

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
TERIOLOOGIA ÕPPETOOL

Sander Jenk

OLFAKTOORNE KOMMUNIKATSIOON PRUUNKARUDEL

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Egle Tammeleht, PhD

TARTU 2019

Infoleht

Olfaktoorne kommunikatsioon pruunkarudel

Pruunkarud toetuvad solitaarse elustiili ja suurte kodupiirkondade tõttu liigisisel suhtlusel olfaktoorsele kommunikatsioonile ehk lõhnamärgistamisele. Lõhnamärgistamise funktsioon on enese reklaamimine paljunemise eesmärgil ning dominantsushierarhia kehtestamine. Töö eesmärk on anda ülevaade pruunkarude olfaktoorsest kommunikatsioonist ning selle funktsioonidest: kirjeldada märgistamisviise ja -objekte ning nende valikut mõjutavaid tegureid; kirjeldada populatsioonist ning isendist tulenevaid märgistamise intensiivsust mõjutavaid tegureid.

Märksõnad: olfaktoorne kommunikatsioon, pruunkaru, lõhnamärgistamine, märgistuspuud

Olfactory communication of brown bears

Brown bears have to rely on olfactory signals for inter-species communication since they are solitary and non-territorial. Scent marking creates breeding opportunities and establishes dominance hierarchies within the population. The goal of the thesis at hand is to give an overview of scent marking and its functions in brown bears: to describe marking postures, marking objects and factors that influence the selection of marking objects; to describe factors related to the population and individual that influence marking activity of brown bears.

Keywords: olfactory communication, brown bear, scent marking, marking trees

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	6
2. Pruunkarude olfaktoorne kommunikatsioon.....	8
3. Olfaktoorse kommunikatsiooni keemia	10
4. Märgistuspuud ja nende valik	13
4.1. Asukoht.....	13
4.2. Läbimõõt.....	14
4.3. Puu liik.....	14
4.4. Muud puude omadused.....	15
5. Lõhnamärgistamise viisid	16
5.1. Märgistuskõnnak	16
5.2. Hõõrumine	17
5.3. Istumine	17
5.4. Hammustamine ja küünistamine	18
5.5. Muud märgistusviisid	18
6. Märgistamise intensiivsust mõjutavad tegurid.....	19
6.1. Jooksuaeg.....	19
6.2. Populatsioonitihedus.....	19
6.3. Toiduressursside kättesaadavus	20
6.4. Inimtegevus	20
7. Märgistamisaktiivsuse sõltuvus soost ja vanusest	22
7.1. Täiskasvanud isased	22
7.2. Täiskasvanud emased	22
7.3. Eel-täiskasvanud	23
7.4. Emased koos emast sõltuvate poegadelega	23
8. Märgistamiskäitumise erinevused soo ja vanuse lõikes.....	25
8.1. Täiskasvanute märgistamiskäitumine.....	25

8.2. Eel-täiskasvanute määrgistamiskäitumine	26
8.3. Poegade määrgistamiskäitumine	27
9. Arutelu	29
Kokkuvõte	32
Summary	34
Tänuavaldus	36
Kasutatud kirjandus	37

1. Sissejuhatus

Olfaktoorne suhtlemine ehk lõhnämärgistamine on viis liigisiseseks ja liikidevaheliseks suhtlemiseks (Tattoni et al. 2015). Lõhnämärgistusega saadavad kasud peavad üle kaaluma nende tootmiseks ja keskkonda paigutamiseks vaja mineva aja- ja energiakulu ning alternatiivkulud - märgistamine peab olema väärtuslikum kui teised kohasust suurendavad tegevused nagu paariliste või toidu otsimine (Nie et al. 2012). Keemilise suhtluse eelis on see, et signaal püsib keskkonnas ilma signaali kohaloluta (Clapham et al. 2013). Küll aga võib keemiliste signaalide tootmine märgistamiseks olla energeetiliselt kallis. Näiteks tähnikhüäänid (*Crocota crocota*) eritavad aasta jooksul oma kehamassist 40% jagu lipiidirohket märgistusainet (Nie et al. 2012). Uriini, väljaheite või teiste jääkproduktidega märgistamine ei vaja eraldi energiat signaalide tootmise seisukohast (Nie et al. 2012). Loomade jaoks ei ole mõttekas märgistada kogu kodupiirkonda või esimest ette jäävat märgistusobjekti. Efektiivseks märgistamiseks on kasulik paigutada oma lõhnasignaalid strateegilistesse kohtadesse, kus signaali vastu võtmise tõenäosus on suurem – enimkasutatud liikumisteedele või väljapaistvatele objektidele (Nie et al. 2012). Lõhnämärgistused sisaldavad informatsiooni märgistaja kohta nagu isendi liik, sugu ja identiteet (Diab et al. 2009). Samuti metaboolset informatsiooni, mis viitab isendi sotsiaalsele dominantsusele ja tervislikule seisundile (Diab et al. 2009). Seda informatsiooni saavad erinevate eesmärkide nimel ära kasutada nii signaali kui signaali vastuvõtja.

Ulatuslikult on uuritud näriliste märgistamist (Diab et al. 2009; Lin ja Scott 2012). Hiired on territoriaalsed, kasutades uriinimärgistusi oma territooriumi piiristamiseks (Diab et al. 2009). Hiirte märgistamise kvantiteedi põhjal on võimalik ennustada hiirte sotsiaalset staatust ning agressiivsust. Dominantsed hiired märgistavad rohkem ja ründavad konkurente suurema tõenäosusega. Vähemdominantsed hiired märgistavad vähem ja väldivad agressiivseid kokkupuuteid. Lisaks on näidatud ka, et isase lõhnasignaal võib kiirendada emase isendi puberteeti ning võõra isase lõhnasignaal võib katkestada emase rasedust.

Märgistamise eesmärk on seotud liikide sotsiaalse süsteemiga (Müller ja Manser 2008). Vöötangustitel (*Mungos mungo*) esineb sotsiaalne süsteem, mille puhul kannavad järglaste eest hoolt ka teised grupi liikmed, mitte ainult vanemad (Müller and Manser 2008). Nende märgistamise eesmärk on soo sisene dominantsuse kehtestamine grupisiselt ja gruppideväliselt. Nende sotsiaalne süsteem näeb ette, et kaaslane leitakse samast grupist, kuhu sünnitakse ning seetõttu ei ole märgistamise funktsiooniks enese reklaamimine kaaslase

leidmiseks. Suurte kodupiirkondadega solitaarsed liigid kasutavad partnerite leidmiseks keemilist suhtlust.

Märgistamise hooajalisus näitab märgistamise funktsiooni (Nie et al. 2012). Kui liigi märgistamine on peamiselt seotud paaritumisstrateegiaga, siis suurendatakse jooksuajal märgistamise intensiivsust või märgistuste uurimise taset (Nie et al. 2012). Märgistamiskäitumise ja -intensiivsuse erinemine sooti on samuti levinud ja see tuleneb sugudesisese konkurentsi ja kaaslaste leidmise erinevustest (Nie et al. 2012). Nii emased kui isased leopardid (*Panthera pardus*) märgistavad puid küünistades, kuid isased märgistavad oluliselt rohkem uriiniga (Preston Taylor et al. 2015).

Pruunkarud (*Ursus arctos*) on solitaarse eluviisiga liik, kellel on suured kodupiirkonnad ning kes omi territooriume ei kaitse (Pasitschniak-Arts 1993). Seetõttu toetatakse liigisiseseks kommunikatsiooniks suuresti olfaktorsetele signaalidele (Clapham et al. 2012). Ühtlasi on ka suhteliselt madala asustustiheduse ja suure liikumisvõime tõttu karupopulatsioonides toimuvat keerukas jälgida, eriti piirkondades, kus karud ei koonu hooajaliselt väiksematesse piirkondadesse (nt lõhejõgede äärde) Seetõttu võiks regulaarselt külastatavate märgistuskohade jälgimine olla suhteliselt lihtsaks mooduseks karupopulatsiooni kohta info saamisel. Paraku pole veel päris selge, kust märgistuskohi leida ning millest ja kuidas sõltub märgistuskoha kasutamise intensiivsus.

Töö eesmärk on anda ülevaade pruunkarude olfaktorsest kommunikatsioonist ning selle funktsioonidest: 1) kirjeldada märgistamisviise ja -objekte ning nende valikut mõjutavaid tegureid; 2) kirjeldada populatsioonist ning isendist tulenevaid märgistamise intensiivsust mõjutavaid tegureid.

2. Pruunkarude olfaktoorne kommunikatsioon

Solitaarse ja mitte-territoriaalsete liikide olfaktoorse kommunikatsiooni kohta ei ole palju teada võrreldes sotsiaalsete ja territoriaalsete liikidega (Clapham et al. 2012). Pruunkarude puhul sisaldab keemiliste signaalidega suhtlemine peamiselt puude märgistamist neid erinevate kehaosadega hõõrudes, kuid esineb ka teisi märgistamisviise ja -objekte (Seryodkin 2015). Pruunkarude kodupiirkondade suurus sõltub peamiselt kvaliteetse toidu kättesaadavusest, kuid oleneb ka isendi vanusest, soost, sotsiaalsest staatusest ja paariliste lähedusest (Pasitschniak-Arts 1993). Elukohtades, kus toitu on rohkem, nagu lõhelastega jõed ja prügimäed, on pruunkarude kodupiirkonnad väiksemad (Pasitschniak-Arts 1993). Märgistamise üks eesmärkidest võib olla ressursside kaitsmine ning toiduallikad on seega märgistamisega tihedalt seotud (Gosling 1990). Samuti saab emaseid käsitleda kui ressursse, et säilitada eelisõigust paaritumiseks (Gosling 1990). Emastel on isastest väiksemad kodupiirkonnad oletatavasti soovist vältida isastega agressiivseid kokkupuuteid (Pasitschniak-Arts 1993). Pärast paaritumist jäävad noored emased kodupiirkonda (Pasitschniak-Arts 1993). Täiskasvanud isaste kodupiirkonnad võivad kattuda nii omavahel kui ka mitme emase kodupiirkonnaga, et suurendada paaritumise tõenäosust (Pasitschniak-Arts 1993). Kodupiirkondade kattumise tõttu sama soo esindajatega on tähtis märgistada aastaringselt, et vältida agressiivseid liigisiseseid konflikte (Clapham et al. 2012). Eriti tähtis on see kontsentreeritud toiduallikate läheduses, kuna kodupiirkonnad on väiksemad ning esineb suur tõenäosus konkurentidega kokku puutuda (Clapham et al. 2012). Eel-täiskasvanud üldjuhul lahkuvad perest eemaldudes kodupiirkonnast, ilmselt madala sotsiaalse staatuse tõttu, et vältida agressiivseid kokkupuuteid täiskasvanud isenditega (Pasitschniak-Arts 1993).

