

УДК 599.742.7.2.591.52.42.

СТРУКТУРА ЦЕНТРА АКТИВНОСТИ АМУРСКОГО ТИГРА (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA* (TEMMINCK, 1844) У ДОБЫЧИ

В.А. Зайцев¹

В Центральном Сихотэ-Алине методом тропления исследовали поведение и структуру центра активности тигра у добычи, которая формируется на основе стереотипа ориентации и перемещений хищника, направленных на признаки среды разных структурных планов. Свойства кластерной структуры переходов, групп лежек обусловлены распределением и сочетанием разной активности хищника (двигательной, комфортной, удовлетворение голода и др.), связаны с охраной добычи и собственной безопасностью. Выделены параметры, характеризующие кластерную структуру. Их вариативность обуславливает адаптивность стереотипа поведения к условиям среды обитания. Исследовано влияние рельефа, растительности на выбор мест отдыха.

Ключевые слова: амурский тигр, центр активности у жертвы, ориентация и перемещения хищника, зональная кластерная структура, распределение и выбор лежки, мечение.

Исследование структуры пространства, используемого животными, связано с поиском конструктивных свойств их перемещений. В этом направлении перспективен анализ иерархически организованных векторных систем, выделенных в переходах кабарги (*Moschus moschiferus*), лося (*Alces alces*) и других зверей. Данные системы основаны на процессе переориентации, имеют рекурсивные свойства, и их реализация приводит к формированию зональных структур, систем центров активности разного уровня пространственной организации (Зайцев, 1991, 1994, 2002а,б; и др.).

Рекурсивные свойства переориентации выявлены и для нескольких других видов животных разных размерных и систематических групп (Cole, 1995; Viswanathan et al., 1996; Ramos-Fernandez et al., 2004; Benhamou, 2007; Bartumeus, Levin, 2008; etc.). Однако исследования связи свойств ориентации с пространственными структурами для других животных единичны. Так, при изучении клинокинеза у муравьев *Aphaenogaster senilis* на экспериментальной арене выделены две зоны, вероятно, связанные с риском, возникающим при отдалении от гнезда (Campos et al., 2014).

Система векторов ориентации и треков определена и в переходах тигра (Зайцев, 2012). Вместе с заключением Е.Н. Матюшкина (2005) о том, что у жертвы тигр создает «микроучасток обитания»,

свойства которого, по замечанию Юдакова и Николаева (1987), имеют сходство с общим обширным участком обитания, это дает основание для изучения механизма поведения, формирующего структуру данных центров (зон) активности.

Цель исследования – выделение структурных зон центра активности тигра у жертвы, определение их параметров, изучение влияния факторов рельефа и растительности, конкурентов, поведения самого хищника на распределение переходов, лежек, пунктов маркировки, обобщение литературных данных.

Материал и методика

Исследования выполнены в 1974–2015 гг. в Сихотэ-Алинском заповеднике и на сопредельных территориях. Характеристика стационарных участков, методика изучения перемещений и поведения зверей приведены в ряде публикаций (Зайцев, 1991, 2012; Зайцев и др., 2013, и др.). Основные работы проведены в кедровниках (*Pinus koraiensis*) бассейна р. Серебрянка центральной части заповедника на участке Зимовейный (~150 км²) и на маршрутах (более 5 тыс. км) в основных местах обитания тигра.

Полевая методика включает тропление зверей, учеты и поиск жертв хищников. Хорошим указателем при поиске служат голоса и поведение врановых птиц (род *Corvus*), посещающих жертвы

¹ Зайцев Виталий Анатольевич – ст. науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (zvif09@mail.ru).

через несколько недель после их гибели. При обнаружении жертвы определяли причину гибели и время, прошедшее со дня гибели (при троплении время определяют в сутках и их долях, для чего регулярно тестируют визуальные признаки и мягкость следа), регистрировали, фотографировали оставшиеся части животного, следы деятельности тигра и элементы окружающей обстановки (деревья, затененные участки, другие укрытия, особенности рельефа).

Пол и возрастную группу тигра определяли по известным признакам (Матюшкин, Юдаков, 1974; Юдаков, Николаев, 1987; Юдин, Юдина, 2009). Съемку траекторий с зарисовкой их схемы проводили компасом, буссолью, выверенными шагами и мерной лентой (Зайцев, 1991). С 2003–2004 гг. съемку осуществляли также с помощью регистраторов GPS-Глонасс по небольшим фрагментам пути вплоть до элементарных векторов – отрезков почти прямого хода зверя.

Расстояния от объектов (лежек и др.) до форм рельефа измеряли выверенными шагами или оптическим дальномером – фотообъективом. Расстояния до укрытий среди ближних стволов и комлей деревьев, зарослей хвойного и лиственного подроста фиксировали с помощью мерной ленты (5–10 м) или шагами. Длину и площадь определяли по карте или снимку из космоса. Стандартная длина для учета лежек, меток и других следов составляла 0,1–0,2 км.

Обработка и анализ данных. Деятельность хищника описана по 49 встречам автором и респондентами жертв тигра (кроме 4 вероятных). Среди 38 жертв (копытных), встреченных автором, обнаружены 26 изюбрей (*Cervus elaphus*); 6 кабанов (*Sus scrofa*); 3 пятнистых оленя (*C. nippon*); 3 косули (*Capreolus pygargus*). Для анализа наиболее пригодны 27 случаев (жертвы обнаружены в течение 5–15 суток со дня добычи). В связи с неодинаковой сохранностью следов в разнообразных условиях залегания снежного покрова в горах для разных параметров использовано и разное число измерений (n).

Данные нанесены на топографические карты, космоснимки с обработкой в программах MapInfo 7.1, NextQGIS. Уже при троплении были заметны замкнутые к жертве переходы, крайние участки которых имели различную (часто существенную) удаленность от жертвы. Тигры переходили от жертвы к лежкам и обратно, удовлетворяли физиологические потребности. При средней и особенно сильной удаленности от жертвы менялся характер поведения, тигр направлялся на лежку всегда к укромным местам

(у бугров, на террасах, у гребней склона и др.). Вдали от жертвы траектории перемещения хищника имели характер широких обходов, нередко с маркировкой, и на многих из них тигр вообще не ложился. Определение и уточнение числа зональных кластеров переходов и измерение их параметров, среди которых использованы радиус-векторы $R_{z(i...j)}$ сектора обходов до места наибольшего удаления их от жертвы (рис. 1) и площадь зон S_z , очерченная этими обходами хищника, проведены отдельно для каждого случая на схемах троплений.

