

УДК 57.024:599.731.11/.74

ДИСТАНЦИИ БЕГСТВА КАБАНА (*SUS SCROFA USSURICUS*) И РАССТОЯНИЯ НАПАДЕНИЙ НА НЕГО ТИГРА (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*)

© 2025 В. А. Зайцев*

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

*e-mail: zvii09@mail.ru

Поступила в редакцию 22.05.2024

После доработки 01.07.2024

Принята к публикации 18.08.2024

В Сихотэ-Алинском заповеднике, где вели сбор данных, оборонительное поведение кабана формируются в связи с охотой, преследованием тигром и бурым медведем (*Ursus arctos*). Анализируются результаты 289 встреч кабанов, 123 измерений расстояний между наблюдателем и кабаном при встрече зверей (РВ, в среднем 66 м), 98 расстояний начала бегства (ДБ, в среднем 84 м) одиночек и разных групп кабана, 114 троплений тигра и охоты медведя. Используются разные методы статистического сравнения при нормализации части выборок. РВ характеризует разнообразие дистанционных контактов опасного субъекта с кабаном в типичной для них среде обитания. В сравнении с 1974–1983 гг. к 2003–2015 гг. РВ увеличилась почти в 1.4 раза на фоне уменьшения показателей плотности населения кабана в 1.5–2.0 раза. Повышение уровня общей бдительности кабанов, вожаков, сторожей при снижении численности способствует выживанию членов групп. Средние значения и показатели варьирования ДБ, намечающие критический рубеж в реагировании на хищника, менялись меньше. РВ и ДБ формируются в условиях разного обилия кабана в связи с разной частотой проявления выжидания, т.е. затыгивания начала активного ухода от хищника после выделения признаков опасности и наблюдения за опасным субъектом издали. Явное затаивание у взрослых кабанов отмечали нечасто, что обусловлено эффективным поиском и обнаружением хищником кабана с разных расстояний. Затаивание более обычно у свиной с новым потомством в период после родов, а также наблюдалось в условиях, трудных для передвижения, у ослабленных голодом животных. Возможности маскировки в разной среде влияют на РВ и ДБ: в хвойном лесу эти показатели меньше, чем в просторном дубовом лесу при чередовании с лугами, в вегетационный период меньше (ДБ в 1.7 раза), чем в период с поздней осени до весны, когда также появлялось больше возможностей обнаружить хищника. При средней дистанции нападения тигра на кабана 22.7 м (для успешных нападений 13.8 м и неудачных 30.2 м) успех охоты тигра и в ряде ситуаций бурого медведя зависит от возможности бесшумного подхода к жертве (вплоть до 4–6 м). Если хрустящий наст не позволял тигру подойти на расстояние успешного нападения, то перерывы между добычей копытных значительно возрастали. Нападения тигра с расстояния 35–80 м обычно провоцировали кабанов, заблаговременно заметившие хищника. Тигр, вероятно всего, способен оценить перспективы охоты с самого ее начала, что определяет достаточно высокую ее результативность (49.1%) после выбора конкретной жертвы.

Ключевые слова: кабан, амурский тигр, бурый медведь, Сихотэ-Алинский заповедник, расстояния встреч (РВ), дистанции начала бегства (ДБ), нападения (ДН), половозрастные группы, условия среды обитания, успех охоты хищника

DOI: 10.31857/S0044513425030066, **EDN:** acjdbq

Исследования трофических связей, адаптивных свойств популяции видов-жертв к воздействию хищников на охраняемой территории Центрального Сихотэ-Алиня – в Сихотэ-Алинском заповеднике (Матюшкин и др., 1981; Матюшкин, 1992; Тигры ..., 2005; Зайцев, Середкин, 2011;

Зайцев, 2012, 2024; Зайцев и др., 2013; Середкин и др., 2012; Petrunenko et al., 2016; Петруненко, 2021, и др.) – характеризуют многокомпонентную, имеющую во многом естественные свойства, систему “хищники–жертвы”. Основу питания крупных хищников (тигра, рыси (*Lynx lynx*), медведей

(*Ursus*)), в основном при хищничестве и поедания падали бурый медведь (*U. arctos*), составляют благородный (*Cervus elaphus xanthopygus*) и пятнистый (*C. nippon*) олени, сибирская косуля (*Capreolus pygargus*), лось (*Alces alces*), кабан, кабарга (*Moschus moschiferus*). В формировании системы участвуют более мелкие хищники и виды-жертвы, включая редкие, например, амурский горал (*Naemorhedus caudatus*), харза (*Martes flavigula*), птицы – горный хохлатый орел (*Nisaetus nipalensis*) и др.

В задачи исследований входит изучение поведения животных, определение его параметров и изменений, тактик охоты хищников и защиты от них у видов-жертв в условиях почти полного отсутствия влияния человека в течение многих десятилетий, что позволит в перспективе определить достаточность мер охраны, размеров и структуры охраняемых территорий для более полного поддержания естественного состояния экосистемы. Подобные исследования, проводимые с оценкой реагирования птиц на человека (Rodgers, 1995; Clucas, Marzluff, 2012; Møller, Ibáñez-Álamo, 2012; Díaz et al., 2013), также, вероятно, будут способствовать разработке стратегии сохранения биоразнообразия и управления природными территориями (Piratelli et al., 2015).

Основной целью статьи является характеристика оборонительного поведения, направленного на избегание хищника и человека после их обнаружения кабанами: 1) расстояний, с которых происходили встречи (РВ) с группами и одиночными кабанами в лесу Сихотэ-Алинского заповедника; 2) расстояний, с которых кабаны, обнаружив потенциальную опасность, начинали свое бегство (ДБ) от наблюдателя и хищника – дистанции бегства как основной реакции избегания животными опасности; 3) расстояний, на которые хищники (тигр и бурый медведь) способны подойти к кабанам и совершить нападение (ДН), что в сравнении с расстояниями реагирования на опасность видов-жертв позволяет выявить адаптивность тактик поведения хищника и его потенциальной добычи. Расстояния, с которых участники исследований встречали кабанов (РВ), и дистанции их бегства (ДБ) сравнивали с расстоянием нападения (ДН) и обнаружения хищником потенциальной жертвы.

К настоящему времени отдельные сведения о расстояниях реагирования кабана на хищников рассредоточены в немногих статьях, в том числе о кабанах Сихотэ-Алиня (Зайцев, Зайцева, 1983; Костюков, 1981; Заумыслова, 2005; и др.). В публикациях Пикунова с соавт. (1978), Матюшкина (1991), Животченко (1981), Зайцева (2012, 2024), Юдакова и Николаева (1987), Юдина и Юдиной (2009) и некоторых других приведены также данные о расстояниях обнаружения и нападения на добычу тигра и бурого медведя.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследований и исследуемые виды. Исследование в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике (IUCN категория I; 45°02' N, 136°20' E; 3985.3 км² суши) вели на маршрутах и ключевых участках, основные сведения о которых (схема расположения в заповеднике и окрестностях на общей площади около 5000 км², показатели плотности населения кабана и других копытных, частота посещения участков хищниками) приведены в ранее опубликованных статьях автора (Зайцев, 2012, 2019 и др.). Вся эта площадь на 97% покрыта лесом с преобладанием кедровников (*Pinus koraiensis*), преимущественно, старших и средних стадий возрастной сукцессии, вблизи побережья Японского моря – с преобладанием дубняков (*Quercus mongolica*). К этим лесным формациям приурочены основные местообитания кабана, распространенного в основном в горах до высот 700–800 м над ур. м. Кедровники и дубняки периодически, через каждые несколько (4–6) лет дают повышенные урожаи ореха кедровой сосны и желудя монгольского дуба (Растительный..., 2006), составляющих основной корм кабана, в некоторые годы – изюбря и косули. Вдоль рек распространены смешанные и лиственные леса: чозенники (*Chosenia arbutifolia*), тополевики (*Populus maximowiczii*) и другие, обычно с обильным кустарником (лещиной (*Corylus*), леспедецей (*Lespedeza*), элеутерококком (*Eleutherococcus senticosus* и др.). Вегетативные части, плоды и корни кустарников, трав, хвоща (*Equisetum*) и многочисленные почвенные беспозвоночные (Громыко, Потиха, 2006) служат обычной пищей кабана, особенно при неурожае ореха и желудя.

В местах постоянного обитания кабаны регулярно перерывают большие площади лесной подстилки, что препятствует восстановлению лесобразующих пород. Совместно с многочисленным в настоящий период пятнистым оленем, почти полностью выедающим лиственный подрост и подлесок в приморской полосе дубняков заповедника, такая деятельность кабанов способствует формированию дубняков “паркового вида”. “Парковые” кедровники, образующиеся под влиянием деятельности кабана, в центральной части заповедника обычно распространены полосами или мозаично в средней и верхней частях склонов, особенно южных экспозиций, по гребням и на части северных склонов.

Чередование участков леса с разной возможностью обнаружить человека или зверя с разных расстояний (т.е. при разной видимости) создает условия для проявления разнообразного поведения кабана, включая оборонительного. В “парковом” лесу (дубняке или кедровнике) человека в коричневой, зеленой одежде, а также движущегося зверя

наблюдатель замечал с расстояния до ≥ 100 –150 м и дальше. Однако на соседней площади, заросшей подростом пихты (*Abies nephrolepis*) или кустарником, с упавшими от ветра деревьями (ветровалом) этот показатель может не превышать 20–50 м. Степень развития складчатости макро- и мезорельефа значительно влияет на возможность обнаружения зверями посторонних субъектов, на распространение звуков и запахов. Летом запахи, как тяжелая фракция воздуха, в затишье или при слабом ветре концентрируются в узких днищах долин ключей. При преобладании зимой северных и северо-западных муссонных ветров запахи рассеиваются в лесу на сложном горном рельефе.

Тигры – основные хищники, охотящиеся за кабаном, – посещали все наши ключевые участки и маршруты с разной частотой в разные годы (Зайцев, 2012 и др.). В бассейне реки Серебрянка, где расположены участки “Зимовейный”, “Третий ключ”, “Поднебесный” и другие, регистрировали наибольшее число тигров (до 8–10 особей) при общей их численности к 2007–2008 гг. в заповеднике около 20 (Смирнов и др., 2012). Другой обычный крупный хищник – бурый медведь – нередко преследует кабана после выхода из берлог. Многие медведи, встав после зимнего сна из берлог, обычно расположенных у хребтов на высотах 450–1250 м над ур. м. (28 берлог из 32), в марте–апреле выходили в нижележащие кедровники и к рекам. Здесь они собирали остатки жертв тигра и рыси, орехи и желуди, преследовали и добывали копытных (Зайцев, Середкин, 2011). Волки (*Canis lupus*) по 2–3 особи появлялись эпизодически на обследуемых нами территориях. Отмечены перемещение трех волков по следу небольших кабанов, добыча ими изюбря (14–15.03.1978 г.) на льду реки и поедание останков пятнистых оленей, косуль и кабана – жертв рысей и тигра в дубняках (зима 2013 г.). Рысь способна добыть небольшого кабана (Раков, 1970; Рысь. The Lynx, 2003), однако участие кабана в питании хищника небольшое и точно не определено. Значение для кабана другого некрупного хищника – харзы – очень небольшое.

Основные определения, относящиеся к структуре ассоциаций кабана, даны в публикации Зайцева (2024 и др.). Понятие “материнская группа” (Graves, 1984; Зайцев, 1996) используется и для обозначения “семьи”, состоящей из одной свиный с сеголетками, и “семейного союза” (Maunhardt, 1981), включающего несколько свиный с потомством. К таким группам нередко примыкают особи второго (1–2 года) и третьего (2–3 года) годов жизни, секачи. Часть этих особей нередко покидает семью и союзы небольшими – “малыми” группами и поодиночке, которые перемещаются в окрестностях расположения материнских групп.

