

УДК 599.742.21+591.5

## ИЗБИРАТЕЛЬНЫЙ ПО ПОЛУ ИНФАНТИЦИД И СОЦИАЛЬНОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ БУРОГО МЕДВЕДЯ

© 2023 г. С. В. Пучковский\*

Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия

\* e-mail: SVPuch@mail.ru

Поступила в редакцию 17.05.2023 г.

После доработки 12.06.2023 г.

Принята к публикации 19.06.2023 г.

Представлен аналитический обзор научных публикаций, содержащих материалы или обсуждение концепции сексуально избирательного инфантицида (СИИ) применительно к популяциям бурого медведя *Ursus arctos*. Эти представления базируются на довольно зыбкой почве — идее полового отбора. Сама концепция СИИ сложилась в значительной мере на основе материалов, полученных при изучении внутривидовых отношений в популяциях льва *Panthera leo*. Однако факты из поведенческой экологии льва, которые накапливаются относительно быстро, могут толковаться довольно многозначно, и даже только в применении к этому виду концепция СИИ выглядит недостаточно убедительно и явно излишне антропоморфна. Инфантицид, каннибализм и их сочетание регистрируются в популяциях и льва, и бурого медведя. Однако поведенческая экология этих видов существенно различается. Для популяций бурого медведя характерны: ярко выраженная сезонность размножения; наличие у медведиц репродуктивного интервала, который может существенно различаться в разных по условиям обитания популяциях и варьирует от 1 до 5 лет; модели брачных отношений могут различаться от нестрогой моногамии до панмиксии. В пределах помета бурой медведицы возможно множественное отцовство. Также для популяций бурого медведя характерны многие черты социальности, образ жизни медведей — одиночно-групповой. Вряд ли правильно относить бурого медведя (и другие виды медведей) к однозначно несоциальным. Из проведенного анализа публикаций по поведенческой экологии бурого медведя следует, что применение концепции СИИ без существенных дополнений вряд ли полезно для понимания внутривидовых отношений этого вида.

**Ключевые слова:** бурый медведь, лев, избирательный инфантицид, избыточность, половой отбор, социальность

**DOI:** 10.31857/S0042132424010048, **EDN:** RXZTTF

### ВВЕДЕНИЕ

Аналитические обзоры распространения инфантицида среди млекопитающих представлены в публикациях (Hrdy, 1979; Ebensperger, 1998; Knörnschild et al., 2011; Lukas, Huchard, 2014). Их авторы обсуждают ряд гипотез (основных названо четыре-пять) о биологическом значении инфантицида, при этом обращаются к идее полового отбора (Darwin, 1886). Как среди современников Дарвина, так и в последующем не было единого мнения в оценке справедливости его учения о половом отборе. Это учение так и не обрело статуса научной теории, и во многих публикациях, выполненных за полтора века, констатируется описательность фактических материалов, малая степень определенности и дис-

куSSIONность представлений о половом отборе (Морган, 1936; Майр, 1968; Шмальгаузен, 1969; Любищев, 1973; Грант, 1980; Пучковский, 2013; Панов, 2014; Glutton-Brock, Vincent, 1991). Несмотря на шаткость концептуальной основы в виде идеи полового отбора, представления о сексуально избирательном инфантициде (СИИ), подкрепляемые результатами исследований популяций льва, обрели заметную популярность и нашли отражение в публикациях, посвященных поведенческой экологии бурого медведя (Bellemain et al., 2005; Ballesteros et al., 2021; Ito et al., 2022). В этой сфере науки продолжается традиция эволюционной биологии двух прошлых веков (Воронцов, 1999): имея некоторую биологическую эрудицию, взяв на вооружение

идею панселекционизма (все в выживших биосистемах есть результат естественного отбора (Любищев, 1973; Левонтин, 1978)), можно на материалах по биологии, например, бурого медведя порассуждать об отборе медведицами самцов, самцами — медведиц, теми и другими — медвежат, не забыв про конкуренцию гамет (Грант, 1980; Bellemain et al., 2005) и про отбор на успех в размножении (Майр, 1968, с. 168–169; Lukas, Huchard, 2014; Morehouse et al., 2021). Объективности ради отметим, что концепция СИИ по отношению к популяциям бурого медведя характеризуется некоторыми исследователями как дискуссионная и нуждающаяся в уточнении и развитии (Пучковский, 2023; Bellemain et al., 2005, 2006; Frank et al., 2017).

Цель статьи — аналитический обзор опубликованных материалов и имеющихся мнений относительно пригодности гипотезы СИИ для понимания поведенческой экологии и социальной организации популяций бурого медведя.

### КОНЦЕПЦИЯ СЕКСУАЛЬНО-ИЗБИРАТЕЛЬНОГО ИНФАНТИЦИДА

Удобным объектом, который оказался доступным для изучения в природных условиях и поведенческая экология которого, видимо, послужила образцом для формирования концепции СИИ, оказался лев *Panthera leo* (Packer, Pusey, 1995). Гипотеза полового отбора предполагает, что инфантицид является репродуктивной стратегией, согласно которой особи мужского пола убивают потомство конкурирующих самцов, чтобы увеличить свой собственный репродуктивный вклад (Trivers, 1972; Packer, Pusey, 1995). В случае успеха самец лишает кормящую самку детенышей, вследствие чего лактация прерывается. У самки происходит гормональный сдвиг, и в ближайшие дни наступает эструс. Самец (или самцы — резиденты львиного прайда) получает шанс спариться с этой самкой и внести в ближайшие поколения именно своих потомков и свои гены. Такой вариант внутривидовых отношений и последовательности событий при размножении выявлен на материалах, полученных при изучении львиных прайдов (Schaller, 1972; Packer, Pusey, 1995; Grinnell, McComb, 1996). Выигрыш самцов — выживание в составе прайда, что обеспечивается коллективной охотой, и успех в противостоянии конкурентам мужского пола. Потеря лактирующими самками детенышей, видимо, окупается защищенностью и успешной охотой при обитании в прайде. В концепции СИИ самец льва характеризуется как природный селекционер, озабоченный увеличением собственного вклада в генофонд

прайда. Интересно, что в сравнительно ранней обзорной публикации (Hrdy, 1979) основной предмет обсуждения — последствия инфантицида, осуществляемого самцами, для репродуктивных стратегий самок. Однако широкую известность среди исследователей, изучающих крупных хищных млекопитающих, получила репродуктивная стратегия именно самцов.

Модель СИИ нашла среди зоологов не только сторонников, но и оппонентов. В анонимной статье (<https://felidae-g2n.jimdofree.com/panthera/panthera-leo/%D1%81%D0%BE%D1%86%D0%B8%D1%83%D0%BC-%D0%B%D1%8C%D0%B2%D0%BE%D0%B2/> дата обращения 27.04.2023) представлен полезный аналитический обзор публикаций о социальности и особенностях репродукции в популяциях львов, достаточно подробно изученных. Существенны уточнения по биологии этого вида, названные в обзоре. Вот некоторые из них: не все львы организованы в прайды; самки в прайде более филопатричны, чем самцы; жизнь самцов-лидеров (производителей) в прайде редко превышает 2 года, то есть элиминация (и, соответственно, оборот) самцов весьма интенсивна; социальная организация разных популяций львов может существенно различаться; изучение родственной близости потомков (методами молекулярной биологии и радиослежения) показало, что и самцы, и самки львов могут спариваться и за пределами своего прайда.

