

УДК 575.2+599.742.21+639.111.77

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БУРОГО МЕДВЕДЯ И ПРОБЛЕМА ИЗМЕЛЬЧАНИЯ ОСОБЕЙ

© 2021 г. С. В. Пучковский*

Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия

*e-mail: SVPuch@mail.ru

Поступила в редакцию 18.03.2021 г.

После доработки 31.03.2021 г.

Принята к публикации 31.03.2021 г.

Представлен обзор опубликованных материалов о весе тела бурых медведей Северного полушария. Охвачены территории Европы, России, Японии (о. Хоккайдо), Канады и США. Сгруппированы данные, отражающие основные формы изменчивости этого признака: возрастную, сезонную, географическую, индивидуальную. Учитываются половые различия, а также отличия по весу медведей, содержащихся в неволе. Длительность жизни одной генерации бурых медведей в среднем близка к 10 годам. Доля медведей возраста 20 лет и более в популяции невелика и с годами быстро снижается, зато прогрессируют признаки старения медведей, снижается также их вклад в репродукцию популяции. Медведи возраста свыше 30 лет в природных популяциях очень редки; долгожители, возраст которых превысил 40 лет, единично регистрировались в условиях неволи. Репродуктивный вклад в демографию популяции самцов и самок бурого медведя, достигших предельного возраста, близок нулю. Возрастной тренд динамики веса тела соответствует правилу биологического роста Л. фон Бергаланфи и включает четыре возрастные фазы, которые выделены по преобладающей функции (рост, созревание, репродукция, старение). Названа также пятая фаза — отрицательного роста (дегенерация). Отрицательный рост присущ редко встречающимся предельно старым особям и медведям-шатунам. Возрастная динамика веса тела дополняется ежегодным осенним увеличением веса (накопление жировых запасов) и их расходом в период зимнего сна. Обсуждается дискуссионная тема измельчания популяций бурого медведя. Более убедительно объяснение, в соответствии с которым значительный пресс охоты приводит к омоложению возрастного состава популяции и, как дополнительное следствие избирательного отстрела, к уменьшению весовых показателей особей в популяции. Динамика весовых характеристик популяции, вызванная избирательностью охоты по размеру и полу, обратима. Отстрел медведей, находящихся в возрастной фазе дегенерации (предельно старые и шатуны), вклад которых в репродукцию популяции предельно мал (или равен нулю), вряд ли может ухудшить генофонд популяции.

Ключевые слова: бурый медведь, вес тела, возрастные фазы, избирательный отстрел, уменьшение размера особей

DOI: 10.31857/S0042132421060053

ВВЕДЕНИЕ

В связи с охотой на крупных млекопитающих возникают вопросы, среди которых один из практически значимых: каковы последствия отстрела для трофейных достоинств охотничьего объекта? Последствия обнаруживаются ближайшие и отдаленные, предполагаются обратимые и необратимые. Для собственника и устроителя охот, например, важно иметь уверенность, что трофейная ценность особей в местной популяции бурого медведя *Ursus arctos* L. с годами не будет снижаться. Среди отечественных специалистов (охотоведов и зоологов) нет единства в объяснении реальности и причин вероятных изменений в свойствах, включая трофейно значимые, особей охотничье-

го ресурса. Соответственно, затруднительно давать прогнозы на многолетнюю эксплуатацию популяции бурого медведя. С одной стороны, “Никаких научных доказательств об отрицательном влиянии трофейной охоты на морфометрические показатели медведей Камчатки ... не имеется” (Мельников, Мельников, 2008, с. 162). С другой стороны, констатируется (Степаненко, 2020) измельчание медведей во многих популяциях России, в том числе и на Камчатке; в перспективе, по мнению автора, видится прогрессирующее измельчание и остальных популяций.

Для обоснованного ответа на поднятый вопрос нужны обобщения фактов, которые возможно получить в результате проведения многолетнего и достаточно полно выстроенного мониторинга за

состоянием и динамикой изменчивости бурого медведя. Но такой мониторинг еще предстоит довести до удовлетворительного состояния и уже на его основе накопить фактический материал. Внутривидовая изменчивость млекопитающих имеет множество проявлений (Яблоков, 1966; Шмальгаузен, 1968; Майр, 1968, 1971; Филипченко, 1978; Hallgrímsson, Maiorana, 2000). Предметом обсуждения в статье являются несколько типов изменчивости: онтогенетическая, возрастная, индивидуальные различия. Цель данной работы — обзор публикаций, содержащих материалы и обобщения по изменчивости бурого медведя, полезные для рассмотрения проблемы влияния охоты на размеры особей этого вида, и обсуждение результатов обзора. Основные темы обсуждения: длительность индивидуальной жизни; возрастная динамика веса тела как показателя общих размеров; сезонная динамика веса тела; географическая изменчивость веса тела; индивидуальная изменчивость; природа измельчания особей в популяциях бурого медведя.

Территориально работа ограничена Европой, Россией, Японией (о. Хоккайдо), Канадой, Аляской и другими штатами США, населенными бурими медведями, что в основном соответствует бореальному и умеренному поясам климатической карты Северного полушария. Определенную и весьма обычную трудность представляет следующее обстоятельство: при изучении популяций охотничьих объектов исследователь, как правило, вынужден использовать выборку, полученную в результате охоты, то есть состав промысловой пробы. Промысловая проба искаженно представляет реальный состав популяции по полу, возрасту и другим характеристикам. Вероятных причин такого искажения, по меньшей мере, две: избирательность отстрела (или отлова) и, как следствие избирательности, вероятное изменение состава выжившей части популяции вследствие потери ею изъятых частей. Приходится также мириться с различной полнотой предоставления количественных показателей авторами проанализированных публикаций.

ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ЖИЗНИ

При обсуждении длительности жизни бурого медведя необходимо учитывать индивидуальные различия и динамичность (изменчивость во времени) любого демографического показателя в популяциях. Динамичность обусловлена смертностью, которая, с одной стороны, своеобразна в любой возрастной группе, с другой — способна заметно изменяться в зависимости от ряда экологических факторов. В статье преимущественно используются данные авторов, которые наблюдали медведей в неволе, отслеживая их возраст, ли-

бо определяли возраст животных, обитающих на воле, по срезам зубов (Клевезаль, 2007). Предельный возраст бурых медведей в условиях неволи, по данным авторов обзоров (Туманов, 2017; Sato, 2009), достигает у самцов 28–30 лет, у самок — 35–38. В другой обзорной публикации (Schwartz et al., 2003) указано, что в неволе (зоопарк в Мемфисе, США) самец-долгожитель прожил 50 лет, самка — 42 года. Эти значения выбиваются из ряда прочих данных о длительности жизни бурых медведей, но могут рассматриваться как показатели популяционно-видового потенциала.

Далее приводятся результаты изучения возраста медведей, обитающих в природе.

Средний возраст без подразделения по полу в выборке из 89 взрослых бурых медведей, добытых в Словакии (Hell, Sládek, 1979), был определен в 10 лет. В Словении местная популяция подвергается значительному прессу легальной охоты (Krofel et al., 2012): ежегодно за период 1998–2008 гг. изымались 20% популяции. Столь высокая доля отстрела, видимо, — единственный пример в мире. Зарегистрирован наибольший возраст особей в пробе из 547 медведей, добытых за весь период наблюдений: самца — 15 и самки — 18 лет, то есть медведи этой популяции далеко не доживают до предельного для вида возраста. В процессе изучения с использованием неинвазивных методов медвежьих берлог в Швеции (Elfström, Swenson, 2009) исследователи зарегистрировали 114 медведей, имевших возраст от 2 до 30 лет, в среднем — 7.7 лет. В промысловой пробе за 1990–2015 гг., взятой в той же стране, средняя длительность жизни медведей составила 5 лет (Frank et al., 2017). Данные из Швеции демонстрируют, насколько материалы промысловой пробы могут отличаться от оценки возрастного состава популяции, полученной неинвазивным методом: состав промысловой пробы заметно моложе.

Половой зрелости бурые медведи в России достигают в возрасте 5–6 лет (самцы) и 4–5 (самки) (Завацкий, 1987; Пажетнов, 1990). По визуальным наблюдениям в Кроноцком заповеднике на нерестовой реке признаки старения имели 11.6% медведей обоего пола (Серёдкин, Пачковский, 2004). В этом же заповеднике 20 лет подряд велись наблюдения (Николаенко, 2003) в природе за двумя самцами; самцы дожили до возраста 28 и 29 лет. Добытые в природе наиболее старые медведи Туруханского р-на Красноярского края имели возраст: самец — 39, самка — 29 лет (Завацкий, 1981). Как показали наблюдения в неволе (Colmenares, Rivero, 1983) и в природе в ландшафтах с невысокой лесистостью (где медведи более доступны визуальным наблюдениям), стареющие самцы при очень внушительных размерах нередко проигрывают более молодым, активным и агрессивным самцам в борьбе за право спариться

с рецептивной медведицей (Николаенко, 2003; Гордиенко, 2012; Пучковский, 2017). Как следует из обзорной публикации (Гептнер и др., 1967, с. 450), “один медвежонок чаще бывает у молодых и старых медведиц”.

