

УДК 57.024:599.731.11/.74

ПРОЯВЛЕНИЯ “БДИТЕЛЬНОСТИ” В ГРУППАХ КАБАНОВ (*SUS SCROFA USSURICUS*) НА ОХРАНЯЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2025 В. А. Зайцев*

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

*e-mail: zvit09@mail.ru

Поступила в редакцию 19.09.2023

После доработки 15.12.2023

Принята к публикации 25.03.2024

Под проявлением бдительности животного мы понимаем способность поддерживать достаточный уровень внимания, настороженности для своевременного обнаружения и избегания опасности (хищника или охотника). Оборонительное поведение кабанов изучали спустя 50–80 лет после создания Сихотэ-Алинского заповедника, т.е. после прекращения промысла. На поведение кабана наиболее существенно влияют тигр (*Panthera tigris*) и бурый медведь (*Ursus arctos*). На основе 298 встреч определены: а) реакции кабанов на стимулы, сопутствующие опасности, б) параметры настороженности (3.2 часа измерения продолжительности, а также частот наблюдаемых поз и движений). Особенности реагирования на разные сигналы определяли также по следам троплением. Применены непараметрические и после нормализации – параметрические критерии. Бдительность по отношению к человеку поддерживается в связи с генерализированной реакцией на реальную опасность (крупных хищников) и не изолированностью населения кабана заповедника от окружающих территорий. Более чем в 70% встреч кабаны обнаруживали опасность по звукам, сопутствующим движению (с расстояния почти 0.6–0.8 км). Визуальное сканирование движения и опознавание по запаху имеют значение в обнаружении хищника с близкого расстояния (при способе охоты тигра со скрадыванием и последующим нападением). Реакция на запах следа человека и тигра усиливалась в периоды частых посещений хищником места обитания кабанов и их беспокойства, а также после его долгого отсутствия, зависела от места встречи. Бдительность снижалась в периоды голода. У кабанов выявлена способность к быстрой экстраполяции направления движения опасного субъекта. Сторожа – свиньи и самцы старше 2 лет – в семейных группах замечены в 35.7% встреч, в 16% встреч явный сторож отсутствовал, в 48.3% ситуация не определена (для малых групп в 89.9% встреч). Кабаны-сторожа в спокойной ситуации затрачивали на настороженность в среднем 8–9% времени на лежках и 11–12% при пастыбе. Показатели бдительности возрастали в 1.6–41.3 раза у разных особей и в разное время у одних и тех же кабанов при риске встречи с хищником, при посторонних звуках. Небольшая доля продолжительности настороженности ($\approx 2\%$) в бюджете времени других особей при попеременной настороженности этих особей дополняет общую бдительность группы. Определены индивидуальные различия бдительности, а также различия в разное время у одних и тех же кабанов. Небольшие средние показатели времени настороженности, вероятно, согласованы с тактикой охоты тигра, чередующего преследования кабанов с долгими перерывами и с охотой на других участках, а также со способностью кабана реагировать на неожиданное нападение хищника.

Ключевые слова: поведение, опасность, реагирование, стимулы, баланс времени, крупные хищники, тигр, Сихотэ-Алинский природный заповедник

DOI: 10.31857/S0044513425020042, **EDN:** ssvmkj

В исследовании поведения животных понятие о бдительности обычно используется в отношении обнаружения хищника (Walther, 1969; Баскин, 1976; Underwood, 1982; Elgar, 1989; Hunter, Skinner 1998; Баскин, Скуглан, 2001; и др.),

однако может интерпретироваться более широко: при контролировании партнеров и др. (Leuthold, 1977, Underwood, 1982; Alados, 1985; и др.). В аспекте оборонительного поведения бдительность можно определить как способность поддерживать

достаточный уровень настороженности для своевременного обнаружения и избегания опасности (хищника, охотника), обеспечения собственной безопасности особью, популяцией в целом, что представляет собой существенную составляющую в регулировании баланса системы хищник—жертва. Изучая животных, мы имеем возможность определять проявление и разные уровни бдительности по их движениям, прежде всего отличающимся от действий, характерных для другого поведения (сбор пищи, отдых и др.).

Список публикаций, характеризующих бдительность копытных, хищных, других зверей, птиц (обзор Elgar, 1989; и др.) и других животных, довольно обширен. Особый интерес для данного исследования представляют факты о различии параметров настороженности у членов одной группы, что позволяет выделить категорию особей-сторожей, стражей (guards, guardians), дозорных (sentinels), часовых (sentries) у многих видов (Мензбир, 1922; Баскин, 1976, 1991; 2011; Gaston, 1977; Maynhardt, 1981; Zahavi, 1990; Nailman et al., 1994; Bednekoff, 1977; и др.). Эти особи выполняют функции охраны группы, члены которой занимаются другой деятельностью. Однако, как предполагается, имеют определенные выгоды и для себя. Например, более эффективно, чем другие особи, добывая пищу, могут тратить больше времени для охраны и себя, и группы (Bednekoff, 1997, 2001; Clutton-Brock et al., 1999).

В разных частях ареала кабана преобладает влияние на данный вид того или иного хищника. Так, в Европе, Сибири, Монголии, Северной Америке самым опасным хищником являются волк (*Canis lupus*) и бурый медведь (*Ursus arctos*) (Гептнер, Слудский, 1972; Волк, 1985; Медведи. Bears, 1993). На Дальнем Востоке России, как и в Юго-Восточной Азии, нативный для кабана хищник — тигр, дополнительно — это медведи и на части территории — волк (Юдин, Юдина, 2009; Wegge et al., 2009; Юдин, 2013; Hayward et al., 2012; и др.). Молодых кабанов добывают еще несколько второстепенных для него и более мелких хищников: леопард (*P. pardus*) (Бромлей, 1964), дымчатый леопард (*Neofelis nebulosa*) (Rasphone et al., 2022), рысь (*Lynx lynx*) (Рысь. The Lynx, 2003), ирбис (*P. uncia*), вероятно, хаус (*Felis chaus*) (Слудский, 1956), харза (*Martes flavigula*) (Зайцев, 1991) и некоторые другие.

Поведение кабана, как и других видов-жертв, формировалось под влиянием многих хищников прошлого и настоящего и в течение тысячелетий испытывало влияние человека. Поэтому логично предположить, что наряду с проявлением некоторых унифицированных действий, выработанных в процессе эволюции в ответ на воздействие совокупности хищников, поведение кабана по ряду качеств существенно различается на территориях

с разным составом и обилием хищников. Такие различия, в первую очередь в оборонительном поведении при проявлениях бдительности (настороженности), были показаны для некоторых видов животных (Hunter, Skinner, 1998; Blumstein et al., 2001; Blumstein, 2006; и др.), в т.ч. для кабарги (*Moschus moschiferus*) в Сихотэ-Алинском заповеднике (Зайцев, 1983). Различается и поведение кабана на сельскохозяйственных землях и в заповеднике Израиля (Davidson et al., 2021).

При множестве публикаций по бдительности животных, которую оценивают по времени, затрачиваемому на ориентировочные оборонительные реакции — настороженность, возможности адаптации этого поведения к воздействию хищников, изучены недостаточно, что также отмечает ряд авторов (Li et al., 2009; Thaker et al., 2011; Dröge et al., 2017; Hayward et al., 2023; и др.). Это касается и кабана, сведения об оборонительном поведении которого, кроме, пожалуй, аспектов пространственного реагирования, изменений циклов активности в связи с охотой и другой деятельностью человека в европейской части ареала вида, фрагментарно рассредоточены в публикациях (Thurfjell et al., 2013; Johann et al., 2020; Laguna et al., 2021; и др.).

Многие авторы замечали изменение показателей бдительности копытных при появлении тревожных сигналов, при обнаружении хищника. Однако при возрастании давления хищников или при смене, а также вселении их видов в местообитание особей одной и той же популяции жертв устойчивое увеличение показателей происходило спустя некоторое время (Berger et al., 2001; Blumstein, Daniel, 2005; Strauss et al., 2006; и др.), например в течение 3–5 месяцев у импалы (*Aepyceros melampus*) и гну (*Connochaetes taurinus*) (Hunter, Skinner, 1998), на 33–54% у других антилоп (*Tragelaphus strepsiceros*, *Hippotragus niger*) и бородавочника (*Phacochoerus*) (Makin et al., 2018) после реинтродукции хищников (*Panthera*, *Lycaon pictus*); одного поколения у вапити (*Cervus elaphus*) Йелоустонского парка в ответ на вой реакклиматизированного волка (Childress, Lung, 2003).

В Сихотэ-Алинском заповеднике, где проведено данное исследование, уже более 80 лет (с 1935 г.) запрещена охота, случаи браконьерства отмечаются редко, а с 1961 г. (после сокращения площади в 1951 г.) охраняемая территория вновь была расширена. Хищничество тигра, реже бурого медведя, составляет одну из основных причин гибели кабана в течение многих десятилетий (Матюшкин и др., 1981; Микелл и др., 2005; Середкин и др., 2012; и др.), наряду с воздействием неблагоприятных абиотических (температура воздуха, условия залегания снежного покрова) и биотических факторов (урожай ореха кедровой сосны

(*Pinus koraiensis*) и желудя дуба (*Quercus mongolica*) и др.), заболеваний (Бромлей, 1964; Заумыслова, 2005; Зайцев и др., 2013). Взаимоотношения кабана с хищниками относительно устойчивы, и можно предполагать, что комплекс оборонительного поведения или обеспечение собственной безопасности в популяции кабана соответствует или приближается к тому “естественному” облику, при котором на него было исключено существенное влияние человека в прошлом. Однако население кабана заповедника не изолировано от окружающих территорий, на которых ведется систематическая охота.

В данном сообщении характеризуются параметры оборонительного поведения кабана на охраняемой территории Центрального Сихотэ-Алиня, которое направлено на обнаружение источника опасности непосредственно при возникновении риска встречи с хищником и человеком. Ранее об этом поведении кабана были опубликованы лишь фрагментарные данные (Зайцев, Зайцева, 1983; Заумыслова, 2005). В задачи работы входят: 1) характеристика реагирования кабана на стимулы разной природы, способствующие обнаружению опасного субъекта; 2) характеристика показателей бдительности, определяемых по продолжительности реакций настороженности, 3) определение роли кабанов-сторожей в группах; 4) поиск соответствия проявлений реакций настороженности тактике охоты тигров. Приведены данные об особенностях реагирования кабанов на человека и хищника.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район и исследуемый вид. Постоянные и эпизодические маршруты, ключевые участки распределены на общей площади около 5000 км² в Сихотэ-Алинском природном биосферном заповеднике (3985.3 км² суши) и на прилегающей территории (схема размещения ключевых участков см. Зайцев, 2019), почти на 97% покрытой лесом. Основные места обитания кабана приурочены к горам (до высот 700–800 м над ур. м.) в зонах распространения продуктивных дубняков вдоль побережья Японского моря и кедровников на удалении от моря (Растительный ..., 2006). Вдоль рек произрастают смешанные и лиственные леса: чозенники (*Chosenia arbutifolia*), тополевики (*Populus maximowiczii*) и другие. На многих участках обильны почвенные беспозвоночные (Громыко, 1990; Громыко, Потиха, 2006).