Pruunkarud talvituvad 3-7 kuud järjest - oktoobri ja detsembri vahel ning kevadine ärkamine toimub märtsi ja mai vahel (Pasitschniak-Arts 1993). Sellele järgneb mai keskpaigas algav jooksuaeg, mis kestab juuli lõpuni. Jooksuajal on näidatud märgistamise intensiivsuse kasvu, mis viitab sellele, et märgistamine on seotud paljunemisstrateegiaga (Lamb et al. 2017). Üks hüpoteesidest, mis selgitab märgistamise funktsiooni on enese reklaamimine paarilise leidmise eesmärgil (Clapham et al. 2012). See on eriti tähtis, kuna pruunkarud saavad jooksuajal paarituda mitme emasega (Lamb et al. 2017). Poegimine toimub jaanuarist märtsini ning pesakonna suurus on 1-4 poega, üldiselt kaks või kolm (Pasitschniak-Arts 1993). Pojad jäävad emaga 2-3 aastaks ning emased saavutavad suguküpsuse 4-aastaselt või hiljem, olenevalt populatsioonist (Pasitschniak-Arts 1993). Pruunkarudel on näidatud noorloomade

tapmist võõra isakaru poolt, et nende ema hakkaks taas indlema. Seda võiks nimetada infantitsiidiks soo jätkamise eesmärgil (SSI, *sexually selected infanticide*) (McLellan 2005). SSI tingimuste kohaselt peavad isased eristama enda poolt sigitud järglaseid teiste meesisendite poegadest (McLellan 2005). Samuti lühendab teise isase poegade tapmine ajaperioodi, mis on vajalik emase isendi uuesti sigimisvõimeliseks saamiseks (McLellan 2005). Isase eesmärk peab olema emasega paaritumine, kelle poegi ta on tapnud (McLellan 2005). Pruunkarude kontekstis on veel tähtis, et emase poegade kaitsmine ei ole isase jaoks väga ohtlik, ning et isase jaoks on kasulikum uute poegadeta paariliste otsimise asemel osa võtta infantitsiidist ja jälgida ning oodata emase paaritumisvõimeliseks saamist (McLellan 2005). SSI esinemise üks hüpoteesidest on „immigreeruva isase“ hüpotees, mille puhul dominantne meesisend sureb ning asendub immigreruva isendiga, kes hakkab selles piirkonnas eelmise isase poegasid tapma, sest tal ei saa selles uues piirkonnas poegasid olla (McLellan 2005). Lisaks eksisteerib ka „kaaslase äratundmise“ hüpotees, mille kohaselt iga isane võib poegi tappa eesmärgiga ise seejärel emasega paarituda (McLellan 2005). Emased pruunkarud võivad SSI vältimiseks ära kasutada lõhnasignaale, et vältida kokkupuuteid isastega (Clapham et al. 2012). Seega võib SSI olla seotud olfaktorise suhtlusega (Clapham et al. 2012). Samuti saavad eeltäiskasvanud isendid saada täiskasvanud isaste agressiooni ohvriks ning võivad selle vältimiseks lõhnasignaale utiliseerida (Clapham et al. 2012).

Pruunkarude poolt rakendatav märgistamine võib omada erinevaid eesmärke olenevalt soost ja vanusest. Mitmete liikide, sealhulgas pruunkarude puhul on täheldatud sooliselt dimorfset märgistamist – isased kulutavad märgistamisele rohkem aega ja energiat (Clapham et al. 2012; Nevin et al. 2014). Samuti varieerub märgistamise intensiivsus vanuseklassiti ning noorte pruunkarude märgistamismustreid uurides on leitud, et täisfunktsionaalsete olfaktorsete võimete saavutamine on seotud sotsiaalse õppimisega (Nevin et al. 2014).

3. Olfaktoorse kommunikatsiooni keemia

Imetajad eritavad ja tunnevad ära mitmeid signaale, mis mõjutavad isendi käitumist ja füsioloogiat (Ferrero ja Liberles 2010). Nende signaalide hulka kuuluvad semiokemikaalid: feromoonid, kairomoonid ja allomoonid. Feromoonid mõjutavad liigikaaslaseid, kairomoonid mõjutavad teise liigi isendeid ja neist saavad kasu signaali vastuvõtjad (Ferrero ja Liberles 2010). Allomoonid mõjutavad samuti teise liigi isendeid aga neist saavad kasu signaali eritajad (Ferrero ja Liberles 2010). Lõhnasid ja semiokemikaale tuvastatakse peamiselt kahes olfaktoorses koes: vomeronasaalorganis ja olfaktoorses epiteeliumis (Brennan ja Zufall 2006). Samuti tuvastatakse lõhnu ja semiokemikaale väiksemates kudedes nagu Gruenebergi ganglion ja olfaktoorne vaheorgan (Ferrero ja Liberles 2010). Vomeronasaalorgan (VNO) ja olfaktoorne epiteelium (OE) võivad töötada dihhotoomselt: olfaktoorne epiteelium tuvastab lõhnu ning vomeronasaalorgan tuvastab feromoonid (Brennan ja Zufall 2006). Olfaktoorses epiteeliumis tuvastatakse mitmeid lenduvaid naturaalseid produkte ning vomeronasaalorganis erinevaid peptiidide perekondi, vees lahustuvaid sulfaaditud steroide (Ferrero ja Liberles 2010). Küll aga tuvastatakse ka vomeronasaalorganis lenduvaid feromoonid ja odorante ning olfaktoorses epiteeliumis tuvastatakse suuri mittelenduvaid ligande (Ferrero ja Liberles 2010). Seega need olfaktoorsed süsteemid kattuvad kemikaalide osas, mida nad tuvastavad (Ferrero ja Liberles 2010).

Imetajatel on leitud mitmeid semiokemikaale, mis kutsuvad esile erinevaid käitumuslikke efekte (Ferrero ja Liberles 2010) (vt tabel 1). Sigadel on paaritumiseelselt täheldatud suures koguses sülje eritumist, mille tulemusena vabastatakse õhus levivad feromoonid, mis on emastele atraktiivsed ja mille tulemusena võetakse sisse paaritumisasend (Signoret 1970). Nende feromoonide hulgast on androstenoon kõige efektiivsem selle nähtuse esile kutsumiseks (Melrose et al. 1971). Pimedana sündivad närilised toetuvad toitumise eesmärgil nibu üles leidmiseks lõhnasignaalidele (Ferrero ja Liberles 2010). Ohuolukorras skunkid eritavad eemaletõukava lõhnaga tiool-allomoonid, mis kutsuvad kiskjates esile vältivaid reaktsioone (Blass ja Teicher 1980). Ka hiirte uriinist on eraldatud tiool, mis on emaste hiirtele atraktiivne (Lin et al. 2005). Hiirte uriin sisaldab ka soo-spetsiifilisi feromoonid, mis mõjutavad emaste seksuaalset füsioloogiat ja isaste agressiivsust (Novotny et al. 1985). Peamine koesobivuskompleks (MHC, *major histocompatibility complex*) ja peamised urinaarsed valgud (MUPS, *major urinary proteins*) võivad olla seotud imetajate võimega lõhna põhjal eristada isendeid üksteisest (Ferrero ja Liberles 2010).

Hiidpandad märgistavad puid anaalnäärme-eritiseaga (AGS, *anal gland secretion*), millest on leitud 39 erinevat keemilist ühendeid (Zhang et al. 2008). Nende hulgas leiti võimalike naisferomooni nagu 5-metüülhüdantoiin, indool ja eruukhapet ning võimalikke isasferomooni nagu skualeen ja hüdrokiinon. Leiti mitu indiviidi-spetsiifilist ühendit ja ainete kogused erinesid indiviidide vahel rohkem kui indiviidi enda erinevate eritamiste vahel ning järeldati, et hiidpandade AGS sisaldab informatsiooni isendi identiteedi kohta.

Rosell et al. (2011) leidis, et ka pruunkarudel esineb AGS-i eritamist, millest leiti 90 erinevat keemilist ühendit, millest paljud olid rasvhapped, rasvhapete estrid, steroidid ja süsivesikud. Soos spetsiifilisi ühendeid ei leitud. Küll aga leiti viis keemilist ühendit, mille kogused erinesid sooti. Nelja ühendit esines emastel rohkem kui isastel. Jojola et al. (2012) näitas, et eeltäiskasvanud pruunkarud suudavad AGS-i põhjal eristada võõraid täiskasvanud isaseid ja emaseid.

Pruunkarudel on leitud ekriinsete näärmete esinemine käpapatjades ning apokriinsete näärmete ja rasunäärmete esinemine käppades ja varvaste vahel (Sergiel et al. 2017). Nende näärmete eritiste seast leiti 26 keemilist ühendit, mille hulgas oli ka karboksüülhappeid, mis on oluline osa imetajate lõhnasignaalidest. Samuti esines neis tsükloheksanooni, mis võib olla suurte imetajate lõhnämärgistamise ühend. Kuus ühendit 26 ühendi hulgas olid omased ainult isastele, mis võib tähendada, et käppadest pärinevad lõhnasignaalid võivad sugu kodeerida. Pruunkarudel eksisteerib ka spetsiifiline märgistamiskõnnak, mida kasutades pannakse suure tõenäosusega käppadest pärinevad lõhnasignaalid pinnasesse (Nevin et al. 2014; Sergiel et al. 2017).

Tabel 1 Näiteid imetajate semiokemikaalidest (Ferrero ja Liberles 2010)

Kemikaal	Allikas	Biosünteesi kontroll	Tuvastamise süsteemid	Käitumuslikud efektid
androstenoonid	Metssea sülg, inimese higi, sülg, sperma	Isas-rikastatud		Paaritumisvastus emastes metssigades
sulfaaditud steroidid	Hiire uriin	Stressist sõltuv, Soost sõltuv	Aktiveerib VNO	N/A
trimetüülamiin	Hiire uriin, inimese sülg ja teised vedelikud	Liigist sõltuv, Mees-rikastatud, East sõltuv	Aktiveerib TAAR5	N/A
2-fenüületüülamiin	Hiire, inimese uriin	Stressist sõltuv	Aktiveerib TAAR4	N/A
isoamüülamiin	Hiire uriin	Isas-rikastatud	Aktiveerib TAAR3	Puberteedi kiirendamine
isobutüülamiin	Hiire uriin	Isas-rikastatud	Aktiveerib TAAR3, V1Ra/b	Puberteedi kiirendamine
(metüültio)-metaanetiool (MTMT)	Hiire uriin	Isas-rikastatud	Aktiveerib MOB mitraalseid rakke	Emaste ligimeelitamine
dimetüül disulfiid	Hamstri tupevedelik	Emas-rikastatud	N/A	Isaste ligimeelitamine
skunki tiolid	Anaalnäärme eritised	Ohust indutseeritud	N/A	Kiskjate eemale peletamine
2-metüül-2-butenaal	Küüliku piim	Liigispetsiifiline	Imetamine OE poolt vahendatud	Nibu-otsimise käitumine
2-sec-butüül-4,5-dihüdrotiasool, 2,3-dehüdro-exo-brevikomiin	Hiire uriin	Isas-rikastatud	Aktiveerib OE ja VNO	Östruse sünkroniseerimine, puberteedi kiirendamine, meesisendite agressiivsus
α - ja β -farneseenid	Hiire preputiaalnääre	Isas-rikastatud	Aktiveerib VNO	Östruse sünkroniseerimine, puberteedi kiirendamine
2,5-dimetüülpürasiin, 2-heptanoon	Hiire uriin	Emas-rikastatud	Aktiveerib OE ja VNO	Puberteedi aeglustamine
<i>trans</i> -4-hepteen-2-oon, <i>trans</i> -5-hepteen-2-oon, n-pentüül atsetaat, <i>cis</i> -2-penteen-1-üül atsetaat,	Hiire uriin	Emas-rikastatud	Aktiveerib VNO	Puberteedi aeglustamine
6-hüdrosü-6-metüül-3-heptanoon	Hiire uriin	Isas-rikastatud	Aktiveerib OE ja VNO	Puberteedi kiirendamine
MHC peptiidid	Hiire uriin	Genotüübi-spetsiifiline	Aktiveerib OE ja VNO	Indiviidide äratundmine, Bruce efekt,
MUP-id	Hiire uriin, hiire ekskriinsed näärmed	Genotüübi-spetsiifiline, Mõned soospetsiifilised, Mõned steroid-reguleeritud	Aktiveerib VNO	Indiviidide äratundmine, agressiivsus, ovulatsioon
ESP peptiidid	Hiire ekskriinsed näärmed	ESP1/ESP36 soospetsiifilised	Aktiveerib VNO	N/A

