

УДК 599.742.21

ЯГОДЫ КУСТАРНИЧКОВ В ПИТАНИИ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS*) ЮЖНОЙ ТАЙГИ НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

С. С. Огурцов, Ю. С. Желтухина

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,
пос. Заповедный Тверской обл., Россия

Рассмотрены некоторые особенности питания бурого медведя ягодами кустарничков (черника, клюквы, брусники и водяники) в подзоне южной тайги в еловых лесах и на верховых болотах на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны. Наибольшее значение в питании зверя имеют черника и клюква. По результатам 279 учетных площадок установлено, что в среднем с 1 м² медведь поедает 74,2 г ягод черники при обилии 114,5 г (64,8 %) и 109,5 г ягод клюквы при обилии 183,3 г (59,8 %). В наиболее урожайные годы доля изъятия черники может достигать до 76 %. Проанализирована степень изъятия ягод черники из трех основных типов ельников на исследуемой территории: чернично-сфагнового, сфагнового и чернично-хвощово-сфагнового. Максимальная доля изъятия характерна для чернично-хвощово-сфагнового ельника, и она составила 135,7 г/м². Копрологический анализ 474 экскрементов показал высокое значение ягод черники в период второй половины лета (EDEC = 58 %). Значение клюквы максимально в осенний (EDEC = 8,9 %) и ранневесенний (EDEC = 4,0 %) период, значение брусники – только в осенний (EDEC = 1,6 %). Ягоды водяники встречаются в питании очень редко (EDEC = 0,5 %). Энергетические приобретения при питании черникой составляют 42,3 (до 72,7) ккал/м², а клюквой – 50,4 ккал/м². Наибольшее влияние на степень использования медведем запасов ягод оказывают общая урожайность кустарничка и фактор беспокойства со стороны человека.

Ключевые слова: бурый медведь; черника; клюква; ягоды; пищевой рацион; трофическая экология; *Ursus arctos*; Центрально-Лесной заповедник.

S. S. Ogurtsov, Yu. S. Zheltukhina. DWARF SHRUB BERRIES IN THE DIET OF THE BROWN BEAR (*URSUS ARCTOS*) IN SOUTHERN TAIGA: EXAMPLE OF THE CENTRAL FOREST STRICT NATURE RESERVE

The paper examines some features of brown bears' feeding on dwarf shrub berries (bilberry, cranberry, cowberry and black crowberry) in the southern taiga subzone, in spruce forests and on raised bogs of the Central Forest Nature Reserve and its protection zone. The most significant berries in the animals' diet are bilberries and cranberries. According to the results from 279 sample plots, average consumption by bears per 1 m² was 74.2 g of bilberries out of 114.5 g abundance (64.8 %) and 109.5 g of cranberries out of 183.3 g abundance (59.8 %). In the most productive years, the removal of bilberry can reach 76 %. We analyzed the rate of bilberry removal from three main types of spruce forests: bilberry-Sphagnum, Sphagnum and bilberry-horsetail-Sphagnum. The removal rate was the highest in the bilberry-horsetail-Sphagnum spruce forest, and amounted

to 135.7 g/m². The analysis of 474 scats revealed a high significance of bilberry in the second half of the summer (EDEC = 58 %). The significance of cranberry was the highest in autumn (EDEC = 8.9 %) and early spring (EDEC = 4.0 %), while cowberry contributed to the diet significantly only in autumn (EDEC = 1.6 %). Black crowberries are very rare in the animals' diet (EDEC = 0.5 %). Energy gains from feeding on bilberries are 42.3 (up to 72.7) kcal/m², while cranberries provide 50.4 kcal/m². The greatest factors for the rate of consumption of berries by bears are the dwarf shrubs' general yield and nuisance from humans.

Key words: brown bear; bilberry; cranberry; berries; dietary composition; trophic ecology; *Ursus arctos*; Central Forest Strict Nature Reserve.

Введение

Питание разнообразными ягодами – одна из характерных черт трофической экологии бурого медведя (*Ursus arctos* L., 1758). Значение ягодных кустарничков настолько велико в жизни этого зверя, что многие исследователи склонны полагать, что доля их участия в фитоценозе и урожайность напрямую определяют размеры сезонных и годовых участков обитания, а также динамику стациальных перемещений медведей [Garshelis, Pelton, 1980; Quigley, 1982; Turney, Roberts, 2004; Holden et al., 2012]. Переход на питание ягодами связан в первую очередь с их обилием, доступностью, а также с относительно высокой пищевой ценностью. Несмотря на небольшую калорийность, при массовом потреблении они довольно хорошо обеспечивают энергетические потребности медведя, направленные в это время на рост и увеличение массы тела [Inman, Pelton, 2002; Hertel et al., 2016]. Обладая малым содержанием растительной клетчатки, плохо перевариваемой медведем, ягоды имеют достаточное количество углеводов, играющих важную роль при накоплении жировых запасов [Hamer, Herrera, 1987; Welch et al., 1997; Rode, Robbins, 2000].

Питание зверя плодами кустарничков разнообразно по своему составу на протяжении всей территории России и сопредельных стран [Насимович, Семенов-Тян-Шанский, 1951; Чернявский, Петриченко, 1984; Рыков, 1987; Минеев, 2007; Ахременко, Седалищев, 2008; Середкин, 2012 и др.]. Приоритет, который медведь отдает тому или иному виду, различается как по регионам, так и по годам в зависимости от урожая.

В подзоне южной тайги европейской части России медведь потребляет плоды всех произрастающих здесь видов ягодных кустарничков: черники (*Vaccinium myrtillus* L.), брусники (*Vaccinium vitis-idea* L.), голубики (*Vaccinium uliginosum* L.), водяники (*Empetrum nigrum* L.), клюквы болотной (*Oxycoccus palustris* Pers.)

и мелкоплодной (*Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr.). В настоящей работе рассматриваются особенности питания медведя в основном ягодами черники и клюквы (*Oxycoccus* spp.), наиболее распространенных на исследуемой территории.

Вопросу использования медведями ягодных ресурсов посвящено достаточно много работ зарубежных исследователей [Noyce, Coy, 1990; Welch et al., 1997; Inman, Pelton, 2002; Holden et al., 2012; Hertel et al., 2016 и др.]. В подавляющем большинстве российских публикаций приводится факт потребления ягоды, описываются его сезонные особенности и данные о встречаемости непереваренных остатков плодов в экскрементах. Информации о количественном потреблении ягод в отечественной литературе очень мало. В некоторых случаях это экспертные оценки, не подкрепленные данными опытов [Завацкий, 1978]. Чаще всего вопросы использования ягодных ресурсов рассматривались применительно к птицам, мелким и средним млекопитающим [Семенов-Тян-Шанский, 1960; Раус, 1970, 1973; Михайловский, Скрябина, 1972; Бардашевич, 1975; Прокофьева, 2005; Переясловец, 2015], в то время как для крупных животных, в частности для бурого медведя, такие данные у отечественных экологов практически отсутствуют. На исследуемой территории ранее уже изучалось питание медведя ягодой [Пажетнова, 1991], однако многие значимые аспекты отражены не были. Все это свидетельствует о необходимости подробных исследований трофической экологии медведя в отношении ягодных кормов.

В работе представлены результаты первого этапа изучения питания бурого медведя ягодой в таежной зоне. Для этого ставились следующие задачи: 1) определение количественных характеристик потребления медведем плодов кустарничков; 2) выявление зависимости между степенью потребления плодов кустарничков и их урожайностью; 3) определение значения плодов кустарничков в пищевом рационе зверя.

Материалы и методы

Материал собирали на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и его охранной зоны (Тверская область) в течение 2006–2017 гг. Здесь распространены разновозрастные еловые леса южнотаежного облика, которые занимают 17 % площади; смешанные леса (12 %); производные леса из березы, осины и серой ольхи (43 %); сосняки на верховых болотах (8 %), открытые участки верховых болот (9 %), луга и другие безлесные территории (11 %). Площадь заповедника составляет 24415 га, а его охранной зоны – 46061 га.

Черника обыкновенная является видом травяно-кустарничкового яруса и характерна для многих типов леса [Типсина, Яковчик, 2013]. Для подзоны южной тайги это наиболее распространенные типы, такие как ельник-черничник, сосняк-черничник, березняк-черничник [Ярославцев, 2007]. Одним из основных мест произрастания черники на территории исследований являются леса группы ельников-черничников [Тюлин, 1973; Миняев, Конечная, 1976]. Черничники занимают до 40 % площади заповедника, и наиболее урожайные ягодники, как правило, приурочены к окраинам болот, прогалинам и рединам. В охранной зоне и смежных с ней районах черничники представлены повсеместно в лесных участках, но наиболее урожайные приурочены к болотам, соснякам (по болоту), рединам и полянам в ельниках [Пажетнова, 1991]. Распространение клюквы связано с олиготрофными и мезотрофными болотами, по окраинам которых произрастают сфагновые ельники и сосняки, где на кочках также повсеместно распространена черника и брусника [Миняев, Конечная, 1976].

В течение 2009, 2011–2014, 2016 и 2017 гг. мы занимались вопросом определения количества потребляемых ягод черники и клюквы бурым медведем. За методическую основу с некоторыми изменениями были взяты рекомендации С. Я. Тюлина [1973], проводившего исследования урожайности ягод на территории заповедника в период 1967–1970 гг., а также опыт подобных исследований отечественных [Михайловский, Скрыбина, 1972] и зарубежных [Noyce, Coy, 1990; Inman, Pelton, 2002; Holden et al., 2012; Hertel et al., 2016] коллег.

