

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ТИХООКЕАНСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕОГРАФИИ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ПЕТРУНЕНКО ЮРИЙ КОНСТАНТИНОВИЧ

**ТРОФИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ТИГРА *PANTHERA TIGRIS ALTAICA*:
НОВЫЕ ПОДХОДЫ В ИССЛЕДОВАНИИ**

03.02.08 — экология
(биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент
Серёдкин Иван Владимирович

Владивосток — 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ	13
1.1. Рельеф.....	14
1.2. Климат.....	16
1.3. Гидрографическое и гидрологическое описания.....	18
1.4. Растительный мир.....	20
1.5. Животный мир.....	22
1.6. Антропогенная составляющая.....	23
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	26
2.1. Отлов и иммобилизация животных.....	26
2.2. Работа с обездвиженными животными.....	29
2.3. Характеристики и применение радио- и GPS-ошейников.....	31
2.4. Телеметрия меченых животных.....	35
2.5. Сбор данных о кормовой и двигательной активности.....	38
2.6. Временные интервалы исследования.....	42
2.7. Построение участков обитания.....	44
2.8. Моделирование наличия жертв на кластерах.....	45
2.9. Прогнозирование частоты добычи жертв и уровня потребления пищи.....	47
2.10. Расчет избирательности жертв.....	50
2.11. Оценка влияния распространения и доступности видов-жертв на использование пространства.....	51
2.12. Распределение по типам поведения.....	57
2.13. Анализ перемещений.....	57
ГЛАВА 3. РАЦИОН ТИГРА	59
3.1. Результаты.....	59
3.2. Обсуждение.....	67
ГЛАВА 4. ЧАСТОТА ДОБЫЧИ ЖЕРТВ И ГОДОВОЙ РАЦИОН ТИГРА	72
4.1. Результаты.....	72
4.2. Обсуждение.....	81
ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ДОСТУПНОСТИ ВИДОВ-ЖЕРТВ НА ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА ТИГРОМ	89
5.1. Результаты.....	89
5.2. Обсуждение.....	98
ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ САМКИ ТИГРА С ВЫВОДКОМ	103

6.1. Результаты.....	103
6.2. Обсуждение.....	113
ВЫВОДЫ.....	117
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	119

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Трофическая экология — это научная дисциплина, изучающая структуру кормовых (трофических) отношений между организмами в экосистеме (Garvey, Whiles, 2017; Sabo, Gerber, 2020). Основными направлениями трофической экологии являются изучение рациона и кормового поведения особей (Schoenly, Cohen, 1991; Самойлова, 2018; Juarez-Rodriguez et al., 2020), но также общие трофические стратегии (Абрамов, 1994; Смирнов, Вехник, 2012) и взаимоотношения между видами в рамках пищевых цепей (Gelwick, McIntyre, 2017; Pavey et al., 2018). Объектами изучения трофической экологии могут быть как сообщества (Kojadinovic et al., 2008; Garvey, Whiles, 2017), так и группы животных, например виды или популяции (Самойлова, 2018; Gheler-Costa et al., 2018). В данной работе термин «трофическая экология» рассматривается применительно к тигру *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758).

В настоящее время в дикой природе обитает менее 3500 тигров, и все шесть сохранившихся подвидов, по данным Международного союза охраны природы и природных ресурсов, находятся под угрозой исчезновения (Walston et al., 2010). В связи с этим была разработана и запущена глобальная программа восстановления тигра, направленная на удвоение численности хищника к 2022 г. (Global Tiger Initiative Secretariat, 2011). Программа является межгосударственной инициативой, одобренной всеми 13 странами, территория которых входит в ареал тигра. Основные угрозы для сохранения тигра включают утрату и фрагментацию местообитаний (Wikramanayake et al., 1998), снижение численности основных видов-жертв (Karanth, Stith, 1999; Микелл и др., 2005а), добывание тигров для нужд традиционной китайской медицины (Nowell, 2000) и изъятие из природы тигров после конфликтов с человеком (Robinson et al., 2015). Приблизительно 10% тигров обитают на российском Дальнем Востоке, где амурский тигр *P. t. altaica* Temminck, 1844 представлен единой метапопуляцией (Sorokin et al., 2016). Ареал амурского тигра в отличие от ареалов других подвидов включает в себя обширные лесные массивы с относительно низкой плотностью населения крупных копытных, являющихся основой питания хищника (Матюшкин и др., 1981; Пикунов и др., 2010). Поэтому снижение численности видов-жертв, вызванное браконьерством и охотой (Микелл и др., 2005а; Пикунов и др., 2009а), и непосредственное браконьерство на тигра

(Charpron et al., 2008; Салькина, 2010) в краткосрочной перспективе являются наиболее реальными угрозами благополучию популяции хищника на Дальнем Востоке России.

Таким образом, ключом к грамотному управлению популяцией редкого хищника и минимизации столкновения интересов тигра и человека является наличие достоверной научной информации о пищевых потребностях амурского тигра и его трофических взаимоотношениях с видами-жертвами. Так, знание рациона и ежегодной потребности тигров в добыче может быть эффективно использовано при управлении ресурсами в ареале амурского тигра, например для оценки максимальной емкости среды или определения необходимой плотности населения копытных для стабильного существования популяции хищника (Пикунов, 1981; Абрамов, 1994; Микелл и др., 2010). Информация о пищевых потребностях имеет ключевое значение при принятии решений о месте переселения конфликтных животных или выращенных в неволе тигрят (Гудрич, Микелл, 2005а; Петруненко и др., 2012а; Арамилев и др., 2018; Рожнов и др., 2021), а также при формировании новых особо охраняемых природных территорий (ООПТ), ориентированных на сохранение тигра (Серёдкин и др., 2016; Дарман и др., 2018). Долговременный мониторинг состояния популяций тигров и видов-жертв позволяет отслеживать тенденции и вовремя применять природоохранные меры для соблюдения баланса в системе «хищник — жертва» (Абрамов, 1994; Микелл и др., 2010).

Степень разработанности темы. Данные о годовой добыче, потребности в жертвах и половозрастной избирательности жертв трудно получить как для амурского тигра, так и для подвидов, обитающих в тропических районах. Традиционно основным методом сбора информации о питании амурского тигра является тропление в снежный период (Матюшкин, 1977а, 2000; Животченко, 1979а; Пикунов, 1983; Юдин, 2010). Однако существует опасность экстраполяции зимних данных по добыче жертв крупными хищниками без учета ожидаемых сезонных различий (Sand et al., 2008; Knopff et al., 2010; Metz et al., 2012). В то же время интерпретации сезонного хищничества могут значительно варьировать в зависимости от показателя, используемого для количественной оценки годовой добычи жертв. Например, для волка *Canis lupus* в Йеллоустонском национальном парке количество добытых животных за единицу времени было выше летом, а рассчитанная биомасса — зимой (Metz et al., 2012).

Слежение с помощью системы глобального позиционирования (GPS) и радиотрекинга являются альтернативными методами исследования, позволяющими

оценивать питание хищника независимо от сезона (Anderson, Lindzey, 2003; Knopff et al., 2009; Merrill et al., 2010). Первое применение этих методов для оценки годовой добычи хищников в 1999–2000 гг. осуществили К.Р. Андерсон и Ф.Д. Линдзи (Anderson, Lindzey, 2003). С тех пор этот подход применяли к большому числу видов крупных плотоядных животных (Webb et al., 2008; Cavalcanti, Gese, 2010; Tambling et al., 2012). Для изучения тигров радиотелеметрия стала применяться в 70-х гг. прошлого века (Sunquist, 1981; Миквел и др., 1993; Karanth, Sunquist, 2000), тем не менее для оценки хищничества она ранее не использовалась.

Цель и задачи исследования. Целью работы являлось изучение трофической экологии тигра на Среднем Сихотэ-Алине с применением новых методических подходов к сбору и анализу данных.

Для достижения цели работы были поставлены следующие задачи.

1. Определение рациона тигра с учетом сезонности и половозрастных характеристик жертв по данным телеметрии и обследования мест пребывания хищников.
2. Определение годовой и сезонной частоты добычи жертв тигра и потребляемой им биомассы с использованием модели логистической регрессии.
3. Изучение влияния плотности населения и уязвимости основных видов-жертв на использование участка обитания тигром с помощью методов пространственного анализа.
4. Выявление изменений в рационе и кормовом поведении самки тигра в связи с появлением потомства.
5. Оценка эффективности применения новых методов для изучения трофической экологии тигра.

Научная новизна работы. Исследование трофической экологии тигра впервые осуществляли с помощью комбинированного подхода к сбору данных: использование GPS- и радиотелеметрии дополняли обследованием мест пребывания хищников, а камеральную обработку осуществляли с помощью современных методов пространственного и статистического анализа, что позволило получить полную информацию о питании тигра в течение всего года. Продолжительные исследования впервые позволили проследить изменения в рационе тигра при различной плотности населения основных видов-жертв. Большой объем выборки дал возможность установить избирательность тигра в отношении добываемых животных по полу и возрасту. Впервые

удалось оценить влияние доступности и плотности населения основных видов-жертв на использование тиграми своих участков обитания. Благодаря уникальной информации о перемещении тигрицы с момента рождения у нее тигрят до достижения ими четырехмесячного возраста удалось проследить изменения в рационе, кормовом поведении и использовании участка обитания самки с потомством.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Наличие двух многолетних периодов с разной плотностью населения основных видов-жертв на территории исследования позволило проследить адаптацию тигра в питании разными видами животных при изменении соотношения их численности. С учетом различия видового состава и соотношения видов-жертв в разных частях ареала тигра данная работа может быть полезна в принятии конкретных природоохранных решений, в особенности при переселении хищников, вступивших в конфликт с человеком, на новые территории. Наличие информации о массе жертв разных половозрастных групп позволило разработать поправки для расчета биомассы добываемых тигром животных. Это может быть применимо в других исследованиях, в которых отсутствуют данные по половозрастным характеристикам жертв (например, при изучении рациона по экскрементам). Результаты исследований показывают, что природоохранные инициативы следует сосредоточить на сохранении и увеличении численности благородного оленя *Cervus elaphus* и кабана *Sus scrofa* в ареале хищника. По результатам изучения годового рациона амурского тигра создана первая энергетическая модель для расчета минимально необходимого уровня потребления пищи (Miller et al., 2014a). Разработанную методику по обнаружению мест успешной охоты тигра использовали в других исследованиях для прогнозирования уровня добычи без визуального осмотра мест пребывания GPS-меченых хищников (Микелл и др., 2015; Рожнов и др., 2014, 2015).

Полученные данные оказали влияние на изучение хищных млекопитающих и решение природоохранных задач и за пределами России. В частности, результаты исследования по частоте добычи жертв, годовому рациону и использованию участков обитания в зависимости от распределения и доступности видов-жертв использовали для изучения состояния популяции амурского тигра (Xiao et al., 2018; Yang et al., 2018a; Wang et al., 2019) и разработки плана по его сохранению (Wang et al., 2018) в Китае. Примененные подходы и результаты исследований диссертации учтены и использованы при изучении других крупных хищных млекопитающих: волка (Walker et al., 2018),

гималайского медведя *Ursus thibetanus* (Furusaka et al., 2019), льва *Panthera leo* (Snyman et al., 2018) и леопарда *P. pardus* (Rozhnov et al., 2015; Farhadinia et al., 2018).

Методику и результаты исследования использовали в лекционных и апробировали в практических занятиях курса «Управление экосистемами» программы бакалавриата и курса «Сезонные исследования леса» программы магистратуры направления «Экология и природопользование» на кафедре экологии Школы естественных наук Дальневосточного федерального университета.

Методология и методы исследования. Методология исследования базировалась на комплексном использовании классических и современных подходов, апробированных на многочисленных видах животных, включая хищных млекопитающих. В диссертационной работе применяли методы полевых исследований, телеметрии, пространственного и статистического анализа.

Отлов, иммобилизацию и оснащение тигров системами слежения (радио- и GPS-ошейниками) осуществляли в соответствии с рекомендациями Общества териологов (Sikes et al., 2011) по протоколу, разработанному и одобренному Комитетом по уходу за животными Общества сохранения диких животных (Гудрич, Микелл, 2005б).

Для сбора информации о местонахождении животных, оснащенных ошейниками, использовали метод GPS-телеметрии (Miller et al., 2010) и триангуляции (Heezen, Tester, 1967; Миквел и др., 1993). Сбор данных по следам жизнедеятельности тигра и его жертв осуществляли с помощью классических полевых методов исследования (Формозов, 1989; Пикунов и др., 2004).

Пространственный анализ перемещений тигров и параметры ландшафта рассчитывали в результате обработки геоинформационных данных по классическим методикам (Riley et al., 1999; Hall, Riggs, 2016). Участки обитания тигров построили с помощью метода ядерной оценки плотности (Anderson, 1982; Worton, 1989).

Статистический анализ данных включал множественную логистическую регрессию (Hosmer, Lemeshow, 2000; Wilmers et al., 2003), анализ уровня корреляции (Webb et al., 2008); индекс Джекобса (Jacobs, 1974), разработку информационного критерия Акаике (Burnham, Anderson, 2002), отрицательные биномиальные функции выбора ресурсов (Nielson, Sawyer, 2013), пространственно-явные смешанные модели с линейной регрессией (Montgomery et al., 2012, 2013) и дисперсионный анализ (Stahle, Wold, 1989).

Личный вклад автора. Автор состоял в команде по отлову и оснащению тигров GPS- и радиоошейниками. С июня 2010 г. выполнял обработку данных о местонахождении меченых животных, руководил экспедиционной группой и участвовал в сборе первичного материала.

Автор отвечал за методическое обеспечение работы, анализ данных по питанию, участкам обитания и перемещениям меченых тигров; усовершенствовал методику, применяемую в оценке рациона тигра посредством анализа экскрементов, включив в нее половозрастной состав жертв.

Личный вклад автора по главам составляет

— в главе 3: сбор материала — 40%, анализ данных — 90%, описание результатов — 95%;

— в главе 4: сбор материала — 80%, анализ данных — 50%, описание результатов — 50%;

— в главе 5: сбор материала — 30%, анализ данных — 80%, описание результатов — 80%;

— в главе 6: сбор материала — 90%, анализ данных — 90%, описание результатов — 90%.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обеспечена статистически достаточным объемом материала, собранного на обширной территории района исследований; комплексным использованием методов телеметрии и традиционных методов полевых исследований; современным подходом к анализу данных с использованием скрипта на языке Python (Millman, Aivazis, 2011), открытого программного обеспечения — QGIS версии 2.18.14 (Baghdadi et al., 2018) и R версии 3.5.0 (R core team, 2013), лицензионных программ ArcMap версии 10.1 (Parece et al., 2017) и Stata версии 11.0 (StataCorp, 2019). Результаты исследования опубликованы в рецензируемых научных изданиях, что подразумевает экспертную оценку их достоверности.

Положения, выносимые на защиту.

1. Комбинация телеметрии и обследования мест пребывания тигра является эффективным способом сбора данных о перемещениях хищника и добытых им жертвах независимо от сезона года, что при использовании пространственного и статистического анализа позволяет получить уникальную информацию о трофической экологии тигра.

2. Наиболее интенсивно тигр использует территорию с более высокой плотностью населения кабана и уязвимостью благородного оленя, тогда как пятнистый олень, вид с относительно большой плотностью населения, но не являющийся предпочитаемым тигром, не оказывает значительного влияния на использование пространства хищником.

3. В первые четыре месяца заботы о потомстве уменьшение размера участка обитания тигрицы компенсируется увеличением средней скорости ее перемещений, продолжительности утилизации жертв и их массы.

Апробация работы. Основные результаты работы представили на Международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2011); Международном симпозиуме Mountain Lion Workshop (Бозман, США, 2011); научной конференции «Дистанционные методы исследования в зоологии» (Москва, 2011); Всероссийской научной конференции с международным участием «Животные: экология, биология и охрана» (Саранск, 2012); Всероссийской конференции «Всероссийская конференция по поведению животных» (Москва, 2012); Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012); Международной научно-практической конференции «Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах» (Алматы, Республика Казахстан, 2012); Международной научно-практической конференции «Проблемы ветеринарной медицины и зооэкологии Российского и Азиатско-Тихоокеанского регионов» (Благовещенск, 2012); Международной конференции Asia Regional Conference of the Society for Conservation Biology — Asia Section (Бангалор, Индия, 2012); Международной научно-практической конференции «Инновационные технологии в ветеринарной медицине, животноводстве и природоохранном комплексе Дальневосточного региона» (Уссурийск, 2012); сессии биогеографии Санкт-Петербургского регионального отделения Русского географического общества (Санкт-Петербург, 2012); Международной научно-практической конференции «Научно-методические основы составления государственного кадастра животного мира Республики Казахстан и сопредельных стран» (Алматы, Республика Казахстан, 2013); Международной студенческой конференции Student Conference on Conservation Science (Кембридж, Великобритания, 2013); Всероссийской конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2014); Международной научно-практической

конференции «Современные проблемы охотничьего хозяйства Казахстана и сопредельных стран» (Алматы, Республика Казахстан, 2014); Международной научно-практической конференции «Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных» (Владивосток, 2014); Молодежной конференции с элементами научной школы «Географические и геоэкологические исследования на Дальнем Востоке» (Владивосток, 2014); Всероссийской научно-практической конференции «Структурные трансформации в геосистемах Северо-Восточной Азии» (Владивосток, 2015); Международном конгрессе International Wildlife Management Congress (Саппоро, Япония, 2015); Международном симпозиуме International Workshop on the Rehabilitation and Reintroduction of Large Carnivores (Москва, 2015); Международной научно-практической конференции «Амурский тигр: состояние популяции, проблемы и перспективы охраны» (Владивосток, 2015); Молодежной конференции «Географические и геоэкологические исследования на Дальнем Востоке» (Владивосток, 2019).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 34 работы, в которых отражены основные результаты исследования, из них 10 статей — в изданиях, рекомендованных ВАК, в том числе семь, индексируемых WoS и Scopus.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, выводов и списка литературы. Список литературы включает 399 источников, из которых 197 — на иностранных языках. Диссертация изложена на 157 страницах, содержит 31 рисунок и 21 таблицу.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю И.В. Серёдкину за всемерную поддержку и постоянную помощь в организации, планировании и обсуждении работы; Д. Микеллу за предоставленную возможность участия в проекте по изучению амурского тигра, многолетнюю помощь на всех этапах работы и бесценный опыт; Е.В. Брагиной за мотивацию и ценные советы касательно анализа материала; всем сотрудникам Общества сохранения диких животных, в особенности М.П. Микуелль, В.В. Мельникову, Е.Н. Гижко, А.Н. Рыбину, С.В. Храмылёву и А.В. Клевцовой, за содействие в организации работы и сборе данных во время полевых исследований; сотрудникам Сихотэ-Алинского биосферного заповедника — Н.Н. Рыбину, А.С. Мухачёвой, С.В. Сутыриной, Р.П. Кожичеву, О.Ю. Заумysłовой — за участие в полевых работах и предоставление информации, использованной при подготовке диссертации; сотрудникам Оксфордского

университета — Р.М. Монтгомери, К.С. Астарасу, Л.А. Тэллентс и Д.В. Макдональду — за незаменимый вклад в освоение и разработку статистических методов, примененных в данной работе; сотрудникам университета штата Монтана — К.С. Миллеру и М. Хэбблвайту — за содействие при реализации проекта по GPS-мечению тигров; волонтерам, принимавшим активное участие в сборе данных о жертвах тигра, в особенности Д.А. Максимовой, М.Ю. Борисову и А.С. Пономарёву; своим коллегам из Тихоокеанского института географии ДВО РАН — С.В. Осипову, Д.Г. Пикунову, А.М. Паничеву, В.Н. Бочарникову, О.А. Матюшиной — за конструктивные комментарии при обсуждении полученных результатов и значимые рекомендации по написанию диссертации; С.М. Пухову за корректуру текста работы; и всем друзьям и близким, в особенности своей жене, за постоянную поддержку и терпение.

Фотоснимки, использованные в диссертации, предоставлены Сихотэ-Алинским биосферным заповедником и Обществом сохранения диких животных.

ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Горная страна Сихотэ-Алинь расположена на крайнем юго-востоке материковой части России в Приморском и Хабаровском краях (Рисунок 1.1). Благодаря ярко выраженному разнообразию климатических, высотных и почвенных условий, а также своему положению на стыке различных биогеографических районов Азии данная территория характеризуется значительным биологическим разнообразием видов и природных сообществ — одним из наиболее высоких в России (Воскресенский, 1969). Общая протяженность Сихотэ-Алиня составляет около 1200 км, наибольшая ширина — 300 км (Ветренников, 1976).



Рисунок 1.1 — Район исследований на Среднем Сихотэ-Алине. Контуром синего цвета выделены западная (А) и восточная (В) части

Район исследований общей площадью 10,3 тыс. км² располагается на территории Среднего Сихотэ-Алиня и состоит из двух частей (Рисунок 1.1). Восточная часть (44°55'N, 136°24'E) площадью 5,8 тыс. км² находится на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня. Западная часть (45°55'N, 134°57'E) располагается на западном макросклоне и занимает территорию в 4,4 тыс. км².

1.1. Рельеф

Сихотэ-Алинь — обширная горная цепь, вытянутая вдоль побережья Японского моря от Уссурийского залива на юге до устья реки Амур на севере. На всем своем протяжении, особенно это заметно в центральной части, хребет состоит из многочисленных, сложно переплетающихся горных гряд и возвышенностей со средней высотой 800 м над ур. м. Характерная особенность рельефа хребта в целом — морфоструктурная асимметрия с пологими и протяженными западными склонами и короткими обрывистыми восточными (Рисунок 1.2). Соответственно, различны уклоны русел рек, и с различной интенсивностью проявляется эрозионная деятельность. В пределах западного склона вершины гор имеют округлые очертания и нередко плоские поверхности водоразделов, на восточном — водораздельные гребни резко очерчены, склоны очень круты и в верхней части, как правило, выпуклы (Ивашинников, 2010).

Территория исследований находится в пределах геоморфологической области, именуемой Сихотэ-Алинской складчатой областью, для которой характерны средневысокие и низкие сводовые, интрузивные горы и вулканические плато системы Сихотэ-Алинь (Никольская, 1982). В рельефе района выделяются следующие высотные уровни (Ветренников, 1976).

1. Водораздельный уровень средневысотных гор с абсолютными отметками преимущественно 700–1200 м над ур. м. (Рисунок 1.2). Среднегорье составляет 28,2% от общей территории исследования (46,6% восточной части и 9,7% западной части). Центральная часть главного водораздельного хребта Сихотэ-Алинь приподнята в основном на 1000–1200 м над ур. м., а в отдельных местах превышает 1500 м над ур. м. Западный склон — пологий, протяженный, с массивными формами рельефа и округлыми вершинами; восточный — короткий, крутой, с резко очерченными водораздельными

гребнями, интенсивно расчлененный, с многочисленными каменными россыпями. Над водораздельной поверхностью среднегорья возвышаются также отдельные вершины хребта Дальнего — крупного юго-восточного отрога Сихотэ-Алиня. Максимальная высота — 1598 м над ур. м. (г. Глухоманка).

2. Водораздельный уровень низкогорья с абсолютными высотами 300–800 м над ур. м. (Рисунок 1.2). На территории исследования этот уровень представлен наиболее широко — 39,3% от общей территории (35,3% восточной части и 43,3% западной части). Наиболее ярким примером является холмистая возвышенность на побережье Японского моря с останцовыми горами (гора Железняк — 787 м над ур. м., гора Абрек — 625 м над ур. м. и др.).

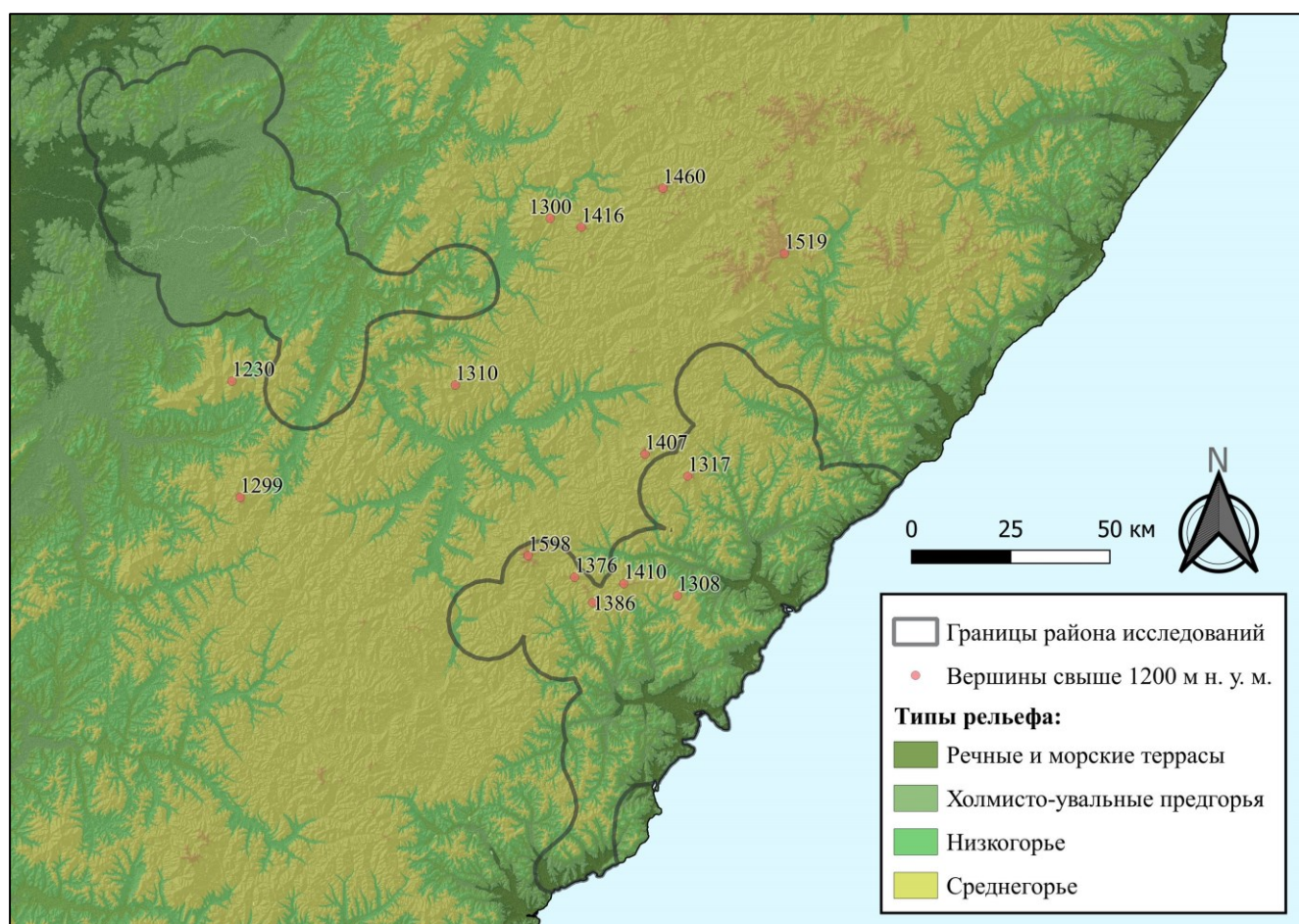


Рисунок 1.2 — Формы рельефа района исследований. Карта построена на основе цифровой модели рельефа с разрешением 30 м, полученной расширенным космическим термоэмиссионным и отражающим радиометром (NASA et al., 2018)

3. Уровень холмисто-увалистых предгорий с относительными высотами 100–200 м над ур. м., представляющий собой эрозионные и аккумулятивные (отложения рек и временных потоков) террасы (Рисунок 1.2). Этот уровень составляет 24,9% от общей территории исследования (9,6% восточной части и 40,1% западной части).

4. Четвертичные террасы — делювиальные шлейфы склонов гор, конусы выноса (временными потоками), склоны и террасы речных долин, морские террасы и т. д., с максимальными относительными превышениями 60–70 м над ур. м. (Рисунок 1.2). Характерны довольно значительные участки береговых низменностей, образовавшихся в приустьевой части долин рек, впадающих в Японское море. Однако в районе исследования террасы имеют наименьший вклад среди всех типов высотных уровней (7,7% территории, при этом 8,4% в восточной части и 6,9% в западной части).

1.2. Климат

В климатическом отношении район исследований располагается в Тихоокеанской области умеренной зоны Дальнего Востока, в Прибрежном климатическом районе (Витвицкий, 1961), где климат носит ярко выраженный муссонный характер, проявляющийся в резко противоположном направлении ветров и, как следствие, неравномерном распределении осадков зимой и летом. Безморозный период составляет 105–120 суток, вегетационный период — 150 суток, сумма осадков за год — более 700 мм. Основное количество осадков (78–85%) выпадает в бесснежный период, влажное время года — с апреля по ноябрь. Климат в отдельных частях района исследований сильно отличается, что обусловлено сложностью рельефа, удаленностью от берега моря и другими физико-географическими особенностями региона. Больше всего эти различия проявляются на восточном и западном макросклонах Сихотэ-Алиня (Рисунок 1.3, Рисунок 1.4). Восточный макросклон находится под постоянным влиянием Японского моря и Тихого океана, поэтому его климату свойственны повышенная влажность и сглаженность большинства гидротермических явлений (Рисунок 1.3, Рисунок 1.4). Здесь в первой половине лета наблюдается преобладание морских ветров, всегда сопровождающихся резкими похолоданиями с туманами и затяжными дождями. Западные склоны, находясь под постоянной «защитой»

горной системы Сихотэ-Алинь, оказываются изолированными от прямого влияния моря, отчего климат их более континентален (Смирнова, Громыко, 2006). Среднемесячная температура января на восточных склонах составляет $-12,4\text{ }^{\circ}\text{C}$, в то время как на западных $-22,6\text{ }^{\circ}\text{C}$, средняя температура июля $+1\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $+19,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ соответственно. Аналогичная картина наблюдается и в отношении суммы осадков за год: на западных склонах их выпадает порядка 760 мм, а на восточных — 808 мм (Петропавловский, Астафьев, 2010).

Климатические особенности отдельных участков территории исследований определяются в большой степени их положением в горном рельефе. С увеличением высоты возрастает количество осадков, влажность воздуха и уменьшается температура воздуха (Смирнова, Громыко, 2006). На микроклимат местообитаний также оказывают влияние экспозиция и крутизна склона, защищенность от ветра, растительность и другие факторы.

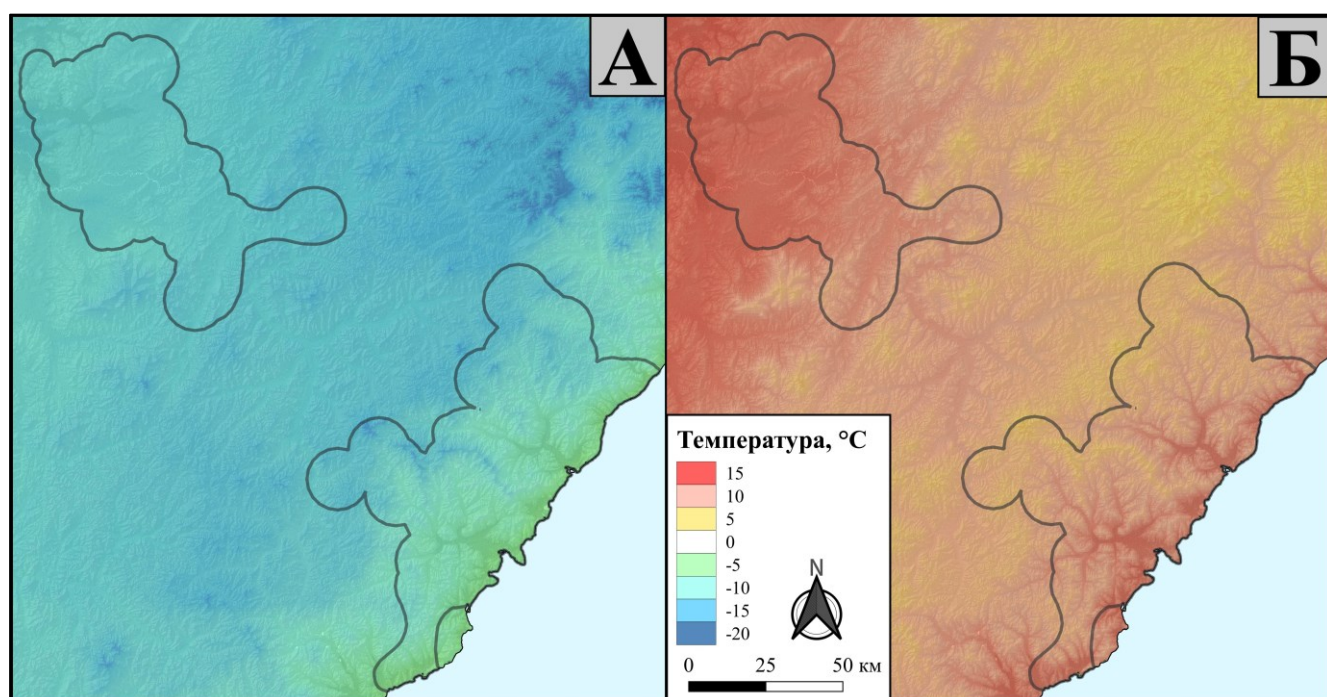


Рисунок 1.3 — Средняя температура за снежный (декабрь — апрель, А) и беснежный (май — ноябрь, Б) сезоны в районе исследований. Карта построена на основе глобальной климатической карты WorldClim 2 с пространственным разрешением 1 км^2 (Fick, Hijmans, 2017)

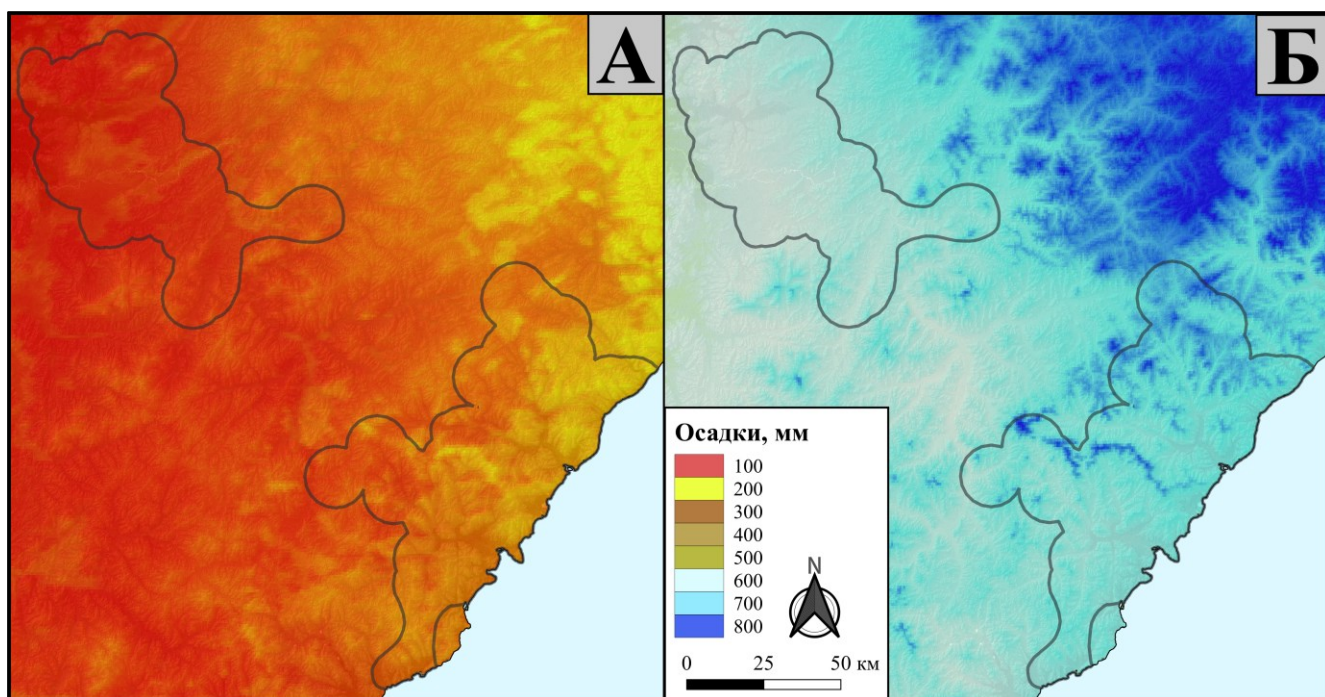


Рисунок 1.4 — Общее количество осадков за снежный (декабрь — апрель, А) и бесснежный (май — ноябрь, Б) сезоны на территории исследований. Карта построена на основе глобальной климатической карты WorldClim 2 с пространственным разрешением 1 км² (Fick, Nijmans, 2017)

Территория исследования характеризуется неравномерным по толщине и продолжительности снежным покровом (Рихтер, 1945). Наименьшее количество снега выпадает на центральном водоразделе Сихотэ-Алиня. Из-за малой мощности снежного покрова и довольно низких температур почва промерзает на глубину 1,5–2 м. Окончательный сход снега отмечается в третьей декаде апреля, хотя в узких лощинах в тени снег встречается еще в середине мая (Смирнова, Громько, 2006).

Благодаря гористому рельефу имеет место ярко выраженная температурная инверсия, особенно в верховьях рек и в узких долинах ручьев. Она возникает в результате «стекания» холодного воздуха с вершин и склонов гор в понижения и долины рек и ручьев.

1.3. Гидрографическое и гидрологическое описания

Гидрографическая сеть района исследований отличается большой густотой (Ветренников, 1976) — 0,9 км на 1 км² (Рисунок 1.5). Самой крупной рекой в его

пределах является приток р. Усури — р. Большая Уссурка (440 км). Русло реки умеренно-извилистое, ширина в среднем 80–100 м. Во время паводков в местах расширения долины река может разливаться на ширину 200–300 м. Глубина потока также варьирует в больших пределах: на мелководьях — от 0,5 до 1,3 м, на плесах — до 2–4 м.

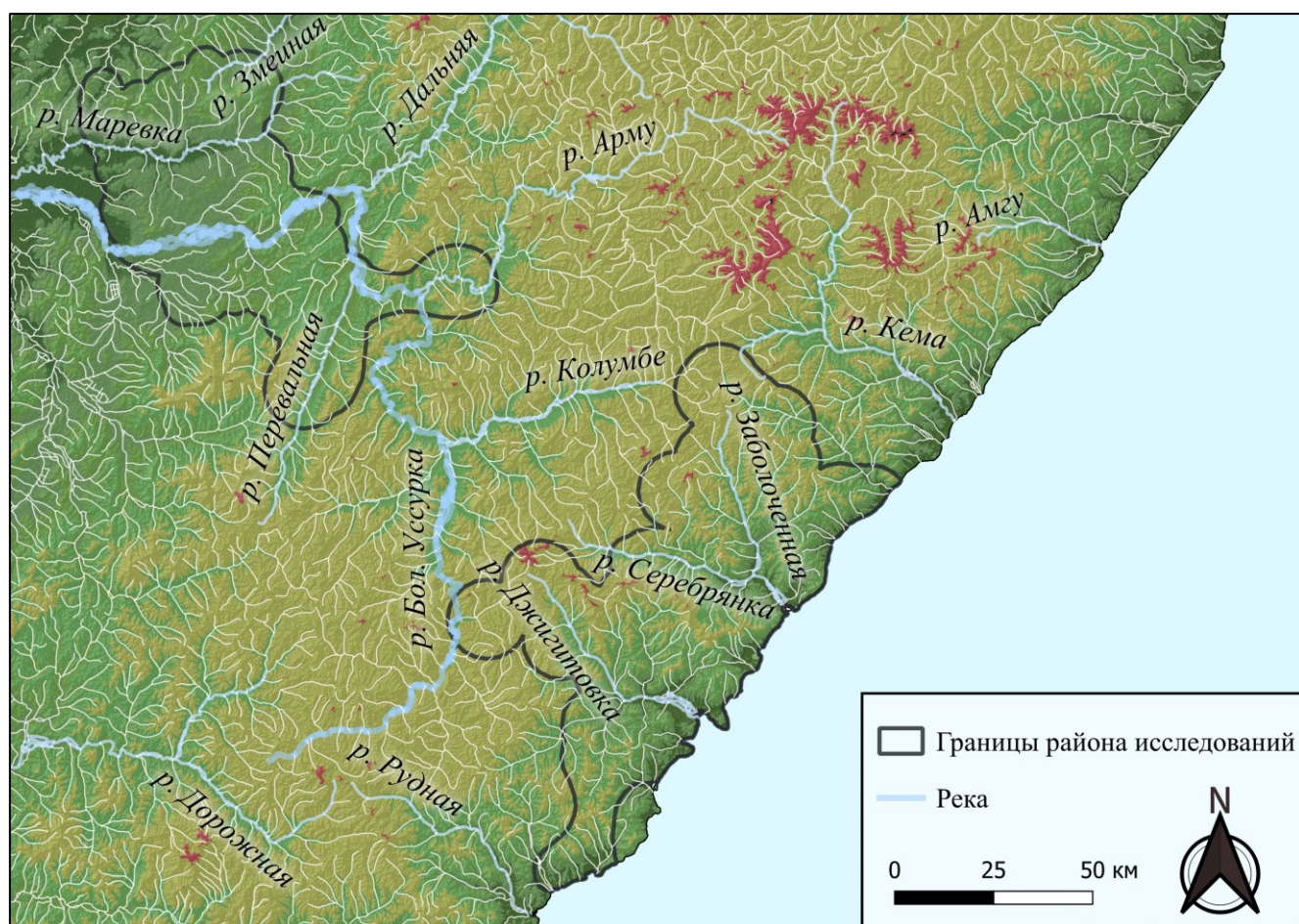


Рисунок 1.5 — Гидрографическая карта района исследований (Ермошин и др., 2011)

Долины рек восточного склона в верхнем и среднем течении узкие, с крутыми склонами, нередко скалистыми обрывами, с порогами, перекатами и водопадами (Петропавловский, Астафьев, 2010). В нижнем течении — широкие и заболоченные в устьевой части. Наиболее крупные реки восточной части района исследований: р. Серебрянка (61 км) с притоком — р. Заболоченная (45 км), и р. Дзигитовка (36 км), впадающие в Японское море; а также р. Колумбе (59 км) — приток р. Большая Уссурка. Это горные реки, питающиеся за счет атмосферных осадков и характеризующиеся паводковым режимом во время летне-осенних муссонов. В сухие периоды года они

сильно мелеют, мелкие протоки полностью пересыхают. Все реки имеют большое число различных по величине притоков с весьма сложной сетью многочисленных мелких разветвлений (Рисунок 1.5).