Большинство данных собрано на ключевых участках: “Зимовейный” (1974–2015 гг.) в бассейне среднего течения р. Серебрянка центральной части заповедника; “Третий ключ” (1974–1978 гг.) в соседнем бассейне ключа Серебряный; “Нечетовский” (2004–2015 гг.) у северной окраины заповедника в бассейне р. Таежная; “Благодатное-Голубичное”

(в основном в 2004–2015 гг.) у побережья Японского моря. Почти все ключевые участки расположены в хороших для кабана местообитаниях — дубняках и сложных кедровниках, включающих большую долю дуба по склонам южных экспозиций, пихты (*Abies nephrolepis*), лиственницы (*Larix cajanderi*), елей (*Picea jezoensis*, *P. koraiensis*) по северным, с лещиной (*Corylus*) и другими кормовыми кустарниками и травянистыми растениями.

Плотности населения кабана Сихотэ-Алиня почти всегда не достигали больших значений (обычно менее 3–4 особей/10 км² леса) при больших колебаниях численности (Бромлей, Кучеренко, 1983; и др.). В заповеднике на маршрутах ЗМУ, пролегающих в основном вдоль рек, средние показатели плотности обычно были меньше 4–5 особей и не превышали 13–18 на 10 км² дубняков в 1989 г. (Заумыслова, 2005; Стивенс и др., 2012). На своих ключевых участках в зоне кедровников на горных склонах, которых придерживалась основная часть населения кабана, мы учитывали в те же годы (1975–1983 гг.) до 12–38 особей на 10 км², но не больше 10–15 в 2003–2015 гг. после снижения численности с 1991 г. в многоснежные голодные зимы (Зайцев и др., 2013). С 2020 г. численность катастрофически упала из-за гибели от африканской свиной чумы.

На территории будущего Сихотэ-Алинского заповедника численность тигра достигла минимума к 1916 г. (Салмин, 1940; Капланов, 1948; Абрамов, 1960), а к 1963–1966 г. снизилась еще сильнее (Бромлей, 1964). Но затем последовал ее стабильный рост (Матюшкин и др., 1981). В настоящий период (до 2016 г.) мы регистрировали в бассейне р. Серебрянка до 8–10 тигров при их числе в заповеднике около 20 особей в 2007–2008 гг. (Зайцев, 2012; Смирнов и др., 2012). Воздействие на кабана оказывает и обычный в заповеднике бурый медведь (*Ursus arctos*) (Костоглод, 1981), особенно после выхода из берлог. Множество медведей появлялось в марте–апреле в поясе кедровников и у рек, где они собирали остатки жертв других хищников, орехи и желуди, добывали кабанов (Зайцев, Середкин, 2011). Волк, вероятно, был широко распространен в Уссурийском крае в XIX веке (Пржевальский, 1947). В настоящий период волки (по 2–3 особи) нечасто появлялись в заповеднике. Мы встречали их на ключевых участках в 1978 г. и 2013 г. Численность волка (≈ 20 особей к 1963–1966 гг. и ≤ 10 к 1970 гг.) и его пространственное распределение в заповеднике менялись и находились в противофазе с численностью тигра (Матюшкин, 2005).

Основные определения. Методика слежения, свойства пространственной организации ассоциаций кабана и определения приведены в статье Зайцева (2024). “Материнские группы” (Graves,

1984; Зайцев, 1995), состоящие из одной свиньи, сеголетков и родственных с ними молодых особей, в данной статье называются “семьями”, группы из нескольких самок репродуктивного возраста с сеголетками и другими особями — “семейными союзами” (Maynhardt, 1981). Обычны также небольшие (малые) группы особей разного пола и возраста, часть таких групп время от времени может воссоединяться с материнскими группам (Зайцев, 1995, 2024).

Многие авторы оценивают бдительность по показателям времени и частотам проявлений ориентировочных реакций бдительности или настороженности, выражающихся у копытных (олений семейства Cervidae, антилоп семейства Bovidae и др.) в подъемах головы и сканировании окружающего пространства (Walther, 1968). Такие действия, имеющие полифункциональное значение, по данным многих авторов (Elgar, 1989; Hunter, Skinner, 1998; Gaynor, Cords, 2012; и др.), направлены в основном на обнаружение и выслеживание опасного субъекта. Доля проявления реакций, связанных с контролем партнеров, невелика, однако у копытных увеличивается, особенно у самцов в периоды активного социального взаимодействия (Leuthold, 1977; Underwood, 1982; Alados, 1985; Lagory, 1986; и др.). О бдительности могут свидетельствовать и другие показатели — изменение дистанции бегства, аллюра и траектории движения при риске встречи с хищником и т.д., которые в основном не рассматриваются в данном сообщении.

Сбор данных. В 1974–1983 гг. исследования вели в разные сезоны, в 2004–2015 гг. в основном в зимние периоды (с ноября–декабря по апрель–начало мая). В исследовании бдительности кабанов по показателям времени мы использовали результаты измерений состояния зверей в основном в спокойной для них обстановке, наблюдая за ними обычно с расстояния в несколько десятков метров (не дальше 100–300 м). О бдительности кабанов свидетельствуют также данные слежения за ними при охотах на кабанов хищников. Это подтверждает и почти одновременная смена всеми кабанам их участка обитания после появления на нем тигра (Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013).

С 1974 г. произошло 298 встреч автора и других участников исследования — инспекторов охраны, лаборантов — с группами кабанов и одиночными особями. Проведено около 9 ч визуальных наблюдений, в т.ч. с хронометрированием (18 фрагментов, 3,2 ч), фото- и видеосъемкой. В некоторых эпизодах отмечали только частоту реакций бдительности. Число встреч с кабанам значительно менялось из года в год в зависимости от их численности и задач исследований: от 44 в сезоне 1974–1975 гг., 43 в 1977–1978 г. до 7 в 1976 г. Однако кабанам замечали

наше присутствие чаще, чем мы замечали кабанов. В некоторых ситуациях это прослежено троплением. При движении в лесу, особенно при подходе к кабанам, исследователи соблюдали осторожность, перемещаясь как можно менее шумно. В снежный период года к кабанам обычно подходили при троплении, перемещаясь вдоль их следа. В бесснежный период ориентировались на типичные места встреч с кабанам: у их регулярных обычных стоянок — мест, где кабанам часто задерживались после перемещений по участку (Зайцев, 2024); у “купалок” — небольших водоемов, заполненных водой с жидкой грязью, в т.ч. углубленных самими зверями, в которых кабанам принимали ванны. Купалки, как правило, располагались в долинах и руслах ключей и на седловинах гор.

Тем не менее при отсутствии подкормочных площадок в лесу с сомкнутыми кронами деревьев, с подростом и кустарником многие встречи с кабанам происходили случайно, особенно в бесснежный период года. В ситуации, когда была возможность визуального слежения, время, в течение которого наблюдали зверей, не разграничивали определенными, например 5-минутными, периодами, что практикуется другими исследователями при наблюдениях копытных в открытых ландшафтах (Hunter, Skinner, 1998; Li et al., 2009; и др.).

Слежение за кабанам предусматривало учет действий особей, проявляющих особые признаки бдительности (рис. 1а). Во время отдыха на лежах настораживающиеся кабанам немного приподнимали голову; б) при сборе пищи в спокойной обстановке обычная реакция настороженности проявлялась в остановке, “замирании” при прекращении сбора пищи и жевания, при этом кабанам лишь немного приподнимали от земли или снега рыло. Регистрация позы б) требовала особого внимания, особенно при наблюдении с дальних расстояний. Реакции бдительности при пастыбе реже проявлялись в близком к горизонтальному положению головы и шеи (рис. 1с) с остановками или медленным движением. Обычно после тревожного сигнала (шум от ветра и др.) кабанам нередко выше приподнимали рыло (д), иногда ускоряя движение. Эти действия сходны с теми, которые предшествуют нападению или демонстративному предупреждению кабанам по отношению к партнеру (Зайцев, 1995). Слежение за потенциально опасным субъектом, находящимся ниже по склону, сопровождалось периодическим опусканием и затем подъемами рыла, небольшими поворотами головы (f). Во время отдыха на лежах вставшие по разным причинам, которые в т.ч. и не были связаны с обороной, кабанам нередко первыми замечали автора (e; “непроизвольный” сторож). При этом слежение за партнерами в группах происходит в основном из обычных позиций

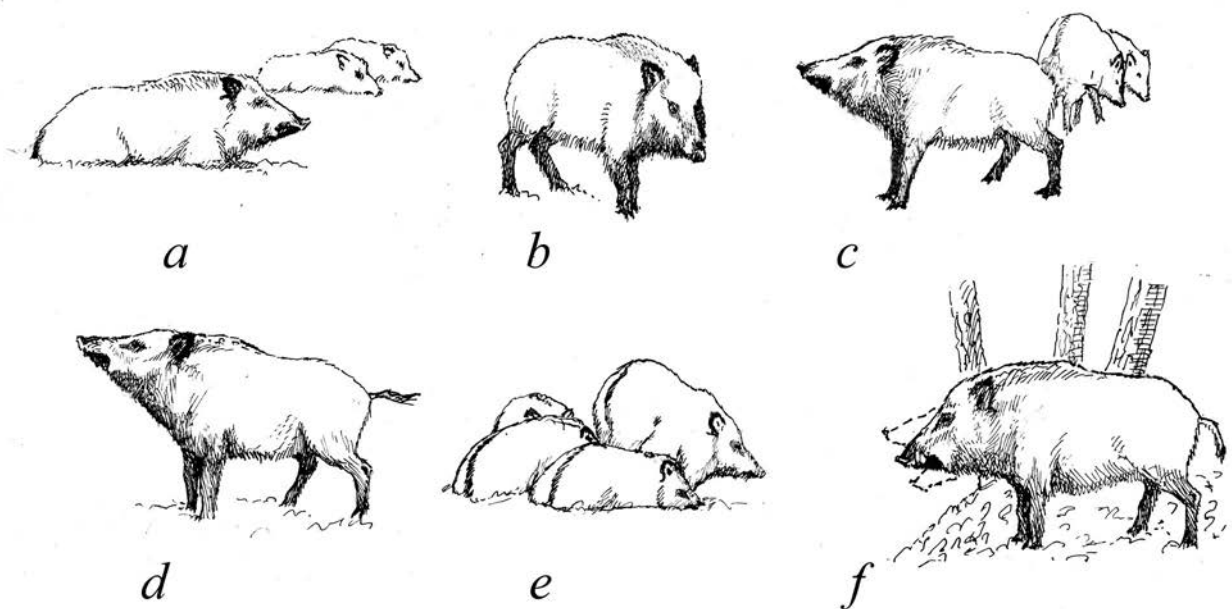


Рис. 1. Реакции настороженности, выделяемые по внешнему виду и движениям кабанов (*a–c*); *a* – сторож в группе отдыхающих кабанов; *b* – поза настороженности при остановке с замиранием при пастбы; *c* – настороженность свиньи-сторожа во время пастбы; *d* – одна из поз настороженности при неявном сигнале о вероятной опасности; *e* – “непроизвольный” сторож в группе сеголетков, который встал с лежки и первым заметил опасность (март 2013 г.); *f* – сканирование секачом склона с гребня водораздела в апреле 2005 г. (до встречи с секачом автор следовал параллельно гребню по склону, после бегства кабана вышел на гребень водораздела, с которого и наблюдал (с видеосъемкой) за этими действиями секача).