Уже из цитируемых фрагментов обзора можно заключить, что концепция СИИ даже в применении к популяциям льва не очень убедительна, и факты из поведенческой экологии львов могут толковаться довольно многозначно. В частности, возникает вопрос: так ли уж значим вклад самцов-производителей в генофонд прайда, если время их индивидуального лидерства в среднем 2 года и лишь очень редко достигает 4 лет? Достойны внимания и выявленные факты реализации самками контрстратегий, которые направлены на противодействие детоубийству самцами львов (Hrdy, 1979; Ebensperger, 1998). Львицы, находящиеся в составе прайда, могут противодействовать вторжению чужих самцов, в частности, вероятность таких событий может снижаться совместным ревом взрослых самок (Grinnell, McComb, 1996).

### ИНФАНТИЦИД В ПОПУЛЯЦИЯХ БУРОГО МЕДВЕДЯ

Инфантицид (детоубийство) — практика, свойственная множеству животных видов (Hrdy, 1979; Pusey, Packer, 1994; Ebensperger, 1998) и также зарегистрированная в популяциях бурого

медведя *Ursus arctos* (Смирнов, 2017, 2021; Пучковский, 2023; Swenson et al., 2001; Bellemain et al., 2005; Morehouse, Boyce, 2017). Виновниками детоубийства обычно оказываются взрослые самцы, но в редких случаях на такие действия способны медведицы Камчатки (Гордиенко, 2012).

Отметим, что популяции льва и бурого медведя по социальной организации различаются очень сильно (см. ниже). Тем не менее самец бурого медведя (как и льва) тоже изображается некоторыми авторами как своего рода селекционер, озабоченный вкладом в генофонд популяции именно своих генов (Bellemain et al., 2005, 2006). Насколько целесообразно детоубийство в такой форме для выживания популяций бурого медведя — большой вопрос. Некоторые зарубежные коллеги предполагают, что бурые медведи-самцы целенаправленно выслеживают и преследуют конспецифичные семьи, стараясь убить медвежат (Swenson et al., 2001). Считается, что гибель детенышей инициирует включение у медведицы эстрального цикла (Craighead et al., 1969; Swenson et al., 2001; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014). Через несколько дней она готова к спариванию, а самец получает шанс передать потомству именно свои гены. На мой взгляд, в “медвежьей” модели СИИ заложена изрядная доля антропоморфизма. Фактов детоубийства из разных частей ареала этого вида известно достаточно много, однако их значение для популяции является предметом дискуссии (McLellan, 2005; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014). Для ответа на вопрос о полезности/вредности инфантицида для популяции потребуются дальнейшие исследования с применением методов генетического мониторинга и социальной этологии.

О вероятном значении инфантицида для популяций бурого медведя в научных публикациях высказано несколько основных гипотез: внутривидового хищничества; детоубийства как части механизма внутривидового регулирования; конкуренции за пищевые ресурсы; СИИ; случайных аномалий социальности. Имеются также варианты в пределах этих гипотез. Их доказанность на сегодня явно недостаточна, эти логические построения продолжают оставаться темой обсуждения специалистов в биологии бурого медведя (McLellan, 2005; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014; Yellowstone grizzly..., 2017, с. 43; Penteriani et al., 2020; Ballesteros et al., 2021; Ito et al., 2022) и служат “своего рода тренажерами для кабинетных упражнений” (Пучковский, 2023, с. 83). Для меня очевидно некоторое ограничение инфантицидом численности популяции и его влияние на поведение и размещение по территории потенциальных объектов нападения со сто-

роны сильного и агрессивного самца: медвежат и медвежьих семей, молодых или ослабленных конспецифичных особей. Существенное эволюционное следствие угрозы инфантицида — выработка разных форм оборонительного поведения медведицы, имеющей медвежат, которые включаются при появлении взрослого медведя (Пажетнов, 1990а; Медведи..., 1993; Гордиенко, 2012; Ebensperger, 1998). Можно также предположить, что агрессивная реакция на людей имеет ту же природу, и медведица реагирует на приближение человека к медвежатам так же, как и на взрослого самца своего вида, угрожающего благополучию ее медвежат (Пучковский, 2009).

Столь интимная черта поведения бурых медведей, обитающих в закрытых (лесистых) ландшафтах, доступна визуальным регистрациям лишь в редких случаях; непосредственно и сравнительно чаще она обнаруживается в особо благоприятных для визуальных наблюдений (открытых) ландшафтах. На территории Южно-Камчатского заказника 37 случаев нападения взрослых самцов на медвежьих семьи и 2 случая нападения одиночных взрослых самок на медвежат (Гордиенко, 2012). Автор этого исследования также отмечает, что в общей массе наблюдений крупные старые самцы (ширина пальмарной мозоли 22–24 см) заметной репродуктивной активности во время гона не проявляют, но агрессивное поведение в отношении медвежат, медведиц и молодых медведей у этих зверей проявляется и во время гона, и в осенний (нажировочный) период.

По отдельным наблюдениям или косвенным признакам реальность инфантицида признается для многих популяций бурого медведя России (Воронов, 1974; Медведи..., 1993; Гилязов, 2011; Данилов, Тирронен, 2011; Смирнов, 2017) и зарубежья (Stringham, 1980; Bunnell, Tait, 1981; Swenson et al., 2001; Bellemain et al., 2005; Yellowstone grizzly..., 2017; Penteriani et al., 2020; Ballesteros et al., 2021; Ito et al., 2022). Предполагаю, что представления о биологической значимости инфантицида пока складываются, в основном, за счет возможностей умозрительного творчества при замедленном накоплении фактической основы. Допускаю также, что инфантицид, как и каннибализм, есть свойство не только отдельных популяций бурого медведя, но и вида в целом. Более того, инфантицид зарегистрирован также в популяциях полярного *U. maritimus* (Derocher, Stirling, 1990) и гималайского *U. thibetanus* (Колчин, 2019; Tamatani et al., 2021) медведей.

Итак, многочисленные факты надежно свидетельствуют: смертельную опасность для медвежат представляют взрослые самцы сво-

ей популяции (Пажетнов, 1990а; Медведи..., 1993; Гордиенко, 2012; Stringham, 1980; Bunnell, Tait, 1981; Dahle, Swenson, 2003; McLellan, 2005; Steyaert et al., 2013). Зафиксированы наблюдения зарубежных авторов, свидетельствующие о том, что в природе в период гона потерявшая медвежат из-за инфантицида медведица через несколько дней может вновь обрести готовность к спариванию (Craighead et al., 1969; Swenson et al., 2001; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014). Однако такую причинно-следственную связь названных событий нельзя считать обязательным правилом для популяций бурого медведя (см. ниже).

