

УДК [599.731.11:599.742.712]:591.524/.571

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АССОЦИАЦИЙ КАБАНА (*SUS SCROFA USSURICUS*) ПРИ ВЛИЯНИИ ОХОТ ТИГРА (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИХОТЭ-АЛИНЕ

© 2024 г. В. А. Зайцев

Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

e-mail: zvit09@mail.ru

Поступила в редакцию 10.04.2022 г.

После доработки 22.09.2023 г.

Принята к публикации 01.12.2023 г.

В Центральном Сихотэ-Алине тигры добывают преимущественно сеголетков и взрослых самок кабана (67–74% от общего числа жертв этого вида). Мы проводили на ключевых участках $\geq (10–15 \text{ км}^2)$ в Сихотэ-Алинском заповеднике: а) регистрацию встреч кабанов, их следов в сети маршрутов; б) тропления кабанов; в) учет посещений и тропления тигра (114 эпизодов). С помощью тропления получено 16 паттернов перемещений групп кабана. Тропления каждой из групп охватывали периоды от 6 до 23 суток. Многие материнские группы занимали центральное положение по отношению к другим группам (до 8) и особям (до 15), курсирующим в окрестности обычно на площади (1.5–9.4 км² и больше), превышающей участок материнской группы в 1.1–2.2 и более раз в обычных условиях. Подобная динамичная организация ассоциаций, в качестве своеобразной преадаптации к вероятному появлению хищника, выявила эффективность при использовании тигром как случайного поиска добычи, так и выслеживания ее по следу. На ключевых участках число нападений на сопутствующих, отошедших от материнской группы кабанов почти в 3 раза ($p < 0.05$) превысило число атак хищником материнских групп. В отношениях между тигром и кабаном определено значение: а) расположения участков обитания материнских групп кабана, в снежные зимы – компактных стойбищ обычно на удалении от регулярных маршрутов тигра; б) расширения переходов при беспокоействе с обходами некоторыми кабаном окрестностей, смены участка при нападении, преследовании тигром; в) особенностей обходов сопровождающих кабанов, взрослых самцов, нередко “прикрывающих” материнские группы со стороны наиболее вероятного появления тигра.

Ключевые слова: “хищник–жертва”, кабан, амурский тигр, безопасность, пространственная организация, ассоциации, материнская группа, сопровождение, эффект отвлечения

DOI: 10.31857/S0044513424010096, **EDN:** JHPNJJ

Дикие свиньи (Suidae), особенно кабан, имеют существенное значение для питания тигра во всем ареале этого хищника (Hayward et al., 2012). В Сихотэ-Алинском заповеднике и окрестностях (Центральный Сихотэ-Алинь) на протяжении почти всего XX и начала XXI в. доля кабана в добыче тигра составляла в среднем 26.8–29.5% от числа всех жертв, уступая только изюбрю (*Cervus elaphus xanthopygus*) (Матюшкин и др., 1981; Микелл и др., 2005; и др.). Сходная доля кабана среди жертв тигра 26.2–26.8% (из 741 и 508 случаев успешной охоты) показана с помощью радио- и GPS-спутникового слежения за этим хищником в Сихотэ-Алинском заповеднике и на западном макросклоне Сихотэ-Алиня в окрестностях заповедника в период невысокой численности кабана в 1992–2011 гг.

Сеголетки и взрослые самки составляли в среднем 67–74% от числа жертв этого вида (Середкин и др., 2012; Петруненко, 2021). Соотношение разных видов в добыче тигра меняется в связи с изменениями их численности. На части территории Приморского края, по данным других авторов, обобщенным Юдиным и Юдиной (2009), с 1960-х по начало 1990-х гг. в периоды высокой численности кабана этот вид преобладал в добыче тигра.

Регуляция трофической системы “тигр – копытные” до сих пор изучена недостаточно. Способы и тактика охоты амурского тигра описаны в нескольких публикациях (Пикунов и др., 1978; Животченко, 1979; Юдаков, Николаев, 1987; Матюшкин, 1991; Зайцев, 2012). Однако данных об оборонительной

стратегии и поведении видов-жертв, в том числе кабана при воздействии на их популяции тигра, крайне мало. Ранее мы определили связь пространственного распределения репродуктивных и иных групп, одиночных особей кабана с динамикой пространственной активности тигра, а именно: с изменением в системе переходов хищника, посещением им мест обитания кабана и с результатами охоты тигра в периоды разного обилия как самого хищника, так и его жертв (кабана и изюбря). Прослежена связь распределения группировок кабана с обилием основных кормов этого вида (Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013). Были также показаны изменения конфигурации участка обитания тигра в связи с доступностью и распределением копытных (Petrunenko et al., 2016).

Мы предположили в ходе исследования, что определенные свойства структуры популяции кабана, а именно присутствие и перемещение одиночек и небольших (малых) групп в окрестностях репродуктивных групп (Зайцев, 2000), способны снизить риск встречи самок и их потомства с хищником. Если это так, то предположения и данные ряда авторов (Maynhardt, 1981; Graves, 1984; Царев, 2000; и др.) о том, что одной из основных функций репродуктивных групп является сохранение молодняка, получили бы подтверждение и дополнение.

Цель исследования состоит в выяснении значения разных ассоциаций кабана в повышении безопасности репродуктивного ядра, т.е. самок с потомством. Для этого нами определены: а) особенности перемещений разных особей относительно материнских групп кабана на ключевых участках; б) соотношения встреч групп и одиночек, находящихся на контролируемых нами участках; в) показатели успеха нападения и добычи тигром особей из состава материнских и сопутствующих им групп. Мало известным свойствам пространственной организации группировок кабана уделено особое внимание в связи с оборонительной стратегией популяции. Описания тактик охот тигра, классификация которых приведена в публикации Зайцева (2012), дополняются эпизодами охоты хищника, прямо указывающими на роль сопутствующих особей кабана как потенциальных объектов охоты тигра.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследований и изучаемые виды. Сбор данных проведен в Сихотэ-Алинском заповеднике (IUCN категория I; 45°02' N, 136°20' E) и на сопредельных участках (≈5000 км²) со значительными показателями биологического разнообразия и продуктивности (“Растительный...”, 2006). Мы вели наблюдение на ключевых участках (см. ниже), расположенных на низкогорье (до 300 м над ур. м.) на удалении до 7–20 км от Японского

моря и на среднегорье с абсолютными высотами до 1198–1746 м. На низкогорье преобладают дубняки (*Quercus mongolica*) и другие лиственные леса. На среднегорье до 600–800 м над ур. м. и на днищах долин рек и ключей произрастают кедровники (*Pinus koraiensis*). На склонах южных экспозиций распространены кедровники с дубом, на северных – кедровники с пихтой (*Abies nephrolepis*), елями (*Picea jezoensis*, *Picea koraiensis*), кедрово-лиственничные (*Larix cajanderi*) ассоциации, у рек – кедровники, тополевики (*Populus maximowiczii*), чозенники (*Chosenia arbutifolia*). Участие елей, пихты и лиственниц в составе древостоя возрастает в бассейнах верховьев рек и ключей.

Показатели плотности населения кабана на ключевых участках в зоне кедровых лесов в первый период изучения (1974–1983 гг.) составляли от 12–18 зверей на 10 км² в 1976–1977 гг. до 20–38 в 1979–1980 гг. С 1989 г., т.е. во второй период, численность в заповеднике снижалась снежными голодными зимами (Заумислова, 2005; Заумислова, Пожидаева, 2012). На наших участках с 2000 г. только в 2004, 2008, 2011 и 2012 гг. показатели превышали 10 особей (не больше 15) на 10 км². Число тигров, учитываемых нами на маршрутах вдоль рек, наоборот, возросло во второй период при максимуме в 2007 и 2008 гг. (Зайцев, 2012). Затем последовало его снижение. Но и в 2010–2015 гг. в центральной части заповедника вдоль р. Серебрянка и ключа Серебряный мы встречали следы 4–8 тигров. У северной его окраины (бассейн р. Таежная) только с 2013 г. встречи следов тигра стали очень редки. Подобное изменение численности хищника отмечено для всего заповедника (Смирнов и др., 2012; и др.). Значительное падение численности кабана вследствие заболевания свиной чумой произошло с 2019–2020 г.

Характеристика структуры популяции и перемещений кабана. В этом сообщении мы используем следующие названия репродуктивных групп кабанов: “семья” – группа сеголетков с одной самкой-матерью; “семейный союз” (“der Familienverband”; Maynhardt, 1981) – группа из нескольких самок репродуктивного возраста с сеголетками. Все эти ассоциации без конкретизации их состава называются также “материнскими группами” (Graves, 1984). “Группой” мы называем объединение особей, которые находятся на небольших расстояниях друг от друга и проявляют синхронное поведение. Группы представляют собой самостоятельную единицу по отношению к другим подобным группам (Зайцев, 1996). Внутри групп почти всегда выделяются подгруппы (братьев, сестер, матери и дочерей, товарищей и др.), которые имеют некоторую пространственную обособленность от других подгрупп и/или сплоченность по каким-либо особенностям поведения. Согласно определению, объединение нескольких самок

с потомством (т.е. “материнская группа”), например, семейный союз, во время переходов особей на небольших расстояниях друг от друга составляет группу, которая почти всегда включает в себя несколько подгрупп (Зайцев, 1995, 1996). Если какие-либо подгруппы уходят от союза и перемещаются более или менее независимо, то они рассматриваются нами как отдельные группы.

В марте—мае, ко времени опороса свиной их прошлогодние сеголетки временно отделяются от матерей (Maunhardt, 1981; Царев, 1991, 2000; Зайцев, 1995, 1996, 2000). Затем годовалые особи вновь воссоединяются с матерями, но некоторые из них, в первую очередь самцы, начинают вести себя более самостоятельно. Летом второго года жизни все подрастающие самцы изгоняются свиньями. Часть самок этого возраста также обособляется от материнской группы. Однако эти особи поддерживают регулярные или эпизодические контакты со своими материнскими группами, встречаются другие группы, приближаясь к ним на разные расстояния и формируя часть сопутствующих (малых) дочерних групп. В течение непродолжительного времени состав материнской группы может измениться из-за ухода из нее или подхода к ней разных групп. В результате население кабана какого-либо района обитания содержит в разное время разное число групп, которые можно наблюдать на разных расстояниях друг от друга (Зайцев, 1996, 2000).

Члены материнских групп представляют собой потомков одной самки — α -особи (Зайцев, 1995), т.е. родственников (Maunhardt, 1981; Царев, 2000; Kaminski et al., 2005; Poteaux et al., 2009). В их состав обычно не допускаются сторонние особи (группы “закрытого типа”; Collias, 1944). Но присоединение “новых” самок все же происходит. При этом часть таких самок выявила признаки генетического родства с членами материнских групп (Poteaux et al., 2009). Согласно литературным данным (также: Graves, 1984; Царев, 1991, 2000; Зайцев, 1996), материнские группы занимают центральную позицию в социальной организации кабана. Эти результаты можно использовать для разработки методики, так как слежение за материнскими группами позволяет получить более полную информацию о структуре объединений кабана.

Для описания перемещений кабанов от одного пункта к другому в статье используются обычно употребляемые слова: переходы, передвижения, траектории движения и др. Слово “обходы” подразумевает отклонения отдельных особей, подгрупп или групп от траектории движения основной группы с возвращением их к основной группе в той же или иной точке. Каждый такой обход, выполняемый особью или подгруппой в течение суток (суточный ход или обход) или в течение иного промежутка времени, в т.ч. менее чем за сутки (фрагмент суточного хода), вместе с траекторией движения

основной группы охватывает определенный сектор общей площади участка (суммы обходов), выделяющегося по траекториям движения особей за общее время слежения. За длительный период времени такие переходы формируют сезонный, годовой и т.д. участки обитания.

Сбор данных. Ключевые участки, схема размещения которых приведена в статье Зайцева (2019), располагались в бассейнах рек Джигитовка (участок “Кабаний”), Серебрянка (“Зимовейный”, “Поднебесные”), Таежная (“Нечетовский”, “Перевальный”, “Водораздельный”), ключа Серебряный (“Третий ключ”).