Реки западного склона входят в бассейн р. Амур. В целом они более спокойные, с широкими заболоченными долинами (Утенкова, 2006). Среди них можно отметить р. Арму (201 км), р. Перевальная (69 км) и р. Маревка (179 км) — притоки р. Большая Уссурка, и р. Змеиная (145 км) — приток р. Бикин.

1.4. Растительный мир

Наибольшую площадь — 88,3% — на территории исследования занимает лесная растительность (Ермошин и др., 2011). Главными лесообразователями являются сосна корейская *Pinus koraiensis*, ель аянская *Picea ajanensis*, пихта почкочешуйная *Abies nephrolepis*, лиственницы *Larix* spp., ясень маньчжурский *Fraxinus mandshurica*, ильм японский *Ulmus japonica* и дуб монгольский *Quercus mongolica*. Из сопутствующих пород наиболее распространены липы амурская *Tilia amurensis* и маньчжурская *T. mandshurica*, березы *Betula* spp., бархат амурский *Phellodendron amurense* и орех маньчжурский *Juglans mandshurica*.

Наиболее распространенные лесные формации Среднего Сихотэ-Алиня — это смешанные широколиственные и дубовые леса долин и предгорий, кедрово-широколиственные леса нижнего и среднего пояса гор, кедрово-еловые леса на высотах до 400–500 м на севере и до 600–800 м на юге, пихтово-еловые леса верхнего пояса гор, подгольцовые каменноберезовые криволесья и заросли кедрового стланика. Самые высокие вершины (предгольцовые зоны) заняты кустарниковыми группировками и горными тундрами.

Границы растительных поясов могут значительно снижаться или повышаться в зависимости от конкретных условий. Кроме того, на территории Среднего Сихотэ-Алиня встречаются интразональные лесные формации, не связанные с определенным вертикальным поясом и зональным типом растительности. Таким примером являются лиственничные леса, занимающие ветробойные каменистые склоны на разных высотах и заболоченные межгорные депрессии и речные долины. К интразональным группировкам относятся и пойменные леса. Они представлены ивняками, чозенниками, ольшаниками,

тополевыми и ясенево-тополевыми лесами. Довольно широко распространены березняки, которые пришли на смену сгоревшим хвойным и хвойно-широколиственным лесам (Петропавловский, Астафьев, 2010).

Треть района исследований занята хвойно-широколиственными лесами, в которых преобладание дуба монгольского и сосны корейской составляет 39,4% (Рисунок 1.6). Широколиственные леса наиболее распространены в восточной части района исследований (34,4%), в западной части на них приходится только 8,2%. Обратная ситуация наблюдается для мелколиственных лесов (Рисунок 1.6): в восточной части их доля (10%) значительно меньше, чем в западной (21,7%). Елово-пихтовые, лиственничные и смешанные леса долин рек слабо представлены на территории исследования (10,7%).

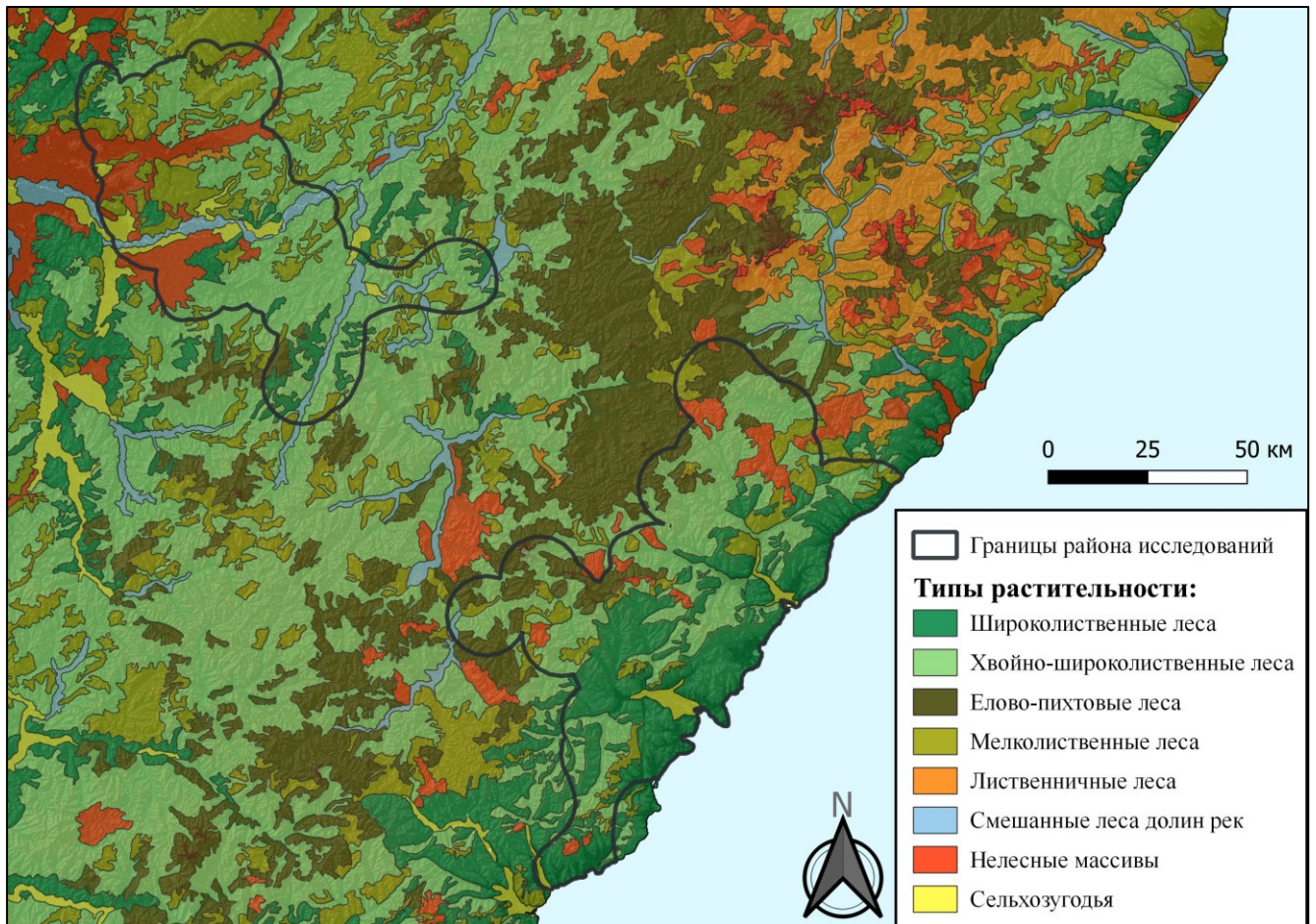


Рисунок 1.6 — Типы растительности района исследований (Ермошин и др., 2011)

Нелесные типы растительности занимают на территории исследований небольшую площадь — 5,3% в восточной части и 13,9% в западной (Рисунок 1.6). В верхнем поясе гор к ним относятся горные тундры: лишайниковые, мохово-вересковые и лишайниково-травяные, формирующиеся на торфянистых почвах и каменистых россыпях (Крестов, 2000). Луговая растительность развита в приустьевых участках рек, на пологих склонах, на местах сгоревших лесов и на морском побережье. В долинах рек распространены вейниково-разнотравные луга, которые иногда используются как сенокосы. Площадь сельхозугодий на территории исследования незначительна и не превышает 2,7% (Рисунок 1.6).

1.5. Животный мир

Сихотэ-Алинь — район, в котором перекрываются ареалы тропических видов, встречающихся в экваториальных дождевых лесах (харза *Martes flavigula*, тигр, гималайский медведь), и северных бореальных видов (лось *Alces alces* и евразийская рысь *Lynx lynx*). Всего фауна млекопитающих Сихотэ-Алиня насчитывает более 80 видов (Волошина и др., 1999), которых можно разделить на две группы. Первая — это типично лесные животные, такие как уссурийский крот-могера *Mogera robusta*, благородный олень, бурый медведь *Ursus arctos*, белка *Sciurus vulgaris* и бурундук *Tamias sibiricus*. Вторая — это лесолуговые животные, например азиатский барсук *Meles leucurus*, енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides*, сибирская косуля и маньчжурский заяц *Lepus mandshuricus*. В долинах рек обычны мышевидные грызуны, колонок *Mustela sibirica*, американская норка *Neovison vison* и выдра *Lutra lutra*.

Потенциальными жертвами тигра могут быть все виды позвоночных животных, обитающие на территории исследования. Однако определяющий вклад в трофическую комфортность приносят благородный олень, кабан, пятнистый олень и сибирская косуля (Животченко, 1976а; Пикунов, 1985; Юдаков, Николаев, 1987; Miquelle et al., 1996; Юдин, Юдина, 2009; Петруненко и др., 2012б). Благородный олень, кабан и сибирская косуля распространены на всей территории исследования, хотя плотность их населения варьирует в зависимости от степени антропогенного влияния на территорию (см. Главу 1.6) и типа растительности. Основное распространение пятнистого оленя на Среднем Сихотэ-Алине в период исследования (1992–2013 гг.) ограничивалось

тридцатикилометровой зоной, прилегающей к Японскому морю, в западной части района исследований этот вид был крайне малочисленен (Стивенс и др., 2012).

Помимо тигра на территории исследования отмечают 4 вида крупных хищных млекопитающих (Волошина и др., 1999; Пикунов и др., 2009б), но они не оказывают значительного влияния на кормовое поведение тигра. Рацион тигра с бурым и гималайским медведями практически не перекрывается, так как основу питания медведей составляют корма растительного происхождения (Серёдкин, 2012). Медведи являются частью рациона тигра (Костоглод, 1977; Храмцов, 1983, 1993; Серёдкин и др., 2012а; Seryodkin et al., 2018), хотя известны случаи убийства тигров крупными самцами бурого медведя (Горохов, 1973; Костоглод, 1977; Seryodkin et al., 2018). Взаимоотношения тигра и волка носят антагонистический характер, что приводит к локализации волка на редко используемой тигром территории (Громов, Матюшкин, 1974; Смирнов, 1983; Матюшкин, 1985; Юдин, 1992, 2016) или полному ее покиданию (Животченко, 1977а; Васильев и др., 1984; Микелл и др., 2005б). Численность рыси в районе исследования низкая, кроме того, между рысью и тигром наблюдаются различия в рационе и использовании пространства (Матюшкин и др., 2003; Сутырина и др., 2005; Юдин, Юдина, 2019), что, как и в случае с волком, может быть вызвано угнетающим воздействием более крупного хищника (Матюшкин и др., 2003; Petrunenko et al., 2016а).

1.6. Антропогенная составляющая

Значительные площади Сихотэ-Алиня относятся к необжитым районам, но освоены лесной промышленностью, что определяет характер антропогенной нагрузки на большей части его территории (Рисунок 1.7). Территория исследования охватывает Красноармейский, Тернейский, Пожарский районы и Дальнегорский городской округ, которые в сумме составляют 46% от общей площади Приморского края (75,6 тыс. км²), при этом в них проживает только 5,1% всего населения края — 96,9 тыс. человек (Росстат, 2013). В ряде районов Сихотэ-Алиня имеются поселения коренных жителей Дальнего Востока (удэгейцы, нанайцы, орочи, ульчи, тазы и др.). Образ их жизни тесно связан с природными комплексами лесов и речных систем (Богатов и др., 2000).



Рисунок 1.7 — Расположение населенных пунктов, автодорог и особо охраняемых природных территорий в районе исследований

Восточная часть района исследования на 39,3% расположена на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника (Рисунок 1.7). Сихотэ-Алинский биосферный заповедник является ООПТ I категории по классификации Международного союза охраны природы и природных ресурсов с ограничением к посещению людьми (Матюшкин и др., 1981; Смирнов, 1993). На территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника охота запрещена, а уровень браконьерства относительно низкий, в то время как за его пределами расположена опромышляемая территория со значительно более высоким уровнем браконьерства (Чэпрон и др., 2005; Miquelle et al., 2010). Количество поселков вокруг заповедника небольшое, самыми крупными, как показано на Рисунке 1.7, являются Терней (3,3 тыс. человек), Пластун (5,0 тыс. человек) и Мельничное (0,6 тыс. человек). Эксплуатируемая территория подвергается интенсивной вырубке, что помимо потери мест обитания диких животных (Кучеренко, 1982; Carroll, Miquelle, 2006)

приводит к образованию интенсивной сети лесных дорог, используемых для охоты (Гудрич и др., 2005а; Robinson et al., 2015; Slaght et al., 2019).

Западная часть района исследования только на 7,6% находится в пределах ООПТ — национального парка «Удэгейская легенда» (Рисунок 1.7). Антропогенная нагрузка на этой территории значительно выше, чем в восточной части района исследований. Самые крупные поселки: Рошино (3,9 тыс. человек), Новопокровка (3,6 тыс. человек), Вострецово (1,3 тыс. человек) и Богуславец (0,9 тыс. человек). Высокий уровень освоенности этой территории способствует интенсификации рубок и увеличению площади, занимаемой нелесными массивами (Рисунок 1.6), а также относительно высокому уровню браконьерства (Miller et al., 2011; Петруненко и др., 2012а).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Отлов и иммобилизация животных

Отлов и оснащение тигров системами слежения осуществляли с 1992 по 2011 гг. на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника и в его окрестностях в рамках совместной программы Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Сихотэ-Алинского биосферного заповедника и Общества сохранения диких животных (Смирнов и др., 1996; Микелл и др., 2010). Отлов и обращение с животными выполняли в соответствии с рекомендациями Общества териологов (Sikes et al., 2011) по протоколу, разработанному и одобренному Комитетом по уходу за животными Общества сохранения диких животных (Гудрич, Микелл, 2005б).

Традиционные методы отлова не подходили для данного исследования. Ранее тигрят отлавливали при преследовании с собаками *Canis lupus familiaris*, но при этом иногда приходилось убивать тигрицу (Байков, 1925; Абрамов, 1956, 1958; Матюшкин, 1966; Костоглод, 1983). Взрослых животных таким способом не отлавливали. Тигров, вступавших в конфликты с человеком, ловили на приманку в клетки, применение которых в дикой природе ограничено тем, что конструкция не мобильна (Frank et al., 2003). Кроме того, даже после непродолжительного пребывания в клетке хищники часто повреждают клыки и когти (de Wet, 1993), что может привести к возникновению конфликтных ситуаций с человеком (Rabinowitz, 1986; Ткаченко, 2012, 2016). Обездвижить животных, находящихся на свободе у приманки, из укрытия или догнав их, затруднительно, поскольку плотность населения тигра низкая (Смирнов, Микуэлл, 1999; Смирнов, Микелл, 2005) и встреча с ним маловероятна.

Для отлова тигров использовали лапозахватывающие ловушки Олдрича (Poelker, Hartwell, 1973), поскольку они успешно применялись при поимке других крупных хищных млекопитающих, таких как бурый медведь (Proulx, 1999), черный медведь *Ursus americanus* (Johnson, Pelton, 1980), рысь (Mowat et al., 1994), лев (Frank et al., 2003) и пума *Puma concolor* (Logan et al., 1999). Кроме того, использование тиграми троп, маркировочных деревьев и добытых животных прогнозируемо (Матюшкин, 1977б, 1987; Кучеренко, 1994а; Колчин, Сутырина, 2012), что позволяет устанавливать ловушки на предполагаемом пути животного. Удерживающее животное

приспособление ловушки представляет собой петлю из стального троса диаметром 6,2 мм, который закрепляется на дереве. На тросе находится вертлюг, который предотвращает его перекручивание, когда животное отловлено, и уголок-фиксатор, удерживающий петлю на лапе тигра. Настороженная петля разложена вокруг сторожка пружины. При срабатывании сторожка петля обхватывает лапу тигра и затягивается на ней.

Установку ловушек осуществляли согласно описанной методике отлова бурых медведей (Jonkel, 1993): трос закрепляли на деревьях с диаметром ствола не менее 20 см (на уровне груди), поскольку незапланированно попавшие в ловушку медведи могут перегрызть более тонкие стволы. Чтобы снизить риск получения травм, старались сократить дистанцию рывков животного в петле, максимально уменьшая длину троса от вертлюга до дерева (обычно до 25 см). Когда была необходимость установить петлю с тросом длиннее 25 см от дерева, к нему прикрепляли пружину, чтобы смягчить рывки животного. Чтобы не травмировать животное, петли не ставили там, где ветви деревьев располагались низко и пойманный зверь мог бы запутаться в них тросом. Ловушки не устанавливали возле водоемов, где животное могло утонуть, возле крутых берегов или скал, а также близко друг от друга, чтобы зверь не попал сразу в две петли (Jonkel, 1993; Logan et al., 1999; Goodrich, Miquelle, 2010). Чтобы не допустить переохлаждения затянутой тросом конечности, петли не устанавливали при температуре ниже -15°C . Проверка ловушек производилась минимум один раз в сутки.

Поскольку тигры на территории исследований перемещались на большие расстояния и уходили на удаленные труднодоступные для исследователей участки, использование ловушек для повторного отлова меченых животных (для замены ошейников) оказалось неэффективным. По этой причине повторный отлов обычно производили путем обездвиживания животного с вертолета Ми-8 (Рисунок 2.1), хотя некоторым тиграм замену ошейника провели при отлове ловушками. Отлов с вертолета производили зимой или ранней весной, когда отсутствие листвы предоставляло хороший обзор, снежный покров затруднял передвижения животного, а реки и озера были покрыты льдом, что не позволяло обездвиженному животному утонуть. Животное находили по сигналу радиоошейника с помощью радиоприемника с двумя направленными антеннами (подробнее о телеметрии в разделе 2.4). После обнаружения тигра с воздуха участок осматривали на пригодность для обездвиживания. Для проведения процедуры

требовалось отсутствие густой растительности (особенно деревьев хвойных пород), скал (откуда животное может упасть в процессе иммобилизации) или открытых водоемов (где тигр может утонуть).



Рисунок 2.1 — Обездвиживание тигра с вертолета Ми-8

До 2003 г. анестезию животных осуществляли смесью кетамина (кетамина гидрохлорид; Avoco Co., США и Wildlife pharmaceuticals, США) и ксилазина (ксилазина гидрохлорид; AnaSed Injection, США) в концентрациях 10,8 на 0,81 мг/кг соответственно (Goodrich et al., 2001; Goodrich, Miquelle, 2010). С 2003 г. для обездвиживания стали применять золетил (50% тилетамина гидрохлорид и 50% золазепам гидрохлорид; Virbac Sante Animale, Франция), расчетная доза которого составляла 4 мг/кг (Lewis, Goodrich, 2009). Переход на золетил связан с тем, что применение кетамина с 2003 г. было регламентировано, что затруднило его использование в рамках исследования. Приблизительную массу животного для определения необходимой дозы анестетика оценивали при предварительном визуальном осмотре. Ввод препарата осуществляли с помощью шприца, который вводили животному выстрелом из пневматического ружья

G.U.T. 50 (Telinject, Германия) с расстояния 10–20 м. После ввода препарата полевая команда удалялась из зоны видимости животного, чтобы уменьшить его стресс и дожидаться полного обездвиживания.

2.2. Работа с обездвиженными животными

Сразу после иммобилизации петлю с лапы животного снимали и надевали на другую переднюю конечность в качестве меры предосторожности. Во время работы вели наблюдение за температурой тела и дыханием, глаза смазывали увлажняющей мазью, чтобы защитить их от солнечного света и пересыхания (Рисунок 2.2). При температуре окружающей среды выше 20 °С, чтобы избежать гипертермии, животное охлаждали, поливая холодной водой, а при температуре ниже –5 °С, чтобы не допустить переохлаждения, тигра заворачивали в термоодеяло. Всех тигров осматривали на наличие ран и повреждений. Последствием отлова могла быть опухоль и иногда образование рваной раны небольшого размера на лапе, попавшей в петлю (Goodrich et al., 2001; Гудрич, Микелл, 2005б). Из серьезных повреждений, полученных во время отлова, зафиксировали только один случай перелома костей плюсны, что случилось из-за попадания тигра в петлю задней лапой (Goodrich et al., 2001). На место перелома была наложена шина ветеринаром, участвовавшим в отлове, и тигр полностью восстановился, что было обнаружено во время осмотра при повторном отлове через 2,5 года. Таким образом, предполагается, что методика отлова не оказывала влияния на поведение животных.

Во время работы с тиграми определяли пол и возраст животного, по возможности измеряли параметры тела и взвешивали (Рисунок 2.3). Возраст оценивали по прорезыванию, изношенности и цвету зубов, физиологическим параметрам (Гудрич, Микелл, 2005б; Юдин, 2005, 2006), а также по рассчитанным датам рождения тигрят у меченых тигриц. В целях исследования всех животных разделили на две категории: молодые и взрослые. Молодыми тиграми считали особей до двух лет, которые зависели от своих матерей или недавно покинули их и устанавливали свой индивидуальный участок обитания (Керли и др., 2005а). К взрослым относили животных старше двух лет.

Всех отловленных животных оснащали радио- или GPS-ошейниками.



Рисунок 2.2 — Работа с обездвиженным тигром: 1 — замеры частоты пульса, дыхания и температуры тела; 2 — внешний осмотр животного; 3 — контроль времени нахождения под анестезией, ее глубины; 4 — фиксация ошейника



Рисунок 2.3 — Определение линейных размеров тела (А) и массы (Б) отловленных тигров

2.3. Характеристики и применение радио- и GPS-ошейников

До 2009 г. пойманных животных оснащали радиоошейниками MOD 500 (Telonics, США). Радиоошейник включает в себя небольшой радиопередатчик, антенну в виде троса и батарею, которые закреплены на ремне с фиксаторами для регулирования диаметра ошейника в соответствии с размером шеи животного (Рисунок 2.4А). Передатчик излучает сигнал с определенной частотой, который можно отслеживать с помощью антенны и приемника. С 2009 г. животных оснащали GPS-ошейниками VECTRONIC GPS Plus (VECTRONIC Aerospace, Германия) или Iridium Track 3D (LOTEK, Канада). Эти устройства состоят из радиопередатчика, встроенной антенны, батареи, устройства хранения информации, механизма самосброса (освобождает животное от ошейника через заданное количество времени) и модуля глобального позиционирования, которые также закреплены на ремне по аналогии с радиоошейником (Рисунок 2.4Б). У GPS-ошейника также есть радиопередатчик, излучающий радиосигнал, но его дальность меньше, чем у радиоошейника. Основная информация о местоположении животного собирается за счет GPS-модуля, запрограммированного на определение текущего местоположения системой глобального позиционирования через определенные промежутки времени. Координаты животного записываются на устройство хранения информации и затем скачиваются с помощью УКВ-антенны (УКВ — ультракороткие волны) или передаются через спутник, в зависимости от модели ошейника. Предыдущие исследования пумы показали, что 95% мест пребывания хищников на жертве правильно идентифицировали при наличии одной локации каждые 4 ч (Anderson, Lindzey, 2003). Исходя из этого, ошейники запрограммировали на определение текущего местоположения с интервалами 90, 120 или 180 мин.

Изучение влияния ошейников на поведение животных показало, что повадки не меняются, когда масса ошейника не превышает 5% от массы исследуемого животного (Berteaux et al., 1996; Brooks et al., 2008; Horback et al., 2012). В данной работе это условие соблюдали, используя ошейники массой от 0,2–1,3 кг для тигров массой 22–220 кг. Для молодых животных ремень сконструировали из материала, растягивающегося по мере роста животного. Ошейник спадал, когда материал изнашивался.

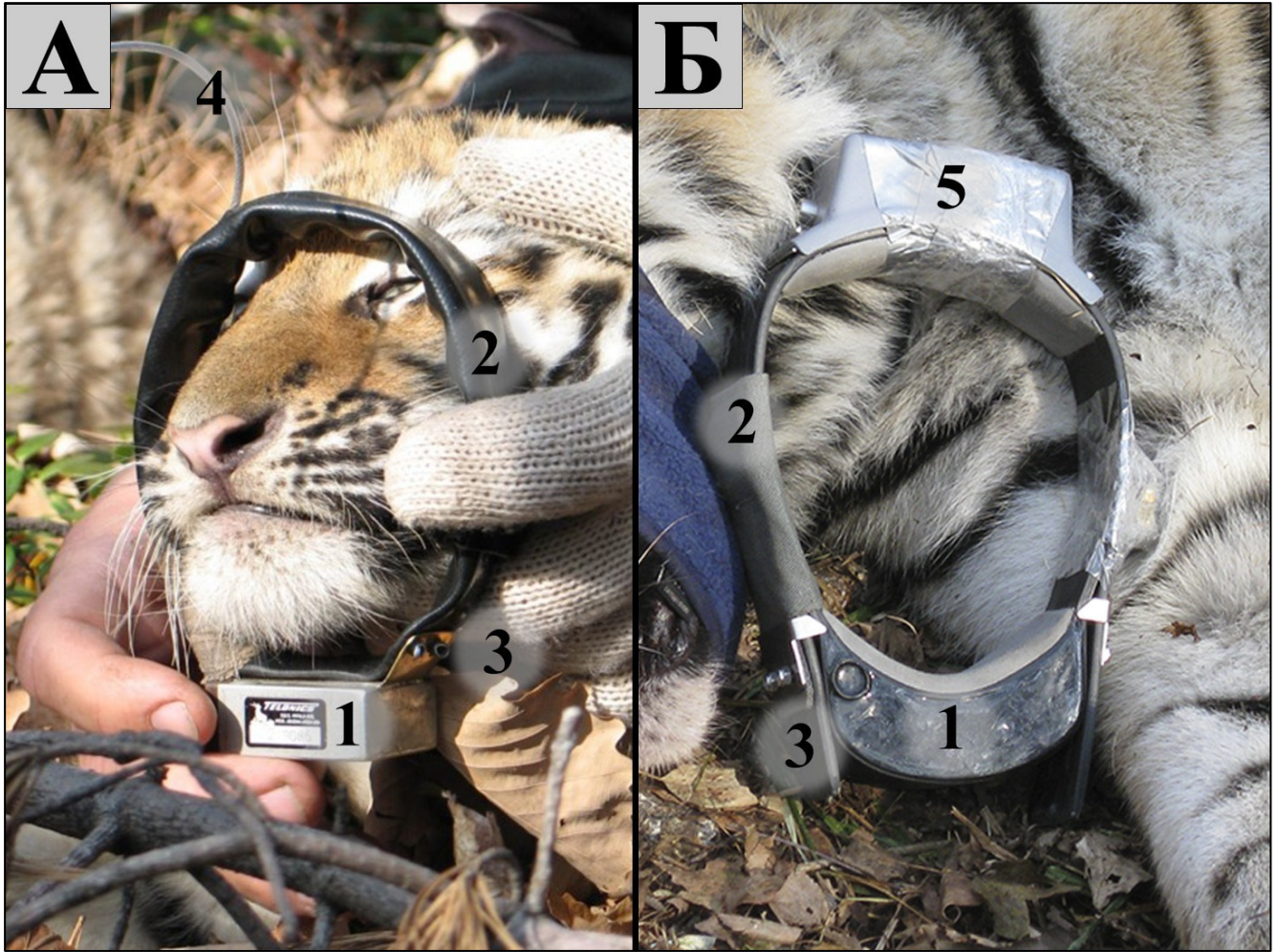


Рисунок 2.4 — Тигры, оснащаемые радиошейником (А) и GPS-шейником (Б). 1 — модуль с батареей и радиопередатчиком; 2 — ремень; 3 — фиксаторы для регулировки диаметра ремня; 4 — антенна; 5 — модуль с устройством для хранения информации и глобального позиционирования

Всего в рамках исследования отловили 61 тигра — 32 самки и 29 самцов (Таблица 2.1), из них 17 повторно (от 2 до 6 раз) для смены ошейника. Радиоошейники надели на 56 особей, GPS-ошейники — на 5. Средняя продолжительность наблюдения за животными составила 703,5 суток (SE = 925 суток, min = 7 суток, max = 4718 суток). Из отловленных животных 42 особи (69%) были взрослыми, 12 особей (20%) молодыми и 7 особей (11%) были молодыми, но, находясь под наблюдением, достигли возраста взрослых животных (Таблица 2.1).

Таблица 2.1 — Список отловленных в период исследования тигров и использование данных по разделам диссертации

№	Год отлова	Возраст*	Пол**	Тип ошейника	Продолжительность слежения, сутки	Количество локаций	Данные использованы для раздела			
							3	4	5	6
1	1992	М/В	F	Радио	4718	1179	+	–	+	–
2	1992	В	F	Радио	145	69	+	–	–	–
3	1992	В	F	Радио	2469	486	+	–	+	–
4	1992	В	F	Радио	1661	296	+	–	+	–
5	1992	М	F	Радио	26	13	–	–	–	–
6	1992	М/В	М	Радио	767	104	+	–	+	–
14	1993	В	F	Радио	114	26	+	–	–	–
15	1993	В	F	Радио	1481	770	+	–	+	–
16	1993	В	М	Радио	1996	755	+	–	+	–
18	1994	М/В	М	Радио	334	69	+	–	–	–
19	1994	В	М	Радио	151	17	–	–	–	–
20	1995	В	М	Радио	1578	203	+	–	–	–
21	1995	В	F	Радио	1102	131	+	–	–	–
22	1996	В	М	Радио	925	217	+	–	+	–
23	1996	М/В	F	Радио	1095	102	+	–	–	–
25	1997	В	F	Радио	239	322	+	–	+	–
26	1997	В	F	Радио	121	11	–	–	–	–
27	1998	В	F	Радио	588	172	+	–	+	–
28	1998	В	М	Радио	120	77	+	–	+	–
32	1999	В	F	Радио	1201	253	+	–	+	–
33	1999	В	М	Радио	324	46	–	–	+	–
34	1999	В	М	Радио	402	68	–	–	+	–
35	1999	В	F	Радио	2457	3042	+	–	+	–
36	1999	М/В	М	Радио	455	197	+	–	+	–
37	1999	В	F	Радио	2645	512	+	–	+	–

Продолжение таблицы 2.1

№	Год отлова	Возраст*	Пол**	Тип ошейника	Продолжительность слежения, сутки	Количество локаций	Данные использованы для раздела			
							3	4	5	6
40	2000	В	М	Радио	60	16	–	–	–	–
41	2000	В	М	Радио	174	75	+	–	+	–
43	2000	В	М	Радио	21	8	–	–	–	–
49	2001	В	М	Радио	2015	827	+	–	+	–
50	2001	В	М	Радио	27	50	–	–	–	–
51	2001	В	Ф	Радио	21	31	–	–	–	–
52	2001	В	Ф	Радио	421	67	+	–	–	–
55	2002	М/В	Ф	Радио	2596	759	+	–	+	–
56	2002	М/В	Ф	Радио	2777	1812	+	–	+	–
57	2002	В	М	Радио	159	82	+	–	+	–
58	2002	В	М	Радио	393	143	+	–	+	–
60	2003	В	М	Радио	1163	120	+	–	–	–
62	2004	В	М	Радио	324	20	–	–	–	–
63	2004	В	М	Радио	251	35	+	–	–	–
64	2004	М/В	М	Радио	646	398	+	–	+	–
66	2004	М	Ф	Радио	346	161	–	–	–	–
67	2004	М	Ф	Радио	333	148	–	–	–	–
68	2004	М	Ф	Радио	333	125	–	–	–	–
69	2004	В	М	Радио	315	264	+	–	+	–
72	2005	М	Ф	Радио	167	15	–	–	–	–
73	2005	М	Ф	Радио	167	67	–	–	–	–
74	2005	М	Ф	Радио	167	55	–	–	–	–
75	2005	В	Ф	Радио	228	122	–	–	+	–
79	2006	В	Ф	Радио	127	95	–	–	+	–
80	2006	В	Ф	Радио	403	322	+	–	+	–
81	2006	В	Ф	Радио	123	73	–	–	+	–

Продолжение таблицы 2.1

№	Год отлова	Возраст*	Пол**	Тип ошейника	Продолжительность слежения, сутки	Количество локаций	Данные использованы для раздела			
							3	4	5	6
85	2007	В	М	Радио	272	10	–	–	–	–
88	2008	М	М	Радио	142	67	–	–	–	–
89	2008	М	М	Радио	73	109	–	–	–	–
90	2009	В	М	GPS	81	917	+	–	+	–
95	2009	В	М	Радио	7	13	–	–	–	–
96	2009	М	М	Радио	96	6	–	–	–	–
97	2009	М	F	GPS	34	206	+	–	–	–
99	2010	В	F	GPS	482	3452	+	+	+	–
100	2010	В	М	GPS	407	2013	+	+	+	–
114	2011	В	F	GPS	448	6100	+	+	+	+
Итого					42913	27920	37	3	32	1

Примечание: * — возраст: В — взрослый (> 2 лет), М — молодой (< 2 лет), М/В — молодой, но, находясь под наблюдением, достиг возраста взрослого животного; ** — пол: F — самка, М — самец

2.4. Телеметрия меченых животных

Сбор информации о местоположении животных различался в зависимости от типа ошейника. Слежение за радиомечеными тиграми вели в ходе пеших и автомобильных маршрутов, а также с воздуха (23% из 15262 локаций животных) на самолете Ан-2 и вертолетах Ми-8 или Ми-2 (Таблица 2.1).

При наблюдении за тиграми, оснащенными радиоошейниками, с земли использовали метод триангуляции (Heezen, Tester, 1967; Миквел и др., 1993). Для этого направление на источник сигнала определяли как минимум с трех разных позиций, удаленных друг от друга не менее чем на 300 м, за время, не превышающее 25 мин (Гудрич, Микелл, 2005б). При этом в каждом случае фиксировали координаты места нахождения наблюдателя и азимут на источник сигнала (Рисунок 2.5). Полученные

данные обрабатывали с помощью топографических карт и систем ArcMap (Parese et al., 2017) и QGIS (Baghdadi et al., 2018), где строили луч от точки нахождения наблюдателя по азимуту, указывавшему на местонахождение тигра (Рисунок 2.5). Таким образом, центральная точка полигона, образованного пересечением трех или более лучей, была локацией (местом нахождения) исследуемого животного, а размер самого полигона определял погрешность триангуляции (Рисунок 2.5).

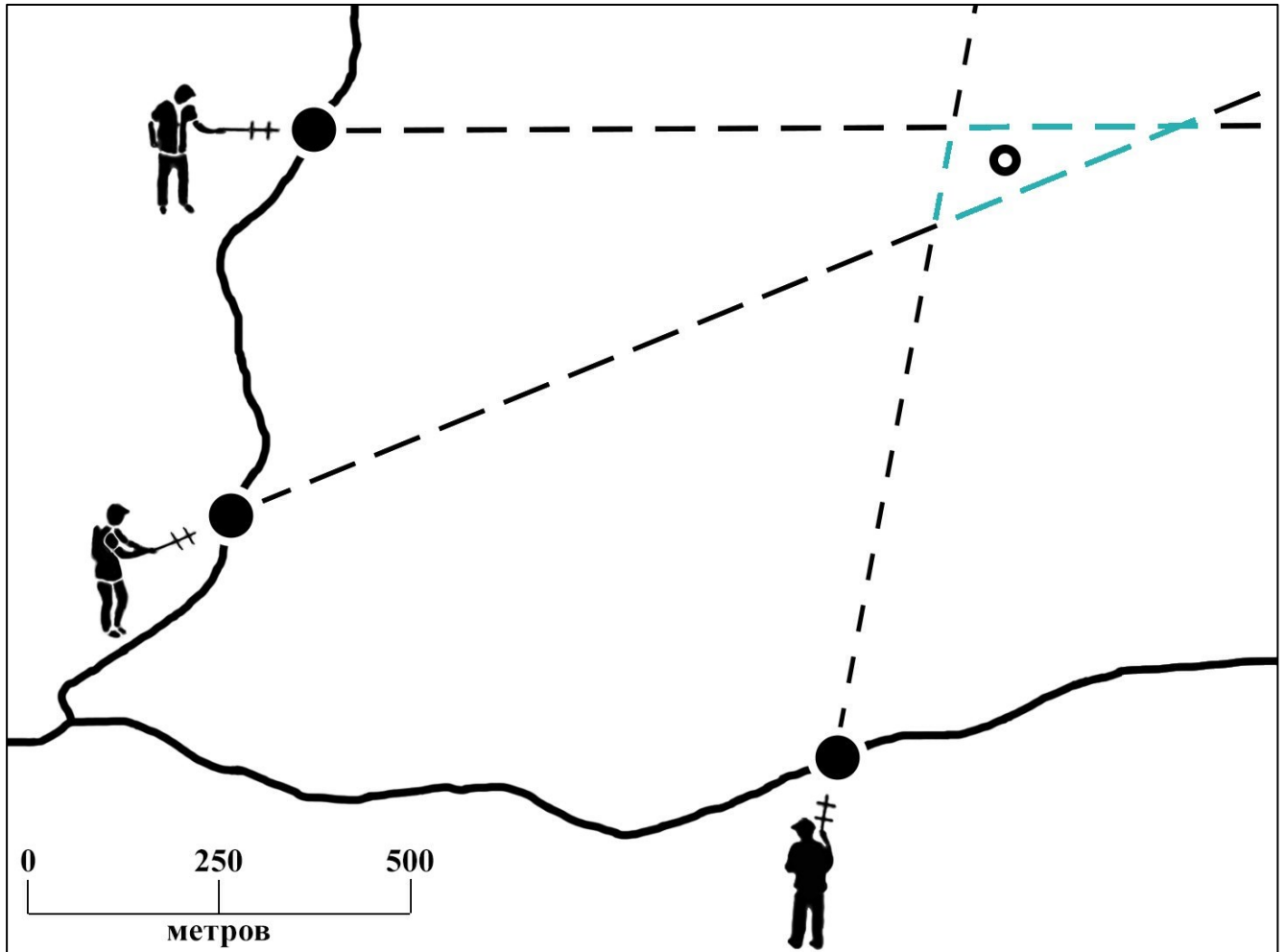


Рисунок 2.5 — Определение местоположения радиомеченого животного методом триангуляции

Сбор данных о местоположении животного с воздуха осуществляли с помощью радиоприемника с двумя направленными антеннами, прикрепленными к обоим бортам воздушного судна под углом 45° к земле и параллельно его движению. Руководствуясь силой сигнала, принимаемого с правого и левого бортов, воздушное судно направляли к месту с максимально интенсивным сигналом как с правой, так и с левой антенны (то есть

животное находилось непосредственно под воздушным судном). При этом фиксировали координаты места максимальной интенсивности сигнала или визуального наблюдения животного.

Качество полученных с радиошейников локаций определяли по пятибалльной шкале от 1 (лучшее) до 5 (худшее). Самые качественные локация животного (1 балл) с погрешностью менее 100 м обычно получали при визуальном наблюдении (как правило, с воздуха) или обходе животного по кругу. Локации качеством 2 балла имели погрешность менее 250 м, 3 балла — 250–500 м, 4 балла — 500–1000 м, 5 баллов — более 1 км.

Для сбора данных с радиошейников использовали приемники TR-2 Receiver (Telonics, США) или Icom IC-R20 (Icom Inc., Япония) и направленные антенны RA-2A или RA-3 VHF Antenna (Telonics, США), состоящие из 2–3 элементов типа «волновой канал» (Рисунок 2.6).



Рисунок 2.6 — Определение местоположения животного с помощью направленной антенны и радиоприемника

Местоположение радиомеченых тигров определяли круглогодично, преимущественно в дневное время (91% — с 8 до 20 ч). Возможность сбора данных значительно различалась в зависимости от расположения участка обитания животного. Местонахождение тигров, обитающих на доступных территориях, определяли практически каждые сутки, а обитающих на удаленных территориях — не менее 1 раза в неделю и, как правило, с воздуха.

GPS-ошейники позволяли получать локации животных регулярно, независимо от нахождения животного (Петруненко и др., 2012в). Успешность определения локаций ошейниками составила 88,2% (SE = 8,3%) для пяти животных (получено 12662 локации из ожидаемых 14348). В 96,3% случаев погрешность не превышала 50 м, в остальных составляла от 50 до 300 м.

2.5. Сбор данных о кормовой и двигательной активности

После сбора данных о нахождении животных все точки стратифицировали в соответствии с относительной вероятностью того, что местоположение могло быть местом питания, отдыха или логова тигра, путем адаптации ранее разработанных методов для крупных кошачьих (Knopff et al., 2009). Данный метод основан на обнаружении кластеров, состоящих из локаций, расположенных в непосредственной пространственной и временной близости (Anderson, Lindzey, 2003; Gese et al., 2016). Скрипт Python (Millman, Aivazis, 2011) использовали для того, чтобы определить кластер как две или более локации животных в пределах 100 м и 48 ч друг от друга (Knopff et al., 2009; Miller et al., 2013).

В связи с тем что посещение всех локаций животных было невозможно, приоритет отдавали кластерам, где тигры находились 8 и более часов. Это связано с тем, что главной целью было обнаружение большинства мест питания тигров жертвами крупного размера, которые представляют основу рациона (Юдаков, 1974; Животченко, 1981; Микелли и др., 2005в). Из предыдущих исследований известно, что тигр, добыв крупное животное, как правило, проводит на нем более суток (Пикунов и др., 1978; Юдаков, Николаев, 1987; Матюшкин, 1991; Зайцев, 2017). Исходя из этого, вероятность пропуска жертв тигра исследователями была небольшой. Известно, что данная методика приводит к недооценке количества жертв мелкого размера (Tambling et al., 2012), таких

как азиатский барсук и енотовидная собака, но по биомассе их общий вклад в питание тигра незначителен (Kerley et al., 2015; Салькина, Еремин, 2017; Gu et al., 2018) и не оказывает серьезного воздействия на результаты данного исследования.