4. Märgistuspuud ja nende valik

Iga puu, mida karu korra küünistanud või hammustanud on, ei ole märgistuspuu. Märgistuspuud on kasutusel korduvalt ja isegi läbi generatsioonide ning seetõttu peab neil olema mitu märgistustunnust korraga (Clapham et al. 2013). Sato et al. (2014) uuringus esines 17 puud, mida kontrolliti iga aasta 12-aastase perioodi jooksul ning nende hulgast märgistati kõiki vähemalt korra aastas. Märgistuspuudeks peetakse puid, mida on hammustatud, küünistatud ja hõõrutud seisva looma kõrguselt (Clapham et al. 2013). Hõõrumisjälgi tõendavad puu koore tekstuuri muutused ning hammustus- ja küünistusjälgede tõenduseks on puu pindmised vigastused (Clapham et al. 2013). Kuna märgistuspuud on kasutusel korduvalt, siis märgistuspuudel ei pea olema värskaid jälgi (Clapham et al. 2013). Värskaid jälgi identifitseerivad vaigu eritumine puu tüve vigastustest, lahti kistud puukoor ja selle alt nähtaval oleva puidu värv ning hiljutise hõõrumise tulemusena puu külge jäänud karvad (Clapham et al. 2013).

Märgistuspuude tihedus on seotud karupopulatsiooni tihedusega (Seryodkin 2015). Mida kõrgem on karude asustustihedus, seda rohkem asub elupaigas märgistuspuud (Seryodkin 2015). Märgistuspuude tihedus Geisrite orus on 27,1 märgistuspuud/km² ning pruunkarude tihedus antud piirkonnas on kuni 20 pruunkaru/10 km² (Seryodkin 2015). Samas kui Pechoro-Ilychi loodukaitse ala märgistuspuude tihedus on 1,4 puud ühe ruutkilomeetri kohta (Seryodkin 2015).

Karud on märgistuspuude valimise osas selektiivsed (Green ja Mattson 2003; Clapham et al. 2013; Sato et al. 2014; Seryodkin 2015). Märgistused tuleb paigutada asukohtadesse, kus on tõenäoline, et signaal vastuvõtjani jõuab ning kuhu signaali paigutamine suurt energia- ja ajakulu ei nõua (Clapham et al. 2013). Kuna signaalide eritamine on kohasuse poolest kallis, siis valitakse puid, millel on signaali levimisele kaasa aitavad omadused (Clapham et al. 2013). Mida kauem lõhn keskkonnas püsib, seda vähem aega ja energiat kulub uuesti märgistamiseks (Clapham et al. 2013). Puude tähtsaimad omadused märgistuspuude kontekstis on asukoht, ümbermõõt ja liik, millest esimene on kõige olulisem (Clapham et al. 2013).

4.1. Asukoht

Pruunkarud märgistavad liigikaaslaste poolt palju kasutatavatele metsaradadele jäävaid puid, et signaal võimalikult kiirelt ja suure tõenäosusega vastuvõtjateni jõuaks (Clapham et al.

2013). Pruunkarude märgistuspuude valik asukoha kontekstis on seotud enamasti lineaarsete maastikuelementidega (Seryodkin 2015). Seryodkin'i (2015) poolt läbi viidud uuringus Geisrite orus olid nendeks mäeseljäandikel, terrassidel ja lammidel asuvad rajad. Green ja Mattson (2003) leidsid Yellowstone'i rahvuspargis läbi viidud uuringus, et 70% märgistuspaikadest olid seotud matkaradadega, 16% loomaradadega ning 12% märgistuskohadest ei olnud seotud ühegi rajaga.

Puid märgistatakse tavaliselt raja poole jäävast küljest. Green ja Mattson (2003) kohaselt märgistati 63%-l juhtudest märgistuspuude raja poole jäävaid külgi. 24% märgistuste keskpunktidest asusid paralleelselt rajaga ning harva, 13%-l juhtudest, märgistati rajast eemale jäävaid külgi.

4.2. Läbimõõt

Üldjuhul valitakse keskkonnas läbimõõdult suuremaid puid (Seryodkin 2015). Clapham et al. (2013) leidsid, et märgistuspuude keskmine diameeter oli suurem, kui ümbruses olevate märgistamata puude diameeter. Seryodkin (2015) kohaselt olid 26% intensiivselt märgistatud puudest suurema läbimõõduga kui 40 cm samas kui kõikide märgistatud puude hulgast olid vaid 15,3% suurema, kui 40 cm diameetriga. Ka Green ja Mattson (2003) leidsid, et märgistuspuude diameetri suurenemine suurendas tõenäosust, et karud seda hõõrumiseks kasutavad ning, et märgistuspuude keskmine läbimõõt oli suurem, kui keskmise märgistamata puu diameeter.

4.3. Puu liik

Mitmel puhul on näidatud, et pruunkarud valivad märgistuspuuid liigispetsiifiliselt. Puude aromaatsed omadused, koore tekstuur ja selle võime lõhna küljes hoida suurendab nende kasutuselevõtu tõenäosust (Clapham et al. 2013). Peamiselt on näidatud, et märgistamiseks eelistatakse okaspuid, mis eritavad tugevalõhnalist vaiku, mis võib kaasa aidata keemilise signaali kestvusele. Clapham et al. (2013) uuringus enimmärgistatud puud, õilis nulg (*Abies amabilis*) ja sitka kuusk (*Picea sitchensis*), millele on omane sellise tugevalõhnalise vaigu eritamine. Tattoni et al. (2015) kohaselt eelistasid pruunkarud männiliste (*Pinaceae*) perekonda kuuluvaid puid vaatamata sellele, et uurimispaiaga peamine metsatüüp on pöögimets (*Fagus sylvatica*). Sato et al. (2014) leidsid samuti, et keskkonnas saadaolevate puude ja märgistuspuudena kasutatavate puude liigiline kompositsioon ei ühtinud. Märgistamiseks kasutati kõige rohkem okaspuid. Sahhalini nulge (*Abies sachalinensis*) valiti

märgistamiseks kõige enam ning rohkem, kui oli selle liigi osakaal keskkonnas. Arvestades nende kättesaadavust välditi laialehelisi puid oodatust rohkem. Lisaks võivad puude vigastamise tagajärjel eritavad lõhnad iseseisvalt meelitada teisi isendeid, kuna see annab märku, et seda puud on mõjutatud ja suure tõenäosusega märgistatud (Clapham et al. 2013). Green ja Mattson (2003) ei leidnud Yellowstone'i rahvusparkis läbi viidud uuringus, et pruunkarud oleksid märgistuspuud liigispetsiifiliselt valinud.

Nie et al. (2012) leidsid, et hiidpandad (*Ailuropoda melanoleuca*) valivad AGS-iga märgistamiseks karedama pinnaga puuliike. Karedam pind tähendab, et märgistus saab suurema pindala, ning et märgistusaine saab täita kareda pinna praod, mis pikendab selle püsimisaega ning suurendab vihma eest kaitstust (Nie et al. 2012). Ka pruunkarudel on näidatud AGS-i eritamist (Rosell et al. 2011).

Hiidpandad eelistavad märgistamiseks samblavabasisid puid. Nie et al. (2012) kohaselt valisid hiidpandad AGS-iga märgistamiseks 94% juhtudest samblavabasisid puid, mis oli tunduvalt rohkem võrreldes samblavabade puude olemasoluga ümbruses. Uriiniga märgistades sellist eelistust ei esinenud. Selline eelistus võib tuleneda sellest, et sammal katab puu pinnal olevat vaiku, mis on seotud keemilise signaali kestvuse suurendamisega (Nie et al. 2012). Pruunkarudel ei ole näidatud, et sambla esinemine märgistuspuude valikut mõjutaks.

4.4. Muud puude omadused

Seryodkin (2015) leidis, et peamiselt märgistatakse elus puid. Samuti leidis ta, et eelistatakse metsaradade poole kaldus olevaid puid ja neid märgistatakse peamiselt sellelt poolelt, kuhu poole puu kaldu on. Tema uuringu kohaselt olid 19,2% puudest kaldega ning nende hulgast 89,5% olid kaldu raja poole. Clapham et al. (2013) leidsid, et puude kalle ei erinenud märkimisväärselt märgistuspuude ja teiste läheduses asuvate puude vahel. Märgistuspuudel on üldjuhul täheldatud oksade puudumist karude hõõrumise kõrgusel (Green ja Mattson 2003; Clapham et al. 2013).

5. Lõhnamärgistamise viisid

Puud on pruunkarudele peamised märgistusobjektid, kuid lisaks märgistatakse ka põõsaid, kive ja erinevaid inimese loodud objekte nagu hooneid ja elektriposte (Seryodkin 2015). Puude märgistamise viisidest võib välja tuua puude hõõrumise, hammastega puukoore eemaldamise, küünistamise ning okste ja tüve murdmise. Lisaks kuuluvad märkimiskäitumise alla ka märgistuspuude läheduses kasutatav spetsiaalne märgistamiskõnnak ja maanõgusustes püherdamine, et endast karvu ja lõhna maha jätta (Seryodkin 2015). Nevin et al. (2014) jaotasid märgistuskäitumised peamisteks ja sekundaarseteks. Täiskasvanud isaste peamiste märgistuskäitumiste hulgas on külje või selja hõõrumine vastu puud ning puu vastas istumine. Sekundaarseteks käitumiste all toodi välja pea hõõrumise, rinna hõõrumise ja küünistamise. Soo- ja eaklassiti primaarsed ja sekundaarsed käitumised varieeruvad. Isaste märgistuskäitumine on kõikide soo- ja vanuseklasside hulgas kõige komplekssem ning eel-täiskasvanutel, emastel ja poegadel on see lihtsam (Nevin et al. 2014).