Радиослежение за отдельными кабанам, проведенное в заповеднике (Заумыслова, 2005), не позволяет определить присутствие одновременно многих особей и/или групп на каком-либо участке и согласованность их переходов. Массовое радиомечение для этих целей нереалистично, как и способ “семейного мечения” визуальными маркерами (Царев, 1991, 2000). Изучая кабанов, мы избегали беспокоить зверей и поэтому нередко заканчивали слежение до встречи с ними. Нечасто встречал меченых зверей и Царев (2000).

Слежение за копытными и хищниками на ключевых участках заповедника, основу которого составляют тропления, визуальные наблюдения за кабанам с фото- и видеосъемкой, — основной способ сбора данных. Методика разрабатывалась с 1974 г., вначале для изучения кабарги (*Moschus moschiferus*) (Зайцев, Зайцева, 1980; Зайцев, 1991 и др.) и учетов многих видов, в т.ч. кабана, изюбря и сибирской косули (*Capreolus pygargus*).

Специальные исследования ассоциаций кабана начались на участке “Зимовейный” с 1977 г. и продолжались круглогодично до 1982 г. (184 полевых дня с осени до весны), в 2004—2008 гг., преимущественно, в зимние периоды (154 дней), маршрутное обследование до 2015 г., на “Нечетовском” в зимние периоды с 2011 г. до 2015 г. (157 дней), на “Благодатном” с 2004 г. по 2015 г. (146 дней). Используются данные и с других участков, посещаемых реже: “Третий ключ” (1974—1978 гг.; 63 полевых дня), “Водораздельная” (1978—2006 гг.), “Поднебесные” (1977—1980 гг.; 17 дней), “ключ Солонцовый” (1975—1980 гг.; 36 дней), “Ивановский” (1975—1978 гг.; 11 дней), “Кабаний” (1976—1979 гг., 22 дня). Общее время, в течение которого вели наблюдения в местообитаниях кабана, превышает 900 дней.

В начале исследования на участках проводилось рекогносцировочное обследование, выделялись места с разной посещаемостью зверями. Почти одновременно начинались тропления и другие работы. В итоге формировалась сеть пересекающихся друг с другом маршрутов, расположенных в 0.2—0.6 км друг от друга вдоль линий рельефа: гребней

и оснований водоразделов, ключей, лошин, по тропам. Данная сеть вместе с трассами троплений охватывала основные обследуемые участки, площади которых каждый год различались в связи с распределением и переходами кабанов и других зверей, но составляли не менее 10–15 км². Погибших животных учитывали на площадях до 24–30 км² (Зайцев, 2017). Учеты следов копытных и хищных зверей вели с охватом площадей до ≈150 км² на “Зимовейном” и “Нечетовском” участках, в основном по долинам и вдоль гребней и 29 км² на “Благодатном” (Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013). Следили за каждым посещением тиграми ключевых участков, тропили их при встрече следов на маршрутах.

На ключевых участках выделено несколько (2–4) основных маршрутов, с которых можно было следить за переходами зверей со склонов в долины, через гребни водоразделов, ключи и вдоль них. На “Зимовейном” основные маршруты протяженностью 3.5 и 6 км пролегают по кедровнику вдоль основания двух водоразделов и через русла двух ключей. Маршруты длиной 2.5 и 2 км по гребням двух водоразделов расширяли до 4–5 км во время учета следов зверей на больших площадях (Зайцев и др., 2013). В 1977 г. основные маршруты пикетированы номерами яркой краской через каждые 20 м. В ячейках сети, размером от 0.04 до 0.4 км², выделялись ориентиры (особенности рельефа, упавшие деревья, заросли подроста пихты и др.), которые заносились на план, составленный на основе аэрофотоснимка. Эти маршруты и основные ориентиры мы использовали и с 2003–2004 г., когда съемку своего пути, траекторию движения зверя вели по GPS и GPS-Glonas-регистраторам и использовали космоснимки. Системы маршрутов создавали на всех ключевых участках. На “Нечетовском” участке три основных маршрута длиной 1.2, 2.5 и 3 км пролегают у основания водоразделов, вдоль ключа и три других маршрута длиной 4, 1.5 и 2 км – по водоразделам.

Один-два основных маршрута, дополнительные маршруты и трассы тропления других зверей (кабарги, изюбря, тигра и др.) использовались для ежедневного учета зверей и свежих следов. Для того чтобы исключить случаи повторного учета, все встреченные следы зачеркивали мерной палкой. С маршрутов по своим следам подходили к местам, где закончили предыдущее тропление, и начинали новое. Закончив слежение, выходили на основной маршрут и возвращались на базу. В кедровнике и дубняке, которые занимали обширные площади склонов и днищ долин, группы кабанов, собирая пищу, обычно рассредоточивались на расстоянии до нескольких десятков метров. По “разошедшимся” трекам мы определяли, сколько особей входило в состав группы. На рабочих схемах (зарисовках) отмечали также направление следа. Это позволяло определять присутствие кабанов в секторах сети

и в периоды, когда мы тропили какую-либо группу или особь не каждый день. В сети маршрутов определяли показатели плотности населения кабана, изюбря и косули, обходя разные ее части раз-два за зиму или суммируя данные визуальных встреч и тропления (Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013).

Общие периоды работы на “Зимовейном”, “Благодатном”, “Третьем ключе” длились до 2–3.5 месяцев. На “Нечетовском” с 2012 г. за зверями следили 5–8 дней, делали перерыв на два дня и продолжали наблюдение. Слежение за последовательными перемещениями конкретных семей и союзов проведено в периоды от 6 до 23 суток (табл. 1). Далее особенности размещения кабанов в местообитаниях и часть их переходов определяли на маршрутах и фрагментарными троплениями. С маршрутов контролировали группы, находящиеся в местах стоянок. В течение сезона наблюдали обычно за одной-двумя материнскими группами.

После перерывов в троплении на сутки и дольше, встречая какую-либо группу, проводили ее идентификацию с группами, наблюдаемыми нами в предыдущий период, по числу и составу особей (материнских групп по числу свиной и сеголетков), по особым признакам особей: экстерьеру, оттенку волосяного покрова, следам заболевания или травмам. Если признаков идентичности не замечали, то данные следующего периода слежения принимали в качестве паттерна (эпизода), не имеющего прямой связи с предыдущим. Наличие у некоторых особей отличительных признаков и идентичный состав групп позволили осуществлять слежение за кабаном с перерывами в несколько дней. Такие данные получены на “Зимовейном” в декабре–январе 2005–2006 г. и 2007–2008 гг., на “Нечетовском” в феврале–марте 2012 г. и особенно на “Благодатном” (с декабря по март 2012–2013 гг.), где одна из свиной союза имела сероватую окраску и нагноение глаза, другая – темную окраску и коренастое тело, большие размеры. Три другие самки, обитающие по соседству с ними, также хорошо различались по внешнему виду. Поиск зверей после перерывов в изучении облегчало то, что в течение многих лет кабаны регулярно посещали некоторые места на участке обитания – стоянки *A, B, C, CSWS* и др. (рис. 1, 2; Зайцев, 2000, 2012; Зайцев и др., 2013). Многие места на своих участках обитания кабаны посещали с перерывами в несколько суток (в ноябре–декабре 1978 г. через 5–7 дней; Зайцев, 2000), что облегчало тропление, так как свежие следы копыт хорошо выделялись на уплотненном снегу.

Приоритет отдавали слежению за материнской группой. При троплении отмечали, какие особи уходили от группы или подходили к ней, следовали в окрестностях. Определяя новое место расположения группы, переходили на след сопутствующей группы или при слежении вдвоем один из

Таблица 1. Площади переходов материнских (*Smg*) групп, сопутствующих им или примыкающих (показаны знаком “+”) к ним взрослых самцов (*SM*) (+), сопутствующих малых групп (*Sagi*) и общая площадь объединения (ΣS), по данным тролления на стационарных участках

| Место, стационар | Общий период, месяц, год | Материнская группа, примкнувшие особи старше года (>1) | T, сут | <i>Smg</i> , км ² | <i>SM</i> , км ² | Сопутствующие особи: группы – gr, особи поодиночке – in, <i>M</i> – секач | <i>Sagi</i> , км ² | ΣS , км ² |
|------------------|--------------------------|---|--------|------------------------------|-----------------------------|---|-------------------------------|------------------------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| “Зимовейный” | 12.1978 | [3F, 6 juv] | 12 | 4.3 | 9.4 | 4 gr [8 (1–3)]; 1M | 6 | 10.2 |
| | 12.1979 | [4F, 10 juv; 2 (1–2)] | 16 | 4 | 7 | 4 gr [10 (1–3)]; 1M | ≈ 5 | 8.5 |
| | 02–03.2004 | [3F, 5 juv] | 8 | 0.9 | - | 1 gr [4 (1.5–3)]; 1M | 1.5 | 1.8 |
| | 02–03.2004 | [2F, 4 juv] | 13 | 2.1 | ? | 1 gr [3 (1–2)] | ≈ 3.0 | ≈ 3.6 |
| | 12.2005–01.2006 | [3F, 5 juv, 2 (≥1.5)] | 14 | 2.5 | 3,5 | 1gr [2 (>2)]; 1M | ? | ? |
| | 0.2–03.2006 | [3F, 5 juv, 2 (≥1–2)] | 11 | 2.2 | 2.9 | 2 gr [5 (1.5–>2)]; [1 in (2–3)]; 1M | 3.5 | 4.4 |
| | 12.2007–01.2008 | [3F, 4 juv, 2 (1–2)] | 15 | 1.5 | 2.6 | 2 gr [5 (1–3)]; [2 in (1–2)]; 1M | 2.8 | 3.5 |
| “Перевальная” | 03.2005 | [2F, 4 juv; 3 (1–2)] | 6 | 1.5 | - | 2 gr [4 (1.5–>2)] | 1.7 | 2.2 |
| “Нечетовский” | 02–03.2012* | [3F, 4 juv; 4 (1–2)] | 23 | 2.0 | 3.6 | 2 gr [4 (1.5–>2)] 1M | 3.9 | 4.1 |
| | | [1F, 4 juv] | 7 | 1.1 | 1.4 | | ? | 1.5 |
| | 12.2014–01.2015 | [2F, 3 juv], [2 (≥1)] | 13 | 2.9 | 3.5 | 1 gr [2 (<2)]; 1M | | ≈ 4.5 |
| | 12.2012–01.2013 | [3F, 6 juv] | 8 | ≈ 3.5 | ≈ 5.3 | 3 gr [6 (1–3)]; 1M | 5.7 | ≈ 7.0 |
| | 02–03.2013**, стойбище | [2F, 5 juv, 4 (1–2), 2 (2–3)] + [2F, 3 juv] + [1F, m juv] | 18 | 0.15 | 0.03 | 11–13 (<3); секач отдельно | ≈ 0.16 | 0.15 |
| “Благотатное” | 03–04.2006** | 4F, 4 juv, 1M (в группе при выходе со стойбища) | 14 | 1.1 | 1.2 | 0 | - | 1.3 |
| | 12.2012–02.2013 | [3F, 5 juv] + 1M | 4 + 15 | 2.8 | ≈ 3.3 | 0 | 3.8 | ≈ 3.8 |

Примечания. T, сут – общее число суток подробного слежения. В столбцах 3 и 7 основной состав материнских групп приведен в квадратных скобках; *M*, *F*, juv – взрослые самцы, самки старше года и сеголетки, соответственно, цифры перед этими обозначениями – число особей; в столбце 7 перед gr – наибольшее число малых групп, встреченных в окрестностях материнских групп, в квадратных скобках – общее число особей во всех малых группах, перед in – число обычно встречаемых поодиночке особей; (1–2) – особи второго года жизни, (2–3) – особи 2–3 лет, (1–3) – особи в возрасте от года до трех лет, (1–3) – от года до трех лет, (< 2), (> 2), (< 3) и др. – менее двух лет, более двух лет, менее трех лет; в столбце 3 обычное присутствие в группе секача показано знаком “+”.

* Две материнские группы (их состав показан в квадратных скобках) семейного союза, временно разъединившиеся, с одним примыкающим то к одной, то к другой группе самцом (столбец 7), март 2012 г.

