

УДК 599.742.712(571.6)

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ АМУРСКОГО ТИГРА *Panthera tigris altaica* (Carnivora, Felidae) В ГУСТОНАСЕЛЕННОЙ МЕСТНОСТИ (НА ПРИМЕРЕ БОЛЬШЕХЕХЦИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ)

© 2012 г. К. Н. Ткаченко

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,

680000 Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, 65

E-mail: carnivora64@mail.ru

Поступила в редакцию 03.05.2011 г.

Исследованы особенности питания амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) в Большехехцирском заповеднике, расположенном в густонаселенной местности (в 15 км к северу от г. Хабаровск). Длительное время (1992–2000 гг.) рацион тигров на 100% состоял из диких животных, хотя доступность домашних животных, в частности собак, была высока. В 2000–2007 гг. в их питании увеличилась доля собак (до 47.5%), уменьшилась доля диких животных (50.8%). Тигры, нападавшие на собак, были физически ослаблены (сломанные клыки, ранения, нанесенные человеком, болезни). Показано, что даже в густонаселенной местности в рацион тигра включаются домашние животные лишь под воздействием различных негативных факторов.

Условия обитания тигра в Большехехцирском заповеднике (площадь 453.4 км²) специфичны, так как он находится в густонаселенной местности. Заповедник расположен на хребте Большой Хехцир в приустьевой части р. Усури в 15 км южнее г. Хабаровска и окружен большим количеством дорог, многочисленными населенными пунктами и сельскохозяйственными землями. В непосредственной близости от восточной границы заповедника через глубокое понижение, разделяющее островной хребет Хехцир на Большой и Малый, пролегают оживленные автодорожная и железнодорожная магистрали Хабаровск–Владивосток. Хехцир отделен от ближайших гор Сихотэ-Алиня полосой плоских, преимущественно заболоченных равнин шириной 50–75 км (Васильев и др., 1985). Копытные (изюбрь, кабан), основные жертвы тигра, на малооблесенные равнинные пространства, окружающие Хехцир, только заходят (в небольшом количестве постоянно держится лишь косуля).

В настоящее время тигра на хребте Хехцир нет, но в 1992–2007 гг. здесь существовала оседлая группировка этого хищника: два самца и самка.

Одной из причин, способствовавших длительному присутствию тигра на Хехцире, являлась благополучная кормовая база. Но рацион тигрицы, полностью состоявший из диких животных, резко изменился с конца декабря 2000 г. (по неофициальным данным в это время она была ранена браконьером) и значительную долю в нем стали занимать собаки. Подобным образом измени-

лось поведение и одного из самцов, но он был убит после первого нападения на собаку на окраине пос. Корфовский (Хабаровский р-н, Хабаровский край) в феврале 2000 г. Аналогичных наблюдений за вторым самцом, к сожалению, провести не удалось, поскольку он ушел с этой территории. Таким образом, существование тигра на Хехцире (относительно питания) условно можно разделить на два периода: 1992–2000 гг. – основные кормовые объекты дикие животные, 2000–2007 гг. – дикие животные и собаки.

В работе проанализированы отдельные аспекты пищевой экологии тигра в густонаселенной местности: состав кормов, сезонная изменчивость рациона, избирательность по видам жертв (копытные), индивидуальная охотничья специализация, изменения спектра питания и результативности охот у одной из особей с течением времени и их причины.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились круглогодично в 1992–2007 гг. преимущественно в Большехехцирском заповеднике. В зимнее время по следам тигров автором пройдено 436 км. В холодный (ноябрь–март) и теплый (апрель–октябрь) периоды собрано 146 экскрементов, обнаружено 27 останков жертв, зарегистрировано 23 охоты на диких животных и 23 на собак. С учетом сведений, собранных сотрудниками заповедника, протяженность троплений составила 470 км, привлечено к

анализу 152 экскремента (из них два исключены, поскольку они полностью состояли из шерсти тигра, попавшей в пищеварительный тракт хищника при вылизывании собственного тела), 46 останков жертв, 27 охот на диких животных и 40 – на собак. По возможности распознавалось, какому из тигров принадлежали следы жизнедеятельности, чтобы выявить индивидуальные трофические предпочтения. Не удалось определить “хозяев” лишь трех (кабан-сеголеток, полутора-летняя самка изюбря и косуля) из 46 жертв.

Фекалии промывались, просушивались и подсчитывалась частота встречаемости каждого вида корма по непереваренным остаткам (Жарков и др., 1932).

Наблюдения велись за тремя взрослыми особями. Самка жила на Хехцире весь период исследований (15 лет), самцы – в разное время. Так, тигр-самец “А” обитал на этой территории с декабря 1992 г. по февраль 2000 г., тигр-самец “Б” – с ноября 2003 г. по декабрь 2004 г. Трижды у самца “А” и тигрицы появлялось потомство (Ткаченко, 2009). Контакт между самцом “Б” и самкой не отмечено.