Всего осмотрели 88,5% больших кластеров (8 и более часов от первой локации на кластере до последней) и 30,6% меньших кластеров, чтобы определить, какие из них являлись местом питания тигров (Рисунок 2.7). Также осмотрели большую группу некластеризованных локаций ($n = 518$), чтобы убедиться, что методика не приводит к пропуску жертв крупного размера. Часть данных собрали в течение двухнедельного периода летом, когда посещали каждое место пребывания тигра (кластеризованное и некластеризованное), чтобы проверить наличие или отсутствие останков мелкой добычи. В снежный период года по следам прошли 134 км между последовательными GPS-локациями двух разных тигров, что обеспечило 100%-ную фиксацию мест питания вдоль маршрута независимо от размера добычи.

При наличии у самки потомства старались менее интенсивно обследовать наиболее используемые ею места, чтобы предотвратить возможное беспокойство. Предположения о наличии выводка основывались на известном репродуктивном статусе тигрицы (времени, прошедшем после рождения предыдущего выводка, или связи с самцом) и характере ее перемещений. Самка, недавно родившая тигрят, остается на одном месте несколько суток (Серёдкин и др., 2012б; Petrunenko et al., 2020), так же 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. После ухода с жертвы тигр к ней обычно не возвращается (Матюшкин, Юдаков, 1974; Гудрич и др., 2005б; Petrunenko et al., 2020). Однако из-за того, что характер перемещений тигриц с новорожденными тигрятами и тигриц у добычи схожи, исследователи однажды случайно нашли логово, когда обследовали территорию в поисках останков жертвы. В остальных случаях ждали, когда самка унесет или переведет тигрят из логова, и только после этого начинали его поиски.

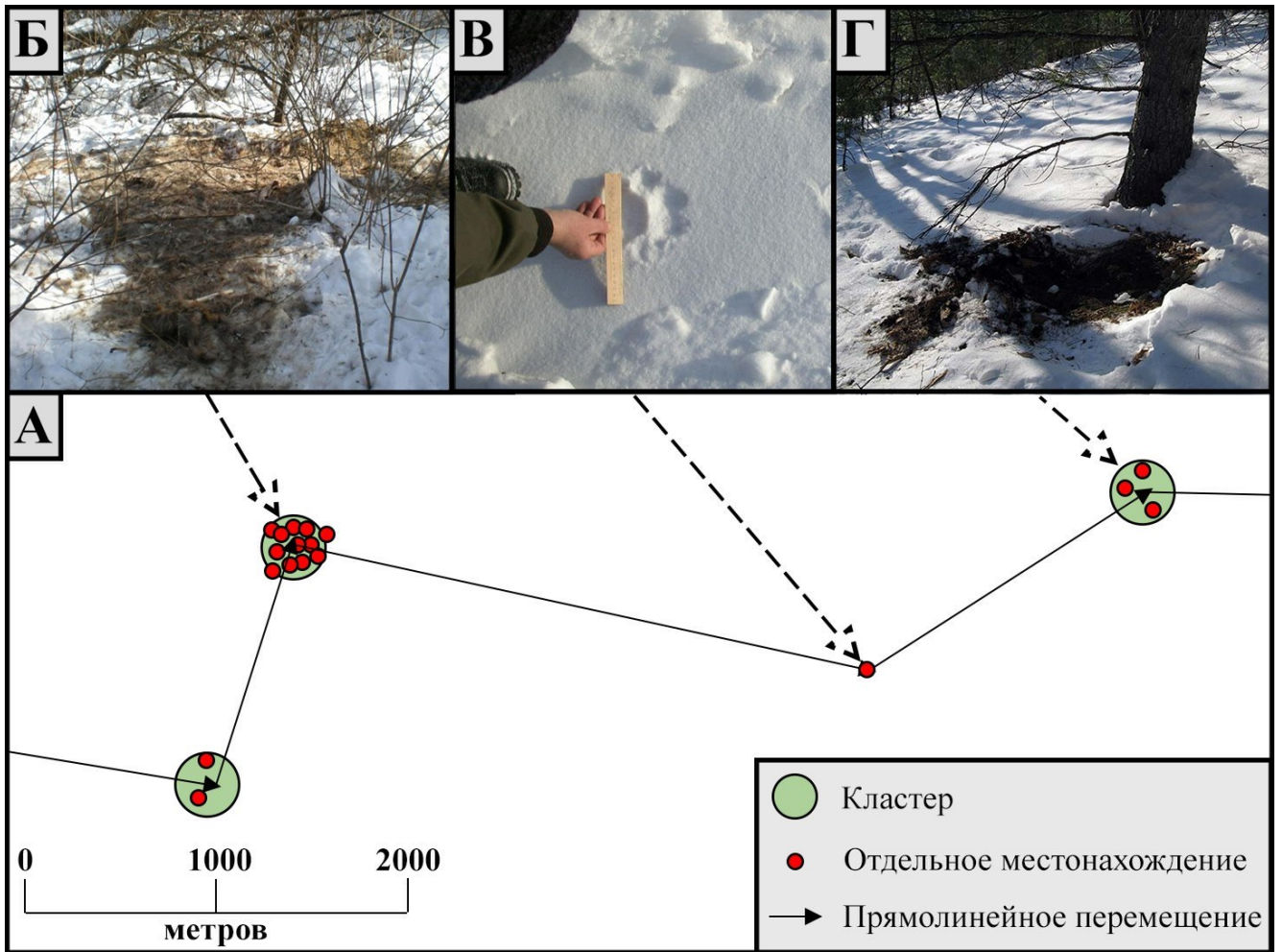


Рисунок 2.7 — Пример расположения отдельных локаций и кластеров тигра при фиксации GPS-ошейником текущего местонахождения каждые 1,5 часа (А), и обнаруженные по этим координатам: место питания (на кластере), где тигр провел более 8 часов (Б); следы перемещения, где зафиксирована только одна локация тигра (В); место отдыха (на кластере), где тигр провел менее 8 часов (Г)

В бесснежные месяцы с целью обнаружения жертвы осматривали территорию в радиусе 50 м от координат отдельных локаций тигров или локаций в составе кластеров. При наличии снежного покрова наличие и расположение жертвы определяли, комбинируя осмотр мест нахождения животного, полученных с ошейника, и тропления хищника по снегу (Пикунов и др., 1978; Юдаков, Николаев, 1979; Матюшкин, 1981). Поиск предполагаемых мест питания на предмет обнаружения останков добычи старались проводить в течение 5 суток после того, как тигр покидал кластер, чтобы избежать потери информации из-за разложения жертвы или поедания ее падальщиками (Матюшкин, 1974; Sand et al., 2008; Webb et al., 2008;

Серёдкин и др., 2014; Seryodkin et al., 2018). Но при наблюдении за тигрицей с потомством ждали 1–2 недели, пока они гарантировано покинут жертву, чтобы избежать испугивания тигрят или самки, если она вернется на жертву. При случайном обнаружении останков животных осматривали их для установления принадлежности добытой жертвы тигру (наличие следов, прокусы на теле жертвы и т. д.). На обнаруженных местах питания тигра собирали данные о видовой принадлежности, поле и возрасте жертвы (Рисунок 2.8).

Места отдыха идентифицировали как кластеры без признаков наличия жертвы. Отдельные локации (то есть не входящие в кластер) без признаков наличия жертвы или места отдыха считались местами, где тигр активен (то есть перемещался).



Рисунок 2.8 — Сбор информации о жертве тигра: 1 — определение вида по общим морфологическим признакам; 2 — определение пола по первичным и вторичным половым признакам; 3 — определение возраста по состоянию зубной системы и размерам тела

2.6. Временные интервалы исследования

Наличие и доступность для тигра жертв разных видов различаются в зависимости от сезона (Юдин, Юдина, 2009; Рожнов и др., 2012; Зайцев и др., 2013); например, медведи во время зимнего сна, как правило, недоступны для хищничества (Костоглод, 1977; Серёдкин и др., 2012а; Seryodkin et al., 2018). Уязвимость разных видов копытных, вероятно, также варьирует в зависимости от сезона, причем ключевым фактором является снежный покров (Бромлей, 1970; Юдаков, Николаев, 1977; Hojnowski et al., 2012). Основываясь на предыдущих исследованиях (Hojnowski et al., 2012; Miller et al., 2014а; Kerley et al., 2015), год разделили на два сезона, учитывая наличие или отсутствие снежного покрова: снежный (с 1 декабря по 20 апреля) и бесснежный (с 21 апреля по 30 ноября).

В связи с тем что плотность населения копытных варьировала в течение 22 лет исследования, для раздела по изучению рациона тигра (Глава 3) выделили два периода (Таблица 2.2). Для деления использовали данные зимних маршрутных учетов (Абрамов, 1961; Пикунов и др., 1983а; Пикунов, Брагин, 1987; Салькина, 2006), которые отображают плотность населения копытных с помощью уравнения Формозова, использующего известные суточные расстояния перемещения (Формозов, 1932; Stephens et al., 2006). Первый период длился с 1992 по 2002 г. и характеризовался высокой численностью благородного оленя и относительно небольшим количеством пятнистого оленя и сибирской косули (Таблица 2.2). Второй период длился с 2003 по 2013 г. и был связан с увеличением плотности населения пятнистого оленя и сибирской косули.

Для раздела по изучению особенностей питания тигрицы с выводком (Глава 6) деление на периоды основывалось как на сезонных различиях, так и на этапах онтогенеза тигрят (Таблица 2.3). Четыре месяца наблюдений после родов разделили на два периода, которые совпали с изменениями в развитии тигрят. В течение 67 суток после рождения тигрята оставались в выводковом логове, и основу их питания составляло молоко матери (Юдин, Юдина, 2009; Ячменникова и др., 2017). Этот период приходился на бесснежный сезон, и его выделили как бесснежный период с тигрятами (Таблица 2.3). После этого периода тигрята навсегда покинули выводковое логово, чтобы сопровождать тигрицу на места, где она добывала жертву, используя при этом временные убежища. Большая часть этого интервала относилась к снежному сезону, и его определили как снежный период с

тигрятами (Таблица 2.3). Далее два периода с тигрятами сравнили с двумя периодами без тигрят. Так как снег может влиять на перемещение и питание тигрицы, первый сравниваемый период без тигрят приходился на бесснежный сезон (67 суток непосредственно перед рождением тигрят), а второй — на снежный сезон с наличием снежного покрова схожей глубины со снежным периодом с тигрятами (Таблица 2.3).

Таблица 2.2 — Плотность населения основных видов-жертв по периодам

Период 1					Период 2				
Год	Плотность населения (особей на 10 км ²)				Год	Плотность населения (особей на 10 км ²)			
	Благородный олень	Кабан	Пятнистый олень	Сибирская косуля		Благородный олень	Кабан	Пятнистый олень	Сибирская косуля
1992	5,4	3,2	1,5	2,2	2003	8,1	1,6	7,5	3,5
1993	6,3	2,6	2,4	3,0	2004	6,9	1,8	7,3	4,5
1994	10,0	1,3	1,7	4,2	2005	6,4	2,9	7,8	6,8
1995	10,0	2,1	1,1	3,7	2006	7,6	3,2	6,2	6,5
1996	13,6	4,4	3,6	3,2	2007	3,4	1,1	6,5	6,3
1997	12,2	4,1	3,1	2,3	2008	3,7	1,8	6,9	6,7
1998	14,6	2,3	4,3	2,4	2009	2,0	0,4	6,5	7,3
1999	12,6	2,5	1,6	1,7	2010	4,0	1,0	4,5	6,3
2000	11,2	3,1	2,7	2,3	2011	5,5	1,4	5,9	3,9
2001	13,3	1,9	3,7	2,6	2012	4,2	1,8	8,6	3,2
2002	10,8	0,4	7,1	2,5	2013	4,0	2,2	8,1	2,0
Среднее	10,9	2,5	3,0	2,7	Среднее	5,1	1,7	6,9	5,2

Таблица 2.3 — Периоды исследования особенностей питания тигрицы в 2011–2013 гг. при наличии и отсутствии тигрят

Период	Дата начала периода	Дата окончания периода	Количество суток	Количество локаций	Количество обследованных кластеров/локаций
Снежный период без тигрят	17.11.2011	10.01.2012	53,5	836	31/64
Бесснежный период без тигрят	19.06.2012	26.08.2012	67,5	1027	55/131
Бесснежный период с тигрятами	12.09.2012	19.11.2012	67,5	811	25/102
Снежный период с тигрятами	19.11.2012	11.01.2013	53,5	718	16/52

2.7. Построение участков обитания

В поведенческой экологии животных ключевыми понятиями, характеризующими использование пространства особью, являются участок обитания (home range) — пространство, где осуществляется жизнедеятельность животного, и ядерная зона (core area) — наиболее регулярно используемая часть участка обитания (Kaufmann, 1983).

Участки обитания тигров построены с помощью метода ядерной оценки плотностей (ЯОП) на основе полученных методом телеметрии локаций животных (Anderson, 1982; Worton, 1989). Поскольку группа локаций животного, как правило, ассоциируется с местом питания на жертве (Knopff et al., 2009; Петруненко и др., 2012в, 2014), использовали только одну случайно выбранную точку в каждом кластере. Этот шаг снизил ошибку в ЯОП, связанную со временем, проведенным тигром на жертве. Далее выбрали метод для определения оптимальной полосы пропускания (то есть минимизирующей средний накопленный квадрат ошибки) при построении ЯОП. Полоса пропускания является свободным параметром, который определяет размер предполагаемой области нахождения животного вокруг каждой локации. Подключаемые выборочные функции, как правило, работают лучше, чем другие оценки полосы пропускания, включая эталонные функции и проверку достоверности с помощью LSCV (least squares cross validation) — функции наименьших квадратов (Kernohan et al., 2001;

Gitzen, Millsbaugh, 2003; Gitzen et al., 2006). Способ LSCV регулярно превосходит эталонные функции в оценке полосы пропускания, но характеризуется большой изменчивостью выборки, когда данные сильно кластеризованы (как в случае с локациями животных), что часто приводит к расчету меньшей полосы пропускания (Silverman, 1986; Gitzen, Millsbaugh, 2003). Таким образом, для ЯОП использовали двумерную встроенную матрицу, которая рассчитывает независимые полосы пропускания вдоль развернутой оси для каждого тигра (Gitzen et al., 2006). В результате получили оценочные таблицы с разрешением 50 м, где значение ЯОП показывает вероятность использования данного места тигром внутри своего участка обитания. В первоначальном виде значения ЯОП отличаются между особями, поэтому ее преобразовали в проценты, где наиболее интенсивно используемая территория соответствовала 1%, а самая низкая вероятность использования — 100% (Montgomery et al., 2012; Petrunenko et al., 2016б). Этот подход отличается от традиционного метода распределения использования (Marzluff et al., 2004) тем, что при преобразовании высоты ЯОП в проценты все данные стандартизируются, что облегчает сравнение использования пространства животными в пределах участка обитания (Montgomery et al., 2013; Seryodkin et al., 2017a).

Расчеты ЯОП выполнены в статистическом программном обеспечении R версии 3.5.0 (R core team, 2013) с использованием пакетов ks (Duong, 2020), rgdal (Bivand et al., 2020), adehabitatHR (Calenge, 2006), rgeos (Bivand, Rundel, 2020), maptools (Bivand, Lewin-Koh, 2020), sp (Bivand et al., 2013), raster (Hijmans, 2020), dplyr (Wickham et al., 2020) и lubridate (Grolemund, Wickham, 2011). Так как территория исследования примыкала к морскому побережью, части полученных полигонов участков обитания, которые распространялась на акваторию Японского моря, обрезали. Все пространственные расчеты выполнили в программе QGIS версии 2.18.14 (Baghdadi et al., 2018).

2.8. Моделирование наличия жертв на кластерах

Поскольку посетить все потенциальные места питания тигров не представлялось возможным, применили множественную логистическую регрессию (Hosmer, Lemeshow, 2000; Wilmers et al., 2003), чтобы смоделировать наличие жертв на кластерах (Anderson, Lindzey, 2003; Webb et al., 2008; Knopff et al., 2009). Для этого измерили шесть

пространственно-временных переменных для каждого кластера: 1) *часы*: общее количество часов между первой и последней локациями на кластере; 2) *сутки*: количество 24-часовых периодов с одной и более локациями; 3) *среднее расстояние*: среднее удаление локаций на кластере от его центра; 4) *радиус*: расстояние между центром кластера и самой удаленной точкой кластера; 5) *многодневный двоичный код*: двоичная переменная, разделяющая кластеры на те, которые охватывают более одного 24-часового периода, и кластеры, между первой и последней локацией которых не более 24 ч (Knopff et al., 2009); 6) *процент точности*: процент локаций, расположенных внутри кластера, за период от первой до последней позиции на кластере. Предсказательную силу этих переменных оценили, используя логистическую регрессию (1) для предсказания наличия или отсутствия жертвы:

$$\text{Pr(Жертва)} = \frac{\exp(\beta_0 + \beta_1 * X_1 + \beta_2 * X_2 + \beta_3 * X_3 + \dots + \beta_6 * X_6)}{1 + \exp(\beta_0 + \beta_1 * X_1 + \beta_2 * X_2 + \beta_3 * X_3 + \dots + \beta_6 * X_6)}, \quad (1)$$

где β_0 является константой (значение функции при нулевом значении всех факторов), а β_i — коэффициентами влияния переменных X_i на вероятность наличия или отсутствия жертвы (Pr(Жертва)). Для улучшения модели исключили независимые переменные, уровень корреляции которых составлял $r \geq 0,7$ (Webb et al., 2008). Используя комбинации неколлинеарных независимых переменных, разработали набор априорных моделей, которые протестировали на собранных данных и оценили поддержку модели с помощью информационных критериев Акаике (AIC; Burnham, Anderson, 2002). Веса AIC ($\sum w_i$) из лучших моделей суммировали, чтобы ранжировать поддержку среди независимых переменных, влияющих на вероятность того, что кластер мог быть местом питания тигра. Чтобы компенсировать возможные пропуски жертв, использовали прогностические значения из наилучшей модели для оценки вероятности наличия жертв на кластерах, которые не смогли посетить во время полевых исследований (Knopff et al., 2009). Все расчеты провели с использованием программы Stata версии 11.0 (StataCorp, 2019).

Чтобы провести разделение между крупными и мелкими жертвами, используя данные GPS-телеметрии, также применили множественный логистический регрессионный анализ. Это позволило оценить связь тех же шести параметров кластера с массой добычи (Knopff et al., 2009). Для соблюдения согласованности с ранее

опубликованными работами по питанию тигра (Chundawat et al., 1999; Miller et al., 2013) использовали 40-килограммовый рубеж для разделения добычи на две категории: мелкие и крупные жертвы. Для каждого кластера затем оценили вероятность того, что на нем может находиться жертва, и вероятность того, что потенциальная жертва относится к мелкой или крупной категории.

Для определения способности параметров предсказывать наличие жертвы и ее категорию по массе использовали ROC-кривые (receiver-operator characteristic). Построение ROC-кривых (Hosmer, Lemeshow, 2000; Knopff et al., 2009) заключается в расположении в двумерном пространстве точек разделения, для каждой из которых по оси X откладывается частота ложно положительных результатов (специфичность), а по оси Y — истинно положительных результатов (чувствительность). Для чувствительности и специфичности подсчитывались 95%-ные доверительные интервалы (ДИ). Каждая точка на ROC-кривой соответствовала определенной точке разделения. Точка разделения для вероятности того, что кластер содержит добытую тигром жертву, определялась производительностью модели и оценочными показателями частоты добычи жертв (Zimmermann et al., 2007; Webb et al., 2008; Knopff et al., 2009). Точка разделения, которая максимизирует чувствительность, правильно классифицирует большинство мест, где находится жертва, но может неправильно классифицировать большую часть кластеров, не содержащих жертву, и, таким образом, переоценить прогнозируемую частоту добычи жертв. И наоборот, точка разделения, которая максимизирует специфичность, будет правильно классифицировать большинство кластеров, не содержащих жертву, но может неправильно классифицировать многие кластеры с жертвой, тем самым недооценивая прогнозируемую частоту добычи жертв. Для данного исследования выбрали точки разделения, которые максимизировали общий успех прогнозирования, чтобы определить, содержит ли кластер жертву в первой модели или место добычи крупной жертвы во второй модели (Hosmer, Lemeshow, 2000; Liu et al., 2005).

2.9. Прогнозирование частоты добычи жертв и уровня потребления пищи

Частоту добычи жертв (Глава 4) рассчитывали как отношение суммы всех добытых животных с учетом прогнозируемых жертв, определенных моделью (Глава 2.5), к количеству суток мониторинга. Дисперсию потенциальной частоты добычи жертв

вычислили, используя каждого тигра в качестве единицы выборки (Hebblewhite et al., 2003; Thompson, 2012). Однако для раздела по изучению питания тигрицы с выводком (Глава 6) методика отличалась. В связи с тем что использовали данные только по одному животному, частоту добычи жертв за каждый период определяли как среднее количество суток между двумя добытыми животными (от первой локации на месте питания тигра до первой локации на следующей добытой жертве).

Вклад каждого вида-жертвы, обнаруженного в рационе тигра, оценили как процент встречаемости (количество раз, когда данный вид жертвы был найден, от общего числа всех обнаруженных жертв, выраженное в процентах). Потенциальный суточный уровень потребления пищи определили путем преобразования оценок частоты добычи жертв в биомассу жертв (кг), потребляемую тигром в сутки. Для этого рассчитали произведение прогнозируемой частоты добычи жертв на долю разных половозрастных групп каждого вида-жертвы в выборке и их соответствующие средние массы. Собранные данные позволили выделить три половозрастные группы жертв: взрослые самки, взрослые самцы и сеголетки (0–1 год). Для всех половозрастных групп основных видов-жертв тигра установили среднюю массу (Таблица 2.4), однако при расчетах потребляемой биомассы делали поправки на количество съедобной части жертв и изъятие падальщиками. Так, для оценки количества съедобной части жертв из-за отсутствия возможности провести испытания с кормлением полагались на исследования, в которых осуществили такие процедуры. Например, съедобную часть благородного оленя оценили в 68% (Wilmers et al., 2003), а белохвостого оленя *Odocoileus virginianus* — около 79% (Ackerman et al., 1986). Используя эти оценки, предположили, что для крупной жертвы (более 40 кг) съедобными были 68% туши, а для мелкой (менее 40 кг) — 79%. Тигры, которых не беспокоят люди, редко оставляют съедобные части жертвы (Юдаков, Николаев, 1987; Kerley et al., 2002), тем не менее 15% каждой туши потребляется падальщиками (Матюшкин, 1974; Юдаков, Николаев, 1987). Поскольку беспокойство со стороны человека в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике ограничено, считали, что тигры редко покидали места питания и поедали жертву полностью, но 15% от съедобной массы каждой жертвы потребляли падальщики. Как и в случае с частотой добычи жертв, использовали расчетный коэффициент для вычисления дисперсии прогнозируемого уровня потребления пищи (Hebblewhite et al., 2003; Thompson, 2012). В заключение,

исходя из половозрастного соотношения животных в добыче тигров, получили расчетную массу каждого вида-жертвы.

Таблица 2.4 — Средние массы животных, являющихся видами-жертвами тигра на Дальнем Востоке России для трех половозрастных групп: взрослые самцы (старше 1 года), взрослые самки (старше 1 года) и сеголетки (0–1 год)

Вид	Источник	Масса, кг		
		Взрослый самец	Взрослая самка	Сеголеток
Благородный олень	Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999	224,0	149,0	75,0
Кабан	Бромлей, Кучеренко, 1983	110,5	95,2	30,5
Пятнистый олень	Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999	117,4	73,1	48,5
Сибирская косуля	Юдин, 1992; Данилкин, 1999	35,5	35,4	22,0
Азиатский барсук	Кривошеев, 1984; Юдина, Юдин, 1991	6,1	6,7	4,0
Бурый медведь	Бромлей, 1965	248,5	189,4	30,0
Гималайский медведь	Бромлей, 1965	100,7	69,6	15,8
Собака	Макенов, Бекова, 2015	18,8	17,0	15,6
Енотовидная собака	Юдин, 1977; Насимович, Исаков, 1985	6,5	5,4	4,0
Ларга	Косыгин, Кузин, 1979	95,5	84,5	24,5
Амурский горал	Волошина, Мысленков, 1992; Данилкин, 2005	33,0	32,0	17,0
Корова	Пернатъев, 2017	638,4	446,2	236,4
Тигр	Керли и др., 2005б; Слот и др., 2005; Юдин, Юдина, 2009	176,4	117,9	106,2
Кабарга	Бромлей, Кучеренко, 1983; Приходько, 2003	13,4	12,9	6,5
Лисица	Юдин, 1986	6,1	5,0	5,4
Лось	Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999	299,0	280,8	133,3
Лошадь	Пернатъев, 2017	423,4	268,2	89,5
Длиннохвостая неясыть	Бутьев и др., 2005	0,6	0,7	0,7

Оценку 95%-ных доверительных интервалов (Глава 3) производили с помощью бутстрэпа на основе 10 тыс. повторов с заменой (Efron, 2000) в программе R версии 3.5.0 (R core team, 2013). Наличие достоверных различий определяли дисперсионным анализом (Stahle, Wold, 1989). Для выявления различий в частоте добычи жертв тиграми при питании мелкими или крупными жертвами (Глава 4) сравнивали время до следующей жертвы после добычи животных соответствующей категории. Для статистической проверки достоверности результатов использовали односторонний t-критерий.

2.10. Расчет избирательности жертв

При определении рациона (Глава 3) использовали индекс избирательности Джекобса (Jacobs, 1974), чтобы определить избирательность тигра в отношении кабана, благородного оленя, пятнистого оленя и сибирской косули. Индекс Джекобса позволяет оценить предпочтение или избегание использования видов-жертв в качестве добычи, сравнивая долю доступных животных в среде (по данным зимних маршрутных учетов) и долю присутствующих в рационе тигра (по данным обнаруженных жертв тигра) по формуле (2):

$$D = \frac{(r_i - p_i)}{(r_i + p_i - 2r_i p_i)}, \quad (2)$$

где r_i — доля вида i в рационе хищника, а p_i — доля вида i , доступного для добычи в среде, по данным зимних маршрутных учетов (Таблица 2.2). Индекс Джекобса находится в диапазоне значений от 1 (жертва крайне предпочтительна в качестве добычи) до -1 (жертва крайне избегается в качестве добычи).

Для проверки различий в рационе между самцами и самками тигров, а также оценки предпочтения добычи по полу и возрасту использовали точный тест Фишера (Fisher, 1922), так как его рекомендуют проводить при небольшом размере выборки (Mehta et al., 1984).

2.11. Оценка влияния распространения и доступности видов-жертв на использование пространства

Параметры ландшафта района исследований

Параметры ландшафта рассчитали в результате обработки и анализа ряда данных дистанционного зондирования Земли и других геоинформационных данных в системах ArcMap версии 10.1 (Parece et al., 2017) и QGIS версии 2.18.14 (Baghdadi et al., 2018). Параметры ландшафта включали высоту над уровнем моря, экспозицию и крутизну склона, пересеченность рельефа, открытость и средний уровень покрытия снегом. Кроме того, рассчитали метрические показатели удаления от дорог и водотоков, а также поселков или сельскохозяйственных угодий. Эти переменные выбрали из-за того, что они оказывают влияние на использование местообитаний тигром и его основными видами-жертвами на Дальнем Востоке России (Матюшкин, 1977б, 1978; Carroll, Miquelle, 2006; Матюхина и др., 2014а, 2014б; Hebblewhite et al., 2014). Поскольку большая часть территории исследования покрыта дубовыми лесами, использование типа растительности в качестве параметра оказалось неинформативным. Экспозицию склона (диапазон 1–360°), крутизну склона (диапазон 0–65°) и пересеченность рельефа (диапазон 0–53 м) рассчитали с помощью цифровой модели рельефа с разрешением 30 м (диапазон 0–1419 м), полученной благодаря расширенному космическому термоэмиссионному и отражающему радиометру (NASA et al., 2018). Индекс пересеченности рельефа рассчитали как сумму перепадов высот каждой растровой ячейки относительно восьми соседних ячеек (Riley et al., 1999). В этом случае более высокие значения пересеченности рельефа соответствуют местам с большим перепадом высот. Открытость (диапазон 20–100%) рассчитали как процент растровой ячейки (разрешение 250 м), не закрытой пологом леса, основываясь на изображениях среднего разрешения непрерывного набора данных растительности спектрометрического MOD44В (Dimiceli et al., 2015). Данные MOD10A2 (Hall, Riggs, 2016) использовали для описания снежного покрова как процента растровой ячейки (разрешение 500 м), покрытой снегом в снежный период. Этот показатель коррелирует с глубиной снежного покрова (Hall, Riggs, 2007). Средние показатели снежного покрова (диапазон 12–100%) рассчитали, основываясь на ежегодных данных, собранных в период между 2000 и 2013 гг. Вычислена близость (евклидово расстояние) от каждой части района исследований к ближайшей реке

(диапазон 0–6870 м), дороге (диапазон 0–22391 м), поселку или сельскохозяйственным угодьям (диапазон 0–29982 м).

Моделирование плотности населения копытных

Ежегодные учеты численности животных (включая благородного оленя, кабана и пятнистого оленя) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника проводятся в снежный период года (с ноября по март) по следам на снегу (Матюшкин, Животченко, 1979; Матюшкин, 1992; Пикунов и др., 2014). Эти данные позволяют оценить плотность населения разных видов животных с помощью уравнения Формозова, когда известны суточные перемещения животных (Формозов, 1932; Стивенс и др., 2005а; Stephens et al., 2006). Обилие и распространение основных видов-жертв тигра в течение одного снежного сезона существенно не меняется (Hojnowski et al., 2012). Таким образом, предполагали, что распределение потенциальных жертв оставалось относительно постоянным в каждом сезоне, как это было обнаружено в других работах (Kauffman et al., 2007). Учеты животных в снежный период года проводили на стандартизированных маршрутах (общая протяженность — 576 км), распределенных по всей территории исследования. Маршруты проходили от одного до четырех раз за сезон. Для определения видовой принадлежности следов копытных использовали их размеры и форму (Ошмарин, Пикунов, 1990; Пикунов и др., 2004; Stephens et al., 2006). Это позволило получить карту (разрешение 500 м, 1258 единиц выборки) относительной плотности населения копытных.

Для предсказания относительной интенсивности использования среды обитания (R) в каждый из снежных сезонов за период исследования ($n = 20$ сезонов) использовали данные ежегодных учетов численности животных. Для трех основных видов-жертв (благородного оленя, кабана и пятнистого оленя) построили отрицательные биномиальные функции выбора ресурсов (Nielson, Sawyer, 2013). При этом использована следующая формула (3):

$$\ln(E(t_i)) = \ln(E(R_i))n = \beta_0 + \beta_1 x_{1i} + \beta_2 x_{2i} \dots + \beta_p x_{pi}, \quad (3)$$

где t_i — общее количество жертв в единице выборки (i), β_0 является константой, $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_p$ представляют собой коэффициенты, которые следует оценить, и $x_{1i}, x_{2i}, \dots, x_{pi}$

являются векторами с фиксированными эффектами параметров ландшафта (p) в единице выборки (i), а E обозначает ожидаемое значение. Логарифмически трансформированную переменную (логарифм суммы общего количества потенциальных жертв на всей территории исследования) включили в качестве элемента смещения для моделирования относительной интенсивности использования среды обитания (Nielsen, Sawyer, 2013). Таким образом, плотность населения видов-жертв пространственно отображается как относительная интенсивность использования среды обитания для каждого вида копытных. Кроме того, рассмотрели гипотезу о том, что общая плотность населения видов-жертв могла влиять на модель использования участка обитания тигром. В данном случае смоделировали относительную интенсивность использования среды обитания для каждого из основных видов-жертв (благородного оленя, пятнистого оленя и кабана) и общую относительную интенсивность использования как сумму всех следов копытных этих трех видов, полученных в результате учета в заповеднике, для чего построили отдельную отрицательную биномиальную модель.

Моделирование уязвимости копытных

Используя данные о местах нахождения жертв тигра, построили функции выбора ресурсов для предсказания уязвимости копытных в зависимости от ландшафта (то есть вероятности добычи животного тигром на участке с данным типом ландшафта) отдельно для благородного оленя, кабана, пятнистого оленя, а также для всех трех упомянутых видов, объединенных в одну группу. Для построения модели применяли подход «использованное — доступное» (Pearce, Woose, 2006), который позволяет провести статистический анализ, когда нет информации о местах, которые не могут быть использованы (то есть нет данных о том, где тигр не может добыть жертву). В данном исследовании места с обнаруженными жертвами тигра («использованные») сравнивали с рядом случайно распределенных мест на территории исследования («доступные») в соотношении 1 : 4. Учитывая, что тигры охотятся из засады или подкрадываются к жертве, дистанция погони при успешной охоте обычно не превышает 60 м (Юдаков, 1973; Животченко, 1979б; Матюшкин, 1991; Зайцев, 2012). Тем не менее, чтобы не нарушать оценку вероятности (Gervasi et al., 2013), использовали минимальное

расстояние 500 м между «использованными» и «доступными» местами. Таким образом, модель (4) приняла следующую форму:

$$w(x) = \exp(\beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 \dots \beta_k x_k), \quad (4)$$

где x — векторы с фиксированными эффектами параметров, k — атрибуты ландшафта и β — векторы коэффициентов, которые следует оценить. С помощью этой модели для трех основных видов-жертв вместе и по отдельности получили относительную уязвимость к хищничеству тигра (w) в связи со структурой ландшафта.

Моделирование использования участков обитания тиграми

Для оценки использования тиграми пространства внутри своего участка обитания построили пространственно-явными смешанные модели с линейной регрессией (Montgomery et al., 2012, 2013; Petrunenko et al., 2016б). Так как GPS-ошейники позволяли определять локации животного намного чаще, чем радиоошейники, среди полученных с них координат случайным образом отбирали только одну точку в сутки, чтобы интервалы для всех типов ошейников были сопоставимы. Модель (5) приняла следующую форму:

$$Y_i = x_i' \beta + Z u_i + e, \quad (5)$$

где Y — логарифмически трансформированный процентиль ЯОП в i -м месте нахождения животного, определенном с помощью телеметрии, β — векторы параметров регрессии, $Z u_i$ представляет собой эффект случайного компонента, а e — пространственно автокоррелированная ошибка (Cressie, 1993; Ver Hoef et al., 2001). Далее построили модель со случайными константами, допускающими индивидуальные различия между особями тигра. Эта структура со случайными компонентами оказалась наиболее экономной, то есть с наименьшим значением АИС — информационного критерия Акаике (Zuur et al., 2009). Затем построили модель без случайных компонентов и модель со случайными изменениями, связанными с конкретным годом и индивидуальными различиями особей. Пространственная автокорреляция включала ковариации случайных величин в зависимости от их близости (Cressie, 1993; Ver Hoef et al., 2001). Данные телеметрии, как правило, позволяют определить часть

участка обитания животного, которая может соответствовать модели, предназначенной для описания особенностей участка обитания (Fieberg et al., 2010). Таким образом, смоделировали пространственную автокорреляцию на основе расстояния (в метрах) между локациями для каждого животного и построили модель участка обитания в статистической программе R версии 3.5.0 (R core team, 2013).

Выбор моделей и оценка прогностического потенциала

Модели для оценки плотности населения и уязвимости основных видов-жертв отбирали с помощью одинаковых процедур. Сначала разработали модели со всеми возможными комбинациями параметров ландшафта. Для определения наилучших моделей использовали AIC (Burnham, Anderson, 2002). Коллинеарность учли на стадии перебора параметров: модели с высокой корреляцией переменных ($r > 0,60$) удалили из классификации AIC. Для дальнейшего анализа использовали все модели с $\Delta AIC < 2$ и провели усреднение этих моделей для получения окончательных оценок параметров (Burnham, Anderson, 2002).

На следующем этапе, используя перекрестную проверку достоверности, оценили прогностический потенциал коэффициентов моделей для оценки плотности населения и уязвимости основных видов-жертв (Bouse et al., 2002). Внутренние измерения проверки достоверности, такие как перекрестная проверка, как правило, обеспечивают более оптимистичную оценку прогностического потенциала, чем внешние методы проверки (Bleeker et al., 2003; Dormann et al., 2012). Однако применение перекрестной проверки достоверности является обоснованным там, где независимые данные недоступны (Bouse et al., 2002), как это часто бывает во время изучения редких видов, таких как тигр. В связи с этим создали пять случайных наборов данных (Bouse et al., 2002), состоящих из обучающих и тестовых выборок (соотношение 80 : 20 для всех данных с телеметрией тигра). Была построена модель для каждого обучающего набора данных, и на основе коэффициентов из этих моделей разработаны прогнозы, проверенные с помощью тестовой выборки. Всю выборку разделили на 10 интервалов и для каждого из них получили оценку вероятности прогноза (Bouse et al., 2002). Тест ранговой корреляции Спирмена использовали, чтобы сравнить значения между обучающими и тестовыми данными. Высокий коэффициент корреляции показывает схожесть между обучающими и тестовыми выборками и указывает на хорошее описание данных моделями

(Boyce et al., 2002). После проведенной проверки построили модели предполагаемой интенсивности использования пространства основными видами-жертвами тигра (отрицательная биномиальная функция выбора ресурса) и предполагаемой относительной уязвимости копытных (функция выбора мест для добычи жертвы) для всего района исследований.

Выбор модели использования участков обитания тиграми в зависимости от плотности населения копытных и уязвимости потенциальных жертв осуществили в два этапа. Во-первых, оценили все возможные модели с помощью 1) основных параметров, предсказывающих относительную интенсивность использования мест обитания основными видами-жертвами тигра (для каждого года), 2) основных параметров, предсказывающих относительную уязвимость потенциальных жертв, и 3) взаимодействия параметров, предсказывающих относительную интенсивность использования мест обитания основными видами потенциальных жертв тигра и относительную уязвимость жертв каждого вида или вместе для всех видов. Тестирование эффектов взаимодействия позволило понять, зависело ли использование пространства тигром внутри участка обитания в местах с наибольшей уязвимостью потенциальных жертв от плотности их населения на этой территории, и наоборот. Далее разработали многомерные модели, включавшие только те переменные, которые характерны либо для каждого конкретного вида-жертвы, либо для всех видов вместе. На этом этапе «начальная модель» (Zuur et al., 2009) имела самый высокий рейтинг из всех возможных моделей на основе значения AIC (Burnham, Anderson, 2002).

На втором этапе выбора модели проверили, можно ли улучшить «начальную модель», используя дополнительные параметры от других основных видов-жертв тигра, не вошедших в модель на первом этапе (Zuur et al., 2009). Таким образом, количество переменных увеличили за счет заимствования их от других основных видов-жертв, не фигурировавших в стартовой модели. Итоговую модель оценили с помощью теста отношения правдоподобия (Zuur et al., 2009). В данном случае использование этого теста оправданно, так как «начальную модель» встроили в модель с большим количеством параметров (Zuur et al., 2009). Если при вводе дополнительного параметра «начальная модель» усовершенствовалась (то есть уменьшен логарифм правдоподобия, и тест отношения правдоподобия достоверен при $\alpha < 0,05$), то дополнительный параметр сохраняли для анализа, и итерационный процесс продолжался. Данный процесс

останавливали, когда дополнительные параметры переставали улучшать модель. Модель, полученную из этого двухуровневого процесса, считали наилучшей моделью, описывающей использование индивидуального участка тигром. Каждый коэффициент, вовлеченный в эту модель, рассчитали, чтобы описать величину эффектов.

2.12. Распределение по типам поведения

Для анализа изменения бюджета активности тигрицы Pt114 в связи с появлением и выращиванием потомства (Глава 6) выделили четыре типа поведения: 1) время, проведенное на добыче; 2) отдых, то есть скопления локаций (кластер), не связанных с жертвой или логовом; 3) перемещение — все последовательные локация на расстоянии более 100 метров друг от друга; 4) отдых с потомством на месте логова в период, когда тигрята начали сопровождать тигрицу.

Количество локаций, относящихся к каждому типу активности, суммировали по периодам и провели тест хи-квадрат (Westfall, 2013), чтобы определить, варьировали ли пропорции времени, затраченного на разные типы активности, между периодами. Для этого теста объединили «отдых с потомством» и «отдых», так как предполагали, что тигрица в основном отдыхает, находясь в логове или с тигрятами, и этот тип поведения невозможен в периоды без потомства. Длительность интервалов, проведенных с тигрятами в бесснежный и снежный периоды, сравнили с помощью t-критерия (Walpole, 2006).

2.13. Анализ перемещений

Для оценки различий в перемещении тигрицы Pt114 до и после рождения потомства (Глава 6) выделили четыре параметра перемещений тигрицы для всех периодов наблюдения (Таблица 2.3):

- 1) суточный ход (км/сутки) рассчитали как сумму расстояний между последовательными локациями в течение суток;
- 2) расстояние, пройденное перед добычей новой жертвы (км), — это сумма расстояний между последовательными локациями между двумя последовательными жертвами;

3) скорость движения (км/ч) определяли для пары последовательных локаций тигрицы при типе поведения «перемещение» (см. раздел 2.12);

4) когда Pt114 родила, отдельно рассчитали скорость движения (км/ч) при прямолинейном перемещении — этот тип перемещения характеризовался относительно большой скоростью и прямолинейной направленностью и проявлялся, когда самка для кормления тигрят возвращалась с места питания на логово или возвращалась с логова на ранее добытую жертву.

Чтобы определить наличие различий в параметрах движения между периодами и между типами движения в пределах периодов, провели дисперсионный анализ (Stahle, Wold, 1989). При значимых различиях проводили сравнение периодов с использованием критерия Краскела — Уоллиса (Kruskal, Wallis, 1952) в программе R версии 3.5.0 (R core team, 2013).

Ботаническую номенклатуру в диссертации оформили в соответствии с многотомной монографией «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996). Таксоны млекопитающих привели согласно И.Я. Павлинову (2006).