** Во время концентрации кабанов на стойбищах в снежную зиму 2013 г. и при выходе со стойбища в 2006 г.; концентрация нескольких материнских групп на стойбище.

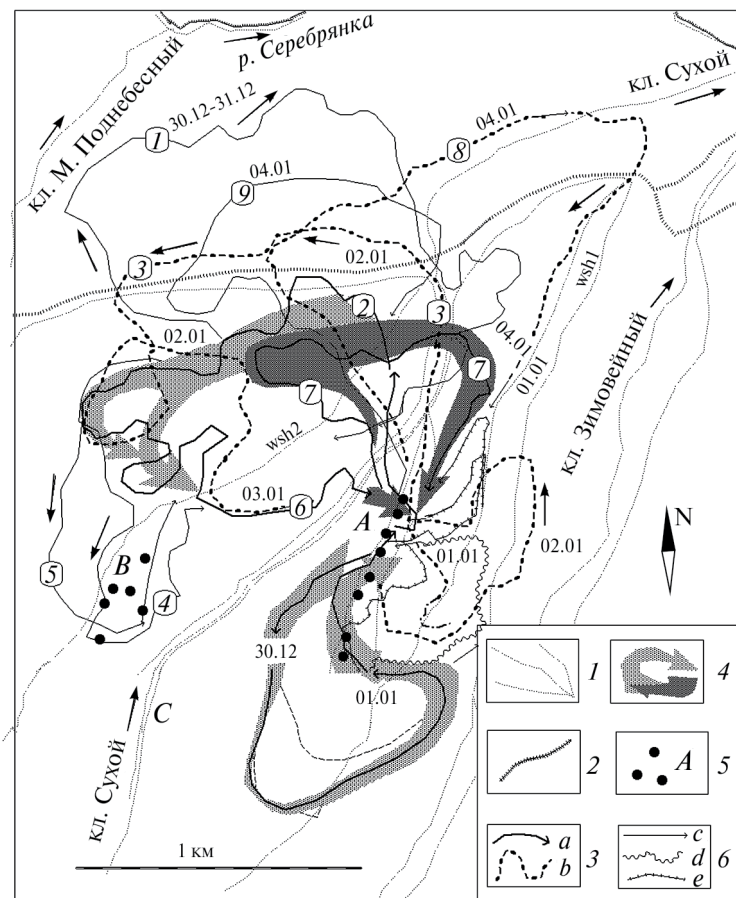


Рис. 1. Схема перемещений семейного союза и других групп, секача на ключевом участке “Зимовейный” с 28.12.2007 г. по 08.01.2008 г.; 1 – основные линии рельефа, *wsh1* и *wsh2* – гребни водоразделов); 2 – основные маршруты тигра вдоль оснований водоразделов по нашей тропе и у реки; 3 – пути переходов особи, которую тропили и которая находилась в составе материнской группы (*a*), а также примыкающего к материнской группе секача (*b*); 4 – направления последовательных переходов семейного союза, расширения стрелок показывают рассредоточение кабанов при сборе пищи; 5 – групповые лежки кабанов на стоянках А–С; 6 – переходы примыкающих к союзу групп особей второго и третьего лет жизни (*c*), взрослых самок без сеголетков (*d*), кабанов поодиночке (*e*); 30.12, 01.01 и др. жирным курсивом показаны даты перемещений семейного союза и некоторых других особей; цифры в овалах – пояснения в тексте.

участников шел по следу другой группы, особи. В данном сообщении на схемах использованы результаты слежения за кабаном по следам давностью не более суток.

Из вариантов методики тропления (Зайцев, 2000) использован способ регистрации по GPS и GPS-Glonas приборам (2003–2004 гг.) траектории движения без детальной ее съемки компасом или буссолью. Это позволяло одновременно (при работе вдвоем) или последовательно в течение светового дня следить за несколькими группами кабанов. Измерения расстояний также производились выверенными шагами, реже землемерным (метровым) циркулем, при визуальном слежении – телеобъективами. Тропление групп вели или вдоль заметного следа (например, наиболее крупной

особи; отмечено жирными линиями на рис. 1 и 2), или вдоль общего направления движения группы в случае, если следы особей приблизительно одного размера на некоторых фрагментах пути многократно пересекались друг с другом. Совмещение и пересечение следов нескольких особей были нередки на стойбищах – на местах, где кабанов сосредоточиваются в снежные зимы, на периодически посещаемых ими стоянках (рис. 1, 2), на участках с перекопанными кабаном снегом и землей, что более характерно при питании желудем и подземными частями растений, беспозвоночными.

Длины суточных переходов определены по ходу движения кабанов между встречами обустроенных лежек, обычно ночных, где кабанов долго лежали (установлено по стаиванию снега, корке льда,

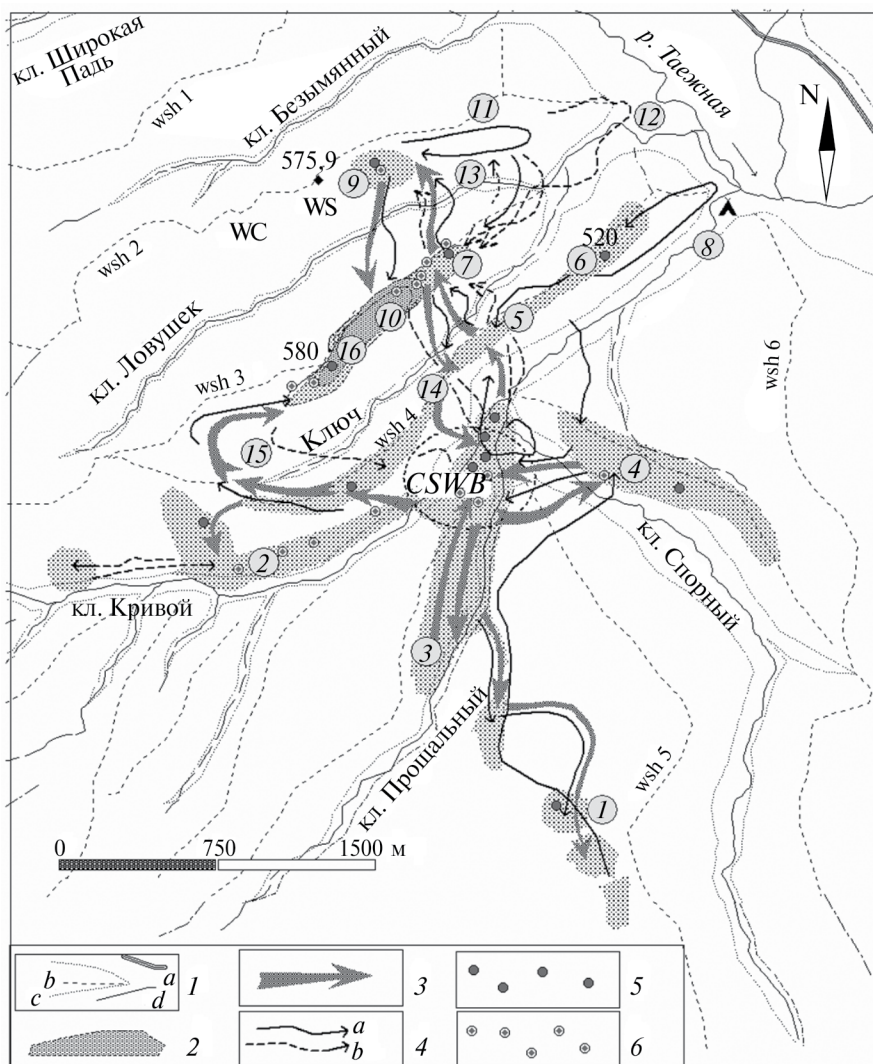


Рис. 2. Особенности использования кабаном “Нечетовского” участка зимой 2011–2012 гг., основные направления переходов материнских групп, секача и других групп в январе–феврале 2012 г. при обычных условиях залегания снежного покрова (до 17–28 см в середине февраля) и урожае ореха кедровой сосны 4 балла; 1 – автодорога (a) вдоль границы заповедника, гребни (b), подножия водоразделов (c), ключи (d); 2 – основные площади сбора пищи кабаном в кедровнике с дубом; 3 – перемещения семейного союза, семей; 4 – перемещения секача (a), малых групп и одиночек (b); 5 – многообразные лежки; 6 – метки секача мочой, в т.ч. оставленные ранее; CSWB, WB – стоянки и места зимовок кабанов; цифры в кружках – последовательные позиции и переходы материнских и других групп, секача; объяснения в тексте; wsh 1, wsh 6 и др. – условные номера водоразделов; 575.9 и др. – абсолютные высоты гор.

следам блуждания особей рядом с лежкой). Если тропление прекращали за 200–300 м до предполагаемой встречи с группой, то длину хода определяли после того, как на следующий день обнаруживали места остановок кабанов.

Способы определения половозрастных групп тигра по следам во многом известны (Абрамов, 1961; Матюшкин, Юдаков, 1974; Вахреев и др., 1983; Юдаков, Николаев, 1987; Керли и др., 2005; Юдин, Юдина, 2009). За эталоны принадлежности кабанов к половозрастным группам взяты

отпечатки следа копыт после встреч особей. С учетом изменчивости отпечатков можно выделить следующие группы: взрослые самки (≥ 2 лет) с размером отпечатков передних пальцев копыт 10.5–12.5 см; особи обоего пола второго года жизни (1–2 года) – 7.8–9.8 см; сеголетки (0–1 год) зимой – 5.5–6.5 см; взрослые самцы (≥ 3 лет) – до 13.5 см; особо крупные звери – отпечатки копыт размером до 16–17 см. Пол кабанов второго года жизни определить по следам затруднительно, как и отличить самок без сеголетков от самцов возраста

около (2–3 года). Самцы этого возраста в ряде случаев гораздо чаще оставляли задиры коры деревьев, в период гона – скрепки субстрата, мочевые точки, обламывали подрост и кустарник; свиньи оставляли метки трением промежностью о субстрат (Eisenberg, Lockhart, 1972; Maynhardt, 1981; Царев, 2000; Зайцев, 2000; и др.).

Количество и соотношение разных групп определено двумя способами. Первый способ (а) предусматривал учет сопутствующих групп и одиночек, примыкающих к материнским группам, визуальное и при троплении свежих следов в периоды регулярного слежения. Второй вариант (б) основан на учете пересечений свежих (давностью до суток) следов, визуальных встреч кабанов на маршрутах и при троплении других зверей (кабарги и др.).

Общая длина маршрутов учета, включая ЗМУ по программе заповедника, превысила 5000 км, из них 1420 км – на ключевых участках, при этом учтено > 1650 свежих следов кабана. В течение всех сезонов наблюдали за 97 семьями и союзами кабанов. Большинство троплений представляют собой фрагменты суточных перемещений кабанов разной протяженности. Использованы данные о длине 33 суточных переходов. Число малых групп и особей, курсирующих в окрестностях материнских групп, установлено в 20 эпизодах. В 16 эпизодах определены паттерны переходов кабанов за периоды изучения. Проведено 114 троплений тигров, причем минимальное тропление имело протяженность ≈ 0.2 км, максимальное – 26 км. Схемы переходов тигров в окрестностях “Зимовейного” с 1975 г. приведены в статье Зайцева и др. (2013). Автор на ключевых участках наблюдал по следам 19 охот с нападением тигра на кабанов, из которых шесть закончились удачно для хищника. Еще три кабана-жертвы тигра были встречены на маршрутах учета вдоль рек. Кроме того, использованы сведения, предоставленные респондентами и участниками исследований, о 13 успешных охотах тигра на кабана.

Обработка данных. На всех этапах исследований использовали топографические карты, аэро- (в 1977–1983 гг.) или космические снимки, на которые в программах NextQgis и MapInfo 7.2. нанесены координаты встреч и троплений кабанов. Инструментами MapInfo определены: а) расстояния между группами и другие параметры распределения зверей; б) размеры секторов обходов за сутки или другой промежуток времени по сглаженным траекториям движения; размеры стойбищ по методу минимального выпуклого многоугольника (Haune, 1949), при обходе стойбища с GPS-Glonas. Размеры участка кабанов за общее время слежения (или площадь суммы обходов) определены по крайним траекториям движения группы и входящих в нее особей.