Время, в течение которого возникает оборонительная ориентировочная реакция – настороженность, использует большинство авторов для оценки уровня бдительности копытных и других зверей (Underwood, 1982; Alados, 1985; Hunter, Skinner, 1998; Shorrocks, Cokayne, 2005; Gaynor, Cords, 2012; Li et al., 2009; Shi et al., 2011; Makin et al., 2018; Pecorella et al., 2019; etc.). Показатели времени ориентировочной реакции характеризуют в основном первую стадию реагирования на возможную опасность или “...готовность воспринимать...” (Mackworth, 1948) сигналы. Нередко обнаруживая опасность при сборе пищи, на лежках (уровень фоновой настороженности), животные затягивают время между моментом обнаружением опасного субъекта и началом бегства (или нападения). Такое затягивание зависит от многих факторов, в том числе, вероятно, степени угрозы, степени предварительного знакомства с субъектом или, наоборот, от отсутствия такого опыта. Последнее подтверждается фактами, когда сеголетки, реже более взрослые копытные, одиночки и особи в группах (изюбри, косули, лоси) (Зайцев, 2012; и др.), и другие особи подпускают к себе человека. Эта особенность учитывается и при оценке реагирования, например, сурков (*Marmota flaviventris*) в Скалистых горах Северной Америки (Szulanski et al., 2024), многих видов птиц в условиях разнобразного влияния человека (Rodgers, 1995; Piratelli et al., 2015; etc.).

Представление о дистанциях, с которых начинают бегство животные после обнаружения опасности (“flight distance”), использует Вальтер (Walther, 1969) при изучении избегания хищников газелью Томпсона (*Gazella thomsoni*). В настоящее время дистанция бегства (также “escape distance”), как некоторое критическое среднее расстояние, оцениваемое потенциальной жертвой, следящей за хищником (Баскин, 1970; Cooper, 2008; Piratelli et al., 2015), нередко применяется при изучении оборонительного поведения животных: зверей, птиц, пресмыкающихся и других (Ydenberg, Dill, 1986; Lagory, 1987; Fitzgibbon, 1990; Tyler, 1991; Baskin, Hjalten, 2001; Frid, Dill, 2002; Møller, Liang, 2012; Cooper, 2008; etc.). В поведении избегания потенциальной жертвой опасности некоторые авторы выделяют две основные стадии и дистанции: начало бегства (“flight or “escape initial distance” – FID or EID, обозначенной в данной статье – ДБ) и его завершение (“final flight distance” – FFD, т.е. после окончания полета, бегства или ухода от хищника (Frid, Dill, 2002; Blumstein, 2003; Piratelli et al., 2015; Braimoh et al., 2018; Szulanski et al., 2024; etc.). Оба показателя характеризуют финал реакции на опасность. При этом дистанции завершения бегства (FFD) у зверей нередко содержат многие отрезки пути бегства, движения шагом в чередовании

с остановками, что показано, в частности, для оборонительного поведения копытных Сихотэ-Алиня, включая кабана (Зайцев, Зайцева, 1983).

Реагирование на человека в настоящий период оценивается как один из наиболее значимых факторов влияния на многие аспекты деятельности животных. Измерение дистанций бегства нередко имеет характер эксперимента, так как исследователи сами выступают в роли тестирующих субъектов. В этих случаях для исключения влияния факторов, маскирующих приближение тестирующего персонала, используется “стандартный подход” к определению дистанций, который, впрочем, возможно реализовать в условиях достаточно открытого местообитания, например без высокой густоты растительности. “Стандартизация” заключается в медленном приближении, не скрываясь, с более или менее постоянной скоростью, например, 0.5 м/с к суркам. При наличии препятствий между зверьком и человеком предполагается участие второго наблюдателя, определяющего начало бегства зверька с другой позиции наблюдения (Blumstein et al., 2004; Szulanski et al., 2024). Способ с равномерным подходом используют при изучении других зверей, например северного оленя (*Rangifer tarandus*) в тундре (Баскин, 1970; Baskin, Hjalten, 2001), птиц (Piratelli et al., 2015), ящериц (*Sceloporus virgatus* и *S. jarrovi*) (Cooper, 2008).

В отличие от дистанции бегства исследователи практически не применяют расстояния встречи с животными (РВ) для характеристики оборонительного поведения. Однако показатель РВ также характеризует бдительность зверей — способность обнаружения ими потенциально опасного субъекта в конкретных местообитаниях, для изучаемых нами кабанов в типичном для них лесу. Однако этот показатель в какой-то мере зависит и от способности заметить зверей участниками исследования.

Сбор данных. Методические приемы слежения за кабаном и другими копытными Сихотэ-Алиня приведены ранее в публикациях Зайцева, Зайцевой (1983), Зайцева (2012, 2024, 2025 и др.). В данной статье мы используем два основных показателя, характеризующих бдительность и реагирование кабана на потенциально или реально опасные для них субъекты: а) расстояния, с которых происходили встречи (РВ) со зверями и б) расстояния, с которых начиналось бегство (ДБ). Использованы результаты 298 встреч кабанов, визуальных наблюдений с фото и видеосъемкой, описанием их поведения, особенностей бегства. Измерено 123 расстояния встречи (РВ) с кабаном, из которых отобрано 98 измерений для определения дистанции начала бегства (ДБ). Промеры выполнены выверенными шагами, реже землемерным метровым циркулем,

оптическим дальномером (телеобъективами), по GPS, GPS-Глонасс регистраторам.

В лесу возможность восприятия зверями сигналов разной природы — разнообразных звуков, в том числе сопровождающих движение по разному субстрату, запахов, визуальных сигналов, — препятствуют соблюдению “стандартных условий” для измерения расстояний обнаружения и бегства. Приблизительно эти условия соблюдались при осторожном, по возможности наименее шумном перемещении автора и других участников работы в лесу без специального подкрадывания к зверям. Встречи происходили и неожиданно, с небольших расстояний. Тем не менее мы отдавали предпочтение визуальному слежению. Некоторая неточность измерений расстояний возникала из-за необходимости обходить небольшие препятствия (деревья и др.), а также при использовании интервальных шкал оптических дальномеров. Поэтому часть измерений расстояний в несколько десятков метров округляли с точностью до 5 м, расстояний свыше 100 м — до 10 м. При встрече групп кабанов отмечали, прежде всего, расстояние до ближних к нам особей и расположение других особей. Дистанция бегства (ДБ) в группе, рассредоточенной при пастбы, определяется по месту расположения кабана, который первым заметил наблюдателя и подал сигнал тревоги, в результате чего вся группа обратилась в бегство. Учитывали и расстояния начала бегства других особей.

Измерения расстояний обнаружения хищником добычи, особями вида-жертвы хищника, дистанций бегства и нападения проведены с учетом деятельности зверей, отраженной в их следах по ходу тропления. Пунктами для начала промеров служили места изменения траектории движения, длины шага, аллюра, такие как переход с шага к рыси, прыжкам, другие следы, указывающие на координату перемещений хищника с действиями копытных. Особое внимание уделяли расположению хищника и особей вида-жертвы относительно друг друга на местности, особенностям конкретных мест обитания.

Расстояния, на которые хищники приближались к кабанам, определены по данным наблюдений автора по следам 19 нападений тигра на кабанов на ключевых участках, еще на трех жертв, обнаруженных нами на маршрутах учета вдоль рек, а также пяти случаев нападения тигра, прослеженных инспекторами охраны заповедника. Используются результаты тропления тигров (всего 114 троплений разной протяженности), наблюдения 25.02.1980 г. визуальными и по следам попытку тигра следить за кабаном. Проведено 12 троплений преследования кабанов бурым медведем (следование по следу шагом, бегом на разные расстояния).

Переходы кабанов и хищников зарисовывали, дублировали промеры, дублировали и дополняли съемкой GPS-Glonas регистраторами.

Обработка данных. Из общего количества измерений расстояний встречи (РВ) с кабаном (123) для определения дистанций бегства (ДБ) исключены данные неожиданных встреч, подкрадывания к кабанам и подхода зверей к нам (обычно на звук), что обусловило использование части измерений – 98. Сравнительно небольшое количество измерений расстояний РВ и ДБ ограничивает возможность статистического сравнения в разных условиях. Данные распределены по следующим категориям (когортам) особей: а) секачи и другие кабаны возраста старше года (>1 г.) поодиночке, б) малые, в) материнские группы.

Выделены основные категории местообитаний, наиболее существенно различающиеся по возможности визуально обнаружить опасность с разных расстояний в зависимости от вертикальной структуры, полноты леса: а) кедровники и другие хвойные и смешанные леса, б) открытые пространства (луга, болотца) и просторный лиственный (дубовый и др.) лес. Особенности реагирования с разных расстояний в разных условиях отражены также конкретными наблюдениями, часть которых приведена ранее (Зайцев, 2012, 2024, 2025).

Учтены возможности обнаружения опасности в разные сезоны, периоды года: 1) с первой половины–середины апреля и вплоть до конца сентября (условно “лето”), когда листва на деревьях ограничивает способность обнаружения кабаном наблюдателя (и наоборот), при нередкой влажной погоде, особенно в первой половине лета звуки шагов обычно менее слышны; 2) с поздней осени после листопада до апреля (“зима”), когда увеличиваются пределы расстояний видимости в лесу, опавшие сухие листья при шуршании, затем снег, наст позволяют обнаружить опасность с более дальних расстояний.

Статистическая обработка и анализ проведены в программах Excel, Statistica 8, Mathcad 14. Применены методы непараметрической статистики для независимых: *MU-test* – Mann–Whitney U test; или зависимых выборок – *WP-test* – Wilcoxon matched pairs test. Для большинства сравнений по этим критериям не получено статистически значимых результатов (при $p < 0.05$). Поэтому они редко приводятся в статье. При несущественных различиях между выборками, например, дистанций ДБ разных ассоциаций кабанов в разные периоды работы исследователей, их объединяли в общие выборки за все время исследования.