сбора пищи (с опущенной головой), рытья почвы (Зайцев, 1995). Приближение к группе других кабанов с дальних расстояний сопровождалось также действиями, подобными *c* или *d*.

Бромлей (1964) выделяет в качестве признака настороженности кабанов приподнятый горизонтально или выше хвост, что нередко предшествует бегству, в отличие от спокойного состояния с опущенным хвостом. По данным автора, приподнятый хвост, наиболее вероятно, согласован с возбуждением кабана, в т.ч. при настороженности, агрессии. Мы наблюдали и помахивание хвостом во время бега. При неожиданной встрече с человеком и, вероятно, страхе у свиней и сеголетков хвост был опущен. Вероятно, удовольствие при сборе пищи иногда сопровождалось быстрым помахиванием хвостом, в т.ч. и у 1–3-месячных особей. Все эти особенности внешнего вида кабанов служили критериями для выделения состояния настороженности и выявления сторожей в группах. Однако кабанов, занимаясь разной деятельностью, обнаруживали опасность из любой позиции.

Отсчет времени мы вели от начала реакции настороженности кабана-сторожа или какого-либо другого члена группы, отмечали длительность этих реакций и промежутков между ними. Сторожа определяли с начала наблюдения по более частым

реакциям настороженности, нередко особому пространственному положению относительно группы, на что обратил внимание также Майнхардт (Maynhardt, 1981). Использовали механические и электронные (с 2004 г.) секундомеры. Расстояния определены выверенными шагами, оптическим дальномером (телеобъективом), GPS- и GPS-ГЛОНАСС регистраторами. Реакцию кабанов на следы других зверей и человека выясняли в зимний период троплением, учитывая изменение траектории, аллюра движения, длины шага. Путь кабанов отмечали по GPS- и GPS-ГЛОНАСС регистраторам и в схемах-зарисовках.

Особенности внешнего вида особей использованы в статье в ограниченном объеме, в частности для характеристики различия в поведении нескольких кабанов на участке Благодатное. В декабре и начале января 2013 г. здесь обитал семейный союз из трех свиней и шести сеголетков, к которым примыкал секач. Ко второй половине января союз включал двух свиней и пять сеголетков. Третья свинья и сеголеток погибли, секач покинул группу. Одна из оставшихся свиней имела утонченное строение тела и сероватую окраску, нагноение у правого глаза. Вторая α -самка была массивнее и темнее. С этим союзом соседствовала группа из трех свиней, вероятно, матери и дочерей. Этих

самок различали также по тону в окраске, размеру тела и развитию волосяного покрова. В течение зимы дважды замечены заходы самцов, но появление других кабанов при регулярном обследовании троплением и маршрутами, широко охватывающими места обитания прослеживаемых кабанов, не отмечено.

Обработка данных. Для характеристики бдительности выделены два основных режима деятельности: во время отдыха на лежках и при сборе пищи (пастьбе). Анализировали данные для материнских и других групп, сторожей и других членов группы.

При обработке данных определены следующие показатели: t_v — длительность (с) реакции настороженности (рис. 1); $T(v - t_v)$ — длительность промежутков между t_v , т.е. периодов отдыха, сбора пищи и др.; $\sum_1^n t_{v_x}$ — общее время (сумма) реакций настороженности за время слежения; $\sum_1^n T(v - t_v)$ — сумма времени промежутков между t_v ; среднее отношение $T(v - t_v) / t_v$; $Tbv, \%$ — доля времени (баланс) реакций настороженности; f_v — частота реакций настороженности за 10 мин наблюдений. Основной объем данных относится к холодному времени года, особенно в 2004–2015 гг. Различия в реагировании на разные стимулы и бдительности в разные сезоны года показаны на конкретных примерах. Учтены показатели обилия пищи в обычных условиях и в период голода, в периоды, когда тигры не посещали наши участки, и при частых заходах хищника.

Статистические методы. Обработка количественных данных проведена в программах Excel, Statistica 8, Mathcad 14. Для характеристики распределений использовали параметры: M — среднее, Me — медиана, Min – Max — минимум и максимум, SD — среднее квадратичное отклонение, $CV\%$ — коэффициент вариации.

Выборки проверены на соответствие нормальному распределению по тесту Шапиро–Уилка — $S-W$ -test, рекомендованному для малых ($n < 50$) выборок (Razali, Wah, 2011; Yap, Sim, 2011). 7 из 14 основных выборок явно отличались по критерию $S-W$ -test от нормального распределения ($p < 0.05$). Только четыре объединяющие выборки включали $n > 50$. Приближение данных к нормальному распределению на основе десятичного логарифма lg показало соответствие ($p > 0.05$) данному распределению 11 вариант. Отклонение от нормального распределения и сдвиги распределений относительно друг друга оценены также по показателям асимметрии (As) и эксцесса (Ex), гистограммам.

Для сравнения выборок применены методы непараметрической статистики (при сходстве дисперсий) с дублированием для lg -функций критериями t -Стьюдента и F -Фишера. MW -test — Mann–Whitney U test применен для сравнения независимых и WP -test — Wilcoxon matched pairs test — зависимых

выборок (для одних и тех же особей в разное время). Если уровень достоверности ($p > 0.05$) по одному из критериев не достигается, то он не приводится.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Реагирование на стимулы, предупреждающие об опасности, и наибольшие расстояния обнаружения. С большой вероятностью можно полагать, что в большинстве ситуаций ($\geq 70\%$ от 116 ситуаций), повлекших бегство, кабаны обнаруживали потенциальную для них опасность **по звукам**: шуршание сухих листьев, треск веток и другие звуки, сопутствующие движению. Более точно долю таких ситуаций определить невозможно. Предельные расстояния обнаружения по реагированию на человека составили около 0.4 км, 0.6 и ≥ 0.8 км, когда секачи в период гона (1974 г., 1977 г., 1979 г., 2015 г.) издавали предупреждающие звуки (низкое “гудение”, громкий резкий визг из звуков нескольких октав) или молча по хрустящему насту приближались к автору на $\approx 20, 60, 100$ м.

Расстояние, на котором происходит встреча с кабанами, зависит от шума, издаваемого наблюдателем и самими кабанами при движении по разному субстрату. В мягкий снег (23.03.2006 г., и др.), по мягкой лесной подстилке (июнь–август 1974 г. и др.) автор подходил к кабанам, маскируясь за деревьями, на 6–15 м. Осенью к большим группам кабанов, разыскивающим желуди в слое сухой листвы, удавалось подойти на 10–18 м (октябрь–ноябрь 1976 г. и др.). Особая реакция на звуки, не сопутствующие движению, проявлялась в тревожных ситуациях. Например, три свиньи, собирающие пищу у кордона заповедника (29.02.2013 г. и др.), при резких порывах ветра и шуме деревьев убежали в заросли, после чего медленно возвращались к корму.

Расстояния **визуального обнаружения** возможной опасности ограничены, особенно, если субъект неподвижен. Так, 12.01.2013 г. кабаны одного семейного союза не обращали внимания на автора, стоящего на льду у берега моря, копали на лугу в 12–40 м, сеголеток подошел на 5–6 м, лишь на несколько секунд повернув голову к автору. Но небольшое движение руки сеголеток заметил с 8–9 м, отошел к свиньям на 18–20 м и продолжил сбор пищи. В ситуации, когда кабаны не могли точно определить направление движения источника звука (скрип снега при шагах), они, находясь в 50–100 м от наблюдателя, покинули расположенное на откосе пастбище и пробежали легкой рысью друг за другом в 15–17 м от автора (6.01.2013 г., 8 особей семейного союза и секач). Тем не менее кабаны замечали даже небольшое движение с более значительных расстояний. Так, 3.01.2008 свинья — лидер группы из 9 особей, возвращающихся друг

за другом на свою стоянку, из позиции *b* (рис. 1), снизу заметила затаившегося автора у водораздела среди редкого подроста пихты с расстояния ≈ 40 м и издала тихий предупреждающий звук. После остановки на несколько секунд группа последовала далее таким же шагом. Наибольшее расстояние визуального обнаружения составило ≈ 210 м (22.04.2006 г.), когда две свиньи и секач, копающие у камышей на берегу озера, заметили автора, вышедшего на берег из леса, и убежали галопом.

О том, что кабаны могут обнаружить в лесу хищника, в конкретном случае тигра, с нескольких десятков метров, свидетельствует наблюдение автора 25.02.1980 г. В 10–11 ч автор наблюдал кабанов в “парковом” кедровнике с дубом в средней части крутого южного склона. Неожиданно секач, находящийся выше и впереди движущегося семейного союза, из позиции *b* (рис. 1) издал громкое “чуф”, бросился галопом назад и выше группы, которая убежала обратно вдоль склона. Совершенно свежие следы свидетельствовали, что по водоразделу шел тигр, который три раза останавливался, по-видимому, наблюдая за кабанам. Кабаны заметили перемещение тигра, заходящего спереди по траектории их движения, с расстояния ≈ 90 м, вероятнее, визуально, т.к. направление ветра было под углом от векторов движения зверей, и секач убежал вверх и навстречу следу прошедшего у гребня хищника.

В знакомых местах, таких как место подкормки, регулярная лежка, кабаны обращали внимание на изменения окружающей обстановки на удалении до 20–30 м (силуэт человека среди дубов). В январе–марте 2013 г., обычно вечерами подходя к месту подкормки в 13–15 м от кордона, крупная самка обычно первая направлялась к корму, вторая темная свинья с длинным волосатым покровом часто держалась на расстоянии нескольких метров, то приближаясь к корму, то отходя от него, третья нередко уходила за деревья, удаляясь на 10–15 м. Самки следили за окном кордона заповедника, которое мы приоткрывали для фотосъемки. Немного приоткрытое окно, в т.ч. до прихода кабанов, даже без силуэта человека в нем служило свиньям тревожным сигналом. Они не подходили к корму. Однако в темноте после заката свет в окне не препятствовал сбору ими пищи.