Данные встреч ассоциаций объединены в таблицы за периоды, соответствующие биологическому циклу кабана: а) предгон (октябрь); б) гон и в целом период повышенной активности (ноябрь–декабрь вплоть до 10–15 января); в) зимовка (январь–первая половина марта); г) период опороса (с марта по май), когда в основном появляется новое поколение поросят; д) летний период (с конца мая по сентябрь и октябрь). Урожай кедровых орехов (*Pinus koraiensis*), желудей монгольского дуба (*Quercus mongolica*) определены по шкале Капера–Формозова (Формозов, 1934).

Статистические методы. Использованы инструменты программ Statistica 8, Statgraphics Plus. Критерий Wilcoxon Pairs Test (W-test) применялся для сравнения зависимых выборок (для одних и тех же особей в разное время) после тестов на нормальность распределений. Другие обозначения в тексте: r_s – коэффициент корреляции Спирмена, χ^2 – хи-квадрат, CV% – коэффициент вариации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В горных кедровниках, лесах речных долин и приморских дубняках на протяжении всего года сосредоточена основная часть населения кабана. После выпадения снега глубиной ≥ 35–60 см в ноябре–декабре кабаны прекращали переходить через высокие водоразделы (от 800 до < 1000 м над ур. м.; хребет Дальний-Поднебесный и др.). При неурожаях ореха кедровой сосны (0–1 балл, зима 2005 г.), в многоснежье (2004, 2013 гг.) все кабаны после снегопадов уходили от хребта Сихотэ-Алинь. На ключевых участках “Водораздельный”, “Перевальный” вдоль р. Таежная, примыкающих к хребту, в эти зимы кабаны отсутствовали, и места встреч их следов, в том числе семей и семейных союзов, вдоль реки отмечены не ближе 5 и 10 км. С началом таяния снега в первых числах апреля кабаны вновь появлялись в верховьях рек, у высоких хребтов.

В местах, постоянно заселенных кабаном, участки обитания материнских групп обычно располагались на горных склонах в продуктивных кедровниках и дубняках. При обитании в кедровниках такие группы крайне редко спускались в полном составе со склонов к рекам. Они, как правило, занимали центральную пространственную позицию (13 из 16 паттернов (эпизодов) наблюдений) по отношению к обходам взрослых (3–4 года и старше) секачей и других особей.

Пространственная организация группировок и перемещение кабанов с начала зимы до весны. Паттерн перемещений семейного союза и сопровождающих его особей в период гона представлен данными декабря и начала января 2007–2008 гг. (рис. 1).

Семейный союз из 3 самок (≥ 2 лет), 4 кабанят и 2 особей (1–2 года) при урожае кедровых орехов

3 балла с 25.12.2007 до 05.01.2008 гг., то рассредоточиваясь (на расстояние между крайними особями до 0.2–0.25 км; широкие стрелки на рис. 1), то объединяясь, за сутки проходил 0.6–3.7 км ($\bar{L}_{dfg} = 1.9$ км, $SD = 1.29$, $n = 5$). Частично пересекающиеся секторы суточных обходов площадью от 0.4 до 0.8 км², охватывающие склоны двух водоразделов, замыкались у регулярной стоянки кабанов *A* в общем ядре активности участка. Здесь, на южном склоне у ложины, в прогреваемом солнцем кедровнике с дубом кабаны устраивали лежки, оставляли многочисленные мочевые и другие метки.

Находясь у стоянки *A* (31.12.2007–02.01.2008 гг. и др.) в течение суток и дольше, кабаны рассредоточились по склонам и удалялись один от другого на расстояние до 0.4 км (01.01.2008 г.). В это время секач выходил в долину ключа, не удаляясь от *A* более чем на 0.5 км. В другие дни, обычно в темное время суток, он присутствовал у *A*, под утро и днем проходил от 1.9 до 6.3 км (суточный ход, $\bar{L}_{dm} = 3.6$ км, $SD = 2.24$, $n = 5$), патрулируя окрестности в секторах 0.4 и 1.2–1.4 км². Различие длин \bar{L}_{dm} с суточным ходом \bar{L}_{dfg} самок существенно: W -test – $z = 2.02$, $p < 0.043$. На многих отрезках обходов этого секача, как и в других случаях, встречалось множество брызг мочи. В окрестности регулярно курсировали также две малые группы и две отделившиеся особи (табл. 1), которые подходили к *A* и к материнской группе. Они проходили от 0.8 до 8.8 км ($\bar{L}_{dg} = 3.2$, $SD = 2.88$, $n = 6$) за сутки, охватывая площади 0.6, 0.8, 1.3 км². Секач и малые группы обычно двигались в направлении движения союза и синхронно с ним, обходя более обширные площади по внешним траекториям по отношению к переходам самок, но не всегда. Так, 30.12 и 31.12.2007 г. две особи (2–3 года) прошли ≈7 км склонами и долиной (*I*; здесь и далее цифры в овалах на рис. 1).

При тревоге кабаны расширяли свои обходы. 02.01.2008 г. мы визуальнo наблюдали, как секач с громкими сигналами тревоги (“чух”, “чух”) выскочил с южного склона водораздела *wsh1* (рис. 1) по направлению к группе у стоянки *A*. Причина тревоги осталась неясной (автор находился у гребня ложины). Кабаны вслед за крупной свиньей перескочили галопом ключ Сухой в 20–40 м от автора на водораздел *wsh2* (2). Секач широкой рысью вышел вдоль их следов и далее по ключу в долину реки, прошел по ней в направлении движения самок и повернул на склон (3) (рис. 1), пройдя 2.5 км. Прекратив бег, семейный союз начал кормиться кедровыми орехами. От него отделились группа особей возраста (1–2 года) (4) и два кабана (2–3 года) (5), которые через 0.6–0.7 км вышли к стоянке *B*. 03.01.2008 г. в 11 ч 24 мин визуальнo наблюдали всех кабанов, которые возвращались друг за другом через водораздел *wsh2* к стоянке *A* (6). Кабанов возглавляла крупная самка, секач

шел предпоследним. Ночью 03.01–04.01.2008 г. материнская группа прошла 2.8 км по нижней части двух водоразделов и вернулась к *A* (7), секач по долине обошел площадь 1.4 км² (8). В лес долины зашла и группа особей (2–3 лет и 1–2 года) (9).

По данным, полученным в разные годы, в период гона соотношение длин суточных ходов свиней ($\bar{L}_{dfg} = 2.0$, $SD = 0.97$, $n = 9$) и примыкающих к ним секачей ($\bar{L}_{dm} = 2.9$, $SD = 1.73$, $n = 10$) – $r_s = 0.783$, $p < 0.05$ – дополнительно свидетельствует о скоординированных перемещениях этих кабанов, в отличие от переходов секачей и малых групп ($\bar{L}_{dg} = 3.1$, $SD = 2.95$, $n = 14$): $r_s = 0.248$, свиней и малых групп: $r_s = 0.633$, $p > 0.05$. Площади обходов сопутствующих групп и секачей, примыкающих к материнским группам (табл. 1), превышали участки последних за тот же период в 1.1–2.2 раза ($\bar{P}_{f-m} = 1.52$, $CV = 24.14\%$, $n = 10$). Площади, которые были использованы объединениями кабанов и которые включали пересекающиеся друг с другом площади обходов разных групп и особей (материнских и малых групп, одиночек), превышали участки материнских групп в 1.2–2.4 раза ($\bar{P}_{f-g} = 1.88$, $CV = 23.07\%$, $n = 9$). В декабре 1978 г. площадь суммы обходов очень крупного секача за 12 дней была особенно большой за счет переходов от 4.5 до 7.5 и ≈9 км (11–14.12.1978 г.). Согласно результатам тропления, секач уходил на 1.5–2 км к местам обитания других самок на соседних водоразделах, но в другие сутки патрулировал ближние окрестности синхронно с движением “своей” группы. Дважды в декабре стоянки *A* и *B*, где находились свиньи во время отсутствия этого секача, посещали самцы (≥ 2 лет). Всего с 11.12 по 25.12.1978 г. отмечено не менее пяти посещений ключевого участка “Зимовейный”, в т.ч. стоянок *A* и *B* (рис. 1), кабанам, пришедшими из других мест. Появление “пришельцев” было нередким и в другие годы, как нередко были и проходы секачей и других кабанов в лесу у реки. В некоторых местах в лесу вдоль русла эти кабаны натаптывали тропы.

Присутствие пришлых из других мест особей, часть из которых подходила к стоянкам *A* и/или *B* во время присутствия здесь материнской группы, но далее не объединялась с ней, отмечали и в середине–конце зимы. Некоторые группы пришлых кабанов задерживались на контролируемой площади, привлеченные, в частности, ценным эпизодическим ресурсом пищи. Например, на “Зимовейном” в марте и начале апреля 2004 г. труп изюбря, павшего в феврале того же года, посещали секач и молодая свинья, которая несколько (не менее 3–4) раз в марте отделялась от материнской группы, находящейся на склоне горы, и подходила к останкам изюбря. Здесь обосновалась и группа из четырех кабанов (1–2 года); после того как 07.03.2004 г. их вспугнул участник исследования, эти кабаны ушли на расстояние 7.3 км (по прямой ≈3.5 км) через

ключ Малый Поднебесный (рис. 1) за два водораздела к месту обитания другой материнской группы. До конца марта мы не встречали следов подхода групп особей второго года жизни со стороны этого ключа на контролируемый участок.

В отличие от “Зимовейного”, где кедровники с дубом занимают обширные площади южных склонов, на “Нечетовском” участке подобный лес распространен в верхней части южных склонов ($\approx 25\%$ площади ключевого участка). Такое ленточное распределение основных мест сбора пищи предопределило своеобразное использование этого участка кабанями (рис. 2). Все годы изучения (2003–2015 гг.) кабаны регулярно посещали кедровник долины у устьев двух ключей – стоянку *CSWB* на рис. 2. У этой стоянки материнские группы нередко разделялись, а самцы обходили окрестности. В январе 2012 г., например, одна самка с сеголетками больше недели придерживались широкого склона *wsh 5* (1; здесь и далее цифры в кружках), группы особей (1–2 года и 2–3 года) и сеголетков проходили вверх вдоль ключей (2, 3), еще две группы сеголетков, примкнувших к небольшим группам других особей, посещали водоразделы *wsh 4* и *wsh 6* (4).

Материнские группы нередко начинали движение через некоторое время после начала движения малых групп. Так, в ночь с 31.01 на 01.02.2012 г. после перехода группы особей возраста 1–2 года материнская группа и еще две малые группы перешли от стоянки *CSWB* на водораздел *wsh 4* (5 и 6; рис. 2). 02.02–03.02 вначале группа из двух особей (1–2 года) и одной особи (2–3 лет) ушла на *wsh 3*, за ними по другому пути перешла материнская группа (7). Секач следовал отдельно вдоль гребня *wsh 4* (6, 8), затем на *wsh 3* прошел стороной от движущейся группы и вышел на ее след у ключа. День и часть ночи 04.02 кабаны, рассредоточившись, обитали в кедровнике с дубом у гребня и утром перешли к гребню *wsh 2* (9). Следующей ночью и утром они вернулись на *wsh 3* (10). Секач, группа из двух особей (1–2 года) и двух особей (2–3 года) за это время обошли ближнюю к реке часть водораздела *wsh 2* (11, 12, 13), перешли к гребню *wsh 3*, где объединились с основной группой (14). Кабаны вернулись к *CSWB*, но затем одна семья из состава союза и самец по другому пути (15) перешли на *wsh 3* (16). Подобные сопровождения самцами материнских групп происходили неоднократно.