Для изучения питания черникой было заложено шесть пробных площадей в местах наиболее частого и активного посещения черничников зверем (рис. 1). На каждой пробной площади закладывали учетные площадки в 1 м² трех типов: в местах медвежьей «пастьбы»

(условно «опыт»); в местах, не тронутых медведем, но рядом с медвежьими тропами (условно «контроль»); в удалении от медвежьих следов (условно «урожай»). Площадки «опыт» выбирали на медвежьих тропах по характерным признакам: помятые кустики черники, объединенные побеги, помятая ягода на земле, оборванные листья черники, следы на грунте [Welch et al., 1997; Hertel et al., 2016]. Они характеризуют степень использования 1 м² ягодника бурым медведем (количественные характеристики оставшихся плодов), но не отражают напрямую количество потребленных ягод, поскольку рассчитывались лишь по результатам пастьбы зверя. Площадки «контроль» выбирали рядом с площадками «опыт», но на участках ягодника, не тронутых медведем. Они характеризуют частную урожайность в местах, предпочитаемых бурым медведем. Соседнее расположение таких площадок важно для максимально корректной оценки потребления ягод медведем. Площадки «урожай» выбирали в случайном порядке в пределах пробной площади на удалении от медвежьих троп, поедей, экскрементов и других следов жизнедеятельности зверя. Данный тип площадок служил для определения общей урожайности кустарничка вне зависимости от потребления ягод медведем. С каждого типа площадок собирали все ягоды, после чего производили их взвешивание и пересчет. Учетные работы проводили с середины июля по середину августа – время массового питания местных медведей плодами черники.

Всего на шести пробных площадях было заложено 279 учетных площадок (82 контрольных, 82 опытных и 115 урожайных). Учеты проводили в трех основных типах леса, наиболее характерных для произрастания черники на охраняемой территории: ельнике чернично-сфагновом, ельнике чернично-хвощово-сфагновом и ельнике сфагновом по окраинам верховых болот (объединенных в одну группу чернично-осоково-сфагновом и чернично-багульниково-сфагновом).

Питание клюквой изучали на верховых болотах Катин Мох и Барсуковский Мох по такой же методике, но без площадок типа «урожай». Учетные работы проводили с начала сентября по начало октября. Всего на четырех пробных площадях было заложено 40 площадок (20 контрольных и 20 опытных).

Ягоды водяники не являются значимым кормом для медведей на исследуемой территории. По проведенным наблюдениям, ее потребляют ограниченное число особей, поэтому выявить особенности питания ею в нашем случае оказалось проблематичным. Всего было заложено 6 учетных площадок (3 контрольных, 3 опытных)

Условные обозначения

- граница заповедника
- - - граница охранной зоны
- бореальные ельники
- неморальные ельники
- смешанные и лиственные леса
- сосняки по болоту
- верховые болота
- безлесные территории
- 1 пробные площадки по чернике
- 2 пробные площадки по клюкве

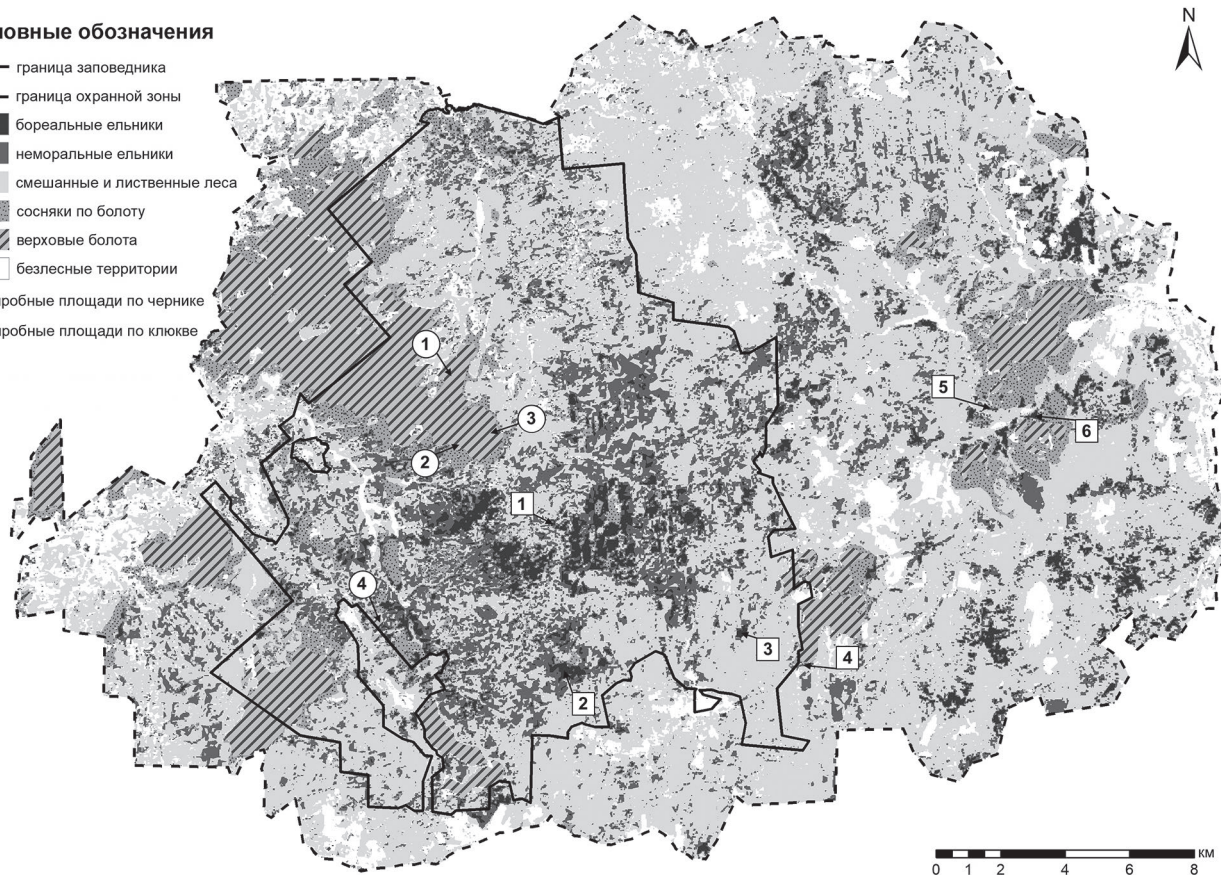


Рис. 1. Карта-схема территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны с основными типами ландшафтов и указанными пробными площадями, где проводили сбор ягод в период исследований 2009–2017 гг.

Fig. 1. A schematic map of the Central Forest Nature Reserve and its protection zone with the main types of landscapes and indicated sample plots where the berries were collected during the research period in 2009–2017

в единственном месте активного питания медведя этой ягодой на болоте Катин Мох.

Для определения значения ягод кустарничков в пищевом рационе проводили сбор экскрементов. В рамках работ по изучению питания медведя на исследуемой территории проанализировано 474 экскремента [Огурцов, 2018]. Из них 116 (25 %) включали в свой состав ягоды кустарничков. Копрологический анализ осуществляли по стандартной методике [Dahle et al., 1998; Kavčič et al., 2015 и др.]. Долю участия ягоды в рационе, а также ее энергетическое значение рассчитывали по общепринятым формулам, широко распространенным в зарубежной литературе [Dahle et al., 1998; Persson et al., 2001; Kavčič et al., 2015; Lopez-Alfaro et al., 2015 и др.] и подробно описанным нами [Огурцов, 2018]. За основной показатель энергетической значимости пищевого объекта принимали EDEC (Estimated Dietary Energy Content, %), который позволяет оценить роль корма в пищевом рационе. При его вычислении использовали поправочные коэффици-

енты, рассчитанные и принятые для ягод рода *Vaccinium*: $CF_1 = 0,54$; $CF_2 = 11,7$ кДж/г [Hewitt, Robbins, 1996; Kavčič et al., 2015].

Статистический анализ выполняли в программе RStudio на базе R 3.5.0 [R Core Team, 2018]. Для анализа и визуализации результатов использовали пакеты «psych» [Revelle, 2019], «FSA» [Ogle et al., 2019], «gcompanion» [Mangiavico, 2019] и «ggplot2» [Wickham et al., 2019]. Поскольку распределение выборок не соответствовало нормальному закону, а в самих выборках не соблюдалась гомогенность дисперсии, при сравнении контрольных и опытных площадок и выявлении зависимостей использовали непараметрические критерии и анализы. При сравнении групп между собой использовали тест Уилкоксона, критерий Краскела – Уоллиса, а также попарные множественные сравнения тестом Данна с поправкой Бенджамини – Хохберга. Взаимоотношения между переменными оценивали с помощью простой линейной регрессии. Названия описательных статистик приводятся в примечаниях к таб-

Результаты учета ягод черники и клюквы и вариационные характеристики их массы и количества с двух типов учетных площадок

Results of bilberries and cranberries recording and variational characteristics of their mass and number from two types of sample plots

Тип площадки Plot type	Контроль Control				Опыт Experimental				
	Показатель Index	n	M ± m	Lim	SD	n	M ± m	Lim	SD
Черника Bilberry									
Масса ягод, г Mass of berries, g	82	114,5 ± 8,2	10–315,1	73,9	82	40,35 ± 2,4	0–106,1	21,93	
Кол-во ягод, шт. Number of berries, pcs	82	336,0 ± 23,6	32–941	214,0	82	125,5 ± 7,3	0–342	65,8	
Масса ягод, г, ЕЧС Mass of berries, g, EЧC	48	93,6 ± 10,6	17,2–315,1	73,5	50	39,6 ± 2,75	11,05–83,4	19,5	
Масса ягод, г, ЕС Mass of berries, g, EC	15	112,7 ± 16,0	10,0–262,9	61,8	18	48,0 ± 5,6	14,7–106,1	23,9	
Масса ягод, г, ЕЧХС Mass of berries, g, EЧXC	19	168,9 ± 13,0	72,4–274,0	56,7	14	33,2 ± 7,0	0–98,6	26,1	
Клюква Cranberry									
Масса ягод, г Mass of berries, g	20	183,3 ± 22,8	80,9–468,2	101,8	20	73,75 ± 9,3	24,0–173,0	41,7	
Кол-во ягод, шт. Number of berries, pcs	20	306,8 ± 36,6	121–765	163,75	20	151,15 ± 35,3	36–730	157,7	

Примечание. n – количество площадок, M – средняя арифметическая, m – ошибка средней, Lim – размах, SD – стандартное отклонение. ЕЧС – ельник чернично-сфагновый; ЕС – ельник сфагновый; ЕЧХС – ельник чернично-хвощово-сфагновый.