Часть выборок сравнивали по параметрическим критериям (*t*-Стьюдента и *F*-Фишера) в случае больших отличий от нормального распределения

по тесту Шапиро–Уилка (*SW-W*). Для выявления различий среди другой части выборок, вероятнее всего, имеющих различие генеральных совокупностей, применены методы нормализации данных. Для этого использовали способ трансформации Бокса–Кокса (Box, Cox, 1964, 1982). Метод предполагает использование семейства степенных преобразований. В первоначальной форме трансформация имеет вид:

$$y(\lambda) = \begin{cases} (y^\lambda - 1) / \lambda & \text{при } \lambda \neq 0 \\ \log(y) & \text{при } \lambda = 0, \end{cases} \quad [1]$$

где $y(\lambda)$ – преобразованное значение варианты y ; λ – степень, в которую надо возвести y для достижения нормальной функции распределения $y(\lambda)$. С начала разработки метода предполагались варианты, включающие другие величины (Box, Cox, 1964; Atkinson, 1973; Atkinson et al., 2021; Carroll, Ruppert, 1985; и др.). В частности, для масштабирования с целью приближения стандартного отклонения $SD'(y)$ для $y(\lambda)$ к $SD(y)$ распределения y , в формулу вводится среднее геометрическое G , занимающее, например, следующую позицию:

$$y(\lambda)' = \begin{cases} (y^\lambda - 1) / \lambda \times G^{\lambda-1} & \text{при } \lambda \neq 0 \\ G(\log y) & \text{при } \lambda = 0, \end{cases} \quad [2a]$$

Для каждой серии сравниваемых выборок подбирали предварительными расчетами один общий, наиболее удовлетворяющий критерию нормальности распределения, вариант. Формула [1] при $\lambda = 0$ использована для сравнения дистанций бегства ДБ разных ассоциаций кабанов, формула [2a] при $\lambda = 0.5$ применена для сравнения дистанций бегства в разные периоды года, несколько измененная формула [2a] – вариант [2б] для дистанций бегства в разных местообитаниях:

$$y(\lambda) = \frac{y^\lambda - 1}{\lambda \times G^\lambda} - 1 \quad [2б]$$

Опробованы другие возможные варианты с преобразованием значений $y(\lambda)$, полученных по формулам [1], [2a], [2б] функциями tg , arctg , arccos . Для подбора, предполагающего минимальное значение SD и/или остатков, опробованы значения λ от +3, +1.5, до +0.5, +0.3 и 0. Небольшие вариации λ не влияли существенно на приближение к нормальной функции. Поэтому для одной части выборок $y(\lambda)$ применены значения $\lambda = 0.5$, для другой $\lambda = 0$. Не все выборки удалось приблизить трансформацией к нормальному распределению согласно *Q-Q* диаграммам, показателям асимметрии (As) и эксцесса (Ex). Визуализация данных построением кумулятивных рядов и гистограмм с тестом Шапиро–Уилка (*SW-W*) позволила определить отличие выборок друг от друга в случае, когда параметрические критерии не обеспечивали полностью

корректность сравнения. Для сравнения свойств медиан (Me) применен медианный тест и Kruskal–Wallis ANOVA.

Для характеристики распределений используются также: M – среднее, G – среднее геометрическое, SD – среднее квадратичное отклонение, $CV\%$ – коэффициент вариации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Расстояния встреч РВ и наблюдений кабанов.

Среднее расстояние встреч всех кабанов, одиночек и групп разного состава за весь период изучения составило: $M = 66$ м, $Me = 65.0$, $G = 52.1$, $lim\ 6–210$, $SD = 40.24$, $CV\% = 61.09$, $n = 123$. При варьировании пределов расстояний в 35 раз

(табл. 1, 2) данное распределение полимодально, имеет отличие от нормального: $SW–W = 0.940$, $p < 0.01$, что указывает на сложный состав распределения, включающего выборки для особей разного пола, возраста, групп и особей, встреченных поодиночке, в разном лесу. Многие из этих “частных” выборок более приближаются к нормальному распределению, согласно проведенным тестам (табл. 1, 2). Это позволяет применить параметрические критерии для сравнения выборок при некоторой условности ($p > 0.05$) для четырех из них.

Увеличение среднего расстояния встреч (РВ) одиночек, самцов (табл. 1, 2) в период с 1974–1983 гг. к 2003–2015 гг. вполне достоверно: $t = -2.435$, $df = 31$, $p = 0.021$, но имеет сходство в дисперсиях: $F = 1.781$, $p_F = 0.252$. Также

Таблица 1. Расстояния встреч (РВ, м) разных особей и групп кабанов в 1974–1983 гг. и 2003–2015 гг. и значение критерия Шапиро–Уилка ($SW–W$) с вероятностью p для оценки нормальности распределения

Статистические показатели	Расстояния встреч групп и одиночек					
	Самцы в одиночку		Малые группы		Материнские группы	
	1974–1983	2003–2015	1974–1983	2003–2015	1974–1983	2003–2015
Среднее – M	54.1	84	70	76	46	78
Me	60	80	70	75.0	37.5	80.0
G	43.78	71.06	63.46	58.96	35.02	63.57
$Min–Max$	19–170	9–170	30–130	8–180	7–160	6–210
SD	30.36	30.36	32.9	50.40	33.68	45.19
CV	56.11	48.13	46.89	66.77	73.40	57.63
As	–0.04	0.29	0.52	1.14	1.58	0.84
Ex	–1.45	1.01	–0.72	1.52	3.94	1.35
N	20	13	11	23	26	30
$SW–W$	0.920	0.978	0.936	0.886	0.808	0.941
Вероятность p	0.101	0.870	0.485	0.013	0.004	0.089

Таблица 2. Расстояния встреч (РВ, м) с кабанов в течение всего периода изучения (с 1974 по 2015 г.) и значение критерия Шапиро–Уилка ($SW–W$) с вероятностью p для оценки нормальности распределений

Статистические показатели	Расстояния встреч групп и одиночек			Расстояния встреч всех кабанов	
	Самцы в одиночку	Малые группы	Материнские группы	в 1974–1983 гг.	в 2003–2015 гг.
Среднее – M	70	70	63	54	76
Me	70.0	75.0	64.5	52.5	77.5
G	58.7	58.4	49.8	43.5	60.34
SD	35.53	38.54	38.28	32.94	43.42
CV	51.14	55.15	60.96	60.71	57.49
As	0.48	0.77	0.73	0.76	0.89
Ex	0.82	0.97	0.42	0.66	0.82
n	31	33	54	56	67
$SW–W$	0.964	0.943	0.921	0.945	0.941
Вероятность p	0.365	0.082	0.002	0.053	0.001

различаются расстояния для материнских групп: $t = -3.031$, $df = 65$, $p = 0.004$ при сходстве дисперсий: $F = 1.80$, $p_F = 0.137$. Средние значения и дисперсии выборок для малых групп в эти два периода имели сходство: $t = -0.300$, $df = 32$, $p = 0.766$; $F = 2.336$, $p_F = 0.166$. Заметно увеличились и расстояния встреч для всей совокупности кабанов в период с 1974–1983 гг. по 2003–2015 гг. (табл. 2), с некоторым приближением (учитывая отклонение данных 2003–2015 гг. от нормального распределения), имеющим отличие средних: $t = -3.012$, $df = 122$, $p = 0.003$ и дисперсий: $F = 1.738$, $p_F = 0.036$.

Трансформированные по формуле [2а] (при $\lambda = 0.5$) выборки $y(\lambda)_{Gen}$ расстояний (РВ) имели сходство для одиночек и материнских групп в 1974–1983 гг.: $t = 1.392$, $df = 29$, $p = 0.174$; $F = 1.160$, $p_F = 0.723$, как и для одиночек и малых групп: $t = 0.855$, $df = 44$, $p = 0.397$; $F = 1.231$, $p_F = 0.649$. Однако $y(\lambda)_{Gen}$ расстояний для малых и материнских групп различались при сходстве дисперсий: $t = 2.04$, $df = 35$, $p = 0.049$; $F = 1.043$, $p_F = 0.998$. В 2003–2015 гг. таких различий не отмечено для всех этих категорий особей: $t = 0.530$, $df = 34$, $p = 0.599$ (для одиночек и малых групп); $t = 0.395$, $df = 42$, $p = 0.695$ (для одиночек и материнских групп); $t = -0.225$, $df = 52$, $p = 0.823$ (для малых и материнских групп), для всех при сходстве дисперсий (p_F от 0.437 до 0.711).

Наиболее часто (91 раз) встречи кабанов происходили с расстояний от 35–40 до 85–90 м. Группы (малые и материнские) более часто (32 раза), чем особей-одиночек (15) встречали с расстояний свыше 85 м. Однако сеголетков в составе рассредоточенных при пастьбе материнских групп не столь редко встречали в лесу летом с 6–30 м. В материнских группах нередко присутствовали самцы, которые выполняли функции разведки и защиты группы и вместе со свиньями или убегали с больших расстояний, или, наоборот, подпускали к себе на более близкие расстояния, чем другие члены группы, отвлекая преследователя. Происходили и неожиданные встречи с расстояний 9–25 м, например, кабанов, переходящих наш маршрут в густом лесу, купающихся в грязевых “ваннах” и ключах.

Сравнение расстояний, с которых участники исследования встречали кабанов, с дистанциями нападения тигра (см. Раздел “Расстояния, с которых тигр...”) показывает, что в 83 эпизодах (67.5%) они не превысили 80 м – наибольшего отмеченного автором расстояния нападения тигра на кабанов, в 28 эпизодах (22.8%) встречи произошли на расстоянии 30 м и менее и в 19 эпизодах (15.4%) – с 20 м и менее.

Небольшие расстояния встреч более характерны для периода с начала вегетации до массового опадения листьев (рис. 1), особенно при влажной погоде. В это время года 20.5% встреч кабанов

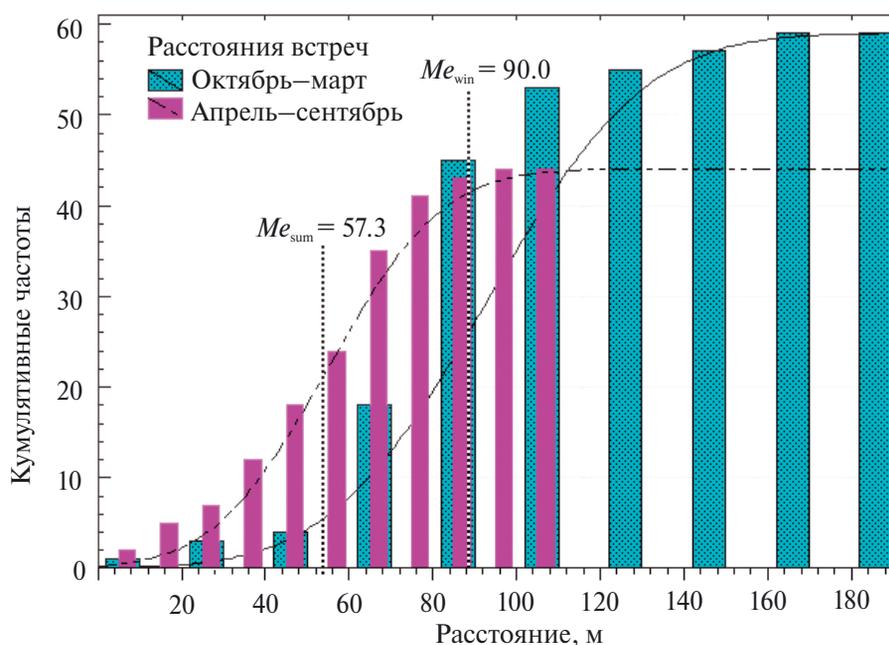


Рис. 1. Кумулятивные ряды распределений расстояний встреч РВ кабанов в разные периоды года. Значения медиан (Me_{sum} – “летом”, Me_{win} – “зимой”) показаны жирным пунктиром с цифрами; другие характеристики распределений для периода с октября по март: $M = 90.0$, $G = 86.77$, $SD = 32.03$; с апреля по сентябрь: $M = 55$ м, $G = 48.36$, $SD = 21.44$; изображены кривые квадратичных функций приближающих нормальных распределений.

произошло с расстояний меньше 35–50 м, зимой — только 5 раз из 59 встреч (8.5%). С массовым опадением листьев в лесу с дубом, ильмом (*Ulmus*), липой (*Tilia*), березой ребристой (*Betula costata*), кленами (*Acer*) кабанов нередко обнаруживали с дальних расстояний, но при шуме от сухих листьев, которые ворошили кабаны, к сеголеткам в ее составе все же можно было близко подойти (вплоть до 6–8 м). Значительное число встреч (41) зимой с расстояний больше 100 м находится вне верхних пределов расстояний в бесснежное время года (рис. 1). Заметен сдвиг средних значений ($M = 55$ м для “лета” и 93 м для “зимы”) и медианы (Me) в сторону больших значений для зимнего периода, по сравнению с бесснежным. Однако различий средних выборок за эти периоды по критерию MU -test не получено ($p > 0.05$). Отличие распределения для зимнего периода от нормального оказалось значимым ($SW-W = 0.866$, $p = 0.01$). Для бесснежного времени года распределение соответствует нормальному (при $SW-W = 0.954$, $p = 0.07$), что позволяет лишь с приближением (в связи с широкими пределами распределений) применить t -критерий для их сравнения: $t = 6.955$, $df = 101$, $p < 0.001$; $F = 2.232$, $p_F = 0.007$.