По размерам отпечатков лап и другим следам жизнедеятельности идентифицировали разных особей (Матюшкин, Юдаков, 1974). Кроме того, каждый из зверей распознавался по естественным приметам (Овсяников, 1993), в частности тем, которые были заметны на следах (McDougal, 1999; неопубликованные данные автора). По наблюдениям Мак-Дугла (McDougal, 1999), изучавшего тигра в Непале, индивидуальные признаки животного могут находиться на любой из лап, но чаще на передних, которые обычно повреждаются в схватке с другим тигром или крупной жертвой. У тигрицы, обитавшей на Хехцире, было три пальца на правой задней лапе (отсутствовал внутренний) (рис. 1). За эту особенность ей дали условную кличку “Трехпалая”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основными кормовыми объектами тигра на Хехцире с момента вселения и до зимы 2000/2001 гг. были дикие животные (табл. 1), из которых значительную часть рациона составляли копытные (61.5% встреч) и медведи (31.2%). Домашние животные – собаки – не играли практически никакой роли в его питании в этот период, но с конца декабря 2000 г. и до 2007 г. их значение стало высоким (табл. 1). Причем переход одной из особей (тигрицы) на добычу собак произошел резко. Нападений на крупный рогатый скот, свободно выпасавшийся в небольшом количестве в лесах вблизи границы заповедника и местами заходивший на его территорию, не было в течение всего периода исследований.



Рис. 1. На отпечатке правой задней лапы (вверху снимка) отсутствует оттиск крайнего левого (внутреннего) пальца. Протока Амурская, окрестности с. Осиновая Речка (Хабаровский р-н, Хабаровский край), январь 2007 г.

Из диких животных изюбрь и кабан занимали внушительную часть в пищевом спектре тигра на Хехцире. В целом нападений на изюбря зафиксировано больше ($n = 13$), чем на кабана ($n = 7$). Изюбрь в заповеднике многочисленнее и, соответственно, встреч с ним больше, даже при поиске кабана, на которого и направлена охотничья избирательность тигра (табл. 2). Доля охот на кабана в 1.9 раза выше его относительного обилия в природе, на изюбря – в 1.01 раза, что свидетельствует о более слабой охотничьей специализации. Кабана (особенно молодых особей – сеголетков и второгодков) тигру легче добыть, чем изюбря, что является одной из причин целенаправленного давления на него со стороны этого хищника

Таблица 1. Состав кормов тигра по анализу экскрементов ($n = 150$) и регистрации останков жертв ($n = 46$)

Объект питания	1992–2000 гг.		2000–2007 гг.	
	экскременты, $n = 91$	останки жертв, $n = 11$	экскременты, $n = 59$	останки жертв, $n = 35$
	Частота встреч, %			
Кабан	35.5 (33)	18.2 (2)	27.1 (16)	2.9 (1)
Изюбрь	30.1 (28)	27.3 (3)	18.6 (11)	2.9 (1)
Косуля	1.1 (1)	9.1 (1)	–	–
Бурый медведь	5.4 (5)	–	–	–
Гималайский медведь	21.5 (20)	18.2 (2)	–	–
Медведь, ближе не определен	4.3 (4)	–	1.7 (1)	–
Барсук	1.1 (1)	–	–	–
Рысь	1.1 (1)	–	–	–
Енотовидная собака	–	9.1 (1)	3.4 (2)	2.9 (1)
Заяц-беляк	2.1 (2)	–	–	–
Млекопитающие, ближе не определены	4.3 (4)	–	–	–
Рябчик	–	–	–	5.7 (2)
Собака	–	18.2 (2)	47.5 (28)	85.7 (30)
Травянистые расте- ния (осоки, злаки)	17.2 (16)	–	8.5 (5)	–
Гнилая древесина	1.1 (1)	–	–	–

Примечание. В скобках – абсолютное число, “–” – не встречались (для табл. 1–3).

(Юдаков, Николаев, 1987; Юдин, Юдина, 2009; неопубликованные данные автора). Так, из 13 прослеженных охот на изюбрей четыре оказались удачными (30.8%), из шести на кабанов (в расчет не принято одно нападение “Трехпалой” на кабана-годовика, результаты которого остались не выясненными) успешно завершилось три (50%).

Таблица 2. Охотничья избирательность тигра в отношении трех видов копытных животных на Хехцире ($n = 21$)

Вид	Обилие в природе, %	Доля охот, %
Изюбрь	61.3 (230)	61.9 (13)
Косуля	21.1 (79)	4.8 (1)
Кабан	17.6 (66)	33.3 (7)
Всего	100 (375)	100 (21)

Характер взаимоотношений тигра и копытных динамичен и может меняться в разные годы, например, в зависимости от численности кабана. Наиболее показательны в этом отношении два зимних сезона. Так, зимой 1995/1996 гг. в период низкой численности кабана встречаемость его остатков в экскрементах тигра ($n = 27$) составила 6.9%, изюбрия – 48.3%. Зимой 1999/2000 гг. при значительном увеличении количества кабана на долю его остатков в экскрементах тигра ($n = 20$) пришлось 75%, изюбрия – 5%. Подобное отмечалось и в Уссурийском заповеднике (Литвинов, 2007).