В национальном парке Глейшер, США, в порядке регулирующего изъятия были отстреляны 4 самки возрастом от 9 до 30 лет (Martinka, 1974). Материалы по репродуктивному созреванию (возраст первого помета) и старению самок бурого медведя, полученные из 18 популяций Северной Америки и двух – Швеции (Schwartz et al., 2003), объединили 4726 регистраций радиомеченных медведиц. Большинство медведиц созревает в возрасте 5 лет, однако первый помет медведицы в природе приносят, как правило, на несколько лет позднее. Наиболее велик репродуктивный вклад медведиц в возрасте 9–15 лет; репродуктивное старение становится заметным с 16 лет, но особенно быстро происходит после 25 лет. Ни одна медведица старше 29 лет не рожала (van Daele et al., 2001; Steyaert et al., 2012), в то время как самой старшей из зарегистрированных в природе самок было 34 года.

На полуострове Аляска из 344 добытых бурых медведей самыми старыми были самец 13 лет и самка – 15 лет (Glenn, 1980). Как показали многолетние исследования популяций бурого медведя Большой Йеллоустонской экосистемы и ряда других регионов Северной Америки и Швеции (van Manen et al., 2014; Yellowstone grizzly..., 2017), у самцов снижение репродуктивного вклада в демографию популяции может иметь причиной не столько ослабление репродуктивной функции, сколько уменьшающуюся способность физически соревноваться за самок с более молодыми самцами. Хотя в природе самцы доживают до 30 лет, ни один самец бурого медведя старше 27 лет не был зарегистрирован как репродуктивно успешный (Steyaert et al., 2012). В Японии (о. Хоккайдо) из добытых спортивной охотой и в порядке регулирующего отстрела проблемных бурых медведей ($n = 823$) 98% имели возраст, не превышающий 16 лет (Sato, 2009). Самыми старыми из всех оказались самец 30 лет и самка 34 лет.

Возраст поколения (генерации) бурых медведей центральной части Европейской России составляет в среднем 8 лет в эксплуатируемой популяции и 9–10 лет – в охраняемой популяции (Пажетнов, 1993а). С учетом сохранения репродуктивных возможностей и реальной длительности жизни зверей, составляющих репродуктивное ядро популяции, имеющие данные по демографии (Данилов, 1988; Пажетнов, 1993б; Чернявский, Кречмар, 2001; Туманов, 2017; Bunnell, Tait, 1985; Swenson et al., 2001; Schwartz et al., 2003) позволяют оценить длительность жизни одного поколения бурого медведя в среднем близким к 10 годам

(Пучковский, 2005; Пажетнов, 2011). Уточню, что в данном случае важна не средняя продолжительность жизни всех родившихся особей, а только тех, которые составляют репродуктивную часть популяции и обеспечивают рождение следующей генерации. Доля медведей, имеющих возраст 20 лет и более, невелика и с годами быстро снижается, зато прогрессируют признаки старения медведей, снижается также их вклад в репродукцию популяции. Медведи возрастом свыше 30 лет в природных популяциях очень редки; долгожители, возраст которых превысил 40 лет, единично регистрировались в условиях неволи. Репродуктивный вклад в демографию популяции самцов и самок бурого медведя, достигших предельного возраста, понижен.

ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ВЕСА ТЕЛА И ВОЗРАСТНЫЕ ФАЗЫ

По весу взрослые самцы бурого медведя превосходят самок на 30–50%, поэтому показатели веса рассматриваются в материалах обзора, когда это оказывается возможным, порознь. Как установлено (Завацкий, 1987), в Туруханском р-не Красноярского края местные медведи растут и набирают вес до предельного возраста (25–30 лет), однако рост неравномерен. После наступления половой зрелости по мере дальнейшего взросления увеличение веса и общих размеров замедляется. Из добытых в Туруханском р-не медведей 25 взрослых самцов имели средний возраст 15.4 года и 13 самок – 10.2 года (Завацкий, 1991). Взвешивались только медведи, добытые в летние месяцы, когда упитанность зверей минимальна. Средний вес самцов составил 189 кг, наибольший – 264. Средний вес самок – 111 кг, наибольший – 125.

Из уже названных выше материалов можно видеть, что наиболее возрастные медведи составляют незначительную долю популяций, которая со временем сходит на нет. Поэтому изучение динамики веса стареющих особей не обеспечивается достаточным количеством фактов, пригодных для обработки методами математической статистики. На берлоге близ г. Белозёрск (на то время – Новгородская губерния) был добыт (Мельницкий, 1915) очень крупный, “замечательно старый и худой” самец. Предполагается (Лазарев, 1979), что у наиболее старых особей Камчатки вес снижается. Визуальные наблюдения тоже дают некоторые основания предполагать, что вес больных или стареющих особей на пределе жизни может снижаться (Ревенко, 1993). Удалось проследить зимой 2008 г. на Камчатке (<http://shpilenok.livejournal.com/2011/01/11/>, дата обращения 13.02.2021) последние недели жизни крупного, истощенного и, видимо, очень старого медведя. Примеры единичны, но и они дают основания полагать, что вес предельно старых медведей меняется в сторону

Таблица 1. Возрастные фазы онтогенеза бурого медведя, выделяемые по преобладающей функции, и возрастной тренд динамики веса тела

Показатели	Возрастные фазы				
	рост	созревание	репродукция	старение	дегенерация
Возрастной диапазон, годы	0–6	4–6	7–15	≥16	≥25
Динамика роста	Быстрый	Умеренно быстрый	Замедляющийся	Затухающий	Отрицательный

понижения. Предположительно, такому вектору динамики соответствует фаза возрастной дегенерации (табл. 1).

Бурые медведи на п-ове Аляска достигают 95% от предельного веса в возрасте: самцы – 6.5 лет, самки – 4.5 лет (Glenn, 1980). Медведи старше этих возрастных показателей продолжают набирать вес, но скорость этого процесса понижается. Средний вес пяти самцов старше 9 лет составил 389 кг, 25 самок старше 9 лет – 207 кг. Максимальный вес оказался у самца возраста 10 лет 442 кг, у самой крупной самки 15 лет – 277 кг. Оценки возрастной динамики веса тела бурых медведей Северной Америки, сделанные по материалам из более поздних публикаций (Hilderbrand et al., 1999, 2019), в общем подтверждают выводы автора статьи, цитированной выше.

Зарубежные специалисты склонны обсуждать вычисленную асимптотическую массу тела (asymptotic body mass) (Kingsley et al., 1988; Swenson et al., 2007), которая представляет собой результат возрастной динамики веса, трактуемой как асимптотический процесс: постоянное увеличение с постоянным замедлением увеличения. При этом авторы ссылаются на общебиологическое правило роста живых систем (в данном случае индивидуального уровня) и соответствующие этому правилу уравнение и кривую на графике, предложенные Бергаланфи (von Bertalanffy, 1969). В качестве иллюстрации на рис. 1 представлена од-

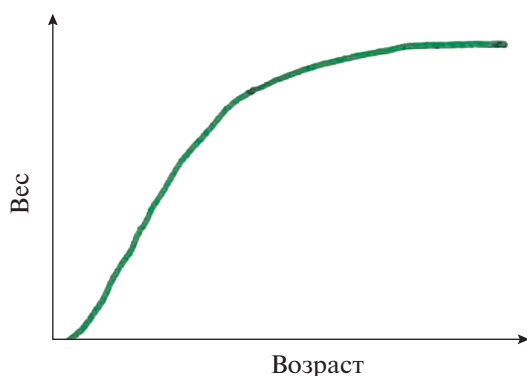


Рис. 1. Графическое выражение (сигмоидальная кривая) правила биологического роста Л. фон Бергаланфи. По вертикальной оси – вес, по горизонтальной – возраст.

новершинная кривая, которая выражает связь между возрастом и весом тела особи (<https://animalbiosciences.uoguelph.ca/~swatland/HTML10234/LEC20/LEC20.html>, дата обращения 05.03.2021). Располагая данными о возрасте конкретного медведя и весе его тела на момент исследования, используя уравнение правила роста, зарубежные коллеги получают кривую линию, которая должна демонстрировать тренд возрастной динамики веса особи. Подобные графические материалы нашли место в ряде публикаций (Kingsley et al., 1988; Hilderbrand et al., 1999, 2019; Swenson et al., 2007). На таких графиках не бывает отражена дегенеративная фаза динамики веса тела (табл. 1).