Для изучения общих свойств центра активности все жертвы на схеме помещались в одной позиции, и радиус-векторы R_d дальних от жертв зон для каждого случая (рис. 1) располагались по общему лучу от местонахождения жертвы. Для построения системы координат (x , y) в разные от луча стороны отмеряли угол 45° . Определяли расстояние B_i от жертвы до лежки, координаты x_i и y_i лежек. Зональные группы лежек выделены в интервале между $R_{z(j)}$ дальней и $R_{z(i-1)}$ ближней из двух соседних зон. У жертв встречены 133 лежки тигра, 40 меток-поскребов самцов. Описание в среде ориентиров 72 лежек использовано в факторном анализе. Для выделения стереотипа стохастического распределения активности хищника сопоставлены статистические признаки ($R_{z(i...j)}$ и S_z) кластеров траекторий, имеющих для каждого случая добычи прерывистый характер, распределения лежек и специфических меток.

Статистические методы. В программах Statistica 8, Statgraphics использована в основном непараметрическая статистика (ANOVA, Friedman; W-t – Wilcoxon-t тест; и др.). Влияние рельефа и растительности на выбор мест отдыха оценено методом главных компонент (PC; Eig – собственное значение фактора). В качестве зависимой переменной, характеризующей выбор лежки, использовали «расстояние до признака» – длина вектора $|r_i|$ с интервалом через 1 м от каждой из 72 лежек до ближайшего дерева, бугра, террасы и др. в секторе, находящемся на расстоянии 18–25 м от жертвы. Обозначения в тексте: S_d – среднее квадратичное отклонение; Me – медиана; r_{sp} – коэффициент корреляции Спирмена; MT – медианный тест.

Результаты и обсуждение

Первый этап формирования зоны у жертвы (перетаскивание добычи). В 82% случаев тигры тащили жертву в удобное, защищенное, комфортное место на среднее расстояние 40,5 м ($n = 29$; от

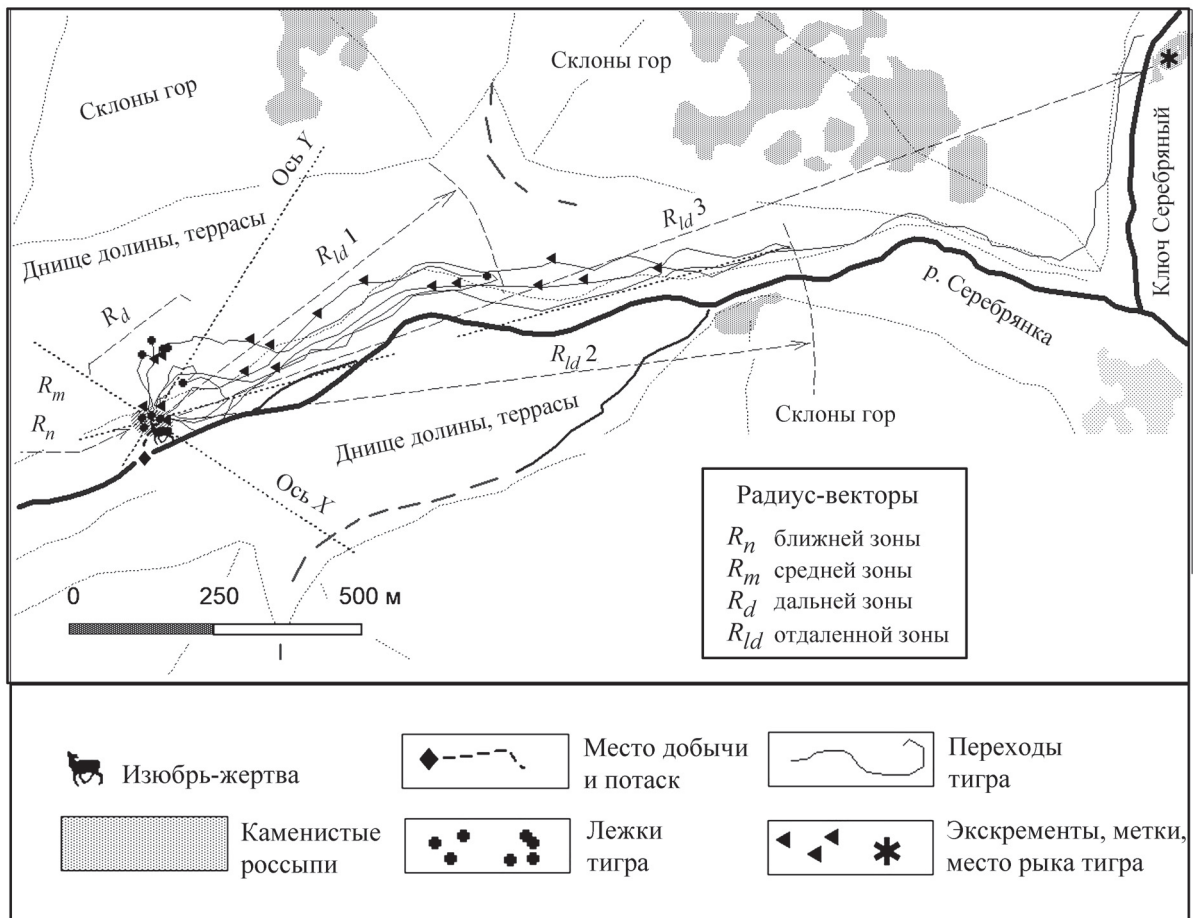


Рис. 1. Переходы и распределение основных следов жизнедеятельности тигра самца у добытого им на русле р. Серебрянка 1,5-годовалого изюбря в феврале 2004 г.; показаны координаты и луч 45°; радиус-векторы R_{z_i} дальних точек зональных траекторий; место, откуда был слышен рык тигра со скалы берега ключа показан звездочкой и длинной стрелкой

5 до 181 м; $Sd = 45,65$); в 18% случаев жертву оттащивали по частям или поедали на месте, в том числе на льду реки (февраль 1977 г.). Без учета расстояний больше 100 м длина волока 26,2 м ($n = 25$; $Sd = 14,52$) совпадает с данными Е.Н. Матюшкина (2005) – 24,9 м. Крупную жертву хищник тащил волоком, приподняв за шею или другую часть, а также перемещался, пятясь, на террасы в более густой лес от места добычи на реке, в светлом пойменном лесу, на крутом склоне. Не крупную добычу (косулю, кабана-сеголетка) тигр перетаскивал, держа на весу, например, ночью 4–5.02.2013 г. с остановками через 187, 202 и 132 м, на которых «ощипывал» кабана, что, по Юдину и Юдиной (2009), обычно.