Дистанции бегства (ДБ). Общая для всех кабанов дистанция бегства в разные сезоны года составила 84 м ($Me = 80.0$, $SD = 28.48$, $CV = 34.11\%$, $n = 98$). Распределение имеет существенное отклонение от нормального: $SW-W = 0.909$, $p > 0.001$, значительные $As = 1.19$ и $Ex = 2.27$, полимодальность. По отношению к медиане число вариант (52)

с меньшими значениями расстояний близко к числу (46) с большими значениями.

Частные распределения ДБ для одиночек и особей в составе разных групп в 1974–1983 гг. и 2003–2015 гг. позволили выявить большую согласованность с нормальным распределением, особенно их функции $lg(ДБ)$, т.е. при $\lambda = 0$ (табл. 3). Однако при увеличении средних ДБ самцов, одиночек и материнских групп в 1.2 раза с 1974–1983 гг. к 2003–2015 гг. их сравнение, в том числе и по $lg(ДБ)$, не показало существенных различий для каждой из выделенных когорт кабанов в эти периоды: для всех сравниваемых диад в 1974–1983 гг. и 2003–2015 гг. t -Стьюдента от -0.61 до 1.88 при $p > 0.05$. Не выявлено и значимых различий ДБ при сравнении разных когорт друг с другом за каждый период исследований: t -Стьюдента от -0.84 до 1.49 при $p > 0.05$.

С учетом небольших различий между дистанциями бегства одиночек и групп, данные для разных ассоциаций кабанов объединены в выборки за все время изучения (рис. 2), которые также не выявили большого отличия по функциям $lg(ДБ)$ от нормального распределения: для одиночек $SW-W = 0.977$, $p = 0.70$; малых групп — 0.939, $p = 0.10$; для материнских групп — 0.965, $p = 0.22$. Существенно не различались средние значения $lg(ДБ)$ для одиночек ($M = 1.89$) и малых групп ($M = 1.94$; $t = -1.44$, $df = 54$, $p = 0.157$), одиночек и материнских групп ($M = 1.87$; $t = 0.48$, $df = 68$, $p = 0.063$). Различие (для зависимых выборок) определено для материнских и малых групп ($t = 2.32$, $df = 26$, $p = 0.028$), встреченных отдельно от первых, но в другое время нередко

Таблица 3. Дистанции бегства (ДБ, м) кабанов и значения их lg -функции в 1974–1983 и 2003–2015 гг.

Статистические показатели	Самцы в одиночку				Малые группы				Материнские группы			
	1974–1983		2003–2015		1974–1983		2003–2015		1974–1983		2003–2015	
	ДБ (y)	$lg(y)$	ДБ (y)	$lg(y)$	ДБ (y)	$lg(y)$	ДБ (y)	$lg(y)$	ДБ (y)	$lg(y)$	ДБ (y)	$lg(y)$
Среднее – M	76.5	1.87	85.6	1.91	90.0	1.94	90.8	1.94	68.6	1.79	84.6	1.90
Me	82.50	1.92	82.50	1.92	90.0	1.95	85.0	1.93	65.0	1.81	85.0	1.93
G	73.5	1.86	1.92	1.89	87.4	1.94	87.2	1.94	62.9	1.79	79.5	1.89
Min–max	40–100	1.54–2.0	45–170	1.60–2.23	50–130	1.69–2.11	55–180	1.74–2.25	45–160	1.36–2.20	40–170	1.54–2.23
SD	20.28	0.14	32.80	0.16	22.50	0.12	29.68	0.12	30.29	0.19	30.51	0.16
CV	26.51	7.45	38.31	8.58	25.00	5.94	32.69	6.27	44.18	10.63	36.05	8.40
As	-0.97	-1.55	1.05	-0.02	0.19	-0.79	1.95	1.07	1.65	0.47	0.87	-0.32
Ex	0.42	2.44	1.75	-0.01	1.21	2.32	4.31	1.92	5.40	1.71	1.54	0.30
n	10		16		9		19		16		28	
$SW-W$	0.938	0.849	0.929	0.979	0.916	0.891	0.796	0.913	0.828	0.904	0.940	0.971
Вероятность p	0.474	0.056	0.242	0.952	0.358	0.206	0.001	0.082	0.007	0.094	0.124	0.628

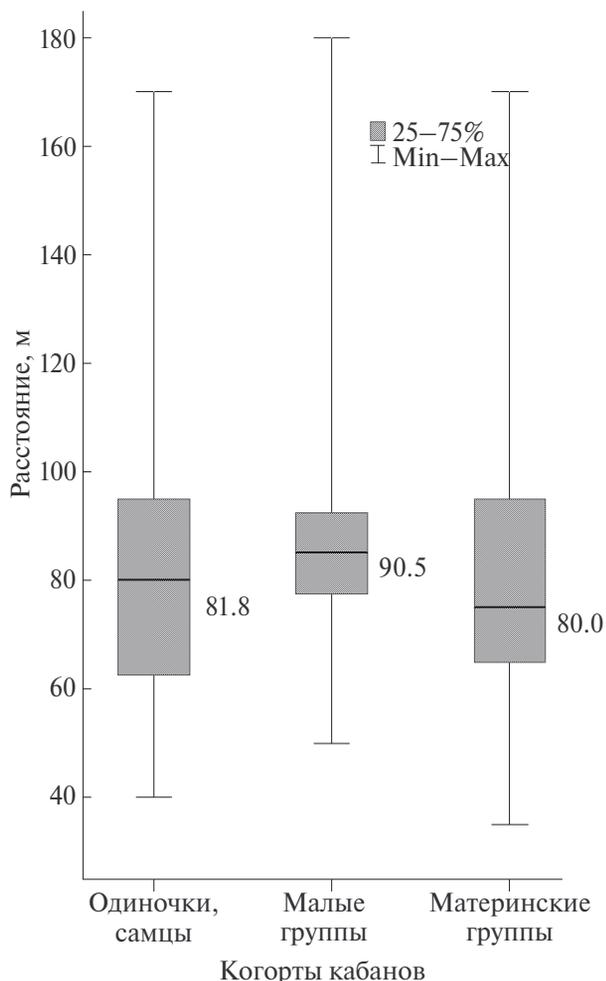


Рис. 2. Дистанции бегства ДБ разных когорт кабана, по данным за весь период изучения с 1974 по 2015 г.; показаны значения медиан (жирные линии), пределы распределения, боксы, отграниченные верхним и нижним квантилями; другие характеристики ДБ самцов, одиночек: $M = 82$ м, $SD = 26.81$, $n = 28$; малых групп: $M = 91$ м, $SD = 27.16$, $n = 28$; материнских групп: $M = 80$ м, $SD = 30.19$, $n = 42$.

объединяющихся с материнскими группами. Различий не определено и по медианному тесту, и тесту Kruskal–Wallis ANOVA: χ^2 для всех сравнений от 10.86 до 19.27 при p от 0.37 до 0.86.

В сравнении с расстояниями встреч (РВ) с кабаном (табл. 2) распределение дистанций бегства (ДБ) ограничено нижним пределом около 35 м (рис. 2), немного меньшим верхним пределом (180 м). Оно заметно меньше варьирует: CV для одиночек составило 32.78%, для малых групп – 29.99% и для материнских групп – 37.75%.

Возможность маскировки среди густой растительности, вероятнее, обуславливает сдвиг дистанций (ДБ) в сторону меньших значений в хвойном

(кедровнике с елями и пихтой) и смешанном (кедровнике с дубом и другими деревьями) лесу по сравнению с просторными дубняками, особенно при чередовании леса и лугов (рис. 3а, 3б). Среднее ДБ в хвойном лесу ($M = 77$ м, $G = 74.8$, $SD = 19.7$, $CV = 25.5\%$, $n = 67$) почти в 1.6 раза меньше, чем в парковых дубняках ($M = 125$ м, $G = 122.5$, $SD = 25.5$, $CV = 20.4\%$, $n = 67$). Нормализованные функции данных распределений (рис. 3б) существенно различны: $t = 10.39$, $df = 97$, $p < 0.001$.

Распределения ДБ в кедровнике и дубняке имеют сходные показатели варьирования ($CV\%$). Однако минимальные ДБ в кедровнике (35 м), например, у свиный с шестью сеголетками в августе 1974 г., регулярно (20 дней наблюдения) посещающими кабанью купалку среди кустарника на седловине, более чем в два раза меньше, чем в дубняке с лугами летом. С наиболее дальних расстояний (180 м) свиный с секачом убежали с берега лагунного озера в заросли тростника (*Phragmites*) днем (21.03.2008 г.), заметив с 210 м автора, вышедшего из леса к озеру; также убежали с расстояний 160, 110 и 140 м два сеголетка (20–22.03.2008 г.), разыскивающие пищу среди груд морских выбросов на побережье поздним вечером. В этих случаях точное опознавание кабаном человека, медленно направляющегося к ним по берегу озера, моря в сумерки визуально, по звуку было почти невозможно, как и по запаху в связи с тем, что во время наблюдений было затишье или в другие дни ветер дул от кабанов к наблюдателю. Однако в кедровнике (с дубом на южном склоне) наибольшие установленные расстояния ДБ кабанов (до 150 м) были почти такими же, как и в просторном дубняке весной и зимой. В этих случаях кабан в таких лесах при неглубоком снеге, заметив движущегося в промежутках между деревьями человека, сразу обращался в бегство, уходя нередко в более густые заросли, через водораздельный гребень, ложину на другой склон водораздела.

Возможности маскировки в лесу в связи со стадией вегетации определенно влияют и на различие распределений ДБ кабанов в разные периоды года (табл. 4). Средняя дистанция бегства в бесснежный период года почти в 1.7 раза меньше, чем с осени до весны, медиана в 1.5 раза при варьировании вплоть до 85 м ($CV = 21.95\%$) и до 64–180 м ($CV = 19.50\%$) соответственно. Пределы значений этих двух выборок, определенные по формуле [2а] (при $\lambda = 0.5$ и $G_s = 21.95$ для бесснежного периода и $G_w = 96.9$ с октября по март), даже не пересекаются друг с другом: $t = -10.39$, $df = 97$, $p < 0.001$; $F = 1.02$, $p_F = 0.912$.