На основе обобщения материалов о весе тела медведей разного возраста, изложенных выше, и с учетом правила роста Бергаланфи нами названы возрастные фазы динамики роста (табл. 1), которые в целом составляют основной тренд динамики. Фазы выделены по наиболее характерной функции. Фаза роста характеризуется быстрым увеличением веса тела. В фазе созревания медведи достигают половой зрелости, причем скорость роста замедляется. В фазе репродукции осуществляется наибольший репродуктивный вклад в демографию популяции, вес тела продолжает увеличиваться, но скорость увеличения заметно снижена. В фазе старения репродуктивный вклад понижается, темп прироста веса тела минимален. В фазе дегенерации репродуктивный вклад стремится к нулю, вес тела может снижаться.

Количество особей в популяции, которые представляют названные фазы, с возрастом тоже снижается, особенно заметно – для фаз 4 и 5. Более того, в эксплуатируемых популяциях медведей с явными признаками старения может и не быть вовсе (Glenn, 1980; Krofel et al., 2012). По этой причине обеспеченность материалами, которые доступны для изучения фаз старения и дегенерации, минимальна. Соответственно, характеризовать представителей этих фаз пока можно по единичным примерам и на основе предположений до накопления фактических материалов в нужном количестве. Более определенно можно полагать, что вклад стареющих медведей (фазы 4 и 5) в репродукцию популяции и в ее генофонд минимален. Эти категории из возрастного состава популяций бурого медведя являются примерами избыточности по отношению к функции

репродукции живых систем на популяционно-видовом уровне организации (Пучковский, 1999). Поясню: при минимальном прессе охоты и на особо охраняемых территориях медведи-долгожители могут в популяции сохраняться, но уже находиться за пределами репродукционного процесса.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЕСА ТЕЛА

В популяциях бурого медведя, как правило, хорошо выражена сезонная динамика веса тела. Осенью звери усиленно питаются, набирая жировые запасы, необходимые для расходования в период зимнего сна и в первые недели после выхода из берлоги (Медведи..., 1993; Bears..., 1994; Yellowstone grizzly..., 2017). Заметное накопление жировой массы начинается во второй половине августа, с переходом на достаточно калорийные массовые корма. За нажировочный период (период гиперфагии в англоязычных публикациях) масса тела возрастает, достигая максимума перед залеганием в берлоги. В таежных регионах России жировые запасы могут достигать у взрослых медведей 30% от массы всего тела (Пажетнов, 1990).

В сводной публикации европейских авторов сравнивались показатели веса тела бурых медведей на севере (Швеция и Норвегия) и юге (Словения и Хорватия) Европы (Swenson et al., 2007). Северные медведи расходовали жировые запасы и теряли к весне 26% от веса осенью (самцы) и 39% (самки). Южные самки теряли к весне 18%, у самцов заметных различий не было выявлено. При этом авторы исследования отметили, что зимний сон у южных медведей вдвое короче, более того, часть медведей-самцов этого региона вообще не ложится в берлоги.

Согласно данным (Завацкий, 1987), в Туруханском р-не Красноярского края ко времени залегания в берлоги жировые запасы составляют от 17 до 25% живого веса тела. Самец, добытый на Северо-Востоке Сибири (Чернявский, Кречмар, 2001), при весе тела 211 кг имел 55 кг жира. Из обзора публикаций по регионам Сибири (Смирнов, 2017) следует, что осенне-зимняя упитанность бурых медведей обоего пола составляет 20–25%.

Таким образом, сезонный тренд динамики веса тела бурого медведя отражает накопление жировых запасов, которые достигают максимальных значений поздней осенью, ко времени залегания в берлоги. К весне происходит уменьшение общего веса тела за счет расходования жировых запасов. Выраженность этой динамики напрямую зависит от суровости и продолжительности зимы и, соответственно, от продолжительности зимнего сна (Строганов, 1962; Гептнер и др., 1967; Медведи..., 1993; Смирнов, 2017; Hilderbrand et al., 1999, 2019;

Friebe et al., 2001). Моделирование энергетики зимнего сна показало, что при длительности периода гибернации свыше 120 дней, для репродуктивного успеха медведицы запас жира не может быть менее 19% от осеннего веса ее тела (López-Alfaro et al., 2013).

По исследованиям в России, при выходе из берлоги медведей часть их жировых запасов еще сохраняется (Пажетнов, 1990; Устинов, 1993; Чернявский, Кречмар, 2001; Туманов, 2017), но в течение нескольких недель они полностью расходуются.

Особую категорию представляют собой медведи-шатуны (Бромлей, 1965; Гептнер и др., 1967; Формозов, 1976; Медведи..., 1993), которые в отдельные годы регистрировались в ряде регионов России (Пучковский и др., 2019). По времени регистрации шатуны приурочены к осени и зиме. Наличие шатунов свойственно регионам с суровой, продолжительной и многоснежной зимой; они появляются в годы неурожая основных нажировочных кормов (Гудритис, 1963; Павлов, Жданов, 1972; Медведи..., 1993; Смирнов, 2017). Среди шатунов, которые обследованы специалистами, количественно преобладали взрослые самцы (Смирнов, 2017; Кожечкин, Смирнов, 2017; Mogdosov, 2005). Для шатунов также характерна высокая или крайняя степень истощения и, соответственно, пониженный вес тела (Гудритис, 1963; Формозов, 1976; Смирнов, 2017; Пучковский, Буткалюк, 2020). Смертность среди шатунов повышена, в течение первых месяцев зимы эта категория медведей вымирает. Есть основания предполагать, что динамика веса тела шатунов подобна таковой предельно старых медведей и соответствует дегенеративной фазе (табл. 1).

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕСА ТЕЛА

О значительной географической изменчивости бурого медведя Старого Света писали многие авторы (Миддендорф, 1851; Огнёв, 1931; Строганов, 1962; Гептнер и др., 1967; Давиташвили, 1970; Чернявский, Кречмар, 2003; Couturier, 1954; Kurtén, 1973). Исследования по генетике популяций и филогеографии бурого медведя, основанные на использовании методов палеозоологии и молекулярной генетики и рисующие довольно сложную картину становления и статуса современных подвидов и географических популяций (Барышников, 2007; Kitchener et al., 2020), в статье не рассматриваются.

В фундаментальной сводке (Couturier, 1954) указан наибольший вес бурых медведей из Пиренейских гор: для самца – 350, для самки – 250 кг. Согласно современной публикации (Swenson et al., 2007), медведи-самцы из Южной Европы

(территории Словении и Хорватии) имели весной средний вес тела 248 кг ($n = 111$), самки – 115 кг ($n = 67$). Медведи Северной Европы (территории Швеции и Норвегии) весной весили 201 (самцы, $n = 412$) и 96 кг (самки, $n = 446$). Данные о весе тела осенью для южных популяций: 243 (самцы, $n = 83$) и 141 кг (самки, $n = 69$); значения веса осенью для северных популяций составляют 273 кг (самцы, $n = 301$) и 158 (самки, $n = 281$). То есть при использовании для сравнения веса зверей, накопивших жировой запас для зимнего сна, северные медведи выглядят несколько тяжелее южных. По результатам весенних определений, напротив, обнаруживается весовое превосходство южных медведей.

Наши соотечественники пишут, что “о добытых медведях массой 300 кг в Республике Коми достоверных сведений нет” (Полежаев, Нейфельд, 1998, с. 67). В Лапландском заповеднике предельный вес взрослых самцов – 315 кг, для 13 особей средний вес составил 185 кг. Для самок ($n = 10$) аналогичные показатели составили 175 и 135 кг (Гилязов, 2011). В Карелии из 75 взвешенных только три взрослых самца весили более 300 кг (320, 340 и 370) (Данилов, Тирронен, 2017). Вес добытых медведей из Архангельской обл. находился в пределах 100–300 кг (Вайсфельд, 1993). Вес отстрелянных взрослых медведей в Тверской обл. составил: одна самка – 175 кг; 6 самцов – от 230 до 315 кг (Пажетнов, 2006). Из 223 медведей, добытых в Удмуртии за 1986–1989 гг., 162 имели вес в пределах 100 кг и только 4 превышали по весу 200 кг (Лоскутов и др., 1993). Предельный вес медведей из Башкирии – 300–320 кг (там же).