Два наблюдения А.Д. Сайко и Н.В. Бурцева свидетельствуют о своеобразных способах переноса крупной добычи. В первом из них сообщается, как тигрица тащила небольшого изюбря 15–20 м, вероятно, на спине, так как на снегу остались лишь следы волока копыт. Во втором случае, прослеженном визуально, тигр схватил

пятнистого оленя за шею и двумя прыжками по дубу перелез через двухметровую сетку забора бывшего оленепарка у пос. Пластун.

При снеге глубже 35 см длина волока 29 м ($n = 13$; от 5 до 181 м; $Me = 15,0$) не отличалось от его длины в малоснежье (≤ 20 –25 см): 49 м ($n = 16$; от 18 до 180 м; $Me = 36,0$) – МТ: $\chi^2 = 5,0$; $df = 9$; $p = 0,66$. Интервалы волока жертвы самцами (5–181 м; $\bar{x}_m = 41$ м; $n = 16$; $Sd = 45,41$) и тигрицами (9–70 м; $\bar{x}_f = 29$ м; $n = 12$; $Sd = 16,73$) широко перекрывались. Расстояния 180 и 133 м отмечены при неудобном расположении жертвы (например, в декабре 1977 г., когда самец тащил изюбря-сеголетка из мелкого леса по крутому склону высокой террасы под пихту). В присутствии у реки вышедших из берлог в марте–апреле бурых медведей (*Ursus arctos*), собирающих падаль и, вероятно, беспокоящих тигра, эти расстояния достигали в двух случаях 118 и 181 м.

Площадка, на которой, компактно располагались остатки жертвы, не превышала в диаметре

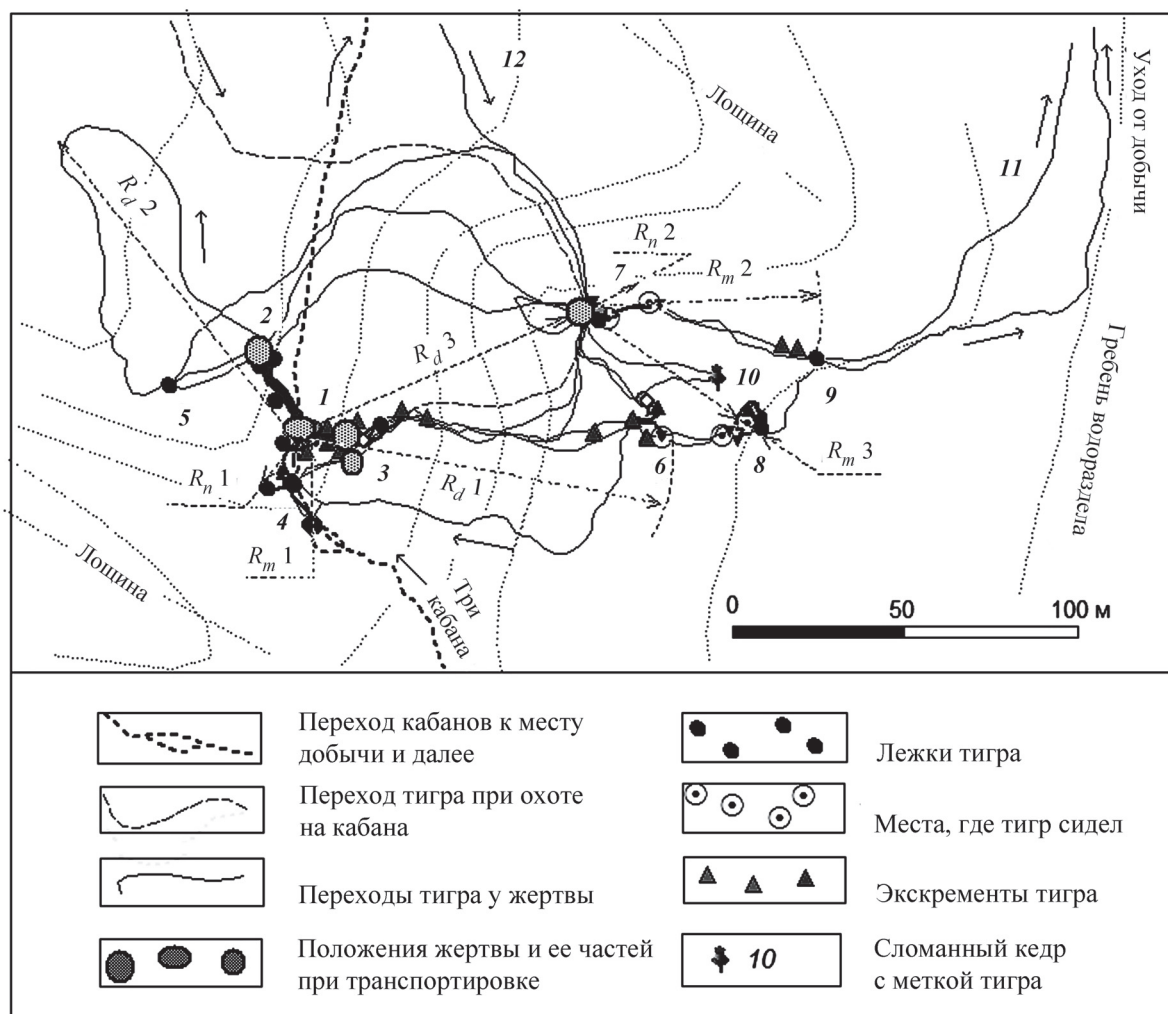


Рис. 2. Центр активности тигра самца в случае переноса добычи (самки кабана) после беспокойства учетчиками; съемка 23.03.2012: 1 – положение жертвы после охоты; 2 – положение перетасченной части жертвы; 3 – положение жертвы после первого волока; 4 – лежки тигра у жертвы после охоты, в том числе на старых лежках кабана; 5 – лежки вблизи перетасченной части жертвы 2; 6 – экскременты, оставленные тигром при отходе от жертвы в ее позициях 1, 2, 3; 7 – новое положение жертвы после спугивания тигра учетчиками; 8, 9 – группы лежек и места сидения тигра на водоразделе с хорошим обзором; 10 – мочевая точка на хвое сломанного кедра; 11 – уход тигра от жертвы при первом спугивании учетчиками и окончательный его уход по водоразделу

4–8 м. Дважды тигры самцы растаскивали по частям туши кабанов: в феврале 2006 г. на расстоянии 26 и 40 м от места добычи по тропам в снегу глубиной 45–50 см; в марте 2012 г. части туши были перенесены на 19 м (от позиции 1 к 2, рис. 2), затем на 38 м (к позиции 3), а после того, как хищники были потревожены учетчиками, половина туши с головой была перенесена на расстояние 110 м (на гребень склона) к позиции 7. Перетаскивание добычи обычно при беспокойстве тигра (Матюшкин, 2005). Но в некоторых случаях (январь 1975 г., декабрь 1977 г.) хищники вообще уходили от свежей жертвы, появляясь в этих местах не раньше, чем через две недели.