ГЛАВА 3. РАЦИОН ТИГРА

3.1. Результаты

Вклад видов-жертв в рацион тигра

В общей сложности за 22 года обнаружили 741 жертву тигров (Рисунок 3.1): 410 жертв в первый период (156 в снежные и 254 в бесснежные сезоны) и 331 — во второй период (145 в снежные и 186 в бесснежные сезоны).

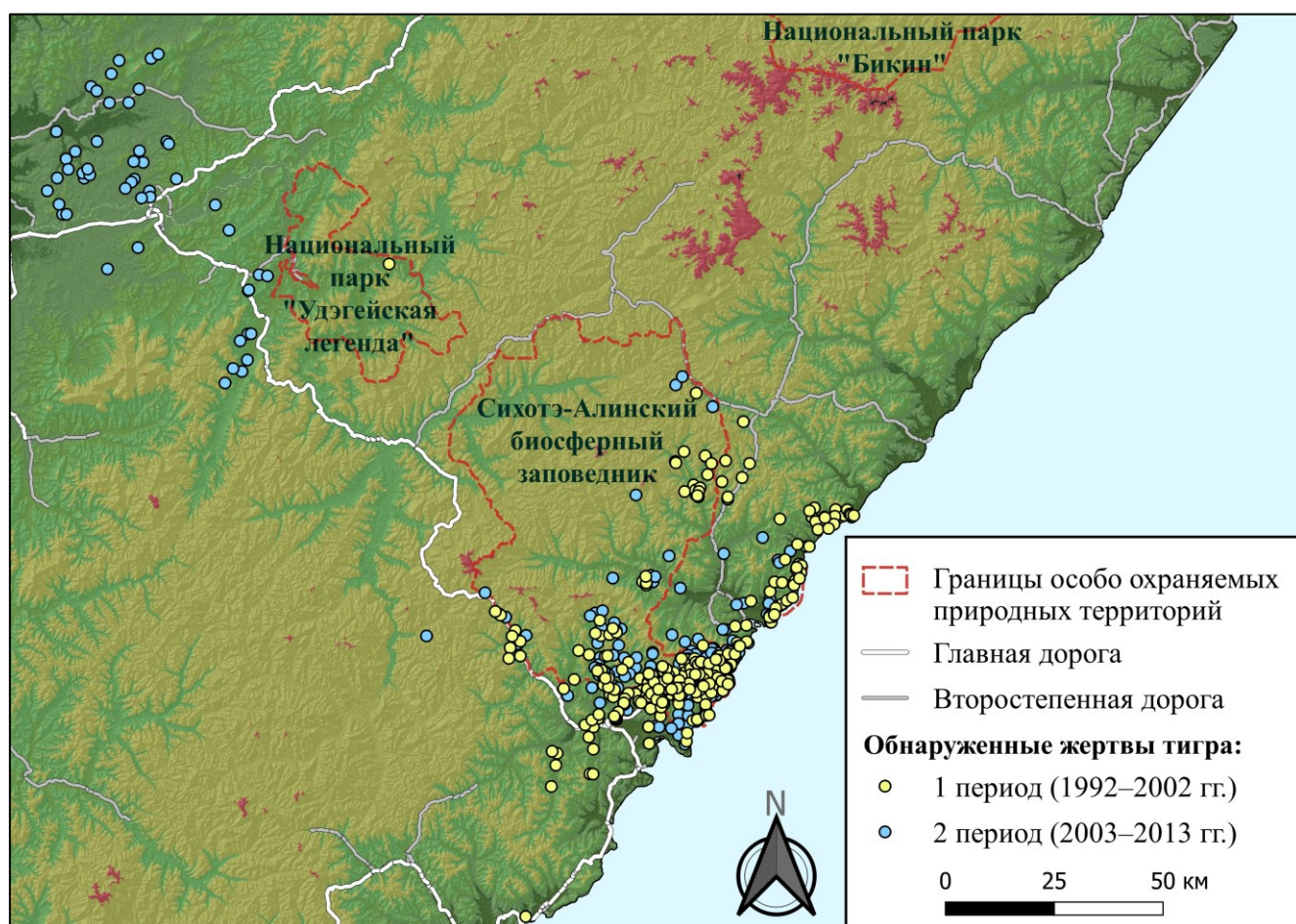


Рисунок 3.1 — Обнаруженные жертвы меченых тигров за первый (1992–2002 гг.) и второй (2003–2013 гг.) периоды исследования

В течение двух периодов исследования в рационе тигра обнаружили 18 видов животных (Таблица 3.1). Среди этих видов только благородный олень, кабан, сибирская косуля и пятнистый олень имели вклад более 10% в рацион тигра, при этом на долю благородного оленя приходились наибольшие проценты как количества

жертв (50% в первом периоде и 30% во втором периоде), так и биомассы (70% и 50% соответственно). Кабан имел большее значение в снежный период, когда его доля в рационе увеличилась с 20% до 30% (Таблица 3.2). Пятнистый олень был относительно редкой добычей в первый период из-за низкой плотности его населения в районе исследований, но составил существенную долю рациона во втором периоде с более чем 15%-ным вкладом от общей потребленной биомассы (Таблица 3.1).

При сравнении периодов заметно снижение процента встречаемости благородного оленя в питании тигра — на 20% во втором периоде (Таблица 3.1), что, по всей видимости, связано с уменьшением его плотности населения в 2 раза, с 10,8 до 5,5 особей на 10 км² (Таблица 2.2). В то же время, несмотря на снижение плотности населения кабана с 2,5 до 1,7 особей на 10 км² (Таблица 2.2), уровень потребления тигром представителей этого вида копытных остался на прежнем уровне. Недостаток в потреблении биомассы, связанный с уменьшением в рационе благородного оленя во втором периоде, компенсировался увеличением процента встречаемости в рационе косули и пятнистого оленя в сумме на 30%, что привносило недостающие 20% в общую потребляемую тигром биомассу (Таблица 3.1).

В рационе тигра в снежный сезон (см. Таблицу 3.2) обнаружили лося ($n = 1$), кабаргу *Moschus moschiferus* ($n = 2$) и длиннохвостую неясыть *Strix uralensis* ($n = 1$). Для бесснежного сезона (см. Таблицу 3.3) отмечены лошадь *Equus caballus* ($n = 1$), лисица *Vulpes vulpes* ($n = 1$), корова *Bos taurus* ($n = 4$), азиатский барсук ($n = 18$) и ларга *Phoca larga* ($n = 7$). Прочими видами жертв стали тигр ($n = 3$), амурский горал *Nemorhaedus caudatus* ($n = 4$), енотовидная собака ($n = 7$) и собака ($n = 10$). Бурый и гималайский медведи имели наибольшее значение в бесснежный сезон года (по 6 жертв каждого вида медведей) и лишь единично присутствовали в рационе в снежный сезон.

Таблица 3.1 — Показатели питания тигра животными разных видов в бесснежный и снежный сезоны вместе

Вид	Расчетная масса, кг	Период 1 (1992–2002 гг.)		Период 2 (2003–2013 гг.)	
		Процент встречаемости	Процент биомассы	Процент встречаемости	Процент биомассы
Благородный олень	90,76	54,4 (49,5–59,3)	71,9 (65,4–78,3)	32,6 (27,5–37,8)	52,5 (44,3–60,8)
Кабан	46,64	26,9 (22,7–31,2)	18,2 (15,4–21,2)	25,5 (20,5–30,2)	21,0 (17,0–25,0)
Пятнистый олень	52,84	3,2 (1,5–4,8)	2,4 (1,1–3,7)	17,2 (13,3–21,0)	16,2 (12,5–19,7)
Сибирская косуля	19,53	3,7 (1,9–5,6)	1,0 (0,5–1,6)	17,2 (14,2–21,5)	6,0 (4,9–7,4)
Азиатский барсук	4,23	2,5 (1,2–3,9)	0,2 (0,0–0,2)	2,4 (0,9–4,2)	0,2 (0,1–0,3)
Бурый медведь	102,51	1,5 (0,5–2,7)	2,2 (0,7–4,0)	0,6 (0,0–1,7)	1,1 (0,0–3,1)
Гималайский медведь	40,54	0,7 (0,0–1,7)	0,4 (0,0–1,0)	1,2 (0,0–1,4)	0,9 (0,2–1,0)
Собака	12,70	2,0 (0,7–3,4)	0,4 (0,1–0,6)	0,6 (0,0–1,9)	0,1 (0,0–0,4)
Енотовидная собака	3,99	0,7 (0,0–1,6)	0,0 (0,0–0,0)	1,2 (0,3–2,4)	0,1 (0,0–0,2)
Ларга	44,11	1,7 (0,5–3,2)	1,1 (0,3–2,0)	–	–
Амурский горал	17,25	1,0 (0,2–2,0)	0,2 (0,0–0,5)	–	–
Корова	95,35	0,5 (0,0–1,2)	0,7 (0,0–1,7)	0,6 (0,0–1,5)	1,0 (0,0–2,6)
Тигр	82,87	0,2 (0,0–0,9)	0,3 (0,0–1,1)	0,6 (0,0–1,6)	0,9 (0,0–2,4)
Кабарга	8,35	0,2 (0,0–0,7)	0,0 (0,0–0,1)	0,3 (0,0–1,0)	0,0 (0,0–0,2)
Лисица	4,06	0,2 (0,0–0,6)	0,0 (0,0–0,0)	–	–
Лось	150,89	0,2 (0,0–1,0)	0,5 (0,0–2,1)	–	–
Лошадь	95,35	0,2 (0,0–1,0)	0,3 (0,0–1,4)	–	–
Длиннохвостая неясыть	0,49	0,2 (0,0–0,8)	0,0 (0,0–0,0)	–	–

Примечание: в скобках отмечены 95%-ные доверительные интервалы

Таблица 3.2 — Показатели питания тигра животными разных видов в снежный сезон

Вид	Расчетная масса, кг	Период 1 (1992–2002 гг.)		Период 2 (2003–2013 гг.)	
		Процент встречаемости	Процент биомассы	Процент встречаемости	Процент биомассы
Благородный олень	90,76	55,1 (48,8–61,0)	72,2 (63,9–79,9)	32,8 (26,3–39,8)	51,1 (41,1–62,0)
Кабан	46,64	30,6 (25,2–36,6)	20,7 (17,0–24,6)	30,1 (23,7–36,6)	24,1 (18,9–29,3)
Пятнистый олень	52,84	5,1 (2,8–7,9)	3,9 (2,1–6,0)	18,9 (13,4–24,7)	17,1 (12,2–22,5)
Сибирская косуля	19,53	2,4 (0,8–4,3)	0,7 (0,2–1,2)	15,0 (10,2–20,4)	5,1 (3,4–6,8)
Азиатский барсук	4,23	–	–	–	–
Бурый медведь	102,51	0,4 (0,0–1,6)	0,6 (0,0–2,4)	0,5 (0,0–1,8)	0,9 (0,0–3,1)
Гималайский медведь	40,54	0,4 (0,0–1,5)	0,2 (0,0–0,9)	–	–
Собака	12,70	2,8 (0,8–5,1)	0,5 (0,1–0,9)	–	–
Енотовидная собака	3,99	0,8 (0,0–1,9)	0,0 (0,0–0,1)	1,1 (0,0–2,9)	0,1 (0,0–0,2)
Ларга	44,11	–	–	–	–
Амурский горал	17,25	1,2 (0,0–2,8)	0,3 (0,0–0,7)	–	–
Корова	95,35	–	–	–	–
Тигр	82,87	–	–	1,1 (0,0–3,1)	1,5 (0,0–4,4)
Кабарга	8,35	0,4 (0,0–1,0)	0,0 (0,0–0,1)	0,5 (0,0–1,5)	0,1 (0,0–0,2)
Лисица	4,06	–	–	–	–
Лось	150,89	0,4 (0,0–1,1)	0,9 (0,0–2,5)	–	–
Лошадь	95,35	–	–	–	–
Длиннохвостая неясыть	0,49	0,4 (0,0–1,3)	0,0 (0,0–0,0)	–	–

Примечание: в скобках отмечены 95%-ные доверительные интервалы

Таблица 3.3 — Показатели питания тигра животными разных видов в бесснежный сезон

Вид	Расчетная масса, кг	Период 1 (1992–2002 гг.)		Период 2 (2003–2013 гг.)	
		Процент встречаемости	Процент биомассы	Процент встречаемости	Процент биомассы
Благородный олень	90,76	53,2 (45,1–60,9)	71,4 (61,1–81,7)	32,4 (24,8–40,0)	54,5 (41,7–67,3)
Кабан	46,64	20,5 (14,1–26,9)	14,1 (9,7–18,6)	19,2 (13,1–26,2)	16,7 (11,3–22,7)
Пятнистый олень	52,84	–	–	15,2 (9,7–21,4)	14,9 (9,5–20,9)
Сибирская косуля	19,53	5,8 (2,6–9,6)	1,7 (0,7–2,8)	20,0 (13,8–26,9)	7,2 (5,0–9,7)
Азиатский барсук	4,23	6,4 (2,5–10,3)	0,4 (0,1–0,6)	5,5 (2,1–9,7)	0,4 (0,2–0,8)
Бурый медведь	102,51	3,2 (0,7–6,4)	4,9 (0,9–9,7)	0,7 (0,0–2,5)	1,4 (0,0–4,7)
Гималайский медведь	40,54	1,4 (0,0–3,9)	0,8 (0,0–2,4)	2,8 (0,7–5,5)	2,1 (0,5–4,2)
Собака	12,70	0,6 (0,0–1,7)	0,1 (0,0–0,3)	1,4 (0,0–3,3)	0,3 (0,0–0,8)
Енотовидная собака	3,99	0,6 (0,0–1,9)	0,0 (0,0–0,1)	1,4 (0,0–3,6)	0,1 (0,0–0,3)
Ларга	44,11	4,5 (1,3–7,7)	2,9 (0,8–5,0)	–	–
Амурский горал	17,25	0,6 (0,0–2,3)	0,2 (0,0–0,6)	–	–
Корова	95,35	1,4 (0,0–3,2)	1,8 (0,0–4,5)	1,4 (0,0–3,3)	2,4 (0,0–5,8)
Тигр	82,87	0,6 (0,0–1,9)	0,8 (0,0–2,4)	–	–
Кабарга	8,35	–	–	–	–
Лисица	4,06	0,6 (0,0–2,6)	0,0 (0,0–0,2)	–	–
Лось	150,89	–	–	–	–
Лошадь	95,35	0,6 (0,0–2,1)	0,9 (0,0–2,9)	–	–
Длиннохвостая неясыть	0,49	–	–	–	–

Примечание: в скобках отмечены 95%-ные доверительные интервалы

Избирательность жертв

Анализ избирательности жертв тигром в разные сезоны года не показал значительных различий, хотя прослеживается некоторое увеличение предпочтения кабана и пятнистого оленя в снежный сезон (Рисунок 3.2). Кабан оказался наиболее предпочитаемой жертвой на протяжении всего периода исследования, в то время как благородный олень в этом отношении находился на втором месте (Рисунок 3.2). В течение всего времени исследования наблюдалось общее избегание использования косули и пятнистого оленя в качестве добычи, однако во втором периоде оно значительно уменьшилось (Рисунок 3.2).

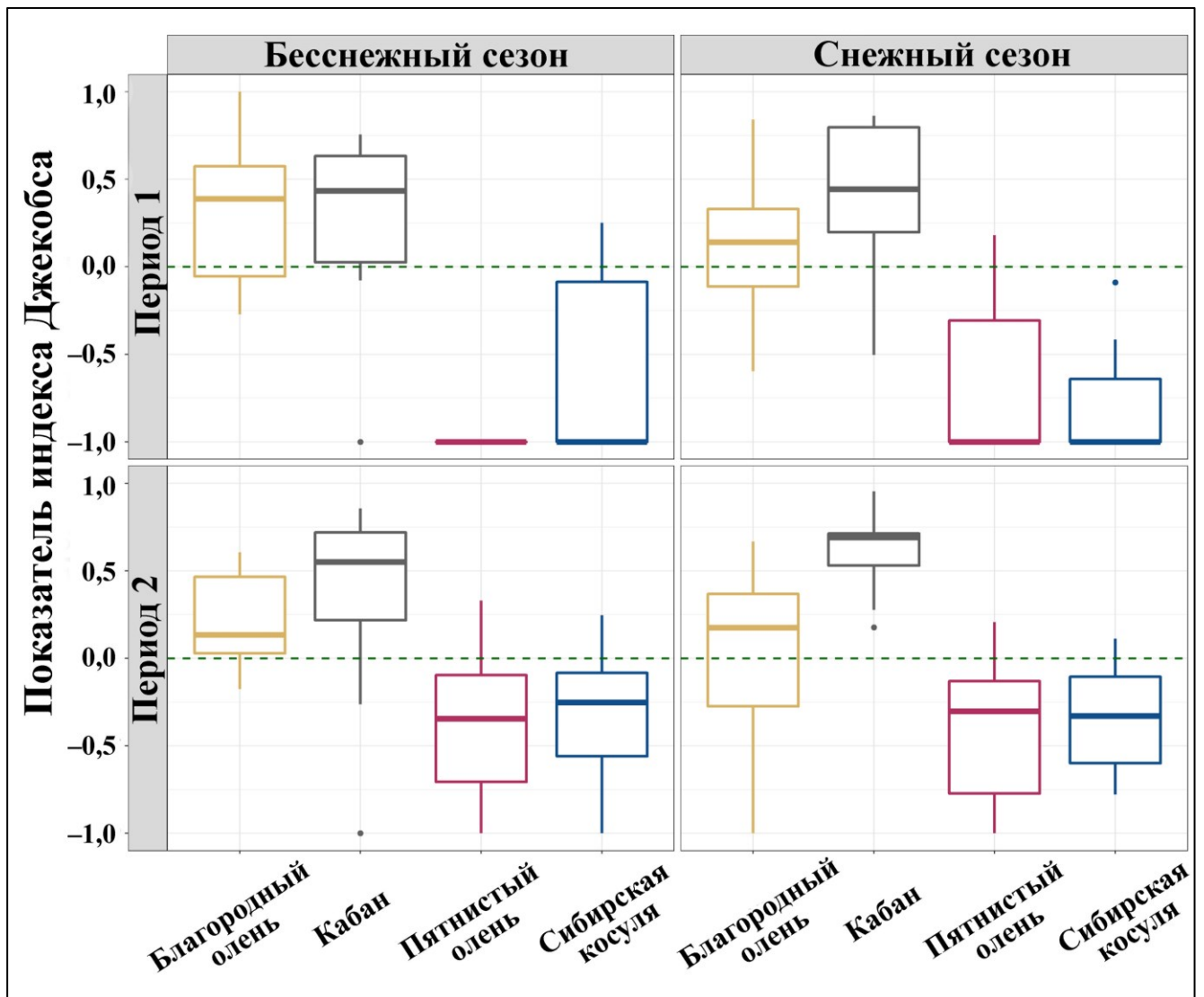


Рисунок 3.2 — Значения индекса избирательности Джекобса для основных видов-жертв тигра в разные периоды (первый — 1993–2002 гг., второй — 2003–2013 гг.) и сезоны года

Избирательность жертв самцами и самками тигров

Точный тест Фишера не показал достоверных различий между размерами жертв в рационе взрослых самцов и самок тигра ($p = 0,13$). Тем не менее это могло быть вызвано недостаточно большим количеством данных в выборке, что препятствовало обнаружению достоверных трендов. Наибольший вклад в питание как самцов, так и самок тигра внесли самки благородного оленя — 23,8% и 28,1% соответственно (Таблица 3.4). В целом в рационе самцов тигра по сравнению с самками преобладали все половозрастные группы кабана, особенно взрослые животные (Таблица 3.4).

Таблица 3.4 — Количественный вклад и доля основных видов-жертв разных половозрастных групп в питании взрослых самцов и самок тигра

Вид	Половозрастная группа*	Масса, кг	Количество жертв тигра		Доля жертв тигра	
			Самка	Самец	Самка	Самец
Благородный олень	М	224	46	12	11,1	11,4
	F	149	116	25	28,1	23,8
	С	75	50	15	12,1	14,3
Кабан	М	110,48	21	12	5,1	11,4
	F	95,22	37	14	8,9	13,3
	С	30,5	50	13	12,2	12,5
Пятнистый олень	М	117,4	21	6	5,1	5,7
	F	73,1	15	0	3,6	0
	С	48,5	17	1	4,1	0,9
Сибирская косуля	М	35,5	17	3	4,1	2,9
	F	35,4	9	3	2,2	2,9
	С	22	14	1	3,4	0,9

Примечание: * — М — взрослый самец (> 1 года); F — взрослая самка (> 1 года); С — сеголеток (< 1 года)

Учитывая результаты оценки избирательности жертв самцами и самками тигра, пол хищника не использовали в качестве одного из факторов, и все данные были объединены. Несмотря на то что такие различия могут присутствовать в популяции тигра, полученные данные отражают общие предпочтения в добыче тигра, так как соотношение жертв, добытых самцами и самками (1,1 жертв самца на 4,1 жертв самок), примерно соответствует соотношению полов в популяции тигра на территории исследования (Абрамов, 1962; Пикунов и др., 1983б; Goodrich et al., 2010).

Избирательность жертв тиграми по половозрастным группам

Точный тест Фишера по избирательности тигром жертв разных возрастных и половых групп не показал каких-либо существенных различий между сезонами и периодами, поэтому все данные объединили для дальнейшего анализа.

Избирательность тигра по отношению к полу и возрасту жертв была различной между видами (Таблица 3.5). Для благородного оленя и кабана основное значение в рационе тигра составили взрослые самки. Доля взрослых самок благородного оленя в рационе тигра была значительно выше, чем взрослых самок сибирской косули ($p = 0,03$) и пятнистого оленя ($p = 0,01$). Обратная ситуация наблюдалась для сибирской косули и пятнистого оленя, где взрослые самцы составили 45,7–48,5% всего рациона. Доля сеголетков была схожей для всех видов оленей и составила около 25% (Таблица 3.5). С другой стороны, у кабана была самая высокая доля добытых сеголетков (34,8%) со значительным отличием от благородного оленя ($p = 0,01$).

Таблица 3.5 — Доля животных основных видов-жертв разных половозрастных групп в рационе тигра

Вид	Доля в рационе тигра, %		
	Взрослый самец	Взрослая самка	Сеголеток
Благородный олень	22,85	54,25	22,90
Кабан	25,94	39,28	34,78
Сибирская косуля	48,53	26,47	25,00
Пятнистый олень	45,75	27,78	26,47

3.2. Обсуждение

Количественная оценка рациона имеет большое значение в исследованиях экологии плотоядных животных (Mills, 1992) и обеспечивает основу для понимания воздействия популяций хищников на популяции потенциальных жертв (Owen-Smith, 2008). В то время как тигры являются одиночными животными, охотящимися из засады, они также активно ищут добычу (Абрамов и др., 1978; Wilson, Mittermeier, 2009; Зайцев, 2012), и им требуется около 5 кг мяса в сутки для удовлетворения энергетических потребностей (Sunquist, 1981; Miller et al., 2014). Жертвы тигров сильно различаются по размеру (Hayward et al., 2012), но предпочитаемыми являются животные, близкие тиграм по массе (Дунишенко, 1999; Пикунов и др., 2005), что соответствует предпочтениям других одиночных хищников (Jedrzejewski et al., 1993; Hayward et al., 2006a, 2006b). Учитывая значение, которое имеет благополучное состояние популяций видов-жертв для выживания тигра (Кучеренко, 1977a, 1977b; Karanth et al., 2004; Miquelle et al., 2010), важно понимать различные аспекты его питания для разработки эффективной стратегии сохранения.

Хотя изучение рациона тигров было в центре внимания многих исследований, данные были получены в основном по результатам тропления при наличии снежного покрова (Капланов, 1948; Животченко, 1981; Пикунов, 1983; Юдаков, Николаев, 1987). В последние десятилетия анализ экскрементов улучшил понимание рациона тигра (Рожнов и др., 2011a; Серёдкин и др., 2012a; Sugimoto et al., 2016), но этот метод позволяет определить только виды жертв и не дает представления о половозрастных характеристиках добытых животных. Данные по полу и возрасту жертв могут быть собраны с помощью телеметрических методов, но исследования, проведенные для решения этого вопроса на Дальнем Востоке России ранее, имели ограниченный размер выборки (Miquelle et al., 1996). Таким образом, увеличение территории и продолжительности исследования относительно предыдущих работ по питанию тигра позволило получить новые и точные результаты о рационе амурского тигра и предпочтении им добычи в районе исследования.

Было обнаружено, что благородный олень и кабан являются главными компонентами рациона тигра на Среднем Сихотэ-Алине, что согласуется с предыдущими исследованиями питания амурского подвида тигра (Пикунов, 1981; Юдин, Юдина, 2009;

Kerley et al., 2015; Gu et al., 2018). В районе исследования эти виды составляли около 80% от потребленной тигром биомассы независимо от сезона года. Предпочтение животных двух видов копытных, вероятнее всего, связано с их большей массой относительно других видов-жертв. Это соответствует результатам масштабного анализа рациона всех подвидов тигра, показывающим предпочтение к соизмеримым по размерам видам-жертвам: кабану, благородному оленю, а также барасинге *Rucervus duvaucelii* и индийскому замбару *Rusa unicolor* — экологическим аналогам благородного оленя (Hayward et al., 2012).

Наиболее интересным стало наблюдение изменения стратегии питания тигров при изменении численности предпочитаемых объектов охоты. Численность пятнистых оленей увеличилась в приморской зоне Сихотэ-Алинского биосферного заповедника во втором периоде исследования, что привело к замещению благородного оленя в качестве наиболее распространенного оленя в районе исследований (Стивенс и др., 2012). Однако эта тенденция, по всей видимости связанная с глобальными изменениями климата (Заумыслова, 2000), может быть невыгодна для тигров. Хотя плотность населения пятнистого оленя может быть больше, чем у благородного оленя или кабана (Бромлей, 1956; Гапонов, 2006; Арамилев, Арамилев, 2008), масса пятнистого оленя меньше, чем у благородного, и поэтому эффективность кормления тигров может снизиться, если пятнистые олени станут основной добычей. Это частично подтверждается результатами данного исследования, когда пятнистый олень, являясь самым распространенным видом среди крупных копытных, не составил ожидаемого вклада в рацион тигра. Так, при меньшей плотности населения относительно пятнистого оленя (Таблица 2.2) и соизмеримой с ним массе тела (Таблица 2.4) кабан был более предпочитаемой жертвой тигра. Это говорит о необходимости поддержания здоровых популяций благородного оленя и кабана в ареале амурского тигра для его благополучного сохранения.

Во второй период исследования (2003–2013 гг.) из-за снижения плотности населения благородного оленя его вклад в рацион тигра снизился на 20%. Сибирская косуля и пятнистый олень восполнили это количество необходимой к потреблению биомассы, однако на это понадобилось на 15% больше добытых животных этих двух видов по сравнению с благородным оленем. Таким образом, полученные данные согласуются с результатами исследования предпочтения местообитаний, показывающих, что плотность

населения благородного оленя и кабана является определяющей в поддержании устойчивой популяции амурского тигра (Микелл и др., 2005а), в то время как сибирская косуля и пятнистый олень становятся более ценными в районах с относительно низкой плотностью населения предпочитаемых видов-жертв (Miller et al., 2011; Kerley et al., 2015; Gu et al., 2018; Yang et al., 2018б). Отсутствие достаточного количества предпочитаемых видов-жертв может привести к увеличению частоты нападения тигра на домашних животных, как это было отмечено в Китае, где при низкой плотности населения благородного оленя и кабана общий вклад домашних животных в потребленную биомассу составил 33,6% (Gu et al., 2018).

Сезонные различия в рационе плотоядных животных описаны ранее (Joshi et al., 1997; Hovens, Tungalakutja, 2005; Koehler, Hornocker, 2012). В то время как благородные олени остаются основным компонентом рациона тигров во все сезоны года, было отмечено увеличение потребления кабанов в снежный период. По всей видимости, это связано с тем, что из-за особенностей телосложения животное становится наиболее уязвимым при наличии снежного покрова (Капланов, 1948; Юдаков, Николаев, 1987). Большое значение кабанов в питании тигра в снежный период подтвердили при изучении использования участков обитания хищников, которые были связаны с местами концентраций кабанов (Глава 5). Увеличение хищничества тигра на медведей и азиатских барсуков в бесснежный период связано с их повышенной доступностью после выхода из зимних убежищ, хотя есть свидетельства охоты на медведей и в снежный период, когда те находятся в берлоге (Seryodkin et al., 2003, 2018). В то время как азиатские барсуки имеют низкую долю в рационе тигров, в том числе и по результатам анализа экскрементов (Kerley et al., 2015; Gu et al., 2018), медведи, в течение года являясь относительно незначительным компонентом рациона тигра по сравнению с копытными, могут быть важной сезонной добычей из-за большой массы (Храмцов, Животченко, 1983; Kerley et al., 2015).

Всего за период исследования обнаружили 18 видов-жертв, что больше, чем в предыдущих опубликованных работах по питанию тигра — например, только 14 видов в масштабном исследовании по трем районам Приморского края (Kerley et al., 2015). Однако, за исключением четырех видов крупных копытных, медведей и азиатских барсуков, другие животные являются скорее сопутствующими жертвами и не оказывают большого влияния на рацион хищника. Например, останки лисицы, трех собак и четырех

енотовидных собак обнаружили около более крупных жертв, добытых тигром. Вероятно, в этих случаях эти животные являлись падальщиками и стали жертвами в результате защиты тигром своей добычи. Длиннохвостую неясить тигрята добыли в результате игры около добычи, а семь сеголетков ларги одновременно добыты годовалым тигром без матери. Кабарга обитает в темнохвойных лесах, редко используемых тигром (Seryodkin et al., 2017б), а численность лося в районе исследований небольшая (Стивенс и др., 2012). Случаи каннибализма, отмеченные во время исследования, зафиксировали только со стороны взрослых самцов. В одном случае была съедена самка, сбита автомобилем, в другом один самец съел двух тигрят первого года жизни.

Масса жертвы является важным фактором при анализе потребляемой хищником биомассы. В литературе имеются данные о средней массе животных разных половозрастных групп для каждого вида-жертвы (Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; и др.), доле туши, съедобной для хищника (Askerman et al., 1986; Wilmers et al., 2003; Юдин, 2008), а также рассчитаны поправочные коэффициенты для анализа рациона хищников при использовании их экскрементов (Askerman et al., 1984). Однако, когда половозрастные характеристики жертвы неизвестны (например, при анализе рациона по экскрементам), определение общего вклада вида-жертвы в потребляемую биомассу остается проблематичным. Обнаружено, что среди относительно небольшой добычи, такой как сибирская косуля и пятнистый олень, предпочтение отдается самцам, а для более крупной (кабана и благородного оленя) — самкам. Кроме этого, отмечен увеличенный вклад поросят по сравнению с сеголетками других видов копытных. Таким образом, при анализе пищевых потребностей необходимо учитывать половозрастное соотношение основных видов-жертв, и полученные данные (Таблица 3.2) могут быть использованы для улучшения результатов последующих исследований.

Результаты GPS-исследований пум (Anderson, Lindzey, 2003; Knopff et al., 2009), волков (Sand et al., 2005; Franke et al., 2006; Webb et al., 2008) и львов (Tambling et al., 2012; Davidson et al., 2013) предполагают, что при использовании только обнаруженных останков добычи для анализа питания недооценивается присутствие животных более мелких видов-жертв в рационе крупных хищников. Так, в национальном парке Хванге (Зимбабве) мелкие животные — кустарниковый дукер *Sylvicapra grimmia* (15–20 кг) и большой редунка *Redunca arundinum* (30–70 кг) — были значительно недооценены в рационе льва, когда анализ основывался только на обнаруженных жертвах (Davidson et

al., 2013). Тем не менее добавление этих животных после анализа экскрементов существенно не изменило соотношение между видами по количеству биомассы в рационе львов. Это противоречит выводам исследования о питании волка, когда добавление результатов анализа экскрементов значительно повлияло на соотношение биомассы жертв в рационе (Magusco et al., 2008), но в этом случае размер выборки (51 обнаруженная жертва для волков против 236 для львов) мог быть ключевым фактором. В данной работе оценка питания основана на большом размере выборки, и, хотя вклад жертв небольшой массы может быть недооценен, их количество в рационе тигра незначительно и не оказывает существенного влияния на соотношение биомассы между видами-жертвами по данным анализа экскрементов (Kerley et al., 2015; Yang et al., 2018b; Dou et al., 2019).

В данной работе использован самый большой набор данных по питанию тигра для определения избирательности видов-жертв по полу и возрасту. Поскольку большинство исследований рациона тигра связано с процентным вкладом биомассы (Kerley et al., 2015; Yang et al., 2018b), эти данные помогают более точно оценить потребности тигра в добыче и, соответственно, грамотно определить природоохранные задачи. Продолжительность исследования позволила выявить два периода с различной плотностью населения видов-жертв. С уменьшением численности благородных оленей и увеличением численности косуль и пятнистых оленей возрос вклад последних в рацион тигра на территории исследования. Эта тенденция может объяснить более существенное значение сибирских косуль и пятнистых оленей в районах с низкой численностью благородных оленей, что в итоге может приводить к более высокому давлению на популяцию кабанов (Салькина, Еремин, 2018) или добыче домашних животных (Gu et al., 2018). Таким образом, результаты исследований подтверждают, что для сохранения амурского тигра важно благополучие популяций крупных копытных, на которых следует сосредоточить природоохранные усилия.

ГЛАВА 4. ЧАСТОТА ДОБЫЧИ ЖЕРТВ И ГОДОВОЙ РАЦИОН ТИГРА

4.1. Результаты

В анализ частоты добычи жертв и годового рациона включили данные по трем взрослым особям, оснащённым GPS-ошейниками, с достаточной выборкой для оценки частоты добычи жертв (Таблица 4.1, Рисунок 4.1). Наблюдения за этими животными в общей сложности продолжались 830 суток (99–420 суток на тигра). Для анализа использовали 9161 локацию тигров (1529–4644 локация на особь). Показатель успешного определения локаций ошейниками составил 94,5%.

Таблица 4.1 — Эмпирические данные, использованные для анализа частоты добычи жертв и уровня потребления пищи тигром, и результаты прогнозирования этих параметров с учетом моделирования пропущенных жертв

Тигр / Параметры	Пол	Количество суток	Кластеров осмотрено	Количество жертв	Частота добычи жертв, жертв/сутки	Прогнозируемая частота добычи жертв, жертв/сутки	Уровень потребления, кг/сутки	Прогнозируемый уровень потребления, кг/сутки
Pt99	Самка	420	169	47	0,11	0,15	4,79	8,62
Pt100	Самец	99	48	14	0,14	0,19	7,20	11,20
Pt114	Самка	311	161	50	0,16	0,15	7,63	8,64
Среднее (SE)	—	—	—	—	0,13 (0,02)	0,16 (0,02)	6,54 (1,53)	9,49 (1,49)
PK (SE)	—	—	—	—	0,13 (0,01)	0,15 (0,01)	6,14 (0,09)	8,93 (0,02)

Примечание: SE — стандартная ошибка среднего, PK — расчетный коэффициент

Поскольку задачей являлось прогнозирование показателей добычи и определение уровня потребления пищи для здоровых взрослых тигров, из дальнейшего анализа

исключили периоды, где было известно или предполагалось, что тигры нездоровы (подробнее см. Главу 4.2). Тигры Pt100 и Pt114 обитали в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике и на прилегающей к нему территории, в то время как индивидуальный участок самки Pt99 практически полностью располагался на опромышляемой территории (Рисунок 4.1). Всего выделили 982 кластера, представляющих потенциальные места добычи жертв тиграми, из которых посетили 378 кластеров (48–169 кластеров на тигра, или 36,1–41,6% от общего количества кластеров для каждого животного). В результате обнаружили 109 жертв тигров, или 14–50 жертв на одного хищника (Таблица 4.1). Две дополнительные жертвы (в обоих случаях азиатские барсуки) обнаружили на местах одиночных локаций тигров во время исследования выборки некластеризованных GPS-позиций ($n = 518$ локаций). Из общего числа обнаруженных жертв 27,9% были кабанями, 24,3% — благородными оленями и 23,4% — сибирскими косулями (Таблица 4.2). В целом дикие копытные составили 90,1% от всех добытых хищниками животных (Таблица 4.2).



Рисунок 4.1 — Участки обитания взрослых тигров — двух самок (Pt99 и Pt114) и самца (Pt100) и места обнаружения их жертв на Среднем Сихотэ-Алине

Таблица 4.2 — Видовой состав жертв, обнаруженных на местах питания тигров, и их вклад в годовой рацион

Вид жертвы	Количество	Вклад жертв, %	Вклад биомассы, %	Жертв/сутки (SE)
Благородный олень	27	24,3	43,6	0,033 (0,004)
Кабан	31	27,9	26,9	0,037 (0,004)
Пятнистый олень	15	13,5	12,9	0,018 (0,008)
Сибирская косуля	26	23,4	12,6	0,031 (0,003)
Бурый медведь	1	0,9	1,6	0,001 (0,001)
Гималайский медведь	1	0,9	0,9	0,001 (0,001)
Азиатский барсук	5	4,5	0,7	0,006 (0,001)
Кабарга	1	0,9	0,2	0,001 (0,001)
Собака	3	2,7	0,5	0,004 (0,001)
Корова	1	0,9	0,2	0,001 (0,001)
Всего	111	100	100	0,134 (0,009)

Примечание: вклад биомассы рассчитан для каждого вида-жертвы на основе средней массы животных разных половозрастных групп (Таблица 2.4) с учетом съедобной части и потребления падальщиками (см. Главу 2.7) и представлен в % от общей потребленной биомассы

Наилучшая модель логистической регрессии для выявления кластеров, на которых присутствовала жертва тигра (см. раздел 2.5), включала количество часов, проведенных хищником на кластере, и процент точности: процент локаций, расположенных внутри кластера, за период от первой до последней позиции на кластере (Таблица 4.3). Вероятность того, что на кластере находилась жертва, возрастала при увеличении этих двух пространственно-временных переменных с достоверностью $p = 0,005$ (Таблица 4.4, Рисунок 4.2, Рисунок 4.3). Переменные ранжировали на основе суммирования весов для каждой переменной ($\sum w_i$) из восьми лучших моделей в следующем порядке: 1) *процент точности*: процент локаций, расположенных внутри кластера, за период от первой до последней позиции на кластере, $\sum w_i = 1,000$; 2) *часы*: общее количество часов между первой и последней локациями на кластере, $\sum w_i = 0,965$; 3) *радиус*: расстояние между центром кластера и самой удаленной точкой кластера, $\sum w_i = 0,252$; 4) *среднее расстояние*: среднее удаление локаций на кластере от его центра, $\sum w_i = 0,198$; 5) *многодневный двоичный код*: двоичная переменная, разделяющая кластеры на те, которые охватывают более одного 24-часового периода, и кластеры, между точками которых не более 24 ч, $\sum w_i = 0,034$; 6) *сутки*: количество 24-часовых периодов с одной и более локациями, $\sum w_i = 0,001$. Использовали только наилучшую модель (абсолютное значение AIC = 0,533), так как усреднение всех моделей включало бы две группы коллинеарных переменных: часы, сутки и многодневный двоичный код, а также среднее расстояние и радиус. Наилучшая модель для отличия кластеров с жертвой от кластеров без жертвы хорошо описывала данные (показатель отношения правдоподобия хи-квадрата равен 177,46 ($p < 0,0001$), псевдо- $R^2 = 0,39$, показатель ROC-кривой — 0,894). Максимальная отметка вероятности, при которой кластер считали прогнозируемым местом добычи тигром жертвы, составила 0,23, что соответствует общему успеху классификации 86,3%.