В снежные, особенно голодные зимы после выпадения глубокого снега (> 35 – 50 см) кабаны ограничивали свои переходы вплоть до того, что всю остальную часть зимы оставались на компактных стойбищах. В зоне кедровников шесть стойбищ материнских групп и других особей встречены у водоразделов до высот 400–750 м над ур. м., где вследствие температурной инверсии на южных склонах произрастает кедровник с дубом. В дубняках

у побережья моря восемь из девяти стойбищ располагались на влажных участках, у подножий пологих склонов, вблизи лагунных озер. На некоторых стойбищах собиралось почти все население кабанов с больших окружающих площадей. Такая ситуация сложилась на Нечетовском участке при неурожае ореха и желудя после снегопада с ночи 23–24.01 до 26.01.2013 г., когда глубина снега превысила 40–70 см. В кедровник с дубом у *WC* (рис. 2) уже в снегопад перешли все кабаны семейного союза, за которым мы следили, еще 11–13 некрупных особей (1–3 лет) с соседних водоразделов и 26–28.01 две семьи с левобережья реки из-за границы заповедника. Следов тигра в этом месте не замечали все годы. Теплый воздух, выходящий сквозь россыпи камней в лесу, создавал благоприятные условия для рытья кабанями почвы. Ключевой участок примыкает к древнему вулкану Солонцовый. Взрослых (старше 3 лет) самцов, их следов на этом стойбище площадью 0.15 км² не встречали. Стойбище одного секача общей площадью 0.03 км² располагалось в 2–2.5 км вдоль террасы у ключа Спорный и на прилегающем южном склоне.

В другом варианте зимовки, в голодные, но обычные по состоянию снежного покрова зимы материнские группы распадались на одиночек и малые группы. В 2012–2013 гг. (урожай желудя ≈ 0 бал.) к середине февраля на “Благодатном” две взрослые самки из прежнего состава семейного союза ходили поодиночке, пять сеголетков – одной группой.

Временное разъединение материнских групп происходило в период родов. На “Благодатном” в конце марта 2005 г. переходы двух самок в окрестностях места родов третьей самки достигали 5.1 и 6.6 км за сутки с охватом площади 1.0 и 1.2 км². Родившая самка использовала не больше 0.4 га и в первые 3–4 суток после родов почти не отходила от кабанят. Почти каждый день автор подходил к этому месту. Самка с сеголетками, заметив наблюдателя, затаивалась у стволов в негустом ольховом (р. *Alnus*) лесу у ручья, подпуская к себе на 15–17 м. Через 7–9 суток после родов (точная дата не установлена) она увела сеголетков вдоль ручья. Другие особи продолжали свои обходы, согласовывая их с новым местом положения самки с сеголетками.

Соотношение групп разного состава в местах обитания. Число групп и одиночек, сопровождающих материнские группы с установленным составом особей, в течение каждого периода изучения не оставалось постоянным. В окрестностях расположения какой-либо материнской группы присутствовало в среднем $Gf = 3.5$ (от 0 до 8; $CV = 65.2\%$, $n = 20$) сопровождающих ее малых групп. Это значение определено по наибольшему количеству встреч малых групп в какие-либо дни слежения с осени до весны. Малые группы включали

Таблица 2. Встречаемость (%) групп и одиночек кабанов разного пола в разные периоды на маршрутах в местах обитания кабана

| Годы | Период, месяцы | Особь поодиночке | | | Группы особей разного возраста и состава | | | | Группы с самками и сеголетками | | Всего, <i>N</i> |
|-----------|----------------|------------------|-------------|------|--|---------------|-----------|-----------|--------------------------------|----------------|-----------------|
| | | <i>M ad</i> | <i>F ad</i> | ? ad | (1–2) | ≥ (2–3) и др. | | | <i>M, FF, juv</i> | <i>FF, juv</i> | |
| | | | | | | ?? | <i>MM</i> | <i>FF</i> | | | |
| 1974–1983 | 10–12 | 25.4 | 4.4 | 11 | 12.1 | 15.4 | 3.3 | 3.3 | 9.1 | 16 | 181 |
| | 01–03 | 16.9 | 5.8 | 12.9 | 11 | 17.6 | 5.1 | 5.8 | 6.5 | 18.4 | 255 |
| | 0.4–09* | 18.8 | 6.6 | 4.9 | 5.7 | 9.8 | 5.7 | 2.6 | 8.2 | 37.7 | 122 |
| 2004–2015 | 11–12 | 29.9 | 1.8 | 11.1 | 13.7 | 16.2 | 9.4 | 5.1 | 6.8 | 6.0 | 117 |
| | 0.1–0.2 | 30.3 | 4.9 | 8.2 | 11.5 | 15.6 | 5.7 | 4.9 | 6.6 | 12.3 | 122 |
| | 0.3–0.5 | 28.6 | 4.5 | 7.5 | 12.0 | 15.8 | 5.3 | 4.5 | 7.5 | 14.3 | 133 |

Примечания. *M ad, F ad, juv* – взрослые самцы, взрослые самки, сеголетки; *MM* – группы самцов возраста старше двух-трех лет; *FF* – группы взрослых самок; ?? – группы особей старше двух лет неопределенного пола; возрастные группы кабанов: второго года жизни – (1–2), третьего – (2–3).

* В основном по визуальным встречам кабанов.

от 2 до 4–6 кабанов, всего вблизи материнских групп находилось до 8–11 особей ($\bar{N}_{ki} = 4.9, n = 14, CV = 61.4\%$). Вместе с кабаном, которые заходили на контролируемые участки, в 17 эпизодах общее число особей в окрестности расположения материнских групп составило от 2 до 15, $\bar{N}_{pi} = 6.3, CV = 59.9\%$, в трех эпизодах таких кабанов не замечено.

Кроме них, к семьям и семейным союзам нередко примыкали в разные сезоны года взрослые самцы (> 3 лет) (табл. 1, 2). В обычных условиях соотношение встреч материнских групп вместе с самцами и без них составило в 1975–1982 гг. 1:1.76 в период гона и 1:2.85 в январе–апреле, в 2004–2015 гг. 1: 0.88 и 1:1.91 соответственно. При отсутствии в материнской группе самцов, их хорошо устроенные лежки обычно встречали в окрестностях. От ноября–декабря к февралю–марту снижалось и число встреч взрослых самцов поодиночке (табл. 2), в период гона (ноябрь–декабрь) оставляющих множество следов у мест, где присутствовали самки. С января и позднее лишь часть самцов сопровождала самок с сеголетками. В немногих случаях в голодные зимы (в приморских дубняках в 2006 г. и др.) самцы придерживались стойбищ рядом с материнскими группами.

Встречи малых групп, одиночек, их свежих следов на маршрутах ключевых участков (табл. 2) происходили чаще, чем встречи материнских групп: в 2.9–3.0 раза в 1974–1983 гг. ($\chi^2 = 14.4, p < 0.001$) и в 3.5–6.8 раза в 2004–2015 гг. ($\chi^2 = 118.3$). При высокой численности кабана в 1975–1982 гг. большие различия в частотах встреч разных ассоциаций выявлены для бесснежного периода и ноября–декабря: $\chi^2 = 34.56, p < 0.001$, февраля–марта:

$\chi^2 = 38.72$. Меньше менялось распределение после гона в январе–феврале: $\chi^2 = 8.87, df = 8, p = 0.354$. С мая по сентябрь на горных склонах возрастала доля встреч материнских групп, но уменьшалась доля встреч одиночек и небольших групп, которых нередко наблюдали в лесу долины.

Нападения тигра на кабанов из состава материнских и других групп. В 1975–1982 гг. из 72 регистраций посещений тиграми участка “Зимовейный” всего 6 (8.3%) раз они заходили на горные склоны и в 23.6% случаев отклонялись от обычных своих маршрутов вдоль реки и по нашей тропе у склонов, заходили в лес долины и на склоны. В 2003–2008 гг. доля таких отклонений составила 28.9% из 97 посещений, и в 15.5% тигры заходили на горные склоны. Также и на “Нечетовском” участке (бассейн среднего течения р. Таежная) тигры обычно проходили по днищу долины реки, вдоль террас, на ее левобережье вне заповедника – по многим лесовозным дорогам. В 2003–2015 гг. мы заметили только три посещения тиграми гребня водораздела *wsh 4* (по рис. 2) и четыре перехода вдоль ключа Кривой. В 2013–2015 гг. заходов тигра не отмечено на протяжении более 28 км вдоль реки. Из пяти жертв тигра (4 кабана и изюбрь), найденных в зимние периоды 2004–2008 гг. в окрестностях кордона Нечет (3 км вдоль реки), только один самец кабана (1–2 года) был пойман тигром на водоразделе. В верхней части бассейна реки, где расположены участки “Перевальный” и “Водораздельный”, с 2004 по 2012 г. число переходов тигров вдоль реки (на маршруте 24 км) составляло от одного-двух раз за месяц до двух раз за всю зиму. От истоков реки на расстояние до 20–24 км вниз по ее течению тигры проходили вдоль русла по лесу

не больше 1–1.5 км, уходили на склоны и по боковым притокам. Здесь на “Перевальном” найдено два изюбря – жертвы двух тигриц с тигрятами (2004 и 2009 гг.) и кабан (2012 г.), пойманный тигром-самцом в кедровнике горного склона. Эти жертвы располагались не ближе 1.5 км от реки.

Нападение тигра на кабанов чаще отмечали на горных склонах. На “Зимовейном” в декабре 2004 г. и январе 2005 г. при обильном урожае желудя (5 баллов) в горных кедровниках с дубом большая часть изюбрей перешла из долины на склоны, где они кормились желудями. Тигр-самец, следуя по нашему маршруту протяженностью 3 км, восемь раз за 1.5 недели заходил вслед за изюбрями на склоны, где неудачно напал: на свинью (> 2 лет), отошедшую от материнской группы на 200–250 м, на самца (≈ 2.5 года) и на одного кабана возраста > 2 лет. Затем хищник добыл изюбря у реки, и его заходы прекратились до февраля. Подобные серии посещений тиграми горных склонов из долины на отрезке маршрута 6 км вдоль оснований водоразделов отмечены и в другие зимы: с 20.11 до 5.12.1978 г. 4 захода; за две недели февраля до 07.03.1979 г. 7 посещений.

На “Зимовейном”, “Нечтовском”, “Перевальном”, “Благодатном” в 2004–2015 гг. из 19 случаев нападения тигра на кабанов 6 завершилось для хищника успешно, среди них – нападения на сеголетка из группы кабанят, на самца (> 2 лет), на самца (1–2 года), вместе с двумя такими особями шедшего со стороны материнской группы. Три самки (> 1 года), добытые тигром в нижней части склона и в лесу долины, входили в группы двух-трех особей без сеголетков. Неудачные для тигра нападения происходили чаще (8 из 13) также на кабанов,двигающихся поодиночке, особей из состава малых групп. Соотношение общего числа нападений на малые и материнские группы (14 к 5) отличается от равновероятного распределения: $\chi^2 = 4.1$, $df = 1$, $p = 0.04$. Из 22 жертв, данные о которых собраны автором и респондентами, тигры добыли не менее 14 особей, не входящих в группы с сеголетками на момент охоты.

Тигры нападали на особей из состава малых групп как при случайной их встрече, так и после длительного перехода по следу. Основные варианты охоты при встрече тигром таких групп характеризуются следующими эпизодами. В марте 2012 г. (съемка 23.03) тигр-самец поймал одну из трех свиной (> 2–3 лет). Эти свиньи брели в кедровнике нижней трети южного склона навстречу хищнику, шедшему от истоков ключа. За 150–180 м от кабанов тигр резко повернул вверх по склону, вероятно, заметив впереди признаки движения. Выйдя по дуге на боковой гребень водораздела, он коротким шагом спустился вдоль него, несколько раз корректируя направление, вероятно, в связи с перемещением свиной не далее 95–100 м от него,

уже точно обнаружив их. Через 75 м тигр прилег, затем прошел еще 9 м к снежному бугру и лег у него, подкарауливая кабанов. После лежки одной из свиной они прошли еще 35 м перпендикулярно подходу хищника. Тигр напал на них с расстояния 15 м. Передние свиньи убежали на подъем склона. Следы сопротивления наиболее крупной свиной-жертвы отсутствовали. Тигр, “проехав” с ней 3.5 м, сразу свалил ее. Место, где лежал труп, длина которого по линии спины достигала 2.06 м, протаяло до земли.