Из более чем 120 медведей, добытых в Томской обл., лишь 2 оказались тяжелее 300 кг. В основном они имели вес от 100 до 150 кг (Лялин, 1983). Вес и размеры бурого медведя, обитающего в Западном Саяне, не отличаются от популяций Средней Сибири (Туруханский р-н Красноярского края) (Завацкий, 2004). По размерам тела медведи из Якутии мельче, чем в других регионах Сибири и Дальнего Востока (Тавровский и др., 1971; Ахременко, Седалишев, 2008), в частности, вес взрослых самцов Якутии не превышал 140–150 кг (Тавровский и др., 1971). Для медведей Камчатки установлено (Лазарев, 1979), что предельного веса самки достигают в 9–10 лет, самцы – в 18–20 лет. Данные о весе уссурийских бурых медведей, собранные в 1970-е гг. в Амуро-Уссурийском крае (Кучеренко, Баталов, 1979), особенно впечатляют. Взвешивались туши (без шкуры, внутренностей, головы и лап): 437, 470 и 505 кг, пол указан только для последней туши (самец). Авторы предположили, что живой вес последнего медведя был близок к 750 кг. Есть данные о бурых медведях с о. Хоккайдо (Sato, 2009). Средний вес живых медведей в природе составил: самцов – 192.4 ($n = 7$), самок – 102.9 кг ($n = 31$). Максимальный вес,

установленный соответственно в ноябре и октябре: самца – 400 кг, самки – 152 кг.

Показатели трофейной характеристики бурых медведей зарубежной Европы и России (измерения черепа и шкур) несколько возрастают с продвижением с запада на восток, наиболее значительны они для медведей Камчатки (Козловский, Колесников, 2007). Весовые показатели медведей Камчатки, южной части Дальнего Востока (Приамурье) также наиболее велики (Гептнер и др., 1967), к ним приближаются по размерам медведи Сахалина и Курильских о-вов (Юдин, 1993; Чернявский, Кречмар, 2001, 2003), о. Хоккайдо (Sato, 2009). Причину крупных размеров особей популяций бурого медведя, населяющих прибрежные районы северо-востока Азии, можно видеть в доступности, разнообразии и полноценности кормов, представленных прежде всего идущими на нерест лососевыми рыбами (Воронов, 1974). Крупные размеры камчатского и уссурийского подвидов бурого медведя также связывают (Формозов, 1976) с разнообразием и обилием кормов, а более мелкие размеры особей других географических рас – с условиями сравнительно скудного питания.

Популяциям бурого медведя (в том числе тем, которые принято именовать гризли) Северной Америки также свойственна значительная географическая изменчивость длины тела и размеров черепа (Rausch, 1963; Kurtén, 1973; Kitchener et al., 2020). Медведи п-ова Аляска, о-вов Афонгак и Кодьяк наиболее крупные, медведи внутренних территорий штата Аляска и континентальных популяций заметно мельче (Glenn, 1980; McDonough, Christ, 2012). Крупные размеры особей окраинных популяций генетически детерминированы, соответствуют довольно суровому климату и хорошим кормовым условиям. По мнению многих исследователей, показатели веса медведей, подобно линейным показателям, обусловлены факторами питания и плотности популяции и, в зависимости от их благоприятности, различаются среди популяций, населяющих разные территории (Kingsley et al., 1988; Hilderbrandt et al., 1999, 2018, 2019; Schwartz et al., 2003; Zedrosser et al., 2006, 2007; van Daele et al., 2012). Масса тела взрослых бурых медведей колеблется от 80 кг до более 600 кг; наиболее значительные показатели веса тела (так же, как и линейные размеры) свойственны прибрежным популяциям Аляски, где для этих хищников имеется доступ к водоемам с мигрирующими лососями, к пищевым объектам на побережье океана, к ягодникам, и в целом пищевые условия наиболее благоприятны. Близкие по высокому уровню благоприятности для популяции бурого медведя условия свойственны Камчатке (Ревенко, 1993; Честин и др., 2006; Гордиенко, 2012). Выдающиеся весовые показатели медведей Амуро-Уссурийского края

(Кучеренко, Баталов, 1979) пока не нашли объяснения.

Названные выше материалы по географической изменчивости веса тела бурого медведя проявляют удовлетворительное соответствие очерку географических закономерностей изменчивости размеров бурого медведя (Гептнер и др., 1967). Весовые характеристики популяций, населяющих Европу (за рубежом и в пределах России) и Западную Сибирь (европейско-сибирские медведи) (Гептнер и др., 1967), близки. Несколько крупнее медведи Алтае-Саянской горной системы и Восточной Сибири, части территорий Дальнего Востока (восточно-сибирские медведи) (Гептнер и др., 1967). Особое место занимают популяции Якутии, которым свойственны сравнительно мелкие размеры особей. В пределах этого огромного региона тоже проявляется географическая изменчивость, пока еще недостаточно изученная. Имеющиеся материалы позволили предположить, что северные популяции мельче тех, что обитают в южных и восточных частях Якутии (Боесков и др., 2011). Популяции медведей, населяющие в пределах России тихоокеанское побережье, о-ва Северной Пацифики (Сахалин, Шантарские и Курильские, Хоккайдо) и Камчатку, отличаются более крупными линейными размерами и весом тела. Наиболее крупные для Евразии медведи характерны для Камчатки и Амуро-Уссурийского края. В последнем случае речь идет об уссурийском медведе (Гептнер и др., 1967; Чернявский, Кречмар, 2003), весовые характеристики и распространение которого нуждаются в уточнении.

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕСА ТЕЛА

О значительной индивидуальной изменчивости бурого медведя по многим признакам и о разнообразии предполагаемых причин изменчивости писали многие авторы (Миддендорф, 1851; Ширинский-Шихматов, 1900; Огнёв, 1931; Строганов, 1962; Гептнер и др., 1967; Давиташвили, 1970; Couturier, 1954; Kurtén, 1973).

По наблюдениям на п-ове Аляска (Glenn, 1980), одновозрастные медведи различаются между собой по весу и размерам довольно сильно, в том числе – в пределах одного выводка. Предполагаемых причин целый ряд: конкуренция за молоко между медвежатами в выводке; забота матери, которой может не хватать на всех медвежат; не всегда равные условия питания в семье и при переходе к самостоятельной жизни и проч. Работы по передержке медвежат при подготовке их к выпуску в природные условия дали хорошие возможности для выявления изменчивости медвежат-сеголетков по боязливости, активности и иным чертам поведения, весу и скорости роста, размерным показателям и другим признакам

морфологии и физиологии (Пажетнов и др., 1999).

Описан медведь (Сабанеев, 1878), вероятно, весивший “никак не менее тридцати пудов” (480 кг), убитый в Екатеринбургском уезде. Вес 9 взрослых медведей на Северо-Востоке Сибири (Чернявский, Кречмар, 2001) варьировал от 145 до 270 кг. Но один самец, добытый в октябре 1984 г. в бас. р. Анадырь, выделялся огромным весом (приблизительно 600 кг).

Есть факты и противоположной крайности. Среди медвежат из одного выводка бывает отстающий в росте, своего рода заморыш. Заморыши описаны по наблюдениям в природе (Завацкий, 2004). Такими фактами, основанными на наблюдениях в полувольных условиях, располагают специалисты по подготовке медвежат к выпуску в природу (Пажетнов и др., 1999). Медведица способна родить 1–4 (очень редко больше) медвежат (Строганов, 1962; Данилов, 2017; Смирнов, 2017). Медвежата из больших выводков вынуждены конкурировать за пищу, заботу и защиту медведицы, в таких выводках больше вероятность появления заморышей, которым не будет хватать молока. Вероятность гибели таких медвежат повышена. Общеизвестно, например, что камчатских медведей отличают крупные размеры. Но и там могут быть встречены сравнительно некрупные (для своего возраста) особи. Так, на территории Южно-Камчатского заказника медведица с двумя медвежатами-сеголетками имела вес 120 кг в возрасте 18 лет (Гордиенко, 2012).

ВЕС ТЕЛА В НЕВОЛЕ

В природе перед залеганием в берлоги медвежата-сеголетки весят 30–40 кг, а в зоопарках к декабрю откармливаются и до 80 кг (Верещагин, 1978). Выращенные в полувольных условиях медвежата-сеголетки успевают набрать ко времени залегания в берлогу вес примерно в 1.5 раза больший, чем медвежата в диком состоянии (Терновский, Терновская, 1972). “В естественных условиях к концу нажировочного периода (ноябрь) медвежата-сеголетки весят 35–45 кг ..., тогда как при искусственном питании – 60–70 кг” (Пажетнов, 1990, с. 114). Цитируемый автор объясняет такое отличие “не только обилием и доступностью пищи, но и разной степенью двигательной активности”.