Таблица 4.3 — Лучшие модели логистической регрессии для прогнозирования мест нахождения жертв тигра на кластерах

Переменные в модели	n	K	L	ΔAIC_c	Абсолютные значения AIC	Коэффициент доказательности по сравнению с наилучшей моделью
Процент точности + часы	380	3	-140,801	0,000	0,533	1,000
Процент точности + часы + радиус	380	4	-140,582	1,605	0,239	0,448
Процент точности + часы + среднее расстояние	380	4	-140,799	2,038	0,193	0,361
Процент точности + многодневный двоичный код	380	3	-144,347	7,091	0,015	0,029
Процент точности + радиус + многодневный двоичный код	380	4	-143,527	7,494	0,013	0,024
Процент точности + среднее расстояние + многодневный двоичный код	380	4	-144,305	9,050	0,006	0,011
Процент точности + сутки	380	3	-147,660	13,717	0,001	0,001
Процент точности + радиус + сутки	380	4	-146,713	13,866	0,001	0,001

Примечание: n — число наблюдений, K — число параметров в статистической модели, L — максимизированное значение функции правдоподобия модели, AIC — информационный критерий Акаике

Таблица 4.4 — Показатели прогнозирования лучших моделей множественной логистической регрессии для наличия жертв на кластере и размера добытого животного

Параметр	Прогнозирование наличия жертв на кластере			Прогнозирование наличия крупной жертвы		
	β -коэффициент	SE	p	β -коэффициент	SE	p
Константа	-7,03	1,128	< 0,0005	-0,91	0,410	0,027
Часы	0,08	0,010	< 0,0005	0,03	0,009	< 0,0005
Процент точности	4,49	1,054	< 0,0005	–	–	–

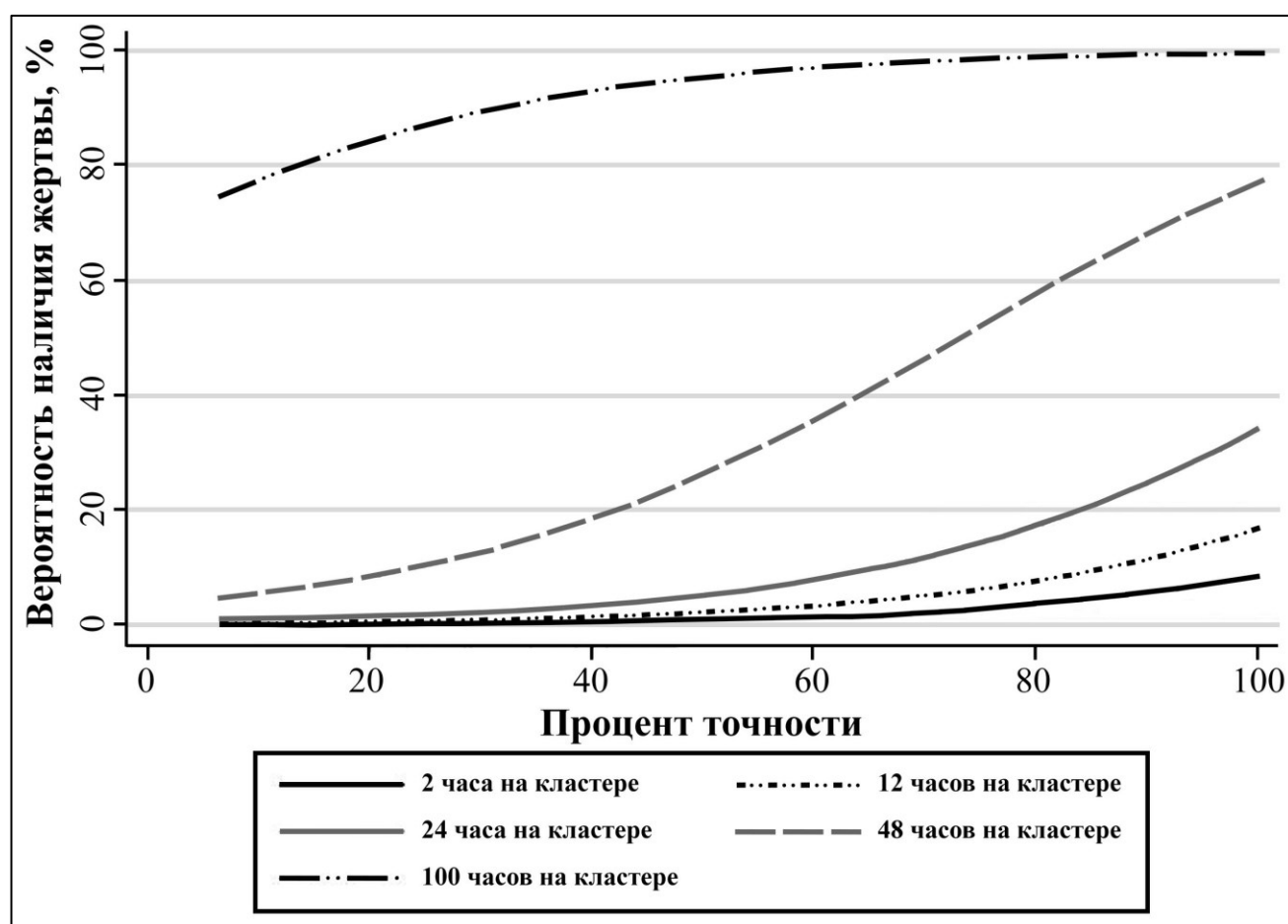


Рисунок 4.2 — Прогнозируемая вероятность наличия жертвы на местах пребывания тигра в зависимости от процента точности: процента локаций, расположенных внутри кластера, за период от первой до последней позиции на кластере

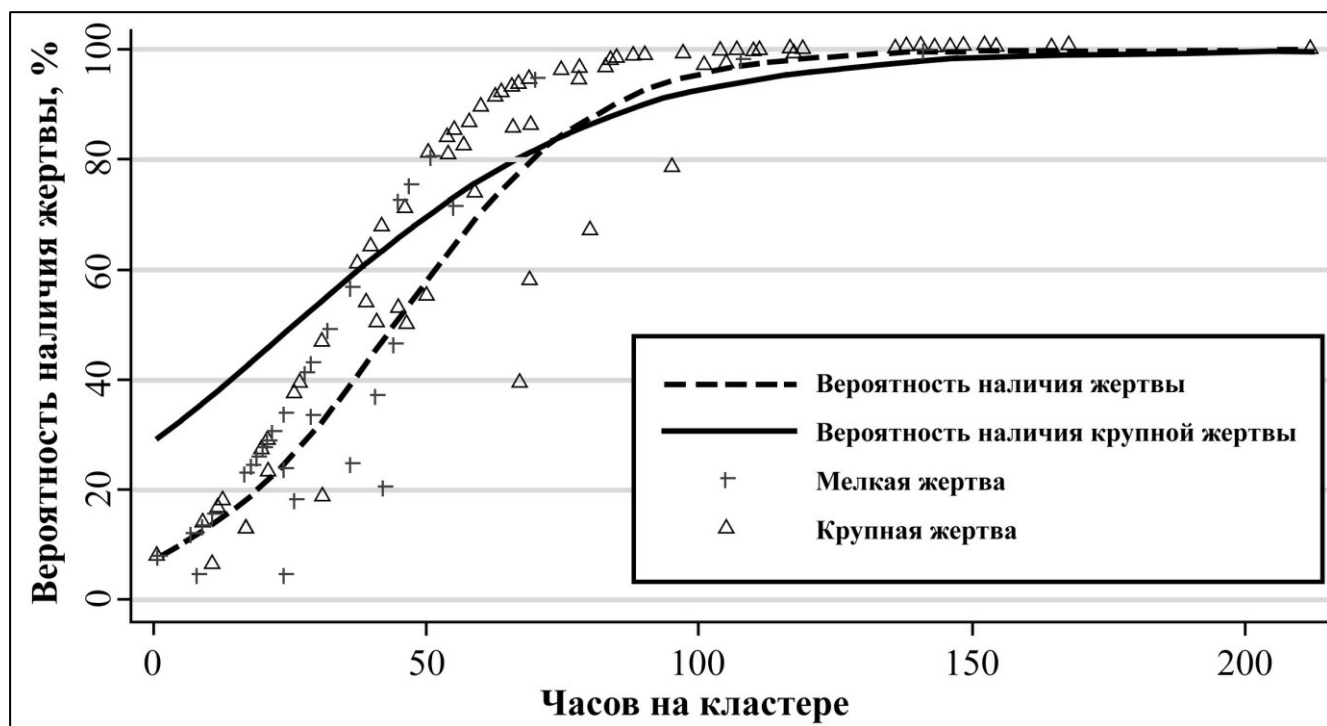


Рисунок 4.3 — Прогнозируемая вероятность наличия жертв (пунктирная линия) и прогнозируемая вероятность наличия крупных жертв (> 40 кг) по сравнению с мелкими жертвами (сплошная линия) на местах пребывания тигра в зависимости от количества проведенных тигром часов на кластере. Отдельные маркеры представляют прогнозируемую вероятность того, что кластер является местом питания тигра на подтвержденных кластерах добычи жертв крупного и мелкого размеров

Для оценки категории жертвы по массе также построили модели. Количество проведенных часов на кластере было единственной переменной лучшей модели, позволяющей отличить мелкую добычу от крупной с достоверностью $p = 0,005$ (Таблица 4.5, Рисунок 4.3). Лучшая модель показала, что вероятность того, что тигр добыл крупную жертву, возрастает с увеличением количества часов, проведенных хищником на месте питания (Таблица 4.4). Несмотря на низкое абсолютное значение AIC (0,232), использовали только верхнюю модель вместо многомодельного логического вывода, потому что усреднение модели включало бы коллинеарные переменные. С учетом суммирования весов переменных ($\sum w_i$) из 10 лучших моделей переменные ранжировались в следующем порядке: 1) часы, $\sum w_i = 0,681$; 2) радиус, $\sum w_i = 0,308$; 3) сутки, $\sum w_i = 0,275$; 4) процент точности, $\sum w_i = 0,243$; 5) среднее расстояние, $\sum w_i = 0,165$. Лучшая модель для прогнозирования

категории жертвы по массе хорошо описывала данные (показатель отношения правдоподобия хи-квадрата — 27,39 ($p = 0,0001$), псевдо- $R^2 = 0,20$ и показатель ROC-кривой — 0,801). Оптимальная отметка вероятности, по которой кластер считался содержащим крупную жертву, составила 0,72, что соответствует общему успеху классификации в 71,2%.

Модель логистической регрессии предсказала несколько более высокие показатели частоты добычи жертв, чем те, которые оценивались только на основе обнаруженных жертв во время посещения кластеров и отдельных локаций (Таблица 4.1). Восемь жертв были предсказаны моделью, но кластеры не были посещены. Средняя частота добычи жертв, оцененная только на основе обнаруженных мест питания тигра, составила 0,13 жертв/сутки (95%-ный ДИ 0,094–0,173 жертв/сутки; SE = 0,009 жертв/сутки), что в среднем составило 48,8 жертв/год (95%-ный ДИ 34,4–63,3 жертв/год; SE = 3,36 жертв/год). Прогнозируемая частота добычи жертв по модели логистической регрессии была несколько выше — в среднем 0,153 жертв/сутки (95%-ный ДИ 0,138–0,168 жертв/сутки; SE = 0,0035 жертв/сутки). С учетом моделирования частота добычи жертв составила 55,8 жертв/год (95%-ный ДИ 50,4–61,3 жертв/год; SE = 1,28 жертв/год). С учетом половозрастного состава жертв каждого из видов, включая рассчитанные показатели на основе известных пропорций самцов к самкам и молодых особей к взрослым, прогнозируемый уровень потребления пищи, полученный моделью логистической регрессии, составил 8,93 кг/сутки (95%-ный ДИ 8,83–9,03 кг/сутки; SE = 0,023 кг/сутки), или в среднем 3260,6 кг в год на одного взрослого тигра (95%-ный ДИ 3224,7–3296,5 кг/год; SE = 8,35 кг/год). Уровень потребления пищи, рассчитанный на основе только обнаруженных жертв для всех тигров, в среднем составил 6,14 кг/сутки (95%-ный ДИ 5,76–6,52 кг/сутки; SE = 0,09 кг/сутки), при этом общая потребляемая биомасса распределилась следующим образом: 43,6% — благородный олень, 26,9% — кабан, 12,9% — пятнистый олень, 12,6% — сибирская косуля и 4,0% — прочие виды (Таблица 4.2).

Таблица 4.5 — Десять лучших моделей логистической регрессии для разделения между крупными и мелкими жертвами тигров

Переменные в модели	n	K	L	ΔAIC_c	Абсолютные значения AIC	Коэффициент доказательности по сравнению с лучшей моделью
Часы	111	2	-55,491	0,000	0,232	1,000
Часы + радиус	111	3	-54,814	0,758	0,159	0,684
Сутки	111	2	-56,233	1,485	0,111	0,476
Часы + процент точности	111	3	-55,262	1,656	0,102	0,437
Часы + среднее расстояние	111	3	-55,432	1,996	0,086	0,369
Радиус + сутки	111	3	-55,474	2,078	0,082	0,354
Часы + радиус + процент точности	111	4	-54,613	2,509	0,066	0,285
Сутки + среднее расстояние	111	3	-56,124	3,379	0,043	0,185
Сутки + процент точности	111	3	-56,219	3,570	0,039	0,168
Часы + процент точности + среднее расстояние	111	4	-55,210	3,705	0,036	0,157

Примечание: n — число наблюдений, K — число параметров в статистической модели, L — максимизированное значение функции правдоподобия модели, AIC — информационный критерий Акаике

Ограниченный размер выборки влиял на возможность проводить строгое сравнение показателей добычи жертв тигром в снежный и бесснежный сезоны. Тем не менее как прогнозируемые показатели потребления (7,89 кг/сутки в бесснежный сезон против 10,3 кг/сутки в снежный), так и наблюдаемые показатели частоты добычи жертв (0,14 жертв/сутки в бесснежный сезон против 0,18 жертв/сутки в снежный) оказались меньше в течение бесснежного сезона. Кроме того, обнаружили увеличение добычи крупных жертв в снежный сезон года (75% жертв в снежный сезон по сравнению с 64,2% в бесснежный).

Средний период времени до следующей добычи был продолжительнее (односторонний t-тест; $p = 0,002$) после питания тигра крупной жертвой (8,12 суток; SE = 0,58 суток) по сравнению с мелкой (5,75 суток; SE = 0,58 суток).

4.2. Обсуждение

Данные о частоте добычи жертв и уровне потребления пищи трудно получить в дикой природе для любой популяции тигра (Кучеренко, 1994б; Николаев, 2006; Hayward et al., 2012). Ежегодные показатели для амурских тигров до последнего времени оценивались путем экстраполяции данных, собранных в результате интенсивных троплений при наличии снежного покрова (Пикунов, 1981; Юдаков, Николаев, 1987). Однако недавние исследования выявили недостатки экстраполяции показателей добычи крупных плотоядных животных, собранных в течение ограниченного периода времени без поправки на ожидаемые сезонные различия (Sand et al., 2008; Knopff et al., 2010; Metz et al., 2012). Использование радиоошейников потенциально позволяет осуществлять слежение в течение всего года, но также имеет ряд ограничений, поскольку животные небольшого размера могут быть быстро съедены (и поэтому недостаточно представлены в наборах данных), а интенсивный мониторинг затруднен с материально-технической и финансовой точек зрения (Miller et al., 2010). Методы оценки уровня добычи жертв с помощью радиотелеметрии применялись только к бенгальским тиграм *Panthera tigris tigris* в национальном парке Читван, Непал (Seidensticker, 1976; Sunquist, 1981), однако исследования были ограничены всего несколькими месяцами.

В начале 2000-х гг. применение GPS-ошейников позволило получить подробные данные о местоположениях хищников, что было использовано для оценки показателей

добычи пумы (Anderson, Lindzey, 2003). Опираясь на эти новаторские проекты, была разработана методика, комбинирующая обследование мест пребывания хищников с моделированием методом логистической регрессии, что позволило успешно предсказать 95% добытых жертв массой более 8 кг для пумы. Для исследования амурских тигров GPS-ошейники стали применяться недавно (Miller et al., 2010; Рожнов и др., 2011б, 2018), и данная работа является первой оценкой частоты добычи жертв и уровня потребления пищи в течение всего года.

Расчетный годовой показатель частоты добычи жертв (55,9 крупных жертв в год) для тигров на Среднем Сихотэ-Алине, полученный с помощью комбинации GPS-телеметрии и полевого слежения, занял промежуточное положение между другими опубликованными исследованиями в России и национальном парке Читван, Непал (Таблица 4.6). Три работы, выполненные на российском Дальнем Востоке, содержат сведения о меньшей частоте добычи жертв (Капанов, 1948; Кучеренко, 1970; Животченко, 1979а). Однако стоит отметить, что в этих случаях наблюдения велись за самками с взрослым потомством, и общее количество добытых семейной группой жертв пересчитывали на каждого члена группы. Данный подход, похоже, является не совсем корректным, так как уровень потребления отличается в зависимости от возраста и массы тигрят и не соответствует уровню потребления взрослого тигра (Юдин, Юдина, 2009; Miller et al., 2014). Это подтверждают и эмпирические исследования бенгальского тигра в национальном парке Читван, где одиночная тигрица добывала 40–50 жертв/год (Sunquist, 1981), а самка с двумя детенышами возрастом 6–10 месяцев — 61–73 жертв/год (Seidensticker, 1976). Позже С.П. Кучеренко сам неоднократно пересматривал результаты своей работы, предполагая, что одиночные тигры среднего возраста в год добывают 54–62 крупных копытных (Кучеренко, 1972), затем 65–75 (Кучеренко, 1993) и позже 88–109 животных, включая медведей, косуль и жертв небольшого размера (Кучеренко, 2004).

Пожалуй, наиболее достоверные данные для снежного периода были получены Д.Г. Пикуновым (Pikunov, 1988) и А.Г. Юдаковым с И.Г. Николаевым (2012). Однако использование результатов этих исследований для оценки годовой частоты добычи жертв приводит к завышенному результату относительно круглогодичного исследования GPS-меченых тигров (Таблица 4.6). В первую очередь это связано с отсутствием информации о сезонных различиях, показанных в данной работе. Например, годовой

рацион по данным о частоте добыче жертв GPS-меченых тигров только в снежный сезон (0,18 жертв/сутки) составит 65,7 жертв/год, что перекрывается с результатами А.Г. Юдакова и И.Г. Николаева (2012), а экстраполяция частоты добычи жертв в бесснежный сезон (0,14 жертв/сутки) приводит к результатам в 51,1 добытую жертву за год. Таким образом, анализ годового рациона только по данным, собранным в снежный сезон, приводит к переоценке количества добываемых животных, и это следует учитывать в будущих работах по питанию тигра.

Таблица 4.6 — Показатели годовой добычи жертв крупного размера тиграми в России (данные тропления по снежному покрову) и в национальном парке Читван в Непале (данные радиотелеметрии). Обзор опубликованных исследований

Исследование	Жертв в год			Кг/сутки			n	
	Min	Max	Среднее	Min	Max	Среднее	жертв	тигров
Дальний Восток, Россия (Капланов, 1948)	–	–	30	–	–	8,2	5	1
Дальний Восток, Россия (Кучеренко, 1970)	–	–	36,0	–	–	–	–	–
Национальный парк Читван, Непал (Sunquist, 1981)	40,0	50,0	45,0	5	7	6	16	3
Дальний Восток, Россия (Животченко, 1979а)	40,0	60,0	50,0	–	–	–	13	6
Дальний Восток, Россия (данное исследование)	50,4	61,3	55,9	8,8	9,0	8,9	111	3
Дальний Восток, Россия (Юдаков, Николаев, 1987)	–	–	64,0	7,1	7,4	7,3	26	5
Национальный парк Читван, Непал (Seidensticker, 1976)	61,0	73,0	67,0	–	–	–	26	1
Дальний Восток, Россия (Pikunov, 1988)	70,0	80,0	75,0	5,0	15,0	10,0	27	4

Несмотря на то, что частота добычи жертв является важным экологическим параметром, влияющим на численность потенциальных видов-жертв, в конечном итоге именно уровень потребления пищи определяет темпы воспроизводства и динамику популяции тигра и имеет наибольшее значение для его сохранения (Sunquist et al., 1999). Кроме того, интерпретации сезонного хищничества могут значительно варьировать в зависимости от показателя, используемого для количественной оценки годовой добычи жертв. Например, для волка в Йеллоустонском национальном парке количество добытых животных за единицу времени было выше летом, а рассчитанная биомасса — зимой (Metz et al., 2012). Наличие разницы между наблюдаемой частотой добычи жертв и потенциальными оценками потребления, как правило, способствуют различия в размерах жертв. Так, частота добычи жертв ягуаром *Panthera onca* уменьшалась, а время между добычей новой жертвы увеличивалось с увеличением размера добытого животного (Cavalcanti, Gese, 2010). Результаты исследования подтвердили эту зависимость, так как тигры, добывающие жертв меньшего размера, делали это чаще, что согласуется с концепцией энергетических потребностей хищника (Miller et al., 2014a). Предпочтение хищниками добычи определенной половозрастной принадлежности может влиять на популяционную динамику видов-жертв. Результаты исследования показывают, что тигры в течение лета чаще охотятся на сеголетков копытных и меньших по размерам жертв, не относящихся к копытным, как это было отмечено ранее (Юдин, Юдина, 2009; Metz et al., 2012; Kerley et al., 2015). Увеличение прогнозируемого уровня потребления пищи, наблюдаемое в снежный период (10,3 кг/сутки в снежный сезон против 7,89 кг/сутки в бесснежный), хорошо согласуется с теорией увеличения потребляемой хищниками биомассы в этот период из-за дополнительных энергетических потребностей, связанных с терморегуляцией (Mautz, Pekins, 1989).

Потенциальный показатель годового потребления пищи для тигров в районе исследования (8,93 кг/сутки) оказался несколько выше, чем оценки уровня потребления пищи в национальном парке Читван в Непале: самцы — 6–7 кг/сутки, самки — 5–6 кг/сутки (Sunquist, 1981) — и национальном парке Канха в Индии: 5–7 кг/сутки (Schaller, 1967). Предыдущие оценки уровня потребления пищи тигром на Дальнем Востоке России, основанные на троплении по снегу: 5–15 кг/сутки (Pikunov, 1988), 7,3 кг/сутки (Юдаков, Николаев, 1987) и 8,2 кг/сутки (Капланов, 1948), — перекрываются с оценками данного исследования (Таблица 4.6). Однако

уровень потребления пищи амурскими тиграми в неволе (самцы — 6 кг/сутки, самки — 3–4 кг/сутки) оказался меньше, чем по результатам полевых исследований (Юдин, 1990). Разница между результатами, полученными в ходе полевых исследований и контролируемого эксперимента, связана с рядом причин. С одной стороны, исследования в вольере позволяют получить точную информацию о весе жертвы и количестве потребляемой пищи тигром. С другой стороны, энергетические затраты хищников сложно поддерживать на уровне естественных, а также практически исключается фактор влияния падальщиков, конкурентов или человека на количество потребляемой пищи. Таким образом, можно предположить, что полученный показатель годового потребления пищи может быть несколько завышен и должен быть смещен в сторону данных, собранных в условиях неволи.

Состав рациона трех GPS-меченых тигров, представленный в этой главе, отличается от предыдущих исследований питания амурских тигров (Miquelle et al., 2010; Kerley et al., 2015) и результатов, полученных при анализе рациона и представленных в Главе 3 для тигров, оснащенных GPS- и радиоошейниками (Таблица 3.3), когда благородные олени и кабаны составили 63–92% всех жертв. Напротив, в данной главе только 52,3% обнаруженных жертв при оценке частоты добычи жертв и годового рациона были благородными оленями или кабанями, и только 48,8% предсказанных жертв классифицированы как крупные животные (Таблица 4.2). Эти различия могут возникать не только из-за ограниченного размера выборки исследуемых животных, но и по другим причинам. Во-первых, многие предыдущие исследования проводились на территориях заповедников и их окрестностей, где поддерживаются стабильные группировки благородных оленей и кабанов, в то время как большая часть информации в данном исследовании получена от одного тигра, обитавшего за пределами ООПТ, где более многочисленными были косули. Так, жертвы тигра Pt99 (Рисунок 4.1) составляли 42,3% от общей выборки, и все они были добыты на эксплуатируемой территории. Только 48,9% жертв тигра Pt99 были крупными животными, тогда как для других тигров они составили 81,3%. Во-вторых, с помощью GPS-слежения в течение всего года с большей вероятностью определяли местонахождение мест добывания тиграми мелких жертв (например, косуль) по сравнению с использованием метода радиотелеметрии (Miquelle et al., 2010). Кроме того, большинство предыдущих работ было выполнено зимой, когда некоторые виды животных меньшего размера недоступны для тигров (Капланов, 1948;

Пикунов, 1983; Юдаков, Николаев, 1987). В целом полученные показатели уровня добычи жертв и потенциального уровня потребления пищи тиграми сопоставимы с оценками предыдущих исследований и являются первыми опубликованными в научной литературе точными круглогодичными данными, полученными с помощью GPS-ошейников. Повысить точность расчетов и понимание пищевых потребностей хищников возможно при использовании большей выборки тигров, обитающих как внутри ООПТ, так и за их пределами.

Количество часов, проведенных на кластере, и процент локаций, расположенных внутри кластера, были наиболее важными факторами при определении наличия на кластере жертвы тигра. Это соотносится с результатами исследований пум, где количество ночей (Anderson, Lindzey, 2003) и общее время пребывания на кластере (Knopff et al., 2009) были лучшими параметрами для предсказания наличия жертвы. Двумя наиболее важными переменными, используемыми для выявления мест добычи жертв волками, были количество суток, проведенных в пределах 100 м от центра кластера, и количество GPS-локаций (то есть времени пребывания) в пределах 100 м от центра кластера (Webb et al., 2008). Очевидно, что выявление длительных периодов локализованного нахождения может быть простым методом определения мест добычи жертв для крупных хищников (Miller et al., 2010). В нескольких недавних исследованиях для прогнозирования наличия на месте добычи конкретных видов-жертв (Knopff et al., 2009) или жертв разного размера (Webb et al., 2008) использовалась либо полиномиальная логистическая регрессия, либо последовательная логистическая регрессия. Обнаружено, что общее количество часов, проведенных на кластере, является наиболее важным фактором, определяющим, содержит ли кластер крупную добычу. Несмотря на то что по данным GPS-слежения не удалось предсказать конкретные виды жертв в местах питания тигра, модель показала хорошие результаты в предсказании мест добычи крупных или мелких жертв. Такая техника также может быть полезна для территорий, в которых преобладает один вид добычи, и разные половозрастные группы могут быть легко дифференцированы.

Данное исследование, основанное на стратификационной выборке кластеров локаций животного, допускало пропуск жертв на кластерах, которые не удавалось посетить. При использовании жертв, обнаруженных только во время посещения кластеров, недооценивались показатели годовой добычи. Однако эмпирические оценки

показателя добычи жертв скорректировали с помощью модели логистической регрессии. Также, возможно, был пропущен ряд жертв небольшого размера (двух азиатских барсуков обнаружили на одиночных локациях), однако животные такого размера имеют незначительный вклад с точки зрения потенциального потребления биомассы (Wason et al., 2011; Davidson et al., 2013; Kerley et al., 2015). Таким образом, комбинация посещения кластеров и тропления по следам обеспечивает высокую частоту обнаружения мест добычи жертв. Увеличение размера выборки, возможное при таком подходе, должно привести к более точным оценкам как показателя добычи жертв, так и потенциального уровня потребления пищи.

Полученные результаты имеют ряд недостатков, наиболее очевидным из которых является ограниченный размер выборки тигров, меченных GPS-ошейниками. Для исследования использовали данные только от взрослых здоровых животных, поэтому из анализа исключили потенциально влияющие на результаты периоды, связанные с болезнями, травмами тигров, перемещениями с матерью, а также небольшой набор данных из-за неисправности GPS-ошейника. Таким образом, три тигра, рассматриваемые в работе, являются репрезентативными для популяции тигров. Несмотря на небольшой размер выборки, это одно из первых и наиболее успешных исследований взаимоотношений хищника и жертвы в дикой природе, основанных на данных с GPS-ошейников. Например, информация только от двух тигров с GPS-ошейниками дала важные результаты для понимания хищничества тигров в мангровых лесах Бангладеша (Barlow et al., 2011). В единственном другом опубликованном исследовании с Дальнего Востока России использовались данные только от одной взрослой самки тигра с GPS-ошейником (Рожнов и др., 2011б). Таким образом, данная работа о взаимоотношениях в системе «хищник — жертва» дополняет пионерные исследования, посвященные хищничеству тигра, где были опубликованы данные о добыче жертв по результатам слежения за одним тигром (Seidensticker, 1976; Sunquist, 1981). Даже в наиболее полном исследовании репродуктивных показателей амурских тигров в дикой природе (Керли и др., 2005а) использовались данные восьми взрослых самок тигров и семи детенышей. Таким образом, очевидно, что одной из проблем, стоящих перед всеми эмпирическими экологическими исследованиями тигров, является вопрос небольших размеров выборки, и тем не менее оригинальные исследования обеспечивают понимание экологии хищников, что вносит вклад в их сохранение. По-прежнему необходимо больше

данных, чтобы лучше дифференцировать потенциальные уровни потребления пищи для разных половозрастных групп тигров и сезонность показателей добычи и потребления, но результаты исследования ясно демонстрируют полезность использования GPS-технологии для понимания пищевых потребностей хищника.

Большое значение в успешности программ по сохранению тигра имеют охотничьи общества (Николаев, Юдин, 1993; Николаев, 2014): на российском Дальнем Востоке зарегистрировано более 130 тысяч охотников (Система охраны амурского тигра, 2019). Около 85% ареала тигра на территории России приходится на охотничьи угодья. Результаты данного исследования показывают, что показатели годовой добычи жертв тиграми могут быть несколько больше, чем ранее опубликованные оценки, основанные на экстраполяции данных зимних троплений. Таким образом, подход к оценке уровня годовой частоты добычи жертв тигром, базирующийся только на результатах тропления в зимний период, может привести к недооценке добычи копытных тиграми и последующей переоценке лимитов, выделяемых для охоты.

Результаты, полученные с помощью GPS-слежения, демонстрируют возможность оценки частоты добычи жертв тиграми в регионах южной Азии, где слежение по снегу невозможно. Таким образом, GPS-ошейники могут стать важным инструментом для изучения энергетических потребностей тигра во всем его ареале.

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ДОСТУПНОСТИ ВИДОВ-ЖЕРТВ НА ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА ТИГРОМ

5.1. Результаты

Исследование влияния распространения и доступности потенциальных жертв на использование пространства тигром было возможно только в снежный сезон года, что связано с отсутствием данных о плотности населения животных в бесснежный сезон. Согласно рекомендациям о необходимом минимуме данных для анализа участков обитания (Seaman et al., 1999) в исследование включили тигров, для которых определили 30 и более локаций за один снежный сезон. Всего использовали данные по 18 тиграм, которых отслеживали с помощью телеметрии в период с 1993 по 2013 гг. (Таблица 2.1). В среднем следили за 2,2 тиграми за сезон (от 1 до 7 особей) в течение 1,9 последовательных сезонов (1–7 сезонов). В общей сложности построили 39 участков обитания тигров. Территорию исследования определили объединенным 95%-ным контуром участков обитания всех тигров, включенных в анализ, общей площадью 1076 км² (Рисунок 5.1).

Благородные олени, кабаны и пятнистые олени составили 89% (247 из 278) добытых в снежный период года жертв тигров. Другие, второстепенные виды-жертвы, добытые тиграми на изучаемой территории, включали сибирскую косулю ($n = 28$), бурого медведя ($n = 1$), енотовидную собаку ($n = 1$) и кабаргу ($n = 1$). Так как вклад других видов был незначителен, их не учитывали в дальнейшем анализе. Благородные олени составили 43% ($n = 107$), кабаны — 38% ($n = 94$) и пятнистые олени — 19% ($n = 46$) от общего числа жертв этих трех видов. В период исследования количество обнаруженных с помощью телеметрии жертв этих видов составило в среднем 0,078 в сутки слежения ($SE = 0,004$). Несмотря на то что во время исследования было пропущено большое количество добытых тиграми животных, слежение происходило равномерно на всей территории исследования, и данные не относились к определенному типу местности. Таким образом, выборка достоверно отражает характеристики ландшафта, связанные с обнаруженными и не обнаруженными местами добычи жертв тиграми.

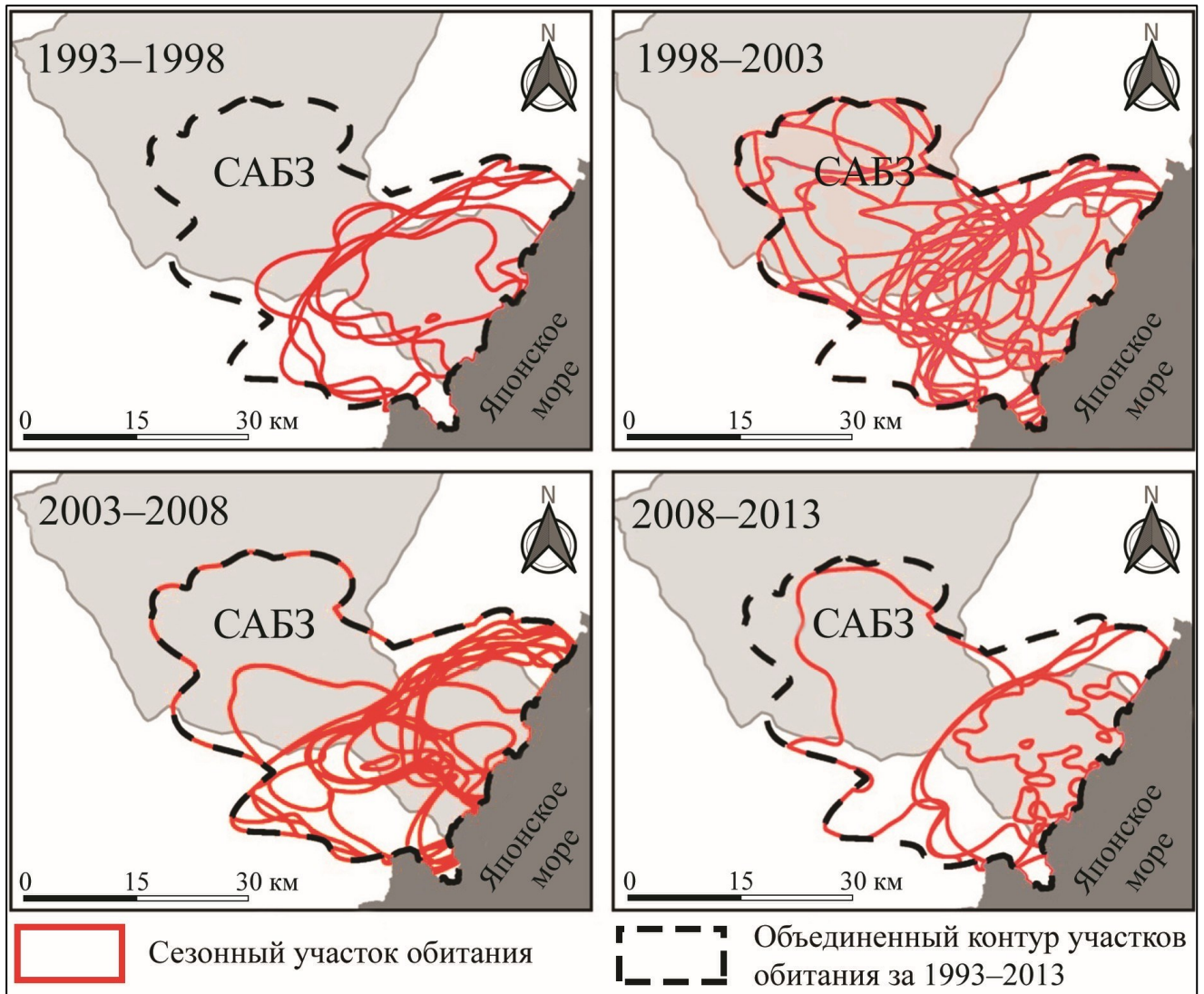


Рисунок 5.1 — Объединенный 95%-ный контур участков обитания всех тигров, включенных в анализ за период с 1993 по 2013 гг. на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника (САБЗ) и его окрестностей. Данные разделены на четыре временных отрезка с изображением всех участков обитания тигров в снежный сезон за данный период

Всего построили 80 карт, отображающих прогнозирование относительной плотности населения видов-жертв тигра, как по отдельности, так и для всех трех видов вместе, для каждого снежного сезона в течение 20 лет исследований. Пример усредненных коэффициентов модели для сезона 2005–2006 гг. показан в Таблице 5.1 с картами прогнозирования на Рисунке 5.2. Эти карты демонстрируют, что благородный олень (Рисунок 5.2А) и кабан (Рисунок 5.2Б) были распространены на всей территории исследования. Пятнистый олень имел диапазон местообитаний,

который в значительной степени связан с приморскими участками исследуемого района (Рисунок 5.2В).

Таблица 5.1 — Прогнозируемая относительная интенсивность использования местообитаний благородным оленем, кабаном, пятнистым оленем и тремя видами вместе зимой 2005–2006 гг.

Параметры	Благородный олень		Кабан		Пятнистый олень		Виды объединены	
	β -коэффициент	SE	β -коэффициент	SE	β -коэффициент	SE	β -коэффициент	SE
Константа	-3,188	0,329	-2,962	0,730	2,224	0,368	-2,015	0,185
Экспозиция	0,002	0,001	0,003	0,003	0,004	0,002	–	–
Высота над ур. м.	-0,003	0,001	-0,004	0,001	-0,017	0,006	-0,005	0,001
Удаленность от поселков	0,001	0,001	0,001	0,001	-0,001	0,001	0,001	0,001
Открытость	-0,014	0,007	-0,022	0,012	0,058	0,015	-0,023	0,006
Удаленность от дорог	0,001	0,001	-0,001	0,001	–	–	-0,001	0,001
Склон	0,049	0,011	0,030	0,021	–	–	0,040	0,010
Снежный покров	0,475	0,421	-1,309	0,922	–	–	–	–

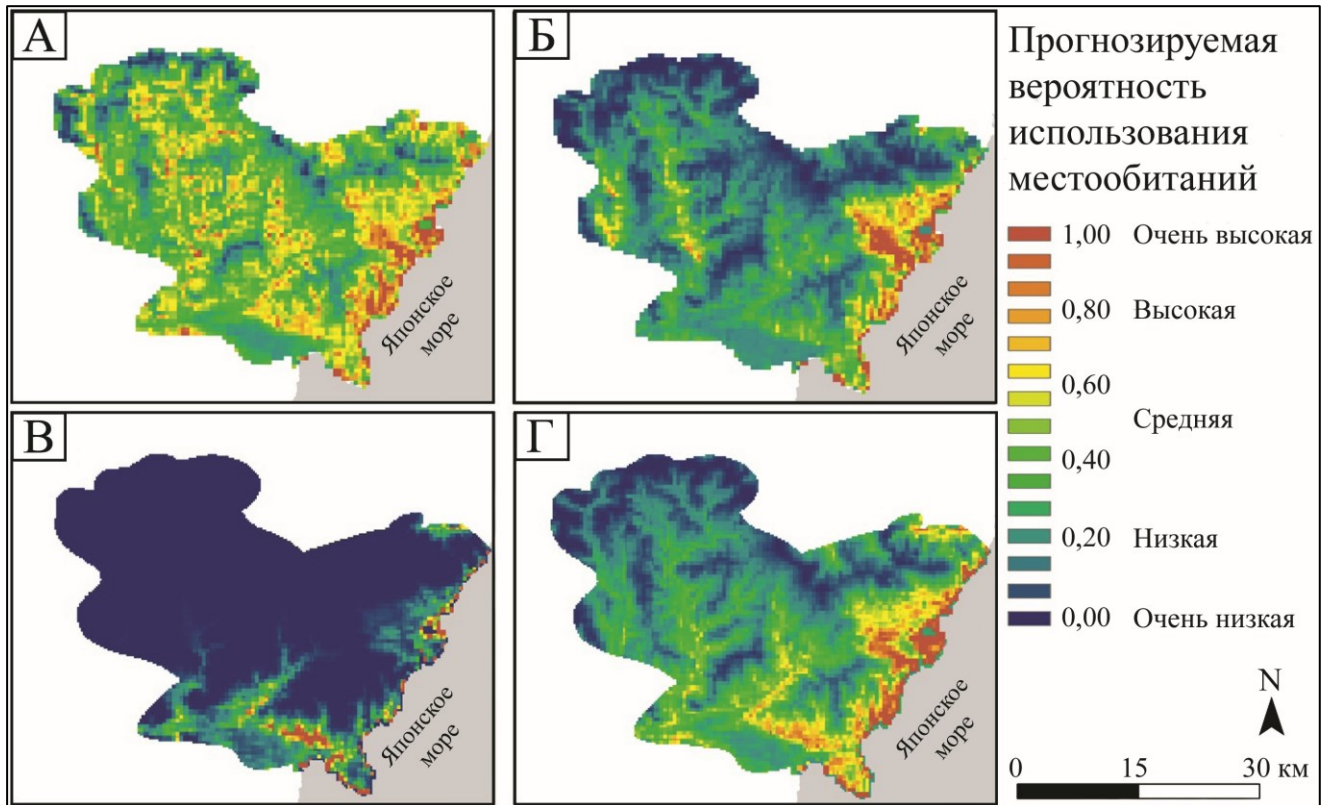


Рисунок 5.2 — Прогнозируемая относительная интенсивность использования местообитаний копытными, рассчитанная на основе данных зимних маршрутных учетов, проведенных в 2005–2006 гг. в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике для: А — благородного оленя; Б — кабана; В — пятнистого оленя; Г — трех видов вместе

Модель, прогнозирующая относительную уязвимость основных видов-жертв в зависимости от параметров ландшафта, включала высоту над уровнем моря, близость к поселкам или сельскохозяйственным угодьям, крутизну склона, средний уровень покрытия снегом и близость к ближайшим водотокам (Таблица 5.2). Благородные олени, кабаны и пятнистые олени чаще всего добывались тиграми в местах с более низкой высотой над уровнем моря в удалении от поселков и сельскохозяйственных угодий. Кабан оказался единственным видом, для которого уязвимость увеличивалась в местообитаниях с большей высотой снежного покрова (Таблица 5.2). Экспертиза показала схожую степень корреляции уязвимости для всех трех видов-жертв тигра ($r = 0,60$ для благородного оленя и кабана, $r = 0,66$ для благородного оленя и пятнистого оленя, $r = 0,60$ для кабана и пятнистого оленя). Тем не менее относительная плотность населения копытных (Рисунок 5.2) была слабо связана

с их уязвимостью (Рисунок 5.3) на территории исследований. Пространственная корреляция (r) между относительной плотностью населения и уязвимостью видов-жертв составила 0,36 для благородного оленя, 0,17 для пятнистого оленя и 0,13 для кабана.

Таблица 5.2 — Прогнозируемая относительная уязвимость копытных в зависимости от параметров ландшафта для благородного оленя, кабана, пятнистого оленя и трех видов вместе в 1993–2013 гг.