Питание самцов и самки “Трехпалой” незначительно различалось по основным видам жертв (кабан, изюбрь). Так, в рационе самца “А” несколько преобладал изюбрь – 59.5% (по анализу экскрементов, $n = 42$), встречаемость кабана составляла 40.5%. В кормовом спектре тигрицы ($n = 30$) кабан занимал 60%, изюбрь немного уступал – 40%. Более отчетливые различия обнаруживаются в размерах животных, на которых тигры

нападают. Самцы, в отличие от самок, чаще атакуют взрослых более крупных особей. Материал о размерах и возрасте животных, на которых охотились тигры, невелик, но он дает представление об их различиях у самцов и самки. Среди охотничьих объектов самцов ($n = 5$) чаще регистрируются взрослые животные (2 самца изюбря и 2 самца кабана) и реже молодые (1 кабан). Нападением “Трехпалой” ($n = 4$) преимущественно подвергались молодые (3 кабана) и в меньшей степени взрослые животные (1 самка изюбря). Таким образом, среди жертв тигриц доминируют более мелкие животные (Юдаков, 1973; Пикунов, 1981; неопубликованные данные автора).

Численное соотношение тигра и изюбря в заповеднике оценивалось, в среднем, как 1 : 100, при численности последнего в разные годы в 200–250 особей. В семейный участок хищников входила и территория Малого Хехцира, где обитает до 200 изюбрей. В этом случае суммарно его численность составляла 400–450 особей, при соотношении 1 : 200–1 : 225. Это ниже, чем в одном из лучших местообитаний тигра – Сихотэ-Алинском заповеднике, где подобное соотношение поддерживается на уровне 1 : 250–1 : 400 (Матюшкин, 1992). Но присутствие на Хехцире 100–150 кабанов и около 150 косуль увеличивало пищевые ресурсы тигра, общая численность трех видов копытных достигала 650–750 особей (соотношение 1 : 325–1 : 375). Подобные показатели в целом для юга Хабаровского и Приморского краев составляли 1 : 393 (Дунишенко, 1977), для центральной части Приморского края – 1 : 180–1 : 220 (Кучеренко, 1977). Хищничество тигра не оказало отрицательного влияния на популяции копытных на Хехцире, о чем косвенно можно судить по данным об их численности на практически изолированной территории Большехехцирского заповедника. Так, зимой 1995/1996 гг. количество изюбря составляло 200–210 (плотность 5.8–7.6 особей на 10 км²), косули 30–35 (0.8–2.1 на 10 км²), кабана 35–40 голов (2.1 на 10 км²). Аналогичные показатели зимой 2000/2001 гг. для этих видов оказались выше: изюбрь – 250–260 (11.7 на 10 км²), косуля – 120–130 (5–5.8 на 10 км²), кабан – 90–100 (4.3 на 10 км²). Таким образом, хорошая кормовая база на Хехцире в период 1992–2000 гг. определила характер питания тигра дикими животными.

В заповеднике косуля – дополнительный объект питания тигра (табл. 1, 2), кабарга вообще не встречается среди его кормов.

На Хехцире кабан и изюбрь главные, практически равнозначные пищевые объекты тигра, но его трофический комфорт обеспечивала, прежде всего, популяция изюбря, как вида с наиболее высокой и стабильной численностью. Численность кабана ниже, не так устойчива и временами

резко сокращается, следовательно, за счет его тигр не мог длительное время существовать на Хехцире. Но при увеличении численности этого вида охотничьи наклонности тигра смещались к кабану, хотя он количественно и уступал изюбрю. Таким образом, в Большехехцирском заповеднике на рубеже XX–XXI вв. тигр трофически был связан, в основном, с этими видами. Подобное наблюдалось в 1970-х гг. в Лазовском и Уссурийском заповедниках (Животченко, 1981; Поддубная, Ковалев, 1993). В 1980–1990-х гг. в этих заповедниках, а также в 1970-х гг. в Сихотэ-Алинском устойчивые группировки тигра существовали за счет изюбря или пятнистого оленя (Громов, Матюшкин, 1974; Матюшкин, 1992; Поддубная, Ковалев, 1993; Салькина, 1993, 1994, 2003). В бассейне р. Подхоренок в Хабаровском крае основное давление тигр оказывал также на изюбря (Сысоев, 1960). Кроме того, Сысоев (1960), ссылаясь на тигроловов, указывает, что лучшим кормом для пленников (тиграт) считается мясо изюбря, которое они охотно едят даже связанные. По другим данным тигр активнее преследует кабана, что отмечено для Маньчжурии (Байков, 1925), Приамурья (Раков, 1970), западного макросклона среднего Сихотэ-Алиня (Юдаков, Николаев, 1987). Между тигром и кабаном существует теснейшая историческая связь, особенно важна его роль в существовании выводков, а также молодых тигров, начавших самостоятельную жизнь (Юдин, Юдина, 2009).