Note. n – number of the sample plots, M – arithmetic mean, m – error of mean, Lim – limits, SD – standard deviation. EЧC – bilberry-Sphagnum spruce forest; EC – Sphagnum spruce forest; EЧXC – bilberry-horsetail-Sphagnum spruce forest.

лице. Данные о калорийности и питательной ценности кормов взяты с интернет-ресурса: <http://ndb.nal.usda.gov>. Карта-схема построена по результатам дешифрирования космоснимка, которое осуществляли на основе сцены спутника Landsat 8 за 06.06.2014 с помощью полуавтоматической классификации в ArcGIS 10.2 (Esri Inc.).

Результаты исследования

На исследуемой территории медведи потребляют плоды черники, клюквы, водяники, брусники и голубики. Питание черникой начинается с середины июля, со второй декады августа некоторые медведи начинают потреблять бруснику, а с сентября многие переходят на питание клюквой в случае ее обильного урожая.

Количественные характеристики потребления медведем плодов кустарничков

Всего с учетных площадок собрали и обработали 20,5 кг ягод черники (62 283 шт.) и 5,1 кг ягод клюквы (9 159 шт.). С контрольных площадок собрали 9,4 кг ягод черники и 3,7 кг ягод

клюквы; с опытных площадок – соответственно 3,3 и 1,5 кг; с урожайных – 7,8 кг ягод черники. По полученным данным были рассчитаны средние контрольные и опытные показатели (табл.). Среднее значение массы ягод черники с нетронутого участка равно $114,5 \pm 8,2$ г, а для площадки, посещенной медведем, оно составило $40,4 \pm 2,4$ г (табл.). С большой долей вероятности можно утверждать, что в тех местах, где закладывали опытные площадки, ягоды были съедены, так как их количество значительно меньше, чем на контрольных участках ($W = 5661$, $p < 0,05$; тест Уилкоксона). Медведь поедает в среднем $210,5$ ягод/м², или $74,2$ г/м². Это 62,7 % от численности ягод и 64,8 % от их массы.

При сравнении данных по годам наглядно проявились тенденции общего спада урожайности черники ($\chi^2 = 56,7$, $df = 5$, $p < 0,05$; критерий Краскела – Уоллиса), которые также отразились на массе ягод, собранных на контрольных площадках ($\chi^2 = 45,1$, $df = 4$, $p < 0,05$). Максимальный урожай наблюдали в 2009 г., а затем с 2012 г. он стал значительно снижаться (рис. 2). В 2014 г. ягод было совсем мало, в результате чего медведь вовсе не появлялся на пробных площадях в период исследований.

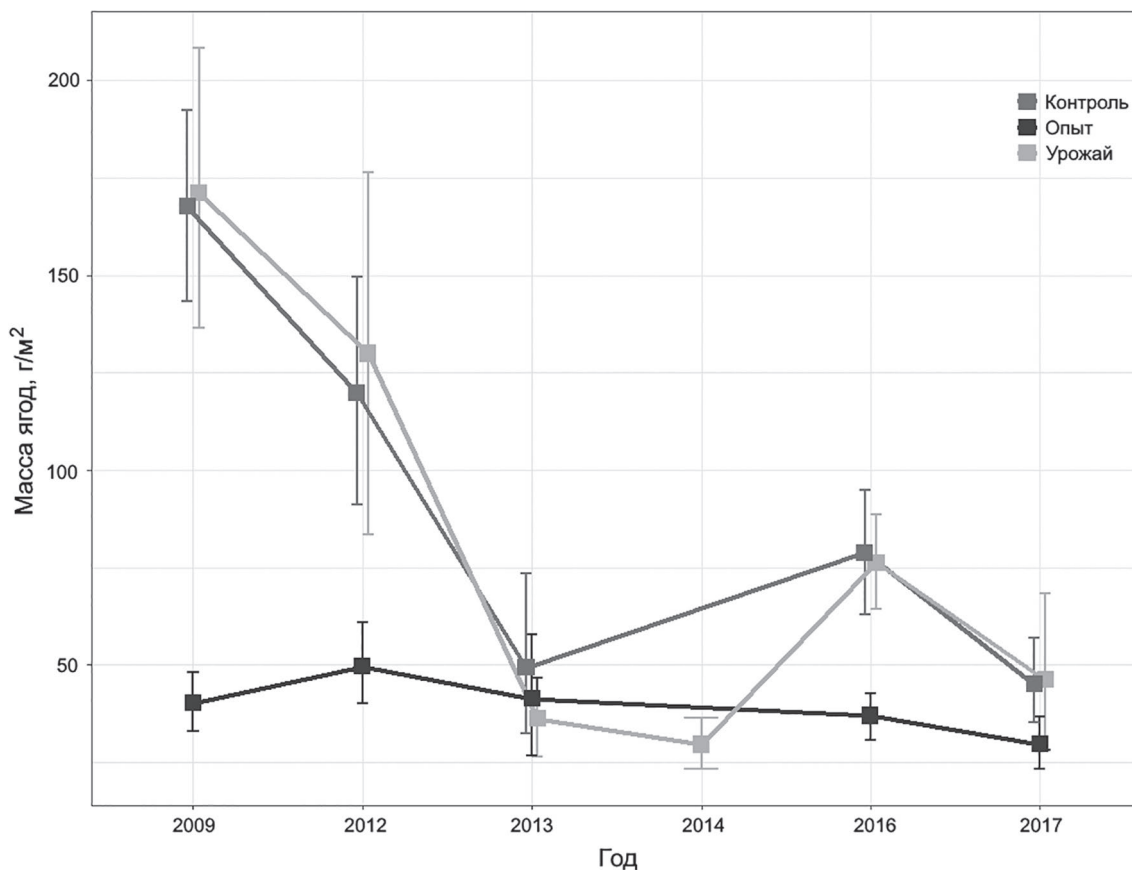


Рис. 2. Вариация значений массы ягод черники, собранных с трех типов учетных площадок в течение периода исследований на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны в 2009–2017 гг. Показаны средние и их 95% доверительные интервалы

Fig. 2. Mass variation of the bilberries collected from three types of the sample plots during the period of the research in the Central Forest Nature Reserve and its protection zone in 2009–2017. Average values and their 95% confidence intervals are shown

Тем не менее снижение урожайности не отразилось на массе ягод с опытных площадок, которая достоверно не различалась ($\chi^2 = 5,9$, $df = 4$, $p = 0,21$).

Степень использования черничника зависит от разных факторов и варьирует в широких пределах. По нашим данным, максимальная доля изъятия черники с площадки может достигать до 100 %. В год самой высокой урожайности (2009 г.) зверь потреблял в среднем 357,9 ягоды/м², или 127,5 г/м². Это 74,3 % от числа ягод и 76 % от их массы.

Среднее значение массы ягод клюквы с контрольного участка равно $183,3 \pm 22,8$ г, а с опытного – $73,8 \pm 9,3$ г (табл.). Эти значения достоверно различаются между собой ($W = 359$, $p < 0,05$), что подтверждает факт поедания ягод. С контрольных площадок собрали в среднем $306,8 \pm 36,6$ экз., а с опытных – $151,2 \pm 35,3$ экз. Установлено, что с 1 м² верхового болота медведь поедает 109,5 г ягод, или 59,8 %.

Сравнение контрольных и опытных показателей для двух видов ягод дало следующие результаты. Урожайность клюквы достоверно различалась с урожайностью черники ($W = 2014$, $p < 0,05$), и значения ее потребления были достоверно различны ($W = 1272$, $p < 0,05$).

С единицы площади медведем потреблялось больше ягод клюквы, чем черники. Тем не менее на исследуемой территории черника поедается медведем охотнее, чем клюква.

Поскольку водяника не является фоновым объектом питания, данных по ней собрано немного. Установлено, что зверь съел в среднем 273 г ее плодов с 1 м² (42,5 %) при урожайности 642,4 г/м² и плотности 576 ягод/м². Проведение более подробных исследований пока затруднительно из-за малого использования данного ресурса медведями на изучаемой территории.

