

определения возраста и бедренную кость для определения физического состояния. На каждом месте обнаружения добычи фиксировали присутствие других хищников, например медведей, (гл. 19) и падальщиков, признаки потревоженности тигра людьми и процент съеденного мяса (гл. 22).

Мы старались не обследовать участки, где сконцентрированы перемещения тигрицы, если полагали, что она принесла потомство. Наши предположения основывались на известном репродуктивном статусе тигрицы (времени, прошедшем после рождения предыдущего выводка, или связи с самцом) и характере ее перемещений. Самка, которая недавно родила тигрят, остается на одном месте несколько дней, также как и тигр у добычи. Отличительной чертой ее перемещений является то, что она покидает логово на 1-2 суток, чтобы поохотиться, а потом возвращается назад. Тигрица, находящаяся у жертвы, не возвращается после ухода. Однако из-за того, что характер перемещений тигриц с новорожденными тигрятами и тигриц у добычи схожи, наши полевые сотрудники однажды случайно нашли логово, когда обследовали территорию в поисках остатков жертвы. В остальных случаях мы ждали, когда самка унесет тигрят из логова и только после этого начинали его поиски (гл. 10).

Радиослежение позволяет также определять случаи гибели тигров. Если животное длительное время находилось на одном и том же месте и сигнал радиоошейника был неактивен в течение нескольких часов, мы сразу же отправлялись на поиски, чтобы определить, погиб ли тигр или просто сбросил ошейник. Чаще всего в результате таких поисков мы находили ошейник, срезанный с тигра браконьером. Если мы находили погибшего тигра, то проводили полное обследование туши и территории вокруг, а также, по возможности, вскрытие, чтобы установить причины гибели. Иногда, обследуя участок локализации перемещений животного, мы случайно находили погибших тигров.

Часто браконьеры, убив тигра, намеренно выводили из строя радиопередатчик, и тогда мы просто теряли сигнал. В таких случаях мы проводили обширное обследование территории с воздуха, чтобы убедиться, что тигр не вышел за пределы зоны действия радиоошейника. Кроме этого, на земле велись поиски его следов, особенно если дело происходило зимой. Поскольку наши полевые сотрудники имеют большой опыт тропления по снегу, а также знают маршруты передвижения и характеристики следов радиомеченых особей, весьма маловероятно, что тигры, которые не покинули свой участок, останутся незамеченными даже в случае отказа ошейника. Если следы тигра на его участке обнаружены не были, мы делали вывод, что животное убили браконьеры и его радиоошейник уничтожен. В большинстве случаев мы в конце концов получали подтверждение факта браконьерства, например информацию о номере ушной метки тигра, которую мог знать только человек, державший ее в руках, и в двух случаях нами был обнаружен ошейник. Поселение нового тигра на участке, занимаемом ранее другим тигром, подтверждало наше предположение о том, что пропавший зверь стал жертвой браконьеров и его ошейник уничтожен.

В целом, отлов и радиослежение в сочетании с троплением позволяют получить огромный массив данных по ряду аспектов жизненного цикла и экологии тигра. В ходе отлова можно получить информацию о поле, возрасте и физическом состоянии изучаемых животных, а также собрать данные по морфологии, заболеваниям и генетике. Радиослежение и тропление позволяют следить за тиграми в течение длительного времени и на обширных территориях, а также собирать данные о воспроизводстве, расселении, гибели, социальной структуре, питании, внутри- и межвидовых отношениях и других аспектах жизни тигра.

ГЛАВА 6

КТО ЦАРЬ ЗВЕРЕЙ? ИСТОРИЧЕСКИЕ И СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ О ВЕСЕ ТЕЛА ДИКИХ И СОДЕРЖАЩИХСЯ В НЕВОЛЕ АМУРСКИХ ТИГРОВ В СРАВНЕНИИ С ДРУГИМИ ПОДВИДАМИ

Дж. С. Слот, Д. Дж. Микелл, Дж. М. Гудрич, И. Г. Николаев, Е. Н. Смирнов,
Б. О. Шлейер, К. Трейлор-Хольцер, С. Кристи, Т. Д. Аржанова, Дж. Л. Д. Смит,
К. У. Карант

ВВЕДЕНИЕ

Представление о том, что амурский тигр (*Panthera tigris altaica*) является крупнейшим в мире из живущих ныне представителей кошачьих, почти на столетие закрепилось в популярной и научной литературе (Байков 1925; Огнев 1962; Кучеренко 1985; Prynп 2004). В качестве доказательства неоднократно цитировались появившиеся еще в начале прошлого века сообщения об огромном весе, которого может достигать амурский тигр (табл. 6.1) (Mazak 1967; Hemmer 1987; Heptner and Sludskii 1992; Nowak 1999; Seidensticker 1986; Nowak 1991; Seidensticker, McDougal 1993; Nowell, Jackson 1996). Н. А. Байков (1925), вероятно, самый первый привел данные о весе амурского тигра. Он писал, что средний вес взрослого самца составляет около 320 кг и "по сравнению с самцами самки мельче почти в пять раз". Однако еще в первой половине XX века некоторые отмечали, что крупные размеры этому подвиду приписываются только из-за толстого зимнего меха, отсутствующего у южных форм (Goodwin 1933; Allen 1938). В то же время в столь же многочисленных научно-популярных публикациях утверждается, что крупнейшим представителем кошачьих является бенгальский тигр (*P. t. tigris*) (Grzimek 1990; Dinerstein 2003). Используя в качестве показателя размера тела длину черепа, Kitchener (1999) сделал вывод о том, что размеры тела увеличиваются с широтой, но длина черепа тигров из северной Индии (332-376 мм, n=18) оказалась почти такой же, как и у амурских тигров (331-383 мм, n=9). Использовать реальный вес тела в качестве метрического показателя размера тигра в разных популяциях затруднительно, по крайней мере по двум причинам. Во-первых, за исключением информации от охотников, которые часто преувеличивают размеры (Locke 1954; McDougal 1977), достоверных данных о весе диких тигров любого подвида собрано удивительно мало, что делает сравнительный анализ проблематичным. Во-вторых, утверждение о том, что амурские тигры – самые крупные базируется в основном на старых источниках, большинство из которых опубликованы на русском языке, их трудно найти в оригинале, и поэтому чаще всего эти ссылки присутствуют во вторичных источниках или переводах

(Mazak 1981; Кучеренко 1985; Heptner and Sludskii 1992). Критическая оценка данных на основании только этих вторичных источников невозможна, поэтому одно из наиболее часто цитируемых сообщений об амурском тигре на самом деле слабее всего подтверждено.

Вес тела является одним из морфометрических параметров тигра, наиболее часто приводимых в исторических и современных источниках, несмотря на то что у одних и тех же особей он может колебаться в зависимости от физического состояния, времени последней кормежки и других переменных (Sunquist, Sunquist 2002). Другие показатели, такие как длина тела, имеют большую погрешность, так как могут сильно различаться в зависимости от того, как измеряли животное: по прямой «между основными точками» или по кривой (Locke 1954). Важнее, пожалуй, то, что вес тела можно измерить и у живого, и у мертвого животного известного возраста и социального положения, а это позволяет выявить зависимость скорости роста и размера тела от биологического состояния и социального положения особи.

Считается, что существует семь подвидов тигра (Nowell, Jackson 1996), хотя Kitchener (1999) высказал предположение, что географическая морфологическая изменчивость тигров, скорее всего, носит клинальный характер и не может быть использована при характеристике подвидов. Однако последующий генетический анализ в целом подтвердил существующее представление о границах между подвидами тигра (Shujin et al. 2004). В данном анализе мы придерживаемся «традиционного» выделения подвидов тигра, но в любом случае изучение факторов, влияющих на размер тела тигра в популяциях, населяющих разные участки видового ареала, поможет глубже понять их экологию.

Большое число взаимодействующих факторов может влиять на размер тела. Kitchener (1999) считает, что размеры тигра изменяются в соответствии с правилом Бергмана, согласно которому в более северном климате животное должно иметь более крупное тело, что приводит к более экономному расходованию энергии (и тепла) вследствие меньшей относительной площади поверхности тела. Однако такая зависимость усложняется тем, что на Индийском субконтиненте, где зимние температуры не сравнимы с зимними в России, тигр имеет крупные размеры. Если основываться только на правиле Бергмана, то амурский тигр должен быть значительно крупнее, чем другие подвиды. Феномен «островной карликовости» (Kitchener 1999) подразумевает, что и суматранский (*P.t. sumatrae*), и яванский (*P.t. sondaica*), и балийский (*P.t. balica*) подвиды, должны быть значительно мельче материковых форм. Однако четкого объяснения явления островного измельчания для таких хищных млекопитающих, как тигр, нет. Считается, что размер тела хищника должен зависеть от размеров тех животных, которыми он питается (Iriarte et al. 1990; Hoogsteijn, Mondolfi 1996), однако объекты питания островных тигров, как и тигров большей части материковой Азии, значительно крупнее, чем виды-жертвы тигра в России, где отсутствуют крупные полорогие копытные и где добыча тигра редко превышает 200 кг (Seidensticker 1986; Karanth, Sunquist 1995, 2000; Miquelle et al. 1996; Sunquist et al. 1999). Если за основу считать доступность объектов питания, то амурские тигры должны быть мельче, чем тигры других подвидов, которые питаются более крупными копытными. Как влияют на размер тела амурского тигра эти две противоположные эволюционные силы (экстремально холодные температуры и мелкий размер жертв) – предмет особого интереса.