Параметры ландшафта	Благородный олень		Кабан		Пятнистый олень		Виды объединены	
	β	SE	β	SE	β	SE	β	SE
Экспозиция	-0,001	0,001	-0,001	0,001	-0,001	0,002	-0,001	0,001
Высота над ур. м.	-0,006	0,001	-0,004	0,001	-0,011	0,002	-0,007	0,001
Удаленность от поселков	0,001	0	0,001	0	0,001	0	0,001	0
Открытость	-0,036	0,012	-0,023	0,013	-0,026	0,017	-0,025	0,008
Пересеченность рельефа	-0,046	0,090	-0,431	0,198	0,055	0,058	-0,031	0,024
Крутизна склона	-0,032	0,026	0,166	0,079	0,022	0,025	-0,011	0,010
Глубина снежного покрова	-1,815	1,054	2,322	1,170	-1,710	2,166	0,551	0,700
Удаленность от рек	–	–	–	–	0,001	0,001	0,001	0,001

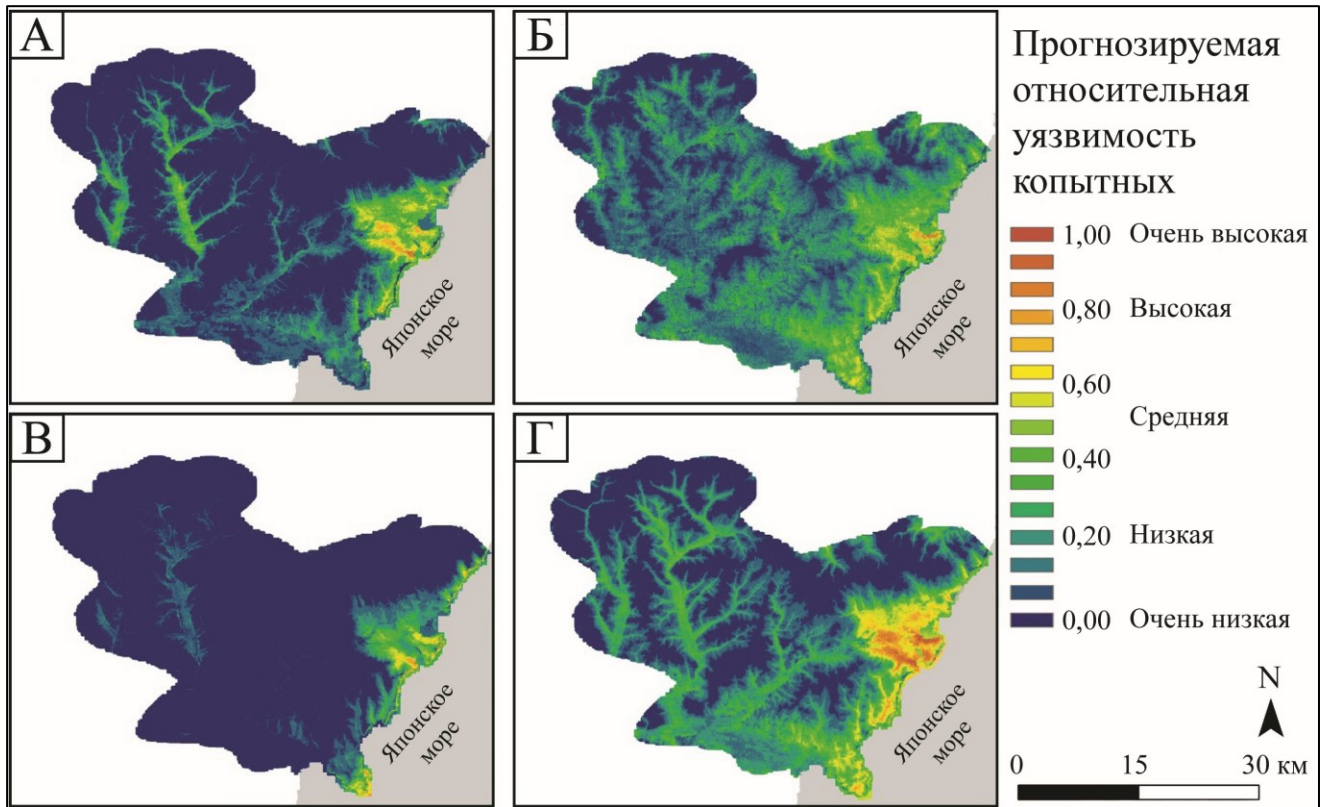


Рисунок 5.3 — Прогнозируемая относительная вероятность добычи копытных тиграми в зависимости от параметров ландшафта на основе данных о местах добычи жертв тиграми в 1993–2013 гг. для: А — благородного оленя; Б — кабана; В — пятнистого оленя; Г — трех видов вместе

Начальная модель, описывающая использование участка обитания тигром, включала прогнозируемую относительную плотность населения и прогнозируемую относительную уязвимость благородного оленя, а также взаимодействие этих двух параметров (см. модель 3 в Таблице 5.3). Включение прогнозируемых относительных плотностей населения кабана и пятнистого оленя значительно улучшило модель ($\chi^2 = 109,44$; $DF = 1$; $p < 0,0001$). Усовершенствованная модель имела абсолютный вес информационного критерия Акаике $AIC_{wi} = 1,00$ (Таблица 5.3), получив полный набор факторов, и была использована при анализе. Для сравнения прогнозируемой относительной интенсивности использования местообитаний и прогнозируемой относительной уязвимости копытных для обучающей и тестовой выборок применили тест ранговой корреляции Спирмена. Перекрестная проверка достоверности подтвердила, что обучающие и тестовые данные сильно коррелируют. Например,

средняя корреляция (r_s) между обучающими и тестовыми данными для прогнозируемой относительной вероятности интенсивности использования местообитаний была равна 0,90, 0,78 и 0,64 (2005–2006 гг.) для благородного оленя, кабана и пятнистого оленя соответственно. Корреляция двух выборок по относительной вероятности прогнозируемой уязвимости благородного оленя в среднем составила 0,93.

Наилучшая модель показала, что тигры интенсивнее использовали территорию с высокой прогнозируемой относительной плотностью населения кабана (Таблица 5.4, Рисунок 5.4Б). Напротив, интенсивность использования местообитания тиграми снижалась на участках с большой прогнозируемой относительной плотностью населения пятнистого оленя (Таблица 5.4, Рисунок 5.4В). Также было обнаружено, что на интенсивность использования местообитаний тиграми влияло взаимодействие прогнозируемой относительной плотности населения и относительной уязвимости благородного оленя (Таблица 5.4, Рисунок 5.4А). Так, тигры чаще использовали местообитания с большой прогнозируемой относительной уязвимостью благородного оленя. Причем такие местообитания выбирались как на территории с равномерно небольшой, так и с варьирующей прогнозируемой относительной плотностью населения благородного оленя (Рисунок 5.4А). Местообитания с большой прогнозируемой относительной плотностью населения благородного оленя использовались тиграми только на периферийных частях (> 60 перцентилей) участков обитания (Рисунок 5.4А).

Таблица 5.3 — Результаты выбора модели для исследования влияния относительной плотности населения копытных (оп) и относительной уязвимости потенциальных жертв (оу) на использование пространства тиграми в 1993–2013 гг.

Модель	Набор независимых переменных	DF	AIC	ΔAIC	$AICw_i$
1	Оу благородного оленя + оп благородного оленя + оп пятнистого оленя + оп кабана + оп пятнистого оленя + оу благородного оленя × оп благородного оленя	10	3454,3	0	1
2	Оу благородного оленя + оп благородного оленя + оп кабана + оп пятнистого оленя + оу благородного оленя × оп благородного оленя	9	3514,9	60,65	0
3	Оу благородного оленя + оп благородного оленя + оу благородного оленя × оп благородного оленя	8	3521,9	67,60	0
4	Оу благородного оленя + оп благородного оленя	7	3554,3	100,03	0
5	Оп благородного оленя	6	3603,7	149,40	0
6	Оу объединенных видов + оп объединенных видов	7	3773,4	319,13	0
7	Оп объединенных видов	6	3812,4	358,11	0
8	Оу пятнистого оленя + оп пятнистого оленя + оу пятнистого оленя × оп пятнистого оленя	8	3821,0	366,70	0
9	Оу кабана + оп кабана + оу кабана × оп кабана	8	3839,9	385,63	0
10	Оу объединенных видов	6	3840,0	385,75	0
11	Оу кабана + оп кабана	7	3842,5	388,16	0
12	Оу благородного оленя	6	3846,4	392,06	0
13	Оу кабана	6	3853,2	398,94	0
14	Оп кабана	6	3856,6	402,35	0
15	Оу пятнистого оленя	6	3863,5	409,21	0

Примечание: в таблице представлены 15 лучших моделей с показателями степеней свободы (degrees of freedom — DF), значением информационного критерия Акаике (AIC), разницей баллов между наилучшей моделью и остальными моделями (ΔAIC) и показателями относительного веса модели ($AICw_i$)

Таблица 5.4 — Наилучшая модель для исследования влияния относительной плотности населения копытных (оп) и их относительной уязвимости (оу) на использование пространства тиграми в 1993–2013 гг.

Параметры	β -коэффициент	SE	p
Константа	3,961	0,043	< 0,001
Оу благородного оленя	-1,620	0,167	< 0,001
Оп благородного оленя	0,321	0,213	0,130
Оп кабана	-0,206	0,115	0,070
Оп пятнистого оленя	3,882	0,465	< 0,001
Оу благородного оленя \times оп благородного оленя	3,902	0,665	< 0,001

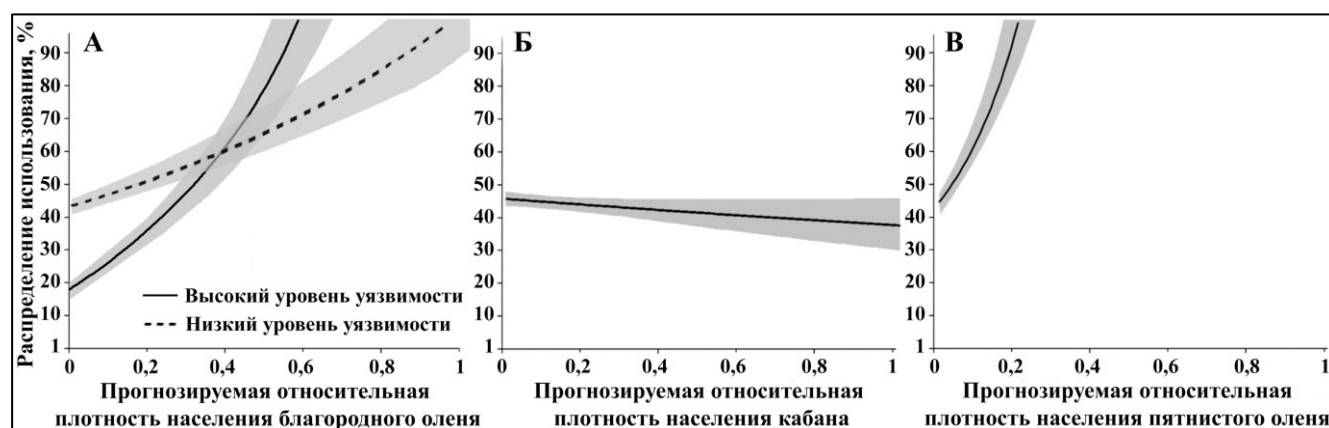


Рисунок 5.4 — Тренды смешанной линейной регрессии наилучшей модели, оценивающей использование участков обитания тиграми в 1993–2013 гг. Первый процентиль распределения использования соответствует области наибольшего использования участка обитания, то есть ядерной зоне, в то время как самая низкая вероятность использования среды обитания представлена 95-м процентилем (периферия). Отмеченные тренды представлены черной линией с 95%-ными доверительными интервалами серого цвета

5.2. Обсуждение

Определение факторов, влияющих на использование животными пространства в пределах участка обитания, дает представление об экологии видов, демографических характеристиках популяций и выборе ресурсов, а также способствует принятию природоохранных инициатив (Woodroffe, Ginsberg, 1998; Rhodes et al., 2005; Loveridge et al., 2009). Теоретические и эмпирические исследования предполагают, что на использование среды обитания хищников влияют распределение и характеристики ресурсов (Macdonald, 1983; Carr, Macdonald, 1986; Valeix et al., 2012), а более конкретно — наличие и доступность добычи (Macdonald, 1983; Stephens, Krebs, 1986). Успех в добыче объекта питания зависит как от распределения и численности жертвы, так и от ее уязвимости, причем уязвимость с одной стороны определяется характеристиками жертвы (вид, пол и возраст), а с другой — особенностями ландшафта, влияющего на вероятность успешной охоты (Hopcraft et al., 2005). Все эти параметры могут модулироваться особенностями ландшафта (Gorini et al., 2012; Gervasi et al., 2013) и влиять на характер обитания хищников. При этом относительная важность этих параметров остается предметом дискуссии. В частности, гипотеза изобилия добычи предсказывает, что хищники будут более интенсивно использовать области своего участка обитания, где сосредоточена добыча, в то время как альтернативная гипотеза предполагает, что хищники будут выбирать пространство, где их жертва наиболее уязвима (Hopcraft et al., 2005; Balme et al., 2007).

Реакция хищников на эти процессы может зависеть от применяемой тактики охоты. Например, скрадывающие и охотящиеся из засады хищники, такие как львы, могут в большей степени зависеть от среды обитания, которая обеспечивает адекватное укрытие для успешной охоты, при этом изобилие добычи играет второстепенную роль в использовании среды обитания (Hopcraft et al., 2005). Особенности ландшафта также влияют на вероятность встречи и успешной добычи для плотоядных животных, преследующих свою жертву (Hebblewhite et al., 2005). Эти процессы обычно оцениваются посредством изучения распределения добытых хищниками жертв. Большая часть этих исследований имеет тенденцию оценивать влияние риска хищничества, зависящего как от внешних (например, структура ландшафта), так и от внутренних (например, индивидуальное состояние тела) факторов на поиск добычи (Sinclair, Arcese, 1995;

Kauffman et al., 2007, 2010; Gervasi et al., 2013). Эти исследования позволили получить большое количество информации, однако процессы, которые определяют модели использования среды обитания в пределах участка обитания, особенно для хищников, ведущих одиночный образ жизни, остаются недооцененными.

Тигр, как самый крупный вид в семействе Felidae, доминирует над другими плотоядными животными (Юдин, 1984; Кучеренко, 1985; Салькина, 2003), а плотность населения тигров в отсутствие браконьерства в основном определяется плотностью населения основных видов-жертв, а не внутривидовым доминированием или межвидовым конкурентным исключением (Матюшкин, 1974; Karanth, Sunquist, 2000; Karanth et al., 2004; Пикунов и др., 2010; Miquelle et al., 2010). При более широком отборе первого уровня, согласно четырехуровневой классификации Джонсона (Johnson, 1980), распределение потенциальных жертв является основным фактором, определяющим географический ареал амурского тигра, и расположение отдельных участков обитания тигра (отбор второго уровня) зависит от плотности населения предпочитаемых видов-жертв (Раков, 1965; Pikuov, 1988; Микелл и др., 2005а). При охоте тигры используют скрадывание и засады (Юдаков, Николаев, 1987), и следует ожидать, что пространственная конфигурация среды обитания, в которой жертва более уязвима для хищничества, может влиять на модель использования хищниками среды обитания. Например, было обнаружено, что на успех охоты тигров влияют различные элементы рельефа (Капланов, 1948; Юдаков, Николаев, 1987; Матюшкин, 1991). Тем не менее ранее было неизвестно, зависит ли использование участка обитания тиграми — отбор третьего уровня (Johnson, 1980) — от плотности населения потенциальных жертв, их уязвимости, или некоторых взаимодействий этих двух параметров. Кроме того, ранее не исследовалось, как видовые предпочтения тигра и уязвимость потенциальных жертв могут влиять на использование хищником местообитаний.

Анализ данных за 20-летний период показал, что использование пространства тиграми внутри их участков обитания зависело как от уязвимости, так и от относительной плотности населения основных видов-жертв. В частности, обнаружено, что хищники использовали территорию своих участков обитания с более высокими относительными плотностями населения благородного оленя и кабана. Тем не менее плотность населения благородного оленя была связана с его уязвимостью, определяемой конфигурацией ландшафта. Эти результаты показывают, что использование тиграми местообитаний в

масштабах участков обитания зависит от пространственного распределения копытных, относящихся к основным видам-жертвам, и структуры ландшафтов.

Использование участков обитания тиграми связано с пространственными характеристиками популяций основных видов-жертв — благородного оленя и кабана. В то же время не выявлено взаимосвязи с относительно высокой плотностью населения пятнистого оленя — вида, не являющегося предпочитаемым тиграми в районе исследований (Глава 3). Модели, объединяющие в себе три вида копытных, плохо предсказали использование местообитаний тиграми по сравнению с видоспецифичными моделями (Таблица 5.3). Предполагается, что благородные олени и кабаны, составляющие 72% (201 из 278) от общего количества жертв, использовавшихся в данном исследовании, являются предпочитаемыми для тигров в связи с оптимальными размерами тела. Благородный олень и кабан — крупнейшие копытные (за исключением лося, малочисленного на данной территории), доступные для питания тигра на российском Дальнем Востоке, и эти виды играют главную роль в поддержании энергетических потребностей хищника (Матюшкин, 1992; Микелл и др., 2005а; Юдин, Юдина, 2009; Пикунов и др., 2010). Кроме того, показатель успешности охоты тигров на кабанов в снежный период года довольно высокий (Бромлей, 1964; Юдаков, Николаев, 1987). Тем не менее взаимосвязь между увеличением интенсивности использования тигром местообитаний и повышенной плотностью населения кабана была на низком уровне (Рисунок 5.4А), вероятно, из-за того, что кабан имел наименьшую численность среди трех видов основных потенциальных жертв тигра в приморской зоне Сихотэ-Алинского биосферного заповедника (Стивенс и др., 2005б; Stephens et al., 2006). Благородный олень — наиболее многочисленный вид с плотностью населения, в снежный период года на территории исследования равной 15–30 особей на 10 км², в то время как плотность населения кабана — 1–5 особей на 10 км² (Стивенс и др., 2005б; Stephens et al., 2006). Стоит отметить, что динамика численности благородного оленя, кабана и пятнистого оленя меняется с течением времени (Таблица 2.2). В настоящее время изменение относительных плотностей населения этих видов ведет к тому, что пятнистый олень может стать более многочисленным, чем благородный олень (Заумыслова, 2000), что в будущем может привести к изменению отмеченного взаимодействия между тигром и его потенциальными жертвами.

Наилучшая модель, объясняющая использование участков обитания тиграми, выявила значительное взаимодействие между уязвимостью и плотностью населения благородного оленя (Рисунок 5.4В). Карты уязвимости копытных в зависимости от ландшафта и интенсивности использования местообитаний благородным оленем не коррелировали ($|r| = 0,36$), что говорит о том, что благородный олень не распространен в местах с высокой вероятностью быть добытым тигром. Это наблюдение согласуется с результатами предыдущих исследований, где пространственное распределение видов-жертв зависело от поведения хищника (Sih, 2005). Результаты данного исследования показывают, что в пределах своих участков обитания тигры наиболее интенсивно используют территорию, где благородные олени уязвимы из-за конфигурации ландшафта, а территорию с высокой плотностью населения благородного оленя хищники используют на периферии (> 60 перцентилей ЯОП) участка обитания (Рисунок 4В). Интерпретируя эту взаимосвязь, можно предположить, что тигры применяют две различные стратегии при использовании территории. При первой стратегии наиболее интенсивно используется территория, где потенциальные жертвы для хищника наиболее уязвимы, даже если их численность невысока. Этот вывод подтверждается тем, что тигры как нападающие из засады и подкрадывающиеся к жертве хищники используют элементы рельефа во время охоты (Капланов, 1948; Юдаков, Николаев, 1987; Матюшкин, 1991). Второй стратегией является использование мест с наибольшей численностью потенциальных жертв на периферии участка обитания. Это утверждение согласуется с тем, что характеристики популяций видов-жертв крупных размеров влияют на распределение и численность тигров на всем ареале (Karanth et al., 2004; Микелл и др., 2005а). Тигры имеют определенную степень пластичности в отношении распределения и уязвимости потенциальных жертв на уровне участков обитания. Тем не менее планирование эксперимента в данном исследовании не позволило более детально изучить эту гипотезу. В последующих исследованиях будет целесообразным изучить реакцию тигров на пространственное распределение основных потенциальных жертв и их уязвимость в различных типах ландшафта на четвертом уровне выбора ресурсов, то есть когда происходит выбор конкретных ресурсов в пределах местообитаний участка обитания (Johnson, 1980). Это исследование должно быть сосредоточено на детальном анализе перемещений тигров для определения

относительной роли типа охоты и местообитания на использование участков обитания (Schmitz et al., 2004; Miller et al., 2014b).

Значимость изучения динамики хищничества на уровне отдельных видов-жертв уже была показана ранее (Маковкин, 1979; Thaker et al., 2011; Gervasi et al., 2013). Данное исследование дополняет эти данные. Обнаружено, что на использование участков обитания тигров влияют характеристики популяций благородного оленя и кабана, в то время как это не наблюдается для пятнистого оленя или всех трех видов копытных, когда они рассматриваются вместе. Предыдущие исследования также показали, что использование территории хищником сфокусировано на тех областях, где потенциальные жертвы более уязвимы (Harcraft et al., 2005; Valme et al., 2007) или где они более многочисленны (Spong, 2002). Данный анализ дополняет результаты предыдущих исследований, демонстрируя, как уязвимость и обилие потенциальной добычи могут влиять на использование участков обитания крупными одиночными хищниками на протяжении длительного времени.

Поскольку кормовые ресурсы в пределах участков обитания по крайней мере частично определяют выживаемость, приспособляемость и плодовитость тигров (Дунишенко, 1977; Matyushkin et al., 1980; Салькина, 1999), результаты исследования имеют значение не только для изучения экологии тигра, но и для его сохранения. Результаты данного исследования показывают, что природоохранные инициативы следует сосредоточить на сохранении и увеличении численности благородного оленя и кабана в ареале хищника. Данные рекомендации распространяются и на другие виды крупных копытных, предпочитаемые тигром в его ареале (Hayward et al., 2012).

Кроме того, участки обитания тигров имеют большие размеры и еще больше увеличиваются при низкой плотности населения основных видов-жертв (Hojnowski et al., 2012). Таким образом, в дополнение к сохранению популяций копытных необходимо направить усилия на сохранение больших территорий, пригодных для обитания тигра (Животченко, 1982, 1985; Пикунов, 1992; Wikramanayake et al., 2004; Дарман и др., 2006). Такие природоохранные инициативы бывает затруднительно реализовать, так как тигр на всем ареале является соперником человека в использовании копытных (Nyhus, Tilson, 2004; Гапонов, 2009). Там, где есть прямая конкуренция, могут возникнуть конфликты, в результате которых может пострадать популяция тигра (Животченко, 1977b; Николаев, 2014; Юдин, 2018).

ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ САМКИ ТИГРА С ВЫВОДКОМ

6.1. Результаты

Самка тигра Pt114 была отловлена 21 октября 2011 г. на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника. Внешний осмотр показал, что тигрица была в возрасте 2–3 лет и не имела опыта выращивания потомства. Наблюдение за самкой (Рисунок 6.1) продолжали в течение 448,3 суток, за которые получили 6209 локаций (Таблица 2.1) с общим коэффициентом успешности их определения GPS-ошейником 86,6%. Информацию собрали о 327,3 сутках до рождения потомства, 67,5 сутках от рождения до тех пор, пока тигрята не покинули долговременное логово (бесснежный период с тигрятами), и 53,5 сутках снежного периода с тигрятами (Таблица 2.3). Для сравнения питания тигрицы до и после рождения тигрят все данные разделили на четыре периода одинаковой продолжительности согласно наличию снежного покрова и периодам онтогенеза тигрят (Таблица 2.3).



Рисунок 6.1 — Самка тигра Pt114 в период заботы о потомстве. Фото сделано с помощью автоматического фоторегистратора 3 января 2013 г.

На основании полевых наблюдений и данных с GPS-ошейника установили, что самка Pt114 родила трех тигрят на крутом северо-восточном склоне на высоте 700 м над ур. м., в месте без укрытия, в котором можно спрятать детенышей. Первая локация тигрицы на этом месте отмечена 12 сентября 2012 г. в 21:00. С этого момента тигрица провела 6,7 суток в этом районе и только дважды была зафиксирована на удалении от места рождения потомства (4,1 км), где посещала место добычи кабана, которого она добыла за трое суток до родов.

С места рождения самка переместила тигрят на 504 м, где обустроила логово 19 сентября (Рисунок 6.2А). Логово находилось близко к вершине горы (635 м над ур. м., на юго-восточном склоне с крутизной 58%) между камнями в нише длиной 130 см, шириной 155 см и высотой 60 см. Тигрята оставались в районе этого логова в течение 60,8 суток и полностью зависели от материнской заботы.

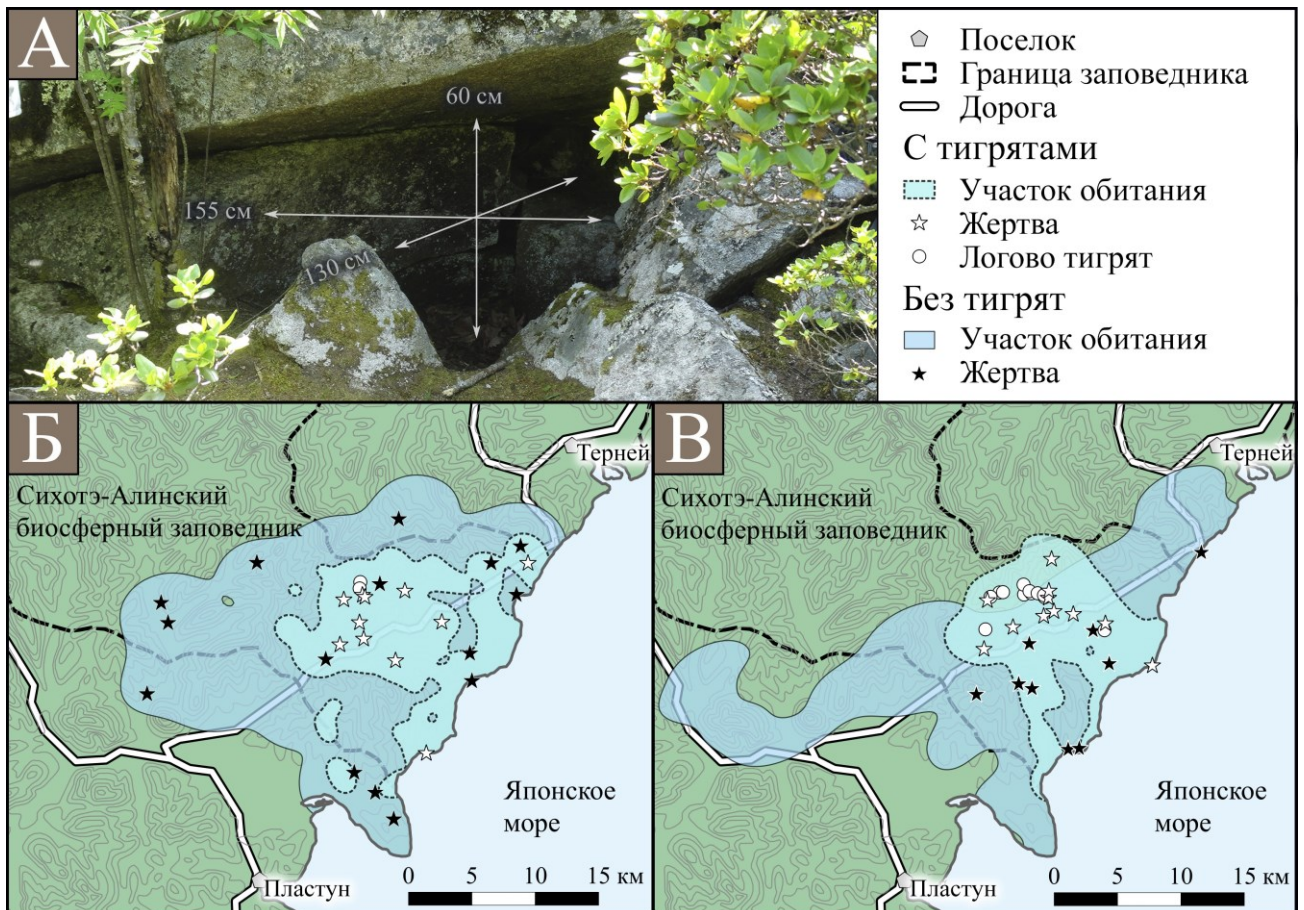


Рисунок 6.2 — Долговременное логово, в котором обитали тигрята в бесснежный период (А). Участки обитания самки тигра Pt114 в течение двух бесснежных периодов до и после рождения тигрят (Б). Участки обитания самки Pt114 в течение двух снежных периодов до и после рождения тигрят (В)

19 ноября тигрята покинули долговременное логово вместе с самкой и стали посещать места с добытыми жертвами, по-видимому начав питаться мясом. В этот снежный период после рождения тигрят самка оставляла потомство во временных логовах на время охоты и в случае успеха возвращалась за тигрятами, чтобы отвести на жертву. Всего за этот период тигрица оставляла потомство в 12 разных убежищах, используя каждое 1–5 раз (среднее значение проведенного времени в отдельном убежище = 2,1 суток/место; SE = 1,4 суток/место).

Источник питания GPS-ошейника отключился 11 января 2013 г. Слежение за самкой Pt114 и тигрятами продолжали с помощью автоматических фоторегистраторов до декабря 2013 г. Один из трех детенышей исчез в возрасте одного года. Последняя известная дата совместной фиксации тигрицы и двух тигрят отмечена через 14 месяцев после родов (Рисунок 6.3).



Рисунок 6.3 — Самка тигра Pt114 (в правом нижнем углу) с двумя тигрятами возрастом 14 месяцев. Фото сделано с помощью автоматического фоторегистратора 21 декабря 2013 г.

Изменение размера участка обитания

До рождения тигрят размер участка обитания самки Pt114 составлял 551 км² в течение двух месяцев бесснежного периода и 426 км² в течение снежного периода (Рисунок 6.2Б, В). В бесснежный период с тигрятами площадь участка обитания, используемого самкой, сократилась до 183 км² и оставалась небольшой (150 км²) в течение снежного периода с тигрятами.

После рождения тигрят доля участка обитания, расположенная в пределах Сихотэ-Алинского биосферного заповедника, значительно возросла — с 65,1% в бесснежный период без тигрят до 93% в бесснежный период с тигрятами ($\chi^2 = 51,3$; $df = 1$; $p < 0,001$). Разница также была значительной (54,1% и 98,9%) между снежным периодом без тигрят и снежным периодом с тигрятами ($\chi^2 = 96,8$; $df = 1$; $p < 0,001$).

Распределение по типам поведения

Самка Pt114 оставляла тигрят в течение бесснежного периода 42 раза, непрерывно находясь на логове в среднем 0,91 суток (SE = 0,27 суток). В снежный период с тигрятами, когда они следовали за самкой на места питания, тигрица проводила с ними значительно больше времени, в среднем $2,40 \pm 1,03$ суток ($F = 15,97$; $df = 1$; $p < 0,001$), она оставляла тигрят только 16 раз за 53,5 суток. Время, на которое тигрица покидала тигрят, значительно не различалось между периодами (среднее значение $0,7 \pm 0,13$ суток; $\max = 2,43$ суток; $F = 0,277$; $df = 1$; $p = 0,6$).

В течение бесснежного периода с тигрятами самка проводила 58,2% своего времени на долговременном логове, и, позднее, только 28,4% — в местах временных убежищ (Рисунок 6.4). Время использования жертв сократилось с 42,2–45,5% от общего бюджета активности (периоды до рождения тигрят) до всего 22,9% в течение бесснежного периода с тигрятами. Когда самка начала ходить с тигрятами на место питания в снежный период, время использования жертв увеличилось до 50,4% и превысило показатели до родов. Количество времени, затрачиваемого на перемещения, несколько уменьшилось после родов. В целом примерно на 10% меньше времени отводилось на охоту, учитывая, что 5–6% времени от всех перемещений после родов уходило на движение между местом питания и логовом во время использования жертв. Время, отведенное на отдых отдельно от тигрят, составляло всего 3–4% от ее общего бюджета активности в оба периода с потомством (Рисунок 6.4).

В снежный период с тигрятами самка тратила мало времени на отдых в убежищах с тигрятами, но, поскольку тигрята теперь следовали за тигрицей на места добытых жертв, в целом самка фактически проводила больше времени с потомством: время на жертве + время в убежищах с тигрятами = около 79% от общего бюджета активности (Рисунок 6.4).

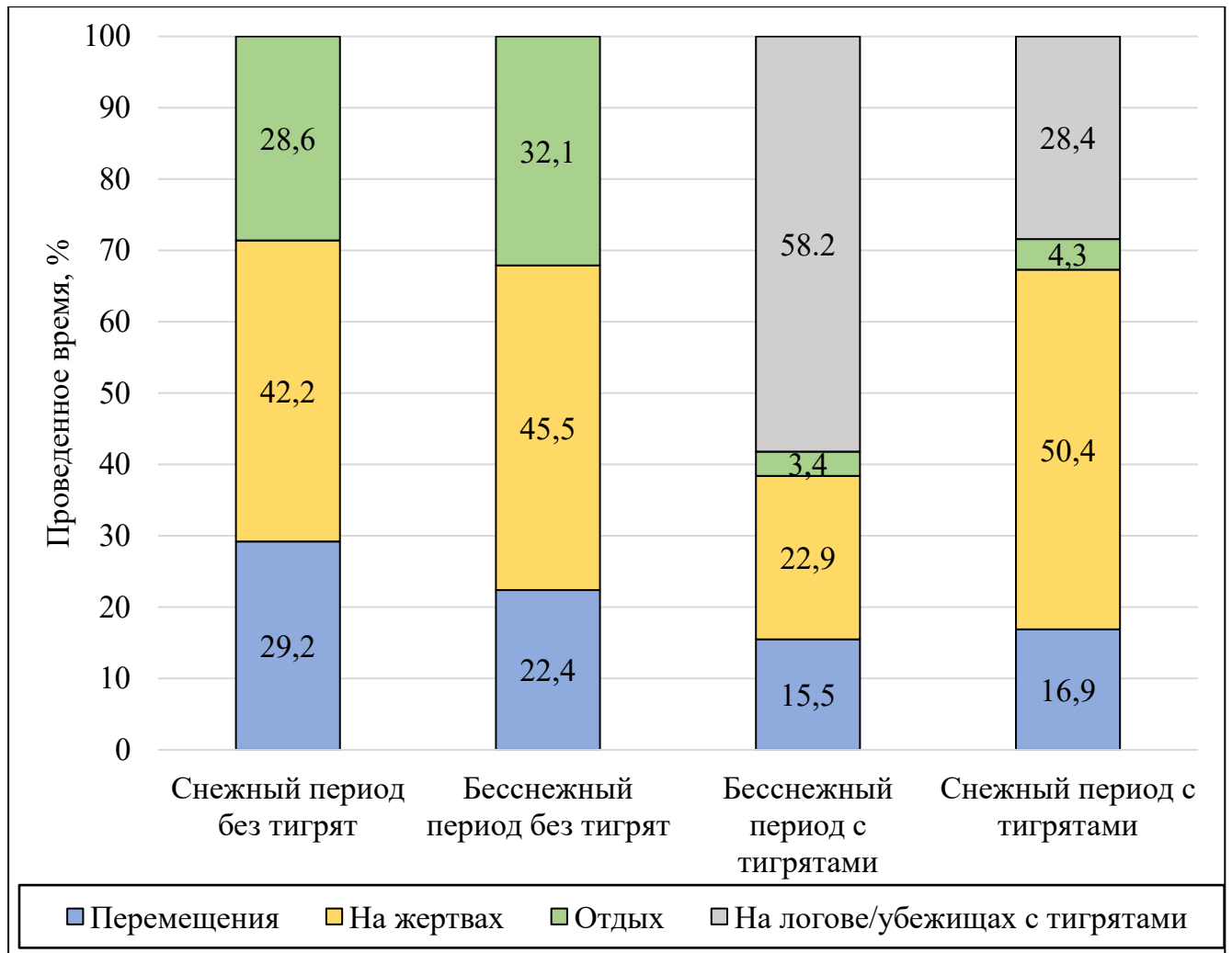


Рисунок 6.4 — Распределение типов поведения самки тигра Pt114 в течение двух периодов до родов (со снегом и без) и двух последовательных периодов после родов

Перемещения

В целом характер перемещений значительно изменился в периоды после рождения тигрят. При использовании территории тигрица была привязана к долговременному логову и временным убежищам, что ограничивало дистанцию перемещения из-за необходимости регулярно возвращаться к тигрятам (Рисунок 6.5).

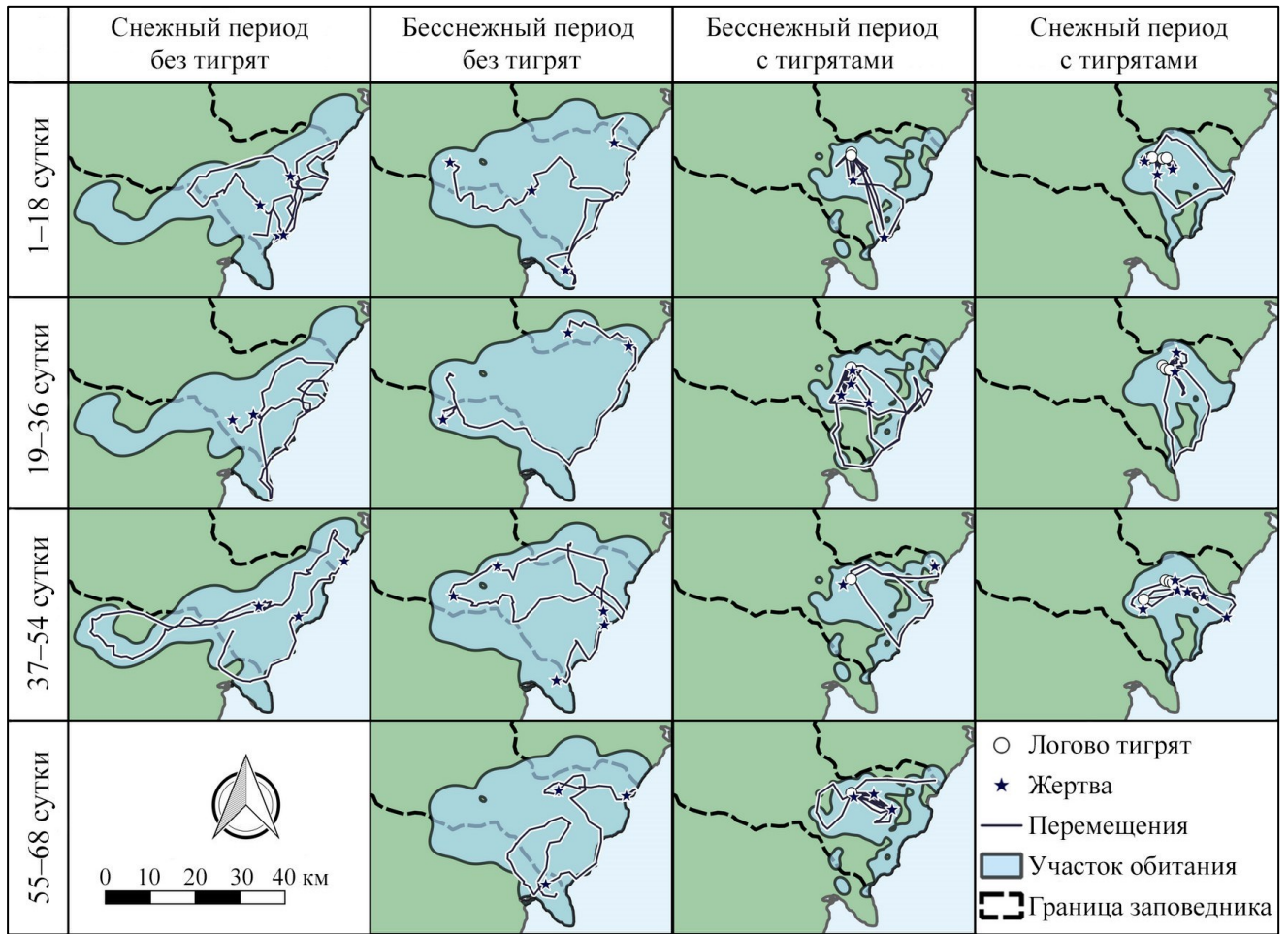


Рисунок 6.5 — Использование пространства тигрицей Pt114 до и после рождения тигрят. Каждый период поделен на равные по длительности отрезки: с 1 по 18, с 19 по 36, с 37 по 54, с 55 по 68 сутки

Средний суточный ход самки Pt114 был наибольшим (7,1 км/сутки; SE = 1,8 км/сутки) в течение бесснежного периода с тигрятами и наименьшим в снежный период с тигрятами (5,5 км/сутки; SE = 1,7 км/сутки). В периоды без тигрят средний суточный ход тигрицы был наибольшим в снежный период (6,9 км/сутки; SE = 1,5 км/сутки) и наименьшим в бесснежный период (6,1 км/сутки; SE = 1,2 км/сутки), но достоверная разница между четырьмя периодами не обнаружена (общее среднее значение 6,4 км/сутки; SE = 0,8 км/сутки; $F = 0,871$; $df = 3$; $p = 0,457$).

Различие суточного хода до и после родов было близко к статистически значимым показателям (Краскел — Уоллис ANOVA, $N = 18,34$; $df = 11$; $p = 0,075$), что говорит о неоднородном паттерне перемещений (Рисунок 6.6). Наиболее значительные изменения

произошли после рождения тигрят, когда средний суточный ход сократился до 2,7 км (SE = 1,1 км) за последующие 10 суток и затем резко увеличился до максимальных показателей за все периоды (9,5 км; SE = 1,8 км).