Ситуаций, когда звери не могли точно определить движущийся субъект с дальнего расстояния, немало. При этом установить момент начала

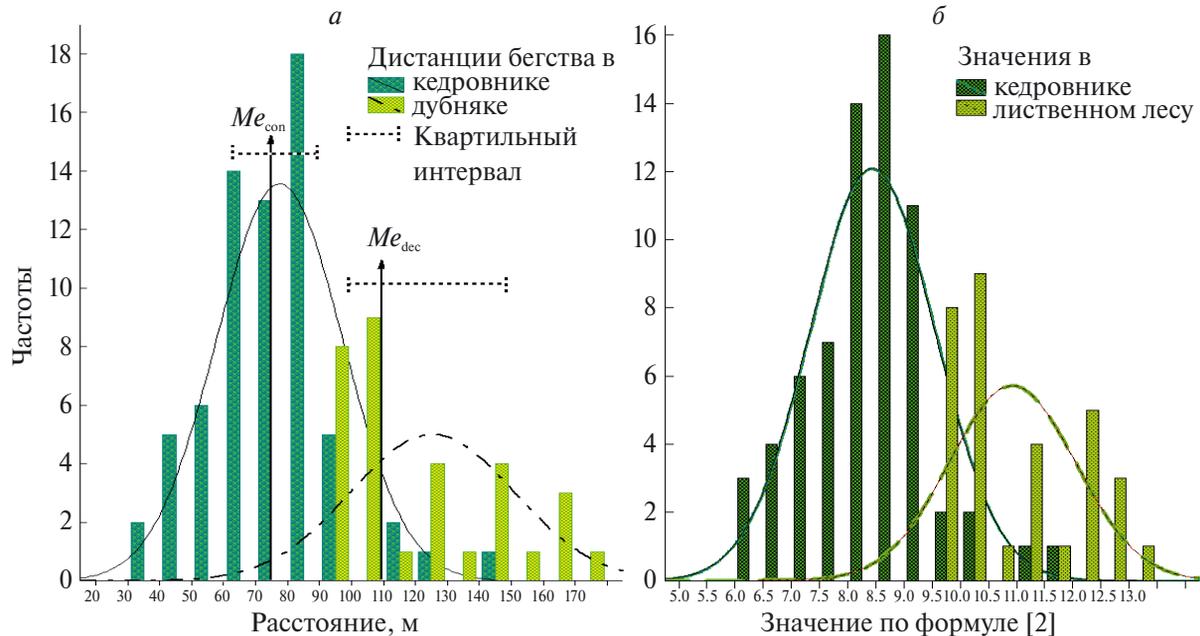


Рис. 3. Гистограммы распределений дистанций бегства ДБ кабанов (а) и их нормализованных функций, определенных по формуле [26], (б) с кривыми модельных нормальных распределений в лесу со значительным участием хвойных (кедровники разных типов, с елями, подростом пихты) и в лиственных лесах (преимущественно в дубняках); на рис. 1а Me_{con} и Me_{dec} – медианы ДБ в хвойном и лиственном лесу соответственно (показаны стрелками, пределы квартилей – пунктиром); показатели распределения ДБ в кедровнике: $M = 77.2$ м, $SD = 19.71$, $CV = 25.52\%$; в лиственном лесу: $M = 110.1$ м, $SD = 25.51$, $CV = 20.43\%$; на рис. 1б – показатели нормализованного распределения ДБ в кедровнике: $M = 8.42$, $SD = 1.10$; $SW-W = 0.9$, $p = 0.09$; в лиственном лесу: $M = 10.89$, $SD = 1.10$; $SW-W = 0.90$, $p = 0.01$.

бегства, ухода от наблюдателя было не всегда возможно, так как не всегда бегству кабанов предшествовали громкие сигналы тревоги. В некоторых случаях они молча уходили медленной рысью (7.02.2013 г. 8 особей друг за другом вслед за крупной свиньей) или шагом, в том числе секачи при встрече с нами в период гона, летом.

Небольшие расстояния начала бегства (и подпускания к себе) отмечены во время наблюдений затаивания кабанов при появлении потенциально опасного субъекта. Так, в феврале 1978 г., в 11–11 ч 30 мин свинья, шедшая впереди семейного союза из девяти особей разного возраста, издала очень тихий предупреждающий сигнал “чуфф”, заметив с 45–50 м автора, вышедшего из-за гребня высокого скального берега реки. Все кабаны, только что перешедшие друг за другом заснеженную реку, сразу легли в снег (высотой 30–35 см) в цезаниево-ильмовом лесу поймы. Автор остановился. Кабаны через 10–15 с и после повторного более громкого сигнала тревоги с 45 м побежали друг за другом к склону водораздела на другом берегу. Более обычное затаивание отмечали у кабанов, ослабленных голодом, например: в голодном феврале 2013 г., при глубоком снеге на стойбище кабанов у гребня водораздела у свиньи с сеголетками,

подпустившими к себе на 40 м в редком высоком кедровнике с дубом, в марте 2013 г. у двух свиней, отделившихся от сеголетков и друг от друга. Эти самки в голодную зиму при неурожае желудя (до 0 баллов) обычно перерывали почву на лугах крутых откосов у берега моря, в том числе и днем. Если свиней заставали у откоса, то они забирались на склон, где затаивались среди травы и низкого кустарника в 15–20 м от автора. На близкие расстояния (до 15–17 м), затаиваясь у комлей, стволов деревьев, подпускали к себе свиньи с недавно рожденными сеголетками (март 2005 г. и др.). В конце марта 1976 г. свинья, находясь в гнезде опороса у кабаньей купалки на седловине водораздела вместе с шестью родившимися день назад сеголетками, на расстояние не более чем 10–12 м подпустила к себе тигра и затем галопом убежала в сторону, увлекая хищника за собой (данные инспектора Б.А. Ковалева).

Своеобразный вариант затаивания – выжидание (или пережидание) после обнаружения кабанями предполагаемой опасности издали – мы наблюдали и при неглубоком снеге, и при достаточном количестве пищи. Так, 23.03.2006 г. в сумерки два сеголетка, устроившиеся в дубняке на свою регулярную лежку, высланную собранными кабанями

Таблица 4. Дистанции бегства (ДБ, м) кабанов в разные периоды года

Статистические показатели	В бесснежный период, с апреля до конца сентября		С осени до весны	
	Дистанции	Значения по формуле [26]	Дистанции	Значения по формуле [26]
Среднее – <i>M</i>	60	102.29	99	174.94
<i>Me</i>	65.0	107.95	95.0	172.21
<i>G</i>	58.41	101.42	96.9	174.03
<i>Min–Max</i>	35–85	75.14–125.64	64–180	137.82–237.02
<i>SD</i>	13.15	13.26	19.23	18.36
<i>CV, %</i>	21.95	12.96	19.50	10.49
<i>As</i>	0.14	–0.30	1.22	0.89
<i>Ex</i>	1.07	–1.01	2.34	1.31
<i>n</i>	41		57	
<i>SW–W</i>	0.950	0.945	0.913	0.942
<i>p</i>	0.07	0.05	0.001	0.01

ветками, выскочили с нее только тогда, когда автор по сухим листьям подошел к ним на 10 м. Число случаев выжидания при обнаружении и уходе от опасности с более дальних расстояний, вероятно, не столь мало, в том числе и у взрослых особей. Например, 29.01.2015 г. автор, следуя вдоль основания водораздела, заметил присутствие кабанов (двух свиней с сеголетками) только тогда, когда одна из свиней подала сигнал тревоги и кабаны обратились в бегство. Кабаны, находясь в кедровнике с густым подростом пихты, рододендрона (*Rhododendron sichotense*) на крутом склоне, явно заметили приближающегося к ним по хрустящему насту автора с дальнего расстояния, но подпустили к себе на расстояние ≈ 40 м. В этот же период (6.12.2014 г.) секач, обычно сопровождающий свиней данного участка в период гона, вполне целенаправленно подошел по просторному кедровнику с 350–400 м к автору по такому насту на 20 м.

Эти факты дополнительно указывают на то, что кабаны не всегда точно могут быстро идентифицировать посторонний субъект по звуку и уйти. Об этом свидетельствуют и случаи подхода секачей в период гона, а также других особей к источнику звука. В августе 1976 г., например, девять сеголетков без взрослых подбежали с ≈ 80 м со склона на звук шагов автора на расстояние ≈ 8 м. Также и особи второго года жизни подходили к нам на расстояние до 9–17 м по глубокому снегу в зарослях пихты и рододендрона вблизи широко рассредоточенных друг от друга кабанов семейного союза (январь–февраль 2012 г.).

Расстояния, с которых тигр и бурый медведь нападали на кабанов варьируют для тигра почти в 16 раз (табл. 5), при успешной охоте – в 4 раза и при неудаче – почти в 9 раз. Среднее расстояние всех

нападений тигра немного смещено в сторону меньших значений. Для успешных нападений, которые произошли в 11 эпизодах из 24, это расстояние почти совпадает со значением медианы.

Распределения расстояний при удачном и неудачном для тигра исходах охоты не столь существенно отличаются от нормального распределения (табл. 5). Однако в связи с небольшим количеством данных использовано сравнение по функциям *Ig*, которое показало различие этих выборок: $t = -2.798$, $df = 22$, $p = 0.010$; $F = 2.627$, $p_F = 0.014$. Тем не менее оба распределения значительно перекрываются друг с другом, и не все нападения тигра с расстояния менее 15–20 м обеспечивали успех охоты. Так, закончились неудачно нападение 05.02.2008 г. тигрицы с 17 м после подкрадывания к группе кабанов второго года жизни, нападение тигра с 23 м в темное время суток 12–13.01.2012 г. на кабана-самца третьего года жизни и даже нападение с 10–15 м на сеголетков и особей второго года жизни (данные инспекторов В.А. Воронина, В.А. Чернышева и автора).

Наиболее часто (16 прослеженных случаев) нападения тигра происходили с расстояния от 7–8 до 17–20 м. С минимального расстояния (5 м) самец тигра поймал сеголетка ранним утром 4–5.03.2013 г. Перед этим тигр прошел шагом и рысью вдоль следа группы сеголетков и фактически догнал ослабленное голодом животное. В другой ситуации тигрица вначале напала на более крупного секача и ранила его, затем догнала шагом и рысью более мелкого, бросилась за ним с 15–18 м и убила (данные инспектора А.Д. Сайко). С наибольшего отмеченного расстояния (80 м) хищник напал на двух кабанов третьего года жизни (5–6.02.2008 г.), повернув к ним с ≈ 300 м

Таблица 5. Расстояния (м) успешных ($ДН_{kill}$) и неудачных ($ДН_{no\ kill}$) нападений тигров на кабанов и значения функции $lg(D_i)$ этих расстояний

Статистические показатели	Успешное нападение		Неудачное нападение		Общее расстояние нападения, $ДН_{sum}$
	$ДН_{kill}$	$lg(ДН_{kill})$	$ДН_{no\ kill}$	$lg(ДН_{no\ kill})$	
<i>M</i>	13.8	1.11	30.2	1.39	22.7
<i>Me</i>	14	1.16	23	1.36	16.5
<i>SD</i>	4.79	0.18	20.44	0.29	17.25
<i>CV, %</i>	34.68	16.07	67.62	20.78	75.99
<i>Min–Max</i>	5–21	0.69–0.95	9–80	1.32–1.90	5–80
<i>SW–W</i>	0.98	0.91	0.88	0.97	–
<i>p</i>	0.95	0.27	0.07	0.86	–
<i>n</i>	11		13		24

с водораздела в кедровнике с лиственницей и высоким подростом – “жердняком” пихты. В этом случае, как и в некоторых других (восьми случаях, по нашим данным), когда хищник нападал с расстояний 35–50 м и больше, переход тигра от шага и рыси к прыжкам, в том числе и после подкрадывания, был спровоцирован кабаном, явно заметившим приближение хищника и заблаговременно обратившимися в бегство.