### КАННИБАЛИЗМ В ПОПУЛЯЦИЯХ БУРОГО МЕДВЕДЯ

Каннибализм (внутривидовое хищничество) распространен в животном мире (Polis, 1981), включая класс млекопитающих, а среди них отряд хищных Carnivora. Согласно опубликованному обзору (Пучковский и др., 2017), каннибализм бурых медведей зарегистрирован в 11 субъектах РФ пяти федеральных округов России: Северо-Западного, Южного, Приволжского, Уральского и Сибирского. Факты внутривидового хищничества регистрируются в единичных случаях, хотя очевидно, что значительная часть явлений внутривидовой биологии остается скрытой от человека.

Каннибалами обычно оказывались более крупные звери, почти во всех случаях, когда половая принадлежность авторами публикаций регистрировалась, это были самцы. Известны исключения: поведение двух медведиц на Камчатке (Гордиенко, 2012). Каннибалами проявили себя шатуны в республике Коми (Нейфельд, 2004) и единственный шатун, обнаруженный в Кировской обл. (Торопов, 1991). В двух зарегистрированных случаях (Мурманская и Томская обл.) взрослые медведи убили и съели медвежат (Жданов, Павлов, 1972; Гилязов, 2011). Из обзора обобщающих публикаций также следует, что, начиная от бас. Енисея, Алтайско-Саянской горной страны и далее к востоку, факты каннибализма регистрируются в популяциях бурого медведя всех сибирских и дальневосточных субъектов РФ (Бромлей, 1965; Кучеренко, 1983; Медведи..., 1993; Чернявский, Кречмар, 2001; Смирнов, 2017), включая Камчатский край (Честин и др., 2006; Гордиенко, 2012). За весь период наблюдений (1996–2005 гг.) на модельных площадках в Южно-Камчатском федеральном заказнике исследователями было зафиксировано визуально и по следам 37 случаев нападения самцов на медвежьих семьи (при этом погибли

44 медвежонка и 5 медведиц); дважды одиночные взрослые самки напали на медвежат (убит и съеден один сеголеток). В пяти эпизодах погибли и были съедены пять средних по размерам медведиц, из них две с двумя сеголетками, остальные три имели по одному сеголетку. Все погибшие при защите медвежат самки по размерам были значительно (в 2–2.5 раза) меньше самцов (Гордиенко, 2012, с. 113).

В Кантабрийских горах (Испания), где обитают около 200 бурых медведей, зарегистрирован случай нападения в брачный период самца бурого медведя на семью с медвежонком-сеголетком (Ballesteros et al., 2021). Медведица пыталась защитить медвежонка, но была убита. Нападавший самец кормился на ее туше несколько дней. В Норвегии и Швеции каннибализм бурого медведя хорошо известен и основательно изучается (Swenson et al., 2001). В Северной Америке внутривидовое хищничество бурого медведя изучается многими коллективами исследователей в течение многих лет. Например, из 6976 экскрементов гризли Йеллоустонской экосистемы, собранных за 1975–1990 гг., 12 содержали остатки гризли и 10 — барибала *U. americanus* (Mattson et al., 1992). Очевидно, что присутствие шерсти и других останков в экскрементах может быть следствием не только внутривидового хищничества, но и поедания трупа зверя, погибшего от неизвестной причины.

Каннибализм бурого и других видов медведей расценивается зоологами как существенная часть механизма саморегуляции численности и состава популяций (Polis, 1981; Mattson et al., 1992; Swenson et al., 2001; Miller et al., 2003). Этого теоретического положения придерживаются и наши соотечественники (Пажетнов, 1990а; Данилов, 2017; Смирнов, 2017).

Представленный обзор публикаций дает основания сделать вывод: каннибализм бурого медведя широко распространен в пределах ареала вида и может рассматриваться как адаптация общевидового значения (Кожечкин, Смирнов, 2017; Пучковский и др., 2017).

Зарубежные коллеги опубликовали обзор достоверных случаев каннибализма медведей мира (Allen et al., 2022), причем в обзор не включались результаты анализа экскрементов. Из этой работы следует, что из восьми видов медведей внутривидовое хищничество свойственно четырем: барибалу, бурому, гималайскому, полярному. Среди этих видов повышенной частотой зарегистрированных фактов каннибализма заметно выделяется полярный медведь. Но этот же вид среди названных четырех и плотояден в наибольшей степени.

## ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ БУРОГО МЕДВЕДЯ

Итак, инфантицид, каннибализм и сочетание этих форм внутривидовых отношений встречаются в популяциях льва и бурого медведя. Однако можно ли по аналогии с популяциями льва уверенно приписывать бурому медведю стратегию СИИ? Далее обсуждаются характеристики популяций бурого медведя, в том числе те, которые не свойственны (или свойственны в малой степени) популяциям льва, но являются правилом (или не представляют редкости) для популяций бурого медведя. Социальность бурого медведя тоже заметно отличается от таковой льва и обсуждается в особом разделе.

Популяции бурого медведя характеризует ярко выраженная сезонность размножения (Строганов, 1962; Гептнер и др., 1967; Пажетнов, 1990а; Медведи..., 1993; Смирнов, 2017; Пучковский, 2023; Couturier, 1954; Bears..., 1994), причем гон происходит в бесснежный период, а рождение медвежат — в период зимнего сна в берлогах.

Для львиц с прекращением лактации (вне зависимости от причины) правилом является наступление эструса и отсутствие временного перерыва в размножении.

Для медведиц правилом (с некоторыми исключениями) оказывается репродуктивный интервал (Пучковский, 2023; Yellowstone grizzly..., 2017). Считается, что в средней полосе России медведица участвует в гоне раз в два года, хотя в более южных частях ареала и в неволе медведицы могут рожать каждый год (Гептнер и др., 1967; Пажетнов, 1990а). Согласно работам зарубежных коллег, интервал между рождениями в популяциях североамериканского бурого медведя варьирует от 1 до 5 лет (Stringham, 1980; Ballard et al., 1982; McLellan, 1989), средние значения этого показателя близки к 2.5–3 годам. В провинции Альберта (Канада) средний интервал между пометами у медведицы составляет 4.4 года (Garshelis et al., 2005). Как следует из обобщающей публикации (Yellowstone grizzly..., 2017), североамериканские бурые медведи из мест с более суровым климатом и длительной зимой созревают позднее, и паузы между рождениями медвежат у них продолжительней. Согласно этой сводке, в Северной Америке средний интервал между рождениями — 3 года и более. Обработка многолетних материалов, полученных на 20 обследованных территориях (Швеция, Аляска, Канада, континентальные США), показала, что в среднем бурые медведицы рожают медвежат каждые 3 года (Schwartz et al., 2003). На о. Хоккайдо интервалы между рождениями обычно составляют 2, реже — 3 года (Moriwaki et al., 2017).

Согласно экспертной оценке (Завацкий, 2004), таков же режим участия в размножении медведиц Западного Саяна.