Зависимость потребления плодов кустарничков от их урожайности

Между степенью плодоношения черники и потреблением ее ягод медведем установлена строгая достоверная зависимость (рис. 3). В качестве наблюдений выступали усредненные данные по обилию ягод в отдельном участке леса, где пасся медведь (площадки «контроль»), и их изъятию зверем в конкретный год (площадки «опыт»). С увеличением урожайности доля потребления ягод медведем также увеличивалась ($r = 0,98$, $p < 0,05$; коэффициент корреляции Спирмена), что подтверждает опубликованные ранее данные [Раус, 1973]. Уравнение простой линейной регрессии ($R^2 = 0,97$, $F = 330,2$, $p < 0,05$) в данном случае приобрело следующий вид: $y = 0,92x - 30,44$, где y – прогнозируемое потребление ягод медведем, а x – урожайность ягод (рис. 3). Оба коэффициента оказались статистически значимыми ($p < 0,05$). Небольшое число наблюдений ($n = 12$), а также всего один предиктор (урожайность) не позво-

ляют пока строить более подробные нелинейные модели подобной зависимости. Но даже по такой простой модели мы можем делать примерные прогнозы потребления медведем ягодных ресурсов, имея данные об их урожайности. Несмотря на то что для клюквы наблюдается похожая зависимость, достоверно выявить ее не удалось ($r = 0,4$, $p = 0,75$). Это связано с невысоким урожаем клюквы во многие годы исследований и слабым использованием ее плодов медведем, что проявилось в малом числе наблюдений ($n = 4$).

Одной из возможных причин обилия черники помимо общей урожайности является типология лесной растительности, которая определяет проективное покрытие кустарничка и долю его участия в фитоценозе [Нойсе, Соу, 1990; Hertel et al., 2016]. В связи с этим степень использования ягодных запасов медведем может зависеть от типа леса. Максимальная доля изъятия оказалась в чернично-хвощово-сфагновом ельнике и составила $135,7 \text{ г/м}^2$ (рис. 4). В сфагновом ельнике она была равной

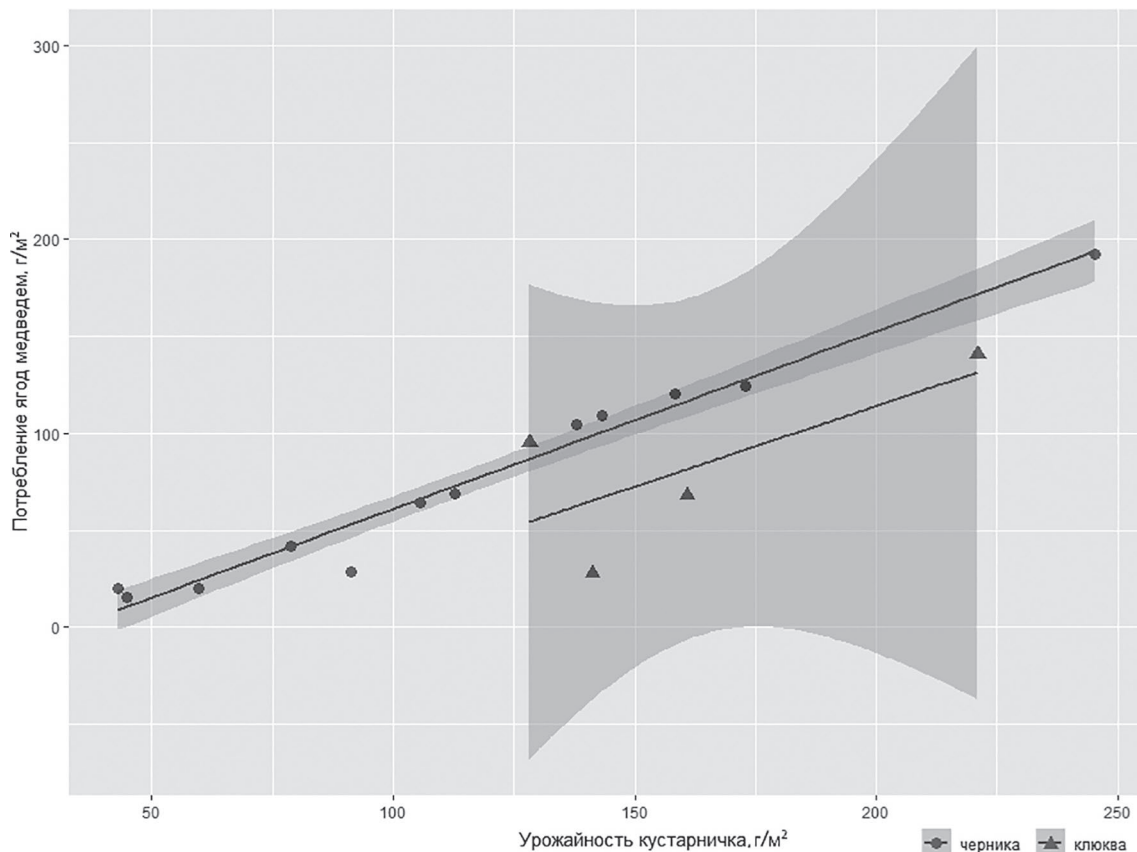


Рис. 3. Зависимость потребления ягод черники и клюквы бурым медведем от их урожайности на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранный зоны в период исследований 2009–2017 гг.

Fig. 3. Dependence of bilberries and cranberries consumption by the brown bear on their productivity in the Central Forest Nature Reserve and its protection zone during the period of the research in 2009–2017

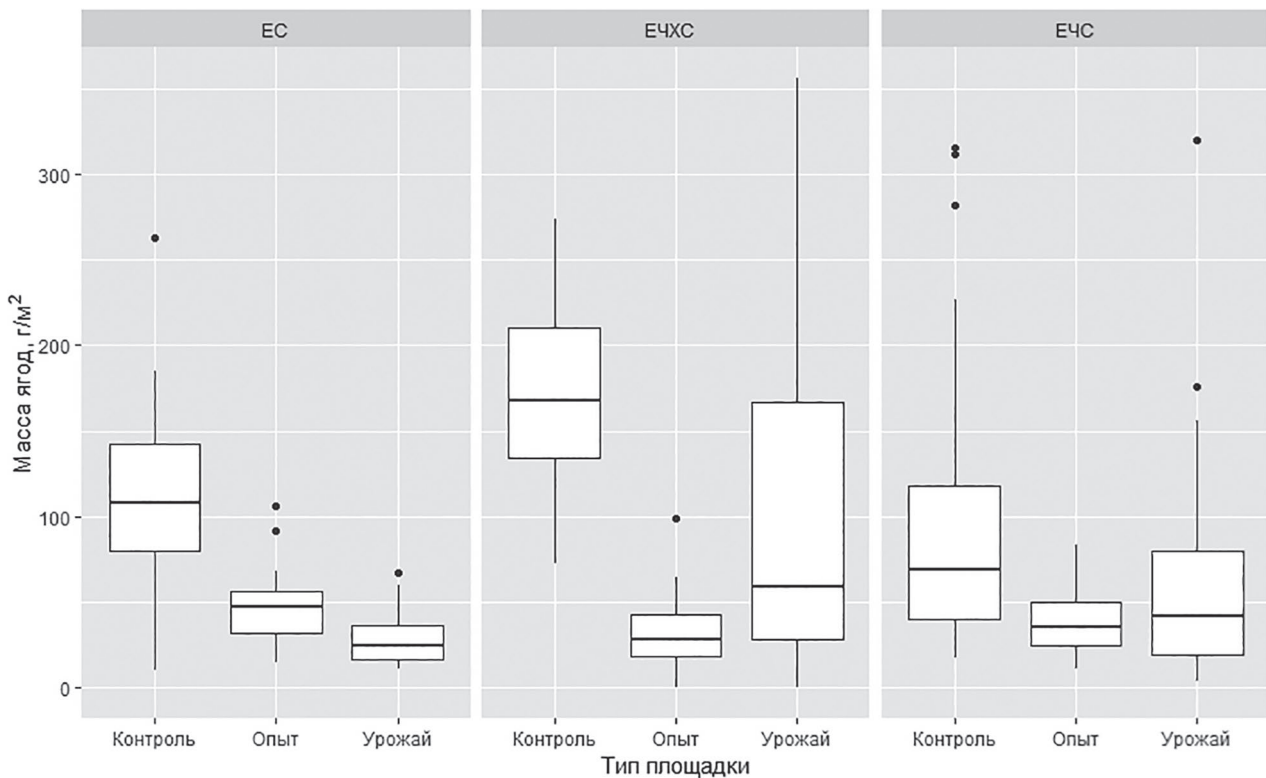


Рис. 4. Вариация значений массы ягод черники, собранных с трех типов учетных площадок, по типам леса, где проводился сбор, на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны в период исследований 2009–2017 гг. Указаны медианы, 1 и 3 квартили и размах.

ЕС – ельник сфагновый, ЕЧХС – ельник чернично-хвощово-сфагновый, ЕЧС – ельник чернично-сфагновый

Fig. 4. Variation in the weight of bilberries collected from three types of sample plots according to the type of forest where the collection was conducted in the Central Forest Nature Reserve and its protection zone during the research period in 2009–2017. The medians, 1 and 3 quartiles, and limits are indicated.

ЕС – Sphagnum spruce forest, ЕЧХС – bilberry-horsetail-Sphagnum spruce forest, ЕЧС – bilberry-Sphagnum spruce forest

64,7 г/м², а в чернично-сфагновом ельнике – 54 г/м². Плодоношение черники в разных типах леса достоверно различалось как по результатам контрольных ($\chi^2 = 18,5$, $df = 2$, $p < 0,05$; критерий Краскела – Уоллиса), так и урожайных ($\chi^2 = 6,5$, $df = 2$, $p < 0,05$) площадок. Масса ягод на учетных площадках в ельнике чернично-хвощово-сфагновом оказалась достоверно выше, чем в ельнике сфагновом ($Z = -2,2$, $p < 0,05$; тест Дана) и ельнике чернично-сфагновом ($Z = 4,3$, $p < 0,05$), тогда как между двумя последними типами леса достоверных различий не наблюдали ($Z = 1,4$, $p = 0,17$). Таким образом, максимальная доля потребления была характерна для ельника с наибольшим плодоношением черники.