Теоретически размер тела взрослой самки должен в значительной мере определяться ее способностью успешно выращивать потомство (например, должен сочетать в себе способность успешно ловить добычу, сводить к минимуму энергетические затраты и максимизировать перевод энергии потомству). В то же время размер тела самца будет частично определяться необходимостью конкурировать за доступ к самке. Так как в конкуренции самцов за самку крупные размеры тела дают преимущество, но затратны в смысле дополнительных энергетических потребностей, мы ожидаем, что половой диморфизм будет самым большим в тех популяциях, где наблюдается самый сильный половой отбор (и обеспечивается доступ к возможно большему числу размножающихся самок). Китченер (1999) считает, что с широтой у тигра увеличивается не только размер тела, но и половой диморфизм, но вызывающие это факторы остаются неясными.

В настоящей главе, пытаясь разобраться в вопросе о размерах тела амурского тигра и выяснить различия в весе между разными подвидами, мы обобщили и проанализировали все имеющиеся данные. Для этого была проведена оценка достоверности всех имеющихся в литературе исторических данных по весу. Затем, для сравнения с историческими данными, были использованы данные, собранные при отлове и обездвиживании амурского тигра (Goodrich et al. 2001), а также данные о весе погибших тигров (Николаев, Юдин 1993) за сравнительно недавний период (начиная с 1970 г.). Следует иметь в виду, что в большинстве случаев И.Г. Николаев и В.Г. Юдин (1993) и в отдельных случаях мы в нашем исследовании взвешивали тигров, вступивших в конфликт с человеком. Такие «проблемные» животные могли попасть в конфликтную ситуацию вследствие плохого физического состояния или истощения (гл. 23), что могло отразиться на массе тела. Поэтому, чтобы определить, отличаются ли проблемные особи морфологически от тех, которые не входили в конфликт с человеком или домашним скотом, мы сравнили данные по весу «проблемных» тигров с аналогичными данными по другим диким тиграм. Мы также сравнивали вес дикого амурского тигра с весом особей, содержащихся в неволе по программам разведения тигров в Северной Америке и Европе. Хотя обычно считается, что животные в неволе, которых регулярно кормят и которые лишены стрессов, обычных для жизни в дикой природе, должны весить больше диких тигров, это предположение никогда не проверялось. Так как о животных в неволе информации значительно больше, ее мы использовали для расчета кривых роста, а затем оценивали, можно ли такие кривые применять для диких популяций. И, наконец, для того, чтобы сравнить массу тела и уровень полового диморфизма у разных подвидов тигра и связать эти различия с подвидовыми особенностями экологии и социальной организации, была проанализирована вся имеющаяся научная литература, а также базы данных программ разведения тигров в неволе.

МЕТОДИКА

Исторические данные по амурскому тигру

Мы условно считали «историческими» все данные о весе дикого амурского тигра, полученные до 1970 г., и пытались оценить их достоверность. Чтобы определить аутентичность и точность информации о весе тигра, мы выявили и проанализировали все имеющиеся первичные источники данных. Нами были выделены следующие четыре категории данных: 1) *высоконадежные* – в тексте есть подробное описание измерений веса и других показателей, и автор присутствовал при проведении измерений; 2) *средненадежные* – данные двух типов: пояснения в тексте указывают,



Рис. 6.1

всего тела. Из данных, собранных этими исследователями, мы взяли веса 29 тигров (22 взрослых самца, 6 взрослых самок и одна молодая самка). Так как большинство погибших животных было найдено зимой, и их быстро перевозили в места взвешивания, иссушение тела в этих случаях вряд ли имело место, и вес этих погибших животных в большинстве случаев сопоставим с прижизненными весом тигров. Мы исключили из анализа случаи, когда вес мертвого животного не соответствовал «нормальному» прижизненному весу тела (например, когда тигр погиб от голода).

Отдельную группу данных, собранных И.Г. Николаевым и В.Г. Юдиным (1993) и в ходе осуществления проекта «Амурский тигр», составили данные о тиграх, попавших в конфликтную ситуацию с человеком. Животные, пойманные или убитые в результате столкновения с человеком и (или) домашним животным, были названы «проблемными», и вес их сравнивали с весом других диких особей. Мы сравнили (по *t*-критерию) отдельно вес самок и самцов проблемных и других диких тигров, сравнивали только современные данные о весе взрослых самок и самцов (единственные группы с достаточным объемом выборки).

При рассмотрении данных о весе тигров других подвидов мы не учитывали «охотничью» литературу из-за трудности в оценке достоверности приводимых сообщений. Данные о весе диких бенгальских тигров были взяты у Санквиста (Sunquist 1981), Смита (Smith 1984, неопубликованные данные) и Каранта (Karant 1993). Данные по каспийскому тигру взяты у А.А. Слудского (1966) и А. Коптелова (1925), данные по дикому южнокитайскому тигру – из Allen (1938), а данные по одному дикому суматранскому тигру были любезно предоставлены Лондонским зоологическим обществом и министерством лесного хозяйства Индонезии.

Тигры в неволе. Данные о весе тигров в неволе получены из отчетов Программы разведения видов для Северо-Американских зоопарков (SSP), а также из Европейской программы разведения редких видов (ЕЕР) в европейских зоопарках. Подвидовой статус многих тигров в неволе смешан, поэтому для точного определения подвидовой принадлежности анализируемых особей необходимо было проанализировать родословные всех особей. Особи со смешанным происхождением и с неопределенными предками были исключены из анализа. Мы также исключили предположительно ошибочные данные (например, один 17-месячный самец весил 220 кг). Данные о весе тигрят из диких популяций и живущих в неволе были использованы только для построения кривых роста.

Определение возраста тигров. Возраст и вес всех особей в неволе определяли по известным датам рождения и взвешивания, имеющимся в базах данных SSP и ЕЕР. Для диких тигров И.Г. Николаев и В.Г. Юдин (1993) определяли возраст по слоям в цементном веществе зубов. Точность этих оценок невозможно подтвердить, потому что, насколько нам известно, изучения корреляции между оценкой возраста по цементному веществу зубов и известным возрастом тигра не проводили. Однако для большинства животных этот прием, скорее всего, дает приблизительный индекс относительного возраста.

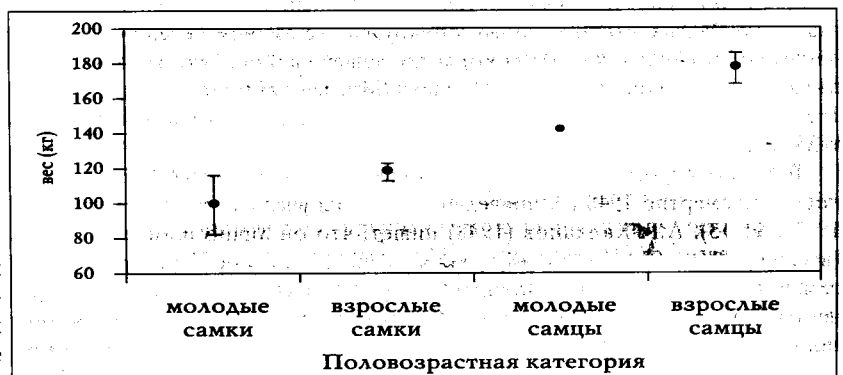
что автор присутствовал, но проведено только взвешивание или источник вторичен, но есть доказательства того, что животное взвешивали на самом деле (например, приводятся другие измерения тела); 3) *менее надежные* – данные также двух типов: если есть сообщение, что животное взвешивали, но источник вторичен, и доказательств, подтверждающих взвешивание, мало, или источник первичен, но достоверность данных под сомнением; 4) *ненадежные* – данные соответствуют одному из следующих условий: есть свидетельство того, что вес оценивали приближительно (а не прямым взвешиванием); вес взят из вторичного источника сомнительной надежности; предположительно, состояние животного при взвешивании было чрезвычайно плохим; и если обнаруживается очевидная ошибка в данных. После разбивки всех данных по группам в дальнейшем анализе мы использовали только *высоко-* и *средненадежные* данные.

СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ ПО ВЕСУ АМУРСКОГО ТИГРА И ДРУГИХ ПОДВИДОВ ТИГРА

Дикие тигры. Современные данные о весе амурского тигра получены из двух источников. Почти всех особей, отловленных в период с 1992 по 2004 гг. в рамках проекта «Амурский тигр» (гл. 5), взвешивали беззвонно, поднимая животное над землей, обычно с помощью системы блоков (рис. 6.1). Если одного и того же тигра ловили и измеряли более одного раза, перед анализом каждой возрастной группы все измерения усредняли. Однако при построении кривых роста усреднения данных не проводили и использовали все измерения веса.