Очевидно, вышеприведенные факты демонстрируют скорее многовариантность, гибкость его охотничьих наклонностей (Матюшкин, 1992). Вероятно, в дальнейшем значение оленей, в особенности изюбря, как объектов охоты тигра на фоне негативных изменений в экосистемах Сихотэ-Алиня (прежде всего уничтожение кедрово-широколиственных лесов, основных местообитаний кабана) будет возрастать.

Частота встречаемости медведей в период 1992–2000 гг. (по анализу экскрементов – 31.2%) в пищевом спектре тигра на Хехцире гораздо выше аналогичных показателей его рациона из других районов юга Дальнего Востока России. Так, в Лазовском заповеднике и на сопредельной территории в 1973–1979 гг. остатки медведей встречены в 1.5% экскрементов (Животченко, 1981), в 1980–1990 гг. – в 16.7% (Храмцов, 1993), в Сихотэ-Алинском заповеднике и его окрестностях в 1992–2003 гг. – в 7.1% (Середкин и др., 2005). Салькина (2003) за период 1981–2002 гг. вообще не упоминает медведей среди кормовых объектов тигра в южном Сихотэ-Алине и, в частности, в Лазовском заповеднике.

Чаще всего нападением тигра подвергался гималайский медведь (особи любого возраста и по-

ла) (Ткаченко, 2008). Так, найденные в заповеднике два гималайских медведя — жертвы тигра — оказались взрослыми (один из них самец, другой, предположительно, самка). Также в экскрементах тигров неоднократно находили когти взрослых медведей. По наблюдениям в Большехехцирском заповеднике тигр успешно охотился на гималайского медведя в любое время года. Наибольшее количество встреч остатков гималайского медведя в экскрементах тигра, собранных в холодное время года, отмечено зимой 1995/1996 гг. в период низкой численности кабана (в 27 пробах отмечены в 41.4% случаев). В этот зимний сезон гималайские медведи, задавленные тиграми, обнаружены не были, но по свежести, местам и времени находок экскрементов тигров с их остатками можно предположить, что они задавили не менее трех особей, что при численности в 30–35 голов составляет 8.6–10% популяции. Значение медведей заметно снизилось зимой 1999/2000 гг. при ощутимом увеличении количества кабана и составило 20% встреч в копролитах ($n = 20$), из них гималайского — 15% (остатки других до вида не определены). Таким образом, подтверждается мнение, что значение медведей в рационе тигра возрастает при общем сокращении численности копытных (Бромлей, 1965). Предположение, что тигр нападает на медведей, только когда нет достаточного количества его обычного корма — кабана и изюбря (Руковский, 1968), не совсем верно, так как нападения происходят и при высокой их численности (Горохов, 1973; неопубликованные данные автора). На добыче гималайского медведя специализировался тигр-самец “А”. Останки найденных нами двух медведей этого вида — его жертвы. В экскрементах ($n = 56$) этой особи, собранных в 1992–2000 гг., остатки медведей составили 31.6%, в частности, гималайского — 22.8%, бурого — 7% и медведя, до вида не определенного — 1.7%. В экскрементах ($n = 15$) тигрицы за этот же период остатки медведей встречены в 20% проб. В литературе имеется указание, сделанное на основании исследований методом радиотелеметрии, что в Сихотэ-Алинском заповеднике медведей убивали только тигры-самцы и достоверных случаев добычи их тигрицами не зарегистрировано (Середкин и др., 2005). Тем не менее, самки способны задавить медведя (Капланов, 1948), однако делают это реже самцов. Кроме того, тигрицы могут кормиться жертвами тигров-самцов. Так, в январе 2000 г. “Трехпалая” догнала по следу самца “А” на правобережье ручья Геологовский, где он задержался у задавленного им гималайского медведя (предположительно самки), которого они съели вдвоем. Останки медведя находились друг от друга в 200, 120 и 80 м, что нехарактерно для тигра. От места трапезы тигры ушли

вместе — по следам было видно, что у них начался гон. Высота снежного покрова в районе охоты составляла 30–35 см.

В ноябре–марте встречаемость гималайского медведя в питании тигра составила 22.7%, в апреле–октябре несколько ниже — 16.7%. Бурый медведь, напротив, в холодное время года отмечался гораздо реже (2.7%), чем в теплое (16.7%). Возможно, в условиях заповедника гималайский медведь зимой более доступен тигру, так как 50% его берлог ($n = 14$) располагалось в дуплах, вход в которые находился на высоте до одного метра над землей, в прикорневых дуплах и на земле. В других районах юга Дальнего Востока подобные берлоги встречались гораздо реже (Сысоев, 1960; Пикунов, 1991). Основная часть лесов Большого Хехцира (исключение — пихтово-еловые леса верхней части склонов хребта) сильно нарушена рубками и пожарами. Медведям не хватает крупных деревьев, где бы лаз мог располагаться на достаточно большой высоте — от двух метров и выше, что сильно снижает их доступность, и поэтому им часто приходится устраивать берлоги в местах, где они уязвимы для тигра. В теплый период года гималайского медведя спасает его способность быстро взбираться на деревья, чем, предположительно, и можно объяснить более низкую его встречаемость в питании тигра в это время. Берлоги бурого медведя находятся в верхней части склонов, куда тигр зимой заходит крайне редко, что делает этот вид малодоступным. В теплое время года доступность бурого медведя (особенно молодых особей), в отличие от гималайского, существенно возрастает.