В год максимального урожая (2009 г.) средний вес одной ягоды на опытных площадках был достоверно меньше, чем на контрольных ($W = 478$, $p < 0,05$). В год минимального урожая, когда медведь еще посещал пробные площади (2013 г.), таких различий уже не наблюдали ($W = 51$, $p = 0,97$). Таким образом, можно пред-

положить, что при достаточном обилии ягод наблюдается предпочтение зверем плодов большего размера, а при малом урожае поедаются все доступные плоды без разбора.

Значение плодов кустарничков в пищевом рационе бурого медведя

Косвенные данные о предпочтении ягод в течение каждого сезона дает анализ экскрементов. Из 474 экскрементов 116 (24,5 %) имели в своем составе ягоды кустарничков. Общий показатель EDEC составил 11,1 %. В 69 экскрементах встречалась черника (14,6 %), причем 40 экземпляров (8,4 %) состояли из нее полностью. По частоте встречаемости черника заняла третье место после яблок и травянистых растений и первое место среди всех ягод. Показатель EDEC для черники составил 6,8 % и вывел ее на пятое место в общем списке кормов (после яблок, овса, орехов лещины и млекопитающих). При этом максимальное значение (58,1 %) наблюдалось летом во время

массового созревания ягод. Учитывая меньший объем выборки в этот период по сравнению с другими сезонами, мы считаем, что истинное значение черники еще выше. Это обусловлено также тем, что даже при специальном обследовании черничников шанс встретить медвежьи экскременты значительно меньше, чем в станциях нажировочного питания (овсяные поля и заброшенные яблоневые сады).

Ягоды клюквы встретились в 46 экскрементах (9,7 %), а полностью из них состояли только 12 (2,5 %). Значение EDEC составило 2,9 %, причем существенные показатели отмечены не только для осеннего (8,9 %), но и для ранневесеннего (4,0 %) периодов, когда при достаточном прошлогоднем урожае медведи используют перезимовавшие ягоды.

Непереваренные остатки брусники зарегистрированы в 21 случае (4,4 %). Энергетическое значение этой ягоды крайне мало для медведей исследуемой территории (EDEC = 0,8 %) и достигает своего максимума только в осенний период (EDEC = 1,6 %). Ягоды водяники встретились в 9 случаях (1,9 %), и значение EDEC составило всего 0,5 %. Плоды голубики отмечены в единственном экскрементае.

Обсуждение

В ельниках южно-таежной группы, к которым преимущественно относится исследуемая территория, черника является одним из основных кормов бурого медведя. Известно, что она играет большую роль в питании медведей многих регионов [Данилов и др., 1979; Грачев, 1987; Болтунов, 1993; Johansen, 1997; Kusak, Huber, 1998; Ткаченко, Ткаченко, 2012; Тирронен и др., 2016 и др.]. В подавляющем большинстве случаев медведь поедает исключительно ягоды, потребляя попутно листья и вегетативные побеги, но есть сведения о целенаправленном раскапывании и сладковатых корней черники [Юргенсон, 1937]. В подзоне южной тайги черника является основным кормом для зверя в течение второй половины лета [Юргенсон, 1937; Пажетнов, 1990; Пажетнова, 1991]. Урожайность черники, как и многих других ягодных кустарничков, подвержена вариабельности и напрямую зависит от многих факторов: погодных условий и микроклимата во время периода цветения, типологии лесной растительности и проективного покрытия кустарничка, освещенности и особенностей нанорельефа [Тюлин, 1973; Martin, 1983; Stemlock, Dean, 1986; Ярославцев, 2007; Holden et al., 2012]. В связи с этим степень использования данного корма медведем также претерпевает порой

существенные изменения. Помимо прочего она определяется распространением и площадью пригодных для черники типов леса, а также их посещаемостью людьми в период созревания ягод [Пажетнова, 1991].

По полученным нами данным установлено, что медведь поедает в среднем 64,8 % всех ягод с 1 м². Гораздо меньшие результаты (43 %) были получены при изучении питания медведя голубикой на среднем Сихотэ-Алине по такой же методике [Михайловский, Скрыбина, 1972]. На посещаемость черничника зверем наибольшее влияние оказывает доступность и массовость ягод при минимальном факторе беспокойства. При этом замечено, что у медведя резко выражена способность к избирательному потреблению ягод [Раус, 1970]. Это проявляется в целенаправленном поиске самых плодоносящих участков даже в пределах урочища, а не только в выборе типа леса [Михайловский, Скрыбина, 1972; Hertel et al., 2016]. Мнение о том, что медведь поедает наиболее крупные ягоды, косвенно подтвердилось нами.

По некоторым данным, наибольшая урожайность черники в лесах европейской части России достигает 526–860 кг/га [Харитоновна и др., 1971; Типсина, Яковчик, 2013]. На территории Центрально-Лесного заповедника в период проведения исследований С. Я. Тюлиным максимальное значение было получено в 1969 г. и составило 648 ± 155 кг/га [Тюлин, 1973]. По нашим данным, среднегодовое плодоношение черники составило 815 ± 233 кг/га, что может считаться очень высоким показателем для еловых лесов и, вероятно, способно полноценно обеспечивать популяционную группировку бурого медведя. Необходимо учитывать, что целью наших исследований было выяснение значения ягод в питании медведя, а не их урожайности, поэтому полученные нами данные явно завышены, так как изначально сбор проводили в тех местах, где присутствовал бурый медведь, а значит, в наиболее плодоносящих урочищах. Таким образом, под урожайностью мы имеем в виду именно урожайность медвежьих кормовых стадий.

По данным американских исследователей, медведи начинают эффективно потреблять ягоду при урожайности больше 50 ягод/м² [Welch et al., 1997]. В нашем случае наблюдались другие значения. Минимальной урожайностью черники была в 2014 г. ($96,8$ ягод/м²), когда нами не было обнаружено следов питания медведя ягодой как на пробных площадях, так и в других черничниках. Можно предположить, что в условиях исследуемой территории данное значение является пороговым, при котором интенсивное

использование запасов ягод становится энергетически неэффективным. Максимальную урожайность отмечали в 2009 г. (474,9 ягод/м²), когда медведи использовали ягодные запасы на 74 %. Очень похожие данные получены для черных медведей (*Ursus americanus* Pallas) из Альберты (Канада), где они начинали терять вес при урожайности ягод черники 66 ягод/м², а приобретали массу в среднем начиная с 423 ягод/м² [Pelchat, Ruff, 1986]. В то же время недавно в Швеции получены куда более меньшие значения: нижняя граница обилия ягод черники для медведя составила 44 ягоды/м², а верхняя – 80 ягод/м² [Hertel et al., 2016]. Вероятнее всего, диапазон этих пороговых значений имеет географический градиент. В более продуктивных условиях подзоны южной тайги порог будет выше, т. к. при низких значениях урожайности черники медведи здесь могут выбрать другой замещающий корм. В подзоне северной тайги разнообразие кормов меньше, поэтому звери вынуждены использовать ягодные ресурсы наиболее полно даже при их малом обилии.

Помимо черники большое значение имеет клюква, произрастающая на верховых болотах. Судя по литературным данным, роль ее ягод в рационе бурого медведя России значительно меньше, чем черники. Питание клюквой отмечено для зверей Бурятии [Черников, 1978], Ленинградской области [Грачев, 1987], Карелии, Новгородской, Псковской и Мурманской областей [Данилов и др., 1979; Тирронен и др., 2016], но ее доля в рационе везде небольшая.

Верховые болота исследуемой территории представляют собой открытые просторные биотопы с минимальным значением ремизности. В период плодоношения клюквы местные жители осуществляют сбор ягод, чем повышают значение фактора беспокойства для диких животных, в первую очередь для медведей. Наиболее крупным верховым болотом этой территории является болото Катин Мох, на котором в массе произрастает клюква. В период 1971–1984 гг. оно очень слабо использовалось медведями по причине интенсивного сбора ягод людьми [Пажетнов, Пажетнова, 1991]. В настоящее время с депопуляцией сельского населения и вымиранием деревень беспокойство со стороны человека снизилось, что определило высокую привлекательность данных местообитаний для зверей. В годы обильного урожая клюквы удается наблюдать пасущихся на болоте медведей в дневные часы, иногда даже целыми семьями.

Предпочтение черники вместо клюквы имеет свои основания. Леса группы ельников-черничников больше распространены по терри-

тории, чем верховые болота. Фактор беспокойства на сегодняшний день выражен слабо, но лесные местообитания всегда имеют преимущества в защищенности перед открытыми болотными биотопами. Калорийность ягод черники выше таковой у клюквы (57 ккал/100 г против 46). Черника выгодно отличается от клюквы большим содержанием белков (0,74 г против 0,46), жиров (0,33 г против 0,13) и углеводов (14,49 г против 11,97). Концентрация сахаров в ее ягодах в два раза выше (9,96 г против 4,27). Кроме того, анализ экскрементов показал, что ягоды клюквы намного хуже перевариваются в желудочно-кишечном тракте медведя из-за более твердой плодовой кожуры. По нашим предварительным оценкам, от 20 до 35 % ягод клюквы проходят через пищеварительный тракт зверя неповрежденными, т. е. никак не усвоенными.