И.Г. Николаев и В.Г. Юдин (1993) исследовали 74 случая гибели тигров за период с 1970 по 1992 гг. (55 взрослых, 19 тигрят). Они взвесили 35 взрослых животных, однако не всегда могли получить данные о массе

Рис. 6.2. Данные о весе половозрастных групп дикого амурского тигра, с 95% доверительными интервалами. Данные И.Г. Николаева и В.Г. Юдина (1993) и проекта «Амурский тигр».



Данные о весе тигрят из диких популяций и живущих в неволе были использованы только для построения кривых роста.

Животные, измеренные И.Г. Николаевым и В.Г. Юдиным (1993), а также отловленные в ходе осуществления проекта «Амурский тигр», были классифицированы по четырем возрастным категориям, исходя из относительных размеров тела, состояния зубной системы, качества меха и физического состояния: тигрята (1-17 мес.), молодые (18-35 мес.), взрослые (свыше 35 мес.). Для построения кривых роста возраст тигров, отловленных в ходе проекта «Амурский тигр», оценивали с точностью до года (+1-3 года), в основном по состоянию зубной системы (см. гл. 5). Для построения кривых роста диких тигров использовали медиану оценки возраста. Мы признаем, что оценки возраста диких тигров менее точны, чем особей в неволе, но считаем их достаточными для построения кривых роста.

Анализ. Для сравнения веса разных половозрастных групп, а также веса диких особей и содержащихся в неволе и между пятью подвидами тигра, по которым есть данные, мы в основном проводили односторонний дисперсионный анализ. При необходимости после дисперсионного анализа (ANOVA) для многосторонних сравнений проводили тест значимости различий Тьюки (Tukey's Honestly Significant Differences test) с поправкой на неравные размеры выборок.

При расчете скорости роста дикого амурского тигра и тигров, живущих в неволе, использовали уравнения Михаэлиса-Ментен (Morris 1992):

$$y = \frac{mx}{(c + x)}$$

где y = вес; m = среднее асимптотическое значение веса; x = возраст; c = возраст при $m/2$. Для оценки сходства использовали доверительные интервалы, полученные из кривых роста для диких и искусственных (живущих в неволе) популяций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исторические данные об амурских тиграх

Мы обнаружили первичные источники с данными о весе 57 взрослых диких амурских тигров, собранные за 65 лет, с 1902 по 1967 гг. Общие измерения амурских тигров есть также в нескольких более ранних источниках второй половины XIX века (Сельский 1856; Поливанов 1861; Пржевальский 1870; Williamson 1870), но данных о массе тела в них нет. Самые ранние найденные нами сообщения с конкретными данными о весе (с указанием на то, что животные действительно взвешивались) встречаются в работах Николая Байкова, украинского охотоведа, который охотился на тигров и изучал их в Манчжурии в первой половине XX века. Определение достоверности сообщений Н. Байкова особенно важно, потому что в его работах содержатся почти все (17 из 20) существующие данные об индивидуальном весе тигров до 1929 г. (Байков 1903, 1915, 1925, 1927, 1928а, 1928b, 1959). Лишь три из 19 имеющихся у Н. Байкова измерений веса были отнесены к категории «высоконадежных» (приложение 6.1, № 3, 4, 46) и одно – к «средненадежным» (приложение 6.1, № 5). Хотя два из этих измерений относятся к крупным самцам, их вес (224 и 254 кг) гораздо меньше, чем вес четырех особей (320, 325, 390 и 325 кг), приведенные в четырех других статьях Н. Байкова (Байков 1915, 1927, 1928b; Baikov 1938). Именно эти сообщения об экземплярах с большим весом являются единственными первичными источниками, которые цитируются как доказательство того, что амурский тигр – крупнейший из подвидов тигра. Первые два значения веса (320 и 325 кг) – это приблизительные оценки, полученные из вторых рук, а третье (390 кг) основано на пространном описании из неясного источника. Четвертый вес (325 кг) взят из французского перевода охотничьих историй автора (Baikov 1938). В тексте сообщается «Туловище его (тигра) было 3 метра и 25 см в длину. Он весил 325 килограммов». В английском переводе этого же сообщения (Baikov 1936), который был опубликован двумя годами раньше французского, говорится, что тигр «был в длину почти четыре метра», однако в этом переводе ничего не говорится про вес. К сожалению, оригинального текста этой статьи на русском мы не нашли. Такие несовпадения заставили нас сомневаться в надежности данных 1938 года. В целом мы считаем, что ненадежны все четыре источника, как и вообще большинство данных, содержащихся в творчестве этого автора.

Одной из главных целей Северо-Азиатской экспедиции Мордена-Грейвз 1029-1930 гг. был сбор образцов амурского тигра для Американского музея Естественной Истории (Morden 1930; Goodwin 1933). Экспедиция привезла домой двух взрослых самцов и одну взрослую самку (приложение 6.1, №№ 15, 16, 50). Любопытно, что для обоих этих самцов в двух работах указывается очень разный вес (Morden 1930; Goodwin 1933). Эта путаница была выявлена В. Мазак (Mazak 1979), который обнаружил (в личной беседе с Гудвином), что во второй публикации приведены данные о «вычищенных» (видимо, выпотрошенных) особях, о чем Гудвин не сообщал в оригинальном тексте. Учитывая это, мы решили, что данные Мордена (Morden 1930) следует считать высоконадежными, а данные Гудвина (Goodwin 1933) решили не использовать в анализе. Так как самка была описана только у Гудвина (Goodwin 1933), то мы посчитали данные о ее весе ненадежными.

В первом строго научном исследовании амурского тигра, проведенном А. Г. Капановым в 1939-1941 гг. (опубликовано посмертно 1948 г.), приведены значения веса шести тигров (трех самцов и трех самок) (приложение 6.1, №№ 19-21, 51-53). А.Г. Капанов (1948) пишет, что он лично измерял трех из этих животных: одного молодого самца (весащего 160 кг) и двух самок, хотя самца он получил «ободранного и изрубленного», что сделало «проведение замеров практически невозможным». Все эти данные по весу мы классифицировали как ненадежные. Две самки были частью зоологической коллекции Московского государственного университета. Из капановского текста непонятно, как он взвешивал этих животных, но позднее В.Г. Гептнер и А.А. Слудский (Heptner and Sludskii 1992) сообщили, что туши этих двух самок прибыли в Москву замороженными и что живой вес этих животных «следует считать несколько больше». Из этого следует, что данные А.Г. Капанова следует считать заниженными, а потому ненадежными. Еще два измерения веса были получены А.Г. Капановым явно из вторых рук, причем одно животное было убито за несколько лет до приезда автора на Дальний Восток. Оставшееся значение веса, происхождение которого неясно, оказалось приблизительной оценкой («около 240 кг») и поэтому не может считаться достоверным. Шамыкин (1947), работавший также в Сихотэ-Алинском заповеднике, приводит несколько примеров веса тигра на основании своих полевых исследований (приложение 6.1, №№ 17-18). Хотя остается неясным, присутствовал ли автор при взвешивании этих животных, в тексте приводится большой набор других измерений тела, что делает эти данные средненадежными по нашим критериям.

А.А. Слудский (1966) приводит данные о весе семи амурских тигров, два из которых являются оценками (то есть ненадежные). Остальные пять значений взяты из вторичных источников, но для четырех из них имеется достаточная информация, свидетельствующая о том, что промеры были сделаны, и поэтому эти данные признаны нами средненадежными (приложение 6.1, №№ 27-30). Однако в тексте указывается, что двух из этих животных (приложение 6.1, №№ 28-29) застрелили при столкновении с человеком, поэтому, хотя данные можно считать средненадежными, обоих тигров следует отнести к «проблемным». А.А. Слудский (1966) также приводит некоторые большие значения веса, взятые у более ранних авторов (Байков 1927, 1929; Бельский, Бромлей, 1953), которые мы либо считаем недостоверными (Байков 1927), либо они являются простым обобщением без указания конкретных данных (Бельский, Бромлей 1953). В последних двух работах сообщается, что вес тигра «достигает» 340 и 360 кг соответственно, без указания подробностей.