Реагирование на следы (визуально и по запаху) разнообразно. Кабанов привлекали покопки, старые лежки, но не всегда. Секачи в период гона направлялись к ним с 10 м и больше (6.01.2013 г. и др.). У мест подкормки на Благодатном те же свиньи не проявляли заметной реакции на наши свежие следы. Но в нескольких сотнях метров свиньи, как и зашедший секач, не всегда сразу пересекали тропу от кордона, проходили вдоль нее лесом. Взрослые кабаны нередко посещали останки

добытых хищниками оленей (*Cervus nippon*) спустя, например, всего два-три дня после ухода от них тигрицы с тигрятами в марте 2013 г., рыси в феврале–марте 2011 г. на Благодатном, через день-два подходили к остаткам трапез тигра и бурого медведя в марте–апреле 2004 г. и в другие годы в бассейне рек Серебрянка и Таежная. Достаточно обычны метки на деревьях, к которым подходили тигры, медведи и кабаны.

На ключевых участках ночью или утром кабаны обычно пересекали на тропе наши следы или следы тигра, оставленные не больше суток назад. Секачи проходили по следу десятки метров (12.02.2012 г.). Однако реагирование все же было замечено. Так, 1.01.2008 г. два кабана второго года жизни, встретив вчерашний след автора на водоразделе в 0.3 км от обычной стоянки материнских групп, около 20 м коротким шагом (медленно) прошли по нему, затем один повернул назад, другой, задержавшись, ушел за первым. В этом случае не исключена ситуация разведки, которая наблюдалась у отошедших от основного ядра группы особей в других эпизодах. Иногда (2.01.2008 г. и др.) такие особи в окрестностях расположения группы проходили вдоль следа посетителя давностью 12–16 ч до 400–500 м и возвращались к группе. После долгого перерыва в посещении тиграми участка “Благодатное” в апреле 2006 г., два сеголетка, встретив след хищника давностью не более суток, рысью ушли на стойбище к другим кабанам, которые затем ушли за озеро, удалившись на расстояние ≈ 1.5 км.

Крупные секачи, подбегающие на звук шагов в период гона, при встрече следа только что прошедшего человека сразу поворачивали обратно (24.11.1975 г. и др.). Реакция на запах свежего следа постороннего субъекта особенно характерна для кабанов-сторожей и разведчиков, обходящих окрестности расположения группы и затем оповещающих и провоцирующих других особей к бегству. Особенно нагляден эпизод, произошедший 21.04.2006 г., когда автор наблюдал за семейным союзом кабанов, роющих лесную подстилку в лесу вблизи ручья. Ушедший до этого от группы секач, встретив след подхода автора в 180–200 м сзади, издал громкое “гудение”, галопом проскочил стороной по склону и оказался впереди союза кабанов. Вся группа сразу убежала по траектории, параллельной направлению движения секача.

Более яркая реакция на запах следа человека отмечается в периоды частого посещения тигром мест обитания кабанов. В декабре 2004 г. и январе 2005 г. при охоте тигра за изюбрями (*C. elaphus xantopygus*) и кабанам на склонах гор “Зимовейного” (за 1.5 недели января восемь заходов на склоны) все кабаны перешли в бассейны соседних ключей.

Первое их появление отмечено 26.01: секач вышел к реке, прошел вдоль нее по лесу 3.5 км. Подойдя от реки к нашему вчерашнему следу на тропе, секач повернул, коротким шагом прошел 38 м на расстоянии 1.5–2 м от следа и параллельно ему, длинным прыжком перескочил тропу и рысью побегал далее. В феврале 2006 г. также при нередком посещении тигром “Зимовейного” самец возраста 2–3 года, разыскивая кедровые шишки в снегу, вплотную подошел к следу автора давностью около двух часов. Кабан резко развернулся и побегал в противоположную движению автора сторону.

Подобные эпизоды свидетельствуют о способности кабана эффективно определять направление движения субъекта не только по звуку или визуально, но и по запаху со следа. О способности визуальной экстраполяции особенно наглядно свидетельствует следующий эпизод.

В апреле 2005 г. при неожиданной встрече в дубняке на расстоянии 9 м, крупный секач, поднявшись с лежки, стремительно преодолел гребень водораздела, пробежал 350 м (по прямой), снова поднялся на гребень и стоял, время от времени опуская голову вниз по склону и повернувшись (рис. 1f) в том направлении, где мог бы находиться автор, если бы продолжил движение. Вероятно, кабан убедился в отсутствии преследования по его следу и не воспринял автора в качестве источника особой опасности.

Кабаны-сторожа в группах, время на реакции настороженности. В семьях и семейных союзах на лежках и в периоды пастбы присутствие особей-сторожей, остановившихся или медленно перемещающихся и контролирующих окружение из положений *a–d*, в спокойной ситуации чаще *b* (рис. 1), отмечено в 35.7% от 141 наблюдений, отсутствие сторожей — в 16%, ситуация осталась неопределенной в связи с краткосрочностью встречи, трудностями, сопряженными со слежением в лесу, — в 48.3%. Последнее особенно характерно при встречах (129) малых групп (обычно из 2–5 особей в каждой) — 89.9%. Однако число групп, в которых сторожей не было, нельзя определить достаточно точно, т.к. часть особей, например секачей, во время встреч семейных союзов охраняла группу, обходя периферию участка обитания. Подобные обходы наблюдали и у свиной, других особей (примеры из предыдущего раздела). Тем не менее в ряде ситуаций, например, когда все кабаны были заняты сбором пищи, сторож фактически отсутствовал. Автору удавалось подойти к сеголеткам, которые не проявляли особых признаков бдительности, на несколько метров (10.08.1074 г., 17.12.1978 г. и др.), когда взрослые особи ворошили лесную подстилку в 35–80 м — на другом конце рассредоточенной группы.

Самцы, в т.ч. возрастного класса 2–3 года, которые зимой в благоприятных условиях находились со свиньями, явно выполняли функции сторожа в 37% наблюдений групп со сторожем (54), в 63% сторожем были свиньи. Эти кабаны первыми подавали сигналы тревоги (низкое “гудение” или “чуф”), обычно первыми начинали бегство, занимали в группе, особенно секачи, нередко периферийное пространственное положение и в некоторых случаях защищали группу, “прикрывали” ее уход от наблюдателя. Самцы, находясь внутри группы, уступали роль сторожа старшим свиньям (3.01.2008 г. и др.).

В периоды отдыха на лежках и во время пастбы в спокойной для зверей ситуации средняя длительность реакции бдительности *tv* была гораздо меньше, чем длительность другой деятельности (табл. 1, 2), особенно у особей, не выполняющих функции сторожей. Учитывая не столь большие различия для многих сравниваемых диад по непараметрическим тестам и *t*-Стьюдента для $\lg(tv)$ (табл. 3), в объединенных данных сторожа обоего пола в отдыхающей группе находились в состоянии настороженности в среднем в течение 7.9 с ($Me = 7.0$, $SD = 3.67$, $n = 89$), перерывы достигали 124.9 с ($Me = 104.0$, $SD = 64.14$, $n = 38$), другие члены группы (в группах из 4–13 особей) в течение 4.1 с ($Me = 4.0$, $SD = 1.45$, $n = 9$) и 475 с ($Me = 515$, $SD = 286.25$, $n = 8$) соответственно.

Различие между длительностью поз настороженности (*tv*) сторожей — секача и свиньи в группах с другими особями во время отдыха на лежках по критерию *MW-test* не выявлено: $z = 1.73$, $p = 0.081$. Однако функции $\lg(tv)$ различались, как и дисперсии (№ 1, табл. 3), в отличие от средних $\lg(T(v - tv))$ периодов лежания (№ 2), но при разных оценках дисперсий. Периоды отдыха секачей, как и свиной-сторожей в условиях хорошего урожая кормов, были несколько продолжительнее, чем периоды пастбы (№ 5 и № 6). Для реакции настороженности отмечена противоположная зависимость (№ 7, табл. 3). Для категории “других” особей — членов одной группы существенных отличий не выявлено и для длительности *tv*, и для $T(v - tv)$.

В среднем в течение 10 мин наблюдений в периоды отдыха в спокойной для кабанов обстановке сторожа настораживались в положениях *a* (рис. 1) 4.2–4.3 раза через каждые 1.5–3 мин, другие члены группы — 0.7–1 раз через 10–12 мин (табл. 1). Среди последних можно было выделить самок, настораживающихся чаще, чем остальные. В периоды пастбы свиньи-сторожа в группе с сеголетками настораживались (рис. 1 *b, c*) в среднем 5–6 раз (до 11–12) за 10 мин, в 1.4 раза чаще, чем во время отдыха (по табл. 1, 2).

Таблица 1. Длительность (с и lg) оборонительных ориентировочных реакций (tv) самцов и самок сторожей, других членов групп кабана в периоды отдыха на лежаках

Индекс	Особи							
	Самец-сторож				Другие особи			
	Бдительность (tv)		Лежание		Бдительность (tv)		Лежание	
	с	lg	с	lg	с	lg	с	lg
$M(tv)$	9.3	0.95	101.8	2.0	4.2	0.58	389.6	2.46
Me	9.0	0.95	93.0	1.99	4.0	0.60	221.0	2.34
Min–max	3–21	0.48–1.32	55–230	1.74–2.36	2–7	0.30–0.84	97–893	1.98–2.95
SD	3.84	0.183	41.98	0.16	1.92	0.21	324.5	0.377
CV	41.17	19.22	41.25	7.96	45.8	35.57	83.29	15.32
n	25		25		5		5	

Индекс	Особи							
	Самка-сторож				Другие особи			
	Бдительность (tv)		Лежание		Бдительность (tv)		Лежание	
	с	lg	с	lg	с	lg	с	lg
$M(tv)$	7.3	0.82	133.9	2.04	4.0	0.59	580.8	2.74
Me	7.0	0.85	116.0	2.06	4.00	0.60	532.0	2.73
Min–max	3–21	0.48–1.32	7–311	0.85–2.49	3–5	0.48–0.69	362–897	2.56–2.95
SD	3.47	0.20	69.14	0.35	0.82	0.09	225.9	0.16
CV	47.34	24.02	51.62	17.26	20.41	15.28	38.91	5.92
n	64		64		5		5	

Таблица 2. Длительность (секунды – с и lg) оборонительных ориентировочных реакций (tv) и периодов пастбы ($T(v - tv)$) во время сбора пищи (кедрового ореха и желудя) особями в группах кабанов со взрослыми свиньями

Индекс	Пастба в кедровнике с дубом							
	Самки-сторожа				Другие особи			
	Бдительность (tv)		Пастба $T(v - tv)$		Бдительность (tv)		Пастба $T(v - tv)$	
	с	lg	с	lg	с	lg	с	lg
$M(tv)$	10.2	0.93	97.8	1.82	4,0	0.58	428.3	2.70
Me	9.0	0.95	59.0	1.77	3,5	0.54	444.5	2.72
Min–max	2–34	0.30–1.53	18–558	1.26–2.75	3–6	0.48–0.78	247–277	2.62–2.76
SD	6.80	0.26	120.84	0.34	1,41	0.14	134.73	0.007
CV	66.62	27.91	123.52	18.51	35.36	24.41	32.16	2.54
n	72		70		4		4	

В общем балансе времени у взрослых кабанов-сторожей на настороженность приходилось в среднем около 9% времени при отдыхе, у других особей – 1.4% (табл. 4). Существенных различий при значительных вариациях между временем у самцов и самок во время отдыха (№ 1–№ 3), по критерию MW -test, не отмечено: $z \rightarrow 0.0$, $p \rightarrow 1.0$, в отличие от сравнения по t -Стьюдента для $lg(Tbv)$: $t = 2.19$, $df = 87$, $p = 0.031$; $F = 2.42$, $p_F = 0.019$. Во время пастбы на реакции бдительности приходилось в среднем не больше 9–12% у сторожа и около

1–2% времени у других особей. Сеголетки нередко вообще не проявляли таких реакций, хотя иногда замечали автора первыми во время отхода от основной группы. Значительных различий не выявлено для секачей во время отдыха и свиней-сторожей при пастбе (№ 1–№ 7): $t = -1.74$, $df = 93$, $p = 0.084$; $F = 1.03$, $p_F = 0.981$. Но различались показатели для самок-сторожей во время сбора пищи и в периоды отдыха (№ 3–№ 7): $t = -5.09$, $df = 132$, $p = 0.0001$; $F = 2.36$, $p_F = 0.0006$. Вариации баланса времени сторожей во время пастбы особенно большие.