В то же время масса ягод клюквы на единице площади больше, чем у черники. Медведь быстрее поедает ягоды и затрачивает меньше усилий на их поиск. При питании черникой зверю приходится дольше искать ягоды среди листвы кустарничкового покрова, в то время как на болоте визуальному поиску плодов клюквы ничего не мешает. Похожие наблюдения проведены при сравнении питания бурого медведя *Vaccinium membranaceum* и шефердией канадской (*Shepherdia canadensis*) [Welch et al., 1997], а также черникой и брусникой [Hertel et al., 2016].

Рассчитав энергетические приобретения, мы установили, что при питании черникой в урожайные годы медведь получает в среднем 42,3 (до 72,7) ккал/м², а при питании клюквой – 50,4 ккал/м². Для сравнения, наиболее калорийные кустарничковые ягоды в национальном парке «Грейт Смоки Маунтинс» (Great Smoky Mountains, США) дают медведю следующую энергию (ккал/м²): *Vaccinium canadensis* – 59,46; *Vitis* spp. – 30,25; *Vaccinium corymbosum* – 16,66; *Gaylussacia* sp. – 13,23; *Vaccinium pallidum* – 13,15; *V. erythrocarpum* – 11,84 [Inman, Pelton, 2002].

Брусничники имеют локальное распространение по территории и, как правило, приурочены к окраинам верховых болот и зарастающим вырубкам. В годы их активного плодоношения некоторые медведи используют этот корм, но в целом его значение невелико. Кустарнички голубики встречаются здесь еще реже, поэтому не могут играть значимой роли для медведей. Факт поедания ее ягод установлен нами только по экскрементам. Даже при обнаружении активно плодоносящих куртин мы не находили там следов пастьбы медведя.

За последние 40 лет произошли заметные изменения в характере посещений ягодников медведями, наиболее ощутимые в охранной зоне заповедника. В 1970-е годы антропогенная нагрузка была существенно выше за счет более высокой плотности сельского населения, которое активно посещало леса и болота в период плодоношения ягод. По данным С. И. Пажетновой [1991], медведи в те годы редко выходили на черничники в охранной зоне, предпочитая держаться либо в заповеднике, либо там, где нет сборщиков. Подобная ситуация отмечалась и для клюквы [Пажетнов, Пажетнова, 1991]. Значение ягод в таких ситуациях, естественно, снижалось, и звери были вынуждены находить себе замещающие корма. В наши дни, после массового вымирания деревень, медведи вновь повсеместно встречаются на ягодниках практически по всей охранной зоне, и значение данного корма снова стало высоким, не ограниченным фактором беспокойства.

Выводы

Период питания медведя ягодами кустарничков в южной тайге растянут с июля по октябрь. Наибольшее значение здесь имеют ягоды черники и клюквы. В урожайные годы они способны обеспечивать кормом большую часть популяционной группировки. Ягоды черники являются важным пищевым компонентом медведей всей таежной зоны, в том числе ее южной подзоны. Степень использования корма зависит от нескольких факторов: общей урожайности кустарничка в конкретный год, типологии лесной растительности и проективного покрытия там черники, а также фактора беспокойства со стороны человека. Клюква играет меньшую роль в питании медведя по причине меньшего распространения верховых болот на территории, меньшей калорийности ягод и ремизности болотных биотопов. Количественная характеристика питания медведя ягодными ресурсами очень важна и позволяет всесторонне оценить значимость данных кормов, а следовательно, и продуцирующих их фитоценозов в жизни зверя.

Литература

Ахременко А. К., Седалищев В. Т. Экологические особенности бурого медведя (*Ursus arctos* L., 1758) в Якутии // Экология. 2008. № 3. С. 201–205.

Бардашевич В. Т. Роль дикорастущих ягодников в экологии тетеревиных // Вопросы биологии и систематики животных Смоленской и сопредельных областей. Смоленск, 1975. С. 161–165.

Болтунов А. Н. Питание бурых медведей в горах юга России // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. В 2 ч. Ч. 1. М.: Аргус, 1993. С. 44–46.

Грачев Ю. А. Бурый медведь в Нижнесибирском заповеднике // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 23–27.

Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 164 с.

Завацкий Б. П. Питание бурых медведей средней енисейской тайги // Экология. 1978. № 2. С. 96–98.

Минеев Ю. Н. Бурый медведь (*Ursus arctos*) в восточноевропейских тундрах // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 7. С. 877–882.

Миняев Н. А., Конечная Г. Ю. Флора Центрально-Лесного государственного заповедника. Л.: Наука, 1976. 104 с.

Михайловский Б. А., Скрябина А. А. Значение ягод и плодов в питании рябчика, буроого медведя и белки в южной части Дальнего Востока // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 197–200.

Насимович А. А., Семенов-Тян-Шанский О. И. Питание буроого медведя и оценка его роли как хищника в Лапландском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, № 4. С. 3–12.

Огурцов С. С. Пищевой рацион буроого медведя (*Ursus arctos*) Центрально-Лесного заповедника по данным анализа экскрементов // Зоол. журнал. 2018. Т. 97, № 4. С. 486–502.

Пажетнов В. С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990. 215 с.

Пажетнов В. С., Пажетнова С. И. Значение верховых болот в жизни буроого медведя // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга: Тез. XI Всесоюз. полевого семинара по болотоведению. Л., 1991. С. 121–124.

Пажетнова С. И. Питание буроого медведя ягодой в Центрально-Лесном заповеднике // Медведи СССР – состояние популяции. Ржев: Ржев. тип., 1991. С. 200–205.

Переясловец В. М. Роль ягод в питании соболя в заповеднике «Юганский» // Научные труды Гос. природного заповедника «Присурский». 2015. Т. 30, вып. 1. С. 207–209.

Прокофьева И. В. Воробьиные и дятлы – потребители сочных плодов // Рус. орнитол. журн. 2005. Т. 14, экспресс-вып. 303. С. 996–1001.

Раус Л. К. Дикорастущие ягодники в питании некоторых зверей и птиц // Сборник НТИ ВНИООЗ. Вып. 40–41. Киров, 1973. С. 7–10.

Раус Л. К. К вопросу об использовании дикорастущих ягод и плодов некоторыми животными Центральной части Камчатки // Сборник НТИ ВНИООЗ. Вып. 30. Киров, 1970. С. 11–19.

Рыков А. М. Экология буроого медведя в Среднем Пинежье // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 76–84.

Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц // Труды Лапландского гос. заповедника. Выпуск V. М., 1960. 319 с.

Середкин И. В. Корма растительного происхождения в питании бурого медведя Сихотэ-Алиня // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(8). С. 1920–1924.

Типсина Н. Н., Яковчик Н. Ю. Исследование черники // Вестник КрасГАУ. 2013. № 11. С. 283–285.

Тирронен К. Ф., Панченко Д. В., Кузнецова Д. С. Новые данные о питании бурого медведя (*Ursus arctos* L.) Карелии и юга Кольского полуострова // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 12. С. 114–122. doi: 10.17076/eco513

Ткаченко В. А., Ткаченко С. В. Бурый медведь (*Ursus arctos*) высокогорий центральной части Баргузинского хребта // Байкальский зоол. журнал. 2012. № 2(10). С. 91–93.

Тюлин С. Я. Методы учета урожайности черники и клюквы и некоторые факторы, ее определяющие (в условиях подзоны южной тайги Европейской части СССР): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 178 с.

Харитоновна Н. П., Макарова Л. С., Сапко В. Я. Урожай плодов черники, малины и шиповника в некоторых районах Удмуртской АССР // Растительные ресурсы. 1971. Т. 7, вып. 1. С. 95–99.

Черников Е. М. Материалы к экологии бурого медведя на северо-восточном побережье Байкала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, № 3. С. 57–66.

Чернявский Ф. Б., Петриченко В. В. Питание бурого медведя на Северо-Востоке Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, № 2. С. 33–41.

Юргенсон П. Б. К распространению и биологии промысловой фауны Волжско-Двинского водораздела // Тр. Центрально-Лесного гос. заповедника. Вып. II. Смоленск: ЗОКНИИ, 1937. С. 281–298.

Ярославцев А. В. Морфологические особенности черники обыкновенной, произрастающей в разных типах лесных фитоценозов южной тайги // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. 2007. № 1. С. 498–499.

Dahle B., Sørensen O. J., Wedul E. H., Swenson J. E., Sandegren F. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries* // Wildlife Biology. 1998. Vol. 4, no. 3. P. 147–158.

Garshelis D. L., Pelton M. R. Activity of black bears in Great Smoky Mountains National Park // J. Mammal. 1980. Vol. 61. P. 8–19.

Hamer D., Herrero S. Grizzly bear food and habitat use in the front ranges of Banff National Park, Alberta // Int. Conf. on Bear Research and Management. 1987. Vol. 7. P. 199–213.

Hertel A., Steyaert S. M. J. G., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H., Wathne-Gelink H., Kindberg J., Swenson J. E. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape // Behav. Ecol. and Sociobiol. 2016. Vol. 70. P. 831–842. doi: 10.1007/s00265-016-2106-2

Hewitt D. G., Robbins S. T. Estimating grizzly bear food habits from fecal analysis // Wildl. Soc. Bull. 1996. Vol. 24. P. 547–550.

Holden Z. A., Kasworm W. F., Servheen C., Hahn B., Dobrowski S. Sensitivity of berry productivity to climatic variation in the Cabinet-Yaak grizzly bear recovery

zone, Northwest United States, 1989–2010 // Wildl. Soc. Bull. 2012. Vol. 36, no. 2. P. 226–231. doi: 10.1002/wsb.128

Inman R. M., Pelton M. R. Energetic production by soft and hard mast foods of American black bears in the Smoky Mountains // Ursus. 2002. Vol. 13. P. 57–68.