Особый пример представляет реликтовая популяция бурого медведя, обитающая в Апеннинах (Центральная Италия), которую основательно изучали с 2005 по 2014 гг. (Tosoni et al., 2017a, 2017b), и ее мониторинг продолжается. Медведицы этой популяции перестают кормить медвежат приблизительно в возрасте 1.4 года, но интервал между рождениями у медведиц составляет в среднем 3.7 года! Замедленный темп размножения апеннинской популяции авторы исследования объясняют большей изоляцией и предполагаемым высоким уровнем инбридинга (Tosoni et al., 2017a, 2017b). Высказано предложение (Ciucci, Voitani, 2008) считать эту популяцию особым подвидом *U. a. marsicanus*.

Репродуктивный интервал медведиц в заново созданной растущей популяции медведей из Северной Италии (Groff et al., 2017) составил 2.12 года.

В Национальном парке Деосай (Пакистан) проводится мониторинг реликтовой популяции гималайского бурого медведя *U. a. isabellinus* (Nawaz et al., 2008), которая охраняется с 1993 г. и с тех пор прирастала на 5% ежегодно. Как предполагают цитируемые авторы, прирост происходил за счет размножения и иммиграции, причем популяция имела очень низкие собственные репродуктивные характеристики. Разовая плодовитость местной популяции в среднем — 1.33 медвежонка, начало размножения медведиц — 8.25 лет, репродуктивный интервал медведиц — 5.8 лет, период семейной жизни — 4.2 года.

Как следует из краткого обзора материалов о репродуктивном интервале популяций бурого медведя, не прослеживается обязательной причинно-следственной связи между окончанием лактации или периода семейной жизни с наступлением течки.

Описаны разные модели брачных отношений в популяциях бурого медведя. Медведица может спариваться в один сезон с одним самцом (Пажетнов, 1990а; Couturier, 1954), либо с несколькими (Строганов, 1962; Couturier, 1954; Craighead et al., 1969; Schwartz et al., 2003; Yellowstone grizzly..., 2017). Бурые медведи Камчатки в период гона ведут себя примерно так же, как и медведи Йеллоустона (Yellowstone grizzly..., 2017), спариваясь с разными партнерами (Николаенко, 2003; Гордиенко, 2012). В целом многие характеристики гона бурого медведя в природе, видимо, весьма изменчивы, все еще недостаточно полно изучены и освещены в литературе (Steyaert et al., 2012; Moriwaki et al., 2017). Но есть

достаточные основания присоединиться к заключению (Steyaert et al., 2012), что в популяциях бурого медведя возможны разные модели брачных отношений: от нестрогой моногамии до полиандрии и полигинии, либо даже их сочетания. Применение методов анализа ДНК из материалов, полученных в популяциях бурого медведя Скандинавии и Северной Америки, позволило установить, что медвежата из одного помета могут иметь разных отцов (Bellemain et al., 2005; Yellowstone grizzly..., 2017). Исследование, проведенное на о. Хоккайдо, показало, что в местной популяции бурого медведя множественное отцовство в пределах одного помета зафиксировано с вероятностью 14.6–17.1% (Shimozuru et al., 2019). С меньшей частотой случаются факты инбридинга. Цитируемые авторы полагают, что расселение взрослеющих особей, особенно самцов, снижает вероятность инбридинга и его отрицательных последствий.

### СОЦИАЛЬНОСТЬ БУРОГО МЕДВЕДЯ

В ряде публикаций высказывается достаточно определенная точка зрения, в соответствии с которой бурый медведь отнесен к несоциальным, одиночно живущим видам (Гептнер и др., 1967; Seton, 1937; Couturier, 1954; Swenson et al., 2001; Støen et al., 2005; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014).

Представлена и противоположная точка зрения, из которой следует, что для популяций бурого медведя (а также других видов медведей) характерны многие проявления социальности (Пажетнов и др., 1999; Колчин, 2015; Пучковский, 2023; Stonorov, Stokes, 1972; Egbert, Stokes, 1976; Derocher, Stirling, 1990; Gilbert, 1999). Предложена (Пажетнов, 1990а, 1990б) и поддерживается многими авторами (Кудактин, Честин, 1993; Юдин, 2011; Смирнов, 2017; Пучковский, 2023) логически стройная схема парцеллярного устройства сообществ бурого медведя: доминирующий самец является организатором, близости от которого располагаются более слабые сородичи, в том числе взрослые самцы. Большое значение придается (Данилов, 2017) динамичности социальных отношений в зависимости от обеспеченности пищей, особенностей распределения медведиц — с медвежатами и без них.

Часть жизни, действительно, медведи (эта часть особенно велика у самцов) проводят как одиночные животные, однако и у них есть периоды совместной жизни (в семье, гонной группе и проч.), и отмечены другие проявления социальности. Я придерживаюсь мнения (Пучковский, 2009, 2023), что образ жизни бурых медведей характеризуется как одиночно-групповой. С

функцией воспроизведения связаны кратковременные объединения взрослых зверей в гонные группы с очень напряженными отношениями между членами группы, а также семейные группы, которые объединяют медведей на более длительный срок — год и более (Чернявский, Кречмар, 2001; Смирнов, 2017; Пучковский, 2018, 2023; Egbert, Stokes, 1976; Gilbert, 1999). Млекопитающим свойственно создавать временные скопления особей (агрегации) в местах с благоприятными условиями (Панов, 2010). При значительной концентрации пищевых ресурсов медведи тоже способны проявлять некоторую терпимость к совместному пребыванию на ограниченной территории, образуя агрегации (Тирронен, 2010; Смирнов, 2017; Egbert, Stokes, 1976; Gilbert, 1999; Lewis, Lafferty, 2014; Sorum et al., 2023). В условиях неволи при удовлетворительной обеспеченности пищей также обнаруживается некоторая толерантность и даже привязанность между отдельными зверями (Colmenares, Rivero, 1983а, 1983б). Все названные свойства популяций бурого медведя и динамика их соотношения могут рассматриваться как примеры своеобразного уровня социальности в популяциях этого вида.

Семейные группы в популяциях бурого медведя хорошо известны (Гептнер и др., 1967; Пажетнов, 1990а; Медведи..., 1993; Данилов, 2017; Пучковский, 2023; Couturier, 1954; Bears..., 1994; Yellowstone grizzly..., 2017), в них медведи проводят первые годы жизни: от одного до четырех. Родственные отношения могут сказываться и на поведении молодых зверей в первые годы самостоятельной жизни: медвежата-лончаки могут держаться вместе до наступления берложного периода; нам известны примеры, когда молодая медведица с потомством (сеголетки) держалась поблизости от медведицы-матери, у которой были медвежата очередной генерации, а в другом случае два лончака весь летний сезон держались совместно (без медведицы) на ограниченной территории близ нашего лагеря. Подобные терпимые отношения между медведицами (мать и дочь) подтверждены на материалах Европейского Севера РФ (Данилов, 2017). Согласно исследованиям, проведенным в Швеции, предполагается, что у самок бурого медведя возможны территориальные отношения двух типов: одиночное использование территории и групповое (Støen et al., 2005). Работа, проделанная в Финляндии (использовались генетические методы и радиоошейники), показала наличие положительной корреляции между близостью расположения индивидуальных территорий медведиц и степенью их родства (Olejarz et al., 2022).