В зоопарках медведи могут достигать огромного веса (Гильмутдинов, Малёв, 2011): в зоопарке г. Мена (Черниговская обл.) бурый медведь весил 600 кг; два бурых медведя в зверинце г. Бузулук (Оренбургская обл.) в возрасте около 4 лет имели вес приблизительно 400 кг каждый.

ПРИРОДА ИЗМЕЛЬЧАНИЯ ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Теоретические основы динамики признаков живых систем на индивидуальном и популяционно-видовом уровнях обобщены в трудах по эволюционной биологии (Шмальгаузен, 1968, 1982; Грант, 1991; Пучковский, 2013; Blanckenhorn, 2000) и по вопросам управления популяциями охотничьих животных (Уатт, 1971; Шварц, 1981; Павлов, 1989). Обстоятельный обзор публикаций по филогенетике, таксономии и изменчивости видов семейства медвежьих Ursidae представлен в монографии (Барышников, 2007). На этих теоретических положениях основывается интерпретация материалов по изменчивости веса тела бурого медведя, изложенных выше.

Теоретически вес и общие размеры бурого медведя могут изменяться со временем и различаться в разных популяциях в соответствии с тремя различными модусами адаптации: онтогенетическим (1), демографическим (2) и эволюционным (3).

1. В процессе онтогенеза индивид испытывает воздействие условий среды, различных по степени благоприятности, что проявляет себя в возрастной, географической, сезонной изменчивости веса тела, в том числе при обитании в неволе. Онтогенетические адаптивные изменения ненаследственны, то есть не отражаются в генетических структурах.

2. В популяции под влиянием комплекса причин могут измениться демографические характеристики: возрастной и половой состав. При этом могут измениться весовые показатели популяции (средние величины, лимиты). Соотношение полов и возрастных групп, сопутствующие им весовые показатели могут измениться за время существования одного поколения, что само по себе не отразится в генофонде и может быть обратимым.

3. Совместное действие факторов эволюции при участии селективного отстрела способно со временем изменить вес и общие размеры особей популяции, что отразится в генотипе особей и генофонде популяции.

Высказано предположение, что избирательность отстрела “очень быстро” и “повсеместно” (Степаненко, 2020, с. 31) приводит к измельчанию популяций бурого медведя. Каковы же факты, относящиеся к этой теме, и что знают об измельчании популяций бурого медведя ученые, которые занимались сбором, изучением этих фактов и их осмыслением? Известно, что в самых разных странах зарубежья и в части регионов России за счет интенсивной охоты на медведей длительность их жизни сокращена, и они не достигают предельных размеров. То есть наиболее понятное объяснение некоторого измельчания добываемых медведей в пределах эксплуатируемых популяций состоит в омоложении возрастного состава

таких популяций. Это объяснение, до сих пор не утратившее своего значения, предложено еще в XIX в. (Миддендорф, 1851). В наше время известно достаточно много примеров некоторого сокращения встречаемости наиболее крупных (по весу и размерам) особей в эксплуатируемых популяциях бурого медведя (Воронов, 1974; Медведи..., 1993; Валенцев и др., 2006; Лайшева, 2006; Филь, 2006; Данилов, Тирронен, 2017; Смирнов, 2017; Krofel et al., 2012).

Согласно данным, численность бурого медведя во многих губерниях европейской части России в начале XX в. была невысокой вследствие интенсивной охоты, звери весом свыше 200 кг добывались на берлогах редко (Мельницкий, 1915). Автор представил обзор данных (собственных и его современников) о весе убитых медведей: в Новгородской губернии 82 взрослых медведя в среднем имели вес 8 пудов (128 кг), самый тяжелый из них весил 13 пудов (208 кг); в Олонецкой и Новгородской губерниях из не менее 600 медведей, средний вес которых (включая вес медвежат) составил 4.5 пудов (72 кг), самый крупный медведь весил 16 пудов 12 фунтов (261.5 кг), при этом зафиксирован случай, когда медведь имел вес 18 пудов 7 фунтов (291 кг). Сам Н.А. Мельницкий не встречал медведей более 14 пудов (224 кг). Считается (Пажетнов, 1990, с. 190), что на то время (конец XIX—начало XX вв.) жизнь медведей была короткой и они не успевали достигнуть наиболее крупных размеров. “В наше время не приходится говорить об измельчании бурого медведя в Центре России: зверь массой 250–270 кг не такая уж большая редкость” (там же).

В Швеции бурый медведь в прошлом истреблялся как вредный, опасный зверь, и в 1930-е гг. стал редким. В дальнейшем отношение к этому виду изменилось, его численность стала расти, и в последние десятилетия на бурого медведя практикуется охота. Медведи в странах Северной Европы не только восстановили численность, но по своим размерам близки к тем, что обитают в европейской части России в наше время; их вес в единичных случаях превышает 300 кг (Swenson et al., 2007). Из этих примеров и из публикаций по Европейской России (Пажетнов, 1990; Пажетнов и др., 2002; Данилов, 2017) следует, что измельчание медведей вследствие интенсивной охоты в рамках десятилетий (возможно, и первых столетий) обратимо. То есть некоторое снижение пресса охоты, при котором средняя продолжительность жизни медведей увеличивается, позволяет медведям современных поколений набрать достаточно большой вес тела.

Зарубежные коллеги (Krofel et al., 2012) привели данные по отстрелу и другим формам изъятия медведей из популяции в Словении в 1998–2008 гг., проведя анализ возрастного (возраст определялся

по срезу зубов) и полового состава промысловой пробы. Эти материалы частично цитируются выше. Среди взрослых медведей самки составили 36,2%. Медведи массой свыше 150 кг (такого веса достигают самцы в 6 лет) составили из выборки не более 10%. Самцы в составе такой популяции не достигают предельного веса (для Словении это 330 кг), их трофейная ценность невысока. Очевидно, что режим отстрела медведей в данном случае направлен на поддержание воспроизводства популяции на высоком уровне и на сохранение ее омоложенного состава (Пучковский, 2017).

Особый случай – пример с медведями Кавказа. На Кавказе известен и много лет изучался удивительный, но реальный феномен (Кудактин, Честин, 1993): совместное существование (вплоть до формирования общих гонных групп в гонный период) трех форм бурого медведя. Феномен настолько необычный, что ученые вынуждены были использовать для обозначения этих форм термин “экоморфа”. Такие экоморфы, различающиеся по размерам особей и ряду иных биологических характеристик, не соответствуют формальным критериям подвида (считается, что подвиды всегда аллопатричны, то есть совместно не обитают (Майр, 1968, 1971)), но ведут себя как разные виды, способные к ассортативному (избирательному) скрещиванию. Экоморфу *caucasicus* отличают наибольшие размеры, поэтому она наиболее привлекательна для охотников и по названной причине чаще подвергается отстрелу. В этом примере избирательное изъятие более крупной экоморфы вполне реально (Кудактин, Честин, 1993; Лайшева, 2006). Но данный случай уникален, других мест с симпатричными (сообитающими) экоморфами бурого медведя в России (возможно, что и нигде в мире) больше нет. Столь необычная популяция Кавказа должна быть объектом особой охраны, организации эволюционного мониторинга и исследования с применением генетических методов.

На Камчатке с 1990-х гг. существует трофейная охота на медведя с явно выраженной избирательностью по размеру особей. В промысловой пробе преобладают взрослые (нередко с признаками старения) самцы (Валенцев и др., 2006). Соответственно, за многие годы такого изъятия авторами отмечается некоторое омоложение популяции и снижение вероятности встретить предельно крупных самцов. Учеты за ряд лет, включая учеты с воздуха (Гордиенко и др., 2006), показали, что среди взрослых медведей Камчатки в природе (то есть среди живых медведей!) заметно преобладают самки (Гордиенко, 2012). Исследовательница тоже связывает эти изменения с трофейной охотой на полуострове, избирательностью отстрела (с. 58). Из материалов, полученных в результате изучения популяций бурого медведя Камчатки, следует, что вследствие отстрела (в значительной мере направленного на получение

ценного трофея) среди выживших повышается доля взрослых самок, менее привлекательных для охотника. Одновременно снижается доля взрослых самцов, среди которых наиболее крупные (обычно наиболее старые) становятся все более редкими. В конечном счете названные изменения полового и возрастного состава оцениваются как измельчание особей в популяции.

В обзорной публикации (Смирнов, 2017, с. 209) выражено опасение, что отстрел наиболее крупных самцов-доминантов “ведет к ухудшению наследственных качеств потомства”. На с. 288 высказано предположение: “измельчание новых поколений зверей свидетельствует, что меняется в худшую сторону генофонд популяции медведей”.