5.1. Märgistuskõnnak

Karud jätavad jalajälgi märgistuspuudele lähenedes ja nende juurest eemaldudes. Seda tehakse spetsiaalse märgistamiskõnnakuga, mille puhul surutakse sirgeid jalgu olemasolevatesse jalajälgedesse, et jätta maha käppadest pärinevaid lõhnajälgi (Sergiel et al. 2017). Sergiel et al. (2017) näitasid oma uuringus, et pruunkarudel on käppades apokriinsed ja ekriinsed higinäärmed ning holokriinsed rasunäärmed, mille eritiste põhjal võib olla võimalik sugu määrata.

Seryodkin'i (2015) läbi viidud uuringu kohaselt eksisteerisid trampimisjäljed märkimispuude vahetus läheduses 53,7% märgistamise juhtudest. Green ja Mattson (2003) said oma uuringus sarnased andmed: 58% märgistamistest esines märgistuskõnnaku jälgi. Seryodkin (2015) leidis veel, et 99-l juhul 109-st tulid jäljed puuni kahest või rohkemast suunast, üldjuhul mööda rada. Nende hulgas rohkem kui kahest suunast tulevad jäljed olid haruldased. Samuti oli haruldasem, et jäljed tulid vaid ühest suunast (10 juhtu 109-st). Jäljed võisid olla seotud ainult ühe puuga. Küll aga esines olukordi, kus jäljed ühendasid mitmeid märkimispuid metsatee ääres. Pikim selline märkimistee esines kahe kitsa oru vahel metsaseljandikul. See oli 300m pikk ja ühendas seitset märgistuspuud. Kõige pikem märkimistee, mis viis ühe puuni, oli 41 jalajälge pikk ja kõige lühem selline oli viiest jäljest koosnev. Märkimisteed algasid kas teisest märkimispuust või umbes kahe meetri kauguselt.

Preston Taylor et al. (2015) näitasid, et baribalidel (*Ursus americanus*) esineb märgistuskõnnak 38,7% märgistamistest. Esines ka juht, kus baribal liikus märgistamiskõnnakuga märgistuspuust mööda, seejärel pööras ümber ja läks samu märgistusi mööda tagasi ning alles seejärel mindi üle hõõrumisega märgistamisele.

5.2. Hõõrumine

Hõõrumine toimub üldjuhul tagumistel jalgadel, sirge selja ja kaelaga ning puu poole seljaga olles (Seryodkin 2015). Hõõrumisel tehakse vertikaalseid ja horisontaalseid liikumisi (Seryodkin 2015). Selline selja hõõrumine võib toimuda ka istudes (Seryodkin 2015). Mõnedel juhtudel seistakse tagajalgadel ja hõõrutakse rinda ja kaela vastu puud samal ajal esikäppadega puule toetudes (Seryodkin 2015). Kahel jalal selja hõõrumine on ainus märgistusviis, mis esineb kõikidel soo- ja vanuseklassidel (Nevin et al. 2014).

Seryodkin (2015) läbi viidud uuringus leiti, et 92,1% (187 puud 203-st) märgistuspuudest omasid hõõrumisjälgi, millest enamustel (88,2%) leiti nii värsked kui ka eelmise aasta karvasid. Vaid kolmel puul leiti ainult värsked hõõrumisjälgi ning ainult vanad jäljed leiti kümnel puul.

Preston Taylor et al. (2015) uuringus baribalidega selgus, et märgistuspuude kasutamiste hulgast 83,9% olid hõõrumised. Kahel jalal hõõrumist esines tunduvalt rohkem kui neljal jalal hõõrumist ning selja hõõrumist esines samuti tunduvalt rohkem arvestades nende kättesaadavust välditi laialehelisi puud oodatust rohkem

5.3. Istumine

Istumine võib olla viis, mille puhul märgistatakse puud anaalpiirkonnas toodetud eritistega (Nevin et al. 2014). Rosell et al. (2011) näitasid, et pruunkarudel eksisteerivad anaalkotid, mille kaudu eritatakse anaalpiirkonnanäärmete poolt eritatud anaalnäärme-eritisi (AGS, *anal gland secretions*). Samuti leidsid nad, et AGS-i põhjal on võimalik määrata isendi sugu. On tõenäoline ka, et AGS-i on võimalik eritada väljaheitest sõltumatult (Rosell et al. 2011). AGS-s võib omada informatsiooni, mis on oluline paaritumise kontekstis, kuna AGS-i eritamine väheneb paaritumishooaja jooksul (Rosell et al. 2011).

AGS-iga märgistamine on hiidpandade peamiseks märgistusviisiks (Nie et al. 2012). AGS sisaldab informatsiooni isendi soo ja identiteedi kohta (Zhang et al. 2008). AGS-märgistus hiidpandadel koosneb vahajast ainest ning kestab üle kolme kuu (Nie et al. 2012).

5.4. Hammustamine ja küünistamine

Puu tüve hammustamine leiab aset kas tagajalgadel, neljal jalal seistes või istudes. Harva eemaldatakse puudelt koort küünistades. See käitumine varieerub erinevate isendite ja isegi ühe karu löikes (Seryodkin 2015). Green ja Mattson (2003) leidsid, et hammustamis- ja küünistamisjälgede esinemine on suhteliselt harv. Nende kohaselt esines märkimispuude hammustamist ja küünistamist 9% juhtudest. Seryodkin (2015) kohaselt eksisteerisid hammustusjäljed 82,3%-l märgistatud puudest. Nii uusi kui vanu jälgesid leiti 70 puul, ainult värsked jäljed olid 22 puul ja ainult vanad jäljed leiti 58 puul. Hammustusjäljed olid üldjuhul ristkülikukujulised ning laiuselt (horisontaalselt) suuremad, kui pikkuselt (vertikaalselt). Küünistamine ja hammustamine ei pruugi olla vajalikud iga indiviidi poolt, kui puu on sagedaselt kasutatud (Nevin et al. 2014).

5.5. Muud märgistusviisid

Seryodkin 2015 uuringus leiti lisaks kuus puud, millel olid oksad ära murtud või hammustatud. Kahel puul olid murtud tüved. Samuti leiti neli maanõgusust, mida oli püherdamisega märgistatud ja kahe puu läheduses leiti väljaheidet. Värsked urineerimisjäljed leiti kahe puu alt. Viimaks leiti märgistusjälgi põõsastelt harilik amorfa (*Amorpha fruticosa*), hõõrumis- ja hammustusjälgi puidust hüttidelt ja teistelt hoonetelt, kus inimestega kokkupuutumine on harvem. Kallastel, kus puid ei kasva, leiti märgistusi elektripostidelt. Ka metallist õlitünnidelt leiti märgistusi.

Hiidpandade puhul on uriiniga märgistamine märkimisväärne osa märgistamiskäitumises (Nie et al. 2012). Neile on omane esikäppadel pea-alaspidi seismine, mille käigus urineeritakse puu tüvele. Märgistamise kõrgusega näidatakse enda konkurentsivõimet (Nie et al. 2012). Uriinimärgistused on AGS-märgistustest ajutisemad ja võivad sisaldada endas informatsiooni paljunemis- ja konkurentsivõime kohta (Nie et al. 2012).

Preston Taylor et al. (2015) täheldas noort baribali kubet vastu maad hõõrumas samal ajal, kui ta küljega vastu puud hõõrus. Sellele eelnes ja järgnes puu hõõrumine neljal jalal.

6. Märgistamise intensiivsust mõjutavad tegurid

6.1. Jooksuaeg

Pruunkarude märgistamisintensiivsus on enamasti suurem jooksuajal (Nevin et al. 2014; Sato et al. 2014; Tattoni et al. 2015; Lamb et al. 2017). See viitab märgistamise funktsiooni seotusele pruunkarude paljunemisstrateegiaga (Tattoni et al. 2015). Preston Taylor et al. (2015) uuringus, kus uuriti baribalide märgistamist jooksuajal leiti, et märgistamise tase oli oluliselt kõrgem juuni esimeses pooles – jooksuaja haripunktis. Ka hiidpandade puhul on näidatud kõrgemat märgistamise taset jooksuajal nii vangistuses kui vabaduses (Nie et al. 2012).

6.2. Populatsioonitihedus

Hooajast tulenev märgistamise intensiivsuse muutumine ning populatsioonitihedus on omavahel seotud (Lamb et al. 2017). Pruunkarude märgistamise funktsioonide kohta on välja toodud kaks peamist hüpoteesi: enese reklaamimine kaaslase leidmiseks ning dominantsuse kehtestamine populatsioonis (Clapham et al. 2012). Lamb et al. (2017) pakkus välja hüpoteesi, mille kohaselt on märgistamise eesmärk seotud populatsioonitihedusega. See hüpotees põhines kahes erineva populatsioonitihedusega populatsioonis saadud andmetel. Clapham et al. (2012) uuringus ei langenud märgistamise aktiivsus pärast jooksuaja lõppu. See uuring viidi läbi Glendale Cove-s, kus pruunkarude eeldatav populatsioonitihedus oli >1000 pruunkaru/1000km². Kõrge populatsioonitihedus Glendale Cove-s oli tingitud kontsentreeritud ja väärtuslikust toiduallikast: Glendale lõhelaste kunstkoelmust, mida kasutab ligi 40 karu energiavarude täiendamiseks enne talvitumist (Clapham et al. 2012). Märgistamise aktiivsus ei langenud pärast jooksuaja lõppu, kuna väikse populatsioonitihedusega populatsioonis on tähtis füüsiliste konfliktide vältimiseks hoida üleval sotsiaalset hierarhiat (Clapham et al. 2012). Enda reklaamimine kaaslase leidmise nimel ei ole sellise populatsioonitiheduse puhul nii tähtis, kuna liigikaaslased asuvad üksteisele lähemal ning kaaslase leidmine on lihtsam (Clapham et al. 2012). Lamb et al. (2017) uuring toimus Briti Columbia kaguosas, Kaljumäestik, kus populatsioonitihedus 20-80 pruunkaru/1000 km². Selles uuringus langes märgistamise aktiivsus märkimisväärselt pärast jooksuaja lõppu, mis viitas sellele, et antud populatsioonis toimub märgistamine suuremas osas kaaslase leidmise eesmärgil, kuna liigikaaslased asuvad elupaigas hõredamalt. Märgistamise aktiivsus langes pärast jooksuaega, kuid siiski jäi tähelepanuväärsele tasemele,

mis tähendab, et dominantsushierarhia kehtestamiseks on vajalik aastaringne märgistamine ning need hüpoteesid ei ole üksteist välistavad. Samuti võib jooksuajavälisel ajal märgistamine olla tähtis enda reklaamimiseks järgmiseks jooksuajaks (Lamb et al. 2017). Siiski ei ole võimalik kindlaks teha, kui palju märgistamistest on ühe või teise eesmärgiga (Lamb et al. 2017). Hüpoteesi, et märgistamisaktiivsus sõltub populatsioonitihedusest, ei ole piisavalt erinevate populatsioonitihedusega populatsioonides testitud ning vajab rohkem uurimist (Lamb et al. 2017).