Взрослая самка для самцов бурого медведя — фактор интеграции в гонные группы из двух или

более особей (Пучковский, 2018, 2023). Отношения между членами такой группы являются очень напряженными; при этом с утратой самкой привлекательности для самцов (окончание поры эструса) гонная группа быстро распадается.

Источники достаточно богатых пищевых ресурсов также могут стать причиной интеграции и формирования на этой основе более или менее тесных агрегаций медведей. Свое значение имеют концентрация пищи в сочетании с более или менее узкой локализацией, наличие семейных отношений; в агрегации медведей также устанавливается своя временная иерархия с элементами толерантности, доминирования и агрессии (Пажетнов, 1990б; Гордиенко, 2012; Смирнов, 2017; Gilbert, 1999). Т.А. Гордиенко (Гордиенко, 2012) приводит много примеров наблюдений за медведями Камчатки, в частности описывает пять образцов активного социального поведения, ряд поведенческих форм, которые свойственны медведям при встрече с незнакомым самцом одного высокого ранга и т.д. Полное отсутствие терпимости к особям своего вида свойственно медведям-шатунам (Строганов, 1962; Бромлей, 1965; Смирнов, 2017; Пучковский, 2021), для которых любое другое животное (своего или другого вида) или человек — потенциальная жертва.

Из обобщающей публикации (Пучковский, 2023) следует, что образ жизни бурого медведя обнаруживает значительную динамичность в пространственном и временном аспектах. Соответственно, уровень изменчивости социальных отношений в популяциях этого вида зависит от эколого-географических различий регионов, обеспеченности пищевыми ресурсами, многолетней динамики урожая наживочных кормов, сезонности воспроизводства популяций бурого медведя.

В естественных объединениях особей бурого медведя прослеживается иерархия и элементы территориальных отношений (указано выше). При содержании в неволе исследователи обнаруживают становление отношений доминирования/подчинения уже в группах медвежат-сеголетков (Пажетнов, 1990а; Пажетнов и др., 1999). В отечественной литературе иногда используется очень спорная возрастная категория “пестун” (Миддендорф, 1851; Гептнер и др., 1967): медвежонок-нянька, который якобы проявляет заботу о младших медвежатах. Не все специалисты признают реальность такого персонажа из медвежьих семей. Однако сотрудники центра спасения медвежат, основанного в Тверской обл. В.С. Пажетновым, в своей богатой практике наблюдений за медвежатами отмечали реальные примеры заботливого отношения некоторых из них к мед-

вежатам, отстающим в развитии (Пучковский, 2023, с. 67).

Все названные свойства популяций бурого медведя и динамика их соотношения могут рассматриваться как причины (факторы) поддержания и адаптивной самоподстройки своеобразного уровня социальности популяций этого вида. Обсуждение темы дает основания для утверждения: в популяциях бурого медведя имеется некоторый уровень социальности, отличающийся от типовых крайностей в понимании социальности животных различных таксонов (Панов, 2010) прежде своей динамичностью. Социальность в подобной форме свойственна также барибалу (Jonkel, Cowan, 1971; Gilbert, 1999; Stringham, 2012), полярному (Derocher, Stirling, 1990) и гималайскому медведям (Юдин, 2011; Колчин, 2015).

Принято считать, что самцы льва отличают своих львят от потомков других самцов. Насколько я знаю, нет доказательств, что способностью различать своих и чужих потомков обладают самцы бурого медведя. Зато использование генетических методов при исследовании популяций этого вида доказывает, что множественное отцовство в пределах выводка вполне реально (отмечено выше).

Биология бурого медведя обнаруживает в пространственной организации популяций этого вида взаимодействие двух тенденций: дезинтеграции (разобщения) и интеграции (Пучковский, 2023). Необходимость избирательного использования природных ресурсов (пространственных, пищевых, защитных и т.д.) и избегания опасных факторов вынуждает медведей распределяться по территории. Однако в определенные моменты времени появляется необходимость сократить дистанцию между особями либо даже тесно общаться в составе агрегаций, семейных и гонных групп: обнаруживается сезонно реализуемая тенденция к интеграции. Динамичность взаимодействия этих двух тенденций обеспечивается коммуникациями, в составе которых работают дистанционные сигнальные системы (Наумов, 1973; Темброк, 1977; Пажетнов, 1990а; Биологическое сигнальное..., 2013).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Напомним о панселекционизме: это концепция, в соответствии с которой все в организации живых систем есть только адаптивное и является результатом естественного отбора (Любищев, 1973; Нельсон, 1988; Пучковский, 2013; Gould, 1977; Goldsmith, 1990). В действительности организация биосистем любого уровня включает в себя адаптивные, нейтральные и даже умерен-

но вредные фрагменты (Северцов, 1939; Любичев, 1982; Шмальгаузен, 1982; Кимура, 1985; Лима-де-Фариа, 1991; Пучковский, 1999; Воск, 1980).

Концепция СИИ сформулирована как обобщение сведений о внутривидовой борьбе за существование животных разных классов (Hrdy, 1979), в том числе млекопитающих нескольких отрядов (Ebensperger, 1998; Knörnschild et al., 2011; Lukas, Huchard, 2014).

Предполагается, что стратегия СИИ свойственна популяциям льва, которые из всех крупных хищных зверей наиболее доступны для изучения и в отношении которых достигнут значительный прогресс в накоплении знаний о внутривидовых отношениях. Центральное место в этой концепции занимает активная роль взрослых самцов, которые убивают львят — потомков других самцов и обеспечивают воспроизводство и сохранение в популяции собственных потомков и, соответственно, собственных генов.

Обсуждение особенностей внутривидовых отношений в популяциях бурого медведя обнаруживает черты значительного своеобразия и отличия от внутривидовой борьбы в популяциях льва. В чистом виде “львиная” модель СИИ мало соответствует накопленным знаниям о внутривидовых отношениях в популяциях бурого медведя. На мой взгляд, концепция СИИ — пример антропоморфной вербальной модели, которая нуждается в замене на более перспективную концепцию.

Я склонен обратиться к концепции избыточности живых систем (Пучковский, 1998, 1999): некоторый избыток медвежат в популяциях бурого медведя обеспечивает воспроизводство, восстановление популяции после депрессии, потенциал для расширения ареала и т.д. В условиях нестабильности продукции пищевых ресурсов (или их недостаточной доступности) это — пищевой ресурс на черный день. Кроме того, надо учесть цикличность участия в размножении медведиц — рождение ими медвежат однажды в два, три и более лет, в силу чего в популяции образуется избыток самцов, готовых к репродуктивным услугам в период гона. В это время самцы озабочены реализацией своего репродуктивного потенциала, но готовность к размножению означает также повышенную агрессивность (пример качественной избыточности: Пучковский, 1999) и как следствие — инфантицид.