Таблица 3. Результаты сравнения по критериям *t*-Стьюдента, *F*-Фишера длительности ориентировочных реакций (*tv*) категорий особей (из табл. 1, 2) по функции $\lg(tv)$

Сравниваемые категории особей в группах		Реакции, действия	№	Статистические индексы				
				<i>t</i>	df	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p_F</i>
Во время отдыха на лежках	Секач – свинья сторожа	Настороженность	1	2.52	87	0.014	1.21	0.62
		Отдых на лежке	2	−0.78	87	0.441	5.55	<0.001
	Другие особи – сторожа (самец или самка)	Настороженность	3	−0.09	7	0.931	5.24	0.205
		Отдых на лежке	4	−1.35	7	0.218	5.41	0.197
При сборе пищи и отдыхе	Секач отдых – свинья сторож пастьба	Настороженность	5	0.08	95	0.541	2.10	0.045
		Отдых–пастьба	6	2.26	93	0.026	5.11	<0.001
	Свинья – свинья сторож	Настороженность	7	−2.75	134	0.007	1.74	0.027
		Лежки– пастьба	8	3.60	132	0.0005	1.09	0.738
	Другие особи – сторожа (самец или самка)	Настороженность	9	0.06	11	0.951	1.22	0.962
		Отдых и пастьба	10	−0.51	10	0.621	20.4	0.095

Таблица 4. Доли времени (%), приходящиеся на реакции настороженности (*Tbv*), в общем балансе времени у кабанов-сторожей (самцов или свиней) и у других членов группы

Вид деятельности	Сторож	Особи	№	Статистические параметры					
				<i>M (Tbv)</i>	$\lg(M(Tbv))$	Min–max	<i>SD</i>	<i>CV</i>	<i>n</i>
Отдых на лежках	Самец	Сторож	1	9.2	0.91	1.5–20.7	4.42	47.94	25
		Другие	2	1.9	0.11	0.2–4.9	1.77	91.36	6
	Самка	Сторож	3	8.7	0.73	1.5–61.9	12.16	140.27	64
		Другие	4	0.8	0.44	0.3–1.4	0.42	53.24	5
	Все сторожа Сеголеток*	Сторож	5	8.8	0.82	1.5–61.9	10.55	119.5	89
		Сторож	6	1.5	0.12	0.5–2.2	0.64	43.52	7
Сбор пищи	Самка	Сторож	7	11.8	1.01	2.2–35.7	6.99	59.11	70
		Другие	8	0.9	−0.03	0.7–1.2	0.21	22.57	5

Примечание. * – сеголеток сторож в группе сеголетков без взрослых кабанов.

Самцы старше 2–3 лет жизни в группах со свиньями и другими особями выявили одни из наибольших показателей (табл. 1–4), характеризующих их нередко повышенную бдительность. Однако именно с крупными секачами, встреченными поодиночке, произошло несколько неожиданных и для кабанов, и для автора встреч с очень близких расстояний: во время купания одного секача в ледяном ключе в декабре 1976 г. с 15 м, в начале апреля 2005 г. с 9 м в просторном дубняке и еще три подобных случая, а также еще четыре случая, о которых сообщили автору инспекторы В.А. Воронин и А.Д. Сайко.

В табл. 4 включены данные (№ 6) для группы из пяти сеголетков, скучившихся в снегопад 29.02.2013 г на многоразовой лежке у больших лиственниц в дубняке. Время на реакции бдительности сторожа отличалось от времени самок-сторожей (№ 3) на лежке: $t = 4.02$, $df = 68$, $p = 0.0001$; но $F = 2.75$, $p_F = 0.256$. Только две особи из пяти приподнимали голову за время нашего

наблюдения. Затем последовал период, когда один сеголеток вставал и в положении *e* (рис. 1) находился 116 с, $CV = 21.07\%$, $n = 3$, выполняя функцию “непроизвольного” сторожа, ложился на 134 с ($CV = 83.05\%$, $n = 3$), но затем вновь вставал. Вероятно, кабан чувствовал себя на лежке некомфортно. На положение стоя у этого сеголетка пришлось 49% времени ($SD = 15.40$). Мягкий снег позволил подойти к кабанам на 15 м. “Непроизвольный” сторож все же заметил движение автора среди дубов, молча отошел на 5–6 м, за ним последовали другие. Кабаны ушли шагом и легкой рысью с остановками. В эту голодную зиму наблюдаемые нами сеголетки, отделившись от свиней, использовали подкормку, а в марте и апреле паслись и лежали на лугах у ключей среди леса. Наблюдение за ними после преследования тигром 5–6.03.2023 г. показало почти полное отсутствие поз настороженности на лежках, которые замещались присутствием “непроизвольного” сторожа – двух особей, меняющих лежки и подолгу (до 3–4 мин) стоящих

Таблица 5. Индивидуальные и ситуационные особенности реакции бдительности кабанов-сторожей в группах разного состава

Показатели	Состав групп, даты наблюдений							
	В периоды отдыха на лежаках				Во время сбора пищи			
	3F, 6 juv; 1.02.1978	1M, 3F, 4 juv; 12.01.2003	2F, 5 juv; 23.04.2006	3F, 6 juv; 02.02.2013	3F, 6 juv; 1.12.1978	3F, 4 juv; 03.04.2008	2F, 5 juv; 2.01.2013	2F, 5 juv; 16.01.2013
	1	2	3	4	5	6	7	8
\bar{t}_v с	7.5	8.7	5.2	8.2	13.8	11.7	6.2	3.9
$(T(v-tv) / tv)$	6.62	12.37	38.33	23.11	3.14	4.28	13.11	142.2
$lg (T(v-tv) / tv)$	-0.49	1.05	1.52	1.22	0.42	1.29	1.06	2.12
$SD (T(v-tv) / tv)$	2.37	3.03	1.79	5.58	6.59	3.79	3.17	1.22
n	11	15	9	11	12	16	15	7

Примечания. 1–8 – номер группы. *M* – самец ($\geq 2-3$ лет); *F* – самка (старше 1 года); juv – сеголеток, цифры перед этими буквами – число особей того же пола и возрастного класса в составе группы; *tv* – длительность (с) реакции настороженности; $T(v-tv)$ – длительность промежутков между *tv*, т.е. периодов отдыха, пастбы и др.; $(T(v-tv) / tv)$ – отношение времени покоя–лежания или пастбы к длительности реакции бдительности.

Таблица 6. Результаты сравнения длительности (по *t*-Стьюдента для $lg(\bar{t}_v)$) реакции бдительности кабанов-сторожей

№ группы	1	2	3	4	5	6	7	8
1	---	9.16*	-9.38*	-7.74*	4.50*	-7.32*	-8.63*	-4.10*
2	9.16*	---	-5.36*	-1.50	6.46*	-1.54	-11.36	-0.06
3	-9.38*	-5.36*	---	-2.08	9.19*	1.13	4.66*	11.21*
4	-7.74*	-1.50	2.08	---	5.63*	-0.35	1.33	6.52*
5	4.50*	6.46*	9.19*	5.63*	---	4.79*	-15.41	-5.93*
6	-7.32*	-1.54	1.13	-0.35	-4.79*	---	1.43	-3.45*
7	-8.63*	-11.36*	4.66*	1.33	-15.41	1.43	---	9.70*
8	-4.10*	-0.06	11.21*	6.52*	-5.93*	-3.45*	9.70*	---

Примечание. Использованы данные для номеров (№) групп в табл. 5 (при *df* от 18 до 28 для всех сравниваемых диад). * – различие на уровне $p < 0.0001$.

на лугу среди сухой травы. Данные свидетельствуют также о вполне добровольном выборе особью роли сторожа. Так, 19.03.2013 г. при встрече с наблюдателем эти сеголетки убежали на соседний склон через ручей на 250–300 м. Один из них встал и, повернувшись головой к своему следу, стоял так в течение 8 мин. Другие сразу начали копать у дубов, затем все удалились в обратном направлении.

Аналогичные результаты (№ 7 и № 8 в табл. 5) получены для двух взрослых свиней, с которыми данные сеголетки входили в один семейный союз до второй половины февраля 2013 г. Увеличенное время *tv* на бдительность у сторожа и укороченное время сбора пищи (№ 7; по отношению $(T(v-tv) / tv)$ обусловлено беспокойством кабанов со стороны группы пятилетних оленей, прошедших в лесу в 150–200 м от них. Однако в других случаях кабанов не раз встречали всего в 20–70 м от оленей. На другой день (№ 8) сторож затрачивал на бдительность гораздо меньшее

время, чем на пастбу (табл. 6) на том же лугу в более спокойной обстановке. В особенно неблагоприятный для кабанов период с середины февраля, когда их пища состояла из подземных частей травянистых растений, вероятно, почвенных беспозвоночных на лугах, на настороженность приходилось всего 0.8% ($Me = 0.7$, $SD = 0.33$, $CV = 40.87\%$, $n = 7$) времени пастбы, что не отличается от показателей для категории “других” членов группы (табл. 2, 4). В другом случае (31.01) свиньи вообще не проявили особых признаков бдительности, копая грунт на лугу. В отличие от сеголетков после разъединения группы, а затем и отделения друг от друга, свиньи не нашли подкормку. Уходя от автора, в марте они пошатывались и буквально “волочили” задние ноги, затаивались в редком кустарнике в 15–20 м от автора.

При скудости пищевых ресурсов снижались и показатели бдительности секачей, примыкающих к семьям и союзам. Так, 21.04.2006 г. все кабаны – секач,

три свиньи и пять сеголетков, недавно покинувшие зимнее стойбище, — отыскивали желуди и другую пищу в лесной подстилке. Особые реакции настороженности отсутствовали, и первым движением автора с 15 м заметил ближний к нему сеголеток.