На большие расстояния растаскивали части жертвы тигрята с тигрицей. По данным 19.02.1981, тигренок волок часть ноги изюбря 170 м; по данным 12.03.1981, кусок туши был перетасчен почти на 300 м. Такие действия связаны с конкуренцией, сопровождающейся конфликтами между тигрятами. В других случаях (февраль 2012, 2013 гг.) остатки от туши (косули, пятнистого оленя) были растасаны на расстояния, не превышающие 8–10 м.

Иногда тигры неоднократно возвращались к месту добычи вдоль ее волока. Например, в марте 2012 г., когда самец, полностью использовав кабана, четыре раза переходил к месту первого положения туши по прежним и новым

Т а б л и ц а 1

Статистические параметры зональных групп траекторий тигра у добычи

Параметры зон активности		Статистические параметры				Тест Вилкоксона-t	
		<i>n</i>	Среднее	<i>Me</i>	<i>Sd</i>	<i>z</i>	<i>p</i> <
<i>R</i> , м	ближней	19	11,5	12,0	4,32	3,823	0,001
	средней	19	46	42,0	19,83		
	дальней	7	220	176,0	120,09	2,366	0,018
<i>S</i> , м ²	ближней	18	206	150,0	157,51	3,516	0,001
	средней	16	1136	952,5	760		
	дальней	7	12099	14300	7194	2,366	0,018

переходам (рис. 2). Длина волока не влияла существенно на размер средних (по $|R_z|$; табл. 1): $r^2 = 0,071$; $p = 0,301$, и дальних зон: $r^2 = 0,30$; $p = 0,309$.

Основной период использования добычи и кластерная структура переходов тигра у жертвы. Перетащив жертву, тигры лежали недалеко от нее, в том числе и днем (в 12, 14–17 ч), поедая добычу, через ~3, 6, 10–12 ч после охоты (4 встречи). Уже после первых трапез в первые-вторые сутки тигр мог уйти далеко от жертвы, например, в марте 2012 г. на 130 м на лежку (рис. 2). При этом хищник не всегда замечал появление у жертвы крупного падальщика – бурого медведя (такой случай отметил Костоглод (1981)).

По данным автора, основной период пребывания тигра у жертвы (изюбря, кабана), когда хищник 1–2 раз в сутки посещал жертву, составлял от менее 0,5 до 5–7 суток. При достаточно полном использовании взрослых жертв, когда оставалось не более 20–25% туши без желудочно-кишечного тракта, этот период составлял в среднем 3–5 суток. Ряд авторов, применявших тропление или GPS-телеметрию, указывают на схожие периоды: от $1,09 \pm 0,61$ до $4,44 \pm 1,57$ суток, в целом от менее 1 до 9–10 суток, что зависит от размеров добычи и сытости тигра (Юдаков, Николаев, 1987; Петруненко и др., 2014; Рожнов и др., 2014; Pikhov, 1988). Различия связаны также с условиями охоты. В периоды удачной охоты (Зайцев, 2012) тигры бросали и свежую жертву, иногда съедая менее ее трети. Так, в феврале–марте 1977 г. тигрица, съев 5–7 кг мяса у крупы и брюшины изюбря в ночь с 25 на 26.02, унесла переднюю ногу по рыхлому снегу глубиной до 35–50 см на расстоянии 10–11 м к лежке на каньоне берега, оста-

вила две мочевые метки и ушла вдоль реки. В феврале 2013 г. самец на расстоянии 7–8 км от прежней жертвы, добыв кабана сеголетка, съел заднюю часть туши, лежал в 38 м и затем ушел. В зимний период 2004–2008 гг. при хрустящем насте хищник находился у жертвы от 4 до 7 и более суток.

Условия формирования наиболее отдаленных зон. Наибольшие зоны у добычи наблюдали троплением и GPS-телеметрией (Зайцев, 2012; Середкин и др., 2017) при сосредоточении нескольких жертв, пойманных тигром с небольшими перерывами. Так, в марте 2004 г. при снеге глубиной более 40 см хищник отходил от остатков жертвы и через день–два добывал следующую. Таким образом, тигр более двух недель придерживался участка площадью ~15 км², на котором вдоль реки были встречены четыре изюбря. Большие участки у добычи имели и выводки тигрят. Когда тигрица уходила на охоту и тигрята оставались у прежней жертвы – косули (январь 2008 г.), их перемещения вдоль ключа в течение 4–5 суток достигали 2,3 км с охватом участка не менее 0,5–0,6 км².

Широкие переходы тигра в окрестностях жертвы наблюдали также и при неудачной охоте, обычно в наст, демаскирующий хищника. Иногда тигр проявлял особую реакцию на падальщиков и человека. Так, с ночи охоты 30.01 до 12.02.2006 тигр самец придерживался окрестностей кабана-жертвы, отходя на 1,5–4 км. Фыркание и рык тигра были слышны ночью и днем, особенно когда, возвращаясь к останкам, он заставлял птиц-падальщиков (орлана, *Haliaeetus albicilla*, врановых рода *Corvus*; их взлет наблюдали визуально). Тигр, находясь на расстоянии в 1–1,5 км, реагировал также и на хруст наста при

движении человека на лыжах. До 11.02.2006 он четыре раза посещал маршрут вблизи избушки, оставляя по 5–6 меток-поскребов на 3 км. После встречи в 1 км от жертвы вечером 12.02.2006 тигр прошел 5 км к кордону вслед за наблюдателем, лежал у поляны и ночью, обойдя кордон в 20 м, ушел обратно. Перемещения тигра в течение двух недель охватывали площадь не менее 6 км².

Таким образом, размеры зоны у жертвы в пределах наиболее дальних дистанций R_{ldi} (рис. 1, 2) значительно варьировали. Хищник мог возвратиться к останкам через сутки и более, добыть поблизости другую жертву. Дальняя и отдаленная зоны, когда тигр отходил от добычи дальше 0,25–1,9 км, формировалась в 14 случаях (36,8%). По данным GPS-телеметрии с локацией местоположения хищника через 1,5 и 3 ч (Петруненко и др., 2014), тигры отмечены далее 250 м (т.е. в дальних зонах) от жертвы в 42,1% случаев.