Johansen T. The diet of the brown bear (*Ursus arctos*) in central Sweden. M. Sc., thesis. Trondheim, 1997. 36 p.

Kavčič I., Adamič M., Kaczensky P., Krofel M., Kobal M., Jerina K. Fast food bears: brown bear diet in a human-dominated landscape with intensive supplemental feeding // Wildlife Biol. 2015. Vol. 21, no. 1. P. 1–8. doi: 10.2981/wlb.00013

Kusak J., Huber D. Brown bear habitat quality in Gorski kotar, Croatia // Ursus. 1998. Vol. 10. P. 281–291.

Lopez-Alfaro C., Coogan S. C. P., Robbins C. T., Fortin J. K., Nielsen S. E. Assessing nutritional parameters of brown bear diets among ecosystems gives insight into differences among populations // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, no. 6. P. 1–28. doi: 10.1371/journal.pone.0128088

Mangiafico S. Package 'rcompanion', version 2.3.7. Functions to support extension education program evaluation. 2019. 99 p.

Martin P. Factors influencing globe huckleberry fruit production in northwestern Montana // Int. Conf. on Bear Research and Management. 1983. Vol. 5. P. 159–165.

Noyce K. V., Coy P. L. Abundance and productivity of bear food species in different forest types of North-central Minnesota // Int. Conf. on Bear Research and Management. 1990. Vol. 8. P. 169–181.

Ogle D., Wheeler P., Dinno A. Package 'FSA', version 0.8.25. Simple Fisheries Stock Assessment Methods. 2019. 214 p.

Pelchat B. O., Ruff R. L. Habitat and spatial relationships of black bears in the boreal mixedwood forest of Alberta // Int. Conf. on Bear Research and Management. 1986. Vol. 6. P. 81–92.

Persson I-L., Wikan S., Swenson J. E., Mysterud I. The diet of brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway // Wildlife Biol. 2001. Vol. 7. P. 27–37.

Quigley H. B. Activity patterns, movement ecology, and habitat utilization of black bears in Great Smoky Mountains National Park, Tennessee. Master's Thesis, University of Tennessee, 1982. Knoxville, Tennessee, 1982. 149 p.

R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2018. URL: <http://www.R-project.org> (дата обращения: 20.10.2019).

Revelle W. Package 'psych', version 1.8.12. Procedures for psychological, psychometric, and personality research. 2019. 26 p.

Rode K. D., Robbins C. T. Why bears consume mixed diets during fruit abundance // Can. J. Zool. 2000. Vol. 78. P. 1640–1645. doi: 10.1139/cjz-78-9-1640

Stemlock J. J., Dean F. C. Brown bear activity and habitat use, Denali National Park // Int. Conf.

on Bear Research and Management. 1986. Vol. 6. P. 155–167.

Turney L., Roberts A. M. Grizzly Bear spring, summer, and fall – habitat suitability models. Morice and Lakes Forest Districts IFPA. Ardea Biol. Consulting. 2004. 24 p.

USDA. National Nutrient Database for Standard Reference, Release 262014 [cited 2014 March 2014]. URL: <http://ndb.nal.usda.gov> (дата обращения: 16.02.2017).

References

Akhremenko A. K., Sedalishchev V. T. Ekologicheskie osobennosti burogo medvedya (*Ursus arctos* L., 1758) v Yakutii [Ecological features of the brown bear (*Ursus arctos* L., 1758) in Yakutia]. *Ekol.* [Ecol.]. 2008. No. 3. P. 201–205.

Bardashevich V. T. Rol' dikorastushchikh yagodnikov v ekologii teterevinykh [The role of wild berries in the ecology of grouse birds]. *Voprosy biol. i sistematiki zhivotnykh Smolenskoj i sopredel'nykh obl.* [Questions of biol. and systematics of animals in the Smolensk Region and adjacent areas]. Smolensk, 1975. P. 161–165.

Boltunov A. N. Pitanie burykh medvedei v gorakh yuga Rossii [Feeding brown bears in the mountains of southern Russia]. *Medvedi Rossii i prilegayushchikh stran – sostoyanie populyatsii. V 2 ch. Ch. 1* [Bears of Russia and adjacent countries – the current state of populations. In 2 parts. Part 1]. Moscow: Argus, 1993. P. 44–46.

Chernikin E. M. Materialy k ekologii burogo medvedya na severo-vostochnom poberezh'e Baikala [Materials on the ecology of the brown bear on the north-eastern coast of Lake Baikal]. *Bull. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Soc. Natur., Div. Biol.]. 1978. Vol. 83, no. 3. P. 57–66.

Chernyavskii F. B., Petrichenko V. V. Pitanie burogo medvedya na Severo-Vostoke Sibiri [Feeding of the brown bear in the North-East of Siberia]. *Bull. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Soc. Natur., Div. Biol.]. 1984. Vol. 89, no. 2. P. 33–41.

Danilov P. I., Rusakov O. S., Tumanov I. L. Khishchnye zveri Severo-Zapada SSSR [Predatory mammals of the North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1979. 164 p.

Grachev Yu. A. Buryi medved' v Nizhnesvirskom zapovednike [Brown bear in the Nizhnesvirsky Reserve]. *Ekol. medvedei* [Ecol. of Bears]. Novosibirsk: Nauka, 1987. P. 23–27.

Kharitonova N. P., Makarova L. S., Sapko V. Ya. Urozhai plodov cherniki, maliny i shipovnika v nekotorykh raionakh Udmurtskoi ASSR [Yield of blueberries, raspberries and dog-rose in some areas of the Udmurt ASSR]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 1971. Vol. 7, iss. 1. P. 95–99.

Mikhailovskii B. A., Skryabina A. A. Znachenie yagod i plodov v pitanii ryabchika, burogo medvedya i belki v yuzhnoi chasti Dal'nego Vostoka [Importance of berries and fruits in the nutrition of hazel grouse, brown bear and squirrel in the southern part of the Far East]. *Produktivnost' dikorastushchikh yagodnikov i ikh khoz. ispol'zovanie* [Productivity of wild berries and their economic use]. Kirov, 1972. P. 197–200.

Welch C. A., Keay J., Kendall K. C., Robbins C. T. Constraints on frugivory by bears // *Ecology*. 1997. Vol. 78. P. 1105–1119. doi: 10.1890/0012-9658(1997)078[1105:COFBB]2.0.CO;2

Wickham H., Chang W., Henry L., Pedersen T. L., Takahashi K., Wilke C., Woo K., Yutani H. Package 'ggplot2', version 3.2.1. Create elegant data visualizations using the grammar of graphics. 2019. 227 p.

Поступила в редакцию 13.02.2020

Mineev Yu. N. Buryi medved' (*Ursus arctos*) v vostochnoevropskikh tundrakh [Brown bear (*Ursus arctos*) in the eastern European tundra]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2007. Vol. 86, no. 7. P. 877–882.

Minyaev N. A., Konechnaia G. Yu. Flora Tsentral'no-Lesnogo gosudarstvennogo zapovednika [Flora of the Central Forest State Reserve]. Leningrad: Nauka, 1976. 104 p.

Nasimovich A. A., Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Pitanie burogo medvedya i otsenka ego roli kak khishchnika v Laplandskom zapovednike [Feeding of a brown bear and evaluation of its role as a predator in the Lapland Reserve]. *Byull. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Soc. Natur., Div. Biol.]. 1951. Vol. 56, no. 4. P. 3–12.

Pazhetnov V. S. Buryi medved' [Brown bear]. Moscow: Agropromizdat, 1990. 215 p.

Pazhetnov V. S., Pazhetnova S. I. Znachenie verkhovykh bolot v zhizni burogo medvedya [The importance of mounted marshes in the life of a brown bear]. *Bolota okhr. terr.: probl. okhrany i monitoring: Tez. XI Vsesoyuz. polevogo seminara po bolotovedeniyu* [Bogs of protected areas: Probl. of protection and monitoring. Proceed. XI All-Union field seminar on bog sci.]. Leningrad, 1991. P. 121–124.

Pazhetnova S. I. Pitanie burogo medvedya yagodoi v Tsentral'no-Lesnom zapovednike [Feeding of a brown bear with a berry in the Central Forest Reserve]. *Medvedi SSSR – sostoyanie populyatsii* [Bears of the USSR – the state of the population]. Rzhnev: Rzhnevskaya tip., 1991. P. 200–205.

Pereyaslovets V. M. Rol' yagod v pitanii sobolya v zapovednike "Yuganskii" [The role of berries in the sable food in the Yuganskiy Reserve]. *Nauch. trudy Gos. prirod. zapoved. "Prisurskii"* [Proceed. of the Prisursky St. Nature Reserve]. 2015. Vol. 30, iss. 1. P. 207–209.

Prokof'eva I. V. Vorob'inye i dyatly – potrebiteli sochnykh plodov [Passerines and woodpeckers are consumers of juicy fruits]. *Russ. ornitol. zhurn.* [Russ. Ornithol. J.]. 2005. Vol. 14, express-iss. 303. P. 996–1001.

Raus L. K. Dikorastushchie yagodniki v pitanii nekotorykh zveri i ptits [Wild berries in the diet of some animals and birds]. *Sbornik NTI VNIIOZ* [Digest of Sci. and Tech. Information, All-Union Res. Inst. for Hunting Husbandry and Livestock Breeding]. Iss. 40–41. Kirov, 1973. P. 7–10.