Вот другая группа мнений о фактах измельчания популяций бурого медведя и о том, насколько эти факты связаны с генофондом. “Отстрел крупных самцов, а особенно особей с признаками старения, нельзя считать воздействием, несущим в себе угрозу генофонду популяции медведя” (Филь, 2006, с. 145). “Охота только на очень крупных зверей селективна и при длительном сохранении такой практики, теоретически, может привести к генетическому отбору в сторону измельчания особей в популяции” (Данилов, Тирронен, 2017, с. 13). Ученые, основательно изучающие бурого медведя Камчатки и допускающие селективную роль трофейной охоты, считают преждевременным делать определенные выводы об ухудшении генофонда популяций, “по крайней мере, до получения результатов генетических исследований по данному вопросу” (Валенцев и др., 2006, с. 49).

В целом избирательный отстрел медведей с высокой трофейной ценностью ведет к некоторому омоложению локальных эксплуатируемых популяций, и предположения о возможном (за многие годы трофейной охоты!) снижении средних размеров местных взрослых медведей не лишены оснований. Но на Камчатке трофейная охота не ведется по всей территории обитания бурых медведей, да и в других регионах России тоже есть особо охраняемые природные территории, населенные медведями, где трофейная охота проводится не на всех площадях, открытых для охоты.

Обратимся к селекции и ее генетическим основам. Насколько известно, селекцией бурого медведя специально никто не занимался, поэтому воспользуемся аналогиями из теории селекции и примерами из животноводства. Генотип особи в течение индивидуальной жизни относительно стабилен (Дубинин, Глембоцкий, 1967; Трапезов, 2009; Инге-Вечтомов, 2010). Однако свойства быков как производителей в практике разведения крупного рогатого скота имеют свой возрастной оптимум от 4 до 10 лет (Маркушин, 1983). После этого наступает период постепенно-

го угасания половых функций, но генотип производителя остается прежним. Строго говоря, с возрастом за счет появления геномных мутаций гены половых клеток могут измениться, а это значит, что у стареющих особей такие генетические изменения более вероятны, чем у молодых производителей (Инге-Вечтомов, 2010). В генетике человека известна прямая зависимость частоты вновь возникающих мутаций от возраста родителей (Фогель, Мотульски, 1990; https://elementy.ru/novosti_nauki/433114/Chislo_mutatsiy_u_detey_zavisit_ot_vozrasta_oboih_roditeley, дата обращения 07.03.2021). Однако такого уровня генетические исследования в популяциях бурого медведя пока не осуществлены, точными знаниями в этой сфере наука не располагает. Можно лишь предполагать, по аналогии с селекцией домашних млекопитающих и генетикой человека, что ценность стареющих бурых медведей как носителей части генофонда популяции в лучшую сторону отличаться не может. Как было отмечено выше, репродуктивный вклад стареющих медведей обоего пола заметно снижается. Соответственно, изъятие из популяции наиболее старых самцов и медведей-шатунов вряд ли способно ухудшить генофонд популяции.

В принципе, селекция медведей, направленная на изменение общих размеров и соответствующие ему эволюционные сдвиги в генотипах особей и генофондах популяций, возможна (Беляев, 1981; Шварц, 1981; Трапезов, 2009), но для их выявления необходим налаженный эволюционный мониторинг. Вопрос эволюционной динамики популяций бурого медведя относится к особой теме эволюционной биологии, по которой имеется множество публикаций. Этот вопрос требует отдельного рассмотрения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизнь особей бурого медведя подразделяется нами на пять возрастных фаз (табл. 1), которые различаются по доминирующим функциям: это рост, созревание, репродукция, старение, дегенерация. Возрастные фазы характеризуются также различиями в динамике веса тела. В зарубежных публикациях отражена традиция (Kingsley et al., 1988; Swenson et al., 2007; Hilderbrand et al., 2019), в соответствии с которой тренд возрастной динамики веса тела удовлетворительно описывается уравнением биологического роста (von Bertalanffy, 1969), но ограничен четырьмя возрастными фазами из названных выше. Однако реальная динамика веса тела бурого медведя несколько сложнее. В некоторых популяциях медведи доживают до фазы дегенерации, отличие которой — уменьшение веса тела (истощение) и полное устранение из репродукции. Возрастная динамика веса осложнена также ежегодным набором жировых запасов в период гиперфагии и постепенным их

расходованием в период зимнего сна и в первые недели после выхода из берлоги. Кроме того, в части регионов России в годы катастрофически низкого урожая нажировочных кормов появляются шатуны, не сумевшие набрать жировых запасов, необходимых для полноценного зимнего сна. Такие медведи обречены на гибель, динамика их веса соответствует фазе дегенерации. Однако возраст шатунов может быть разным.

Как следует из просмотренных материалов об изменчивости веса, обсуждаемых на фоне возрастной динамики, пресс охоты может иметь своим реальным результатом омоложение возрастного состава эксплуатируемой популяции и в этой связи — измельчание ее весовых показателей. Такие изменения обратимы, при снижении пресса охоты показатели возраста и веса особей в популяции восстанавливаются (Пажетнов, 1990; Данилов, 2017). Режим отстрела или отлова может явиться действенным инструментом управления популяциями бурого медведя (Пучковский, 2017), включая весовой, возрастной и половой состав. Практика трофейной охоты (Валенцев и др., 2006; Филь, 2006) и знание основ селекции животных (Беляев, 1981; Шварц, 1981; Трапезов, 2009; Инге-Вечтомов, 2010) пока не дают достаточных оснований для определенных выводов о реальном значении селективной охоты (по размеру, возрасту и полу) в качестве фактора ухудшения генофонда популяций бурого медведя.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо материалов исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахременко А.К., Седалищев В.Т. Экологические особенности бурого медведя (*Ursus arctos* L., 1758) в Якутии // Экология. 2008. № 3. С. 201–205.
- Барышников Г.Ф. Медвежьи (Carnivora, Ursidae). СПб.: Наука, 2007. 541 с.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации // Генетика и благосостояние человека / Ред. М.Е. Вартамян. М.: Наука, 1981. С. 53–66.
- Боевсков Г.Г., Пузаченко А.Ю., Барышников Г.Ф. К проблеме географической изменчивости бурого медведя (*Ursus arctos* L.) в Якутии // Бюл. Моск. общ. испытат. природы. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 1. С. 3–9.
- Бромлей Г.Ф. Медведи юга Дальнего Востока СССР. М.-Л.: Наука, 1965. 120 с.