Наступление у медведицы эструса и ее готовности к спариванию, а в дальнейшем возможность вклада самца в генофонд популяции — необходимые для выживания популяции элементы репродукции. Но целевая установка

самца на сексуально избирательный инфантицид и воспроизводство именно собственных генов — телеология и антропоморфизм чистой воды. Нужно еще доказать, что убийца медвежат не был их отцом и что только он оплодотворит эту медведицу — их мать, поскольку течка у медведицы наступает не сразу, а в гонной группе может быть два и более самцов. В естественных условиях нет никакой гарантии, что все медвежата (их в семье может быть 2–4) будут нести его гены, поскольку медведица может спариваться с другими самцами, не являющимися доминантами.

Добавлю: значительная часть львов африканских популяций живет прайдами, в которых среди взрослых особей львицы обычно составляют большинство (Schaller, 1972; Packer, Pusey, 1995; Grinnell, McComb, 1996; Kotze et al., 2018). Видимо, у них нет резко выраженной сезонности размножения, обязательной в популяциях бурого медведя. В тех же популяциях бурого медведя, в которых эпизодически обнаруживается феномен шатунизма, в годы бескормицы происходит массовое появление и последующая гибель шатунов, среди которых большинство — взрослые самцы (Формозов, 1976; Смирнов, 2017; Пучковский и др., 2019; Пучковский, 2021). Вероятно, в следующие годы избыток самцов в гонных группах снижается, уменьшается и потенциал для избирательной элиминации.

Из названных особенностей поведенческой экологии бурого медведя следует, что концепция СИИ недостаточна для понимания внутривидовых отношений этого вида.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит редакцию журнала “Успехи современной биологии” и лично зав. редакцией Татьяну Юрьевну Павлову за качественную и высокопрофессиональную работу по редактированию статьи и подготовку ее к публикации.

## 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

- Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Ред. А.А. Никольский, В.В. Рожнов. М.: КМК, 2013. 323 с.  
*Бромлей Г.Ф.* Медведи юга Дальнего Востока СССР. М.: Л.: Наука, 1965. 120 с.

- Воронов В.Г. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 164 с.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция, 1999. 640 с.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Морские коровы и хищные // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высш. шк., 1967. 1004 с.
- Глязов 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.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 384 с.
- Данилов П.И., Тирронен К.Ф. Мониторинг популяций бурого медведя Северо-Запада России // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком / Мат. VIII Всерос. конф. специалистов, изучающих медведей (17–21 сентября 2011 г., Торопецкая биологическая станция “Чистый лес”). Великие Луки, 2011. С. 77–92.
- Жданов А., Павлов М. Агрессивность бурого медведя // Охота охот. хоз. 1972. № 6. С. 16–20.
- Завацкий Б.П. Снежный барс, бурый медведь и волк Саяно-Шушенского заповедника. Шушенское: Саяно-Шушенский биосферный заповедник, 2004. 127 с.
- Кимура М. Молекулярная эволюция. Теория нейтральности. М.: Наука, 1985. 394 с.
- Кожечкин В., Смирнов М. Каннибализм у бурых медведей Центральной Сибири // Охота охот. хоз. 2017. № 1. С. 12–18.
- Колчин С.А. Сложные социальные объединения гималайского медведя (*Ursus thibetanus*) и эколого-поведенческие аспекты их формирования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120 (5). С. 36–45.
- Колчин С.А. Первый зарегистрированный случай каннибализма у гималайского медведя (*Ursus thibetanus*) на Дальнем Востоке России // Зоол. журн. 2019. Т. 98 (2). С. 222–226.
- 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. Экология и промысел бурого медведя юга Дальнего Востока // Экология и промысел охотничьих животных / Ред. Б.А. Михайловский, Г.И. Монахов. М.: ВНИИОЗ, 1983. С. 123–132.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Лима-де-Фариа А. Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. М.: Мир, 1991. 455 с.
- Любичев А.А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 31–56.
- Любичев А.А. Проблема целесообразности // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 149–196.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 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.
- Миддендорф А.Ф. Естественная история медведя обыкновенного (*Ursus arctos* L.). СПб: Тип. К. Вингебера, 1851. С. 187–296.
- Морган Т.Г. Экспериментальные основы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 250 с.
- Наумов Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34 (6). С. 808–817.
- Нейфельд Н.Д. Бурый медведь // Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника / Ред. А.В. Бобрецов. Сыктывкар: Коми книжное изд., 2004. С. 316–329.
- Нельсон Г. Викарианс и кладистика: историческая перспектива и выводы на будущее // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. М.: Прогресс, 1988. С. 400–422.
- Николаенко В.А. Камчатский медведь. М.: Логата, 2003. 120 с.
- Пажетнов В.С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990а. 215 с.
- Пажетнов В.С. Территориальность у бурого медведя и определяющие ее факторы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990б. Т. 95 (2). С. 3–11.
- Пажетнов В.С., Пажетнов С.В., Пажетнова С.И. Методика выращивания медвежат-сирот для выпуска в дикую природу. Тверь: Алексей Ушаков и Ко, 1999. 48 с.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций / Ред. В.Е. Соколов. М.: Либроком, 2010. 424 с.
- Панов Е.Н. Половой отбор. Теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания. М.: КМК, 2014. 412 с.
- Пучковский С.В. Избыточность жизни. Ижевск: УдГУ, 1998. 376 с.
- Пучковский С.В. Избыточность живых систем: понятие, определение, формы, адаптивность // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60 (6). С. 642–653.
- Пучковский С.В. Человек и бурый медведь в России: как обеспечить бесконфликтное сосуществование и устойчивое развитие. Ижевск: УдГУ, 2009. 106 с.
- Пучковский С.В. Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. Ижевск: УдГУ, 2013. 443 с.
- Пучковский С. Гон бурого медведя // Охота охот. хоз. 2018. № 6. С. 8–11.