Raus L. K. K voprosu ob ispol'zovanii dikorastushchikh yagod i plodov nekotorymi zhivotnymi Tsentral'noi chasti Kamchatki [On the use of wild berries and fruits by some animals in the central part of Kam-

chatka]. *Sbornik NTI VNIIOOZ* [Digest of Sci. and Tech. Information, All-Union Res. Inst. for Hunting Husbandry and Livestock Breeding]. Iss. 30. Kirov, 1970. P. 11–19.

Rykov A. M. Ekologiya burogo medvedya v Srednem Pinezh'e [The ecology of the brown bear in Middle Pinega]. *Ekol. medvedei* [Ecol. of Bears]. Novosibirsk: Nauka, 1987. P. 76–84.

Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Ekologiya teterevinykh ptits [Ecology of grouse birds]. *Trudy Laplandskogo gos. zapovednika* [Proceed. Laplandsky St. Nat. Reserve]. Moscow, 1960. Iss. 5. 319 p.

Seredkin I. V. Korma rastitel'nogo proiskhozhdeniya v pitanii burogo medvedya Sikhote-Alinya [Forage of plant origin in the feeding of the brown bear of the Sikhote-Alin]. *Izv. Samarskogo NTs RAN* [Proceed. Samara SC RAS]. 2012. Vol. 14, no. 1(8). P. 1920–1924.

Tkachenko V. A., Tkachenko S. V. Buryi medved' (*Ursus arctos*) vysokogorii tsentral'noi chasti Barguzinskogo khrebtta [*Ursus arctos*] of the highlands of the central part of the Barguzin mountain range]. *Baikal'skii zool. zhurn.* [Baikal Zool. J.]. 2012. No. 2(10). P. 91–93.

Tipsina N. N., Yakovchik N. Yu. Issledovanie cherniki [Investigation of blueberries]. *Vestnik KrasGAU* [Bull. KrasGAU]. 2013. No. 11. P. 283–285.

Tirronen K. F., Panchenko D. V., Kuznetsova D. S. Novye dannye o pitanii burogo medvedya (*Ursus arctos* L.) Karelii i yuga Kol'skogo poluoostrova [New data on the feeding of brown bear (*Ursus arctos* L.) in Karelia and the south of the Kola Peninsula]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 12. P. 114–122. doi: 10.17076/eco513

Tyulin S. Ya. Metody ucheta urozhainosti cherniki i klyukvy i nekotorye faktory ee opredelyayushchie (v usloviyakh podzony yuzhnoi taigi Evropeiskoi chasti SSSR) [Methods of accounting for yields of blueberries and cranberries and some of its determinants (in the conditions of the subzone of the southern taiga of the European part of the USSR)]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad, 1973. 178 p.

Yaroslavtsev A. V. Morfologicheskie osobennosti cherniki obyknovЕННОi, proizrastayushchei v raznykh tipakh lesnykh fitotsenozov yuzhnoi taigi [Morphological features of common bilberry, growing in different types of forest phytocenosis of the southern taiga]. *Sovr. probl. prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva* [Modern Problems of Nature Management, Hunting, and Fur Farming]. 2007. No. 1. P. 498–499.

Yurgenson P. B. K rasprostraneniyu i biologii promyslovoi fauny Volzhsko-Dvinskogo vodorazdela [To the distribution and biology of the commercial fauna of the Volga-Dvina watershed]. *Trudy Central'no-Lesnogo gos. zapoved.* [Proceed. Central Forest St. Reserve]. Iss. II. Smolensk: ZOKNII, 1937. P. 281–298.

Zavatskii B. P. Pitanie burykh medvedei Srednei Eniseiskoi taigi [Feeding brown bears of the Middle Yenisei taiga]. *Ekol.* [Ecol.]. 1978. No. 2. P. 96–98.

Dahle B., Sørensen O. J., Wedul E. H., Swenson J. E., Sandegren F. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries*. *Wildlife Biol.* 1998. Vol. 4, no. 3. P. 147–158.

Garshelis D. L., Pelton M. R. Activity of black bears in Great Smoky Mountains National Park. *J. Mammal.* 1980. Vol. 61. P. 8–19.

Hamer D., Herrero S. Grizzly bear food and habitat use in the front ranges of Banff National Park, Alberta. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1987. Vol. 7. P. 199–213.

Hertel A., Steyaert S. M. J. G., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H., Wathne-Gelink H., Kindberg J., Swenson J. E. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 2016. Vol. 70. P. 831–842. doi: 10.1007/s00265-016-2106-2

Hewitt D. G., Robbins S. T. Estimating grizzly bear food habits from fecal analysis. *Wildl. Soc. Bull.* 1996. Vol. 24. P. 547–550.

Holden Z. A., Kasworm W. F., Servheen C., Hahn B., Dobrowski S. Sensitivity of berry productivity to climatic variation in the Cabinet-Yaak grizzly bear recovery zone, Northwest United States, 1989–2010. *Wildl. Soc. Bull.* 2012. Vol. 36, no. 2. P. 226–231. doi: 10.1002/wsb.128

Inman R. M., Pelton M. R. Energetic production by soft and hard mast foods of American black bears in the Smoky Mountains. *Ursus.* 2002. Vol. 13. P. 57–68.

Johansen T. The diet of the brown bear (*Ursus arctos*) in central Sweden: M. Sc, thesis. Trondheim, 1997. 36 p.

Kavčič I., Adamič M., Kaczensky P., Krofel M., Kobal M., Jerina K. Fast food bears: brown bear diet in a human-dominated landscape with intensive supplemental feeding. *Wildlife Biol.* 2015. Vol. 21, no. 1. P. 1–8. doi: 10.2981/wlb.00013

Kusak J., Huber D. Brown bear habitat quality in Gorski kotar, Croatia. *Ursus.* 1998. Vol. 10. P. 281–291.

Lopez-Alfaro C., Coogan S. C. P., Robbins C. T., Fortin J. K., Nielsen S. E. Assessing nutritional parameters of brown bear diets among ecosystems gives insight into differences among populations. *PLoS ONE.* 2015. Vol. 10, no. 6. P. 1–28. doi: 10.1371/journal.pone.0128088

Mangiafico S. Package 'rcompanion', version 2.3.7. Functions to support extension education program evaluation. 2019. 99 p.

Martin P. Factors influencing globe huckleberry fruit production in northwestern Montana. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1983. Vol. 5. P. 159–165.

Noyce K. V., Coy P. L. Abundance and productivity of bear food species in different forest types of North-central Minnesota. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1990. Vol. 8. P. 169–181.

Ogle D., Wheeler P., Dinno A. Package 'FSA', version 0.8.25. Simple Fisheries Stock Assessment Methods. 2019. 214 p.

Pelchat B. O., Ruff R. L. Habitat and spatial relationships of black bears in the boreal mixedwood forest of Alberta. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1986. Vol. 6. P. 81–92.

Persson I.-L., Wikan S., Swenson J. E., Mysterud I. The diet of brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway. *Wildlife Biology.* 2001. Vol. 7. P. 27–37.

Quigley H. B. Activity patterns, movement ecology, and habitat utilization of black bears in Great Smoky Mountains National Park. Thesis, University of Tennessee. Knoxville, Tennessee, 1982.

R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2018. URL: <http://www.R-project.org> (accessed: 20.10.2019).

Revelle W. Package 'psych', version 1.8.12. Procedures for psychological, psychometric, and personality research. 2019. 26 p.

Rode K. D., Robbins C. T. Why bears consume mixed diets during fruit abundance. *Can. J. Zool.* 2000. Vol. 78. P. 1640–1645. doi: 10.1139/cjz-78-9-1640

Stemlock J. J., Dean F. C. Brown bear activity and habitat use, Denali National Park-1980. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1986. Vol. 6. P. 155–167.

Turney L., Roberts A. M. Grizzly Bear Spring, Summer, and Fall – Habitat Suitability Models. Morice and Lakes Forest Districts IFPA. *Ardea Biol. Consulting.* 2004. 24 p.

USDA. National Nutrient Database for Standard Reference, Release 26 2014 [cited 2014 March 2014]. URL: <http://ndb.nal.usda.gov> (assessed: 16.02.2017).

Welch C. A., Keay J., Kendall K. C., Robbins C. T. Constraints on frugivory by bears. *Ecol.* 1997. Vol. 78. P. 1105–1119. doi: 10.1890/0012-9658(1997)078[1105:COFBB]2.0.CO;2

Wickham H., Chang W., Henry L., Pedersen T. L., Takahashi K., Wilke C., Woo K., Yutani H. Package 'ggplot2', version 3.2.1. Create elegant data visualizations using the grammar of graphics. 2019. 227 p.

Received February 13, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Огурцов Сергей Сергеевич

научный сотрудник
Центрально-Лесной государственный заповедник
пос. Заповедный, Нелидовский район, Тверская область,
Россия, 172521
эл. почта: etundra@mail.ru
тел.: 89172528264

Желтухина Юлия Сергеевна

экскурсовод
Центрально-Лесной государственный заповедник
пос. Заповедный, Нелидовский район, Тверская область,
Россия, 172521
эл. почта: julia.masharipova@mail.ru
тел.: 89806377466

CONTRIBUTORS:

Ogurtsov, Sergey

Central Forest State Nature Reserve
172521 Zapovednyi Village, Nelidovsky District, Tver Region,
Russia,
e-mail: etundra@mail.ru
tel.: +79172528264

Zheltukhina, Yulia

Central Forest State Nature Reserve
172521 Zapovednyi village, Nelidovsky District, Tver Region,
Russia
e-mail: julia.masharipova@mail.ru
tel.: +79806377466