6.3. Toiduressursside kättesaadavus

Clapham et al. (2011) võrdlesid pruunkarude märgistamisaktiivsust toiduressursside kättesaadavusega. Hinnati gorbuušade (*Oncorhynchus gorbuscha*) arvukust Glendale'i jõgede süsteemis aastate lõikes. 82% antud populatsiooni dieedist moodustab merelise päritoluga liha. Leiti, et madala toidu kättesaadavusega perioodil, mil konkurents on kõrgem, märgistavad täiskasvanud isased rohkem ning tegelevad ka rohkem märgistuste uurimisega. Emased märgistasid puud rohkem kõrgema toidu kättesaadavusega aastatel, kui konkurents oli väiksem. Kõrgema kättesaadavusega aastatel võib täiskasvanud emastel olla rohkem energiat ja aega märgistamiseks (Clapham et al. 2011). See märgistamine võib olla suunatud teistele emastele, et näidata dominantsust, kuna isased uurisid kõrgema toidu kättesaadavusega aastatel vähem märgistusi (Clapham et al. 2011).

Clapham et al. (2013) uuringus asusid märgistuspuud toiduressursside läheduses. Antud uuringus olid toiduressurssideks kevadeti lõikheinalised (*Cyperaceae*) Glendale'i jõe suudmealal ning sügiseti Glendale jõe lõhelased. Kevadeti tulevad emased suudmealale lõikheinalistest toituma ning ühtlasi ka isased lootuses nendega paarituda. Märgistuspuude asumine toiduressursside läheduses ühtib hüpoteesiga, et märgistused paigutatakse piirkondadesse, kus ressursi kaitsmine on tähtis (Gosling 1990). Lisaks saab emaseid isendeid käsitleda kui ressursi, mida on vaja märgistamisega kaitsta (Gosling 1990).

6.4. Inimtegevus

(Tattoni et al. 2015) uurisid kaameralõksudega pruunkarude märgistamisaktiivsust ning ühtlasi ka muid kaameraid aktiveerivaid sündmusi. Nad leidsid, et kohtades, kus esines mootorsõidukite möödumisi, oli pruunkarude jäädvustamisi vähem, mis viitab, et mootorsõidukid on pruunkarude jaoks häiriv faktor vaatamata asjaolule, et karude aktiivne aeg ei kattu teid kasutavate mootorsõidukite möödumiste aegadega. Tihedalt kasutatavate

matkaradade läheduses jäädvustati palju mööda kõndivaid inimesi, kuid nendes kohtades ei täheldatud madalamat pruunkarude märgistamise taset. See võis tuleneda sellest, et pruunkarude aktiivne aeg erineb inimeste matkaradade kasutamise aegadest.

Gohier (2011) uuris Kreekas Via Egnatia kiirtee ääres asuvate elektripostide märgistamist. Kiirtee ehitati aastatel 2005-2009 ja see läbib aastakümneid pruunkarupopulatsiooni elupaigaks olnud ala. Uuringus leiti, et poste, mis asusid kiirteele lähemal, märgistati vähem võrreldes kiirteest kaugemale jäävate postidega. Kuna kiirteed ääristavad alad on lagedaks raiutud ja ei paku pruunkarudele katet, siis eelistatakse neid alasid vältida.

7. Märgistamisaktiivsuse sõltuvus soost ja vanusest

7.1. Täiskasvanud isased

Isased pruunkarud märgistavad kõikidest teistest soo- ja vanusegruppidest rohkem (Clapham et al. 2012). Clapham et al. (2012) kohaselt märgistasid isased rohkem arvestades isaste esinemissagedusega olenemata sellest kas parasjagu oli jooksuage või mitte. Lamb et al. (2017) leidsid samuti, et isased isendid märgistasid emastest tunduvalt (2,7 korda) rohkem.

Clapham et al. (2012) leidsid, et täiskasvanud isaste märgistamise tase püsis kõrgena pärast jooksuaja lõppu ning ei täheldatud, et märgistuste uurimine emaste poolt oleks suurenenud jooksuajal. Nad järeldasid neist andmetest, et märgistamise funktsioon isastel antud populatsioonis ei ole seotud enda reklaamimisega kaaslase leidmiseks. Kuna emased ei uurinud märgistusi jooksuajal rohkem, siis võib see tähendada, et märgistamine on suunatud sama soo esindajatele. See langeb kokku hüpoteesiga, mille kohaselt isased isendid reklaamivad enda konkurentsivõimet, et kaitsta ressursse, milleks on jooksuaja kontekstis emased isendid (Clapham et al. 2012). Jooksuajavälisel ajal säilib samuti sotsiaalne hierarhia ning sel perioodil liiguvad pruunkarud toiduressursside läheduses (Clapham et al. 2012). Seega võib puude märgistamine jooksuajavälisel ajal olla seotud füüsiliste kontaktide vältimisega (Clapham et al. 2012). Isaste hiidpandade puhul on näidatud kõrget märgistamise taset väljaspool jooksuage, mis võib tähendada samuti, et märgistamise eesmärk jooksuajavälisel ajal on seotud dominantsuse kehtestamisega ja enda reklaamimine paljunemise eesmärgil järgmiseks jooksuajaks (Nie et al. 2012).

Lamb et al. (2017) uuringus leiti, et pruunkarude märgistamise tase langes märkimisväärselt pärast jooksuaja lõppu, mis on vastuolus Clapham et al. (2012) uuringu tulemustega. (Lamb et al. 2017) pakkus välja, et märgistamise eesmärk sõltub populatsioonitihedusest: suurema populatsioonitihedusega populatsioonis on märgistamise funktsioon hoida üleval seotud dominantsuse kehtestamisega ja füüsiliste konfliktide vältimisega ning väiksema populatsioonitihedusega populatsioonis märgistatakse, et ennast vastassugupoolele reklaamida paaritumise eesmärgil.

7.2. Täiskasvanud emased

Clapham et al. (2012) kohaselt märgistasid täiskasvanud emased pruunkarud vähem võrreldes nende esinemissagedusega nii jooksuajal, kui jooksuajavälisel ajal. Võrreldes isastega märgistatakse tunduvalt vähem olenemata hooajast. Jooksuajal märgistatakse eel-

täiskasvanutega võrreldavalt, kuid jooksuajavälisel ajal märgistatakse ka eel-täiskasvanutest vähem.

Clapham et al. (2012) järeldas emaste madalast märgistamistasemest ning sellest, et isased ei uurinud märgistusi rohkem kui ükski teine soo ja vanuseklass, et märgistamine emastel ei ole seotud enda reklaamimisega jooksuajal partneri leidmiseks. Samuti ei leidnud märke sellest, et emased pruunkarud märgistaksid eesmärgiga näidata dominantsust teiste emaste üle. Emased pruunkarud märgistasid vähem võrreldes nende esinemissagedusega ja vähem kui meesisendid olenemata hooajast (Clapham et al. 2012).

Hiidpandade puhul on näidatud vastupidist - erinevalt isastest märgistavad emased suures osas jooksuajal ning tunduvalt vähem jooksuajavälisel ajal (Nie et al. 2012). Nie et al. (2012) kohaselt reklaamitakse sellega enda paljunemisstaatust.

7.3. Eel-täiskasvanud

Clapham et al. (2012) kohaselt märgistavad eel-täiskasvanud pruunkarud jooksuajal eeldatust vähem võrreldes nende esinemissagedusega (Clapham et al. 2012). Jooksuajal märgistasid nad emastega võrreldavalt ja väljaspool jooksuajaga emastest rohkem ning võrreldes isastega märgistasid nad vähem igal hooajal (Clapham et al. 2012).

Clapham et al. (2012) järeldas madalast märgistamistasemest jooksuajal ning tunduvalt kõrgemast märgistamistasemest jooksuajavälisest ajast, et eel-täiskasvanud väldivad jooksuajal enda reklaamimist, kuna sel ajal liiguvad ringi täiskasvanud isased lootuses leida kaaslast ning seetõttu võivad eel-täiskasvanud langeda konkurentsi ohvriks. Eel-täiskasvanute oht langeda liigisisese kiskluse ohvriks on suurim jooksuajal (Clapham et al. 2012). Eel-täiskasvanud (eriti need, kes on hiljuti emast eraldunud) on võrdlemisi nõrgad individid ja seetõttu on neile kasulik valida strateegia, mille kohaselt oleks neil ligipääs toiduallikatele aga samas vältida liigisisest konkurentsi (Clapham et al. 2012). Märgistamise kontekstis tähendab see, et vaatamata viibimisele samades piirkondades täiskasvanud isenditega, otsustatakse mitte märgistada ja maha jätta signaale, mis suurendavad füüsiliste konfliktide tõenäosust (Clapham et al. 2012).

7.4. Emased koos emast sõltuvate poegadega

Clapham et al. (2012) kohaselt vältisid jooksuajal emased vähem kui ühe aasta vanuste poegadega täielikult märgistuspuudega radasid. Küll aga esines jooksuajal märgistamist ja märgistuste uurimist emaste ja aastaste poegade poolt. Väljaspool jooksuajaga suurenes

poegadega emaste pruunkarude märgistamisetase märkimisväärselt. Sel ajal on poegadega emaste esinemissagedus kõige suurem kõikide soo- ja vanuseklasside hulgas ja nad uurisid märgistusi rohkem kui ükski teine soo- ja vanuseklass. Nende märgistamistase väljaspool jooksuaega oli võrdne täiskasvanud isastega (Clapham et al. 2012).

Clapham et al. (2012) esitasid hüpoteesi, et poegadega emaste jaoks on keemilise suhtluse üks eesmärke infantitsiidi vältimine. Selle kasuks räägib tulemus, et vähem kui ühe aasta vanuste poegadega emased vältisid märgistuspuudega radasid täielikult, kuna infantitsiidi oht on suurim paaritumishooajal (Swenson et al. 2001). Samas on selle hüpoteesiga vastuolus tulemus, et aastaste poegadega emaste märgistamisetase oli vastavuses nende esinemissagedusega (Clapham et al. 2012). Neid uurimistulemusi ja fakti, et väljaspool jooksuaega märgistamisetase tõusis võib selgitada stsenaarium mille puhul jooksuajaks omandavad poegadega emased väärtuslikke alasid vältiva strateegia, kuna ema nõrk füüsiline seisund pärast poegimist ja suurem tõenäosus infantitsiidiks suurendab poegade suremust (Clapham et al. 2012). Pärast jooksuaega muudetakse seda strateegiat ja minnakse ressursirohketele aladele ning jäädakse sinna järgmiseks aastaks, mil emase füüsiline seisund peaks olema taastunud.

