири. Хищные. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 458 с.
82. Флеров К.К. // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. 1929. Т. 30. Вып. 3. С. 351.
83. Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир, 1975. 855 с.
84. Холодова М.В. // Заповедное дело. Научно-методические записки комиссии по заповедному делу. М., 1998. Вып. 3. С. 79.
85. Черкасов А.А. Записки охотника Восточной Сибири. СПб., 1867. 707 с.
86. Чернявский Ф.Б., Кречмар М.А. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) на Северо-Востоке Сибири. Магадан: ИБПС СВНЦ ДВО РАН, 2001. 93 с.
87. Юдин В.Г. // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука, 1993. С. 348.
88. Atwell G.C., Boone D.L., Gustafson G., Berns V.D. // Bear Biology Association Conference Series. № 3. Washington, 1980. P. 297.
89. Berns V.D., Atwell G.C., Boone D.L. // Bear Biology Association Conference Series. № 3. Washington, 1980. P. 293.
90. Boulanger J., White G.C., McLellan B.N., Woods J., Proctor M., Himmer S. // Ursus. 2002. V. 13. P. 137.
91. Carlstead K., Seidensticker J., Baldwin R. // Zoo Biology. 1991. V. 10. № 1. P. 3.
92. Clark J.D., Huber D., Servheen C. // Ursus. 2002. V. 13. P. 335.
93. Collins G.H., Wielgus R.B., Koehler G.M. // Ursus. 2002. V. 13. P. 231.
94. Colmenares F., Rivero H. // Acta Zool. Fennica. 1983. № 174. P. 145.
95. Colmenares F., Rivero H. // Acta Zool. Fennica. 1983. № 174. P. 149.
96. Cuesta F., Peralvo M.F., Manen van F.T. // Ursus. 2003. V. 14. № 2. P. 198.
97. Dalton Ph. // Int. Bear News. 2004. V. 13. № 3. P. 15.
98. Dean F.C., Darling L.M., Lierhaus A.G. // Can. Field-Natur. 1986. V. 100. № 2. P. 208.
99. Elgmork K., Brekke O., Selboe R., Unander S. // Viltrevy. 1978. V. 10. № 5. P. 113.
100. Friebe A., Swenson J.E., Sandegren F. // Ursus. 2001. V. 12. P. 37.
101. Goldstein I. // Mammalia. 1991. V. 55. № 3. P. 433.
102. Jamnick J. // Folia venatoria. 1987. № 17. С. 151.
103. Miller S.D., Sellers R.A., Jeffrey A.K. // Ursus. 2003. V. 14. № 2. P. 130.
104. Mordosov I.I. // Int. Bear News. 2001. V. 10. № 2. P. 5.
105. Mowat G., Strobeck C. // J. Wild. Manag. 2000. V. 64. P. 183.
106. Mysterud Iv. // Norwegian J. Zool. 1975. V. 23. № 4. P. 243.
107. Popplewell C., Franklin S.E., Stenhouse G., Hall-Beyer M. // Ursus. 2003. V. 14. № 1. P. 27.
108. Puchkovskiy S. // Int. Bear News. 2003. V. 12. № 1. P. 11.
109. Ralls K. // Science. 1971. V. 171. № 3970. P. 443.
110. Rauer G., Kaczensky P., Knauer F. // Ursus. 2003. V. 14. № 2. P. 215.
111. Roth H.U. // Acta Zool. Fennica. 1983. № 174. P. 143.
112. Schwartz Ch.C., Keating K.A., Reynolds III, H.V., Barnes V.G., Sellers Jr. R.A., Swenson J.E., Miller S.D., McLellan B.N., Keay J., McCann R., Gibeau M., Wakkinen W.F., Mace R.D., Kasworm W., Smith R., Herrero S. // Ursus. 2003. V. 14. № 2. P. 109.
113. Servheen Ch. // Wildlife Manag. 1983. V. 47. № 4. P. 1026.
114. Seton E.T. Lives of Game Animals. V. 2. N.Y.: The Literary Guild of America, Inc., 1937. 746 p.
115. Stringham S.F. // Bear Biology Association Conference Series. № 3. Washington, 1980. P. 338.
116. Swenson J.E., Dahle B., Sandegren F. // Ursus. 2001. V. 12. P. 81.
117. Swenson J.E., Franzén R., Segerström P., Sandegren F. // Acta theriol. 1998. V. 43. № 2. P. 213.
118. Taberlet P. // Nature. 1992. V. 358. P. 197.
119. Weber P. // Folia Zoologica. 1988. V. 37. № 3. P. 231.
120. Wong S.T., Servheen C., Ambu L. // Ursus. 2002. V. 13. P. 127.
121. Wroom G.W., Herrero St., Ogilvie R.T. // Bears – their Biology and Management. Washington: The Bear Biology Association, 1980. P. 321.
122. Yamazaki K. // Ursus. 2002. V. 14. № 1. P. 94.
123. Zedrosser A., Dahle B., Swenson J.E., Gerstl N. // Ursus. 2001. V. 12. P. 9.

Ecological and Ethological Aspects of Dendroactivity in Brown Bear (*Ursus arctos*)

S. V. Puchkovskiy

Udmurt State University, Izhevsk, Russia

A concept of dendroactivity of brown bear is considered. Dendroactivity is a notion, which combines any forms of the animal influence on a forest stand or separate trees. The results of multiyear studies and literature data on the problems related to ethology and ecology of brown bear populations in the territories of Russia and the former USSR are analyzed. The main forms of dendroactivities are distinguished. The marking behavior of bears and communicative population systems are considered in the scope of social behavior. A hypothesis about significant importance of the communicative (social) behavior is considered as the most substantiated one. The studies of the communicative systems and dendroactivity in brown bear are prospective for the improvement of monitoring the bear populations that dwell in specially protected and non-protected areas. Usually, the dendroactivity of brown bear does not damage phytocenoses to a great degree. The concept of dendroactivity is suggested to be suitable for the understanding of some problems related to ecology and behavior of animals, the life of which is related to woody plants.