Все показатели бдительности (табл. 1–4) заметно варьируют ($CV, \%$): средние реакции t_v (с) у разных групп изменялись в 1.6–1.7 раза во время отдыха (табл. 5) и в 3.6–45 раз при пастьбе, нивелируя различие средних значений для объединенных данных. Это хорошо заметно по данным индивидуального учета отношений времени покоя–лежания или пастьбы к длительности реакции бдительности (табл. 5), когда из 28 сравнений $\lg(T(v - t_v) / t_v) \times$ для 18 определено различие на уровне $p < 0.0001$ (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразие и обилие крупных хищников в Сихотэ-Алине, как нигде в Палеарктике (Растительный ..., 2006), создают условия, предполагающие повышенные риски встречи копытных с хищником. Риск встречи с тигром представляет собой основной фактор, способный активизировать оборонительные действия кабана круглый год. Используя сведения о посещениях тиграми ключевых участков (Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013), определим, как часто возникает риск встречи кабанов с хищником.

В 2004–2011 гг. при редких снегопадах (через месяц и больше) общий период учета тигра по следам разной свежести, включая промежутки между нашими работами в течение каждого сезона, составлял на “Зимовейном” не менее 320 сут, в т.ч. 184 дня учета. Отмечено 97 заходов тигров. Хищники проходили обычно по нашей тропе (до 6 км) у основания гор или вдоль реки не чаще 1–2 раза в месяц (в 1975–1982 гг. почти с такой же частотой), 26 раз сворачивали по ее притокам и в кедровник долины, где охотились в основном за изюбром. Мы учли 15 их заходов в кедровники на склонах гор, где отмечено преследование и добыча кабанов (Зайцев, 2012, 2024; Зайцев и др., 2013) и где вероятность встречи кабанов с тиграми наиболее реальна. Исходя из этих данных, такой риск (для всей совокупности кабанов на склонах) возникал не чаще 0.04 – 0.05 раз в сутки или не более 4–5 раз за 100 сут. В 1975–1982 гг. риск был меньше (6 заходов тигра на склоны за ≈ 300 сут; от ≤ 2 до 3 раз за 100 сут), но в среднем также немалый. Вероятность встречи хищника с каждой группой кабанов, особенно с материнскими группами, которых нередко “прикрывали” секачи и малые группы со стороны наиболее вероятного появления тигра (Зайцев, 2024), была меньше.

К тому же за длительное время тигры посещали участок неравномерно. Чередование охот, недолгих периодов посещения склонов гор и преследования конкретных ассоциаций кабанов с периодами

длительного отсутствия (на “Зимовейном” до 1.5–2 мес) и охотой тигров на других участках представляет собой одну из особенностей тактики охоты хищника (Зайцев, 2012). Еще реже тигров отмечали на участке “Нечетовский”, как и во всем бассейне среднего течения р. Таежная в 2013–2015 гг., что связано со снижением численности этого хищника после ее пика в 2007–2008 гг. К 2013–2015 гг. не больше 2–5 раз за зиму следы хищника встречали и на ключевом участке “Благодатное”.

Бдительность кабана оценивали по реагированию на разные стимулы и несколькими связанным друг с другом показателям реакции настороженности. Кабаны обнаруживали посторонний субъект по звукам, сопутствующим движению, более чем в 70% ситуаций, в т.ч. с расстояний почти 0.6–0.8 км (по наступу зимой). Возможность обнаружения по запаху с дальних расстояний также значительная. По данным Майнхарда (Maynhardt, 1981), кабаны реагировали на запах, исходящий от человека, с 80–100 м. Однако, учитывая деформацию и рассеяние воздушных потоков в горном лесу (Протопопов, 1975), данные наблюдений за кабаном и другими копытными заповедника (Зайцев, Зайцева, 1983; Зайцев, 1991), следует полагать, что значение обоняния в обнаружении копытными хищника и тем более места его локализации нередко переоценивается. Подобное заключение сделано также Хантером и Скайнером (Hunter, Skinner, 1998), Дрёге и др. (Dröge et al., 2017) на основе наблюдений за антилопами и хищниками в саванне Африки. Тем не менее кабаны ориентировались на стимулы разной природы, и визуальное сканирование движения (в т.ч. с двух сотен метров на открытом месте), опознавание по запаху имели значение в обнаружении опасности в лесу с более близких расстояний. Значительно влиял на возможность обнаружения опасности шум, создаваемый самими кабаном при сборе пищи.

На свежие следы человека и тигра кабаны реагировали с расстояния всего нескольких метров, с наветренной стороны подходили к следу вплотную. Обычно они, не задерживаясь, пересекали следы на наших маршрутах. Однако реакция на запах следа, оставленного не более 12–24 ч назад, была все же замечена: кабаны следовали до четырех–пяти сотен метров вдоль цепочки наших следов обычно в окрестностях расположения их основной группы или меняли направление движения, подавая сигналы тревоги и увлекая других особей к бегству. Разное реагирование одних и тех же особей на запах следа у подкормочного пункта и на отдаленном от него маршруте также указывает на значение места встречи со следом. Если учесть, что взрослые кабаны посещали останки трапез тигра, рыси и медведей спустя двое–трое суток после ухода хищника, то связь пищевой мотивации с реагированием на запах со следа представляется существенной. Кроме того, звуки (треск ломаемых ветвей),

сопровождающие добывание орехов из шишек, желудей гималайским медведем (*U. thibetanus*), способны привлечь кабанов, которые подбирают эти плоды. Гималайский медведь менее опасен для кабана, чем бурый. Колчин (2017) неоднократно наблюдал кабанов, которые собирали орехи и желуди под деревьями, на которых в это время находились гималайские медведи. Факты свидетельствуют и о способности кабана почти моментально определять давность следа по запаху и экстраполировать направление движения субъекта и визуально, и по запаху.

Кабаны заповедника поддерживают достаточно высокий уровень бдительности к человеку и в настоящее время, немного привыкая к его присутствию лишь на локальных участках, особенно при подкормке. В периоды, когда тигр нередко посещал места обитания конкретных ассоциаций кабанов, реагирование на запах следов и хищника, и человека у некоторых особей значительно усиливалось, вплоть до бегства, как, впрочем, и после долгого отсутствия тигра при встрече его свежего следа. Все кабаны на длительное время покидали свои участки при появлениях в окрестностях тигров (Зайцев, 2012, 2024). Подобное различие в реагировании на следы человека (лыжню) в сезон охоты и в другое время отмечено Корытиным и Соломиным (1988) для нескольких других видов зверей.

Приведенные факты свидетельствуют о связанном реагировании кабана, как обычной жертвы крупных хищников, на разных, потенциально опасных или неопределенных субъектах, что определено и для кабарги (Зайцев, 1991, 2019). Генерализованное реагирование на разные виды опасности (в т.ч. потенциальную) описано для некоторых других животных. Оно обобщено в гипотезах о влиянии на эволюцию поведения жертвы многих хищников, о пространственной и временной предсказуемости реагирования на признаки присутствия хищников, в т.ч. на запахи (Blumstein, 2006; Ferrari et al., 2007, 2008; Stankowich, Coss, 2007; Dröge et al., 2017; и др.).

Другая причина активного реагирования на человека может состоять в том, что население кабана заповедника не изолировано от прилегающих территорий, на которых ведется регулярный промысел. Мы неоднократно тропили кабанов, выходящих за пределы заповедника на расстояния до 6–10 км, часть из них возвращалась обратно. Обычно плотность населения кабана в заповеднике была гораздо больше, чем за его пределами (неопубликованные данные автора). Данная тема нуждается в дополнительном изучении.

О наличии свиной-сторожей, охраняющих семейные союзы во время сбора пищи на подкормочных площадках в Германии, а также о вполне добровольной смене сторожей пишет Майнхардт (Maynhardt, 1981). Разделение ролей при обеспечении

безопасности группы связано с индивидуальными качествами кабанов, по-разному реагирующих на одни и те же стимулы и проявляющих разные показатели бдительности, что предопределяет и добровольный выбор роли сторожа, в частности, особями одной возрастной группы (у сеголетков на “Благодатном”). В семьях и семейных союзах роль сторожей, имеющих повышенные показатели бдительности (табл. 1–5), у кабанов заповедника выполняли взрослые свиньи (в 63% групп со сторожем) и самцы старше 2–3 лет. Секачи были замечены в группах со свиньями в разные сезоны года (Бромлей, 1964), они патрулировали окрестности расположения материнской группы чаще, чем свиньи, фактически, выполняя роль сторожей (Зайцев, 2024). В это время, а иногда и в присутствии самца одна из свиной становилась сторожем, замещала секача.

От бдительности сторожей во многом зависит безопасность группы. Между тем в общем балансе времени реакции настороженности занимали у сторожей небольшую долю — в среднем 8–9% на лежках и 11–12% при пастбы (табл. 4). Однако эта доля варьировала в 1.6–41.3 раза у разных особей и в разное время у одних и тех же кабанов, увеличиваясь до 35.7–61.9% в тревожных ситуациях (табл. 5, 6). Но частота реакций настороженности была значительной — через каждые 1.5–3 мин на лежке и в 1.4 раза чаще (до 11–12 раз за 10 мин) во время пастбы, — что, вероятно, отчасти компенсировало шум, издаваемый самими кабанам. Время на реакции бдительности увеличивалось до 61–62% при постороннем шуме — порывах ветра, на которые кабаны особенно реагировали в тревожных ситуациях. Трудности, возникающие при наблюдениях в лесу и фиксации краткосрочных поз (рис. 1б), могли, хотя и не существенно, повлиять на учет баланса времени и частоты проявления этих реакций.

У других членов групп показатели настороженности в спокойной для кабанов ситуации были меньше (табл. 1, 2, 4), заметно варьировали и чередовались с длительными перерывами. Сеголетки в присутствии свиной нередко вообще не выявляли подобных реакций. Однако в больших группах кабаны настораживались не синхронно, что увеличивало время на проявление общей повышенной бдительности. В группах, включающих 4–5 кабанов старше года, доля времени попеременной настороженности особей не сторожей могла дополнить общую настороженность группы на 8–10% по отношению к настороженности основного сторожа.

Подобный “кумулятивный” эффект характерен для групп разных видов антилоп (Hunter, Skinner, 1998), изюбрей и косуль (*Capreolus pygargus*) заповедника (Зайцев, 1991). Особи последних при отсутствии тревожных сигналов также затрачивали на реакции бдительности немного времени: изюбри 8.3–10.5%,

косули 6.7–11.4%, кабарга в тихую погоду 5–13%, но при порывах ветра до 33.1–55.6% (Зайцев, Зайцева, 1983; Зайцев, 1991). Эти показатели мало отличаются от соответствующих показателей нескольких видов копытных, обитающих в другой среде: в условиях низкого пресса хищников у импалы 8%, антилопы гну 2%; в условиях высокого пресса данный показатель увеличивался до 22.1 и 10.1% соответственно (Hunter, Skinner, 1998). У дзерена (*Procapra przewalski*) на постоянную приходилось 5.4% времени, но при близком присутствии хищника (волка или лисицы (*Vulpes vulpes*)) это время увеличивалось до 40.9% (Li et al., 2009). Однако в Сихотэ-Алинском заповеднике мы не встречали, чтобы за длительные периоды времени копытные затрачивали на реакции бдительности более 25–30% времени (Зайцев, Зайцева, 1983).