- Пучковский С.В. Бурый медведь в России: управление популяциями. Ижевск: УдГУ, 2021. 320 с.
- Пучковский С.В. Бурый медведь в России: пространственная организация и интеграция популяций. Ижевск: УдГУ, 2023. 368 с.
- Пучковский С.В., Рублёва Е.А., Буйновская М.С. Каннибализм бурого медведя // Вестник УдГУ. Биология. Науки о Земле. 2017. Т. 27 (3). С. 306–310.
- Пучковский С.В., Рублева Е.А., Буйновская М.С. Шатуны бурого медведя в России // Вестник УдГУ. Биология. Науки о Земле. 2019. Т. 29 (1). С. 124–136.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: АН СССР, 1939. 536 с.
- Смирнов М.Н. Бурый медведь в Центральной Сибири (образ жизни, поведенческая экология). Красноярск: Поликом, 2017. 292 с.
- Смирнов М. Медведицы и медвежата: особенности экологии // Охота охот. хоз. 2021. № 3. С. 12–14.
- Строганов С.У. Звери Сибири. Хищные. М.: АН СССР, 1962. 458 с.
- Темброк Г. Коммуникация у млекопитающих // Успехи соврем. териол. / Ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1977. С. 255–278.
- Тирронен К.Ф. Заметки о временных концентрациях медведей и возможности наблюдения за ними в естественной среде // Биологические ресурсы / Мат. междунар. науч.-практ. конф., посв. 80-летию Вят. ГСХА и 45-летию подготовки биологов-охотоведов (3–5 июня 2010 г., Киров). Киров: Вятская ГСХА, 2010. С. 279–281.
- Торопов В. Шатун // Охота охот. хоз. 1991. № 2. С. 45.
- 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. 73 с.
- 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.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Юдин В.Г. Поведение гималайского медведя в репродуктивный период // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком / Мат. VIII Всерос. конф. специалистов, изучающих медведей (17–21 сентября 2011 г., Торопецкая биологическая станция “Чистый лес”). Великие Луки, 2011. С. 304–319.
- Allen M.L., Krofel M., Yamazaki K. et al. Cannibalism in bears // *Ursus*. 2022. V. 33e10. P. 1–9. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-20-00031.2>
- Ballard W.B., Miller S.D., Spraker T.H. Home range, daily movements and reproductive biology of brown bear in Southcentral Alaska // *Can. Field-Natur.* 1982. V. 96 (1). P. 1–5.
- Ballesteros F., Palomero G., Blanco J.C., López-Bao J.V. Sexually selected infanticide or predation? Killing and consumption of a female brown bear in a male infanticide attempt // *Eur. J. Wildl. Res.* 2021. V. 67 (2). P. 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10344-021-01466-6>
- Bears — their biology and management / Eds J.J. Claar, P. Schullery. Yellowstone National Park (YNP): Internat. Association for Bear Research & Paperback, 1994. 587 p.
- Bellemain E., Zedrosser A., Manel S. et al. The dilemma of female mate selection in the brown bear, a species with sexually selected infanticide // *Proc. R Soc.* 2005. V. 273. P. 283–291.
- Bellemain E., Swenson J.E., Taberlet P. Mating strategies in relation to sexually selected infanticide in a non-social carnivore: the brown bear // *Ethology*. 2006. V. 112. P. 238–246.
- Bock W.J. The definition and recognition of biological adaptation // *Integr. Compar. Biol.* 1980. V. 20 (1). P. 217–227.
- Bunnell F.L., Tait D.E.N. Population dynamics of bears — implications // *Dynamics of large mammal populations* / Eds C.W. Fowler, T.D. Smith. N.Y., Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: Wiley-Intersie., 1981. P. 75–98.
- Ciucci P., Boitani L. The Apennine brown bear: a critical review of its status and conservation problems // *Ursus*. 2008. V. 19 (2). P. 130–145.
- Glutton-Brock T., Vincent A. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females // *Nature*. 1991. V. 351. P. 58–60. <https://doi.org/10.1038/351058a0>
- Colmenares F., Rivero H. Displays occurring during conflict situations convey chemical and visual intimidation messages in bears living under captive group conditions // *Acta Zool. Fenn.* 1983a. V. 174. P. 145–148.
- 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.* 1983b. V. 174. P. 149–151.
- Couturier M.A. L'ours brun (*Ursus arctos* L.). Grenoble, 1954. 905 p.
- Craighead J.J., Hornocker M.G., Craighead F.C. Reproductive biology of young female grizzly bears // *J. Reprod. Fert.* 1969. Suppl. 6. P. 447–475.
- Dahle B., Swenson J.E. Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bears *Ursus arctos* // *J. Anim. Ecol.* 2003. V. 72 (4). P. 660–667. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00737.x>
- Darwin Ch. The origin of species: by means of natural selection, on the preservation of favoured races in the struggle for life. 6th ed. L.: J. Murray, 1886. 458 p.
- Derocher A.E., Stirling I. Observation of aggregating behavior in adult male polar bears (*Ursus maritimus*) // *Can. J. Zool.* 1990. V. 68 (7). P. 1390–1394.

- Ebensperger L.A.* Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals // *Biol. Rev.* 1998. V. 73. P. 321–346.
- Egbert A.L., Stokes A.W.* The social behavior of the brown bears on an Alaskan salmon stream // *Int. Conf. Bear Res. Manag.* 1976. V. 3. P. 41–56.
- 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.
- Garshelis D.L., Gibeau M.L., Herrero S.* Grizzly bear demographics in and around Banff National Park and Kananaskis Country, Alberta // *J. Wildl. Manag.* 2005. V. 69. P. 277–297.
- Gilbert B.K.* Opportunities for social learning in bears // *Mammalian social learning: comparative and ecological perspectives* / Eds H.O. Box, K.R. Gibson. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1999. P. 225–235.
- Goldsmith E.* Evolution, neo-Darwinism and the paradigm of science // *Ecologist.* V. 20 (2). 1990. P. 67–73.
- Gould S.J.* Ever since Darwin. Reflections in natural history. N.Y., L.: Norton, 1977. 285 p.
- Grinnell J., McComb K.* Maternal grouping as a defense against infanticide by males: evidence from field playback experiments on African lions // *Behav. Ecol.* 1996. V. 7 (1). P. 55–59.
- Groff Cl., Bragalanti N., Pedrotti L.* Brown bear population in the Central Alps (Trentino, Italy) has stabilized // *Int. Bear News.* 2017. V. 26 (2). P. 14.
- Hrdy S.B.* Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females // *Ethol. Sociobiol.* 1979. V. 1. P. 13–40.
- Ito T., Katsushima H., Tomita K.M., Matsumoto T.* Infanticide or predation? Cannibalism by a brown bear in Hokkaido, Japan // *Ursus.* 2022. V. 33e13. P. 1–5. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-22-00006.1>
- Jonkel Ch.J., Cowan I.Mc.T.* The black bear in the spruce-fir forest // *Wildl. Monographs.* 1971. V. 27. P. 1–57.
- Knörnschild M., Ueberschaer K., Helbig M., Kalko E.K.V.* Sexually selected infanticide in a polygynous bat // *PLoS One.* 2011. V. 6 (9). P. e25001. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025001>
- Kotze R., Keith M., Winterbach Ch.W. et al.* The influence of social and environmental factors on organization of African lion (*Panthera leo*) prides in the Okavango Delta // *J. Mammal.* 2018. V. 99 (4). P. 845–858.
- Lewis T., Lafferty D.J.R.* Brown bears and wolves scavenge humpback whale carcass in Alaska // *Ursus.* 2014. V. 25 (1). P. 8–13. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-14-00004.1>
- Lukas D., Huchard E.* The evolution of infanticide by males in mammalian societies // *Science.* 2014. V. 346. P. 841–844.
- Mattson D.J., Knight R.R., Blanchard B.M.* Cannibalism and predation on black bears by grizzly bears in the Yellowstone ecosystem, 1975–1990 // *J. Mammal.* 1992. V. 73 (2). P. 422–425.
- McLellan B.N.* Dynamics of a grizzly bear population during a period of industrial extraction. 3. Natality and rate of increase // *Can. J. Zool.* 1989. V. 67 (8). P. 1865–1868.
- McLellan B.N.* Sexually selected infanticide in grizzly bears: the effects of hunting on cub survival // *Ursus.* 2005. V. 16 (2). P. 141–156.
- Miller S.D., Sellers R.A., Keay J.* Effects of hunting on brown bear cub survival and litter size in Alaska // *Ursus.* 2003. V. 14 (2). P. 130–152.
- Morehouse A.T., Boyce M.S.* Evaluation intercept feeding to reduce livestock depredation by grizzly bears // *Ursus.* 2017. V. 28 (1). P. 66–80.
- Morehouse A.T., Loosen A. E., Graves T. A., Boyce M.S.* The smell of success: reproductive success related to rub behavior in brown bears // *PLoS One.* 2021. V. 16 (3). P. e0247964. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247964>
- Moriwaki J., Shimozuru M., Tsuruga H. et al.* Estimation of reproductive parameters and their annual variation in brown bears of Hokkaido, Japan // *Ursus.* 2017. V. 27 (2). P. 99–109.
- Nawaz M.A., Swenson J.E., Zakaria V.* Pragmatic management increases a flagship species, the Himalayan brown bears, in Pakistan's Deosai National Park // *Biol. Conserv.* 2008. V. 141. P. 2230–2241.
- Olejarz A., Aspi J., Kojola I. et al.* Ain't nothing like family — female brown bears share their home range with relatives // *Diversity.* 2022. V. 14 (1). P. 1–15. <https://doi.org/10.3390/d14010041>
- Packer C., Pusey A.E.* The lack clutch in a communal breeder: lion litter size is a mixed evolutionary stable strategy // *Amer. Natur.* 1995. V. 145 (5). P. 833–841.
- Penteriani V., Zarzo-Arias A., del Mar Delgado M. et al.* Female brown bears use areas with infanticide risk in a spatially confined population spatially confined population // *Ursus.* 2020. V. 31 (2). P. 1–9.
- Polis G.A.* The evolution and dynamics of intraspecific predation // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 1981. V. 12. P. 225–251.
- Pusey A.E., Packer S.* Infanticide in lions: consequence and counterstrategies // *Infanticide and parental care* / Eds S. Parmigiani, F.S. vom Saal. Amsterdam: Harwood Acad., 1994. P. 277–299.
- Schaller G.B.* The Serengeti lion: a study of predator–prey relations. Chicago: Univ. Chicago Press, 1972. 504 p.
- 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.
- Seton E.T.* Lives of game animals. V. 2. N.Y.: Literary guild of America, 1937. 746 p.
- Shimozuru M., Shirane Y., Tsuruga H. et al.* Incidence of multiple paternity and inbreeding in high-density brown bear populations on the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan // *J. Hered.* 2019. V. 110 (3). P. 321–331. <https://doi.org/10.1093/jhered/esz002>
- Sorum M.S., Cameron M.D., Crupi A. et al.* Pronounced brown bear aggregation along anadromous streams in interior Alaska // *Wildl. Biol.* 2023. V. 2023 (3). P. e01057. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01057>