Нападение тигра на малые группы обычно происходило и при неожиданной встрече с ними, с коротким подкрадыванием. Данный вариант характеризует эпизод, произошедший в среднем бассейне р. Серебрянка, когда в темное время суток 12–13.01.2015 г. тигрица спустилась с крутого водораздела и легла в 130 м от его основания. Затем хищник прошел 440 м по просторному долинному кедровнику и остановился, явно заметив с ≈ 90 м (по прямой) группу кабанов (1–2 года) на террасе в пихтовом подросте. Почти сразу (отпечатки следа на месте остановки нечеткие) он резко повернул к комлю упавшей кедровой сосны на террасе, скрываясь за стволом и кроной. Кабаны ранее спустились в 250 м от этого места со склона. Через 47 м, отойдя от террасы, тигрица начала подходить к кабанам, с 23 м бросилась за ближним, их группа разбежалась в стороны. Через 70 м прыжков тигр прекратил преследование и ушел в прежнем направлении. При троплении найдено несколько жидких экскрементов тигрицы (свежая добыча – изюбрь). Недалеко от основания склона и по тропе у реки встречены переходы еще двух хищников разной давности.

Среди фактов об отвлечении хищника от материнских групп сопутствующими особями наиболее нагляден эпизод, произошедший на “Зимовейном”. Ночью 02–03.02.2008 г. крупная тигрица (отпечаток пятки 10×6.7 см), следуя по ключу, встретила следы союза кабанов (у А: рис. 1) и ушла следом за ними на склон к В. Пройдя 280 м, тигр встретил у следов союза двух кабанов, прыжками последовал за ними, но через 60 м прекратил преследование. Ранним утром 05–06.02.2008 г. тигр вернулся и шел вниз по водоразделу *wsh1*. На удалении ≈ 0.3 км от стоянки кабанов А он повернул вниз по склону и через 150 м напал с расстояния 80 м на двух кабанов (2–3 лет). Кабаны через стойбище А убежали за ключ на склон соседнего водораздела. Через 150 м хищник прекратил преследование. Далее тигр прошел 980 м к вершине вдоль следов семейного союза, ушедшего под утро от А. У гребня горы хищник находился в 250–300 м от союза кабанов, которые на северном склоне в кедровнике с лиственницей собирали орехи из упавших шишек. У следов союза тигрица встретила кабана-самца (≈ 2.5 лет), вышедшего с северного склона

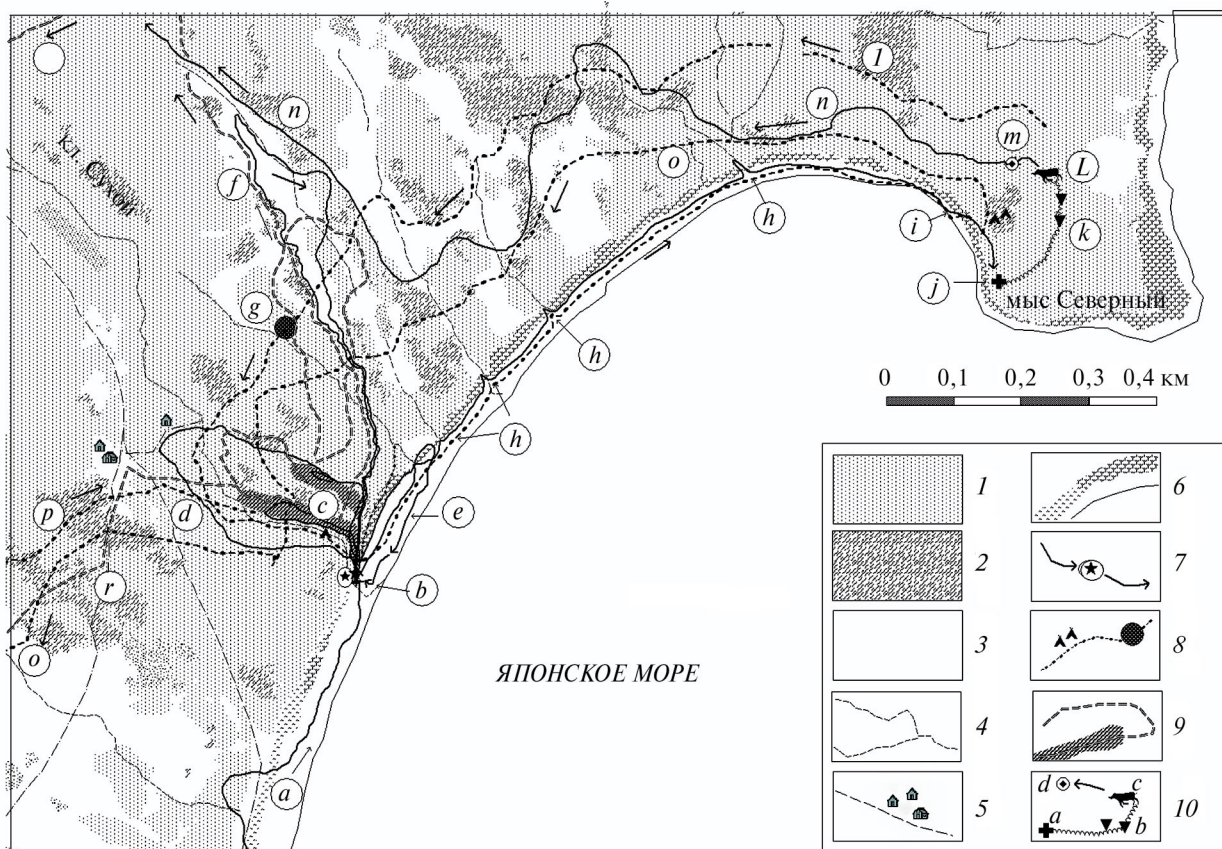


Рис. 3. Переходы кабанов во время охоты на них тигра самца с 5.03 по 7.03.2013 г. в прибрежных дубняках урочища Благодатное; 1 – дубняки и другие лиственные леса; 2 – дубняки с участком лиственницы и лиственничники; 3 – поляны и заболоченные участки, песчаные, каменистые пляжи по берегу моря; 4 – ключи; 5 – основные дороги, тропы, кордон и строения; 6 – земляные и скальные береговые откосы; 7 – переходы тигра, метки мочой рыси и тигра на комле сухого дерева; 8 – переходы и многоразовые лежки сеголетков, место спугивания (g в кружке) их тремя свиньями при бегстве от тигра; 9 – переходы трех свиней и участок их дневок, лежек; 10 – место добычи (a) тигром сеголетка, трек перетаскивания добычи (b), положение жертвы (c) и лежка тигра (d); другие обозначения и объяснения в тексте.

от группы. Кабан с лежки убежал галопом вниз по склону на расстояние 240 м, затем рысью направился в лес долины. Тигр преследовал кабана, на много отстав от него, на протяжении 10.3 км. Пробежав долиной, кабан повернул обратно к ключу Сухой и вернулся на склон к группе.

Однако в неблагоприятных условиях зимовки, когда материнские группы распались, наиболее доступной жертвой оказывались сеголетки. В эпизоде, произошедшем в темное время суток с 04.03 на 05.03.2013 г. на участке “Благодатное”, тигр-самец прекратил выслеживать группу из трех самок возраста больше двух-трех лет, перешел на след пяти сеголетков и добыл одного из них. До этого тигр пересек водораздел и вдоль берега моря последнего подошел к мысу Северный (a на рис. 3). На песчаном пляже он, изменив траекторию движения, с расстояния 25 м подошел к сухому комлю дерева (b) и оставил мочевую метку. За 3–4 дня до этого

к комлю подходил самец рыси. Далее у устья ключа Сухой (c) тигр пересек свежие следы с лежками трех свиней, не входящих ранее в союз из сеголетков и двух самок, прошел вдоль обрыва (e), пытался подняться на него, но вернулся к ключу (c). Далее хищник направился вдоль ключа Сухой и вдоль следов свиней к кордону (d) и вернулся по террасе к ключу (к месту c). По следу трех свиней он прошел по полянам 830 м (f), но повернул (n) и по своему следу вернулся к ключу (c).

Свиньи обнаружили подход тигра, вероятно, еще с террасы у ключа и, убегая (f), спугнули у полян сеголетков (место g), которые ранее перешли от Северного мыса (путь l), собирали пищу среди проталин на полянах, а затем легли у края леса. Сеголетки убежали к кордону, затем к ключу Сухой (c) и далее рысью побежали по пляжу к мысу Северный (h). Тигр в 1–3 м от их следов направился за ними. Хищник каждый раз поворачивал

(пункты *h*) к проемам обрыва у выхода к морю ключей, к первым из которых подходили сеголетки. У пункта (*i*) с более пологим склоном они повернули в лес, но один из них, вероятно, оставшийся, пробежал к бесснежному склону. Тигр последовал за ним и через 40–50 м достиг (место *j*). Хищник перетащил добычу к лиственницам (*L*), во время остановок (*k*) “ощипывая” ее и поедая. Съев треть добычи сзади, тигр лег (*m*) под крупной лиственницей, затем (трек *n*) прошел по краю леса, встречая следы кабанов, вблизи ручья перешел на широкую рысь и ушел от моря. Четыре оставшихся сеголетки перебежали по лесу и полянам к ключу Сухой (*c*), далее (визуально в 7 ч 10 мин) мимо кордона (*o*) за болотце. На следующий день они вернулись (трек *p*) к ключу (*c*) и полянам, на которых днем отдыхали и собирали пищу, и на четвертые сутки посетили место, где мы их подкармливали (*yj*). Три свиньи, убегая от тигра, повернули к своему обычному месту обитания (*q*), и уже вечером 5.03 их наблюдали на подкормке у кордона.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты свидетельствуют, что материнские группы занимают центральную позицию не только в социальной (“the nuclear social unit”; Graves, 1984), но, обычно, и в пространственной организации популяций кабана. Группы самок с сеголетками нередко находились в окружении нескольких малых групп (до 8) и особей (до 8–11, $\bar{N}_{ki} = 4.9$), курсирующих в окрестностях и имеющих с материнскими группами регулярные или эпизодические контакты на разных расстояниях. Число таких особей, в т.ч. взрослых самцов, в каждый период слежения менялось. Вместе с кабанями, которые заходили на учетную площадку ≥ 10 –15 км² из других мест, общее число особей в окрестностях материнских групп максимально достигало $\bar{N}_{pi} = 6.3$ (до 15).

Результаты измерения площадей, в пределах которых перемещались кабаны, характеризуют размеры участка, используемого кабанями за периоды слежения. Они не всегда полностью соответствуют размерам участков обитания за тот или иной период зимы, так как регулярное слежение было не столь продолжительным. Однако использование данных о соотношении площадей участков, по которым перемещались разные группы, позволяют определить существенные свойства организации популяции кабана. Площади, охваченные переходами секачей и сопутствующих групп за периоды изучения, обычно превышали участки материнских групп в 1.1–2.2 раза ($\bar{P}_{f-m} = 1.52$) (табл. 1). Некоторые группы молодых особей (< 2.5 лет) перемещались по участкам еще большей площади (до ≈ 35 , ≈ 70 км²; Зайцев, 2000), в пределах которых располагались участки нескольких материнских групп. Существенно, что сопровождающие особи,

а также часть “пришельцев” посещали места регулярных встреч, контактов с материнскими группами (у *A*, *B*, *CSWB* на рис. 1, 2). Причем многие особи перемещались координированно, и все это объединяло кабанов в единые ассоциации.

Данная пространственная организация ассоциаций кабана с несколькими вариациями характера для разных стадий биологического цикла вида, в т.ч. в период появления нового потомства. В марте–мае, когда рожающие самки нередко уединяются (Kurz, Marchinton, 1972; Maynhardt, 1981; Singer et al., 1981; Царев, 2000; и др.) и ограничивают свои переходы, место родов одной из них обходили другие члены семейного союза по обширным участкам (до >1.2 км²), которые превышали участок родившей самки в первую неделю после родов почти в 200–250 раз. В снежные голодные зимы участок обитания ассоциации кабанов уменьшался (в 280 раз и более) до размеров компактных стойбищ на высотах до 400–700 м над ур. м. в зоне кедровников, в низкогорье дубняков у моря. Эти места отдалены от обычных маршрутов тигра (Зайцев и др., 2013).