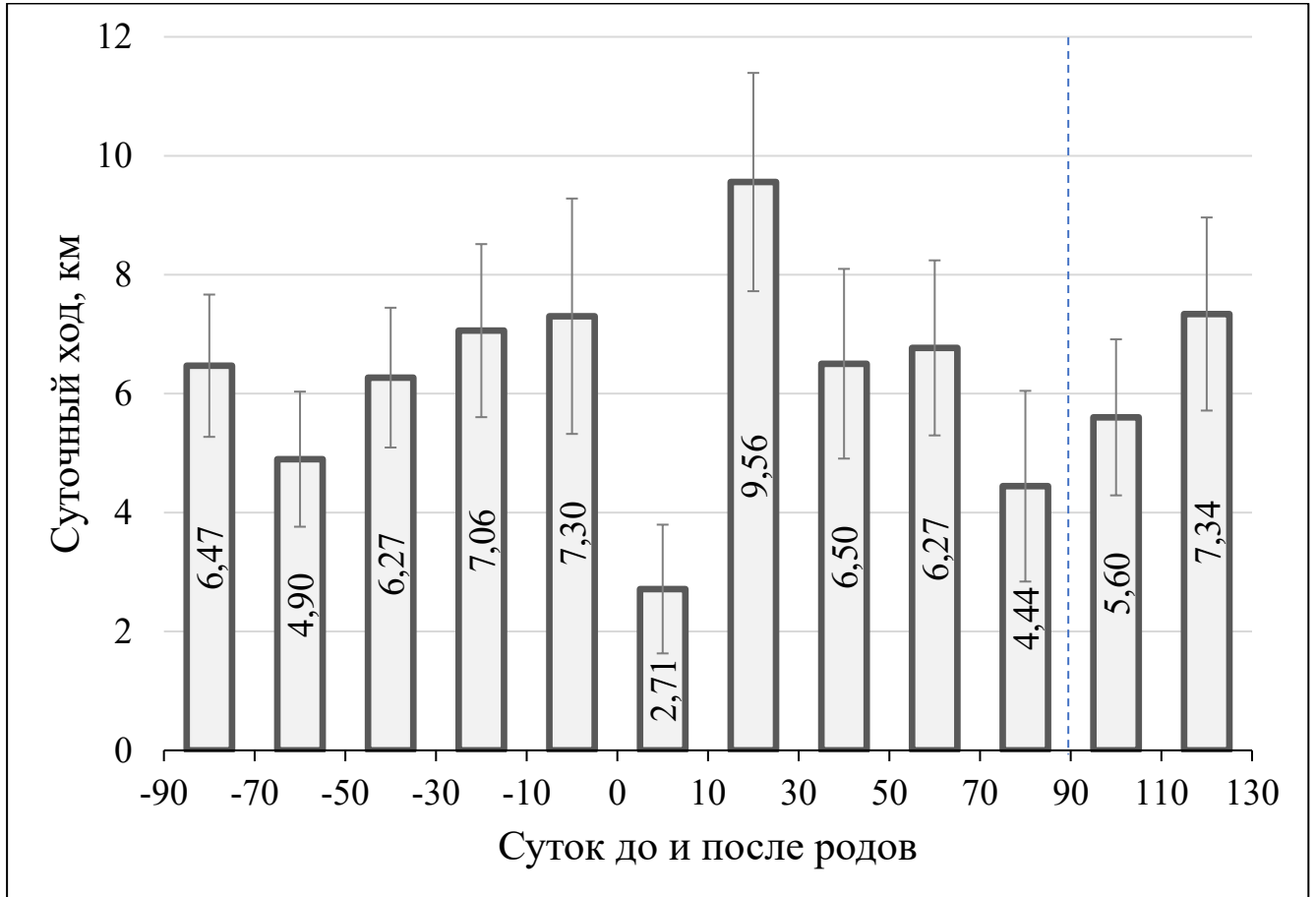


Рисунок 6.6 — Изменения в дистанции среднего суточного хода (среднее \pm SE) тигрицы относительно даты родов (день 0) и времени, когда детеныши навсегда покинули место долговременного логова, чтобы сопровождать самку Pt114 на места добытых жертв (пунктирная линия)

Расстояние, пройденное самкой между добычами жертв, было наиболее коротким в периоды с тигрятами (бесснежный период — 22,6 км; SE = 18,8 км; снежный период — 14,3 км; SE = 13,2 км) и наиболее длинным — в периоды до родов (бесснежный период — 27,6 км; SE = 9,4 км; снежный период 32,2 км; SE = 22,8 км). Однако из-за большого разброса данных в дистанции между жертвами значимых различий между периодами не выявили (общее среднее значение = 24,0 км; SE = 7,0 км; F = 1,072; df = 3; $p = 0,371$).

Скорость движения значительно варьировала (Рисунок 6.7) между периодами и типами перемещений ($F = 40,12$; $df = 5$; $p < 0,001$). Самка двигалась наиболее быстро во время прямолинейного перемещения в периоды с тигрятами, когда она с места добычи возвращалась на место расположения тигрят и обратно, к добытой жертве (Рисунок 6.7). Если сравнивать общую скорость движения между периодами, то наибольшая скорость перемещения наблюдалась в периоды после рождения потомства (Рисунок 6.7). Показатели скорости перемещения за два периода без детенышей были наименьшими из всех. Несмотря на предполагаемое влияние снега, не было выявлено различий в скорости передвижения между бесснежным и снежным периодами, когда тигрица была без потомства (Рисунок 6.7).

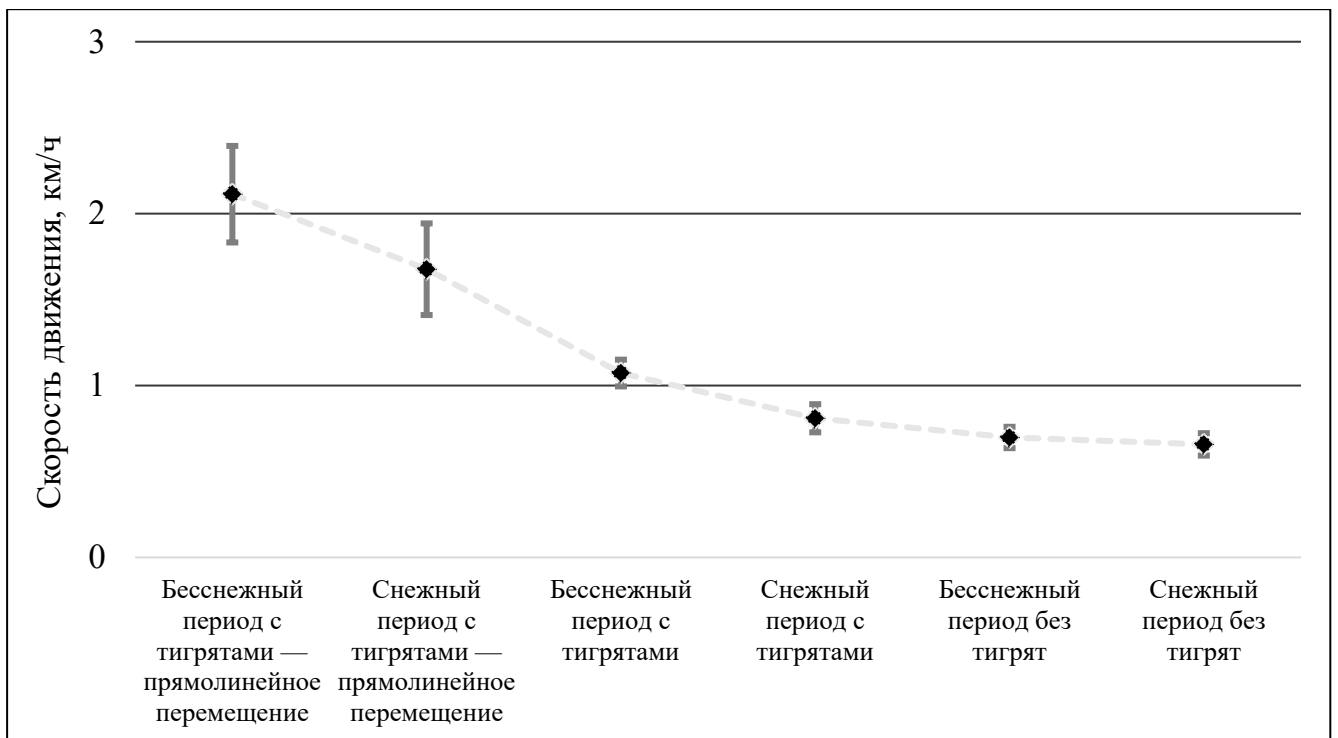


Рисунок 6.7 — Скорость движения тигрицы во время прямолинейного перемещения в снежный и бесснежный периоды с тигрятами (когда тигрица во время использования жертвы перемещалась между местом питания и местом нахождения тигрят) и общая скорость движения в течение четырех периодов (два с детенышами и два без детенышей)

Частота добычи жертв, уровень потребления пищи и масса жертв

Всего исследовали 127 кластеров и 349 отдельных локаций самки тигра Pt114 в течение четырех периодов (Таблица 2.3). Обнаружили 41 место питания и 43 жертвы, причем в двух случаях на одном месте нашли два добытых животных (Таблица 6.1).

Логистический регрессионный анализ кластеров показал, что пять жертв не были обнаружены в периоды после рождения тигрят. Пропуск жертв был связан с сокращением количества посещений кластеров во избежание беспокойства тигрицы.

Таблица 6.1 — Состав добычи самки тигра Pt114 до и после рождения тигрят

Вид	Возраст*	Пол**	Снежный период без тигрят	Бесснежный период без тигрят	Бесснежный период с тигрятами	Снежный период с тигрятами
Прогнозируемая крупная жертва (> 40 кг)	—	—	—	—	3	—
Прогнозируемая мелкая жертва (< 40 кг)	—	—	—	—	1	1
Благородный олень	В	F	—	1	—	—
	В	M	—	1	2	—
	С	Н	—	4	—	—
Кабан	В	F	—	—	1	1
	С	Н	3	2	1	5
	Н	Н	—	1	—	—
Пятнистый олень	В	F	1	—	—	—
	В	M	2	—	—	2
	В	Н	—	1	1	—
	С	Н	1	2	2	2
	Н	Н	1	—	—	—
Сибирская косуля	В	F	—	—	—	1
	В	Н	1	1	—	—
	С	Н	—	3	—	—

Примечание: * — возрастные категории: В — взрослое животное (> 1 года), С — сеголеток (< 1 года), Н — неизвестно; ** — пол: М — самец; F — самка; Н — неизвестно. Прогнозируемая жертва — это необнаруженная наблюдателями жертва, но предсказанная моделью линейной регрессии

Частота добычи жертв самкой оставалась относительно постоянной (Таблица 6.2) во все периоды (общее среднее значение = 0,19 жертв/сутки; SE = 0,01 жертв/сутки; $F = 0,396$; $df = 3$; $p = 0,756$). Время на жертве также незначительно варьировало между периодами (общее среднее значение = 2,6 суток; SE = 0,1 суток; $F = 0,406$; $df = 3$; $p = 0,749$). Потребление биомассы оказалось больше для периодов без снега, но у этих показателей отсутствуют оценки погрешностей для статистического сравнения: размеры выборки массы жертв были небольшими для каждого периода, а отклонения велики (Таблица 6.2), что не позволило получить статистически значимой разницы между периодами (общее среднее значение = 36,5 кг; SE = 7,3 кг; $F = 1,378$; $df = 3$; $p = 0,262$). Тем не менее средняя масса добычи в течение бесснежного периода с тигрятами была заметно выше, чем в другие периоды (49,1 кг; SE = 24,0 кг), и, хотя эта разница не является статистически значимой, она может быть биологически значимой. Это обобщение не распространяется на снежный период с тигрятами, когда масса жертв была наименьшей из всех периодов (Таблица 6.2).

Таблица 6.2 — Параметры добычи и потребления жертв самкой тигра Pt114 до и после рождения тигрят

Параметр	Период			
	Снежный без тигрят	Бесснежный без тигрят	Бесснежный с тигрятами	Снежный с тигрятами
Количество жертв	9	16	11	12
Частота добычи жертв, жертв/сутки	$0,18 \pm 0,07$	$0,21 \pm 0,05$	$0,17 \pm 0,07$	$0,19 \pm 0,09$
Использование жертвы, суток на жертве	$2,57 \pm 1,18$	$2,15 \pm 0,91$	$2,99 \pm 2,05$	$2,78 \pm 1,02$
Уровень потребления пищи, кг/сутки	5,25	8,71	7,99	6,45
Средняя масса жертв, кг	$31,2 \pm 12,5$	$36,7 \pm 14,5$	$49,1 \pm 24,0$	$28,8 \pm 10,2$

6.2. Обсуждение

Животные большинства видов млекопитающих наиболее уязвимы в течение первых нескольких месяцев жизни (Caughley, 1966; Sible et al., 1997). Смертность амурского тигра составляет не менее 41% в течение первого года жизни (Spitsin et al., 1987; Керли и др., 2005а; Gu et al., 2016) и, вероятно, еще выше в первые месяцы жизни, когда тигренок наиболее уязвим (Юдин, Юдина, 2009). В течение первых двух месяцев жизни тигрята мало перемещаются (Юдин, Юдина, 2009; Ячменникова и др., 2017) и ограничены небольшим пространством вокруг логова (Smith, 1993; Klevtsova et al., 2021). В этот период детеныши полностью зависят от матери в отношении еды, укрытия и защиты (Керли и др., 2005а; Юдин, Юдина, 2009; Ячменникова и др., 2017). Тигрица, в свою очередь, должна уравнивать потребности по сохранению своего участка обитания, воспитанию и защите потомства и обеспечению пищей для удовлетворения основных энергетических потребностей и дополнительных энергетических затрат в период лактации (Miller et al. 2014).

В связи с тем что высокая смертность тигрят определяется как основная угроза для существования тигра на Сихотэ-Алине (Юдин, Юдина, 2009), понимание поведения и потребностей самки с выводком может иметь большое значение для принятия природоохранных мер. В настоящий момент наиболее полная информация о репродуктивном поведении тигриц доступна из исследований, проведенных в неволе (Юдин, Юдина, 2009; Saunders, 2014; Gu et al., 2016), но эти данные имеют ряд ограничений. Например, крайне сложно получить информацию об использовании пространства индивидуального участка и некоторых аспектах охотничьего поведения самки. В дикой природе с помощью классических полевых методов удалось изучить только некоторые частные аспекты, такие как характеристики выводковых логов (Юдаков, Николаев, 1986; Серёдкин, 2012б), размеры выводков (Байков, 1925; Абрамов, 1977; Матюшкин, 1984; Смирнов, 1986; Spitsin et al., 1987), брачное поведение (Брагин, 1989) и соотношение возрастных групп (Абрамов, 1965; Животченко, 1976б; Пикунов, 1990). Исследования с помощью радиоошейников позволили значительно уточнить данные о продолжительности нахождения тигрят с матерью и плодовитости (Смирнов и др., 1997; Керли и др., 2005а), а также изучить изменение размеров участка обитания при появлении потомства (Sunquist, 1981; Goodrich et al., 2010; Чистополова и др., 2014).

Исследование самки тигра Pt114, оснащенной GPS-ошейником, стало первым, где удалось совместить регулярный сбор информации о местоположении животного (каждые 1,5 ч) с полевыми исследованиями в течение всего периода наблюдения. Это позволило впервые получить информацию о длительности нахождения с тигрятами, распределении по типам поведения, об изменении скорости перемещений, частоты добычи жертв и уровня потребления пищи в естественных условиях.

Самка тигра Pt114 использовала несколько тактик, которые приводили к максимизации времени, проводимом с потомством, и в то же время сохранению тех же показателей потребления, что и до родов. Уменьшив размер используемой территории в три раза, как это отмечалось и в других исследованиях тигриц с потомством (Goodrich et al., 2010; Рожнов и др., 2011б; Majumder et al., 2012; Simcharoen et al., 2014; Hernandez-Blanco et al., 2015), самка быстрее возвращалась на место логова или нахождения потомства, тем самым увеличивая время, которое она могла уделить тигрятам. Время, затрачиваемое на перемещения одиночными плотоядными животными, вероятно, связано не только с охотой. Тигры также должны патрулировать и маркировать свою территорию, чтобы сохранить ее за собой (Матюшкин, 1977б; Юдаков, Николаев, 1987), что особенно важно, когда низкая плотность населения потенциальных жертв требует освоения участка обитания большого размера (Goodrich et al., 2010; Hernandez-Blanco et al., 2015). Тропления по снегу показали, что тигрица редко наносила маркировочные метки в течение четырех месяцев после родов, уменьшая заметность своего (и потомства) местоположения. Сосредоточив жизнедеятельность на небольшой территории, но не делая маркировочные метки, она сократила время в пути, снизила вероятность обнаружения и увеличила время, затрачиваемое на защиту потомства. Такое поведение, вероятно, помогает снизить вероятность смертности детенышей от тигров-самцов (Николаев, 1985; Брагин, 1986) или хищничества со стороны других животных (Горохов, 1977; Seryodkin et al., 2018).

Сразу после родов средний суточный ход самки резко сократился, и она проводила большую часть времени с тигрятами. В то же время, когда тигрица покидала потомство, она уменьшала время собственного отсутствия за счет увеличения скорости передвижения. По крайней мере в течение первых двух месяцев после родов она, по-видимому, компенсировала сокращение времени, проведенного на охоте, нацеливаясь

на более крупную добычу и сохраняя тем самым тот же уровень потребления пищи, что и до родов.

Как только тигрята стали мобильными и начали питаться мясом, самка начала приводить потомство на жертву, что позволило ей совместить защиту тигрят и доступ к источнику пищи. Хотя места, где она оставляла потомство во время охоты в снежный период, были, вероятно, не такими безопасными, как место первого логова (там редко бывали пещеры или укромные уголки, где тигрята могли бы спрятаться), в целом она проводила меньше времени вдали от потомства, тем самым повышая его защиту.

Частота добычи жертв тигрицей, продолжительность использования добычи и уровень потребления пищи существенно не изменились, несмотря на увеличение энергетических потребностей, связанных с лактацией (Miller et al., 2014a), как это наблюдалось для других крупных кошачьих (Laurenson, 1995; Anderson, Lindzey, 2003). Тем не менее в течение периода нахождения тигрят на логове была отмечена тенденция добычи более крупных животных, чем в другие периоды. Однако данных только по одной тигрице недостаточно, чтобы подтвердить или опровергнуть эту закономерность.

Возможны две стратегии для поддержания постоянного уровня потребления биомассы, когда время, доступное для охоты, сокращается: увеличение частоты добычи жертв и (или) увеличение размера добычи. Для Pt114 не зафиксировали увеличения частоты добычи жертв, но обнаружили признаки того, что она добывала более крупную добычу в течение пребывания тигрят в долговременном логове. При этом уменьшалось общее количество необходимых для прокормления жертв и сохранялись показатели потребления пищи, аналогичные периодам до рождения тигрят. Подобная стратегия увеличения размера добычи во время заботы о потомстве наблюдалась у гепарда *Acinonyx jubatus* (Laurenson, 1995). Тем не менее для подтверждения данного предположения необходимы наблюдения за большим количеством самок с потомством.

В целом поведение самки Pt114 было направлено на максимальное увеличение времени нахождения с потомством без изменения уровня потребления: 1) она отказалась от защиты своей территории (включая маркировочную активность); 2) она редко проводила время, отдыхая на местах добытых жертв (вместо этого отдыхала с тигрятами); 3) как только тигрята стали достаточно мобильны, она начала водить их на жертву, где могла обеспечить как защиту, так и доступ к еде для себя и потомства; 4) она перемещалась быстрее в те периоды, когда у нее было потомство, не только возвращаясь

к тигрятам, но и в целом, проходя большие дистанции (на меньшей площади), возможно, для увеличения числа встреч с потенциальной добычей; 5) чтобы компенсировать сокращение времени, затрачиваемого на перемещения, она, по всей видимости, добывала более крупные жертвы.

Это исследование является первым, в котором подробно анализируется поведение тигрицы в течение первых четырех месяцев после рождения тигрят. Эксперимент был ограничен только одной тигрицей, но эта работа может послужить основой для будущих исследований. Наблюдения за бóльшим числом тигриц с потомством необходимы, чтобы определить, являются ли обнаруженные закономерности действительными для популяций тигра, обитающих на Сихотэ-Алине и в других частях ареала. Можно предположить, что некоторые из стратегий, которые самка Pt114, по-видимому, использовала, удовлетворяли противоречивые требования по сохранению участка обитания, защите детенышей и обеспечению достаточного количества пищи. Уменьшение размера участка обитания, сокращение времени для отдыха вдали от логова и увеличение скорости перемещения, вероятно, являются универсальной тактикой тигриц, выращивающих потомство, на всем ареале вида. Тенденция для самки Pt114 сосредотачиваться на более крупной добыче должна быть подтверждена, но может возникать только в популяциях с низкой плотностью населения потенциальных жертв, при этом альтернативная стратегия повышения частоты добычи жертв более вероятна в районах с более высокой плотностью их населения. Учитывая, что выживаемость детенышей в течение первых нескольких месяцев жизни может быть одним из наиболее важных параметров, влияющих на популяционную динамику тигров (Goodrich et al., 2008; Юдин, Юдина, 2009) и других, находящихся под угрозой исчезновения крупных кошачьих (Caughley, 1966; Durant et al., 2004), эта тема заслуживает дальнейшего изучения.

ВЫВОДЫ

1. Среди жертв тигра обнаружены животные 18-ти видов, но основу его рациона на Среднем Сихотэ-Алине составляют благородный олень, кабан, пятнистый олень и сибирская косуля (95,0% в снежный и 83,1% в бесснежный сезоны). В бесснежный сезон рацион тигра более разнообразен за счет включения животных, недоступных в снежный сезон.

2. Среди основных видов-жертв наиболее предпочитаемыми объектами питания тигра являются благородный олень (показатель индекса Джекобса = $0,1 \pm 0,4$) и кабан ($0,5 \pm 0,3$), суммарно составляющие более 70% потребляемой хищником биомассы. Пятнистый олень ($-0,5 \pm 0,4$) и сибирская косуля ($-0,6 \pm 0,4$) в питании тигра имеют второстепенное значение, которое возрастает при уменьшении плотности населения предпочитаемых видов, независимо от сезона.

3. Среди взрослых благородных оленей и кабанов тигр предпочитает самок самцам, в то время как среди сибирских косуль и пятнистых оленей соотношение обратное. Доля сеголетков в рационе тигра сходна для всех видов оленьих (около 25%), для кабана же она значительно выше — 34,8% ($p = 0,01$).

4. Взрослый тигр в среднем добывает 55,8 жертв в год, что составляет 3261 кг. В бесснежный сезон по сравнению со снежным были меньше показатели потребления пищи (7,9 и 10,3 кг/сутки соответственно) и частота добычи жертв (0,14 и 0,18 жертв/сутки соответственно).

5. Частота добычи жертв тигра различается в зависимости от размеров жертвы. Средний период времени до следующей добычи был продолжительнее (односторонний t -тест; $p = 0,002$) после питания тигра крупной жертвой (8,1 суток) по сравнению с мелкой (5,8 суток).

6. Отмечены две стратегии взаимоотношения тигра с видами-жертвами в пределах участка обитания. При первой наиболее интенсивно используется территория, где потенциальные жертвы для хищника наиболее уязвимы, даже если их численность невысока. Второй стратегией является использование хищником мест с наибольшей численностью потенциальных жертв на периферии его участка обитания.

7. Первые два месяца после родов тигрица проводила 58,2% времени с тигрятами. В этот период сократились средний суточный ход самки (с 7,3 до 2,71

км/сутки) и площадь используемой территории (с 551 до 183 км²), но увеличился размер жертв, добываемых тигрицей ($49,1 \pm 24,0$ кг в период с тигрятами и $36,7 \pm 14,5$ кг в период без тигрят).

8. Комбинация телеметрии и осмотра мест пребывания тигров в течение всего года позволила дифференцировать типы поведения хищника и получить первые неэкстраполированные показатели годовой добычи жертв тигра и потребляемой им биомассы, а также выявить особенности кормовой активности самки с выводком. Разработанная модель логистической регрессии позволила предсказать наличие жертвы тигра с вероятностью 86,3% ($p = 0,005$) в местах, не посещенных исследователями. Таким образом, новые подходы в изучении трофической экологии тигра показали свою эффективность и могут быть рекомендованы для сбора информации на всем ареале вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов, В.К. К биологии амурского тигра *Panthera tigris longipilis* Fitzinger, 1986 / В.К. Абрамов // Vestnik Ceshoslovenske Spolecnosti Zoologicke. — 1962. — Т. 26, № 2. — С. 189–202.

Абрамов, В.К. О воспроизводственных возможностях и численности амурского тигра / В.К. Абрамов // Зоологический журнал. — 1977. — Т. 56, № 2. — С. 268–275.

Абрамов, В.К. Трофические вопросы в охране амурского тигра / В.К. Абрамов // Природоохранные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы биологического разнообразия. Материалы 2-й научной конференции, посвященной 60-летию Уссурийского заповедника. — Владивосток: ДВО РАН, 1994. — С. 68–69.

Абрамов, В.К. Экологические аспекты зимнего распространения тигра в Приморье / В.К. Абрамов, Д.Г. Пикунов, В.И. Базыльников, Т.Б. Саблина // I International tiger symposium (11–12 October 1978, Leipzig). — Leipzig: Zoological Garten, 1978. — P. 7–12.

Абрамов, К.Г. К методике учета тигров / К.Г. Абрамов // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. Тезисы докладов. — М.: Московское общество испытателей природы, 1961. — С. 53–54.

Абрамов, К.Г. Оберегать тигра / К.Г. Абрамов // Охота и охотничье хозяйство. — 1958. — № 2. — С. 23.

Абрамов, К.Г. Отлов уссурийских тигров / К.Г. Абрамов // Охота и охотничье хозяйство. — 1956. — № 6. — С. 25.

Абрамов, К.Г. Тигр амурский — реликт фауны Дальнего Востока / К.Г. Абрамов // Записки Приморского филиала Географического общества СССР. Т. 1. — Владивосток: Дальневосточное книжное издательство, 1965. — С. 106–112.

Арамилев, В.В. Тигры в неволе помогут сохранить соплеменников в природе / В.В. Арамилев, А.М. Амирханов, Д.Д. Микуелль, В.В. Рожнов, А.Н. Рыбин, Н.Н. Рыбин, И.В. Серёдкин, Ю.К. Петруненко, П.Л. Сонин, С.В. Найденко, Х.А. Эрнандес-Бланко, А.А. Ячменникова, М.Д. Чистополова, П.А. Сорокин, Р.Р. Muller, Д.В. Добрынин, Е.А. Иванов, А.А. Глухова, А.А. Подтуркин, В.Ю. Дубровский,

Е.С. Непринцева, Т.Т. Harris, К.К. Traylor-Holzer, L.H. Hang, H.J. Jeeyun, L.K. Kyungeun, S.W. Woojin, К.В. Во-соок // Ветеринария и кормление. — 2018. — № 1. — С. 8–13.

Арамилев, С.В. Современное распространение и численность пятнистого оленя на Дальнем Востоке / С.В. Арамилев, В.В. Арамилев // Вестник ДВО РАН. — 2008. — № 4. — С. 117–122.

Байков, Н.А. Маньчжурский тигр / Н.А. Байков. — Харбин: Общество изучения Маньчжурского края, 1925. — 18 с.

Богатов, В.В. Стратегия сохранения биоразнообразия Сихотэ-Алиня / В.В. Богатов, Д. Микэлл, В.А. Розенберг, Б.А. Воронов, С.М. Краснопеев, Т. Мерил. — Владивосток: Зов тайги, 2000. — 135 с.

Брагин, А.П. Популяционные характеристики тигра на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня / А.П. Брагин // Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. Тезисы докладов ч. 2. — Уфа, 1989. — С. 151–153.

Брагин, А.П. Территориальное поведение и возможные механизмы регуляции плотности популяции у амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) / А.П. Брагин // Зоологический журнал. — 1986. — Т. 65, № 2. — С. 272–282.

Бромлей, Г.Ф. Значение снежного покрова для териофауны юга Дальнего Востока / Г.Ф. Бромлей // Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. Материалы симпозиума. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1970. — С. 233–244.

Бромлей, Г.Ф. Копытные юга Дальнего Востока СССР / Г.Ф. Бромлей, С.П. Кучеренко. — М.: Наука, 1983. — 304 с.

Бромлей, Г.Ф. Медведи юга Дальнего Востока СССР / Г.Ф. Бромлей. — М. — Л.: Наука, 1965. — 120 с.

Бромлей, Г.Ф. Уссурийский кабан. *Sus scrofa ussuricus* Heude, 1988 / Г.Ф. Бромлей. М.: Наука, 1964. — 108 с.

Бромлей, Г.Ф. Экология дикого пятнистого оленя в Приморском крае / Г.Ф. Бромлей // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. — М.: Издательство Минсельхоза СССР, 1956. — С. 148–215.

Бутьев, В.Т. Птицы России и сопредельных регионов: совообразные, козодоеобразные, стрижеобразные, ракшеобразные, удообразные,

дятлообразные / В.Т. Бутьев, Н.И. Зубков, В.П. Иванчев, Е.А. Коблик, А.Ф. Ковшарь, Ю.В. Котюков, Д.С. Люлеева, Ю.Н. Назаров, С.Г. Приклонский, А.К. Рустамов, А.Г. Сорокин, В.С. Фридман. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. — 512 с.

Васильев, Н.Г. Заповедник «Кедровая падь» / Н.Г. Васильев, А.Г. Панкратьев, Е.Н. Панов. — М.: Лесная промышленность, 1984. — 197 с.

Ветренников, В.В. Геологическое строение Сихотэ-Алинского государственного заповедника и центрального Сихотэ-Алиня / В.В. Ветренников // Труды Сихотэ-Алинского заповедника. — Владивосток: Дальневосточное книжное издательство, 1976. — Вып. 6. — 167 с.

Витвицкий, Г.Н. Климат / Г.Н. Витвицкий // Дальний Восток. — М.: АН СССР, 1961. — С. 93–117.

Волошина, И.В. Кадастр позвоночных животных Сихотэ-Алинского заповедника и северного Приморья / И.В. Волошина, С.В. Елсуков, А.Н. Вдовин. — Владивосток: Дальнаука, 1999. — 92 с.

Волошина, И.В. Морфо-физиологические показатели амурского горала / И.В. Волошина, А.И. Мысленков // Амурский горал. — М.: Издательство Центральной научно-исследовательской лаборатории охотничьего хозяйства и заповедников, 1992. — С. 75–83.

Воскресенский, С.С. Южная часть Дальнего Востока / С.С. Воскресенский. — М.: Наука, 1969. — 422 с.

Гапонов, В.В. Вопросы охраны амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) / В.В. Гапонов // Проблемы региональной экологии. — 2009. — № 5. — С. 85–91.

Гапонов, В.В. Научные основы увеличения численности копытных на юге Дальнего Востока / В.В. Гапонов. — Владивосток: Дальнаука, 2006. — 52 с.

Горохов, Г.Ф. Тигр и другие хищники / Г.Ф. Горохов // Охота и охотничье хозяйство. — 1973. — № 9. — С. 16–17.

Горохов, Г.Ф. Численность и структура популяции амурского тигра на юге Сихотэ-Алиня / Г.Ф. Горохов // Редкие виды млекопитающих и их охрана. Материалы 2-го Всесоюзного совещания. — М.: Наука, 1977. — С. 119–120.

Громов, Е.И. К анализу конкурентных отношений тигра и волка в Сихотэ-Алине / Е.И. Громов, Е.Н. Матюшкин // Научные доклады высшей школы.

Биологические науки. — 1974. — № 2. — С. 20–25.

Гудрич, Дж.М. Влияние дорог на выживание амурского тигра / Дж.М. Гудрич, Л.Л. Керли, Д.Д. Микелл, Е.Н. Смирнов, Х.Б. Куигли, М.Г. Хорнокер // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005а. — С. 172–178.

Гудрич, Дж.М. Второй шанс для тигра: реабилитация и переселение проблемных амурских тигров для смягчения конфликтов с человеком / Дж.М. Гудрич, Д.Д. Микелл // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005а. — С. 186–190.

Гудрич, Дж.М. Отрицательное воздействие человека на амурского тигра у добычи / Дж.М. Гудрич, Л.Л. Керли, Д.Д. Микелл, Е.Н. Смирнов, Х.Б. Куигли, М.Г. Хорнокер // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005б. — С. 176–178.

Гудрич, Дж.М. Сбор полевых данных о тигре / Дж.М. Гудрич, Д.Д. Микелл // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005б. — С. 21–25.

Данилкин, А.А. Оленьи (Cervidae) / А.А. Данилкин. — М.: ГЕОС, 1999. — 600 с.

Данилкин, А.А. Полорогие (Bovidae) / А.А. Данилкин. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. — 550 с.

Дарман, Ю.А. Амурский тигр — индикатор сохранения природных экосистем юга Дальнего Востока / Ю.А. Дарман, Ю.М. Дунишенко, Д.Д. Микелл, Д.Г. Пикунов // Природа без границ: Материалы I Международного экологического форума. Ч. 1. — Владивосток: Дальнаука, 2006. — С. 91–93.

Дарман, Ю.А. Тигриный эконет — итоги формирования сети особо охраняемых природных территорий для амурского тигра / Ю.А. Дарман, А.Ж. Пуреховский, А.Ю. Барма // Сохранение популяции амурского тигра: итоги, проблемы и перспективы. Хабаровск: Хабаровский краевой музей им. Н.И. Гродекова, 2018. — С. 84–99.

Дунишенко, Ю.М. Амурский тигр / Ю.М. Дунишенко, А.Н. Куликов // Хабаровск: Дальнаука, 1999. — 96 с.

Дунишенко, Ю.М. Амурский тигр и его основные пищевые ресурсы / Ю.М. Дунишенко // Редкие виды млекопитающих и их охрана. Материалы 2-го Всесоюзного совещания. — М.: Наука, 1977. — С. 126–129.

Ермошин, В.В. Картографирование местообитаний крупных хищников и копытных Приморского края / В.В. Ермошин, А.А. Мурзин, В.В. Арамилев. — Владивосток: Апельсин, 2011. — 36 с.

Животченко, В.И. Амурский тигр / В.И. Животченко // Охота и охотничье хозяйство. — 1976а. — № 7. — С. 16–19.

Животченко, В.И. Амурский тигр: проблемы охраны и управления / В.И. Животченко // Охота и охотничье хозяйство. — 1985. — № 6. — С. 10–11.

Животченко, В.И. Заселение тигром (*Panthera tigris altaica*) территории Лазовского заповедника и его взаимоотношения с леопардом и волком / В.И. Животченко // Зоологический журнал. — 1977а. — Т. 51, № 1. — С. 131–139.

Животченко, В.И. К охране амурского тигра на юге Приморского края / В.И. Животченко // Редкие виды млекопитающих и их охрана. Материалы 2-го Всесоюзного совещания. — М.: Наука, 1977б. — С. 130–131.

Животченко, В.И. О величине годовой добычи копытных тиграми одной семейной группы / В.И. Животченко // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзного совещания. — М.: Наука, 1979а. — С. 246–247.

Животченко, В.И. О питании амурского тигра / В.И. Животченко // Хищные млекопитающие. Сборник научных трудов. — М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1981. — С. 64–75.

Животченко, В.И. Охрана и изучение амурского тигра / В.И. Животченко // Охота и охотничье хозяйство. — 1982. — № 9. — С. 16–18.

Животченко, В.И. Поведение тигра при охоте на копытных в Южном Приморье / В.И. Животченко // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзного совещания. — М.: Наука, 1979б. — С. 247–248.

Животченко, В.И. Семейный участок и территориальные отношения у амурского тигра / В.И. Животченко // Групповое поведение животных. Доклады участников 2-й Всесоюзной конференции по поведению животных. — М.: Наука, 1976б. — С. 114–116.

Зайцев, В.А. Влияние тигра (*Panthera tigris altaica*) на пространственное распределение репродуктивных групп кабана (*Sus scrofa*) в Центральном Сихотэ-Алине / В.А. Зайцев, И.В. Серёдкин, Ю.К. Петруненко // Успехи современной

биологии. — 2013. — Т. 133, № 6. — С. 594–609.

Зайцев, В.А. Поиск добычи и тактика охоты амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) / В.А. Зайцев // Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов: сборник научных трудов: к 75-летию Сихотэ-Алинского заповедника. — Владивосток: Дальнаука, 2012. — С. 178–207.

Зайцев, В.А. Структура центра активности амурского тигра (*Panthera tigris altaica* (Temminck, 1844)) у добычи / В.А. Зайцев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 2017. — Т. 122, № 6. — С. 3–13.

Заумыслова, О.Ю. Многолетняя динамика численности копытных в Сихотэ-Алинском заповеднике по данным зимних маршрутных учетов / О.Ю. Заумыслова // Анализ многолетних рядов наблюдений за природными компонентами в заповедниках Дальнего Востока. — Владивосток: Дальнаука, 2000. — 70–79 с.

Ивашинников, Ю.К. Физическая география и природные ресурсы Дальнего Востока России / Ю.К. Ивашинников. — Владивосток: издательство Дальневосточного университета, 2010. — 338 с.

Капланов, Л.Г. Тигр. Изюбрь. Лось / Л.Г. Капланов. — М.: Московское общество испытателей природы, 1948. — 128 с.

Керли, Л.Л. Морфологические показатели амурского тигра / Л.Л. Керли, Д.М. Гудрич, Е.Н. Смирнов, Д.Д. Микелл, И.Г. Николаев, Т.Д. Аржанова, Д.С. Слот, Б.О. Шлейер, Х.Б. Куигли, М.Г. Хорнокер // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005б. — С. 36–42.

Керли, Л.Л. Репродуктивные показатели у самок амурских тигров в дикой природе / Л.Л. Керли, Д.М. Гудрич, И.Г. Николаев, Д.Д. Микелл, Б.О. Шлейер, Е.Н. Смирнов, Х.Б. Куигли, М.Г. Хорнокер // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005а. — С. 61–69.

Ковальчук, Н.И. Тигровый дневник / Н.И. Ковальчук // Охота и охотничье хозяйство. — 1988. — № 11. — С. 33–35.

Колчин, С.А. Сигнальные деревья и опосредованная коммуникация медведей (*Ursus arctos*, *Ursus thibetanus*) и тигра (*Panthera tigris*) на Сихотэ-Алине / С.А. Колчин, С.В. Сутырина // Вестник охотоведения. — 2012. — Т. 9, № 1. — С. 5–16.

Костоглод, В.Е. Взаимоотношения амурского тигра с бурым и белогрудым

медведями в Приморском крае / В.Е. Костоглод // Редкие виды млекопитающих и их охрана. Материалы 2-го Всесоюзного совещания. — М.: Наука, 1977. — С. 131–133.

Костоглод, В.Е. Необходимость разработки способов отлова живых амурских тигров / В.Е. Костоглод // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. Материалы 3-го Всесоюзного совещания. — М.: ИЭМЭЖ и ВТО АН СССР, 1983. — С. 112–113.

Косыгин, Г.М. Справочные показатели тихоокеанских ластоногих / Г.М. Косыгин, А.Е. Кузин. — Владивосток: ТИНРО, 1979. — 130 с.

Крестов, П.В. Зональные подразделения и высотные пояса / П.В. Крестов // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. — Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. — С. 27–31.

Кривошеев, В.Г. Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель / В.Г. Кривошеев. — М.: Наука, 1984. — 360 с.

Кучеренко, С.П. Амурский тигр / С.П. Кучеренко // Охота и охотничье хозяйство. — 1994а. — № 1. — С. 10–12.

Кучеренко, С.П. Амурский тигр / С.П. Кучеренко // Охота и охотничье хозяйство. — 2004. — № 9. — С. 6–9.

Кучеренко, С.П. Амурский тигр (окончание) / С.П. Кучеренко // Охота и охотничье хозяйство. — 1994б. — № 2. — С. 14–18.

Кучеренко, С.П. Амурский тигр (современное распространение и численность) / С.П. Кучеренко // Охота и охотничье хозяйство. — 1970. — № 2. — С. 20–23.

Кучеренко, С.П. Воздействие амурского тигра на популяцию его жертв / С.П. Кучеренко // Редкие виды млекопитающих и их охрана. Материалы 2-го Всесоюзного совещания. — М.: Наука, 1977а. — С. 131–133.

Кучеренко, С.П. К экологии амурского тигра / С.П. Кучеренко // Охота и охотничье хозяйство. — 1972. — № 1. — С. 18–20.

Кучеренко, С.П. Проблема охраны и обеспечения сосуществования с человеком амурского тигра и бурого медведя / С.П. Кучеренко // Охрана хищных млекопитающих Дальнего Востока. Тезисы докладов конференции. — Владивосток: Дальнаука, 1982. — С. 83–86.

Кучеренко, С.П. Регулировать численность хищников / С.П. Кучеренко // Охота и охотничье хозяйство. — 1977б. — № 10. — С. 16–18.

Кучеренко, С.П. Тигр / С.П. Кучеренко. — М.: Агропромиздат, 1985. — 344 с.

Кучеренко, С.П. Цена охраны тигра / С.П. Кучеренко // Охота и охотничье хозяйство. — 1993. — № 2. — С. 16–19.

Макенов, М.Т. Демографическая характеристика домашних собак г. Омска / М.Т. Макенов, С.К. Бекова // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. — 2015. — Т. 8, № 3. — С. 362–372.

Маковкин, Л.И. Влияние амурского тигра на популяцию изюбра на юге Приморья / Л.И. Маковкин // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзного совещания. — М.: Наука, 1979. — С. 248–250.

Матюхина, Д.С. Использование метода пространственного моделирования Maxent для оценки влияния параметров окружающей среды на распространение амурского тигра на Дальнем Востоке России / Д.С. Матюхина, Д.Г. Микелл, А.А. Мурзин, Д.Г. Пикунов, П.В. Фоменко, В.В. Арамилев, М.Н. Литвинов, Г.П. Салькина, И.В. Серёдкин, И.Г. Николаев, А.В. Костыря, В.В. Гапонов, В.Г. Юдин, Ю.М. Дунищенко, Е.Н. Смирнов, В.Г. Коркишко // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных. — Владивосток: Рея, 2014. — С. 190–196.

Матюхина, Д.С. Оценка влияния параметров окружающей среды на распространение амурского тигра на дальнем востоке России с помощью метода пространственного моделирования / Д.С. Матюхина, Д.Г. Микелл, А.А. Мурзин, Д.Г. Пикунов, П.В. Фоменко, В.В. Арамилев, М.Н. Литвинов, Г.П. Салькина, И.В. Серёдкин, И.Г. Николаев, А.В. Костыря, В.В. Гапонов, В.Г. Юдин, Ю.М. Дунищенко, Е.Н. Смирнов, В.Г. Коркишко // Успехи наук о жизни. — 2014. — № 9. — С. 118–126.