Кабаны способны обнаружить движущегося хищника в лесу с дальних расстояний. В ноябре–декабре, особенно при хрустящем насте, секачи замечали автора по звукам шагов и подходили к нему с расстояний до 0.5–0.8 км, что позволяет предполагать такую же способность к восприятию этих звуков и у других особей. С расстояния 90 м кабаны визуально замечали движущегося тигра (25.02.1980 г. в 10–11 ч), следящего за семейным союзом с гребня водораздела в парковом кедровнике. В предутренние часы с 04.03 на 05.03.2013 г. на участке “Благодатное” три свиньи заметили тигра-самца, подходящего к устью ключа по песчаному пляжу берега моря, не менее чем со ста метров. Тигр выдал свое присутствие, вероятно, звуками, которыми сопровождалось не только его перемещение по песку и через ключ, но и мечение комля сухого дерева. Хищник определил присутствие кабанов, вероятно, с помощью обоняния, направился от устья ключа к их свежим лежкам на террасе, но точно установил их близкое присутствие только тогда, когда вышел на террасу. Пока тигр проходил вдоль ключа по их следам, замыкающимся у лежек на террасе, свиньи убежали с этого места на расстояние более километра, и хищник, пройдя по следу на лугах, прекратил их выслеживание. Особые затруднения тигр испытывает при подходе к потенциальной добыче по хрустящему насту. В приведенном ниже эпизоде этот фактор

исключил успех охоты тигра-самца на ключевом участке “Зимовейный” на срок свыше двух недель.

Зимой 2005–2006 гг. до начала февраля тигр-самец, посещая участок “Зимовейный”, трижды проходил вдоль р. Серебрянка и вверх вдоль ее двух притоков. Концентрации изюбрей и косуль к 28.01–1.02 поддерживались в приречном лесу, особенно в чозеннике левобережья реки и в кедровнике на прилегающих склонах. 29–30.01 вблизи устья ключа Зимовейный тигр добыл крупную свинью, подойдя к малой группе кабанов с крутого малоснежного склона. До 12.02 почти каждые сутки хищник удалялся от добычи на расстояние до 4 км вдоль реки и ее притоков и возвращался к ней другим путем. Его рык был слышен в разное время суток с расстояния 1.5–2 км, особенно если тигр заставал на добыче орланов (*Haliaeetus albicilla*) и врановых (*Corvus*) или, вероятно, слышал звуки шагов автора по хрустящему насту с расстояния не менее 1 км. Такое поведение тигра и наст, препятствующий подходу к жертве и успешной охоте, способствовали рассредоточению большинства копытных от реки и из леса долины вдоль боковых притоков и на склоны. Глубина снега (46 см) в горном кедровнике была больше, чем в долине (29 см), и пища этих копытных на склонах состояла из редкого лиственного подростка и лишайника (*Usnea*, *Evernia*) с упавших ветвей. 15.02 тигра, убегающего по небольшому притоку реки, наблюдал инспектор с ≈40 м в 5 км от прежней жертвы – кабана. 18.02 автор, проходя тем же маршрутом, определил присутствие хищника на высоком обрыве берега реки по треску наста и сломавшейся ветви в 1.5 км от кабана-жертвы. Тигр убежал, но спустя несколько часов проследовал более 5 км за автором до кордона заповедника, лежал у поляны перед кордоном, ночью обошел с 20 м кордон по кустарнику склона приречной террасы, прошел по дороге

еще 3 км, затем повернул и двинулся по лесу в обратном направлении.

Бурые медведи выходили из берлог в конце марта, когда корка наста, образовавшаяся в некоторые ночи, днем обычно исчезала. Выйдя из берлог, медведи, в первую очередь самцы, направлялись к рекам, по пути посещая некоторые зимние стойбища кабанов на абсолютных высотах до 700–850 м, подбирали павших особей. На одном таком стойбище на водоразделе между притоками ключа Серебряный на высоте около 850 м над ур. м. мы обнаружили три места, где хищник добыл двух кабанов, вероятно, не успевших убежать по глубокому снегу в лиственничнике северного склона, и подобрал одного погибшего. Медведь нагреб на туши кабанов ветви рододендрона и лесную подстилку. От кабанов к июню остались лишь кучи волос и мелкие осколки костей. Свежие лежки, на одной из которых 12.08.1974 г. с 6–8 м днем был встречен крупный медведь-самец, мы отмечали недалеко от этих “захоронок” в лиственничнике с зарослями рододендрона и багульника (семейство *Ericaceae* род *Ledum*) еще в июле и августе. Летом следы двух видов медведей нередко отмечали в грязи кабаньих купалок поблизости от этого места.

В зимние периоды 1978 и 2004 гг. у рек к концу марта скапливалось немало останков жертв тигра и рыси – до 13 и больше на расстоянии 11–12 км вдоль русла р. Серебрянка. На этом отрезке русла в марте–начале апреля 2004 г. останки собирали 6–8 бурых (среди них 3–5 крупных самцов) и 2–3 гималайских (*U. thibetanus*) медведей. Бурые медведи задерживались у рек на срок до двух недель, каждый на определенном участке до 3.5–5 км вдоль русла, посещая и склоны гор. После зим, когда падали у рек было немного (2005, 2006 гг. и др.), медведи, обследовав реку и окружающий лес, не задерживались, перемещались по долине и уходили в горный лес. Появление значительного количества этих хищников в средней и нижней части склонов от основных водоразделов, в лесу долины и у рек приводило к заметному увеличению подвижности копытных. Часть населения кабанов покидала свои участки в кедровниках склонов гор, где ходили медведи, на нашем ключевом участке “Зимовейный” переходили по льду реку Серебрянку и уходили в дубняки на крутом бесснежном водоразделе по ее левому берегу. В конце марта и начале апреля 2004 г., например, 3 семьи кабанов и 4 одиночные особи перешли наш маршрут протяженностью 3 км вдоль реки и ушли на водораздел ее левого берега. Мы отмечали также преследование кабанов вначале одним медведем, который затем сходил со следа. Однако на следы тех же кабанов вскоре выходил другой медведь. Значительная активизация перемещений изюбрей и кабанов наблюдалась

зимой 2014–2015 гг., когда вблизи устья притоков реки (ключи Глубокий, Зимовейный, Малый Поднебесный) обитал выводок тигрят.

Бурый медведь, так же как тигр, способен подойти к кабану на близкое расстояние при отсутствии хрустящего наста и сухих листьев. Так, в темное время суток с 04 на 05.04.2004 г. крупный медведь (длина отпечатка задней стопы – плантарной мозоли 27 см) вначале, следуя за группой из трех кабанов, напал на них в кедровнике на склоне, затем преследовал одного из них более 3 км вдоль ключа и через реку по неглубокому (до 8–20 см) мокрому снегу. Опередив медведя у реки и вновь перейдя на ее правый берег, кабан второго года жизни бродил в лесу, иногда копая мокрый снег и грунт. Медведь по его следу от реки приблизился к нему на 10–12 м, прошел за бредущим кабаном около 100 м. Когда тот повернул к медведю, хищник, до этого подошедший коротким шагом (медленно) и остановившийся под наклоненным стволом сломанного дерева, напал с 5.5–6 м. Кабан сразу побежал галопом перпендикулярно своей прежней траектории около 300 м. Далее он бежал широкой рысью и через 2 км свернул в горы. Медведь следовал по его следу то галопом, то рысью. На склоне, где было немало следов разной давности других кабанов, медведь сошел со следа преследуемого кабана. Общая протяженность погони от места нападения на группу кабанов вместе с фрагментом подкрадывания медведя достигала 6.5 км. Однако 6.04 в 0.5 км от места, откуда кабан и медведь повернули в горы, мы встретили совершенно свежий медвежий след такого же размера (плантарная мозоль 27 см). Хищник рысью и шагом шел вдоль следа семьи кабанов, появившейся из горного кедровника. Медведь спрыгнул со льда в полынью и последовал за кабанями на крутой склон левого берега реки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Дистанции бегства – наиболее важный параметр поведения, предотвращающего гибель животного во многих ситуациях. Другой используемый в статье показатель – расстояние встреч со зверями РВ – меньше (66 м), чем средняя дистанция начала бегства ДБ (84 м), варьирует в заметно больших пределах (CV%, табл. 1, 2), чем ДБ (CV от 29.99 до 37.75%) и отражает разнообразие встреч с опасным субъектом в характерной для кабана и хищника среде заповедного леса Сихотэ-Алиня. Увеличение среднего расстояния встреч за период с 1974–1983 гг. по 2003–2015 гг. (табл. 1, 2) особенно заметно у взрослых особей-одиночек (в 1.6 раза) и материнских групп (в 1.7 раза), для всех кабанов в 1.4 раза при некотором снижении CV,% для этих когорт (табл. 1). Такое увеличение происходило

на фоне многолетнего снижения численности этого вида в заповеднике и на наших ключевых участках с 1974–1983 гг. к 2000-м гг. не менее чем в 1.5–2.5 раза, с 12–38 до 10–15 особей на 10 км². Число тигров, а также и их посещений мест обитания кабана на горных склонах, наоборот, возросло (Зайцев, 2012, 2024).

Более постоянное среднее значения ДБ (с наибольшим, но при $p > 0.05$ увеличением в 1.1–1.2 раза, к 2003–2015 гг.), вероятно, предопределяется стереотипом реагирования, реализуемым при не особенно большом диапазоне критических расстояний, что и предполагается в использовании этого показателя (Walther, 1968; Баскин, 1970; Frid, Dill, 2002; Cooper, 2008; Piratelli et al., 2015; и др.).

Сравнение ДБ при избегании человека или хищника затруднено. Однако для редко наблюдаемых эпизодов подхода тигра к кабанам можно отметить сходство верхних пределов вариаций ДБ при встрече с этими субъектами – 90 м, 100 м и более. Кабаны начинали бегство с дальних расстояний (до 100–180 м), почти сразу, как только визуально замечали движущегося наблюдателя или тигра в парковом лесу, на берегу моря, озера. Точная идентификация субъекта кабанам в таких ситуациях была почти невозможна. Поэтому можно полагать, что дистанция ДБ представляет собой параметр унифицированного реагирования на определенный класс субъектов, которые потенциально могут быть опасными для вида-жертвы в условиях заповедника. Однако, если в некоторых ситуациях субъект был идентифицирован кабанам как ограниченно опасный, они были способны подпустить его к себе на более близкие расстояния. Подобные факты отмечены и другими авторами. Так, Колчин (2017) наблюдал сбор кабанам упавшего с шишками ореха и желудя поблизости от гималайских медведей, которые и в других ситуациях не представляют для взрослых кабанов большой опасности. Середкин с соавторами (2012а) отмечали присутствие кабанов на участках леса, где такую же пищу собирали бурые медведи, не пытавшиеся преследовать кабанов. Агрегации медведей с копытными, которые поддерживали до хищников дистанцию 150–200 м, наблюдались и в Прибайкалье (Мельников, 2012).

Увеличение среднего расстояния встреч РВ к 2003–2015 гг., вероятно, обусловлено повышением общего уровня бдительности у многих особей, вожаков, сторожей групп. И в 2003–2015 гг. встречи автора с сеголетками в составе материнских групп, реже с более старшими кабанам, происходили с близких расстояний. Однако возрастание среднего РВ в 2003–2015 гг. при снижении численности кабана увеличивает вероятность выживания многих особей, особенно сеголетков,

имеющих в группе нередко пониженный уровень бдительности. Хотя на реакции специальной настороженности кабаны затрачивают относительно немного времени (Зайцев, 2025), для них характерна дистанция бегства (ДБ), среднее значение которой почти соответствует наибольшим расстояниям нападения тигра (60–80 м) и которая достаточна для заблаговременного избегания нападения тигра и медведя. К тому же кабаны способны почти моментально реагировать на нападение хищника, особенно при обычной охоте тигра скрадыванием. Такая реакция спасала кабанов и при скрадывании их бурым медведем. Медведь обычно перемещается в лесу достаточно бесшумно, однако приведенный эпизод 2004 г. характеризует уникальную способность этого хищника к скрадыванию при сближении с намеченной жертвой с расстояния более 100 м и после ее преследования около 3 км. Способы охоты медведя на копытных разнообразны, включают и такие приемы, как выслеживание изюбря по реву самцов в период гона, что отмечали автор в Сихотэ-Алине (Зайцев, 2012) и Мельников (2012) в Прибайкалье. Для Сихотэ-Алиня в основном известны эпизоды с добычей кабана медведем после длительного, вероятно, изнуряющего жертву преследования (Костоглод, 1981). Приведенный в статье эпизод с преследованием кабана 6.5 км свидетельствует и о способности хищника чередовать приемы преследования жертвы, а также менять объекты преследования при обнаружении, например, потенциально более доступной добычи (сеголетков со свиньей).