Резкое снижение числа медведей в питании тигров на Хехцире после гибели самца “А” свидетельствует об индивидуальной специализации этой особи на их добыче. Руковский (1968), основываясь на опросных сведениях, также подчеркивает, что в Приморском крае тигр чаще нападает на гималайского медведя. В Лазовском заповеднике в питании тигра отмечали только гималайского медведя (Животченко, 1981; Храмцов, 1993). По другим исследованиям, проведенным на среднем Сихотэ-Алине, он атакует этот вид реже, чем бурого медведя (Бромлей, 1965; Костоглод, 1977; Середкин и др., 2005). По-видимому, подобное противоречие объясняется различием конкретных экологических условий в районах, где выполнялись исследования. Однако неоспоримым фактом является то, что гималайский медведь любого пола и возраста является обычной добычей тигра (Сысоев, 1960, 1966; Горохов, 1973; Костоглод, 1977, 1981; Храмцов, 1993; Середкин и др., 2005; Юдин, Юдина, 2009; неопубликованные данные автора). Несмотря на активное исследование со стороны тигров, гималайские мед-

веди на Хехцире обычно не боялись их свежих следов, ходили по их тропам, доедали останки их жертв, и лишь в одном случае медведь этого вида убежал, выйдя на свежие следы тигрицы и двух котят (Ткаченко, 1996, 2004).

Взаимоотношения тигра с бурым медведем носят иной характер. Чаще жертвами тигра становятся самки и молодые особи бурого медведя (Середкин и др., 2005). Очевидно, и на Хехцире тигр чаще нападал на самок и молодых особей. Медведь также способен первым напасть на тигра и преследовать его с целью завладения добычей (Сысоев, 1960, 1966; Костоглод, 1981). На территории Хабаровского и Приморского краев неоднократно находили останки тигров, убитых и съеденных бурыми медведями (Сысоев, 1960, 1966; Раков, 1965, 1970; Горохов, 1973; Костоглод, 1977, 1981).

Питание амурского тигра в теплый период года на Дальнем Востоке России изучено плохо и отражено в нескольких литературных источниках (Середкин и др., 2005; Литвинов, 2007; Юдин, Юдина, 2009). Это связано с большими трудностями сбора материала (останки жертв, экскременты) при отсутствии снега. В Большехехцирском заповеднике в ноябре—марте частота встреч остатков изюбря и кабана в экскрементах тигра ($n = 73$) составляет 69.9%, медведей, зайца-беляка, рыси — 30.7% (медведей — 26.7%), травянистых растений — 16%. В апреле—октябре ($n = 18$) значение изюбря и кабана снижается (27.8%), медведей, барсука, зайца-беляка и косули заметно возрастает — 66.7% (медведей — 50%), травянистых растений — 22.2%. По-видимому, в теплое время года ощутимо снижается пресс на изюбря и кабана и усиливается давление на виды, вышедшие весной после зимнего сна, а также на животных мелких и средних размеров. Ослабление влияния тигра на основные виды жертв в апреле—октябре особенно важно для их обособленного существования (обеспечивается относительная стабильность в системе хищник—жертва) в условиях Хехцира, практически изолированной территории.

Свою добычу тигры использовали, в основном, более чем наполовину. Полностью съеденная тиграми добыча (дикие млекопитающие, $n = 12$) зарегистрирована в 66.7% случаев, утилизированная более чем наполовину — в 16.7%, наполовину — в 8.3% и менее чем наполовину — в 8.3%. В целом на недоеденные жертвы приходится 33.3%, при этом оставленные нетронутыми не отмечались. Использование жертвы тигром зависит, главным образом, от того, насколько он голоден, а не от ее размеров (Юдаков, 1973). Возможно, зимой это зависит и от степени промерзания мяса.

Падаль не имела существенного значения в питании тигров. Дважды лишь тигр-самец “А” не-

много кормился на ней (март 1994 г., гималайский медведь, его старая добыча, и январь 2000 г., самка изюбря, старая жертва одного из тигров).