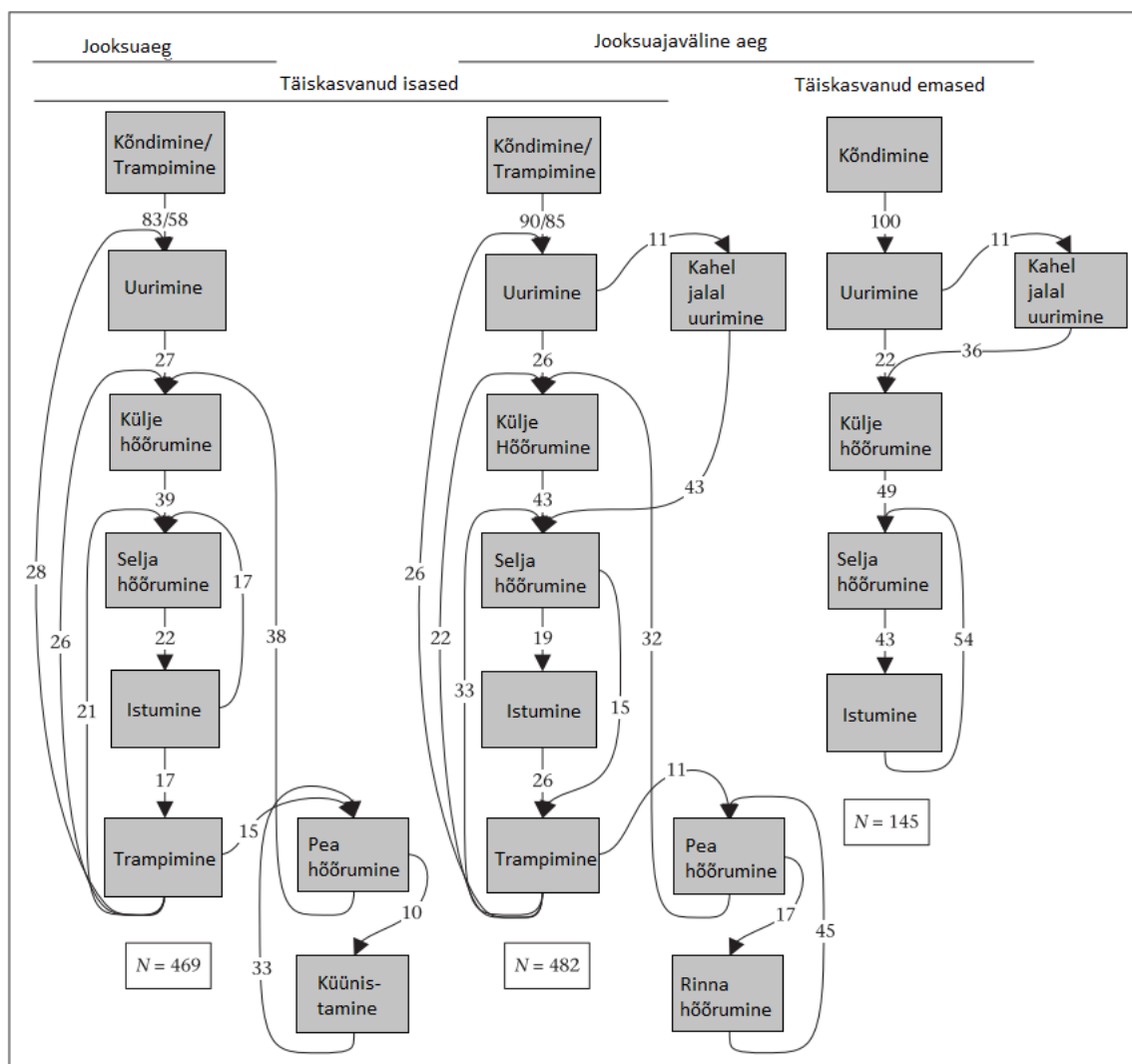
Clapham et al. (2012) kohaselt ei ole sõltuvate poegadega emaste märkimisaktiivsuse kasv koos rohke ringiliikumise ja väljaspool jooksuaega seotud peamiste olfaktoorse suhtluse funktsioonidega. Võimalikud variandid on võimalikult paljude ressursside kasutamine, poegadele sünnipaiga tutvustamine ning liigisisese konkurentsi vältimine pidevas liikumises olles. Lisaks pakkusid Clapham et al. (2012) välja alternatiivsed põhjendused: arenenud olfaktoorse võimete tekkimiseks on pruunkarude jaoks vajalik juba varajases elujärgus märgistamise ning märgistuste uurimise ja diskrimineerimise õppimine. Sotsiaalne dominantsuse hierarhia toetub isendite õpitud võimele eristada indiviide lõhnasignaali järgi (Clapham et al. 2012). Näiteks karupoeg, kes suudab eristada täiskasvanud meessoost isendi lõhna võib vältida infantitsiidi või eeltäiskasvanuna vältida liigisisese konkurentsi ohvriks saamist. Kõige ohutum viis emasel isendil poegade olfaktoorseid signaale tutvustada on neile tutvustada märkimisjärgi jooksuajavälisel ajal. Clapham et al. (2012) jälgimisandmete ja kaamerakujutiste põhjal on poegade märgistamist ja märgistuste uurimist tõlgendatud kui ema jäljendamist, mis viitab sotsiaalsele õppimisele.

8. Märgistamiskäitumise erinevused soo ja vanuse lõikes

8.1. Täiskasvanute märgistamiskäitumine

Märgistuse tegemiseks kulutatav aeg jooksuajal on isaste ja emaste isendite puhul erinev (Nevin et al. 2014). Täiskasvanud isased pruunkarud kulutavad jooksuajal rohkem aega märgistuse tegemiseks, kui täiskasvanud emased (Nevin et al. 2014). Need tulemused räägivad hüpoteesi kasuks, mille kohaselt on märgistamise funktsioon dominantsuse kehtestamiseks isaste isendite vahel (Nevin et al. 2014). Isaste ning kõigi teiste soo- ja vanusegruppide märgistamisele ja märgistuste uurimisele kulutatav aeg ei olene hooajast (Nevin et al. 2014). Isaste täiskasvanute märgistamiskäitumine on keerukam kõikide soo- ja vanuseklasside hulgast läbi mõlema hooaja (Nevin et al. 2014) (vt joonis 1). Nad kasutavad rohkem märgistamisasendeid ning kordavad samu asendeid teistest soo- ja vanuseklassidest rohkem (Nevin et al. 2014). Isaste peamisteks märgistamisasenditeks on külje hõõrumine, selja hõõrumine ning istumine (Nevin et al. 2014). Teisesteks märgistusasenditeks isaste puhul peetakse pea ja rinna hõõrumist vastu märgistuspuud ning küünistamist (Nevin et al. 2014).

Emased isendid märgistavad harvemini ning kulutavad selleks ka vähem aega ning see võib tähendada, et nende kohasus ei suurene märgistades (Nevin et al. 2014). Samuti on täiskasvanud emaste pruunkarude märgistamiskäitumine lihtsam võrreldes täiskasvanud isastega (Nevin et al. 2014) (vt joonis 1). Nad kasutavad peamiselt samu märgistamisasendeid (külje ja selja hõõrumine ning istumine), kuid ei kasuta teiseseid asendeid ega korda samu asendeid.



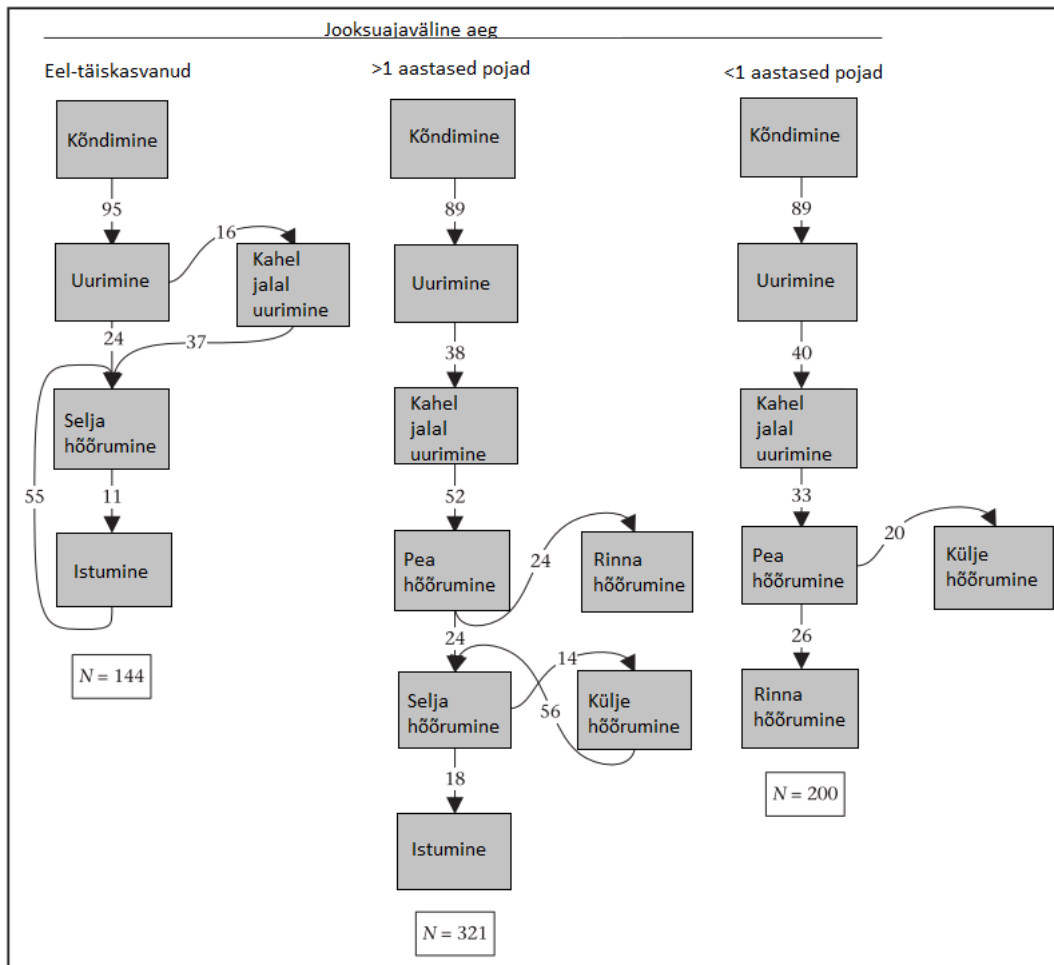
Joonis 1 Markovi ahela diagramm täiskasvanud isaste pruunkarude märgistamisasenditest ja -järjestustest jooksuajal ja jooksuajavälisel ajal ning täiskasvanud emaste märgistamisasenditest ja -järjestustest jooksuajavälisel ajal. See näitab kõige suurema tõenäosusega toimuvaid üleminekuid ühest asendist teise. N = kõikide üleminekute koguarv (Nevin et al. 2014).

8.2. Eel-täiskasvanute märgistamiskäitumine

Eel-täiskasvanud pruunkarud kasutavad kõige lihtsamat märgistamiskäitumist võrreldes kõikide teiste vanuseklassidega (Nevin et al. 2014) (vt joonis 2). Nende märgistamine on lihtsam isegi võrreldes nooremas eas poegadelega. Eel-täiskasvanute jaoks on peamisteks märgistamisasenditeks selja hõõrumine ning istumine. Poegadel esinevad sekundaarsete märgistamisasendite hulgas pea ja rinna hõõrumine, mis kaovad iseseisvudes ja pere juurest eemaldudes eel-täiskasvanuikka jõudes märgistamiserepertuaarist.