Разные половозрастные группы кабана выполняют в ассоциациях определенные социальные функции и имеют особенности оборонительного поведения, связанного с обеспечением безопасности членов группы (Maynhardt, 1981; Лозан, 1983; Царев, 2000; Focardi et al., 2015; Masilkova et al., 2021; Зайцев, 2024, 2025; и др.). Сходство средних значений, медиан расстояний встреч, дистанций бегства разных когорт кабана, по приведенным данным, объясняется значительной вариацией каждой выборки при общей для особей способности обнаруживать хищника, а также коллективным избеганием опасности. Особи, встречаемые поодиночке, в другое время нередко входят в состав ассоциаций, что способствует формированию унифицированных приемов избегания хищника.

Средние значения РВ и ДБ формируются при затягивании начала бегства – выжидании (или пережидании) с момента обнаружения опасности, нередко по звуку. Такое поведение, вероятно, обычно, хотя наблюдения явного выжидания немногочисленны. Оно позволяет определить субъект, следить за ним и, вероятно, предотвращает многие ситуации бегства от мнимой угрозы,

например, при встрече кабанами оленей, косуль (Зайцев, 2025). Затягивание начала бегства в ряде эпизодов имело свойства затаивания — кабаны сосредоточивались на слежении за субъектом, маскировались, в том числе ложась, и прекращали другую деятельность. Уход от опасности не всегда сопровождался громким предупреждающим сигналом, и кабаны старались уйти незамеченными.

Явное затаивание, в том числе и при появлении тигра, наблюдали у свиней в первые 6–9 дней после родов (Зайцев, 2024). Зимой такое поведение отмечали реже (около 1.1% встреч). Но более часто затаивались ослабленные голодом кабаны. Затаивание с укладыванием в траву или заросли кустарника наблюдались у свиней и сеголетков до августа в регионах, где основной фактор, вызывающий тревогу зверей, связан с присутствием и охотой (без собак) человека (Молдавия; области Центральной России; Дозан, 1983; неопубликованные данные автора). Небольшая доля наблюдений явного затаивания у взрослых кабанов на охраняемой территории Сихотэ-Алиня, вероятно, обусловлена способами охоты двух видов крупных хищников — поиском по запаху, следу, скрадыванием, преследованием по шуму, запаху со следа, запаховому шлейфу (Костоглод, 1981; Матюшкин, 1991; Зайцев, 2012, 2024).

Затаивание и некоторые ситуации переживания опасности предполагают маскировку кабанов среди окружающей обстановки. Оценка возможности своей маскировки предопределяет различие расстояний РВ кабанов и особенно дистанций ДБ в лесу разного состава и структуры, в период вегетации и зимой (рис. 3, табл. 4). Эти показатели в период вегетации меньше (средних значений ДБ до 1.7 раза), чем осенью после листопада и зимой, когда шуршание листьев, хруст наста позволяет к тому же заметить хищника с дальних расстояний.

Опубликованных данных о дистанции нападения тигра на копытных немного. Авторы приводят сходные значения для охот тигра на кабана и изюбря: обычно от 10 до 30 м (Животченко, 1981); 20 м и меньше в 90% встреч (Матюшкин, 1991). Юдаков и Николаев (1987) определяют среднюю дистанцию нападения тигра на кабанов в 20.3 м. При успешной охоте на взрослых особей эти расстояния изменялись от 8 м до 15 м ($\overline{AD} = 10$ м) и на сеголетков от 4 до 30 м ($\overline{AD} = 16$ м). При неудачной охоте тигр нападал на кабанов с расстояний от 4 до 60 м ($\overline{AD} = 31$ м). Результаты исследований этих авторов, как и приведенные в данной статье (табл. 5), свидетельствуют о значительном варьировании ДН. Следует отметить, что нападение хищника с дальних расстояний (свыше 35–40 м и вплоть до 80 м), по нашим данным, было спровоцировано кабанами,

заблаговременно заметившими приближающегося к ним тигра.

Минимальные расстояния, на которые автору и другим участникам исследований удавалось приблизиться к кабанам (от 5–6 до 15–20 м), почти такие же, как и минимальные расстояния приближения тигра к кабанам при скрадывании или “охоте с хода” (Юдаков, Николаев, 1987; Зайцев, 2024, данные этой статьи). Мы встречали кабанов с расстояний в пределах дистанции нападения тигра (в среднем с 22.7 м) не столь редко, особенно летом. 67.5% встреч произошло на расстояниях меньше 80 м — наибольшего расстояния нападения, и 15.4% — с 20 м и меньше.

Нападения с небольших расстояний (единично с 30 м, обычно не далее 15 м) реально повышали успех хищника почти до 75%, как и при нападениях на изюбря, по оценке Юдакова и Николаева (1987), использующих сведения о 39 охотах тигра на кабана. По данным автора о 24 охотах тигра, при нападении с расстояний от 4–5 до 15 м тигры добыли восемь кабанов из 11. Учитывая еще два описания охоты на кабана, выполненные Матюшкиным (1991), нападения с таких расстояний обеспечивали успех охоты тигра на кабана почти в 72–76% случаев, исходя из сведений о 65 охотах.

Расстояния, с которых тигр обнаруживал кабанов и начинал охоту за ними (за исключением “охоты с хода”, когда хищник сразу нападал на жертву при движении с небольшого расстояния), по обобщенным данным Юдакова и Николаева (1987), Матюшкина (1991), Зайцева (2012, 2024), варьируют от 50–60 до более чем 300 м при среднем значении в пределах 130–195 м. Эти цифры не учитывают эпизоды, когда тигр обнаруживал присутствие кабанов и разыскивал их по свежему следу. Естественно, что преодолеть расстояние 50–180 м или больше, оставаясь незамеченным, хищнику удается не всегда, если кабаны сами не подходили к затаившемуся тигру. Многие кабаны и изюбри уходили от тигра задолго до того, как он подходил на возможную дистанцию атаки (Животченко, 1981; Юдаков, Николаев, 1987; Зайцев, 2012, 2024).

Юдаков и Николаев (1987) определяют долю успешных охот тигра на кабана в 54.5% от 33 охот. Успешные нападения хищника, по нашим данным, произошли в 11 случаях из 24 (46.8%), и по обобщенным данным для 57 охот — 49.1%, что характеризует тактики охоты тигра как очень эффективные. Однако столь высокий процент успеха не содержит эпизоды, когда хищник, только заметив потенциальную жертву и начав охоту, прекращал ее, оценив, вероятно, как неперспективную. Сведения о нескольких таких эпизодах, которые не всегда удается проследить, для кабана и изюбря

приведены Животченко (1981), Юдаковым и Николаевым (1987), Зайцевым (2012, 2024).

Состояние снежного покрова, в бесснежное время года состояние субстрата, по которому перемещаются звери, имеет большое значение и для видов-жертв, и для хищника (Капланов, 1948; Бромлей, 1970; Юдин, Юдина, 2009; Пикунов и др., 2010). При многоснежье, неблагоприятном для кабана, успех охоты тигра достигал 73% (Юдаков, Николаев, 1977). Однако в периоды, когда бесшумный подход тигра к намеченной жертве был почти невозможен из-за хрустящей настовой корки, успех охоты резко снижался. В приведенном в статье эпизоде 2005–2006 гг. хищник более двух недель не мог добыть свежую пищу, довольствуясь остатками одной старой жертвы. Однако при мягком снеге к кабанам на очень небольшие расстояния подкрадывались и тигр, и бурый медведь.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Используемые в статье показатели расстояний реагирования на опасность по-разному характеризуют адаптивные возможности кабана при встрече с хищником и человеком. Расстояния встреч (РВ) характеризуют разнообразие дистанционных контактов с кабаном потенциально опасного субъекта в характерной для кабана среде лесов Сихотэ-Алиня.

Немалое число встреч кабанов наблюдателями с небольших расстояний косвенно указывает на высокую эффективность тактики охоты тигра при случайном поиске добычи и “охоте с хода” в условиях повышенных плотностей населения видов-жертв, когда средние значения РВ уменьшались, вероятно, вследствие снижения уровня общей бдительности многих кабанов.

Средние значения и показатели варьирования дистанции начала бегства (ДБ), отражающие существование критического рубежа в реагировании на хищника, при переходе к активно-оборонительным действиям (бегству, уходу от опасности), менялись меньше, чем РВ. Вероятная причина этого заключается в разной частоте проявления выжидания — своеобразной форме затаивания в условиях разного обилия кабана. Выжидание заключается в затягивании начала активного ухода от хищника после выявления первых признаков опасности с наблюдением за субъектом издали. Явное затаивание, в том числе на лежках, у взрослых кабанов заповедника отмечали нечасто, что обусловлено обычными способами охоты тигра и бурого медведя и эффективным уходом кабанов от хищника. Затаивание, более характерное для свиней после родов и сеголетков, наблюдалось в условиях, когда передвижение было затруднено, и у ослабленных голодом животных.

Кабаны явно оценивают действенность своей маскировки в разной среде, что во многом влияет на различие расстояний (РВ) и дистанций бегства (ДБ) в лесу разного состава и структуры, разной полноты, в разные периоды (вегетации, период с осени до весны). Возможность заметить кабанам хищника с дальнего расстояния, наряду с особенностями залегания снежного покрова, влияющего на интенсивность шума при движении хищника, в значительной мере определяет успех его охоты. Если тигр не имел возможности бесшумно приблизиться на расстояние успешного нападения по хрустящему субстрату (т.е. насту), возникали длительные перерывы между добычей копытных. Но при неблагоприятном для кабана глубоком мягком снежном покрове успех охоты существенно возрастал.

Расстояния нападения тигра на кабана значительно варьируют, их средние значения при успешной охоте более чем в два раза меньше, чем при неудачной. Нападения хищника с дальних расстояний обычно провоцировали кабанов, заблаговременно заметившие тигра и обратившиеся в бегство. Тигр явно оценивает перспективы добычи с момента начала охоты, что, вероятно, и определяет достаточно высокую ее результативность после выбора конкретной жертвы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность инспекторам охраны и лаборантам, принимавшим участие в полевых исследованиях, представителям администрации Сихотэ-Алинского заповедника за решение организационных вопросов: В.Ф. Редькову, С.Е. Медведеву, В.А. Воронину, В.В. Кузенкову, А.В. Мурыгину, Н.В. Бурцеву, В.А. Чернышеву, В.К. Храпской, А.Д. Сайко, А.А. Домбровскому, Е.Н. Смирнову, А.А. Астафьеву, Е.В. Потиха, Е.А. Пименовой, С.В. Сутыриной.