Дальние и ближние к жертве зоны объединены радиус-векторами: у жертвы (R_b), ближней (R_n), средней (R_m), дальней (R_d) зон (рис. 1, 2). Они формируют выраженную структуру: ANOVA Friedman для $|R_i|$ – $\chi^2 = 14,0$; $df = 2$; $p = 0,0009$ с существенно различающимися радиус-векторами и площадями зон (табл. 1). Отмечена положительная связь между радиус-векторами дальней и ближней ($r^2 = 0,817$; $p = 0,012$), дальней и средней ($r^2 = 0,883$; $p = 0,002$) зон. Менее явная связь между площадями дальней и средней зон ($r^2 = 0,357$; $p = 0,157$). Это указывает на сопряженное формирование кластеров переходов под влиянием двигательной активности хищника, характерной для каждого случая. Но между $|R_d|$ дальней зоны и ближней зоны, в которой тигр использовал жертву: $r^2 = 0,451$ ($p = 0,098$). Различие зон взрослых самцов в пределах дальних (R_d) и части средних (R_m) расстояний 0,99 га ($Me = 0,94$; $n = 8$) и тигриц: 0,29 га ($Me = 0,15$; $n = 7$) не определено (MT): $r^2 = 7$, $p = 0,329$. Не установлено влияние снежного покрова. Наибольшие (1,9 га) и наименьшие (300 м²) зоны, когда тигрица находилась у туши изюбря не дольше 6–8 ч, отмечены при глубине снега более 30 см в 1977 и 2008 гг.

В долинах центральной части заповедника, где обычно пролегают маршруты тигров (Матюшкин, Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013), было встречено 84% из 49 жертв тигра, и ассиметричная зона располагалась в 85% случаев ($n = 38$) вдоль реки и террас.

На склонах гор ее основная ориентация была направлена на подъем рельефа (рис. 2) и вдоль

гребней отрогов хребта. Иногда зимой и в начале весны тигр спускался со склона к открытой воде ключа.

Структура в распределении лежек. По выявленным случаям лежания структура групп и подгрупп лежек (рис. 1, 2; табл. 2, 3) вполне определенная: ANOVA Friedman, $\chi^2 = 29,05$; $df = 5$; $p < 0,0001$. В отличие от распределения $|R_{z(i,j)}|$, коэффициент вариации для B_i достигал в разных зонах 71,7–89,5% против 37,7–54,6% для $|R_{z(i,j)}|$.

В общей выборке лежки располагались по разные стороны от добычи (рис. 3, а): $r^2 = 0,001$; $p = 0,847$ между координатами $x_{i \dots j}$ и $y_{i \dots j}$, вычерченными по лучу 45°. Уже в ближней ($r^2 = 0,356$; $p < 0,001$) и средних зональных группах 1 и 2 ($r^2 = 0,307$; $p = 0,003$, и $r^2 = 0,732$; $p = 0,002$) намечалось их рассредоточение вдоль основного вектора центра активности. Особенно это заметно для дальних лежек подгрупп 1 и 2: $r^2 = 0,751$; $p = 0,026$ и $r^2 = 0,776$; $p = 0,020$ (рис. 3, а). Некоторые из них имели характер наблюдательных постов на гребнях гор, террасах.

Выбор мест отдыха. Распределение лежек в среде ориентиров связано с проявлением комфортной активности, контролем окрестностей, защитой добычи и обеспечением собственной безопасности. В естественной среде обитания для тигра опасны лишь другие взрослые тигры и крупные бурые медведи, встречи с которыми редки. Однако после трапезы тигры обычно выбирали лежку вблизи стволов деревьев, у зарослей, не далее чем в 2 м от которых располагалось 70,3% лежек (рис. 3, б).

При хорошем обзоре и комфортных условиях хищник маскируется и среди форм рельефа (кромки террас, бугров, площадок на склоне и гребнях гор, массивов скал и др.). В 82,8% случаев тигр ложился у жертвы не далее 3 м от данных форм рельефа. Немногие лежки располагались далее 8 м от вышеуказанных признаков растительности (10,9%; $n = 65$) или рельефа (15,6%) на свободных от деревьев площадках (область 1 на рис. 3, б). Иногда тигр ложился в снегу на льду середины реки и ключей, в том числе и днем (одна встреча из пяти).

У жертвы при неопределенном соотношении ($r_{sp} = 0,872$; $p > 0,05$) между распределениями лежек по расстояниям до признаков рельефа и растительности оба распределения приближаются уравнениями одного вида (рис. 3, б). Средние расстояния $|r|$ от ориентира до лежки имеют близкие значения для форм рельефа (3,4 м; $Sd = 4,04$) и растительности (2,1 м; $Sd = 3,07$). Это отражает схожее

Т а б л и ц а 2

Статистическая характеристика расстояний \bar{B} отдаления групп лежек тигра от жертвы

Группы лежек	Статистические параметры			
	<i>n</i>	\bar{B} , м	<i>Me</i>	<i>Sd</i>
У жертвы	39	1,1	1,0	0,58
Ближняя	39	4,1	2,8	3,64
Средняя 1	23	27,0	27,0	7,87
Средняя 2	11	43,2	40,0	10,75
Дальняя 1	6	106	114	18,91
Дальняя 2	8	163	156	41,94
Отдаленная	2	1260	1260	–

Т а б л и ц а 3

Различие (Вилкоксон-t тест) средних расстояний \bar{B} между зональными группами лежек

Зоны, сравнение	<i>f</i>	<i>Z</i>	<i>p</i> <
У жертвы – ближняя 1	39	3,995	0,001
Средняя 1 – средняя 2	10	2,701	0,007
Средняя 2 – дальняя 1	6	2,201	0,028
Дальняя 1 – дальняя 2	6	2,202	0,028

значение двух групп признаков, что подтверждает и факторный анализ (РС): стереотип поведения формируется в основном под влиянием общего фактора, обуславливающего выбор в комплексе защитных, комфортных свойств окрестностей места лежания. Фактор определяет 65,8% общей дисперсии ($Eig = 1,326$) с равными абсолютными значениями факторных нагрузок для рельефа 0,811 и растительности $|-0,811|$; ($p < 0,70$).

Согласно показателю детерминации r^2 (рис. 3, б), в стереотипе выбора места для лежки в среде ближних ориентиров (до 8–12 м) несколько большее значение имеют маскирующие признаки растительности. В каждом случае приоритет имеет то одна, то другая группа факторов.