Как указывалось выше, в питании тигрицы “Трехпалой” за 15 лет произошли существенные изменения. В период 1992—2000 гг. частота встреч остатков диких животных в экскрементах тигрицы ($n = 15$) составила 100%, домашних — 0%. Лишь в декабре 1994 г. отмечено нападение “Трехпалой” на собаку в лесу у совхозного поля, при этом тигрица выела только один бок (Ткаченко, 1996). С декабря 2000 г. и до 2007 г. в ее экскрементах ($n = 50$) частота встреч остатков диких животных снизилась (44%), домашних (собак) повысилась — 56%. В это время нами отмечены нападения на собак (убито 30 особей) только на окраинах населенных пунктов, причем в подавляющем большинстве случаев около домов или хозяйственных построек. При этом со второй половины 2001 г. по январь 2005 г. включительно и с апреля 2005 г. по июль 2006 г. нападения на собак на окраинах населенных пунктов не регистрировались, но в экскрементах тигрицы их остатки изредка отмечались. Переход на питание собаками произошел резко (по неофициальным данным тигрица была ранена в декабре 2000 г.) (Ткаченко, 2009). По-видимому, у нее были обломаны и клыки, вероятно, последствия попадания в капкан, что также способствовало переходу на питание преимущественно собаками. Подтверждает это отсутствие отверстий от клыков у жертв тигрицы в местах хваток за горло. Только у мелкой собаки (размером с лисицу) отмечено отверстие на голове диаметром около 5 мм, когда хватка пришлась за шею сверху. Подобная ранка сверху на голове присутствовала и у гималайского медведя, убитого тигром-самцом “А” в январе 2000 г. (этот случай описан выше) за 1.5 мес. до его гибели. У медведя оказались продавлены кости мозговой камеры (рис. 2) “пеньками” от верхних клыков тигра, высота которых оказалась 1 и 1.3 см (высота нижних составила по 1.8 см) (рис. 3). У животных, добытых тиграми с нормальными зубами, на шее остаются отверстия от клыков (Матюшкин, 1991; Юдин, Юдина, 2009; неопубликованные данные автора). Доступность собак в окрестностях Большехехцирского заповедника очень высока, тем не менее здоровые тигры не выходили к населенным пунктам и собаками не интересовались. Подобное поведение свойственно тиграм, обитающим в глубинных районах Сихотэ-Алиня вдали от населенных пунктов (Юдаков, Николаев, 1987). Собаки не являются привлекательной пищей для тигров, и специализироваться на их добыче могут лишь физически ослабленные особи (Ткаченко, 2003). Юдин и Юдина (2009), основываясь на собственных наблюдениях и анализе обстоя-



Рис. 2. Череп гималайского медведя. Мозговая камера продавлена “пеньком” клыка тигра-самца “А”. Большехецирский заповедник, январь 2000 г.



Рис. 3. Поврежденные клыки (предкоренные и коренные зубы в хорошем состоянии) верхней (а) и нижней (б) челюстей тигра-самца “А”. 2000 г.

тельств гибели от тигров охотничьих собак в тайге и в населенных пунктах, также пришли к выводу, что собака непривлекательная, но очень легкая для него добыча.

“Потеря” клыков не сразу приводит к неспособности добывать естественный корм. Например, тигр-самец “А” до его появления на окраине населенного пункта длительное время существовал за счет диких животных, несмотря на обломанные клыки, так как к этому моменту они успели “отшлифоваться” (рис. 3). Возможно, тигр, повредивший клыки, способен годами обитать в природе, не вступая в конфликты с человеком, только в том случае, если не получил других серьезных травм. Но при этом результативность его охот резко падает. Как правило, умерщвление жертвы происходит мгновенно (Юдин, Юдина, 2009), но тигру с обломанными клыками приходится долго бороться с жертвой и, вероятно, копытным зачастую удается вырваться. Например, за весь зимний период 2000/2001 гг. в январе отмечена единственная длительная схватка тигрицы “Трехпалой” с очень крупной и агрессивной собакой, прежде чем ей удалось умертвить ее. С февраля 2005 г. число подобных схваток даже с более мелкими собаками, которых “Трехпала” не могла мгновенно умертвить, возросло (табл. 3). Снизилась и успешность охот на них с 95% ($n = 20$) в конце 2000 г. – первой половине 2001 г. до 61.1% ($n = 18$) в 2005–2007 гг. Кроме того, она стала чаще добывать собак средних размеров. Если в конце 2000 г. – первой половине 2001 г. собаки средних размеров среди ее жертв составляли 33.3%, крупных – 55.6%, мелких – 11.1% ($n = 9$), то в 2005–2007 гг. на собак средних размеров пришлось 70%, на крупных – 30% ($n = 10$). Таким образом, тигр с травмированными зубами слабеет быстрее, чем с нормальными, что приводит к неспособности обеспечить себя естественной пищей. Следствием этого являются выходы к населенным пунктам в поисках легкой добычи.

Травянистые растения нами учитывались только тогда, когда их объем в экскрементах тигра достигал 10–100%. Они поедались тигром во все сезоны года. Чаще отмечались осока кривоносовая и вейник Лангсдорфа, реже осока серповидная. В экскрементах тигра-самца “А” найдены листья щитовника толстокорневищного, занимавшего 40% объема копролита.