8.3. Poegade märgistamiskäitumine

Poegadel tekib märgistamiskäitumine ajaga ning muutub aina keerulisemaks kuni iseseisvumiseni (Nevin et al. 2014) (vt joonis 2). Poegade peamiste märgistamisasendite hulka kuuluvad pea ja rinna hõõrumine, mis täiskasvanute puhul kuuluvad teiseste märgistamisasendite hulka. Poegade märgistamiskäitumine sõltub nende vanusest ning ema märgistuskäitumisest. Suur erinevus märgistamises tuleb välja, kui eraldada vähem kui aastased pojad vanematest poegadest. Olenemata emast on vanemate poegade märgistamistõenäosus suurem võrreldes vähem kui aastaste poegadega. Vähem kui aastased pojad imiteerisid ema käitumist rohkem ning vanemad pojad kasutasid suurema tõenäosusega emast erinevaid märgistamisasendeid. Poegade märgistamise eesmärk ei ole teada, kuid ema imiteerimine ja märgistamiskäitumise areng aja jooksul võib tähendada sotsiaalse õppimise esinemist.



Joonis 2 Markovi ahela diagramm noorte pruunkarude ea-klasside märgistamisasenditest ja järjestustest jooksuajavälisel ajal, mis näitab suurima tõenäosusega esinevaid üleminekuid ühest märgistamisasendist teise. N = kõikide üleminekute summa (Nevin et al. 2014).

9. Arutelu

Pruunkarude märgistamiste uurimisest on tekkinud mitu hüpoteesi, mis vajavad testimist erinevates populatsioonides. Esimene neist on hüpotees, mille kohaselt sõltub pruunkarude märgistamise funktsioon populatsioonitihedusest – suurema tihedusega populatsioonides on lõhnämärgistamine suunatud rohkem dominantsuse kehtestamisele, kuna konkurendid ja potentsiaalsed paarilised asuvad võrdlemisi lähedal ning seetõttu on enese reklaamimine paarilise leidmiseks sellises populatsioonis tagaplaanil. Vastupidiselt peavad isendid väiksema tihedusega populatsioonides märgistama kaaslase leidmise eesmärgil, kuna vastassoo esindajatega kokkupuutumine on vähem tõenäoline. Hüpoteesi püstitamiseni jõuti Lamb et al. (2017) Briti Columbias läbi viidud uuringus, mis oli üles ehitatud vastusena (Clapham et al. 2012) uuringule Glendale Cove-s. Selle hüpoteesi kinnitamiseks on vajalik uurimuste läbi viimine erinevate tihedusega populatsioonides, kasutades geneetilisi uuringuid isendite identiteedi ja soo tuvastamiseks ning kaameralõkse, et jälgida märgistamist soo- ja vanuseklassiti. Samuti on vastanduvaid andmeid saadud märgistuspuude valikut mõjutavate tegurite osas, eriti hüpoteesi osas, mis väidab, et pruunkarud valivad puid liigispetsiifiliselt. Mitmed uuringud viitavad, et pruunkarud eelistavad okaspuid märgistuspuudena, kuid need uuringud on peamiselt läbi viidud väikese arvu puuliikidega metsades ja seetõttu vajab ka selle hüpoteesi kinnitamine rohkemate puuliikidega elualadega populatsioonides (Sato et al. 2014). See annaks pruunkarude märgistuspuude valikust terviklikuma pildi.

Kvalitatiivsete uuringute seas on leitud, et pruunkarudel eksisteerib anaalnäärme eritis, mida võidakse märgistamiseks kasutada ning mille põhjal võib olla võimalik isendi sugu määrata (Rosell et al. 2011). Samuti leiti pruunkarude käppadest erinevaid keemilisi signaale eritavad näärmed, mille eritiste seas esinesid imetajatel levinud keemilise suhtluse ühendeid ning ka soospetsiifilisi ühendeid (Sergiel et al. 2017). See tähendab, et ka nende põhjal võib olla võimalik sugu määrata. Lõhnasid tuvastatakse oflaktoorses süsteemides: vomeronasaalorgan, Gruenebergi ganglion ja teistes väiksemates struktuurides (Ferrero ja Liberles 2010). Nende süsteemide funktsioon ei ole täielikult teada ning seetõttu on ka väheteada, kuidas imetajad lõhnasignaale kasulikuks informatsiooniks nagu identiteet, sugu, sotsiaalne staatus ning vanus, lahti kodeerivad. Seega on vaja täiendavaid uuringuid olfaktoorse struktuuride histoloogias ning keemilisi analüüse märgistamise signaalide uurimiseks, et teada saada olfaktoorse suhtluse täielik funktsioon.

Isendite identiteeti on rajakaameratega hetkel keeruline määrata, kuid esimesi samme on astunud arvutitega karude identiteedi määramiseks (Internet 1). Võimalus suurema tõenäosusega pruunkarude identiteedi määramiseks koos märgistuspuude seiramisega rajakaameratega annaks hea võimaluse populatsiooni kohta õppimiseks. Identiteedi sidumine isendite märgistamissalvestustega aitaks mitteinvasiivsete meetoditega kindlaks teha pruunkarude liikumised ning liikumiste võimalikud põhjused. Teades märgistamiste ja märgistuste uurimise aegu, kohti ja märgistajate identiteeti, oleks võimalik koostada isendite liikumise kaardid ajas - need andmed võivad pakkuda infot pruunkarude kodupiirkondade ja sotsiaalse struktuuri kohta. Isendite liikumiskaartide võrdlemise põhjal saaks hinnata isendite liikumiste otsustamise protsessi olenevalt sellest, kelle kodupiirkonnades ringi liigutakse, milliseid alasid ja ressursse välditakse ning milliseid mitte. Näiteks on teada pruunkaru identiteet ja tema kodupiirkond väärtusliku toiduressursiga, ning et antud isend on märgistanud kodupiirkonnas asuvaid puid. Hiljem on salvestatud video teisest isendist, kes neid märgistusi uurides otsustab eelnevalt mainitud isendi kodupiirkonda mitte siseneda või seda märgistuspuud mitte märgistada. Sellisest teoreetilisest situatsioonist saaks teada, et esimene isend on dominantsem teisest isendist ning teise isendi jaoks kaalub oht esimese isendiga kokku sattumiseks üle võimalike toiduressursside tarbimise. Piisavalt suure arvu salvestuste puhul saaks kõik salvestatud isendid paigutada hierarhiaskaalale, et tekitada tervikpilt populatsiooni dominantsushierarhiast.

Pruunkarude keemilist suhtlust ei ole vabas looduses palju uuritud, kuna sellistel uuringutel esineb mitmeid takistusi. Kuna pruunkarude kodupiirkonnad ja elualad on suured, on keeruline vaatlusandmete põhjal märgistamise funktsioonide kohta järeldusi teha ja seega on kvantitatiivsete uuringute läbi viimiseks möödapääsmatu vajadus kasutada kaameralõkse. Märgistamise funktsioonide välja selgitamiseks on vajalik teada isendite sugu, vanust ja identiteeti ning kaamerad võimaldavad kõiki neid määrata. Küll aga ei saa seda teha väga suure täpsusega, kuna kaameratesse jäädvustatud isenditel ei pruugi olla väljapaistvaid tunnuseid identiteedi määramiseks ning nad ei pruugi oma suguelundeid kaameratesse eksponeerida. Isendite kehasuuruse hindamine on vajalik vanuse määramiseks ning see võib aidata ka soo määramisega, kuid ka seda on videote põhjal keeruline teha kui puuduvad võrdlused. Tattoni et al. (2015) läbi viidud uuringus suudeti kaameralõksude jäädvustuste põhjal määrata isendite soo- ja vanuseklass 59% juhtudest. Preston Taylor et al. (2015) suutsid baribalidel läbi viidud uuringus tuvastada sugu 51% karudest. Mõlemas uuringus esines ka kaamerate varastamisi ning tõrkumisi. Preston Taylor et al. (2015) uuringus ei

aktiveerunud kaamerad alati õigeaegselt ning märgistuskõnnakuga puudele lähenemine ei jäänud iga kord peale. Seega kaameralõksudega kogutud andmed ei ole täielikud. Geneetilisi uuringuid on kasutatud isendite soo määramiseks, ning see lahendab osaliselt kaameralõksude kasutamise puudujäägid (Lamb et al. 2017). Geneetilised uurimused põhinevad märgistuspuudelt kogutud karvaproovidele ning seetõttu ei ole need proovid populatsiooni esindavad – isased pruunkarud märgistavad emastest märkimisväärselt rohkem (Clapham et al. 2012; Nevin et al. 2014; Lamb et al. 2017). Lisaks on karvade kogumise meetodid geneetiliste uuringute kitsaskoht. Karude hõõrumine ei pruugi puudele jätta karvaproove – koos puude ümber keritud okastraadiga, mis suurendab proovi kvaliteeti, on proovi saamise tõenäosus $50.8\% \pm 16.7$. Samuti on märgistamisintensiivsuse uurimiseks vaja andmeid karude üldise esinemissageduse kohta märgistuspuude läheduses, et teada saada märgistamise toimumise tõenäosused. Selleks kasutatakse eraldi lõkse karvade kogumiseks, mille efektiivsused varieeruvad aga jäävad üldjuhul alla märgistuspuudelt proovide saamisele, kuna märgistamine on kaasa sündinud instinktiivne käitumine, samas kui muud lõksud peavad sisaldama atraktante ja õnnestunult eraldama karvaproovi (Berezowska-Cnota et al. 2017). Parimad lõksud esinemissageduse saamiseks võivad saavutada hõõrumisega lähedase efektiivsuse (Berezowska-Cnota et al. 2017). Märgistamiskäitumise uurimise protsessides on suur potentsiaal teha edusamme. Berezowska-Cnota et al. (2017) mainisid, et nende läbiviidud uuring oli esimene, mis uuris erinevate karvakogumislõksude efektiivsust, mis tähendab, et tulevikus on oodata uurimusi, mis kasutavad optimaalsemaid meetodeid ning tänu millele saadakse terviklikumate andmete põhjal teha ka veenvamaid järeldusi. Samuti on lootust, et antud uuring annab hoogu uute meetodite välja arendamiseks ning sarnaste uurimuste läbi viimiseks tulevikus. Samuti esineb suur potentsiaal kaameralõksudega jäädvustatud piltide ja videote analüüsimisel arvutite abiga. Üks sellistest projektidest on BearID Project (Internet 1), mis on avatud lähtekoodiga tarkvaraprojekt ja mille eesmärk on piltide põhjal tuvastada karude identiteet. Sellistel tehnoloogial põhinevatel tööriistadel on võimalus aidata väheste ressurssidega uurimustel saada täpsemaid tulemusi ning teha ulatuslikumaid järeldusi.

Kokkuvõte

Pruunkarude suurte kodupiirkondade ja solitaarsuse tõttu toetuvad nad liigisiseseks suhtluseks olfaktorsetele signaalidele. Märgistamiskäitumine võimaldab karudel leida paaritumiseks kaaslasi ning ühtlasi ka dominantsushierarhia moodustamist, mis aitab vältida isendite vahelisi potentsiaalselt agressiivseid konflikte. Lõhnasignaalid paigutatakse märgistuspuudele, mida kasutatakse korduvalt läbi aastate ja mille valiku osas ollakse selektiivsed – valitakse puid, mis asuvad liigikaaslaste poolt rohkelt kasutatavatele radadele. Samuti eelistatakse suurema übermõõduga puid ning okaspuid, mille eritav vaik aitab pikendada lõhnasignaali kestvust.