На переходах средних и дальних зональных кластеров группы лежек располагались в разных случаях (53–72%) на террасах, гребнях склонов гор, увалах в долине, что указывает на согласование выбора с основными формами рельефа. Маскирующие признаки растительности, дополняя выбор по рельефу, имели особое значение при совпадении их распределения или ограничивали

выбор по рельефу. Заросли кедровой сосны, елей, пихт на террасе в лиственном лесу всегда привлекали хищника. Оценить все условия, обеспечивающие маскировку зверя и контроль окрестностей, достаточно сложно. Такой параметр, как расстояние до укрытия позволил выявить своеобразие стереотипа поведения при выборе лежки.

Распределение специфических меток и частота маркировки. К ольфакторно-оптическим меткам тигров относятся: а) метки мочой, как правило, на возвышенных, вертикальных поверхностях; б) скребки субстрата задними лапами с дефекацией или уринацией (для амурского тигра обычно у самцов, редко у самок); в) скребки когтями коры деревьев; г) потирание телом об их стволы («чесальные» деревья); д) потирание мордой, щекой о предметы (Матюшкин, 2005; Юдаков, Николаев, 1987; Юдин, Юдина, 2009; Протас и др., 2010; Schaller, 1967; Smith et al., 1989 и др.). Первые три способа обычно хорошо определяются по следам. На чесальных деревьях не всегда ясно, какой частью тела (щекой или боком) терся тигр. Часть пунктов мечения носила

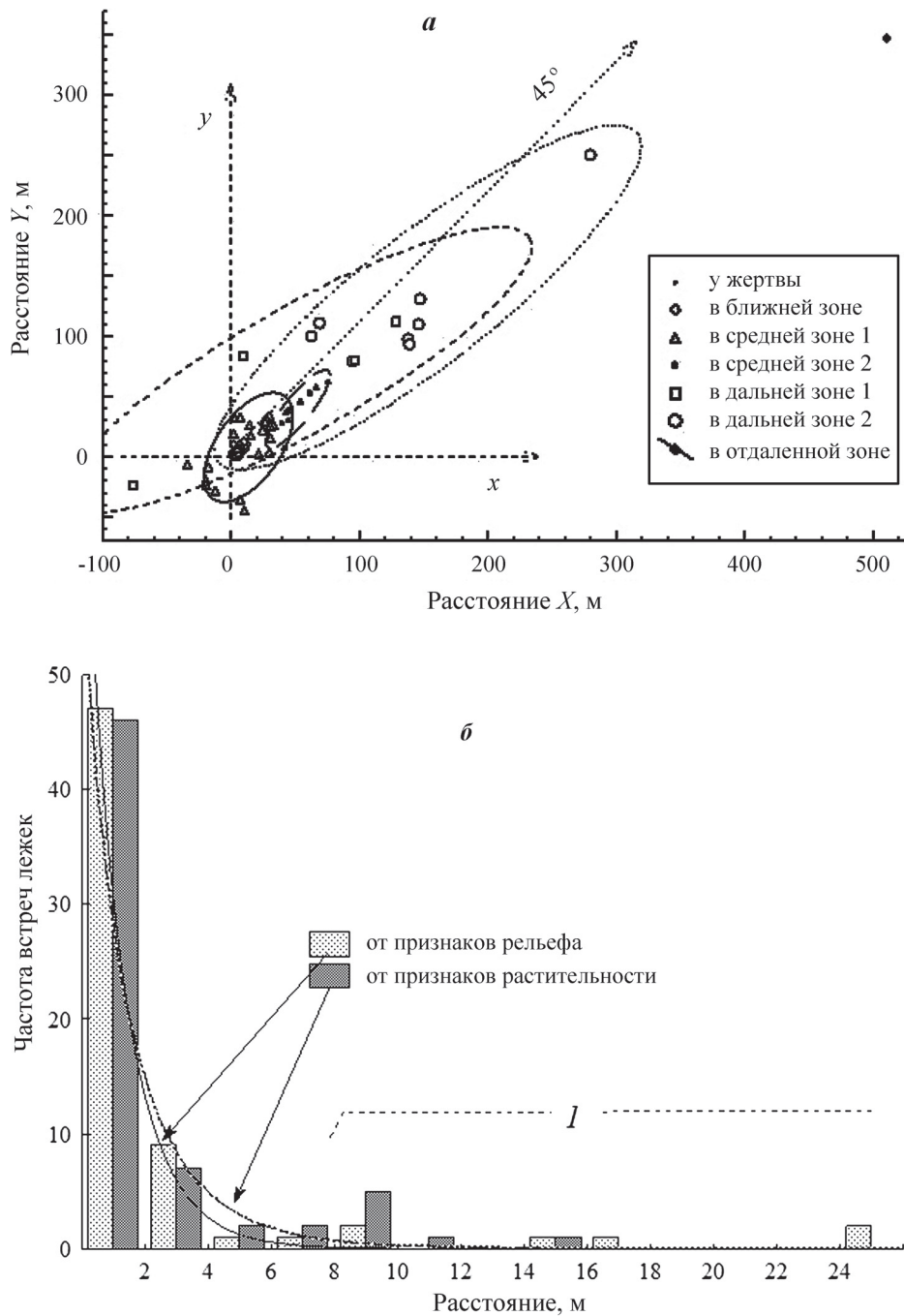


Рис 3. Распределение 128 лежек тигров (исключая наиболее отдаленные окрестности) у жертв (начало координат) с 75%-ми доверительными эллипсами для их зональных групп (верхний рис. а); б – гистограмма частот распределения расстояний от лежек тигра (всего 72) до близких признаков растительности (Nb_w) и форм рельефа (Nb_R); I на рис. б – лежки, устроенные у скал, на свободных от деревьев площадках

комплексный характер. На маркируемом дереве было расположено мочевое пятно, следы потирания о ствол и скребки коры когтями, и на расстоянии 1–3 м обнаружен поскреб субстрата. В некоторых случаях на переходах самцов рядом с метками обычны следы борьбы, ломания, обдирания лапами кустарника и подроста вместе с подстилающим субстратом (снегом, землей). На одном из маршрутов в 6 км у подножия склонов гор в долине

р. Серебрянка, на котором тигры самцы обычно оставляли от 5 до 11 меток-поскребов, отмечены три подобных пункта у крупных наклоненных или сухих деревьев (береза ребристая – *Betula costata*, кедровая сосна – *P. koraiensis* и др.). У жертвы, иногда в 8–15 м от нее, тигрицы оставляют 1–3 метки мочой на корягах, стволах, камнях и скалах, иногда на хвойном подросте. Тигры обоего пола оставляют метки чаще незадолго до ухода

от жертвы. Такие случаи отмечены в 1975 и 1978 гг. В марте 2004 г. тигрица с тигренком, уходя от останков изюбря и выйдя на маршрут у склона, на участке в 250 м 4 раза оставила мочу на деревьях.