Питание тигра в густонаселенной местности, где имеются достаточно обширные охраняемые лесные массивы с высокими плотностями диких копытных животных, аналогично питанию тигра из отдаленных таежных районов юга Дальнего Востока. Лишь значительное ухудшение физического состояния тигров на Хехцире (ранение, потеря клыков) заставило их выходить на окраины

Таблица 3. Скорость умерщвления собак тигрицей “Трехпалой”, %

Размер собаки	Зима 2000/2001 г.		Февраль–март 2005 г.	
	$n = 7$		$n = 7$	
	быстрое	длительное	быстрое	длительное
Крупные	28.6 (2)	14.3 (1)	–	28.6 (2)
Средние	42.8 (3)	–	14.3 (1)	57.1 (4)
Мелкие	14.3 (1)	–	–	–
Всего	85.7 (6)	14.3 (1)	14.3 (1)	85.7 (6)

населенных пунктов и охотиться на собак как наиболее легкую добычу. Но это не единственная причина, заставляющая хищника подобным образом изменять свое поведение. Нарушения в экосистемах, приводящие к снижению численности диких животных, также вынуждают тигра включать в свой рацион домашних копытных и собак, как на юге Дальнего Востока России, так и в других частях ареала, например, в Индии (Животченко, 1981; Chundawat *et al.*, 1999; Салькина, 2003; Юдин, Юдина, 2009). Очевидно, между тигром и его потенциальными жертвами существует настолько тесная связь, что только в силу выше указанных обстоятельств он нападает на домашних животных, даже в густонаселенной местности.

Автор признателен А.М. Долгих, Б.И. Горбачеву, В.Ю. Хисматулину, И.И. Щербакову, М.А. Благодареву, Н.Г. Мураткину, сотрудникам Большехехцирского заповедника, оказавшим неоценимую помощь в сборе материала.

Работа частично выполнялась при финансовой поддержке Фонда охраны носорогов и тигров (США), грант № 14-48-98210-99-G474.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байков Н.А. Маньчжурский тигр. Харбин: Изд-во О-ва изучения Маньчжурского края, 1925. 18 с.
- Бромлей Г.Ф. Медведи юга Дальнего Востока СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 120 с.
- Васильев Н.Г., Матюшкин Е.Н., Купцов Ю.В. Большехехцирский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Дальнего Востока СССР. М.: Мысль, 1985. С. 130–146.
- Горохов Г. Тигр и другие хищники // Охота и охотничье хоз-во. 1973. № 9. С. 16–17.
- Громов Е.И., Матюшкин Е.Н. К анализу конкурентных отношений тигра и волка в Сихотэ-Алине // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. 1974. № 2. С. 20–25.
- Дунищенко Ю.М. Амурский тигр и его основные пищевые ресурсы // Редкие виды млекопитающих и их охрана: Матер. 2-го Всесоюзн. совещ. М.: Наука, 1977. С. 126–129.