Одно из самых больших значений веса амурского тигра, 384 кг для самца, приводит В. П. Сысоев (1952, 1960). Его сообщение чрезвычайно неопределенно и кажется нам недостоверным. Например, единственная информация о

Автор данных	Год опубликования	Стр.	пол	Описание	Вес (кг)
Н.А. Байков	1925	6	самец	средний взрослый	320
А.Г. Капланов	1948	35	самец	средний взрослый	200-250
В.Г. Абрамов	1961	54	самец	взрослый	200-350
Н.А. Байков	1927	23	самец	максимальный взрослый	400
Н.А. Байков	1925	6	самка	средний взрослый	256
А.Г. Капланов	1948	42	самка	средний взрослый	130
В.Г. Абрамов	1961	54	самка	взрослый	150-250
Н.А. Байков	1929	16	-	иногда достигаемый	340
К. Filipek	1935	343	-	взрослый	320-350

Табл. 6.1. Исторические данные о весе взрослого амурского тигра

1962, приложение 6.1, № 23) о тигре, убитом в Якутии в 1905 г., далеко за пределами известного исторического ареала тигра. С.И. Огневу была передана информация о весе животного (245 кг), но обстоятельства, окружающие этот случай и факт взвешивания, очень противоречивы и неясны и поэтому ненадежны. Кроме этого значения, С.И. Огнев (1928, 1935, 1962) не приводит никаких новых значений веса тигра, а только повторяет средние, приводимые Н. Байковым (1925). С.У. Строганов (1962) в двух случаях пишет о том, что взрослый самец амурского тигра достигает 320 кг, ссылаясь на Н. Байкова (1925) и С.И. Огнева (1935). Интересно, что С.У. Строганов ссылается на С.И. Огнева (1935) в качестве первичного источника, тогда как Огнев, в свою очередь, ссылается на того же Н. Байкова (1925), которого сам Строганов цитирует несколькими страницами раньше. Кроме того, похоже, что С.У. Строганов ошибочно цитирует Н. Байкова (1925), указывая вес самки 180 кг, тогда как в реальности у Байкова приводится значение 256 кг. Это ошибочное цитирование было позднее повторено В.А. Гептнером и А.А. Слудским (Heptner and Sludskii 1992).

Большинство морфологических измерений, приводимых В. Мазак (Mazak 1967, 1981), касается черепа и шкуры. Mazak (1967) перечисляет всего лишь несколько значений веса, в том числе два ненадежных, взятых у А.Г. Капанова (приложение 6.1, № 52-53), и одно значение веса самца, приводимое А.А. Слудским (1966), которое в оригинальном тексте является приближенной оценкой (приложение 6.1, № 24). Все другие приводимые значения являются оценками, в том числе вес старого самца из Пражского зоопарка, который после смерти от болезни весил 192 кг. В. Мазак (Mazak 1965) пишет, что это животное, вероятно, при жизни весило около 250 кг, хотя 16 лет спустя тот же Мазак (Mazak 1981) утверждает, что его прижизненный вес составлял 250-260 кг. Это последнее значение цитируют и другие источники, включая В.А. Гептнера и А.А. Слудского (Heptner and Sludskii 1992), подвергаящих сомнению достоверность этой оценки, и С.П. Кучеренко (1985) и Санквиста (Sunquist, Sunquist 2002), не подвергаящих сомнению. В. Мазак (Mazak 1965) также приводит два больших значения веса (325 и 350 кг соответственно (Baikov 1938; Filipek 1934)). Копию статьи Филипека (Filipek 1934) нам получить не удалось, а данным Н. Байкова, как уже отмечалось, доверять мы не склонны.

В. Мазак (1981) вполне определенно пишет, что амурский тигр является крупнейшим из подвидов, и эта книга часто цитируется в англоязычной литературе как весьма авторитетная (Seidensticker 1986; Nowak 1991; Seidensticker, McDougal 1993; Nowell, Jackson 1996), хотя источники использованных данных по большей части не открываются. Когда данные приводятся, ссылки на них звучат не очень достоверно: «крупнейшим уссурийским [амурским] тигром (*P.t. altaica*) с имеющимися надежными промерами был самец, застреленный... в Манчжурии в 1943 году... вес его... был определенно не менее около 300 кг». Мы считаем, что значение, о котором сообщается «определенно не менее...», является ненадежным. Самый большой вес самца в 306,5 кг с точностью приводит Р. Бауди (Baudy 1968) в шестистраничном отчете, опубликованном самим автором во Флориде, который нам не удалось разыскать, несмотря на все усилия.

В.А. Гептнер и А.А. Слудский (Heptner and Sludskii, 1992) приводят многочисленные значения веса, взятые из разных источников, включая Н. Байкова (1925, 1927, 1928, 1929), А.Г. Капанова (1948), В. Мазак (Mazak 1965, 1967) и В.П. Сысоева (1952). Еще три значения (приложение 6.1, №№ 32-34) основаны на личных сообщениях Г.Ф. Бромлея. Однако в связи с тем, что обстоятельства этих взвешиваний остаются неясными, мы вынуждены были отнести их к менее надежным. В.А. Гептнер и А.А. Слудский (Heptner and Sludskii 1992) осторожны в оценке надежности некоторых данных Н.А. Байкова, но утверждают, что «существование животных, весящих 325, 340, 350 и 360 кг ... было установлено». Эти промеры взяты из Н.А. Байкова (1925), И. Бельского и Г. Бромлея (1953) и В. Мазак (Mazak 1965). Однако при внимательном рассмотрении оригинальных источников никакого доверия к этим измерениям не возникает: так,

конкретном крупном животном излагается так: «был случай отлова самца, весящего 384 кг» (Сысоев 1960). Д. Принн (личное сообщение) писал, что известный специалист по тиграм Г.Ф. Бромлей в конце своей жизни сообщил ему, что этот самец был пойман на хребте Сихотэ-Алинь в 1950 г., но никаких других подробностей не сообщал. То, что В.П. Сысоев автор популярных книг, не имел специального биологического образования и не снабдил свои данные дополнительной информацией, заставляет нас подвергать этот замер сомнению (приложение 6.1, № 22).

Интересное сообщение из вторичного источника получил С.И. Огнев (1935,

Н. Байков не приводит ни одного точного измерения, а надежность данных у Бельского и Бромлея (1953) и Мазака (Mazak 1965), как уже говорилось, сомнительна.

Из 57 измерений веса взрослого амурского тигра, приводимых в основных литературных источниках до 1970 г., мы отнесли к высоко- или средненадежным только 13 (9 самцов, 2 самки и 2 «проблемных» самца), и взяты они были из пяти источников. Средний вес девяти взрослых самцов составил 215,3+21,4 кг, а двух взрослых самок — 147,3 кг.

Современные данные о весе диких амурских тигров

Сотрудники проекта «Амурский тигр» взвесили 53 тигра (29 самцов и 24 самки) всего 71 раз. Большинство этих животных обитало в Сихотэ-Алинском заповеднике или на прилегающих территориях, но несколько животных, особенно «проблемных», отловили в разных частях российского ареала тигра. И.Г. Николаев и В.Г. Юдин (1993) приводят данные еще о 28 взрослых животных (21 взрослый самец, 6 взрослых самок и одна молодая самка) из разных районов Приморского края.

К проблемным животным мы отнесли 9 тигров (4 взрослых самца, 3 молодых самца, 2 тигренка-самца и самки), отловленных в рамках проекта «Амурский тигр», 18 тигров (15 взрослых самцов, 2 взрослых самки и одна молодая самка) из работы И.Г. Николаева и В.Г. Юдина (1993) и 2 самца из исторических данных.

Две самки, которые позднее были переселены (гл. 24), не были отнесены к проблемным животным, потому что до взвешивания как минимум несколько месяцев они содержались в неволе при великолепном режиме кормления. Современные взрослые проблемные самцы (150,3 ± 10,5 кг) и взрослые проблемные самки (91,0 ± 10,8 кг) весили значительно меньше, чем другие дикие тигры тех же половозрастных групп (для самцов $t = 14,2$; $p = 0,0007$; для самок $t = 40,3$; $p < 0,0001$; см. табл. 6.2). Средний вес двух взрослых самцов из исторических данных — 147 кг — был очень сходен с таковым взрослых проблемных самцов и гораздо меньше, чем средний вес других самцов по историческим данным — 215,6 кг (табл. 6.2). По проблемным самкам в исторических источниках данных не обнаружено. В связи с такими большими различиями в весе, мы условно считали проблемных тигров отдельной популяцией при последующих сравнениях.