На маршрутах тигров в долине р. Серебрянка обнаружена 121 метка-поскреб. В 39,7% поскребов экскременты отсутствовали, в 17% была моча. Таким образом, поскреб наряду с содержимым (экскременты, моча, выделения кожных желез) является основным компонентом метки, несет и визуальную, и ольфакторную нагрузку. Подобные свойства этих меток отмечены Шаллером (Schaller, 1967) для южного подвида тигра. Хищники нередко поворачивают с 2–3 м к попокам копытных, вероятно, из-за их сходства с метками-поскребами тигров.

В 18% случаев (из 38) экскременты располагались компактно по 2–4 кучки рядом с жертвами. Обычно на отдалении от жертвы размещались метки-поскребы (в марте 2004 г. в 70–430 м; рис. 1). Число меток-поскребов у самцов значительно варьировало: 0,34 на 0,2 км ($n = 76$; $Me \rightarrow 0$; $Sd = 0,66$), иногда метки отсутствовали. В марте 2004 г. тигр самец на пути в 5,3 км оставлял метки через каждые 170–890 м: 0,46/0,2 км ($Me \rightarrow 0$; $Sd = 0,65$). При небольшой частоте мечения (на 3,6 км соседнего участка в долине тигры оставляли на своих обычных переходах до 1,7 поскребов на 0,2 км ($Me \rightarrow 0$; $Sd = 0,97$), их плотность у жертвы достигала 1,3 на 1 га. Высокую концентрацию меток можно объяснить тем, что вдоль участка реки при впадении ключа Серебряный пролегали обычные маршруты тигров многих поколений (Зайцев и др., 2013), зимой 2004 г. здесь проходили маршруты двух самцов.

Заключение

Структура центра активности тигра у жертвы обычно включает вложенные друг в друга (зональные) кластеры замкнутых к жертве переходов, связанных с ними групп лежек, и меток. Кластерная структура переходов вместе с проявлением дру-

го поведения относительно независима от конкретного места добычи, характеризует стохастически стереотипное распределение активности тигра. Система радиус-векторов $R_{z(i,j)}$ (или линий визирования жертвы) согласуется со свойствами иерархически организованной векторной системы перемещений разных видов зверей (Зайцев, 2002б), возникает при клинокинезе на переходах от жертвы с возвращением к ней. В отсутствие беспокойства расширение ассиметричной зоны связано с активизацией перемещений (смена места охоты, обход участка) в выбранном направлении по мере удовлетворения голода, ослабления тенденции охраны жертвы при уменьшении показателей упорядоченности (по Sd и др.) в дальних окрестностях жертвы.

Общая ориентация участка у жертвы согласована с обычным выбором мест отдыха и перемещениями тигра вдоль водотоков, к гребням склонов и вдоль них. Формы макро- и мезорельефа в лесу имели определяющее значение в выборе мест для групп лежек, тем самым они влияли на конкретную структуру центра активности. В среде ближних ориентиров в выборе лежки факторы рельефа и растительности имели схожее значение, дополняли или компенсировали друг друга. При небольшой частоте мечения, возрастающей при появлении опасного конкурента, число (плотность) меток согласовано с позицией центра активности у жертвы относительно общей системы коммуникации тигров.

Автор благодарен сотрудникам и администрации Сихотэ-Алинского заповедника: В.К. Храпской, А.А. Домбровскому, В.А. Воронину, А.С. Сайко, В.Ф. Редькову, Н.В. Бурцеву, В.А. Чернышеву, С.Е. Медведеву, Е.Н. Смирнову, А.А. Астафьеву, Е.А. Потиха, Е.А. Пименовой, участвующим в исследованиях и обеспечившим благоприятные условия для работы; сотрудникам Тихоокеанского института географии ДВО РАН И.В. Середкину и Ю.К. Петруненко, члену Общества сохранения диких животных (WCS) Д.Г. Микеллу и другим за участие в организационных вопросах.

Исследования, приобретение оборудования осуществлены частично на средства грантов Дж. и К. Мак-Артуров (2004–2006 гг.), IFAW (2008–2012 гг.), Амурского филиала WWF, РФФИ (проект № 13-06-00893А), 2013–2015 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Зайцев В. А. Кабарга Сихотэ-Алиня. Экология и поведение. М., 1991. 216 с. [Zaitsev V.A. Kabarga Sikhote-Alinya. Ekologiya i povedenie. M., 1991. 216 p.]
- Зайцев В.А. Пространственная структура популяции лося центральной части Европейской России // Бюл МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. № 3. С. 3–14.