- Жарков И.В., Теплов В.П., Тихвинский В.И.* Материалы по питанию лисицы (*Vulpes vulpes*) в Татарской республике // Работы Волжско-Камской зональной охотничье-промысловой биол. ст. Вып. 2. Казань, 1932. С. 14–22.
- Животченко В.И.* О питании амурского тигра // Хищные млекопитающие. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1981. С. 64–75.
- Капланов Л.Г.* Тигр в Сихотэ-Алине // Тигр, изюбрь, лось. М.: Изд-во МОИП, 1948. С. 18–49.
- Костоглод В.Е.* Взаимоотношения амурского тигра с бурым и белогрудым медведями в Приморском крае // Редкие виды млекопитающих и их охрана: Матер. 2-го Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1977. С. 131–133.
- Костоглод В.Е.* Опыт длительного тропления бурого медведя-шатунга в Сихотэ-Алине // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 1. С. 3–12.
- Кучеренко С.* Регулировать численность хищников // Охота и охотничье хоз-во. 1977. № 10. С. 16–19.
- Литвинов М.Н.* О питании тигров в Уссурийском заповеднике // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества): Матер. междунар. совещ. М.: КМК, 2007. С. 257.
- Матюшкин Е.Н.* Приемы охоты и поведение у добычи амурского тигра // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 1. С. 10–27.
- Матюшкин Е.Н.* Тигр и изюбрь на приморских склонах Среднего Сихотэ-Алиня // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 1. С. 3–19.
- Матюшкин Е., Юдаков А.* Следы амурского тигра // Охота и охотничье хоз-во. 1974. № 5. С. 12–17.
- Овсяников Н.Г.* Поведение и социальная организация песца. М.: Изд-во ЦНИЛ Главохоты РФ, 1993. 243 с.
- Пикунов Д.Г.* Размеры хищничества амурских тигров // Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 71–75.
- Пикунов Д.Г.* Белогрудый медведь в Сихотэ-Алине // Медведи СССР – состояние популяций: Матер. 4-го всесоюз. совещ. специалистов, изучающих медведей в СССР. Ржев, 1991. С. 206–215.
- Поддубная Н.Я., Ковалев В.А.* Тигр в Уссурийском заповеднике: состояние и перспективы сохранения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 3. С. 54–61.
- Раков Н.В.* Современное распространение тигра в Амуро-Уссурийском крае // Зоол. журн. 1965. Т. 44. Вып. 3. С. 433–441.
- Раков Н.В.* О факторах смертности кабана и его взаимоотношениях с хищниками в Приамурье // Зоол. журн. 1970. Т. 49. Вып. 8. С. 1220–1228.
- Руковский Н.Н.* Некоторые вопросы биологии амурского тигра в связи с его охраной // Зоол. журн. 1968. Т. 47. Вып. 5. С. 786–788.
- Салькина Г.П.* Современное состояние популяции тигра на юго-востоке Сихотэ-Алиня // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 3. С. 45–53.
- Салькина Г.П.* Тигр в Лазовском заповеднике // Природоохранные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохранения биологического разнообразия: Матер. 2-й научн. конф., посв. 60-летию Уссурийского заповедника. Владивосток: ДВО РАН, 1994. С. 98–102.
- Салькина Г.П.* Амурский тигр и его биоценотические связи в южном Сихотэ-Алине: Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток: Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 2003. 24 с.
- Середкин И.В., Гудрич Дж.М., Костыря А.В. и др.* Взаимоотношения амурского тигра с бурым и гималайским медведями // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, 2005. С. 156–163.
- Сысоев В.П.* Охота в дальневосточной тайге. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1960. 200 с.
- Сысоев В.* По медвежьим следам. Очерк. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1966. 40 с.
- Ткаченко К.Н.* Тигр, *Panthera tigris* (Carnivora, Felidae) в Большехехцирском заповеднике (Хабаровский край) // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 11. С. 1729–1736.
- Ткаченко К.Н.* Значение собак в питании самки амурского тигра *Panthera tigris altaica* в заповеднике “Большехехцирский” и на сопредельной территории (Хабаровский край) // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества): Матер. междунар. совещ. М.: ИПЭЭ РАН; Териологическое общество, 2003. С. 352.
- Ткаченко К.Н.* Тигры на Хехцире // Природа. 2004. № 1. С. 37–41.
- Ткаченко К.Н.* Экология хищных млекопитающих Большехехцирского государственного природного заповедника: Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2008. 24 с.
- Ткаченко К.Н.* Кошачьи (Carnivora, Felidae) Большехехцирского заповедника // Амурский зоол. журн. 2009. Т. 1. № 3. С. 275–280.
- Храмцов В.С.* О взаимоотношениях медведей и тигров в отрогах Заповедного хребта // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяции: Матер. 6-го совещ. специалистов, изучающих медведей. Ч. 2. М.: Центрально-Лесной гос. заповедник, 1993. С. 70–72.
- Юдаков А.Г.* О влиянии тигра на численность копытных // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана: Сб. матер. М.: Наука, 1973. С. 93–94.
- Юдаков А.Г., Николаев И.Г.* Экология амурского тигра. М.: Наука, 1987. 152 с.
- Юдин В.Г., Юдина Е.В.* Тигр Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2009. 485 с.
- Chundawat R.S., Gogate N., Johnsingh A.J.T.* Tigers in Panama: preliminary results from an Indian tropical dry forest // Riding the tiger. Tiger conservation in human-dominated landscapes / Eds Seidensticker J., Christie S., Jackson P. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1999. P. 123–129.
- McDougal C.* You can tell some tigers by their tracks with confidence // Riding the tiger. Tiger conservation in human-dominated landscapes / Eds Seidensticker J., Christie S., Jackson P. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1999. P. 190–191.

**Specific Features of Feeding of the Amur Tiger *Panthera tigris altaica*
(Carnivora, Felidae) in a Densely Populated Locality
(with Reference to Bol'shekhehtsirskii Reserve and Its Environs)**

K. N. Tkachenko

*Institute of Water and Ecological Problems, Far East Division, Russian Academy of Sciences,
ul. Kim Yu Chena 65, Khabarovsk, 680000 Russia*

e-mail: carnivora64@mail.ru

Received May 3, 2011

Specific features of feeding of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in the Bol'shekhehtsirskii Reserve located in a densely populated locality (only 15 km to the north of it is the city of Khabarovsk) have been investigated. For a long time (1992–2000) the diet of tigers consisted 100% of wild animals, although the accessibility of domestic animals, dogs, in particular, was high. From 2000 to 2007, in their feeding, the proportion of dogs increased (up to 47%), and the proportion of wild animals decreased (50.8%). Tigers attacking dogs were physically weakened (broken fangs, wounds, inflicted by humans, diseases). Thus, even in a densely populated locality, the tiger's diet includes domestic animals only at exposure to different negative factors.