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, Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Никаких специальных грантов для проведения, руководства данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ

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. Автор и другие участники наблюдений строго соблюдали режим заповедника, который предполагает минимальное влияние на животных и их среду обитания, не проводили отлов и иммобилизацию зверей, что могло повлечь гибель, травмы, в том числе и в результате фактора стресса.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баскин Л.М., 1970. Северный олень. Экология и поведение. М.: Наука. 150 с.
- Бромлей Г.Ф., 1970. Значение снежного покрова для териофауны юга Дальнего Востока // Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 233–244.
- 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.
- Животченко В.И., 1981. О питании амурского тигра / Хищные млекопитающие // Сборник научных трудов. М.: ЦНИИЛ Главохоты РСФСР. С. 64–73.
- 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., 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.
- Зайцев В.А., 2025. Проявления “бдительности” в группах кабанов (*Sus scrofa ussuricus*) на охраняемой территории Центрального Сихотэ-Алиня // Зоологический журнал. Т. 104. № 2, С. (в печати).
- 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 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.
- 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*) на кабана (*Sus scrofa*) на Сихотэ-Алине // Зоологический журнал. Т. 96. № 9. С. 1085–1089.
<https://doi.org/10.7868/s0044513417090112>
- 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.
- Лозан А.М., 1983. Дикий кабан (*Sus scrofa* L.) в Молдавии, его экология и практическое использование. Дис. ... канд. биол. наук. Кишинев: Институт зоологии и физиологии. Академии наук Молдавской ССР. 197 с.
- 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., 1992. Тигр и изюбрь на приморских склонах Среднего Сихотэ-Алиня // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 97. Вып. 1. С. 1–20.
- 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.: ЦНИИЛ Главохоты РСФСР. С. 76–118.
- Мельников Ю.И., 2012. Бурый медведь и копытные животные в Прибайкалье: взаимоотношения “хищник–жертва” // Зоологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Материалы научно-практической конференции. Алматы. С. 144–146.

- 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.
- Пикунов Д. Г., Середкин И. В., Солкин В. А., 2010. Амурский тигр. История изучения, динамика ареала, численности, экология и стратегия сохранения. Пикунов Д. Г. (отв. ред.). Владивосток: Дальнаука. 104 с.
- Раков Н. В., 1970. О факторах смертности кабана и его взаимоотношениях с хищниками // Зоологический журнал. Т. 49. № 8. С. 1220–1228.
- Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника, 2006. 2-е издание. Отв. ред. А. А. Астафьев. Владивосток: изд-во ОАО “Примполиграфкомбинат”. 436 с.
- Рысь. The Лунх, 2003. Региональные особенности экологии, использования и охраны. Матюшкин Е. Н., Вайсфельд М. А. (ред.). М.: Наука. 523 с.
- 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.
- Середкин И. В., Пикунов Д. Г., Костыря А. Н., Гудрич Дж. М., 2012а. Осенний период в жизни медведей в Сихотэ-Алинском заповеднике / Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов. Владивосток: Дальнаука. С. 216–230.
- Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Катугин О. Н. (отв. ред.). Владивосток: ПСП. 224 с.
- 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., 1977. Снег как экологический фактор в жизни амурского тигра / Редкие виды млекопитающих и их охрана. Материалы 2-го Всесоюзного совещания. М.: Наука. С. 133–134
- 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.
- Alados C. L., 1985. An analysis of vigilance in the Spanish ibex (*Capra pyrenaica*) // Zeitschrift für Tierpsychology. V. 68. P. 58–64.
- Atkinson A. C., 1973. Testing transformations to normality // Journal of the Royal Statistical Society, Series B. V. 35. P. 473–479.
<https://doi.org/10.1111/J.2517-6161.1973.TB00975.X>
- Atkinson A. C., Riani M., Corbellini A., 2021. The Box–Cox Transformation: Review and Extensions // Statist. Scitnces. V. 36. Is. 2 P. 239–255.
<https://doi.org/10.1214/20-sts778>
- Baskin L. V., Hjältén, 2001. Fright and flight behavior of reindeer // Alces. V. 37. № 2. P. 435–445.
- Blumstein D. T., 2003. Flight-initiation Distance in birds Is dependent on intruder starting distance // Journal of Wildlife Management. V. 67. № 4. P. 852.
<https://doi.org/10.2307/3802692>
- Blumstein D. T., Runyan A., Seymour M., Nicodemus A., Ozgul A., Ransler F., Im S., Stark T., Zugmeyer C., Daniel J. C., 2004. Locomotor ability and wariness in yellow-bellied marmots // Ethology. V. 110. № 8. P. 615–634.
- Box G. E. P., Cox D. R., 1964. An analysis of transformations (with discussion) // Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological). V. 26. P. 211–252.
- Box G. E. P., Cox D. R., 1982. An analysis of transformations revisited, rebutted // Journal of the American Statistical Association. № 77. P. 209–210.
- Braimoh B., Iwajomo S., Wilson M., Chaskda A. A., Cresswell W., 2018. Managing human disturbance: factors influencing flight-initiation distance of birds in a West African nature reserve // Journal of African Ornithology. V. 89. Is. 1. P. 59–69.
<https://doi.org/10.2989/00306525.2017.1388300>
- Carroll R. J., Ruppert D., 1985. Transformations in regression: a robust analysis // Technometrics. V. 27. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1080/00401706.1985.10488007>
- Clucas B., Marzluff J. M., 2012. Attitudes and actions toward birds in urban areas: human cultural differences influence bird behavior // The Auk. V. 129. № 1. P. 8–6.
<https://doi.org/10.1525/auk.2011.11121>
- Cooper W. E., 2008. Visual monitoring of predators: occurrence, cost and benefit for escape // Animal Behaviour. V. 76. № 4. P. 1365–1372.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.029>
- Díaz M., Moller A. P., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Jokimaki J., Markó G., Tryjanowski P., 2013. The Geography of Fear: A Latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe // PLoS One 8(5): e64634.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064634>
- 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.

- Hunter L.T.B., Skinner J.D., 1998. Vigilance behaviour in African ungulates: the role of predation pressure // Behaviour. V. 135. P. 195–211.
- Frid A., Dill L.M., 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk // Conservation Ecology. V. 6. № 1. 11. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art11>
- Fitzgibbon C.D., 1990. Mixed-species grouping in Thompson's and Grant's gazelles: the anti-predator benefits // Animal Behaviour. V. 39. P. 1116–1126.
- Focardi S., Capriotti S., Ahmed A., Genov P., 2015. Cooperation improves the access of wild boars (*Sus scrofa*) to food sources // Behavioural Processes. V. 121. P. 80–86. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.10.019>
- Lagory K.E., 1987. The influence of habitat and group characteristics on the alarm and flight response of white-tailed deer // Animal Behaviour. V. 35. № 1. P. 20–25.
- 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.
- Masilkova M., Ježek M., Silovský V., Faltusová M., Rohla J., Kušta T., Burda H., 2021. Observation of rescue behavior in wild boar (*Sus scrofa*) // Scientific Reports. Open Access. № 11:16217. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95682-4>
- Maynhardt H., 1981. Schwarzwild-Report. Vier Jahre unter Wildschweinen. H. Thomas (Lek.). Melsungen-Berlin-Basel-Wien: Verlag J. Neumann-Neudamm. 208 s.
- Mackworth N.H., 1948. The breakdown of vigilance during prolonged visual search // Quarterly Journal of Experimental Psychology. V. 1. № 1. P. 6–21. Published online, 2008. <https://doi.org/10.1080/17470214808416738>
- 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>
- Møller A.P., Ibáñez-Álamo J.D., 2012. Escape behaviour of birds provides evidence of predation being involved in urbanization // Animal Behaviour. V. 84. № 2. P. 341–348. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.030>
- Møller A.P., Liang W., 2012. Tropical birds take small risks // Behavioral Ecology. V. 24. № 3. P. 267–272. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars163>
- Pecorella I., Fattorini N., Macchi E., Ferretti F., 2019. Sex/age differences in foraging, vigilance and alertness in a social herbivore // Acta Etholog. V. 22. P. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10211-018-0300-0>
- 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. <https://doi.org/10.1111/oik.01803>
- Piratelli A.J., Favoretto G.R., de Almeida Maximiano M.F., 2015. Factors affecting escape distance in birds // Zoologia. V. 32. № 6. P. 438–444. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702015000600002>
- Rodgers J.A., 1995. Set-back distances to protect nesting bird colonies from human disturbance in Florida // Conservation Biology. V. 9. № 1. P. 89–99. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09010089.x>
- Shi J., Li D., Xiao W., 2011. Influences of sex, group size, and spatial position on vigilance behavior of Przewalski's gazelles // Acta Theriol. V. 56. P. 73–79. <https://doi.org/10.1007/s13364-010-0001-1>
- Shorrocks B., Cokayne A., 2005. Vigilance and group size in impala (*Aepyceros melampus* Lichtenstein): a study in Nairobi National Park, Kenya // African Journal of Ecology. V. 43. P. 91–96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2005.00541.x>
- Szulanski T., Philson C.S., Uchida K., Blumstein D.T., 2024. Social security: Does social position influence flight initiation distance? // Behavioral Ecology. V. 35. № 1. P. 1–9. <https://doi.org/10.1093/beheco/arad104>
- Tyler N.J.C., 1991. Short-term behavioral responses of Svalbard reindeer *Rangifer tarandus platyrhynchus* to direct provocation by a snowmobile // Biological Conservation. V. 56. P. 179–194.
- 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 thomsoni* Guenther, 1984) // Behaviour. V. 34. P. 184–221.
- Ydenberg R.C., Dill L.M., 1986. The economics of fleeing from predators // Adv. Study Behaviour. V. 16. P. 229–249.

INITIAL ESCAPE DISTANCES OF WILD BOARS (*SUS SCROFA USSURICUS*) AND THE ATTACK DISTANCES OF TIGERS (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) ON PREY

V. A. Zaitsev*

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

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

The results of 289 encounters of wild boars, 123 measurements of the distances between the observer and wild boars (DM, average 66 m), 98 measurements of initial escape distances (EID or FID, average 84 m) of single or different groups of wild boar, 114 tiger snow tracking, and brown bear hunting wild boar are analyzed. Various methods of statistical comparison and normalization of some samples were used. DM characterizes the variety of remote contacts of a dangerous subject with wild boars in their typical environment of a protected forest. From 1974–1983 by 2003–2015, DM increased almost 1.4 times against the background of a significant (1.5–2.0 times) wild boar decline. Increasing the level of general vigilance of wild boars, leaders, and guards while their numbers decrease contributes to the survival of group members. The average values and indicators of variation of EID, which mark the critical line in response to a predator, changed less. DM and EID are formed under the conditions of wild boar abundances varying due to different frequencies of waiting, i.e. delaying the start of active avoidance from the predator after identifying the signs of danger and observing the dangerous subject from afar. Explicit hiding in adult wild boars was observed infrequently, which is due to the hunting methods of tigers and brown bears. Hiding is common in pigs and young of the year during the postpartum period, this being observed in the conditions difficult for locomotion, in animals weakened by hunger. The possibilities of camouflage in different environments affect DM and EID: in a coniferous forest, these indicators are lower than in a spacious oak woodlands alternating with meadows, during the growing season they are less (FID almost 1.7 times) than from late autumn to spring (= 93 m), when the possibility of detecting a predator also increased. With the average distance of a tiger attack on a wild boar being 22.7 m (for successful attacks, 13.8 m and unsuccessful attacks, 30.2 m), the success of hunting by a tiger and brown bear depends on the possibility of a silent approach to the prey (up to 4–6 m). The impossibility of a tiger approaching within the distance of a successful attack on the crunchy snow entailed long breaks between preys of ungulates. Predator attacks from long distances (35–80 m) were usually provoked by the wild boars that noticed the tiger in advance. The tiger is able to assess the prospects of a hunt from the very beginning, this probably determining its rather high effectiveness (49.1%) after choosing a specific prey.

Keywords: wild boar, Amur tiger, brown bear, the Sikhote-Alin Nature Reserve, encounter distances (DM), escape distances (EID or FID), attacks (AD), sex and age groups, habitat conditions, success of predator hunting