Материнские группы, за которыми мы наблюдали, имели сложную социальную, иерархическую структуру, включали подгруппы особей разного возраста, пола (Зайцев, 1995, 1996; и др.), что нередко приводило к разъединениям и независимым передвижениям примыкающих подгрупп и особей, которые при этом поддерживали контакты с материнской группой. Некоторые взрослые самки, самцы возрастных групп (2–3 года) и (1–2 лет), сеголетки отделялись, следовали впереди, в стороне от материнской группы или за ней. От больших семейных союзов временно уходили группы сеголетков, отдельные семьи с примкнувшими к ним особями (рис. 2). Все это увеличивало количество особей, которые могут отвлечь хищника от группы, состоящей из оставшихся членов союза. В голодные зимы и к весне материнские группы распадалась и часть сеголетков, перемещаясь без взрослых, в первую очередь становилась добычей тигра.

Повышенная подвижность в период гона характерна для взрослых самцов кабанов (Бромлей, Кучеренко, 1983; Spitz, 1992; Зайцев, 1996, 2000; Данилкин, 2002; и др.). Уменьшение активности сопровождалось более редкими встречами самцов после гона (табл. 2), групп самок с самцами с 36.4–53.1 до 26.1–34.9% в январе–апреле и до 17.9% летом в разные годы. Тем не менее самцы нередко встречались в местах обитания материнских групп. Повышенную подвижность имели и другие особи возраста старше года, что соотносится с данными о перемещении кабанов в других частях ареала. Так, на юге Франции паттерн “выхода за пределы радиуса 1 км” за сутки реже проявлялся у самок с сеголетками, чем у особей группы возраста (1–2 года), еще чаще у особей возраста (2–3 года)

и более или менее регулярно у взрослых самцов (Janeau et al., 1995).

Разная подвижность групп и особей составляет одну из причин регистрации разных частот встреч с ними. С осени до весны встречи следов, собственно малых групп и одиночек на маршрутах ключевых участков (табл. 2) происходили почти в 3–7 раз чаще, чем встречи материнских групп. Сеть маршрутов пересекала места обитания кабана в лесу долин, в кедровниках склонов гор, в дубняках независимо от распределения особей. Поэтому реалистично предположение, что частоты встреч нами кабанов и их свежих следов схожи с частотами встреч зверей и следов тигром при его случайном поиске добычи. Исходя из данных табл. 2, тигр мог встречать материнские группы и/или их следы гораздо реже (вероятность p от 0.12 до 0.25 в разные периоды), чем другие группы и кабанов поодиночке.

На восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, где многие маршруты тигра пролегают в лесу по днищам долин (Матюшкин, 2005; Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013), эта вероятность была еще меньше. На ключевых участках в бассейнах среднего течения рек тигры заходили в горные кедровники (которых придерживались в основном материнские группы) в 6–13 раз реже, чем в долинный лес. Склоны гор составляют основную арену охоты тигра за кабаном и на восточном (Зайцев, 2012), и на западном (Юдаков, Николаев, 1987) макросклонах Сихотэ-Алиня. При этом тигры добывали 64.8% кабанов на высотах до 200 м над ур. м. и 78.8% — на высотах до 300 м над ур. м. (Середкин и др., 2012), т.е. в основном в лесу долин рек и в нижней части склонов, в дубняках низкогорий. Многие нападения на кабанов на стационарных участках регистрировали при заходах хищника на склоны сериями вслед за смешением изюбрей из долины. Однако некоторые тигры предпочитают добывать кабана, и рационы разных соседних хищников различались по частоте содержания этой жертвы почти в 35 раз (Середкин и др., 2012).

В поиске тигром добычи выделяется две стратегии (Зайцев, 2012): а) случайные по отношению к распределению особей видов-жертв переходы с нападением “с хода” (Юдаков, Николаев, 1987), при осторожном подкрадывании к жертве; стратегия объединяет варианты охоты обычно при повышенной плотности населения видов-жертв (> 8 особей на 10 км^2); б) выслеживание потенциальной жертвы по ее следу, “шлейфу” запаха (до 9–10.3 км). На первом этапе поиска, т.е. до появления первых признаков близкого присутствия жертвы, двигаясь вдоль следа, хищник приближается к жертве. Тигр мог перемещаться по своим следам разной давности, следам других тигров или других крупных зверей на дальние расстояния, т.е. имел определенную мотивационную установку в ориентации движения по цепочке следов (Зайцев,

2012). Тигры использовали следы при поиске добычи не столь редко, и при встрече малых групп и одиночек кабанов, их свежих следов в прослеженных эпизодах охоты (02.2008 г. и др.; также: Зайцев, 2012) хищник отвлекался от выслеживания материнских групп, в состав которых входили наиболее доступные для него особи, преследовал и нападал на сопутствующих кабанов. В некоторых случаях тигр явно выбирал более доступную жертву: прекратив 07.03.2013 г. преследование взрослых свиней, хищник перешел на след группы сеголетков и после длительного перехода по их следу добыл одного из них (рис. 3).

При нападении тигра на материнские группы сеголетки составляли обычно самую доступную жертву, и известна добыча хищником нескольких сеголетков в 30–60 м друг от друга (Зайцев, 2012). Взрослые кабаны имеют больше шансов избежать гибели. Однако на добыче тигра нередко присутствовали самки старше года-двух, в т.ч. из состава групп без сеголетков. Рост доли кабана в рационе хищника произошел с 2000–2002 гг., когда заметно снизилась численность изюбря и после снежных голодных зим — кабана (Середкин и др., 2012; Петруненко, 2021). Этот несколько парадоксальный факт, вероятно, связан с более обычным выслеживанием тигром кабана по следу в период низкой численности двух видов копытных (Зайцев, 2012). Именно в этот период мы наблюдали несколько случаев наиболее упорного преследования (на расстоянии до 10.3 км) кабанов по их следу. Общее уменьшение числа разных групп, особей, их следов, разъединение групп, вероятно, обеспечивало более эффективный поиск предпочитаемой жертвы — кабана. Изменение соотношений в рационе тигра изюбря, кабана, а также пятнистого оленя (*C. nippon*) и козули в связи с изменениями их численностей прослежено и в Лазовском заповеднике (Южный Сихотэ-Алинь) (Салькина, 1994; Салькина и др., 2018).

Сопутствующие кабаны создавали эффект отвлечения хищника от материнских групп на ключевых участках в 14 из 19 прослеженных нападений. Известны также случаи отвлечения, когда тигр нападал вначале на одного кабана (свинью) в составе материнской группы, рассредоточенной при пастбы или отдыхе, затем преследовал другого (сеголетка), оказавшегося ближе к нему. В конце концов охота заканчивалась для хищника неудачно (Юдаков, Николаев, 1987). Данные авторы отметили также нередкую добычу одиночных особей. На основе приведенных в сообщении данных нельзя прямо определить оптимальное соотношение между малыми и материнскими группами, предполагающее максимальную безопасность последних. С увеличением числа сопутствующих особей, вероятно, следует ожидать усиление этого эффекта.

Однократное беспокойство обусловило смешение всех кабанов на расстояние более 1 км. Но

уже через сутки они возвратились обратно (к А на рис. 1), материнская группа и секач обошли большие площади со стороны беспокоящего их ранее сигнала. Расширение переходов с возвращением в прежние места к подкормке через 1–5 суток после охоты тигра отмечено и в другом эпизоде. Увеличение участка до 20.7 км² радиомеченого кабана произошло, вероятно, также в связи с присутствием тигра (Заумыслова, 2005).

Частые посещения тигром мест обитания кабанов и добыча одного из них влекли также смену участка с уходом всех особей на несколько километров на длительное время (Зайцев, 2012), как и преследование бурым медведем (*Ursus arctos*) кабанов весной (Зайцев, Середкин, 2011). Увеличение размеров площади сбора пищи (в 1.5–21.6 раза; Maillard, Fournier, 1995) и смена места обитания в период охоты и при влиянии хищников на кабанов и других зверей известны и в других частях ареала (Maillard et al., 1996; Tolon et al., 2009; etc.). Но в некоторых случаях кабаны, наоборот, перемещались по сравнительно небольшим наиболее безопасным участкам (Sodeikat, Pohlmeier, 2003). Аналогично, кабаны Сихотэ-Алиня в снежные зимы выбирали стойбища в местах, где заходов тигра мы не отмечали.

В исследовании выявлена синхронность переходов разных групп и особей. Примыкающие секачи обычно обходили секторы по траекториям, внешним по отношению к движению материнских групп (рис. 1, 2). Для периода гона нами отмечена корреляция ($r_s, p < 0.05$) между длиной переходов свиной (\bar{L}_{df}) и длиной переходов секачей (\bar{L}_{dm}). Существенно, что сопутствующие группы и особенно самцы, сопровождая материнские группы на разных расстояниях от них, нередко “прикрывали” последних со стороны долин и нижней части склонов, вдоль гребней водоразделов, проходили в лесу долин, откуда обычно появлялись тигры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственная организация населения кабана, формирующаяся на основе социальных отношений в группах и заключающаяся в присутствии разных групп и особей в окрестностях материнских групп, имеет значение в повышении безопасности репродуктивного ядра популяции вида-жертвы при воздействии хищника. На ключевых участках число нападений на сопутствующих, примыкающих особей почти в 3 раза превышало число атак тигром материнских групп.

Эффект отвлечения достигался преимущественно при центральном пространственном положении материнской группы по отношению к другим группам и особям, часть из которых координированно курсировала в окрестностях обычно по большим площадям, чем площади семьи и семейного союза. Данная полифункциональная пространственная

организация выявила свою адаптивность и при случайной встрече тигра с добычей, и при выслеживании ее по следу. Организация обладает свойствами преадаптации, направленной на снижение вероятности встречи хищника с репродуктивными группами.

В отношениях между хищником и видом-жертвой имеет значение также: а) расположение участков обитания материнских групп, в снежные голодные зимы это компактные стойбища, обычно в местах, которые тигры посещали нечасто, в отдалении от регулярных маршрутов хищника; б) расширение переходов при беспокойстве и обходы (ситуация разведки) некоторыми кабаном окрестностей, смена участка при преследовании тигром, после его нападения; в) “прикрытие” сопровождающими группами, особенно взрослыми самцами, своими обходами материнские группы со стороны наиболее вероятного появления тигра.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам, администрации Сихотэ-Алинского заповедника за содействие в исследовании, сведения о добыче кабана, участие в слежении за кабаном и тигром, особенно инспекторам охраны и лаборантам Н. В. Бурцеву, В. А. Чернышеву, В. А. Воронину, В. К. Храпской, А. Д. Сайко, А. А. Домбровскому, В. А. Шуляку, А. В. Мурыгину, Е. А. Медведеву, В. Ф. Редькову, В. А. Палкину, В. В. Кузенкову.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа реализует инициативный проект автора, выполнена при материальной, финансовой и моральной поддержке администрации и сотрудников Сихотэ-Алинского заповедника, Института проблем экологии и эволюции РАН.