Средний вес современного дикого взрослого самца амурского тигра (за исключением проблемных особей) составлял 176,4 ± 9,1 кг ($n = 18$), а дикой взрослой самки 117,9 ± 4,7 кг ($n = 13$) (табл. 6.2). Молодой дикой самец весит в среднем 141,5 кг ($n = 2$), а молодая дикая самка — 94,5 ± 7,7 кг ($n = 11$). Половозрастные группы по этому показателю значительно отличались друг от друга ($F = 58,3$; $df = 3,34$; $p = 0,0001$) (рис. 6.2). Хотя малый размер выборки молодых животных не позволил провести надежное сравнение, наблюдалась яв-

Табл. 6.2. Данные о весе диких и содержащихся в неволе тигров: исторические и современные измерения амурского тигра и других подвидов тигра

Подвид	группа	самцы			самки			Соотношение самцов и самок ¹
		N	среднее (кг)	SE	N	среднее (кг)	SE	
<i>P. t. altaica</i> (амурский, или сибирский)	взрослые							
	дикие, исторические данные	9	215,3	9,3	2	137,5	22,5	1,57
	дикие, современные данные	18	176,4	4,3	13	117,9	2,1	1,50
	в неволе	39	169,0	4,8	33	124,0	2,3	1,36
	совместно дикие и содержащиеся в неволе, современные данные	57	171,3	3,6	64	122,8	2,3	1,39
	проблемные взрослые							
	дикие, исторические	2	147,0	35,0	-	-	-	-
	дикие, современные	15	150,3	5,6	6	91,0	10,3	1,64
	молодые							
	дикие, современные данные	2	141,7	10,2	5	99,3	6,0	1,43
<i>P. t. tigris</i> (бенгальский)	в неволе	21	154,0	4,8	23	126,0	3,2	1,22
	дикие проблемные, современные данные	7	14,9	8,2	2	72,5	4,5	-
	дикие взрослые	5	221,2	8,5	11	139,7	5,9	1,58
	в неволе взрослые	-	-	-	5	134,6	10,9	-
<i>P. t. amoyensis</i> (южно-китайский)	в совокупности	5	221,2	8,5	16	138,2	5,1	1,53
	дикие взрослые	2	162,2	12,5	1	93,0	-	-
	в неволе взрослые	13	130,7	4,6	10	104,5	5,9	1,23
<i>P. t. sumatrae</i> (суматранский)	совместно	15	134,9	5,0	11	103,4	5,4	1,30
	дикие взрослые	1	140,2	-	-	-	-	-
	в неволе взрослые	21	109,4	3,1	21	86,7	2,8	1,26
<i>P. t. corbetti</i> (индокитайский)	в совокупности	22	110,8	3,3	21	86,7	2,8	1,28
	дикие взрослые	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. t. virgata</i> (каспийский)	в неволе взрослые	6	120,6	10,7	7	98,5	6,9	1,22
	дикие взрослые	2	136,5	24,3	2	116,0	19,0	1,33
<i>P. t. sondaica</i> (яванский)	в неволе взрослые	-	-	-	-	-	-	-
	дикие взрослые	1	110,0	-	1	95,0	-	-

¹ рассчитывался, только когда размер выборки самок и самцов был > 2. Для проблемных животных не оценивался

Рис. 6.3. Вес (кг) с 95% доверительными интервалами взрослых самцов (3а) и взрослых самок (3б) амурского тигра из пяти разных популяций: проблемные тигры из литературы (только самцы), проблемные тигры после 1970 г., тигры из программ разведения в неволе SSP и EEP, дикие тигры, взвешенные после 1970 г., и исторические данные о весе тигров с учетом только высоконадежных или средненадежных (приложение 6.1). Современные данные (после 1970 г.) по диким тиграм получены из работы И.Г. Николаева и В. Г. Юдина (1993) и в рамках проекта «Амурский тигр»

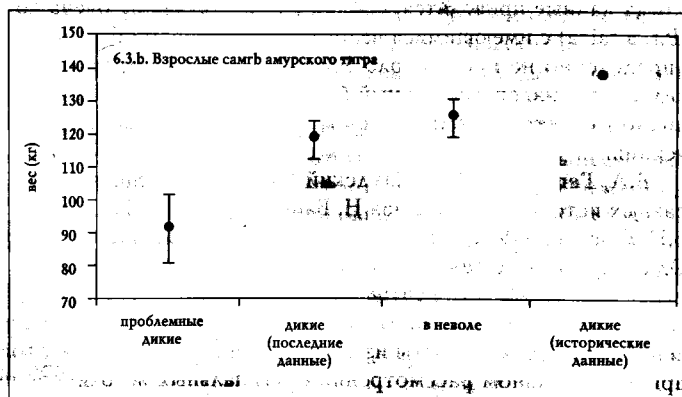
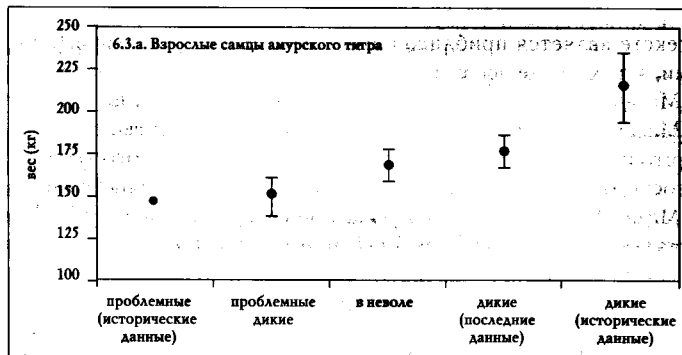
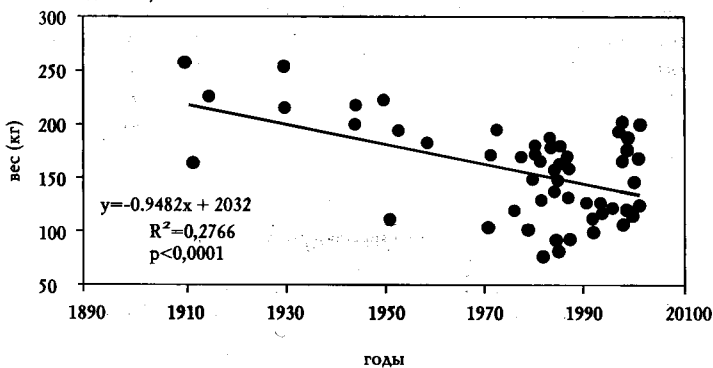


Рис. 6.4. Зависимость веса взрослого амурского тигра от времени измерений (исторические, до 1970 г., и современные, после 1970 г., данные)



самки (124+5,6 кг), живущие в неволе, оказались очень сходными по весу с современными дикими амурскими тиграми (для обоих сравнений $p > 0,9$; рис. 6.3а, 6.3б). Хотя как те, так и другие в неволе немножко крупнее, чем дикие животные того же пола (табл. 6.2), значительных различий между популяциями из дикой природы и из зоопарков не выявлено. Так как вес соответствующих половозрастных групп современных диких и живущих в неволе животных сходен, в дальнейшем анализе мы (при необходимости) объединяли эти популяции.

Исторические данные в сравнении с современными данными о тиграх в неволе, диких и проблемных амурских тиграх

Мы сравнили измерения веса взрослых самцов и самок отдельно из диких исторических, живущих в неволе, диких современных и диких современных проблемных популяций. Между взрослыми самками из разных популяций оказались значительные различия ($F = 6,38$; $df = 3,70$; $p = 0,0007$), но эти различия были обусловлены в основном более мелкими размерами проблемных тигров (рис. 6.3а). Как отмечалось выше, современные дикие животные и животные в неволе сходны по размерам, и, хотя, согласно историческим данным, самки амурского тигра раньше были крупнее, малый размер исторической выборки ($n = 2$) не позволяет говорить об этом с уверенностью.

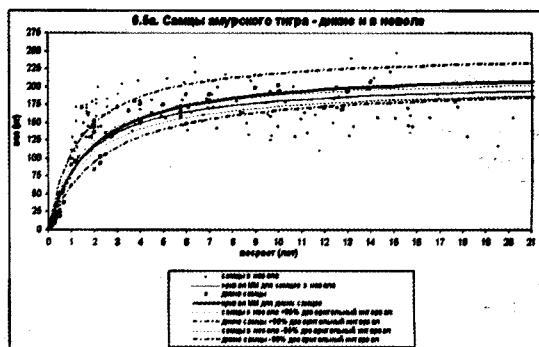
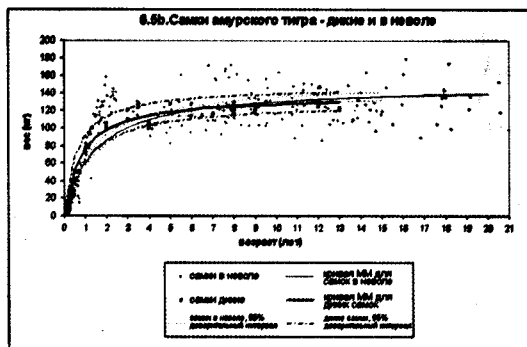


Рис. 6.5. Кривые роста Михаэлиса-Ментен с 95% доверительными интервалами, полученные для самцов (4а) и самок (4б) амурского тигра (диких и содержащихся в неволе)

Различия между взрослыми самцами, для которых размеры выборок больше, более ярко выражены ($F = 9,14$; $df = 4,78$; $p = 0,00001$; табл. 6.2, рис. 6.3б): исторические самцы значительно крупнее современных диких самцов ($p = 0,02$), самцов в неволе ($p = 0,004$) и современных проблемных животных ($p = 0,0001$).

Чтобы выяснить, как изменялся вес тигра во времени, была построена зависимость значений веса исторических и современных диких амурских тигров от года взвешивания (рис. 6.4). Оказалось, что вес изменялся линейно с начала века и до 1970-х годов, и, хотя корреляция высокозначима ($p = 0,0001$), весовые данные современных тигров (после 1970 г.) на диаграмме выглядят, как кластер с низкой корреляцией ($r^2 = 0,277$).