- Steyaert S.M.J.G., Endrestøl A., Hackländer K. et al.* The mating system of the brown bear *Ursus arctos* // *Mammal Rev.* 2012. V. 42 (1). P. 12–34.
- Steyaert S.M.J.G., Kindberg J., Swenson J.E., Zedrosser A.* Male reproductive strategy explains spatiotemporal segregation in brown bears // *J. Anim. Ecol.* 2013. V. 82 (4). P. 836–845.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12055>
- Steyaert S.M.J.G., Swenson J.E., Zedrosser A.* Litter loss triggers estrus in a nonsocial seasonal breeder // *Ecol. Evol.* 2014. V. 4 (3). P. 300–310.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.935>
- Stonorov D., Stokes A.W.* Social behavior of the Alaska brown bear // *IUCN Pubs. New Ser.* 1972. № 23. P. 232–242.
- Støen O.G., Bellemain E., Sæbø S., Swenson J.E.* Kin-related spatial structure in brown bears *Ursus arctos* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2005. V. 59. P. 191–197.  
<https://doi.org/10.1007/s00265-005-0024-9>
- Stringham S.F.* Possible impacts of hunting on the grizzly/brown bear, a threatened species // *Bears Biol. Manag.* 1980. V. 4. P. 338–349.
- Stringham S.F.* Salmon fishing by bears and the dawn of cooperative predation // *J. Comp. Psychol.* 2012. V. 126 (4). P. 329–338.  
<https://doi.org/10.1037/a0028238>
- 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.
- Tamatani H., Hiorns A., Yamamoto T.* An apparent case of infanticide in the Asiatic black bear in Japan // *Ursus.* 2021. V. 32e16. P. 1–6.  
<https://doi.org/10.2192/URSUS-D-20-00019.2>
- Tosoni E., Boitani L., Mastrantonio G.* Counts of unique females with cubs in the Apennine brown bear population, 2006–2014 // *Ursus.* 2017a. V. 28 (1). P. 1–14.
- Tosoni E., Boitani L., Gentile L. et al.* Assessment of key reproductive traits in the Apennine brown bear population // *Ursus.* 2017b. V. 28 (1). P. 105–116.
- Trivers R.L.* Parental investment and sexual selection // *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971* / Ed. B. Campbell. Chicago: Aldine, 1972. P. 136–179.
- Yellowstone grizzly bears: ecology and conservation of an icon of wildness / Eds P.J. White, K.A. Gunther, F.T. van Manen. *Yell. Forever, Yell. Nat. Park, U.S. Geological Survey, Northern Rocky Mountain Science Center*, 2017. 150 p.

## Sex-Selective Infanticide and Sociality in Brown Bear Populations

S. V. Puchkovskiy\*

*Udmurt State University, Izhevsk, Russia*

\* e-mail: [SVPuch@mail.ru](mailto:SVPuch@mail.ru)

An analytical review of scientific publications containing materials or discussion of the concept of sexually selective infanticide (SSI) in brown bear populations (*Ursus arctos*) is presented. The authors of the SSI concept refer to the idea of sexual selection, which is a rather shaky conceptual basis. The concept was formed largely on the basis of materials obtained during the study of intraspecific relations in lion populations (*Panthera leo*). However, the facts from the behavioral ecology of the lion, which accumulate relatively quickly, can be interpreted quite ambiguously and even only when applied to this species, the concept of this does not look convincing enough and is obviously unnecessarily anthropomorphic. Infanticide, cannibalism and their combination are recorded in both lion and brown bear populations. However, the behavioral ecology of these species differs significantly. Brown bear populations are characterized by: pronounced seasonality of reproduction; the presence of a reproductive interval in bear females, which can vary significantly in populations with different habitat conditions and varies from 1 to 5 years; mating patterns can vary from lax monogamy to panmixia. Multiple paternity is possible within the litter (single fertility) of a brown bear. It follows from the review that brown bear populations are characterized by many features of sociality, the lifestyle of bears being both solitary and group. It is hardly correct to classify the brown bear (and other species of bears) as uniquely unsocial. From the analysis of publications on the behavioral ecology of the brown bear, it follows that the application of the SSI concept without significant additions is hardly useful for understanding the intraspecific relations of this species.

*Keywords:* brown bear, lion, selective infanticide, redundancy, sexual selection, sociality