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В ходе исследований ни одно животное не получило травм, не погибло по нашей вине. Участники работы строго соблюдали режим заповедника.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов К. Г., 1961. К методике учета тигров // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны

- наземных позвоночных. Тезисы докладов. М.: Московское общество испытателей природы. С. 53–54.
- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П., 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. А.А. Насимович (ред.). М.: Наука. 305 с.
- Вахреев Г.И., Юдин В.Г., Николаев И.Г., 1983. Связь морфологических признаков тигра с возрастом // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М.: ИЭМЭЖ и ВТО АН СССР. С. 88–89.
- Данилкин А.А., 2002. Свиные (Suidae). В.А. Кузьякин, Г.И. Иванова (реп.). М.: ГЕОС. 309 с.
- Животченко В.И., 1979. Поведение тигра при охоте на копытных в Южном Приморье // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзного совещания. М.: Наука. С. 247–248.
- Зайцев В.А., 1991. Кабарга Сихотэ-Алиня. Экология и поведение. Баскин Л.М., Филонов К.П. (ред.) М.: Наука. 216 с.
- Зайцев В.А., 1995. Иерархические отношения и поведение кабанов в конфликтных ситуациях // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 100. Вып. 4. С. 16–29.
- Зайцев В.А., 1996. Иерархические отношения между группами кабанов (*Sus scrofa* L., Mammalia) и связь иерархии и агрессивного поведения с численностью группы // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 101. Вып. 6. С. 15–27.
- Зайцев В.А., 2000. Использование участков обитания и пространственная структура популяций у лесных копытных Artiodactyla // Зоологический журнал. Т. 79. № 4. С. 397–411.
- Зайцев В.А., 2012. Поиск добычи и тактика охоты амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) / Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов. Владивосток: Дальнаука. С. 178–207.
- Зайцев В.А., 2017. Оценка ресурсов пищи для птиц и зверей падальщиков в Сихотэ-Алинском заповеднике / Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие. Материалы Всероссийской конф. с международным участием. Тверь: изд-во Тверского гос. университета. С. 171–177.
- Зайцев В.А., 2019. Влияние “нового” хищника – хохлатого орла (*Nisaetus nipalensis*) – на выбор мест отдыха кабаргой (*Moschus moschiferus*) // Зоологический журнал. Т. 98. № 6. С. 691–705.
- Зайцев В.А., Зайцева В.К., 1980. Методы изучения экологии и поведения кабарги в Сихотэ-Алине // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 85. Вып. 4. С. 3–10.
- Зайцев В.А., Середкин И.В., 2011. Бурый медведь (*Ursus arctos*) в комплексе падальщиков Среднего Сихотэ-Алиня / Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком. Пажетнов В.С. (ред.). Великие Луки: Торопецкая биологическая станция “Чистый лес” С. 128–142.
- Зайцев В.А., Середкин И.В., Петруненко Ю.К., 2013. Влияние тигра (*Panthera tigris altaica*) на пространственное распределение репродуктивных групп кабана (*Sus scrofa*) в Центральном Сихотэ-Алине // Успехи современной биологии. Т. 133. Вып. 6. С. 594–609.
- Заумыслова О.Ю., 2005. Экология кабана в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Катугин О.Н. (отв. ред.). Владивосток: ПСП. С. 83–96.
- Заумыслова О.Ю., Пожидаева Н.В., 2012. Влияние экстремально многоснежной зимы на популяции копытных в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов. Владивосток: Дальнаука. С. 231–246.
- Керли Л.Л., Гудрич Дж.М., Смирнов Е.Н., Микелл Д. Дж., Николаев И.Г., Аржанова Т.Д., Слот Дж.С., Шлейер Б.О., Куигли Х.Б., Хорнокер М.Г., 2005. Морфологические показатели амурского тигра / Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Катугин О.Н. (отв. ред.). Владивосток: ПСП. С. 36–42.
- Матюшкин Е.Н., 1991. Приемы охоты и поведение у добычи амурского тигра // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 97. Вып. 1. С. 3–20.
- Матюшкин Е.Н., 2005. Избранные труды. В.В. Рожнов, Л.В. Кулешова (ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 660 с.
- Матюшкин Е.Н., Астафьев А.А., Зайцев В.А., Костогод В.Е., Смирнов Е.Н., Палкин В.А., Юдт Р.Г., 1981. История, современное состояние и перспективы охраны тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике // Хищные млекопитающие. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 76–118.
- Матюшкин Е.Н., Юдаков А.Г., 1974. Следы амурского тигра // Охота и охотничье хозяйство. № 5. С. 12–17.
- Микелл Д. Дж., Керли Л.Л., Гудрич Дж.М., Шлейер Б.О., Смирнов Е.Н., Куигли Х.Г., Хорнокер М.Г., Николаев И.Г., Матюшкин Е.Н., 2005. Особенности питания амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике и на Дальнем Востоке России и возможности его сохранения / Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Катугин О.Н. (отв. ред.). Владивосток: ПСП. С. 125–131.
- Петруненко Ю.К., 2021. Трофическая экология тигра *Panthera tigris altaica*: новые подходы в исследовании. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 28 с.

- Пикунов Д.Г., Базыльников В.И., Бромлей Г.Ф., 1978. Поиск и преследование жертвы амурским тигром // I Internationales Tigersymposium. Leipzig: Zool. Garten. S. 13–23.
- Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника, 2006. 2-е издание. А.А. Астафьев (отв. ред.). Владивосток: изд-во ОАО Примполиграфкомбинат. 436 с.
- Салькина Г.П., 1994. Тигр в Лазовском заповеднике // Природные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохранения биологического разнообразия. Владивосток: ДВО РАН. С. 98–102.
- Салькина Г.П., Колесников В.С., Еремин Д.Ю., 2018. Сопряжённая динамика численности тигра и копытных животных в Лазовском заповеднике // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия естественные и технические науки. № 7. С. 25–34.
- Середкин И.В., Зайцев В.А., Гудрич Дж.М., Микелл Д.М., Петруненко Ю.Е., 2012. Состав добычи и значение кабана в питании тигра (*Panthera tigris altaica*) Среднего Сихотэ-Алиня // Успехи наук о жизни. № 5. С. 77–93.
- Смирнов Е.Н., Микелл Д.Г., Заумыслова О.Ю., 2012. Динамика популяции амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов. Владивосток: Дальнаука. С. 159–177.
- Формозов А.Н., 1934. Материалы по биологии рябчика (*Tetraster bonasia volgensis*) по наблюдениям на севере Горьковского края // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 43. Вып. 1. С. 3–34.
- Царев С.А., 1991. Циклические изменения социальной структуры группировок кабанов (*Sus scrofa*) // Зоологический журнал. Т. 70. Вып. 11. С. 223–234.
- Царев С.А., 2000. Кабан. Социальное и территориальное поведение // Охотничьи животные России. Вып. 3. Борисов Б.П., Линьков А.Б., Ломанов И.К., Новиков Б.В., Проняев А.В., Рожков Ю.И., Тихонов А.А. (ред.). М.: Центрохотконтроль. 113 с.
- Юдаков А.Г., Николаев И.Г., 1987. Экология амурского тигра. По зимним стационарным наблюдениям 1970–1973 гг. в западной части Среднего Сихотэ-Алиня. Е.Н. Матюшкин (ред.). М.: Наука. 153 с.
- Юдин В.Г., Юдина Е.В., 2009. Тигр Дальнего Востока России. В.В. Рожнов (отв. ред.). Владивосток: Дальнаука. 485 с.
- Collias N.E., 1944. Aggressive behavior among vertebrate animals // *Physiol. Zool.* № 17. P. 84–123. <http://www.journalofanimalscience.org/content/58/2/482>
- Eisenberg J.F., Lockhart M., 1972. An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. Smithsonian Inst. Press: for sale by the Supt. of Docs., U.S. Govt. Print. Off. Washington, DC. P. 119. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.101> (цит. по: Graves, 1984).
- Graves H.B., 1984. Behavior and Ecology of Wild and Feral Swine (*Sus scrofa*) // *Journal of animal science.* V. 58. № 2. P. 482–492.
- Hayward M.W., Jedrzejewski W., Jedrzejewska B., 2012. Prey preferences of the tiger *Panthera tigris* // *Journal of Zoology.* V. 286. P. 221–231. doi.10.1111/j.1469-7998.2011.00871.x
- Hayne, D.W., 1949. Calculation of size of home range // *Journal of Mammalogy.* V. 30. P. 1–18.
- Janeau G., Cargnelutti D., Couse S., Hewison M., Spitz F., 1995. Daily movement pattern variations in wild boar // *IBEX J.M.E.* № 3. P. 98–101.
- Kaminski G., Brandt S., Baubet E., Baudoin C., 2005. Life-history patterns in female wild boars (*Sus scrofa*): mother-daughter postweaning associations // *Canadian Journal of Zoology.* V. 83. Is. 3. P. 474–480. doi: 10.1139/Z05-019
- Kurz J.C., Marchinton R.L., 1972. Radiotelemetry studies of feral hogs in South Carolina // *Journal of Wildlife Manage.* V. 36. № 4. P. 1240–1248. doi.org/10.2307/3799254
- Maillard D., Fournier P., 1995. Effect of shooting with hounds of size of resting range of wild boar (*Sus scrofa* L.) groups in Mediterranean habitat // *IBEX J.M.E.* № 3. P. 102–107.
- Maillard D., Fournier P., Fournier-Chambrillon C., 1996. Influence of food availability and hunting on wild boar (*Sus scrofa* L.) home range size in Mediterranean habitat // *Proceedings of Schwarzwild symposium.* Sopron, Hungary. P. 69–81.
- Maynhardt H., 1981. Schwarzwild-Report. Vier Jahre unter Wildschweinen. Melsungen-Berlin-Basel-Wien: Verlag J. Neumann-Neudamm. 208 s.
- Petrunenko Y.K., Montgomery R.A., Seryodkin I.V., Zaumyslova O.Y., Miquelle D.G., Macdonald D.W., 2016. Spatial variation in the density and vulnerability of preferred prey in the landscape shape patterns of Amur tiger habitat use // *Oikos.* V. 125. Is. 1. P. 66–75. doi: 10.1111/oik.01803
- Poteaux C., Baubet E., Kaminski G., Brandt S., Dobson F.S., Baudoin C., 2009. Socio-genetic structure and mating system of a wild boar population // *Journal of Zoology.* V. 278. P. 116–125. doi: 10.1111/j.1469-7998.2009.00553.x
- Singer F.J., Otto D.K., Tipton A.R., Hable C.P., 1981. Home ranges, movement, and habitat use of European wild boar in Tennessee // *Journal of Wildlife Manag.* V. 45. № 2. P. 343–353.
- Sodeikat G., Pohlmeier K., 2003. Escape movements of family groups of wild boar *Sus scrofa* influenced by drive hunts in Lower Saxony, Germany // *Wildlife Biology.* V. 9: Suppl. 1. P. 43–49. doi: 10.2981/wlb.2003.063

- Spitz F., 1992. General model of the spatial and social organization of the wild boars (*Sus scrofa* L.) // Ongulés / Ungulates 91. Proceedings of the Internat. Symposium. Paris-Toulouse: S.F.E.P.M.-I.R.G.M. P. 385–389.
- Tolon V., Dray S., Loison A., Zeileis A., Fischer C., Baubet E., 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear // Canadian Journal of Zoology. V. 87. P. 1129–1137. doi:10.1139/Z09-101

THE SPATIAL ORGANIZATION OF WILD BOAR (*SUS SCROFA USSURICUS*) ASSOCIATIONS UNDER THE IMPACT OF THE TIGER (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) IN THE CENTRAL SIKHOTE-ALIN MOUNTAINS, RUSSIAN FAR EAST

V. A. Zaitsev

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

**e-mail: zvit09@mail.ru*

In the central Sikhote-Alin Mountains, tigers prey mainly on underyearlings and adult female wild boars (67–74% of the total number of this species' prey). In key plots (≥ 10 –15 km²) in the Sikhote-Alin Nature Reserve, (a) wild boar encounters and their tracks in the network of routes were recorded; (b) wild boar snow tracking was performed; and (c) tiger encounters and snow tracking were registered (114 episodes). We obtained 16 movement patterns of wild boar groups using snow tracking. Snow tracking of each wild boar group took 6 to 23 days. Many maternal groups occupied a position central in relation to other accompanying groups (up to 8) and individuals (up to 15) moving in the vicinity, usually over an area (1.5–9.4 km² or more) that was 1.1–2.2 or more times larger than the area of the maternal group under normal conditions. Such a dynamic organization of associations that serves as a kind of pre-adaptation to the probable appearance of a predator revealed the effectiveness against the tiger both randomly searching for prey and tracking it along a trail. The number of tiger attacks on accompanying wild boars temporarily separated from the parental group was nearly three times ($p < 0.05$) as high as the number of attacks by the predator on maternal groups in key plots. In the relationships between the predator and prey species, (a) the location of the habitats of the maternal wild boar groups matters as well, in snowy winters also of compact camps, all usually at a distance from regular tiger routes; (b) disturbed wild boars broadened the search areas, at tiger pursuits and attacks they also changed the site; (c) the tuskers, the male wild boars that accompany maternal groups, often “disguise” these groups by moving to the side of the most probable tiger appearance.

Keywords: predator-prey system, Wild boar, Amur tiger, spatial organization, safety, maternal group, accompaniment, distraction effect