Скорость роста дикого и содержащегося в неволе амурского тигра

С помощью формул Михаэлиса-Ментен было рассчитано, что асимптотический средний вес современных диких взрослых амурских тигров составляет 222,3 кг, что немного больше, чем вес самцов в неволе ($m = 208,25$ кг). Для самок, напротив, асимптотический средний вес особей, живущих в неволе, оказался немного больше ($m = 149,7$ кг), чем вес диких особей ($m = 137,4$ кг). Если кривые роста диких и живущих в неволе особей наложить друг на друга (рис. 6.5а, 6.5б), то окажется, что доверительные интервалы по каждому полу широко перекрываются. Это означает, что картина роста для каждого пола в популяциях диких зверей и в неволе сходная.

Оказывается, средний вес самцов в неволе стабилизируется в начале взросления (в возрасте около трех лет) и до 14 лет остается постоянным, после чего линейно снижается (отрицательная корреляция с возрастом, $r^2 = 0,56$), что, вероятно, связано с физиологическим старением. Такого рода тенденция отсутствует у самок в неволе, причем путаницу в анализ вносит странное падение веса самок в неволе в возрасте между 3 и 4 годами (что, возможно, является искажением, связанным с малой величиной выборки для этих возрастных классов). Самый старый самец в неволе в нашей базе данных достигал возраста 20 лет, самка - 21 года.

Сравнение амурского тигра с другими подвидами

Вес. При поиске существующей литературы о весе диких тигров и при анализе баз данных ЕЕР и SSP для тигров в неволе обнаружилось, что по другим подвидам тигра, кроме содержащегося в неволе суматранского, очень мало

ная тенденция: молодые самки весили меньше всех, затем следовали взрослые самки, затем молодые самцы, и больше всех весили взрослые самцы (рис. 6.2). Взрослый самец амурского тигра значительно крупнее молодых и взрослых самок ($p = 0,0002$ для обоих попарных сравнений) – при соотношении полов (самцы/самки), равном 1,50 (табл. 6.2).

Амурский тигр в неволе

Из 1242 промеров веса (628 самок, 614 самцов) амурского тигра, полученных в ходе программ SSP и ЕЕР, мы отобрали данные для 228 животных (113 самцов и 115 самок), неоднократно взвешенных в разном возрасте. Большая часть этих измерений (78%) получена для тигрят.

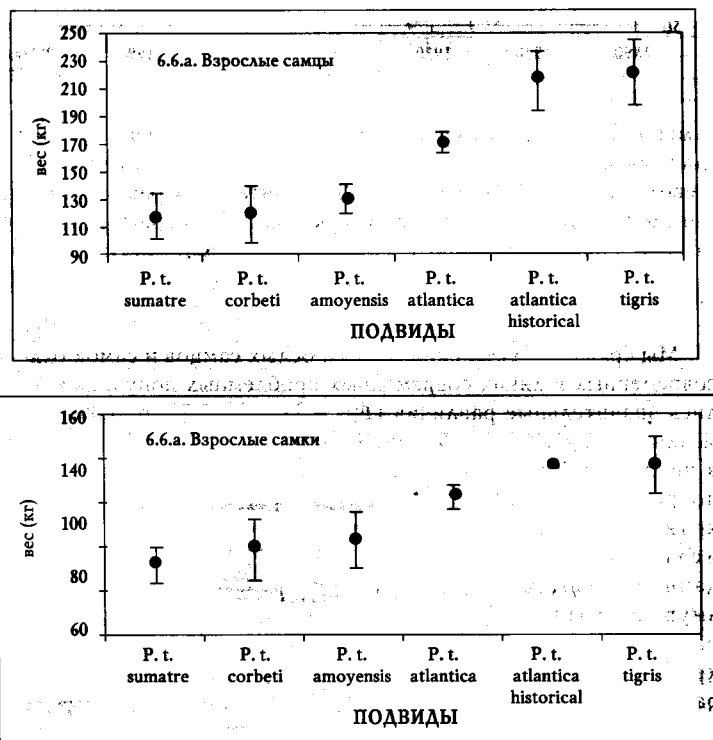
Как взрослые самцы (169+9,7 кг), так и взрослые

данных. Тем не менее какая-то информация была получена для всех семи различаемых подвидов, кроме вымершего байльского тигра (табл. 6.2). Как и при сравнении дикого и содержащегося в неволе амурского тигра, мы не нашли никаких значительных различий в весе диких и содержащихся в неволе самок бенгальского тигра ($t = 0,63$; $df = 13,1$; $p = 0,44$) (единственная половозрастная группа из всех подвидов, для которой имелась достаточная для сравнения выборка). Поэтому мы решили, что будет правомерно объединить по половым и возрастным группам всех диких и живущих в неволе особей каждого подвида для последующего сравнения изменчивости веса между подвидами. При анализе были использованы все объединенные выборки (дикие и в неволе) каждого пола для каждого подвида с числом особей не менее трех в каждой выборке. Мы считали исторических и современных амурских тигров отдельными популяциями, но исключили из анализа проблемных животных.

Были выявлены существенные различия в весе как самцов ($F = 28,4$; $df = 5,1004$; $p < 0,0001$), так и самок ($F = 19,7$; $df = 4,116$; $p < 0,0001$) между разными подвидами (табл. 6.2). Для обоих полов прослеживается одна и та же тенденция: вес суматранского, индокитайского и южно-китайского тигров сходен (при этом суматранский тигр чуть мельче, а южнокитайский чуть крупнее), современный амурский тигр по весу занимает промежуточное положение, и самыми крупными являются бенгальские и исторические амурские тигры (рис. 6.6а, 6.6б). При попарном сравнении оказалось, что бенгальские тигры крупнее всех, кроме исторических и современных амурских тигров. Исторические данные о весе самок амурского тигра были исключены из анализа из-за малой величины выборки, но современные самки амурского и бенгальского тигра при попарном сравнении также показали незначительные различия, даже при том, что средняя самка бенгальского тигра явно крупнее (рис. 6.6б).

Половой диморфизм. Наибольшая степень полового диморфизма, измеренного как соотношение веса между самцами и самками, свойственна историческим и современным амурским тиграм (1,57 и 1,50 соответственно), а также бенгальским тиграм (1,52). Интересно, что, хотя средний вес диких и живущих в неволе современных амурских тигров различается мало (для каждого пола), отношение веса самца к весу самки у амурского тигра в неволе значительно меньше (1,36), потому что живущие в неволе самцы немного мельче, а самки немного крупнее, чем их дикие сородичи. То же самое характерно и для бенгальского тигра: если половой диморфизм считать только среди диких особей, то соотношение немного увеличивается – до 1,58. Хотя по тиграм других подвидов данных мало, половой диморфизм у них выражен меньше, составляя от 1,22 у индокитайского тигра до 1,35 у каспийского тигра (табл. 6.2).

Рис. 6.6. Средний вес и 95% доверительные интервалы самцов (6.6а) и самок (6.6б) пяти подвидов тигра (дикие и содержащиеся в неволе особи). Источники данных см. в тексте



ОБСУЖДЕНИЕ

Популяции амурского тигра: исторические и современные данные

Исходя из наших предварительных оценок веса животных, отловленных в ходе проекта в Сихотэ-Алинском заповеднике, мы предположили, что исторические сообщения об огромном весе амурских тигров – явные преувеличения. В каком-то смысле это так и оказалось: самые большие значения веса, лежащие в основе заявлений о том, что амурский тигр – самый крупный на Земле представитель кошачьих, оказались недостоверными или, в лучшем случае, не подтвержденными сообщениями. В некоторых случаях формулировки в тексте указывают, что эти значения были явно оценочными, хотя в других случаях определить, действительно ли тигра взвешивали, не удастся.

При ближайшем рассмотрении оказалось, что, несмотря на нашу критическую переоценку исторических данных, разница между историческими и современными значениями не «исчезла». Значения, которые мы признали достоверными (хотя их и немного), все равно показывают, что амурский тигр в первой половине XX века был крупнее, чем после 1970 г. Имеющиеся данные показывают, что вес снижался в первой половине XX века, а после 1970 г. стабилизировался. Значения веса, собранные И.Г. Николаевым и В.Г. Юдиным (1993) в ходе проекта «Амурский тигр», распределены нормально (рис. 6.4), характеризую одну популяцию.

Возможных объяснений наблюдаемой временной изменчивости много. Согласно одной популярной теории, раньше амурские тигры, живя при изобилии жертв и отсутствии антропогенного пресса, доживали до более старшего возраста и достигали огромных размеров, а достичь этого потенциала современным тиграм не позволяют существующие условия – интенсивное браконьерство и низкая численность копытных (Байков 1928а; Кучеренко 1985; Нертнер and Sludskii 1992). Первым эту мысль выразил Н.А. Байков, предположив, что самые старые и крупные особи из популяции изымаются в результате охоты и что большинство современных животных «молоды, не достигают и 15 лет и весят 160–200 кг» (Байков 1928а). Однако наши данные по кривым роста тигров в неволе и современных диких тигров показывают, что, наоборот, тигры достигают максимальных размеров в относительно молодом возрасте, а очень старые особи (> 14 лет), особенно самцы, на самом деле вес теряют.