Не во всех группах бдительность поддерживалась на достаточном уровне и функции сторожа выполнялись полностью, особенно: а) когда все члены группы в обычных условиях увлеченно занимались сбором пищи или отдыхали; б) у ослабленных голодом кабанов, обычно после зимовки: в) в периоды длительного отсутствия хищника (№ 4, 8; табл. 5 по $(T(v - tv) / tv;))$. В голодный период бдительность кабанов снижалась (№ 3, 7 и 8, табл. 5 и др.). На особую осторожность кабанов-одиночек обратил внимание также Бромлей (1964). Тем не менее согласно данным Юдакова и Николаева (1987), наиболее обычной добычей тигра являются как раз одиночные особи, а не кабаны в составе группы. В этом, вероятно, имеет значение кумулятивный эффект, увеличивающий вероятность обнаружения опасности при попеременной настороженности особей в группе, а также более обычные встречи хищника с одиночками и малыми группами (Зайцев, 2024).

Небольшая доля, приходящаяся на реакции настороженности в бюджете времени у кабанов на территории заповедника в спокойной ситуации, сходна с этим показателем у некоторых копытных при неинтенсивном воздействии хищников или при их отсутствии (Underwood, 1982). Похоже, что у кабанов, в т.ч. сторожей, средние параметры реакции настороженности соотносятся, преимущественно, с длительными периодами отсутствия тигра. Постоянное ожидание нападения, особенно в голодное время, может привести к чрезмерным затратам времени на действия, связанные с особой настороженностью. Тигры обладают эффективной тактикой подхода к жертве, а поведение кабана при избегании хищника (переход с места в галоп), быстрое реагирование на движение, характеризующие повышенный фоновый уровень бдительности, согласованы и с неожиданным нападениям хищников с коротких расстояний, и с длительным преследованием (Костоглод, 1981; Юдаков, Николаев, 1987; Зайцев, 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование проведено в заповеднике спустя многие десятилетия после прекращения промысла. Однако кабаны поддерживали повышенную бдительность к человеку как к опасному субъекту и лишь немногие привыкали к его присутствию на локальных участках. Такое поведение связано с обобщенным, генерализованным реагированием на потенциально опасные субъекты, прежде всего на тигра и сезонно на бурого медведя, обычных в местах обитания, а также, вероятно, с неизолированностью населения кабана заповедника от окружающих территорий, на которых ведется регулярный промысел.

Кабан выявил способность обнаруживать потенциально опасный субъект по звукам, сопутствующим движению, в среднем с наибольших расстояний. Визуальное сканирование движения и опознавание по запаху происходило в лесу с меньших расстояний (чем обнаружение с помощью слуха), но они имеют значение в обнаружении близкого присутствия хищника, что существенно при обычных способах охоты тигра.

Безопасность групп кабанов во многом зависит от бдительности особей-сторожей, в материнских группах — свиней и примыкающих к ним самцов старше 2 лет. Часть самок выявила наибольший уровень бдительности, особенно в тревожных для кабанов ситуациях, что согласуется с большей доступностью сеголетков и самок при нападении хищника. Бдительность имеет индивидуальные особенности, что стимулировало особей к добровольному выполнению функций сторожа. Отмечено немало случаев, особенно в периоды голода, когда особи, обычно являющиеся сторожами, недостаточно исправно выполняли эти функции, что создавало угрозу безопасности группы.

Относительно небольшие средние параметры реакции настороженности (но при нередко частых реакциях), в том числе у сторожей, вероятнее, связаны с особенностью охоты тигра, чередующего преследование конкретных ассоциаций, групп кабанов с продолжительными перерывами и с охотой на других участках, а также со способностью кабана быстро реагировать на неожиданное нападение хищника.

БЛАГОДАРНОСТИ

В полевых исследованиях принимали участие инспекторы охраны Сихотэ-Алинского заповедника и лаборанты: В.Ф. Редьков, С.Е. Медведев, В.А. Воронин, В.В. Кузенков, А.В. Мурыгин, Н.В. Бурцев, В.А. Чернышев, В.К. Храпская, А.Д. Сайко, А.А. Домбровский. Автор выражает им, всем сотрудникам, а также администрации заповедника Е.Н. Смирнову, А.А. Астафьеву, Е.В. Потиха, Е.А. Пименовой, С.В. Сутыриной за решение организационных вопросов и обеспечение полевых работ искреннюю благодарность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования экологии и поведения кабана в Сихотэ-Алине выполнено в качестве инициативного проекта автора, при материальной (обеспечение транспортом, другими необходимыми средствами, сопровождающим персоналом) и финансовой поддержке администраций и коллективов Сихотэ-Алинского заповедника, Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Никаких специальных грантов для проведения, руководства данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Участники исследований строго соблюдали режим заповедника. В соответствии с Директивой 2010/63/ЕС от 22 сентября 2010 г. о защите животных, используемых в научных целях, глава 1, пункт 3, требования биоэтики не распространяются на объект данного исследования.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов К.Г., 1960. Охрана тигра на Дальнем Востоке // Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюллетень Комиссии по охране природы АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. № 5. С. 92–95.
- Баскин Л.М., 1976. Поведение копытных животных. Флеров К.К., отв. ред. М.: Наука. 295 с.
- Баскин Л.М., 1991. Зоосоциология млекопитающих с преимущественно групповым образом жизни // Структура популяций млекопитающих / И.А. Шилов (ред.). М.: Наука. С. 21–64.
- Баскин Л.М., Скуглант Т., 2001. Бдительность и пугливость северных оленей: популяционные различия // Журнал общей биологии. Вып. 62. № 1. С. 92–98.
- Баскин Л.М., 2011. Вожаки в группах животных и человека // Социологический ежегодник (сборник научных трудов). М.: Высшая школа экономики. С. 52–68.
- Бромлей Г.Ф., 1964. Уссурийский кабан *Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888. А.И. Куренцов (отв. ред.). М.: Наука. 107 с.
- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П., 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. А.А. Насимович (ред.). М.: Наука. 305 с.
- Волк, 1985. Бибииков Д.И. (отв. ред.). М.: Наука. 606 с.
- Гептнер В.Г., Слудский А.А., 1972. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 2. Хищные (гиены и кошки). М.: Высшая школа. 552 с.
- Громыко М.Н., 1990. Особенности структуры почвенного населения экосистем дубняков Сихотэ-Алинского заповедника // Экологические исследования в Сихотэ-Алинском заповеднике. М. С. 57–72.
- Громыко М.Н., Потиха Е.В., 2006. Почвенные беспозвоночные / Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника (2-е издание). Владивосток: изд-во ОАО “Примполиграфкомбинат”. С. 229–257.
- Зайцев В.А., 1983. Оборонительное поведение кабарги разных пространственных группировок // Поведение животных в сообществах. М.: Наука. С. 77–78.
- 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. Отд. биол. Т. 100. Вып. 4. С. 16–29.
- 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., 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., 2024. Пространственная организация ассоциаций кабана (*Sus scrofa ussuricus*) при влиянии охот тигра (*Panthera tigris altaica*) в Центральном Сихотэ-Алине // Зоологический журнал. Т. 103. № 1. С. 85–103.
<https://doi.org/10.31857/S0044513424010096>
- Зайцев В.А., Зайцева В.К., 1983. Сравнительные аспекты оборонительного поведения копытных Сихотэ-Алинского заповедника // Поведение животных в сообществах. М.: Наука. С. 222–224.
- 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 наук о жизни. Т. 133. Вып. 6. С. 594–609.
- Заумysłова 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.
- Капланов Л.Г., 1948. Тигр в Сихотэ-Алине // Тигр. Изюбрь. Лось: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Огнев С.И., Гептнер В.Г. (ред.). М.: Изд-во Московского общества испытателей природы. Нов. серия. Отдел. зоол. Вып. 14(29). С. 18–49.

- Колчин С.А., 2017. Пищевые ассоциации гималайского медведя (*Ursus thibetanus*) и кабана (*Sus scrofa*) на Сихотэ-Алине // Зоологический журнал. Т. 96. № 9. С. 1085–1089.
<https://doi.org/10.1134/S0044513419020089>
- Корытин С.А., Соломин Н.Н., 1988. Реакция зверей на лыжную и зимние маршрутные учеты // Поведение охотничьих животных. ВНИИОЗ: Киров. С. 97–110.
- Костоглод В.Е., 1981. Опыт длительного тропления бурого медведя-шатуна в Сихотэ-Алине // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 86. Вып. 1. С. 3–12.
- Матюшкин Е.Н., Астафьев А.А., Зайцев В.А., Костоглод 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., 2005. Избранные труды. Кулешова Л.В., Михайлов К.Г., Рожнов В.В. (ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 660 с.
- Медведи. Bears, 1993. Вайсфельд М.А., Честин И.Е. (отв. ред.). М.: Наука. 519 с.
- Мензбир М.А., 1922. Формы общественного строя у животных. Петербург: Время. 62 с.
- Микелл Д.Дж., Керли Л.Л., Гудрич Дж.М., Шлейер Б.О., Смирнов Е.Н., Кузгли 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.
- Пржевальский Н.М., 1947. Путешествие в Уссурийском крае. 1867–1869 гг. (ред.). М.: ОГИЗ. http://az.lib.ru/przhewalxsij_n_m/text_0050.shtml
- Протопопов В.В., 1975. Средообразующая роль темнохвойного леса. Поздняков Л.К. (отв. ред.). Новосибирск: Наука. 328 с.
- Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника, 2006. 2-е издание. А.А. Астафьев (отв. ред.). Владивосток: изд-во ОАО “Примполиграфкомбинат”. 436 с.
- Рысь. The Lynx, 2003. Региональные особенности экологии, использования и охраны. Матюшкин Е.Н., Вайсфельд М.А. (ред.). М.: Наука. 523 с.
- Салмин Ю.А., 1940. К распространению, биологии и промыслу амурского тигра, *Felis tigris longipilis* Fitzin., в горной стране Сихотэ-Алинь // Научно-методические записки Главного управления по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. М. Вып. 7. С. 251–254.
- 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.
- Слудский С.А., 1956. Кабан (морфология, экология, хозяйственное и эпизоотическое значение, промысел). Долгушин И.А. (отв. ред.). Алма-та: Изд-во Академии наук Казахской ССР. 220 с.
- Смирнов Е.Н., Микелл Д.Г., Заумysłова 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.
- Стивенс Ф.А., Заумysłова О.Ю., Астафьев А.А., Хэйвард Г.Д., Микелл Д.Дж., 2012. Анализ динамики населения копытных в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике. А.А. Данилкин (ред.). Владивосток: Дальнаука. 164 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., 2013. Волк Дальнего Востока России. В.С. Пажетнов (ред.). Владивосток: Дальнаука. 412 с.
- Юдин В.Г., Юдина Е.В., 2009. Тигр Дальнего Востока России. В.В. Рожнов (отв. ред.). Владивосток: Дальнаука. 485 с.
- Alados C.L., 1985. An analysis of vigilance in the Spanish ibex (*Capra pyrenaica*) // Zeitschrift für Tierpsychology. V. 68. P. 58–64.
- Alves M.A.S., 1990. Social system and helping behavior in the white-banded tanager (*Neothraupis fasciata*) // Condor. V. 92. P. 470–474.
- Alves M.A.S., Cavalcanti R.B., 1996. Sentinel behavior, seasonality, and the structure of bird flocks in a Brazilian savanna // Ornitol. Neotropical. № 7. P. 43–51.
- Bednekoff P.A., 1997. Mutualism among safe, selfish sentinels: a dynamic game // American Naturalist. № 150. P. 373–392.
- Bednekoff P.A., 2001. Coordination of safe, selfish sentinels based on mutual benefits // Ann. Zool. Zool. Fennici 38: 5–14.
- Berger J., Swenson J.E., Persson I.-L., 2001. Recolonizing carnivores and naive prey: Conservation lessons from Pleistocene extinctions // Science. № 291. P. 1036–1039.
<https://doi.org/10.1126/science.1056466>
- Blumstein D.T., 2006. The multi-predator hypothesis and the evolutionary persistence of antipredator behavior // Ethology. V. 112. Is. 3. P. 209–217.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01209.x>
- Blumstein D.T., Daniel J.C., Evans C.S., 2001. Yellow-footed rock-wallaby group size effects reflect a trade-off // Ethology. V. 107. P. 655–664.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00699.x>
- Blumstein D.T., Daniel J.C., 2005. The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands // Proceedings of the Royal Society B. V. 272. P. 1663–1668.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3147>