- Вайсфельд М.А. Северо-Восток Европейской территории России // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993. С. 37–50.
- Валенцев А.С., Воробанов В.Ю., Гордиенко В.Н. и др. Мониторинг и система управления популяцией камчатского бурого медведя // Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 43–49.
- Верещанин Н.К. Бурый медведь // Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесн. пром., 1978. С. 50–69.
- Воронов В.Г. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 164 с.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Морские коровы и хищные // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
- Гильмутдинов Р.Я., Малёв А.В. Содержание медведей в зоопарке – потенциальная опасность для обслуживающего персонала и посетителей // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива существования с человеком / Мат. VIII Всерос. конф. спец., изуч. медведей (Торопецкая биологическая станция “Чистый лес”, 17–21 сентября 2011). Великие Луки: 2011. С. 59–72.
- Гилязов А. Медведь Лапландии // Охота охот. хоз. 2011. № 11. С. 8–12.
- Гордиенко Т.А. Бурый медведь полуострова Камчатка: экология, поведение, управление популяцией. Дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2012. 225 с.
- Гордиенко В.Н., Гордиенко Т.А., Кириченко В.Е. Обзор работ по авиаучету численности бурого медведя на Камчатке // Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 56–64.
- Грант В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Гудритис В.Э. О медведях-шатунах в Восточной Сибири // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 6. С. 960–961.
- Давиташвили Л.Ш. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Тбилиси: Мецниереба, 1970. 254 с.
- Данилов П.И. Демография бурого медведя (*Ursus arctos* L.) в СССР // Фауна и экология наземных позвоночных / Ред. Э.В. Ивантер. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1988. С. 138–154.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 388 с.
- Данилов П., Тирронен К. Бурый медведь и охота на него в Карелии // Охота охот. хоз. 2017. № 12. С. 12–15.
- Дубинин Н.П., Гембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 591 с.
- Завацкий Б.П. К вопросу о продолжительности жизни и сроках наступления половой зрелости бурого медведя // Экология, морфология и охрана медведей в СССР. Тез. докл. / Ред. С.М. Успенский. М., 1981. С. 19–21.
- Завацкий Б.П. Темпы роста бурого медведя в связи с наступлением половой зрелости // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 115–119.
- Завацкий Б.П. Материалы по морфологии бурого медведя Средней Сибири // Медведи в СССР: Сборник научных трудов / Ред. Б.П. Завацкий, Ю.Г. Швецов. Новосибирск: Наука, 1991. 264 с.
- Завацкий Б.П. Снежный барс, бурый медведь и волк Саяно-Шушенского заповедника. Шушенское: Саяно-Шушенский биосферный заповедник, 2004. 127 с.
- Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. СПб.: Н-Л, 2010. 720 с.
- Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК, 2007. 283 с.
- Кожечкин В., Смирнов М. Каннибализм у бурых медведей Центральной Сибири // Охота охот. хоз. 2017. № 1. С. 12–18.
- Козловский И.С., Колесников В.В. Трофейная характеристика бурого медведя в различных регионах Евразии // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства / Мат. Международ. науч.-практ. конф. (Киров, 22–25 мая 2007). Киров: ГНУ ВНИИОЗ, 2007. С. 196–198.
- Кудактин А.Н., Честин И.Е. Кавказ // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993. С. 136–169.
- Кучеренко С.П., Баталов А.С. Особенности маньчжурского бурого медведя // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих / Мат. Всесоюз. совещ. (Москва, 23–27 января 1978). М.: Наука, 1979. С. 225–226.
- Лазарев А.А. Возрастные изменения веса тела и размеров черепа бурого медведя Камчатки // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих / Мат. Всесоюз. совещ. (Москва, 23–27 января 1978). М.: Наука, 1979. С. 364–365.
- Лайшева О.А. Роль охоты в жизни популяции кавказского бурого медведя // Медведи России и прилегающих стран: состояние популяций, система человек–медведи, эксплуатация, охрана, воспроизводство / Мат. VII Всерос. конф. спец., изуч. медведей (Твер. обл., 21–25 августа 2006). Тверь: Центральный лесной заповедник, 2006. С. 62–65.
- Лоскутов А.В., Павлов М.П., Пучковский С.В. Бурый медведь. Волжско-Камский край // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993. С. 91–135.
- Лялин В.Г. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) Томского Приобья // Экология наземных позвоночных Сибири. Томск: ТГУ, 1983. С. 39–46.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

- Маркушин А.Л.* Сроки использования сельскохозяйственных животных. М.: Россельхозиздат, 1983. 157 с.
- Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993. 519 с.
- Мельников В.К., Мельников В.В.* Современные проблемы организации охотничьего хозяйства России, охотничьего туризма и анализ правового обеспечения его в зарубежных странах и России. М.: Минсельхоз РФ, 2008. 367 с.
- Мельничкий Н.А.* Медведь и охота на него. Петроград: Наша охота, 1915. 223 с.
- Миддендорф А.Ф.* Естественная история медведя обыкновенного (*Ursus arctos* L.). СПб.: К. Вингебер, 1851. С. 187–296.
- Николаенко В.* Камчатский медведь. М.: Логата, 2003. 120 с.
- Огнёв С.И.* Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. М., Л.: ГИЗ, 1931. 776 с.
- Павлов Б.К.* Управление популяциями охотничьих животных. М.: Агропромиздат, 1989. 144 с.
- Павлов М.П., Жданов А.П.* О миграциях и агрессивном поведении бурых медведей в сибирской тайге // Экология, морфология, охрана и использование медведей / Ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1972. С. 64–66.
- Пажетнов В.С.* Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990. 215 с.
- Пажетнов В.С.* Экологические основы охраны и управления популяциями бурого медведя Центральной части Европейской России: Дис. ... док. биол. наук (в виде научного доклада). М.: ИЭМЭЖ, 1993а. 48 с.
- Пажетнов В.С.* Бурый медведь. Центр Европейской территории России // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993б. С. 5–51.
- Пажетнов В.С.* Гибель бурых медведей (*Ursus arctos*) и результативность охоты на них в Тверской области // Медведи России и прилегающих стран: состояние популяций, система человек–медведи, эксплуатация, охрана, воспроизводство / Мат. VII Всерос. конф. спец., изуч. медведей (Твер. обл., 21–25 августа 2006). Тверь: Центральный лесной заповедник, 2006. С. 83–85.
- Пажетнов В.С.* Человек–бурый медведь. Формирование взаимоотношений // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком / Мат. VIII Всерос. конф. спец., изуч. медведей (Торопецкая биологическая станция “Чистый лес”, 17–21 сентября 2011). Великие Луки: 2011. С. 213–221.
- Пажетнов В.С., Пажетнов С.В., Пажетнова С.И.* Методика выращивания медвежат-сирот для выпуска в дикую природу. Тверь: А. Ушаков и К°, 1999. 48 с.
- Пажетнов В.С., Пажетнов С.В., Пажетнова С.И.* Бурый медведь Западного Валдая // Состояние популяций крупных хищных млекопитающих в заповедниках России / Бюл. научно-методического центра по изучению крупных хищных млекопитающих в заповедниках России / Ред. А.С. Желтухин, В.В. Кочетков. М., 2002. Вып. 2. С. 148–161.
- Полежаев Н.М., Нейфельд Н.Д.* *Ursus arctos*, бурый медведь // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. 2. Ч. 2. Китообразные, Хищные, Ластоногие, Парнопалые. СПб.: Наука, 1998. С. 66–79.
- Пучковский С.В.* Избыточность живых систем: понятие, определение, формы, адаптивность // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 6. С. 642–653.
- Пучковский С.В.* К- и г-стратегии выживания: признаки, критерии, мозаичность // Вестн. Удмурт. ун-та Сер. биол. Науки о земле. 2005. № 10. С. 17–40.
- Пучковский С.В.* Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве–времени. Ижевск: “Удмуртский университет”, 2013. 443 с.
- Пучковский С.В.* Популяции бурого медведя и цели природопользования // Охота охот. хоз. 2017. № 9. С. 14–17.
- Пучковский С., Буткалюк В.* Проблемные медведи и потенциальные шатуны Сахалина // Охота охот. хоз. 2020. № 8. С. 6–10.
- Пучковский С.В., Рублёва Е.А., Буйновская М.С.* Шатуны бурого медведя в России // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. биол. Науки о Земле. 2019. Т. 29. Вып. 1. С. 124–136.
- Ревенко И.А.* Бурый медведь. Камчатка // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993. С. 380–402.
- Сабанеев Л.П.* Медведь и медвежий промысел на Урале // Природа и охота. 1878. Т. 4. Вып. 12. С. 35–62.
- Серёдкин И.В., Пачковский Д.* Питание бурого медведя лососем на реке Кроноцкой в 2003 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей / Мат. V науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004. С. 284–287.
- Смирнов М.Н.* Бурый медведь в Центральной Сибири (образ жизни, поведенческая экология). Красноярск: Поликом, 2017. 292 с.
- Степаненко В.Н.* Влияние охоты на размеры и поведение бурого медведя // Гум. асп. охоты охот. хоз. 2020. № 2 (27). С. 26–39.
- Строганов С.У.* Звери Сибири. Хищные. М.: АН СССР, 1962. 458 с.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г. и др.* Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г.* Опыт изучения биологии бурого медведя в условиях полувольного содержания // Экология, морфология, охрана и использование медведей / Ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1972. С. 82–84.
- Трапезов О.В.* Дарвинизм и уроки российской практической селекции // Вестн. ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 249–297.