Еще одна теория предполагает, что разница между прежними и более поздними промерами связана со смещением выборки: мелкие особи исторически недоучитывались, потому что взвешивали или просто отмечали только нео-

бычно крупных особей, причем и их вес, возможно, преувеличивали (Heptner and Sludskii 1992; Prynп 2004). Уже один только факт, что большая часть самых крупных весов описывается охотниками на крупную дичь, заставляет сомневаться в их достоверности – преувеличения охотников на тигров в Индии хорошо известны и доказаны (Locke 1954; Perry 1965; McDougal 1977). Хотя более мелких особей, скорее всего, действительно недоучитывали, но только недоучетом нельзя объяснить наблюдаемые различия, ведь у нас нет современных значений веса, сравнимых с теми, что были получены в первой половине XX века. Мы не можем полностью согласиться с явным преувеличением исторических данных, так как, по крайней мере, некоторые из них были получены учеными и натуралистами с превосходной репутацией. Поэтому мы считаем, что одно только преувеличение не может быть приемлемым объяснением.

Дикий амурский тигр явно прошел через популяционный спад в 1940-х годах (гл. 26), когда его общую численность в России оценивали всего в 20-30 особей (Капланов 1948). Восстановление численности этой популяции заняло как минимум 40 лет (Кучеренко 2001). Популяция амурского тигра оказалась генетически наименее разнообразной из всех популяций тигра (гл. 26; Shujin et al. 2004). Снижение веса современного амурского тигра может быть связано с генетическим истощением популяции (вследствие эффекта «бутылочного горлышка»), хотя очевидных связей между размерами и генетическим разнообразием популяций не установлено. Однако с этой теорией не согласуется тот факт, что Н.А. Байков (1928а) сообщал о более крупных размерах тигра в прошлом как минимум за десятилетие до спада численности тигриной популяции в России.

Проблемные тигры

Амурские тигры, оказавшиеся в конфликтной ситуации с человеком, в среднем значительно мельче других животных в популяции. Мы считаем (гл. 23), что подавляющее большинство столкновений происходит с тиграми, находящимися в плохом физическом состоянии, что отражается на весе тела. Многие из этих «проблемных» животных имели болезненные травмы и заболевания, которые, скорее всего, и привели к резкому снижению веса тела. Во многих случаях конфликтную ситуацию провоцировали сами люди, ранившие тигров выстрелами, капканами, и иногда сбивавшие их машинами. По мере ухудшения состояния эти животные искали себе более легкую добычу, что вынуждало их выходить к человеческому жилью, охотясь на домашний скот и собак. Таким образом, похудевшие особи имели большую вероятность стать проблемными животными. И тем не менее есть несколько примеров, когда особи, находившиеся в чрезвычайно плохом физическом состоянии (судя по весу тела, например, тигры Андрей (M50) и Миша (M40) погибли сами, не став проблемными.

Амурские тигры в неволе: вес, скорость роста и продолжительность жизни

Часто предполагается, что размеры животных в неволе нельзя использовать для оценки размеров диких зверей из-за различий в питании и количестве стрессов при жизни в дикой природе. Тем не менее мы обнаружили, что вес дикого и содержащегося в неволе тигра, как амурского, так и бенгальского, очень сходен. Хотя для построения кривых роста данных о диких тиграх было довольно мало, наши сравнения показали, что темпы роста диких и содержащихся в неволе тигров почти идентичны. Оказалось, что тигры в неволе растут несколько быстрее, о чем свидетельствует несколько больший вес содержащихся в неволе молодых тигров по сравнению с дикими молодыми, но эти отличия могут быть частично связаны с возрастом взвешивания (так как рост на этой стадии все еще продолжается). Данные о содержащихся в неволе и природных популяциях показывают, что как самцы, так и самки достигают взрослого веса на третий год жизни, а затем вес остается относительно стабильным до наступления старения.

Мы считаем, что снижение веса самцов тигров в неволе после 14 лет является результатом процесса физиологического старения. Вероятно, в этот период в диких популяциях тигра повышается вероятность смерти в связи с ухудшением физиологического состояния стареющих животных. Самым старым учтенным тигром известного нам возраста была бенгальская тигрица из Непала. Истощенная, она была убита другим тигром в возрасте 15,5 лет (Seidensticker 1985). Наибольшее значение возраста дикого амурского тигра зарегистрировано у F01 (Ольги), убитой браконьером в возрасте 14 лет (гл. 11).

Размер тела и половой диморфизм у амурского и других подвидов тигра

Объяснение соотношений в разнице веса у подвидов тигра затруднено исторической изменчивостью, выявленной у амурского тигра. Исходя из наших оценок существующих данных, оказывается, что вес амурского тигра из исторических данных и вес бенгальского тигра почти равны для каждого из полов (табл. 6.2 и рис. 6.6). Современные значения веса амурского тигра, полученные после 1970 г., статистически не отличаются от веса бенгальского тигра, хотя в среднем меньше. Анализ был ограничен малым объемом выборки диких и содержащихся в неволе бенгальских тигров. Другие подвиды, для которых имеются данные о весе (суматранский, индокитайский и южнокитайский), оказались явно мельче, чем амурский и бенгальский, как и указывалось Китченером (Kitchener 1999).

Мы вернемся к обсуждению проблемы зависимости размеров тела от выбора добычи в гл. 16, но ясно, что амурские тигры необычайно крупны по сравнению с размерами доступных видов-жертв (Miquelle et al. 1996). У нас нет доказательств того, что амурский тигр эволюционировал вместе с другим составом объектов питания, однако сколько-нибудь определенная информация о фаунистическом комплексе, в котором развивался амурский тигр, отсутствует. Если мы предположим, что амурский тигр развивался на существующей ныне кормовой базе, то следует заключить, что он слишком крупен, а это свидетельствует в пользу предположения о том, что крупный размер тела является адаптацией к холодным условиям среды обитания.

Глубокое понимание социальных систем, необходимое для выявления движущих сил полового отбора, имеется только в отношении единственной популяции бенгальских тигров из Непала (Sunquist 1981; Smith 1984) и для амурских тигров из САБЗ (гл. 9). Смит (Smith 1984) сообщил о необычно крупном самце тигра, контролировавшем территорию, на которой обитало семь резидентных размножающихся самок. Данные о половом диморфизме других подвидов можно получить только на основании исследования живущих в неволе популяций, для которых наши сравнения показали ослабление движущих сил полового отбора, так как соотношение веса самцов к весу самок бенгальских и амурских тигров из зоопарков оказалось меньше, чем таковое в диких популяциях. Поэтому любая интерпретация этих данных должна считаться предварительной. Однако, исходя из имеющихся данных, половой диморфизм у суматранских, южнокитайских и индокитайских тигров существенно меньше выражен, чем у бенгальских. Эти популяции

Приложение 6.1. Исторические (до 1970 г.) литературные данные о весе амурского тигра с замечаниями по их надежности