Puid märgistatakse mitmel erineval viisil, millest peamine on kahel jalal seistes selja hõõrumine vastu puud. Esineb ka istudes selja hõõrumist ning ka teiste kehaosade, nagu pea, rinna ja külje hõõrumist. Samuti on pruunkarudele omane märgistamiskõnnak, mille puhul surutakse jalgu eesolevatesse korduvalt kasutatavatesse jälgedesse ning millega jäetakse maha keemiline signaal, mis tuleneb käppades asuvatest higi- ja rasunäärmetest.

Märgistamiskäitumise intensiivsus sõltub mitmest faktorist. Mitmel puhul on näidatud, et märgistamine on suurem jooksuajal, mis viitab sellele, et märgistamisel on oma osa paljunemiskäitumises. Väärtuslike toiduallikate läheduses, kus populatsioonitihedus on suurem, on näidatud teistsugust märgistamise mustrit - märgistamise intensiivsus ei lange pärast jooksuaja lõppu, mis tähendab, et sellises populatsioonis on märgistamise funktsioon vähemal määral seotud paljunemisega ning rohkem dominantsuse kehtestamisega. Märgistamise funktsioon võib seega varieeruda erinevate tunnustega populatsioonides. Selle hüpoteesi kinnitamiseks on vajalik uuringuid läbi viia erinevate populatsioonitihedusega populatsioonides.

Märgistamiskäitumine ja -intensiivsus sõltub suuresti soost ja vanusest. Märgistamine on tugevalt isaste poole kallutatud – täiskasvanud isased märgistavad teistest soo- ja vanuseklassidest rohkem nii jooksuajal kui jooksuajavälisel ajal. Samuti kestab nende märgistamine kõige kauem ning kasutatakse rohkem märgistamisasendeid. Isaste märgistamise eesmärk võib olla seotud soo-sisese konkurentsiga, mille puhul kaitstakse väärtuslikke ressursse ja ka emaseid isendeid teiste isaste eest. Poegade märgistamise kohta on näidatud, et imiteeritakse ema käitumist ning see võib olla seotud sotsiaalse õppimisega. Pere juurest lahkudes ja eeltäiskasvanuks saades muutub märgistuskäitumine lihtsamaks - kasutatakse vähem erinevaid asendeid võrreldes poegadega. Poegadega emased väldivad

jooksuajal märgistamist ning märgistuspuude läheduses liikumist, kuna pruunkarude seas esineb SSI-d, mis esineb peamiselt jooksuajal. Eeltäiskasvanud märgistavad jooksuajal tunduvalt vähem ning nemad võivad samuti sattuda täiskasvanud isaste agressiooni ohvriks. Seega võivad poegade emased ja eeltäiskasvanud lõhnamärgistusi ära kasutades vältida kokkupuuteid isastega.

Summary

Brown bears have to rely on olfactory signals for inter-species communication since they are solitary and non-territorial. Scent marking creates breeding opportunities and establishes dominance hierarchies within the population in order to prevent potentially costly encounters with conspecifics. Trees are the main marking objects of brown bears and they can be used through multiple years and even generations. Bears are selective in their use of trees – they mainly use trees that have larger diameters and are close to frequently used trails. Also it has been shown that bears prefer coniferous trees because their resin increases the longevity of scent marks.

Different marking postures are used by brown bears but the main posture is bipedal back rubbing. Other postures include head, chest or side rubbing and back rubbing while sitting. Brown bears also use pedal marking when approaching marking trees – they stomp their legs in existing marks with a rigid walk in order to deposit scent marks from sweat and sebaceous glands in their feet.

Marking activity of brown bears is dependent on multiple factors. Increased marking activity has been shown in breeding season, which means marking is associated to bears' breeding strategy. In populations with concentrated food sources that have high population density marking pattern is different – marking activity stays high after the breeding season, which means in a population like that the function of marking is less about creating breeding opportunities and more about maintaining dominance hierarchies. Thus the function of scent marking can vary in different populations. Further studies in different population densities are needed to test this hypothesis.

Marking activity and intensity of brown bear individuals is dependent on their age and sex. Scent marking is male biased – adult males mark more than any other age-sex class in breeding season and outside of breeding season. They spend more time marking and use more marking postures. The function of marking among males seems to be inter-sexual communication of dominance to protect valuable resources like food and females from competitors. It has been shown that brown bear cubs imitate their mothers and this can be related to social learning. After leaving their families marking of subadults become simpler than observed in cubs. Females with young avoid scent marking and moving close to marking objects in breeding season to avoid sexually selected infanticide, since it occurs mainly at that time. Subadults can also be at risk of aggression from adult males and they avoid marking in

breeding season. Therefore females with young and subadults potentially investigate scent marks in order to avoid adult males.

Tänuavaldus

Sooviksin tänada juhendajat Egle Tammelehte sujuva koostöö ja suurepärase lõputöö teema pakkumise eest.

Kasutatud kirjandus

Berezowska-Cnota T, Luque-Márquez I, Elguero-Claramunt I, Bojarska K, Okarma H, Selva N. 2017. Effectiveness of different types of hair traps for brown bear research and monitoring. *PLoS One* 12:1–14.

Blass EM, Teicher MH. 1980. Suckling. *Science* 210:15–22.

Brennan PA, Zufall F. 2006. Pheromonal communication in vertebrates. *Nature* 444:308–315.

Clapham M, Nevin OT, Ramsey AD, Rosell F. 2011. Food availability affects the scent marking frequencies of wild brown bears. In: 22nd International Conference on Bear Research and Management. Provo, Utah.

Clapham M, Nevin OT, Ramsey AD, Rosell F. 2012. A hypothetico-deductive approach to assessing the social function of chemical signalling in a non-territorial solitary carnivore. *PLoS One* 7.

Clapham M, Nevin OT, Ramsey AD, Rosell F. 2013. The function of strategic tree selectivity in the chemical signalling of brown bears. *Anim. Behav.* 85:1351–1357.

Diab DL, Yerian L, Schauer P, Kashyap SR, Lopez R, Hazen L, Feldstein AE. 2009. NIH Public Access. 6:1249–1254.

Ferrero DM, Liberles SD. 2010. The secret codes of mammalian scents. *Wiley Interdiscip. Rev. Syst. Biol. Med.* 2:23–33.

Gohier M. 2011. Evaluating the marking of brown bears (*Ursus arctos*) in an area intersected by a highway in northern Greece. University of Rennes.

Gosling LM. 1990. Scent-marking by resource holders: alternative mechanisms for advertising the costs of competition. *Chem. Signals Vertebr.* 5:315–328.

Green GI, Mattson DJ. 2003. Tree rubbing by Yellowstone grizzly bears *Ursus arctos*. *Wildlife Biol.* 9:1–9.

Jojola SM, Rosell F, Warrington I, Swenson JE, Zedrosser A. 2012. Subadult brown bears (*Ursus arctos*) discriminate between unfamiliar adult male and female anal gland secretion. *Mamm. Biol.* 77:363–368.

Lamb CT, McLellan B, Lamb CT, Mowat G, Gilbert SL, McLellan BN, Nielsen SE, Boutin S.

2017. Density-dependent signaling: An alternative hypothesis on the function of chemical signaling in a non-territorial solitary carnivore. *PLoS One* 12.
- Lin DY, Zhang SZ, Block E, Katz LC. 2005. Encoding social signals in the mouse main olfactory bulb. *Nature* 434:470–477.
- Lin GG, Scott JG. 2012. Scent marking behavior in male C57BL/6J mice: sexual and developmental determination. *100*:130–134.
- McLellan BN. 2005. Sexually Selected Infanticide in Grizzly Bears : The Effects of Hunting on Cub Survival. *Int. Assoc. Bear Res. Manag.* 16:141–156.
- Melrose DR, Reed HC, Patterson RL. 1971. Androgen steroids associated with boar odour as an aid to the detection of oestrus in pig artificial insemination. *Br. Vet. J.* 127:497–502.
- Müller CA, Manser MB. 2008. Scent-marking and intrasexual competition in a cooperative carnivore with low reproductive skew. *Ethology* 114:174–185.
- Nevin O, Ramsey A, Clapham M, Nevin OT, Ramsey AD, Rosell F. 2014. Scent-marking investment and motor patterns are affected by the age and sex of wild brown bears. *Anim. Behav.* 94:107–116.
- Nie Y, Swaisgood RR, Zhang Z, Hu Y, Ma Y, Wei F. 2012. Giant panda scent-marking strategies in the wild: Role of season, sex and marking surface. *Anim. Behav.* 84:39–44.
- Novotny M, Harvey S, Jemiolo B, Alberts J. 1985. Synthetic pheromones that promote inter-male aggression in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 82:2059–2061.
- Pasitschniak-Arts M. 1993. *Ursus arctos*. *Mamm. Species* 439:1–10.
- Preston Taylor A, Gunther MS, Allen ML. 2015. Black bear marking behaviour at rub trees during the breeding season in northern California. *Behaviour* 152:1097–1111.
- Rosell F, Jojola SM, Ingdal K, Lassen BA, Swenson JE, Arnemo JM, Zedrosser A. 2011. Brown bears possess anal sacs and secretions may code for sex. *J. Zool.* 283:143–152.
- Sato Y, Kamiishi C, Tokaji T, Mori M, Koizumi S, Kobayashi K, Itoh T, Sonohara W, Takada MB, Urata T. 2014. Selection of rub trees by brown bears (*Ursus arctos*) in Hokkaido, Japan. *Acta Theriol. (Warsz).* 59:129–137.
- Sergiel A, Naves J, Kujawski P, Maślak R, Serwa E, Ramos D, Fernández-gil A, Revilla E, Zwijacz-kozica T, Zięba F, et al. 2017. Histological , chemical and behavioural evidence of

pedal communication in brown bears. *Sci. Rep.* 7:1–10.

Seryodkin I V. 2015. Marking activity of the Kamchatka brown bear (*Ursus arctos piscator*). *Achiev. Life Sci.* 8:153–161.

Signoret JP. 1970. Reproductive behaviour of pigs. *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 11:Suppl 11:105+.

Swenson JE, Sandegren F, Brunberg S, Segerström P. 2001. Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden. *Ursus* 12:69–80.

Tattoni C, Bragalanti N, Groff C, Rovero F. 2015. Patterns in the use of rub trees by the Eurasian brown bear. *Hystrix* 26:118–124.

Zhang JX, Liu D, Sun L, Wei R, Zhang G, Wu H, Zhang H, Zhao C. 2008. Potential chemosignals in the anogenital gland secretion of giant pandas, *Ailuropoda melanoleuca*, associated with sex and individual identity. *J. Chem. Ecol.* 34:398–407.

Internetiallikad:

1. BearID Project: <http://bearresearch.org/> (02.05.2019)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Sander Jenk, annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose Olfaktoorne kommunikatsioon pruunkarudel, mille juhendaja on Egle Tammeleht, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

1. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Sander Jenk

22.05.2019