- Туманов И.Л. Бурый медведь на островах Южных Курил. СПб.: ИПК БИОНТ, 2017. 160 с.
- Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971. 463 с.
- Устинов С.К. Прибайкалье // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993. С. 275–301.
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. М.: Наука, 1978. 238 с.
- Филь В.И. К вопросу об экологических предпосылках управления популяцией бурого медведя в Камчатской области // Тр. Камчат. фил. Тихоок. ин-та геогр. ДВО РАН. Вып. 6. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2006. С. 132–147.
- Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. В 3-х т. Т. 2. Действие генов. Мутации. Популяционная генетика. М.: Мир, 1990. 378 с.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 309 с.
- Чернявский Ф.Б., Кречмар М.А. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) на Северо-Востоке Сибири. Магадан: ИБПС СВНЦ ДВО РАН, 2001. 93 с.
- Чернявский Ф.Б., Кречмар М.А. Таксономия и история бурого медведя (*Ursus arctos*) Берингии // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 4. С. 534–541.
- Честин И.Е., Болтунов А.Н., Валенцев А.С. и др. Популяция бурого медведя полуострова Камчатка: состояние, управление и угрозы в 1990-х гг. // Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 6–42.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Ширинский-Шихматов А. По медвежьим следам. М., 1900. 154 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Юдин В.Г. Бурый медведь. Сахалин и Курильские острова // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993. С. 403–419.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.
- Bears – their biology and management / Eds J.J. Claar, P. Schullery. Yellowstone National Park, 1994. 587 p.
- Blanckenhorn W.U. The evolution of body size: what keeps organisms small? // Quart. Rev. Biol. 2000. V. 75. № 4. P. 385–407.
- Bunnell F.I., Tait D.E.N. Mortality rates of north American bears // Arctic. 1985. V. 38. № 4. P. 316–323.
- Colmenares F., Rivero H. Male-male tolerance, mate sharing and social bonds among adult male brown bears living under group conditions in captivity // Acta Zool. Fenn. 1983. № 174. P. 149–151.
- Couturier M.A. L'ours brun (*Ursus arctos* L.). Grenoble: Marcel Couturier, 1954. 905 p.
- Elfström M., Swenson J.E. Effects of sex and age on den site use by Scandinavian brown bears // Ursus. 2009. V. 20 (2). P. 85–93.
- Frank Sh.C., Ordiz A., Gosselin J. et al. Indirect effects of bear hunting: a review from Scandinavia // Ursus. 2017. V. 28 (2). P. 150–164.
- Friebe A., Swenson J.E., Sandegren F. Denning chronology of female brown bears in Central Sweden // Ursus. 2001. V. 12. P. 37–46.
- Glenn L.P. Morphometric characteristics of brown bears on the central Alaska Peninsula // Bears – their biology and management. Washington: Bear Biology Association, 1980. P. 313–319.
- Hallgrímsson B., Maiorana V. Variability and size in mammals and birds // Biol. J. Linn. Soc. 2000. V. 70. Iss. 4. P. 571–595.
- Hell P., Sládek J. Určjvanie veku medved'a hnedého (*Ursus arctos* L.) zjednodušenou metóu výbrusu zubov a jrho využitie v pol'ovnickej praxi // Folia venator. 1979. № 9. С. 163–171.
- Hilderbrand G.V., Schwartz C.C., Robbins C.T. et al. Importance of meat, particularly salmon to body size, population productivity, and conservation of North American brown bears // Can. J. Zool. 1999. V. 77 (1). P. 132–138.
- Hilderbrand G.V., Gustine D.D., Mangipane B. et al. Body size and lean mass of brown bears across and within four diverse ecosystems // J. Zool. 2018. V. 305. P. 53–62.
- Hilderbrand G.V., Joly K., Sorum M.S. et al. Brown bear (*Ursus arctos*) body size, condition, and productivity in the Arctic, 1977–2016 // Polar Biol. 2019. V. 42. P. 1125–1130.
- Kingsley M.C.S., Nagi J.A., Reynolds H.V. Growth in length and weight of northern brown bears: differences between sexes and populations // Can. J. Zool. 1988. V. 66. № 4. P. 981–986.
- Kitchener A., Bellemain E., Ding X. et al. Systematics, evolution, and genetics of bears // Bears of the World: ecology, conservation and management / Eds V. Penteriani, M. Melletti. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2020. P. 3–20.
- Krofel M., Jonozovič M., Jerina K. Demography and mortality patterns of removed brown bears in a heavily exploited population // Ursus. 2012. V. 23 (1). P. 91–103.
- Kurtén B. Transberingian relationships of *Ursus arctos* Linné (brown and grizzly bears) // Comment. Biol. 1973. V. 6. P. 3–10.
- López-Alfaro C., Robbins Ch.T., Zedrosser A., Nielsen S.E. Energetics of hibernation and reproductive trade-offs in brown bears // Ecol. Modell. 2013. V. 270. P. 1–10.
- Martinka C.J. Population characteristics of grizzly bears in Glacier National Park, Montana // J. Mammal. 1974. V. 55. № 1. P. 21–29.
- McDonough Th.J., Christ A.M. Geographic variation in size, growth, and sexual dimorphism of Alaska brown bears, *Ursus arctos* // J. Mammal. 2012. V. 93 (3). P. 686–697.
- Mordosov I.I. Brown bear ecology in the Olekma river basin // Int. Bear News. 2005. V. 14. № 2. P. 18–19.

- Rausch R.L.* Geographic variation in size of North American brown bears, *Ursus arctos* L., as indicated by condylobasal length // *Canad. J. Zool.* 1963. V. 41. P. 33–45.
- Sato Y.* *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 // *The wild mammals of Japan* / Eds S.D. Ohdashi, Y. Ishibashi, M.A. Iwasa, T. Saitoh. Kyoto: Shoukadon Book Sellers, 2009. P. 232–234.
- Schwartz C.C., Keating K.A., Reynolds III H.V. et al.* Reproductive maturation and senescence in the female brown bear // *Ursus.* 2003. V. 14 (2). P. 109–119.
- Steyaert S.M.J.G., Endrestøl A., Hackländer K. et al.* The mating system of the brown bear *Ursus arctos* // *Mamm. Rev.* 2012. V. 42. № 1. P. 12–34.
- Swenson J.E., Sandegren F., Brunberg S., Segerström P.* Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden // *Ursus.* 2001. V. 12. P. 69–80.
- Swenson J., Adamič M., Hube, D., Stokke S.* Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe // *Oecologia.* 2007. V. 153 (1). P. 37–47.
- van Daele L.J., Morgart J.R., Hinkes M.T. et al.* Grizzlies, Eskimos, and biologists: cross-cultural bear management in southwest Alaska // *Ursus.* 2001. V. 12. P. 141–152.
- van Daele L.J., Barnes V.G., Belant J.L.* Ecological flexibility of brown bears on Kodiak island, Alaska // *Ursus.* 2012. V. 23. № 1. P. 21–29.
- van Manen F.T., Ebinger M.R., Haroldson M.A. et al.* Re-evaluation of Yellowstone grizzly bear population dynamics not supported by empirical data: response to Doak and Cutler // *Cons. Lett.* 2014. V. 7 (3). P. 323–331.
- von Bertalanffy L.* General system theory. Foundation, development, applications. N.Y.: G. Brasillier, 1969. 289 p.
- Yellowstone grizzly bears: ecology and conservation of an icon of wildness / Eds P.J. White, K.A. Gunther, F.T. van Manen. Yellowstone National Park: Yellowstone Forever, 2017. 150 p.
- Zedrosser A., Dahle B., Swenson J.E.* Population density and food conditions determine adult female body size in brown bears // *J. Mammal.* 2006. V. 87. P. 510–518.
- Zedrosser A., Bellemain E., Taberlet P., Swenson J.E.* Genetic estimates of annual reproductive success in male brown bears: the effects of body size, age, internal relatedness and population density // *J. Anim. Ecol.* 2007. V. 76. P. 368–375.

Variability of Brown Bear and the Problem of Decreasing of Individual Size

S. V. Puchkovskiy*

Udmurt State University, Izhevsk, Russia

*e-mail: SVPuch@mail.ru

A review of published materials on the body weight of brown bears in the Northern Hemisphere is presented. The territories of Europe, Russia, Japan (Hokkaido island), Canada and the USA are covered. The data reflecting the main forms of intraspecific variability of this trait are grouped: age, seasonal, geographic, individual. Sex differences are taken into account, as well as differences in the weight of bears kept in captivity. The life span of one generation of brown bears is on average close to 10 years. The share of bears aged 20 years or more in the population is small and decreases rapidly over the years, but signs of aging of bears are progressing, and their contribution to the reproduction of the population also decreases. Bears over 30 years old are very rare in natural populations; long-livers, whose age exceeded 40 years, were recorded singly in captivity. The reproductive contribution to the demography of the population of male and female brown bears that have reached the age limit is close to zero. The age trend in the dynamics of body weight corresponds to the rule of biological growth by L. von Bertalanffy and includes four age phases, which are distinguished by the predominant function (growth, maturation, reproduction, aging). The fifth phase is also named – negative growth (degeneration). Negative growth is inherent in rare extremely old individuals and shatun bears. The age-related dynamics of body weight is complemented by an annual increase in weight (accumulation of fat reserves) and their consumption during hibernation. The controversial topic about body reduction in brown bear populations is considered, different points of view are given. A more convincing explanation is that a significant hunting pressure leads to a rejuvenation of the age composition of the population and, as an additional consequence of selective shooting, to a decrease in the size of individuals weight in the population. The dynamics of the weight characteristics of the population, caused by hunting selectivity, is reversible. Shooting bears in the age phase of degeneration (extremely old and shatuns), whose contribution to the reproduction of the population is extremely small (or equal to zero), can hardly significantly worsen the genefond of the population.

Keywords: age phases, body weight, brown bear, decreasing of individual size, selective shooting