№	Автор	Год	Стр.	Год взвешивания	Пол	Возраст	Вес (кг)	Надежность	Комментарий
самцы									
1	Н.А. Байков	1903	70	1902	М	не опр.	228,5	ненадежный	Вторичные данные; выпотрошен перед взвешиванием. Есть другие промеры. Вес дается как "14 пудов, 10 фунтов" [1 пуд=16 кг]
2	Н.А. Байков	1915	434	не опр.	М	взросл.	320,0	ненадежный.	Вторичные данные; весит "более 20 пудов", оценка
3	Н.А. Байков	1915	238	не опр.	М	взросл.	224,0	высоконадежный	Первичные данные; приведены многочисленные промеры тела
4	Н.А. Байков	1925	12	1911	М	не опр.	254,0	высоконадежный	Первичные данные; приведены другие промеры тела
5	Н.А. Байков	1925	13	1912	М	не опр.	163,7	средненадежный	Вторичные данные; убит Керемедзом; есть другие промеры
6	Н.А. Байков	1925	14	1912	М	3 года	147,0	малонадежный	Вторичные данные; убит Черасвым
7	Н.А. Байков	1925	15	1913	М	молод.	130,6	малонадежный	Вторичные данные; убит Черасвым
8	Н.А. Байков	1927	24	1908	М	не опр.	160,0	ненадежный.	Первичные данные, но вес оценивали; также описан у Байкова (1938, с.96)
9	Н.А. Байков	1927	24	1926	М	не опр.	390,0	ненадежный.	Вторичные данные; без подробностей
10	Н.А. Байков	1927	24	1911	М	не опр.	250,0	ненадежный.	Первичные данные, но ненадежные; вес после потрошения
11	Н.А. Байков	1928a	87	1911	М	не опр.	260,0	ненадежный.	Первичные данные, но ненадежные; вес оценивали
12	Н.А. Байков	1928b	33	1927	М	не опр.	325,0	ненадежный.	Вторичные данные, без подробной информации; вес оценивали
13	Н.А. Байков	1938	20	не опр.	М	не опр.	325,0	малонадежный	Первичные данные; дана также длина тела, но точность сомнительна
14	Н.А. Байков	1959	50	1901-1910	М	не опр.	240,0	ненадежный.	Первичные данные, но ненадежные; вес оценивали
15	W.J. Morden	1930	551	1930	М	не опр.	217,7	высоконадежный	Первичные данные; те же животные, что у Goodwin (1933), но взвешены до "чистки"
16	W.J. Morden	1930	551	1930	М	не опр.	249,5	высоконадежный	Первичные данные; те же животные, что у Goodwin (1933), но взвешены до "чистки"
17	Шамыкин	1947	219	1944	М	молод.	196,0	средненадежный	Неясный источник; даны другие промеры, но они содержат явные ошибки
18	Шамыкин	1947	219	1945	М	молод.	217,0	средненадежный	Неясный источник; даны другие промеры, но они содержат явные ошибки
19	А.Г. Капранов	1948	22	1940	М	не опр.	203,0	малонадежный	Вторичные данные; убит С. Батраком и Н. Пекиком
20	А.Г. Капранов	1948	22	1940	М	не опр.	240,0	ненадежный.	Неясный источник; вес оценивали
21	А.Г. Капранов	1948	41	1940	М	3-4 года	160,0	ненадежный	Получен автором "ободранный и разрубленный... сделать промеры практически невозможно"
22	В.П. Сысоев	1960	67	не опр.	М	не опр.	384,0	ненадежный	Чрезвычайно смутное сообщение из популярного текста: "был случай, когда поймали самца весом 384 кг"; без ссылки
23	С.И. Огнев	1962	248	1905	М	взросл.	245,0	ненадежный	Вторичные данные из неясного источника; данные из Якутии
24	V. Mazak	1965	136	не опр.	М	не опр.	350,0	ненадежный	Вторичные данные; из Filipek (1934, с.343)
25	А.А. Слудский	1966a	252	1953	М	не опр.	250,0	ненадежный	Оценка веса; без ссылки
26	А.А. Слудский	1966a	245	1953	М	не опр.	250,0	ненадежный	Оценка; данные из газеты: Суханов (1954)
27	А.А. Слудский	1966a	246	1953	М	взросл.	195,0	средненадежный	Убит М. Кудриным; приведены другие промеры; данные в газете (Корнеев, 1954)
28	А.А. Слудский	1966a	251	1959	М	не опр.	182,0	средненадежный	Вторичные данные; приведены другие промеры тела; данные из газеты
29	А.А. Слудский	1966a	251	1951	М	не опр.	112,0	средненадежный	Вторичные данные; приведены другие промеры тела; из Запорина (1951), вероятно из газеты
30	А.А. Слудский	1966a	251	1950	М	взросл.	221,0	средненадежный	Вторичные данные; приведены другие промеры тела; данные из газеты: Антонов (1950)
31	А.А. Слудский	1966b	255	не опр.	М	не опр.	360,0	ненадежный	Вторичные данные; оценка; из газеты: Бельский, Бромлей (1953)
32	Heptner, Sludskii	1992	136	не опр.	М	взросл.	196,0	малонадежный	Вторичные данные; очевидно, личное сообщение Г.Ф. Бромлея
33	Heptner, Sludskii	1992	136	не опр.	М	взросл.	217,0	малонадежный	Вторичные; очевидно, личное сообщение Г.Ф. Бромлея
34	Heptner, Sludskii	1992	136	не опр.	М	3	115,0	малонадежный	Вторичные данные; очевидно, личное сообщение Г.Ф. Бромлея

35	И.Г. Николаев	неопубл.		1908	М	старый	350,0	малонадежный	Вторичные данные; получены П.П. Богачевым на р. Улахе
36	И.Г. Николаев	неопубл.		1909	М	взросл.	112,0	малонадежный	Вторичные данные; получены П.П. Богачевым на р. Улахе
37	И.Г. Николаев	неопубл.		1933	М	взросл.	192,0	малонадежный	Вторичные данные; получены от В. Селеткова с р. Подхоренок
38	И.Г. Николаев	неопубл.		1934	М	взросл.	240,0	малонадежный	Вторичные данные из газеты по Биробиджанскому району
39	И.Г. Николаев	неопубл.		1937	М	взросл.	216,0	малонадежный	Вторичные данные; получены от В. Селеткова из Манчжурии
40	И.Г. Николаев	неопубл.		1937	М	взросл.	140,0	малонадежный	Вторичные данные; получены от В. Селеткова из Манчжурии
41	И.Г. Николаев	неопубл.		1940	М	взросл.	184,0	малонадежный	Вторичные данные; получены от В. Селеткова из Манчжурии
42	И.Г. Николаев	неопубл.		1942	М	взросл.	185,0	малонадежный	Вторичные данные; получены от В. Селеткова из Манчжурии
43	И.Г. Николаев	неопубл.		1942	М	взросл.	192,0	малонадежный	Вторичные данные; получены от В. Селеткова из Манчжурии
44	И.Г. Николаев	неопубл.		1959	М	взросл.	182,0	малонадежный	Вторичные данные из Гамовского оленепарка
самки									
45	Н.А. Байков	1915	433	неопр.	F	около 2	112,0	малонадежный	Вторичные данные; убита Черяевым
46	Н.А. Байков	1915	172	неопр.	F	взросл.	160,0	высоконадежный	Первичные данные; приведены другие промеры тела
47	Н.А. Байков	1925	14	1912	F	взросл.	138,8	малонадежный	Вторичные данные; убита Черяевым
48	Н.А. Байков	1928b	33	1927	F	взросл.	150,0	ненадежный	Первичные данные; вес оценивали
49	Н.А. Байков	1928b	34	1927	F	взросл.	200,0	ненадежный	Оценка веса
50	G.G. Goodwin	1933	8	1930	F	взросл.	167,0	ненадежный	Первичные данные; приведены другие промеры; но неясно, взвешивали это животное до "чистки" или после, как в случае с двумя самцами, описанном Goodwin (1933)
51	А.Г. Капранов	1948	22	1932	F	взросл.	128,0	малонадежный	Вторичные данные; убита А. Беседой
52	А.Г. Капранов	1948	41	1938	F	взросл.	145,8	ненадежный	Heptner, Sludskii (1992) сообщают, что животное, скорее всего, взвешивали спустя длительное время после смерти, что делает промер недостоверным
53	А.Г. Капранов	1948	41	1939	F	молод.	99,5	ненадежный	Heptner, Sludskii (1992) сообщают, что животное, скорее всего, взвешивали спустя длительное время после смерти, что делает промер недостоверным
54	А.А. Слудский	1966	252	1957	F	2 года	80,0	ненадежный	Оценка веса; из газеты (Михайлов, 1958).
55	И.Г. Николаев	неопубл.		1937	F	взросл.	144,0	малонадежный	Вторичные данные; получены от В. Селеткова из Манчжурии
56	И.Г. Николаев	неопубл.		1942	F	взросл.	144,0	малонадежный	Вторичные данные; получены от В. Селеткова из Манчжурии
57	И.Г. Николаев	неопубл.		1967	F	взросл.	115,0	средненадежный	Вторичные данные; измерена А.П. Казариновым

обычно обитают в тропических лесах, где плотность распределения видов-жертв относительно низка, и поэтому участок обитания самки должен быть соответственно большим. В связи с этим следует ожидать, что самцы будут неспособны конкурентно исключать других самцов из большого числа участков обитания самок просто из-за невозможности защитить столь большую территорию. И так как взрослые самцы в этих густых тропических лесах не смогут покрыть большое количество самок, силы полового отбора будут слабее, а половой диморфизм меньше. Эту гипотезу подкрепляют различия в половом диморфизме между бенгальским тигром и другими южными подвидами.

Наши данные (гл. 9) показывают, что самец амурского тигра может удерживать территорию, на которой обитает не более четырех-пяти резидентных самок. Площадь участка обитания самки амурского тигра гораздо больше, чем у бенгальской тигрицы, что чрезвычайно затрудняет возможность самца контролировать большое число резидентных самок. Таким образом, можно было бы предположить, что, как и у подвидов из тропических лесов, половой отбор в сторону увеличения размеров тела самцов должен быть слабее, чем у бенгальских тигров. Несмотря на такое предположение, наши данные показывают, что половой диморфизм выражен практически одинаково у исторических амурских и бенгальских тигров, а у современных амурских тигров он лишь ненамного слабее. Поэтому данная гипотеза, основанная на давлении полового отбора, не может объяснить столь явный половой диморфизм у амурского тигра. Раскрыть эту загадку мы не сможем, пока не получим больше данных по размерам тела и социальной структуре других популяций тигра.