- [Zaitsev V.A. Prostranstvennaya struktura populatsii losya tsentralnoj chasti Evropejskoj Rossii // Byul. MOIP. Otd. biol. 1994. T. 99. Vyp. 3. S. 3–14].
- Зайцев В.А. Векторные системы и менотаксис в ориентации и перемещениях лося (*Alces alces* L., Mammalia) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002а. Т. 107. Вып. 2. С. 3–13 [Zaitsev V.A. Vektornye sistemy i menotaksis v orientatsii i peremeshcheniyakh losya (*Alces alces* L., Mammalia) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2002a. T. 107. Vyp. 2. S. 3–13].
- Зайцев В.А. Векторные системы и ритмы в перемещениях и ориентации лосей (*Alces alces* L.) и других зверей (Mammalia) // Журн. общ. биол. 2002б. Т. 63. № 4. С. 335–350 [Zaitsev V.A. Vektornye sistemy i ritmy v peremeshcheniyakh i orientatsii losej (*Alces alces* L.) i drugikh zverej (Mammalia) // Zhurn. Obshch. Biol. 2002b. T. 63. № 4. S. 335–350].
- Зайцев В.А. Поиск добычи и тактика охоты амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) / Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов. Владивосток, 2012. С. 178–207 [Zaitsev V.A. Poisk dobychi i taktika okhoty amurskogo tigra (*Panthera tigris altaica*) / Sikhote-Alinskij biosfernyj rajon: sostoyanie ekosistem i ikh komponentov. Vladivostok, 2012. S. 178–207].
- Зайцев В.А., Середкин И.В., Петруненко Ю.К. Влияние тигра (*Panthera tigris altaica*) на пространственное распределение репродуктивных групп кабана (*Sus scrofa*) в Центральном Сихотэ-Алине // Усп. совр. биол. 2013. Т. 133. Вып. 6. С. 594–609 [Zaitsev V.A., Seredkin I.V., Petrunenko Yu.K. Vliyanie tigra (*Panthera tigris altaica*) na prostranstvennoe raspredelenie reproduktivnykh grupp kabana (*Sus scrofa*) v Central'nom Sikhote-Aline // Usp. sov. biol. 2013. T. 133. Vyp. 6. S. 594–609].
- Костоглод В.Е. Опыт длительного тропления бурого медведя-шатуну в Сихотэ-Алине // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 1. С. 3–12 [Kostoglod V.E. Opyt dlitel'nogo tropleniya burogo medvedya-shatuna v Sikhote-Aline // Byul. MOIP. Otd. biol. 1981. T. 86. Vyp. 1. S. 3–12].
- Матюшкин Е.Н. Избранные труды. М., 2005. 660 с. [Matyushkin E.N. Izbrannye trudy. M., 2005. 660 s.].
- Матюшкин Е.Н., Юдаков А.Г. Следы амурского тигра // Охота и охотничье хозяйство. 1974. № 5. С. 12–17 [Matyushkin E.N., Judin A.G. Sledy amurskogo tigra // Ochota i ochotnich'e khozyajstvo. 1974. № 5. S. 12–17].
- Петруненко Ю.К., Середкин И.В., Микелл Д.Г. Двигательная активность амурского тигра около добытых им жертв // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Мат-лы 3-й науч. конф. М., 2014. С. 94 [Petrunenko Yu.K., Seredkin I.V., Mikell D.G. Dvigatel'naya aktivnost' amurskogo tigra okolo dobytykh im zhertv // Povedenie i povedencheskaya ekologiya mlekopitayushchikh. Mat-ly 3-j nauch. konf. M., 2014. S. 94].
- Протас Е.Л., Середкин И.В., Ниссен С., Гудрич Д.М., Смирнов Е.Н., Микелл Д.Г. Характеристика маркировочной деятельности амурского тигра // Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке. Междунар. науч.-практ. конф. Владивосток, 2010. С. 129–138 [Protas E.L., Seredkin I.V., Nissen S., Gudrich D.M., Smirnov E.N., Mikell D.G. Kharakteristika markirovochnoj deyatel'nosti amurskogo tigra // Amurskij tigr v Severo-Vostochnoj Azii: problemy sokhraneniya v XXI veke. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Vladivostok, 2010. S. 129–138].
- Рожнов В.В., Чистополова М.Д., Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский В.С., Найденко С.В. Частота успешных охот тигра и леопарда на копытных по данным GPS-ошейников // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Мат-лы 3-й науч. конф. М., 2014. С. 148 [Rozhnov V.V., Chistopolova M.D., Ernandes-Blanco Kh. A., Lukarevskij V.S., Najdenko S.V. Chastota uspešnykh okhot tigra i leoparda na kopytnych po dannym GPS-oshejnikov // Povedenie i povedencheskaya ekologiya mlekopitayushchikh. Mat-ly 3-j nauch. konf. M., 2014. S. 148].
- Середкин И.В., Зайцев В.А., Петруненко Ю.К., Максимова Д.А., Микелл Д.Г. Кабарга в питании тигра и медведей на Сихотэ-Алине // Экология. 2017. № 4. С. 299–303 [Seredkin I.V., Zaitsev V.A., Petrunenko Yu.K., Maksimova D.A., Mikell D.G. Kabarga v pitanii tigra i medvedej na Sikhote-Aline // Ecology. 2017. № 4. S. 299–303].
- Юдаков А.Г., Николаев И.Г. Экология амурского тигра. М., 1987. 202 с. [Yudakov A.G., Nikolaev I.G. Ekologiya amurskogo tigra. M., 1987. 202 p.].
- Юдин В.Г., Юдина Е.В. Тигр Дальнего Востока России. Владивосток, 2009. 485 с. [Yudin V.G., Yudina E.V. Tigr Dal'nego Vostoka Rossii. Vladivostok, 2009. 485 s.].
- Bartumeus F., Levin S.A. Fractal reorientation clocks: linking animal behavior to statistical patterns of search // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2008. Vol. 105. N 49. P. 19072–19077.
- Benhamou S. How many animals really do the Levy walk? // Ecology. 2007. Vol. 88. N 8. P. 1962–1969.
- Campos D., Bartumeus F., Merndez V., Espadaler X. Reorientation patterns in central-place foraging: internal clocks and klinokinesis // J. R. Soc. Interface. 2014. 11: 20130859. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2013.0859>
- Cole B.J., Fractal time in animal behavior: the movement activity of *Drosophila* // Animal Behaviour. 1995. Vol. 50. P. 1317–1324.
- Pikunov D.G. Eating habits of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in the wild // Proceedings of the 4th World Conference on Breeding Endangered Species in Captivity. 1988. Cincinnati. P. 185–190.
- Ramos-Fernández G., Mateos J.L., Miramontes O., Cocho G., Larralde H., Ayala-Orozco B. Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2004. Vol. 55. N 3. P. 223–230.
- Schaller G.B., The deer and the tiger: a study of wildlife in India. Chicago, 1967. 370 p.
- Smith J.D., McDougal C., Miquelle D. Scent marking in free-ranging tigers, *Panthera tigris* // Animal Behaviour. 1989. Vol. 37. P. 1–10.
- Viswanathan, G., Afanasyev V., Buldyrev S., Murphy E., Prince P., Stanley E. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses // Nature. 1996. Vol. 381. P. 413–415.

**STRUCTURE OF THE ACTIVITY CENTRE OF THE AMUR TIGER
(*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) BY A PREY**

*V.A. Zaitsev*¹

In the Central Sikhote-Alin was investigated by the method of the tracking the behaviour and zone structure of the activity centre of a tiger in vicinities a prey which is formed on the basis of the general stereotype of orientation and the movements of a predator directed on attributes of the environment of different structural plans. Properties of cluster structure of transitions, groups of beds are caused by distribution and a combination of different activity of a predator (motion and comfort activities, satisfaction of famine etc.), connected to protection of prey, support of own safety. The parameters adequately describing cluster structure was ascertained, variations of which is causes of high adaptibilities of a behaviour stereotype in different conditions of a killing place of a predator. Influence of a topography, vegetation on a choice of places of rest was investigated.

Key words: the Amur tiger, orientation and movements of a predator, the activity centre by a prey, zone cluster structure of transitions, distribution and a choice of a beds, specific marks, stereotype (pattern) of behavior.

Acknowledgement. Researches, purchase of the equipment are carried out in part on grants of Dzh. and K.MakArtur (2004-2006), IFAW (2008-2012), Amur branch WWF, RFFR № 13-06-00893A (2013-2015).

¹ Zaitsev Vitaliy Anatolyevich, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS (zvit09@mail.ru).