- Childress M.J., Lung M.A., 2003. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? // *Animal Behaviour*. V. 66. Is. 2. P. 389–398.
<https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2217>
- Clutton-Brock T.H., O’Riain M.J., Brotherton P.N.M., Gaynor D., Kansky R., Griffin A.S., Manser M., 1999. Selfish sentinels in cooperative mammals // *Science*. № 284. P. 1640–1644.
- Davidson A., Shanas U., Malkinson D., 2021. Age- and sex-dependent vigilance behaviour modifies social structure of hunted wild boar populations // *Wildlife Research*. V. 49. Is. 4. P. 303–313.
<https://doi.org/10.1071/WR21017>
- Dröge E., Creel S., Becker M.S., M’soka J., 2017. Risky times and risky places interact to affect prey behavior // *Nature ecology and evolution*. V. 1. Is. 8. P. 1123–1128.
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0220-9>
- Elgar M.A., 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence // *Biological Reviews*. V. 64. P. 13–33.
- Ferrari M.C.O., Gonzalo A., Messier F., Chivers D.P., 2007. Generalization of learned predator recognition: an experimental test and framework for future studies // *Proceeding of the Royal Society*, B. 274. P. 1853–1859.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0297>
- Ferrari M.C.O., Messier F., Chivers D.P., 2008. Can prey exhibit threat-sensitive generalization of predator recognition? Extending the Predator Recognition Continuum Hypothesis // *Proceeding of the Royal Society B*. V. 275. P. 1811–1816.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0305>
- Gaston A.J., 1977. Social behaviour within groups of jungle babblers, *Turdoides striatus* // *Anim. Behaviour*. V. 25. P. 828–848.
- Gaynor K.M., Cords M., 2012. Antipredator and social monitoring functions of vigilance behaviour in blue monkeys // *Animal Behaviour*. V. 84. Is. 3. P. 531–537.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.06.003>
- 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.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00871.x>
- Hayward M.W., Hayward G.J., Kerley G.I.H., 2023. Space use of ungulate prey relative to lions is affected by prey species and predator behavior but not wind direction // *Ecological Research*. V. 97. Is. 5. P. 1123–1134.
<https://doi.org/10.1111/1440-1703.12397>
- Hilborn A., Pettorelli N., Caro T., Kelly M.M.J., Laurenson K., Duran S.M., 2018. Cheetahs modify their prey handling behavior depending on risks from top predators (22) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 72. 74.
<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2481-y>
- Hunter L.T.B., Skinner J.D., 1998. Vigilance behaviour in African ungulates: the role of predation pressure // *Behaviour*. V. 135. P. 195–211.
<https://doi.org/10.1163/156853998793066320>
- Johann F., Handschuh M., Linderoth P., Dormann C.F., Arnold J., 2020. Adaptation of wild boar (*Sus scrofa*) activity in a human-dominated landscape // *BMC Ecology*. V. 20. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1186/s12898-019-0271-7>
- Laguna E., Barasona J.A., Vicente J., Keuling O., Acevedo P., 2021. Differences in wild boar spatial behaviour among land uses and management scenarios in Mediterranean ecosystems // *Science of the Total Environment*. № 796. 148966. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148966>
- Lagory K.E., 1986. Habitat, group size and the behaviour of white-tailed deer // *Behaviour*. V. 98. P. 168–179.
- Leuthold W., 1977. African ungulates. A comparative review of their ethology and behavioural ecology // *Zoophysiology and Ecology*. V. 8. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. 310 p.
- Li Z., Jiang Z., Beauchamp G., 2009. Vigilance in Przewalski’s gazelle: effects of sex, predation risk and group size // *Journal of Zoology*. V. 277. P. 302–308.
- Makin D.F., ChaMaillé-JaMMes S., Shrader A.M., 2018. Changes in feeding behavior and patch use by herbivores in response to the introduction of a new predator // *Journal of Mammalogy*. V. 99. Is. 2, 3. P. 341–350.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx177>
- Maynhardt H., 1981. Schwarzwild-Report. Vier Jahre unter Wildschweinen. H. Thomas (Lek.). Melsungen-Berlin-Basel-Wien: Verlag J. Neumann-Neudamm. 208 s.
- Rasphone A., Bousa A., Vongkhamheng C., Kamler J.F., Johnson A., Macdonald D.W., 2022. Diet and prey selection of clouded leopards and tigers in Laos // *Ecology and Evolution*. V. 12:e9067. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1002/ece3.9067>
- Razali N.M., Wah Y.B., 2011. Power comparisons of Shapiro-Wilk, Kolmogorov-Smirnov, Lilliefors and Anderson-Darling tests // *Journal of Statistical Modeling and Analytics*. V. 2. № 1. P. 21–33.
- Stankowich T., Coss R.G., 2007. The re-emergence of felid camouflage with the decay of predator recognition in deer under relaxed selection // *Proceedings of Royal Society B*. V. 274. P. 175–182.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3716>
- Strauss S.Y., Lau J.A., Carroll S.P., 2006. Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? // *Ecology Letters*. № 9. C. 357–374.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00874.x>
- Thaker M., Vanak A.T., Owen C.R., Ogden M.B., Niemann S.M., Slotow R., 2011. Minimizing predation risk in a landscape of multiple predators: effects on the spatial distribution of African ungulates // *Ecology*. V. 92. Is. 2. P. 398–407.
<https://doi.org/10.1890/10-0126.1>

- Thurffell H., Spong G., Ericsson G., 2013. Effects of hunting on wild boar *Sus scrofa* behavior // *Wildlife Biology*. V. 19. Is. 1. P. 87–93.
<https://doi.org/10.2981/12-027>
- Underwood R., 1982. Vigilance behaviour in grazing African antelopes // *Behaviour*. V. 79. P. 81–107.
- Walther F.R., 1968. Flight behavior and avoidance of predators in Thomson gazelle (*Gazella Thomson* Guenther, 1984) // *Behaviour*. V. 34. P. 184–221.
- Wegge P., Oddena M., Pokharelb Ch.Pd., Storaasc T., 2009. Predator–prey relationships and responses of ungulates and their predators to the establishment of protected areas: A case study of tigers, leopards and their prey in Bardia National Park, Nepal // *Biological Conservation*. V. 142. Is. 1. P. 189–202.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.020>
- Yap B.W., Sim C.H., 2011. Comparisons of various types of normality tests // *Journal of Statistical Computation and Simulation*. V. 81. № 12. P. 2141–2155.
<https://doi.org/10.1080/00949655.2010.520163>
- Zahavi A., 1990. Arabian babblers: the quest for social status in a cooperative breeder / *Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior*. Stacey P.B., Koenig W.D. (eds). Cambridge: Cambridge University Press. P. 103–130.

DISPLAYS OF VIGILANCE IN WILD BOAR (*SUS SCROFA USSURICUS*) GROUPS IN A PROTECTED AREA OF THE CENTRAL SIKHOTE-ALIN

V. A. Zaitsev*

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky pr., 33, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: zvit09@mail.ru

A study of a wild boar population's vigilance was carried out 50–80 years following the creation of the Sikhote-Alin Nature Reserve, Russian Far East and the cease of hunting. The defensive behavior of the wild boar depends especially strongly on the tiger (*Panthera tigris tigris*) and the brown bear (*Ursus arctos*). Based on 298 encounters, the following responses were determined: (a) reactions of wild boars to stimuli associated with danger, (b) parameters of alertness (3.2 hours of measured time, frequency of observed postures and movements). Response features to different signals were also determined using snow-tracking. Nonparametric and, after normalization, parametric criteria were applied. Vigilance towards humans is maintained due to a generalized reaction to real danger (large predators) and probably because the wild boar population of the nature reserve is not isolated from the surrounding areas. In more than 70% encounters, wild boars detected danger by sounds accompanying movements (from almost 0.6–0.8 km). Visual scanning of movements and the identification by smell are important in detecting the close presence of a predator, which is essential in the tiger's usual hunting methods. The reaction to the smell of human or tiger tracks intensified during the periods of frequent visits by the predator to the wild boar's habitat, as well as after its long absence, depended on the meeting place. The vigilance decreased during the periods of famine. Wild boars showed the ability to quickly extrapolate the direction of the movement of a dangerous object. Guards and boars over 2 years old in maternal groups were seen in 35.7% cases; in 16% cases, there was no obvious guard; in 48.3% the situation was not determined (for small groups in 89.9%). Wild boar guards in a calm situation spent an average of 8–9% of their time on vigilance when resting and 11–12% when grazing. Vigilance rates increased 16.2–41.3 times in different individuals and at different times in the same wild boars with the risk of a predator encounter or extraneous sounds. Only a small percentage ($\leq 2\%$) of other individuals, with alternating vigilance in groups, complemented the groups' general vigilance. Individual differences in vigilance at different times in the same wild boars were determined. Small average values of alertness (with frequent reactions) seem to be consistent with the hunting tactics of the tiger, which alternates pursuit of the wild boar with long cessations and hunting in other areas, as well as with the ability of the wild boar to react to an unexpected attack by a predator.

Keywords: behavior, danger, reaction, stimulus, time balance, larger predators, tiger, Sikhote-Alin Nature Reserve