Матюшкин, Е.Н. Амурский тигр. *Panthera tigris altaica* Temminck, 1884 / Е.Н. Матюшкин // Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Издание второе, переработанное и дополненное. — М.: Лесная промышленность, 1984. — Т. 1. — С. 47–48.

Матюшкин, Е.Н. Вехи тигровых троп / Е.Н. Матюшкин // Охота и охотничье хозяйство. — 1981. — № 10. — С. 10–11.

Матюшкин, Е.Н. Взаимоотношения с другими хищными млекопитающими / Е.Н. Матюшкин // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. — М.: Наука, 1985. — С. 355–370.

Матюшкин, Е.Н. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений) / Е.Н. Матюшкин // Поведение млекопитающих. — М.: Наука, 1977б. — С. 146–178.

Матюшкин, Е.Н. Деревья с тигровыми метками / Е.Н. Матюшкин // Охота и охотничье хозяйство. — 1987. — № 7. — С. 16–17.

Матюшкин, Е.Н. Зимние тропления и анализ избирательного освоения участков обитания у крупных хищных млекопитающих / Е.Н. Матюшкин // Управление поведением животных. Доклады участников 2-й Всесоюзной конференции по поведению животных. — М.: Наука, 1977а. — С. 197–198.

Матюшкин, Е.Н. Крупные хищники в системе долговременных экологических наблюдений / Е.Н. Матюшкин // Крупные хищники. Сборник научных трудов. — М.: ЦНИЛ Главохоты РФ, 1992а. — С. 4–9.

Матюшкин, Е.Н. Крупные хищники и падальщики Среднего Сихотэ-Алиня / Е.Н. Матюшкин // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 1974. — Т. 79, № 1. — С. 5–21.

Матюшкин, Е.Н. Методика учета тигра в заповедниках Приморья / Е.Н. Матюшкин, В.И. Животченко // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзного совещания. — М.: Наука, 1979. — С. 250–251.

Матюшкин, Е.Н. Особенности распространения и экологии амурского тигра как географической формы вида, освоившей экстремальные условия обитания / Е.Н. Матюшкин // I International tiger symposium (11–12 October 1978, Leipzig). — Leipzig: Zoological Garten, 1978. — P. 23–32.

Матюшкин, Е.Н. Приемы охоты и поведение у добычи амурского тигра / Е.Н. Матюшкин // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 1991. — Т. 96, № 1. — С. 10–27.

Матюшкин, Е.Н. Следы амурского тигра / Е.Н. Матюшкин, А.Г. Юдаков // Охота и охотничье хозяйство. — 1974. — № 5. — С. 12–17.

Матюшкин, Е.Н. Следы и метод тропления в изучении крупных хищных млекопитающих / Е.Н. Матюшкин // Зоологический журнал. — 2000. — Т. 79, № 4. — С. 412–429.

Матюшкин, Е.Н. Тигр и изюбрь на приморских склонах Среднего Сихотэ-Алиня / Е.Н. Матюшкин // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 1992б. — Т. 97, № 1. — С. 3–20.

Матюшкин, Е.Н. Тигры в Сихотэ-Алине / Е.Н. Матюшкин // Охота и охотничье хозяйство. — 1966. — № 1. — С. 14–15.

Матюшкин, Е.Н. История, современное состояние и перспективы охраны тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике / Е.Н. Матюшкин, А.А. Астафьев, В.А. Зайцев, В.Е. Костоглод, В.А. Палкин, Е.Н. Смирнов, Р.Г. Юдт // Хищные млекопитающие. Сборник научных трудов. — М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1981. — С. 76–118.

Матюшкин, Е.Н. Юг Дальнего Востока / Е.Н. Матюшкин, С.А. Подольский, К.Н. Ткаченко // Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. — М.: Наука, 2003. — С. 423–472.

Миквел, Д. Использование радиотелеметрии в изучении амурского тигра / Д. Миквел, Х. Квигли, М. Хорнокер // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 1993. — Т. 98, № 3. — С. 63–79.

Микелл, Д.Г. Проект «Амурский тигр»: научно обоснованное сохранение амурского тигра на Дальнем Востоке России / Д.Г. Микелл, Е.Н. Смирнов, Д.М. Гудрич, И.В. Серёдкин, А.А. Астафьев // Амурский тигр в северо-восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке. Международная научно-практическая конференция, 15–18 марта 2010 г., Владивосток: доклады. — Владивосток: Дальнаука, 2010. — С. 21–31.

Микелл, Д.Дж. Особенности питания амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике и на Дальнем Востоке России и возможности его сохранения / Д.Дж. Микелл, Л.Л. Керли, Д.М. Гудрич, Б.О. Шлейер, Е.Н. Смирнов, Х.Б. Куигли, М.Г. Хорнокер, И.Г. Николаев, Е.Н. Матюшкин // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005в. — С. 125–131.

Микелл, Д.Дж. Особенности питания тигрят, выпущенных в природу в Приамурье, Дальний Восток России / Д.Дж. Микелл, В.В. Рожнов, А.Н. Рыбин, Н.Н. Рыбин, И.В. Серёдкин, Ю.К. Петруненко, П.Л. Сонин, Е.Ю. Блиндченко, А.А. Ячменникова, П.А. Сорокин, М.Д. Чистополова, Х.А. Эрнандес-Бланко, С.В. Найденко // Материалы Международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих 25–27 ноября 2015 г. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. — С. 106–107.

Микелл, Д.Дж. Пространственно-иерархический анализ зависимости амурского тигра от местообитаний и видов-жертв / Д.Дж. Микелл, Е.Н. Смирнов, Т.У. Меррилл, А.И. Мысленков, Х.Б. Куигли, М.Г. Хорнокер, Б.О. Шлейер // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005а. — С. 132–146.

Микелл, Д.Дж. Тигр и волк в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике: конкуренция и влияние двух хищников на популяции жертв / Д.Дж. Микелл, Ф.А. Стивенс, Е.Н. Смирнов, Д.М. Гудрич, О.Ю. Заумыслова, А.И. Мысленков // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005б. — С. 146–155.

Насимович, А.А. Песец, лисица, енотовидная собака. Размещение запасов, экология, использование и охрана / А.А. Насимович, Ю.А. Исаков. — М.: Наука, 1985. — 158 с.

Николаев, И.Г. Гибель тигров прошлой зимой / И.Г. Николаев // Охота и охотничье хозяйство. — 1985. — № 9. — С. 18–19.

Николаев, И.Г. Группировка тигров и их кормовые ресурсы и среда обитания в бассейне р. Малиновка в 1970–2004 гг. / И.Г. Николаев // Международная конференция по сохранению амурского тигра, (Хабаровск, 25–27 сентября 2003 г.). — Владивосток: Дальнаука. 2006. — С. 201–210.

Николаев, И.Г. Нападения тигров на человека в Приморском (Уссурийском) крае в XIX–XXI столетиях / И.Г. Николаев // Вестник ДВО РАН. — 2014. — № 3. — С. 39–52.

Николаев, И.Г. Тигр и человек в конфликтных ситуациях / И.Г. Николаев, В.Г. Юдин // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 1993. — Т. 98, № 3. — С. 23–36.

Никольская, В.В. Юг Дальнего Востока / В.В. Никольская // Дальний Восток и берега морей, омывающих территорию СССР. — М.: Наука, 1982. — С. 155–194.

Ошмарин, П.Г. Следы в природе / П.Г. Ошмарин, Д.Г. Пикунов. — М.: Наука, 1990. — 290 с.

Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих (2 изд.) / И.Я. Павлинов. — М.: издательство МГУ, 2006. — 297 с.

Пернатъев, Ю. Справочник по животноводству и ветеринарии. Все, что нужно знать / Ю. Пернатъев. — М.: Книжный клуб «Клуб семейного досуга», 2017. — 352 с.

Петропавловский, Б.С. Пожары и их влияние на природные экосистемы

Центрального Сихотэ-Алиня / Б.С. Петропавловский, А.А. Астафьев. — Владивосток: Дальнаука, 2010. — 264 с.

Петруненко, Ю.К. Двигательная активность амурского тигра около добытых им жертв / Ю.К. Петруненко, И.В. Серёдкин, Д.Г. Микелл // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции 14–18 апреля 2014 г., г. Черноголовка. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. — С. 94.

Петруненко, Ю.К. Размер хищничества амурского тигра по данным GPS-слежения / Ю.К. Петруненко, И.В. Серёдкин, Д.Г. Микелл, К.С. Миллер // Актуальные проблемы современной териологии: тезисы докладов (18–22 сентября 2012 г., Новосибирск). — Новосибирск: Сибрегион Инфо, 2012б. — С. 123.

Петруненко, Ю.К. Спутниковые технологии в изучении амурского тигра / Ю.К. Петруненко, И.В. Серёдкин, К.С. Миллер, Д.Г. Микелл // Международная научно-практическая конференция «Инновационные технологии в ветеринарной медицине, животноводстве и природоохранном комплексе Дальневосточного региона» ФГБОУ ВПО «Приморская ГСХА»: Сборник научных статей. — Уссурийск: ФГБОУ ВПО «Приморская ГСХА», 2012в. — С. 192–197.

Петруненко, Ю.К. Эффективность переселения крупных хищных млекопитающих в конфликтных ситуациях с человеком / Ю.К. Петруненко, И.В. Серёдкин, Д.Г. Микелл, К.С. Миллер // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. — 2012а. — Т. 14, № 1. — С. 1915–1919.

Пикунов, Д.Г. Амурский тигр / Д.Г. Пикунов, В.К. Абрамов, И.Г. Николаев // Красная книга Приморского края. Животные. — Владивосток: Апельсин, 2005. — С. 380–382.

Пикунов, Д.Г. Амурский тигр и его влияние на диких копытных Приморья / Д.Г. Пикунов // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. Материалы 3-го Всесоюзного совещания. — М.: ИЭМЭЖ и ВТО АН СССР, 1983. — С. 128–129.

Пикунов, Д.Г. Амурский тигр (история изучения, динамика ареала, численности, экология и стратегия охраны) / Д.Г. Пикунов, И.В. Серёдкин, В.А. Солкин. — Владивосток: Дальнаука, 2010. — 104 с.

Пикунов, Д.Г. Зимние следовые учеты амурского тигра на Дальнем Востоке России (методика и история проведения учетов) / Д.Г. Пикунов, Д.Г. Микелл, И.В. Серёдкин, И.Г. Николаев, Ю.М. Дунишенко. — Владивосток: Дальнаука,

2014. — 132 с.

Пикунов, Д.Г. Крупные хищники и копытные юго-запада Приморского края / Д.Г. Пикунов, И.В. Серёдкин, В.В. Арамилев, И.Г. Николаев, А.А. Мурзин. — Владивосток: Дальнаука, 2009б. — 96 с.

Пикунов, Д.Г. Методика учета амурских тигров / Д.Г. Пикунов, В.И. Базыльников, А.Г. Юдаков, И.Г. Николаев, В.К. Абрамов // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. Материалы 3-го Всесоюзного совещания. — М.: ИЭМЭЖ и ВТО АН СССР, 1983а. — С. 132–133.

Пикунов, Д.Г. Методы изучения и экологические основы охраны тигра в Приморье / Д.Г. Пикунов, В.И. Базыльников, В.В. Рыбачук // Изучение и охрана редких и исчезающих видов животных фауны СССР. — М.: Наука, 1985. — С. 70–74.

Пикунов, Д.Г. Мониторинг состояния популяций крупных хищных млекопитающих на юго-западе Приморского края / Д.Г. Пикунов, И.В. Серёдкин, А.С. Мухачева // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2009а. — Т. 11, № 1(2). — С. 124–128.

Пикунов, Д.Г. Организация и методика учета амурского тигра / Д.Г. Пикунов, А.П. Брагин // Организация и методика учета промысловых и редких млекопитающих и птиц Дальнего Востока. — Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 1987. — С. 39–42.

Пикунов, Д.Г. Поиск и преследование жертвы амурским тигром / Д.Г. Пикунов, В.И. Базыльников, Г.Ф. Бромлей // I International tiger symposium (11–12 October 1978, Leipzig). — Leipzig: Zoological Garten, 1978. — P. 13–23.

Пикунов, Д.Г. Размеры хищничества амурских тигров / Д.Г. Пикунов // Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока СССР. Материалы конференции. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 71–75.

Пикунов, Д.Г. Следы диких животных Дальнего Востока / Д.Г. Пикунов, Д.Г. Микелл, Ю.М. Дунищенко, Л.И. Мысленков, И.Г. Николаев, И.В. Серёдкин. — Владивосток: Дальнаука, 2004. — 96 с.

Пикунов, Д.Г. Современный ареал, численность и структура распределения тигров в Приморском крае / Д.Г. Пикунов, В.И. Базыльников, В.Н. Рыбачук, В.К. Абрамов // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. Материалы 3-го Всесоюзного совещания. — М.: ИЭМЭЖ и ВТО АН СССР, 1983б. — С. 130–131.

Пикунов, Д.Г. Стратегия охраны редких видов в связи с экономическим развитием

Дальнего Востока / Д.Г. Пикунов // Современные проблемы биосферы: Экологические аспекты развития производительных сил Дальнего Востока. — М.: Наука, 1992. — С. 82–92.

Пикунов, Д.Г. Численность тигров на Дальнем Востоке СССР / Д.Г. Пикунов // V съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР. — М.: ВТО АН СССР, 1990. — Т. 2. — С. 102–103.

Приходько, В.И. Кабарга: происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация / В.И. Приходько. — М.: ГЕОС, 2003. — 443 с.

Раков, Н.В. Современное распространение тигра в Амуро-Уссурийском крае / Н.В. Раков // Зоологический журнал. — 1965. — Т. 44, № 3. — С. 433–441.

Рихтер, Г.Д. Снежный покров, его формирование и свойства / Г.Д. Рихтер. — М. — Л.: АН СССР, 1945. — 120 с.

Рожнов, В.В. Видовая диагностика оленей — пищевых объектов амурского тигра (по микроструктуре остевых волос из экскрементов хищника) / В.В. Рожнов, О.Ф. Чернова, Т.В. Перфилова. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011а. — 49 с.

Рожнов, В.В. Восстановление популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) на северо-западе ареала / В.В. Рожнов, С.В. Найденко, Х.А. Эрнандес-Бланко, М.Д. Чистополова, П.А. Сорокин, А.А. Ячменникова, Е.Ю. Блудченко, А.Ю. Калинин, В.А. Кастрикин // Зоологический журнал. — 2021. — Т. 100, № 1. — С. 79–103.

Рожнов, В.В. Использование спутниковых радиомаяков для изучения участка обитания и активности амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) / В.В. Рожнов, Х.А. Эрнандес-Бланко, В.С. Лукаревский, С.В. Найденко, П.А. Сорокин, М.Н. Литвинов, А.К. Котляр, Д.С. Павлов // Зоологический журнал. — 2011б. — Т. 90, № 5. — С. 580–594.

Рожнов, В.В. Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек / В.В. Рожнов, А.А. Ячменникова, С.В. Найденко, Х.А. Эрнандес-Бланко, М.Д. Чистополова, П.А. Сорокин, Д.В. Добрынин, О.В. Сухова, А.Д. Поярков, Н.А. Дронова, С.А. Трепет, А.Б. Пхитиков, Р.Х. Пшегусов, М.Р.Д. Магомедов. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. — 121 с.

Рожнов, В.В. Сезонные изменения кормовой базы амурского тигра: опыт применения матрицы фотоловушек / В.В. Рожнов, С.В. Найденко, Х.А. Эрнандес-Бланко,

В.С. Лукаревский, П.А. Сорокин, М.В. Маслов, М.Н. Литвинов, А.К. Котляр // Зоологический журнал. — 2012. — Т. 6, № 91. — С. 746–756.

Рожнов, В.В. Участок обитания самки дальневосточного леопарда (*Panthera pardus orientalis*, Carnivora, Felidae), его структура и использование на протяжении годового цикла / В.В. Рожнов, М.Д. Чистополова, В.С. Лукаревский, Х.А. Эрнандес-Бланко, С.В. Найденко, П.А. Сорокин // Зоологический журнал. — 2015. — Т. 94, № 5. — С. 593–603.

Рожнов, В.В. Частота успешных охот тигра и леопарда на копытных по данным GPS-ошейников / В.В. Рожнов, М.Д. Чистополова, Х.А. Эрнандес-Бланко, В.С. Лукаревский, С.В. Найденко // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. — С. 106–107.

Росстат. Численность населения Российской Федерации по муниципальным образованиям на 1 января 2013 года [электронный ресурс] // Росстат. — 2013. — Режим доступа: <https://rosstat.gov.ru/compendium/document/13282/>

Салькина, Г.П. Амурский тигр и его биоценотические связи в южном Сихотэ-Алине / Г.П. Салькина // Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. — Владивосток, 2003. — 172 с.

Салькина, Г.П. Браконьерство как главный фактор смертности амурского тигра / Г.П. Салькина // Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке: Международная научно-практическая конференция, 15–18 марта 2010 г., Владивосток: доклады. — Владивосток: Дальнаука, 2010. — С. 143–146.

Салькина, Г.П. Влияние численности тигра и волка на некоторые виды хищных млекопитающих юго-восточного Сихотэ-Алиня / Г.П. Салькина, Д.Ю. Еремин // Вестник Тамбовского университета. Серия естественные и технические науки. — 2017. — Т. 22, № 5. — С. 984–988.

Салькина, Г.П. Методы изучения и охрана амурского тигра в Лазовском заповеднике / Г.П. Салькина // Материалы международной конференции по сохранению амурского тигра. Хабаровск, 25–27 сентября 2003 г. — Владивосток: Дальнаука, 2006. — С. 157–165.

Салькина, Г.П. Сопряжённая динамика численности тигра и копытных животных в Лазовском заповеднике / Г.П. Салькина, В.С. Колесников, Д.Ю. Еремин // Современная

наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия естественные и технические науки. — 2018. — № 7. — С. 25–34.

Салькина, Г.П. Численность минимальной жизнеспособной популяции амурского тигра и плотность копытных / Г.П. Салькина // Заповедное дело. Научно-методические записки комиссии по заповедному делу. — 1999. — № 5. — С. 95–100.

Самойлова, Е.С. Трофическая экология личинок жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) / Е.С. Самойлова // Успехи современной биологии. — 2018. — Т. 138, № 1. — С. 95–112.

Серёдкин, И.В. Выводковые логова тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике / И.В. Серёдкин, Д.М. Гудрич, Е.Н. Смирнов, Д.Д. Микелл, Л.Л. Керли // Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов: сборник научных трудов: к 75-летию Сихотэ-Алинского заповедника. — Владивосток: Дальнаука, 2012б. — С. 208–215.

Серёдкин, И.В. Корма растительного происхождения в питании бурого медведя Сихотэ-Алиня / И.В. Серёдкин // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. — 2012. — Т. 14, № 1(8). — С. 1920–1924.

Серёдкин, И.В. Межвидовое взаимодействие тигров и медведей на жертвах тигров / И.В. Серёдкин, Д.Г. Микелл, Ю.К. Петруненко // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции 14–18 апреля 2014 г., г. Черноголовка. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. — С. 117.

Серёдкин, И.В. Первая инвентаризация териофауны национального парка «Бикин» / И.В. Серёдкин, Д.Г. Пикунов, А.М. Паничев, В.Н. Бочарников, Ю.К. Петруненко // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. — 2016. — № 1–2 (8–9). — С. 143–178.

Серёдкин, И.В. Пищевой рацион амурского тигра в среднем Сихотэ-Алине / И.В. Серёдкин, Д.Г. Микелл, А.С. Мухачева, Ю.К. Петруненко, Д.М. Гудрич // Актуальные проблемы современной териологии: тезисы докладов (18–22 сентября 2012 г., Новосибирск). — Новосибирск: Сибрегион Инфо, 2012а. — С. 132.

Система охраны амурского тигра [электронный ресурс] // Центр «Амурский тигр». — 2019. — Режим доступа: <http://amur-tiger.ru/ru/projects/protectingthetiger/>

Слот, Д.С. Кто царь зверей? Исторические и современные данные о весе тела диких и содержащихся в неволе амурских тигров в сравнении с другими

подвидами / Д.С. Слот, Д.Д. Микелл, Д.М. Гудрич, И.Г. Николаев, Е.Н. Смирнов, Б.О. Шлейер, К. Трейлор-Хольцер, С. Кристи, Т.Д. Аржанова, Д.Л.Д. Смит, К.У. Карант // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005. — С. 25–35.

Смирнов, Д.Г. К вопросу о трофической экологии и хищничестве гигантской вечерницы (*Nyctalus lasiopterus*) в России / Д.Г. Смирнов, В.П. Вехник // Известия РАН, Серия биологическая. — 2013. — № 2. — С. 227–234.

Смирнов Е. Проект «Амурский тигр» / Е. Смирнов, Д. Микуэлл, И. Николаев, Д. Пикунов, М. Хорнокер, Х. Квигли, Н. Рыбин, А. Костыря, Б. Шляер // Охота и охотничье хозяйство. — 1996. — № 6. — С. 16–18.

Смирнов, Е.Н. Группировка тигров Сихотэ-Алинского заповедника и сопредельной территории в 80-е годы / Е.Н. Смирнов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 1993. — Т. 98, № 3. — С. 37–44.

Смирнов, Е.Н. Динамика популяции амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике: 1966–2003 / Е.Н. Смирнов, Д.Дж. Микелл // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005. — С. 75–83.

Смирнов, Е.Н. Динамика популяции амурского тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике / Е.Н. Смирнов, Д.Д. Микуэлл // Верхом на тигре, или в поисках гармонии. Сохранение тигров в антропогенных ландшафтах. — М.: Книжный дом «Университет», 1999. — С. 53–63.

Смирнов, Е.Н. Многолетние наблюдения за изменениями численности тигра и волка в Сихотэ-Алинском заповеднике / Е.Н. Смирнов // Охраняемые природные территории Советского Союза, их задачи и некоторые итоги исследования. — М.: Центр международных проектов ГКНТ, 1983. — С. 229–231.

Смирнов, Е.Н. Показатели воспроизводства популяции амурского тигра / Е.Н. Смирнов // Зоологический журнал. — 1986. — Т. 65, № 8. — С. 1237–1244.

Смирнов, Е.Н. Показатели плодовитости амурского тигра / Е. Смирнов, Д. Микуэлл, И. Николаев, М. Хорнокер, Д. Пикунов, Х. Квигли, Д. Гудрич, Л. Керли, Б. Шляер, Н. Рыбин, А. Костыря // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. Тезисы докладов Международного совещания 9–11 апреля 1997 г. — М.: Териологическое общество при РАН, 1997. — С. 89.

Смирнова, Е.А. Климат / Е.А. Смирнова, М.Н. Громыко // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. — Владивосток: Примполиграфкомбинат, 2006. — С. 20–29.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С.С. Харкевич. — Л., СПб.: Наука, 1985–1996. — Т. 1–8.

Стивенс, Ф.А. Анализ динамики населения копытных в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / Ф.А. Стивенс, О.Ю. Заумыслова, А.А. Астафьев, Г.Д. Хейвард, Д.Д. Микелл. — Владивосток: Дальнаука, 2012. — 164 с.

Стивенс, Ф.А. Анализ многолетней динамики численности копытных в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / Ф.А. Стивенс, О.Ю. Заумыслова, А.И. Мысленков, Г.Д. Хейвард, Д.Дж. Микелл // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005б. — С. 113–125.

Стивенс, Ф.А. Оценка плотности копытных по данным зимних маршрутных учетов в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / Ф.А. Стивенс, О.Ю. Заумыслова, Г.Д. Хейвард, Д.Дж. Микелл // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005а. — С. 97–112.

Сутырина, С.В. Рысь в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / С.В. Сутырина, Д.М. Гудрич, Д.Г. Микелл // Структурная организация и динамика природных комплексов Сихотэ-Алинского биосферного заповедника. — Владивосток: Примполиграфкомбинат, 2005. — С. 333–341.

Ткаченко, К.Н. Особенности питания амурского тигра *Panthera tigris altaica* (Carnivora, Felidae) в густонаселенной местности (на примере Большехехцирского заповедника и его окрестностей) / К.Н. Ткаченко // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. — 2012. — № 3. — С. 336–345.

Ткаченко, К.Н. Особенности поведения амурского тигра *Panthera tigris altaica* (Carnivora, Felidae) в антропогенной среде / К.Н. Ткаченко // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 2016. — Т. 121, № 3. — С. 12–19.

Утенкова, А.П. Гидрография / А.П. Утенкова // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. — Владивосток: Примполиграфкомбинат, 2006. — С. 20.

Формозов, А.Н. Спутник следопыта / А.Н. Формозов. — М.: Издательство Московского университета, 1989. — 320 с.

Формозов, А.Н. Формула для количественного учета млекопитающих по следам / А.Н. Формозов // Зоологический журнал. — 1932. — Т. 11, № 2. — С. 65–66.

Храмцов, В.С. О взаимоотношениях медведей и тигров в отрогах Заповедного хребта / В.С. Храмцов // Медведи России и прилегающих стран — состояние популяции. Материалы 6-го совещания специалистов, изучающих медведей. — Ч. 2. — М.: Центрально-Лесной государственный заповедник, 1993. — С. 70–72.

Храмцов, В.С. О нападениях тигра на медведей в Лазовском заповеднике / В.С. Храмцов, В.И. Животченко // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. Материалы 3-го Всесоюзного совещания. — М.: ИЭМЭЖ и ВТО АН СССР, 1983. — С. 139–140.

Храмцов, В.С. О численности белогрудого медведя на юго-востоке Приморья и воздействующих на нее факторах / В.С. Храмцов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 1983. — Т. 88, № 3. — С. 27–28.

Чистополова, М.Д. Использование пространства самкой тигра после родов / М.Д. Чистополова, В.В. Рожнов, Х.А. Эрнандес-Бланко, С.В. Найденко, В.С. Лукаревский, П.А. Сорокин, М.Н. Литвинов, А.К. Котляр // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. — С. 140–141.

Чэпрон, Г. Влияние браконьерства на популяцию тигра на Дальнем востоке России / Г. Чэпрон, Д.Д. Микелл, Д.М. Гудрич, А. Ламберт, С. Легендре, Д. Клобер // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. — Владивосток: ПСП, 2005. — С. 191–198.

Юдаков, А.Г. О влиянии тигра на численность копытных / А.Г. Юдаков // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана. Сборник материалов. — М.: Наука, 1973. — С. 93–94.

Юдаков, А.Г. О протяжении суточного хода амурского тигра / А.Г. Юдаков, И.Г. Николаев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. — 1979. — Т. 84, № 1. — С. 13–19.

Юдаков, А.Г. Снег как экологический фактор в жизни амурского тигра / А.Г. Юдаков, И.Г. Николаев // Редкие виды млекопитающих и их охрана: материалы II Всесоюзного совещания. — Москва: Наука, 1977. — С. 157–158.

Юдаков, А.Г. Экология амурского тигра. По зимним стационарным наблюдениям

1970–1976 гг. в западной части Среднего Сихотэ-Алиня / А.Г. Юдаков, И.Г. Николаев. — М.: Наука, 1987. — 152 с.

Юдаков, А.Г. Экология *Panthera tigris altaica* / А.Г. Юдаков // Первый Международный конгресс по млекопитающим, 6–12 июня 1974 г. — М.: ВИНТИ, 1974. — С. 354–355.

Юдаков, А.Г. Убежища амурского тигра / А.Г. Юдаков, И.Г. Николаев // 4-й съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР. Тезисы докладов. — М.: ВТО АН СССР, 1986. — С. 390–391.

Юдин, В.Г. Возрастные изменения плантарной мозоли амурского тигра / В.Г. Юдин // Материалы международной конференции по сохранению амурского тигра. Хабаровск, 25–27 сентября 2003 г. — Владивосток: Дальнаука, 2006. — С. 165–170.

Юдин, В.Г. Волк Дальнего Востока России / В.Г. Юдин. — Благовещенск: ДВО РАН, 1992. — 311 с.

Юдин, В.Г. Енотовидная собака Приморья и Приамурья / В.Г. Юдин. — М.: Наука, 1977. — 161 с.

Юдин, В.Г. Индивидуальные и возрастные особенности размеров больших мозолей амурского тигра / В.Г. Юдин // Многолетние наблюдения в ООПТ: история, современное состояние, перспективы. — Красноярск: Кларетианум, 2005. — С. 170–179.

Юдин, В.Г. Лисица Дальнего Востока СССР / В.Г. Юдин. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. — 284 с.

Юдин, В.Г. О хищниках и хищничестве / В.Г. Юдин // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. Материалы VII международной научно-практической конференции. — Иркутск: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2018. — С. 202–208.

Юдин, В.Г. Отряд Carnivora — Хищные / В.Г. Юдин // Наземные млекопитающие Дальнего Востока. Определитель. — М.: Наука, 1984. — С. 212–316.

Юдин, В.Г. Питание крупных хищников (на примере тигра): методологический анализ / В.Г. Юдин // Вестник охотоведения. — 2008. — Т. 5, № 2. — С. 115–132.

Юдин, В.Г. Рысь Дальнего Востока России / В.Г. Юдин, Е.В. Юдина. — Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2019. — 424 с.

Юдин, В.Г. Следы тигра во времени и пространстве / В.Г. Юдин // Амурский тигр в северо-восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке. Международная

научно-практическая конференция, 15–18 марта 2010 г., Владивосток: доклады. — Владивосток: Дальнаука, 2010. — С. 151–159.

Юдин, В.Г. Тигр Дальнего Востока России / В.Г. Юдин, Е.В. Юдина. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — 485 с.

Юдин, В.Г. Тигр и волк на Сихотэ-Алине / В.Г. Юдин // Крупные хищники Голарктики. — М.: У Никитинских ворот, 2016. — С. 302–310.

Юдин, В.Г. Экология питания тигра / В.Г. Юдин // Охота и охотничье хозяйство. — 1990. — № 11. — С. 10–13.

Юдина, Е.В. Аспекты биологии и разведения енотовидной собаки, барсука, рыси и дальневосточного кота / Е.В. Юдина, В.Г. Юдин. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. — 40 с.

Ячменникова, А.А. Интеграция данных для разработки универсальной шкалы постнатального онтогенеза тигрят / А.А. Ячменникова, В.В. Рожнов, Е.Ю. Блиндченко, А.Д. Поярков, А.А. Коренькова, А.А. Штейман // Журнал общей биологии. — 2017. — Т. 78, № 4. — С. 40–51.

Ackerman, B.B. Predictive energetics models for cougars / B.B. Ackerman, F.G. Lindzey, T.P. Hemker // Cats of the World: Biology, Conservation, and Management. — Washington: National Wildlife Federation, 1986. — P. 333–352.

Ackerman, B.B. Cougar food habits in southern Utah / B.B. Ackerman, F.G. Lindzey, T.P. Hemker // Journal of Wildlife Management. — 1984. — Vol. 48, no. 1. — P. 147–155.

Anderson, C.R. Estimating cougar predation rates from GPS location clusters / C.R. Anderson, F.G. Lindzey // Journal of Wildlife Management. — 2003. — Vol. 67, no. 2. — P. 307–316.

Anderson, D.J. The home range: a new nonparametric estimation technique / D.J. Anderson // Ecology. — 1982. — Vol. 63, no. 1. — P. 103–112.

Bacon, M.M. Do GPS clusters really work? Carnivore diet from scat analysis and GPS telemetry methods / M.M. Bacon, G.M. Bencic, M.T. Epp, M.S. Boyce // Wildlife Society Bulletin. — 2011. — Vol. 35, no. 4. — P. 409–415.

Baghdadi, N. QGIS and generic tools, volume 1 / N. Baghdadi, C. Mallet, M. Zribi. — London: ISTE ltd., 2018. — 298 p.

Balme, G. Feeding habitat selection by hunting leopards *Panthera pardus* in a woodland savanna: prey catchability versus abundance / G. Balme, L. Hunter, R. Slotow // Animal

Behaviour. — 2007. — Vol. 74, no. 3. — P. 589–598.

Barlow, A.C.D. Female tiger *Panthera tigris* home range size in the Bangladesh Sundarbans: the value of this mangrove ecosystem for the species-conservation / A.C.D. Barlow, J.L.D. Smith, I.U. Ahmad, A.N.M. Hossain, M. Rahmanand, A. Howlader // *Oryx*. — 2011. — Vol. 45, no. 1. — P. 125–128.

Berteaux, D. Effect of carrying a radiocollar on expenditure of energy by meadow voles / D. Berteaux, F. Masseboeuf, J.-M. Bonzom, J.-M. Bergeron, D.W. Thomas, H. Lapierre // *Journal of Mammalogy*. — 1996. — Vol. 77, no. 2. — P. 359–363.

Bivand, R. Maptools: tools for handling spatial objects [Электронный ресурс] / R. Bivand, N. Lewin-Koh // R package. — 2020. — Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=maptools>.

Bivand, R. Rgdal: bindings for the “geospatial” data abstraction library [Электронный ресурс] / R. Bivand, T. Keitt, B. Rowlingson // R package. — 2020. — Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>.

Bivand, R. Rgeos: interface to geometry engine — open source (“GEOS”) [Электронный ресурс] / R. Bivand, C. Rundel // R package. — 2020. — Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>.

Bivand, R.S. Applied spatial data analysis with R, second edition / R.S. Bivand, E. Pebesma, V. Gomez-Rubio. — New-York: Springer, 2013. — 405 p.

Bleeker, S.E. External validation is necessary in prediction research / S.E. Bleeker, H.A. Moll, E. Steyerberg, A.R.T. Donders, G. Derksen-Lubsen, D.E. Grobbee, K.G.M. Moons // *Journal of Clinical Epidemiology*. — 2003. — Vol. 56, no. 9. — P. 826–832.

Boyce, M.S. Evaluating resource selection functions / M.S. Boyce, P.R. Vernier, S.E. Nielsen, F.K.A. Schmiegelow // *Ecological Modelling*. — 2002. — Vol. 157, no. 2–3. — P. 281–300.

Brooks, C. Effects of Global Positioning System collar weight on zebra behavior and location error / C. Brooks, C. Bonyongo, S. Harris // *Journal of Wildlife Management*. — 2008. — Vol. 72, no. 2. — P. 527–534.

Burnham, K.P. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach / K.P. Burnham, D.R. Anderson. — New-York: Springer-Verlag, 2002. — 488 p.

Calenge, C. The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space

and habitat use by animals / C. Calenge // *Ecological Modelling*. — 2006. — Vol. 197, no. 3–4. — P. 516–519.

Carr, G.M. The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion / G.M. Carr, D.W. Macdonald // *Animal Behaviour*. — 1986. — Vol. 34, no. 5. — P. 1540–1549.

Carroll, C. Spatial viability analysis of Amur tiger *Panthera tigris altaica* in the Russian Far East: the role of protected areas and landscape matrix in population persistence / C. Carroll, D.G. Miquelle // *Journal of Applied Ecology*. — 2006. — Vol. 43, no. 6. — P. 1056–1068.

Cavalcanti, S.M.C. Kill rates and predation patterns of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil / S.M.C. Cavalcanti, E.M. Gese // *Journal of Mammalogy*. — 2010. — Vol. 91, no. 3. — P. 722–736.

Caughley, G. Mortality patterns in mammals / G. Caughley // *Ecology*. — 1966. — Vol. 47. — P. 906–918.

Chapron, G. The impact on tigers of poaching versus prey depletion / G. Chapron, D.G. Miquelle, A. Lambert, J.M. Goodrich, S. Legendre, J. Clobert // *Journal of Applied Ecology*. — 2008. — Vol. 45, no. 6. — P. 1667–1674.

Chundawat, R.S. Tigers in Panna: preliminary results from an Indian tropical dry forest / R.S. Chundawat, N. Gogate, A.J.T. Johnsingh // *Riding the Tiger: Tiger Conservation in Human-Dominated Landscapes*. — Cambridge: Cambridge University Press, 1999. — P. 123–129.

Cressie, N.A.C. Statistics for spatial data / N.A.C. Cressie. — New-York: Wiley, 1993. — 928 p.

Davidson, Z. Seasonal diet and prey preference of the African lion in a waterhole-driven semi-arid savanna [Электронный ресурс] / Z. Davidson, M. Valeix, F. Van Kesteren, A.J. Loveridge, J.E. Hunt, F. Murindagomo, D.W. Macdonald // *PLoS ONE*. — 2013. — Vol. 8, no. 2. — Режим доступа: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0055182>.

de Wet, T. Physical capture of carnivores / T. de Wet // *The Capture and Care Manual*. — Pretoria: Wildlife Decision Support Services and South African Veterinary Foundation, 1993. — P. 255–262.

Dimiceli, C. MOD44B MODIS/Terra vegetation continuous fields yearly L3 global 250m SIN grid V006 [Электронный ресурс] / C. Dimiceli, M. Carroll, R. Sohlberg,

D.H. Kim, M. Kelly, J.R.G. Townshend // NASA EOSDIS Land Processes DAAC. — 2015. — Режим доступа: <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD44B.006>.

Dormann, C.F. Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy / C.F. Dormann, S.J. Schymanski, J. Cabral, I. Chuine, C. Graham, F. Hartig, M. Kearney, X. Morin, C. Römermann, B. Schröder, A. Singer // *Journal of Biogeography*. — 2012. — Vol. 39, no. 12. — P. 2119–2131.

Dou, H. Prey selection of Amur tigers in relation to the spatiotemporal overlap with prey across the Sino–Russian border / H. Dou, H. Yang, J.L.D. Smith, L. Feng, T. Wang, J. Ge // *Wildlife Biology*. — 2019. — Vol. 2019, no. 1. — P. 1–11.

Duong, T. Ks: kernel smoothing [Электронный ресурс] / T. Duong // R package. — 2020. — Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=ks>.

Durant, S.M. Factors affecting life and death in Serengeti cheetahs: environment, age, and sociality / S.M. Durant, M. Kelly, T.M. Caro // *Behavioral Ecology*. — 2004. — Vol. 15, no. 1. — P. 11–22.

Efron, B. The bootstrap and modern statistics / B. Efron // *Journal of the American Statistical Association*. — 2000. — Vol. 95, no. 452. — P. 1293–1296.

Farhadinia, M.S. Persian leopard predation patterns and kill rates in the Iran — Turkmenistan borderland / M.S. Farhadinia, P.J. Johnson, L.T.B. Hunter, D.W. Macdonald // *Journal of Mammalogy*. — 2018. — Vol. 99, no. 3. — P. 713–723.

Fick, S.E. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas / S.E. Fick., R.J. Hijmans // *International Journal of Climatology*. — 2017. — Vol. 37, no. 12. — P. 4302–4315.

Fieberg, J. Correlation and studies of habitat selection: problem, red herring or opportunity? / J. Fieberg, J. Matthiopoulos, M. Hebblewhite, M.S. Boyce, J.L. Frair // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. — 2010. — Vol. 365, no. 1550. — P. 2233–2244.

Fisher, R.A. On the interpretation of χ^2 from contingency tables, and the calculation of P / R.A. Fisher // *Journal of the Royal Statistical Society*. — 1922. — Vol. 85, no. 1. — P. 87–94.

Frank, L. Foot snares: an effective method for capturing African lions / L. Frank, D. Simpson, R. Woodroffe // *Wildlife Society Bulletin*. — 2003. — Vol. 31, no. 1. — P. 309–314.

Franke, A. Prediction of wolf (*Canis lupus*) kill-sites using hidden Markov models / A. Franke, T. Caelli, G. Kuzyk, R.J. Hudson // *Ecological Modelling*. — 2006. — Vol. 197, no. 1–2. — P. 237–246.

Furusaka, S. Estimating the seasonal energy balance in Asian black bears and associated factors [Электронный ресурс] / S. Furusaka, K. Tochigi, K. Yamazaki, T. Naganuma, A. Inagaki, S. Koike // *Ecosphere*. — 2019. — Vol. 10, no. 10. — P. 237–246. — Режим доступа: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/ecs2.2891>.

Garvey, J.E. *Trophic Ecology*. 1st Edition / J.E. Garvey, M. Whiles. — Boca Raton: CRC Press, 2017. — 393 p.

Gelwick, F.P. *Trophic Relations of Stream Fishes* / F.P. Gelwick, P.B. McIntyre // *Methods in Stream Ecology*. — Cambridge: Academic Press, 2017. — P. 611–635.

Gervasi, V. Decomposing risk: landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates / V. Gervasi, H. Sand, B. Zimmermann, J. Mattisson, P. Wabakken, J.D.C. Linnell // *Ecological Applications*. — 2013. — Vol. 23, no. 7. — P. 1722–1734.

Gese, E.M. Identification of kill sites from GPS clusters for jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil / E.M. Gese, P.A. Terletzky, S.M.C. Cavalcanti // *Wildlife Research*. — 2016. — Vol. 43, no. 2. — P. 130–139.

Gheler-Costa, C. Trophic ecology of the puma (*Puma concolor*) within an agricultural ecosystem / C. Gheler-Costa, G.P. Botero, L. Reia, G. De Cassia, F.H. Comin, L.M. Verdade // *Revista em Agronegocio e Meio Ambiente*. — 2018. — Vol. 11, no. 1. — P. 203–225.

Gitzen, R.A. Bandwidth selection for fixed-kernel analysis of animal utilization distributions / R.A. Gitzen, J.J. Millspaugh, B.J. Kernohan // *The Journal of Wildlife Management*. — 2006. — Vol. 70, no. 5. — P. 1334–1344.

Gitzen, R.A. Comparison of least-squares cross-validation bandwidth options for kernel home-range estimation // R.A. Gitzen, J.J. Millspaugh // *Wildlife Society Bulletin*. — 2003. — Vol. 31, no. 3. — P. 823–831.

Global Tiger Initiative Secretariat. Global tiger recovery program (2010–2022) [Электронный ресурс] / Global Tiger Initiative Secretariat // The World Bank. — 2011. — Режим доступа: <https://amurinfocenter.org/en/docs/documents/global-tiger-recovery-program-2010-2022/>

Goodrich, J.M. Capture and chemical anesthesia of Amur (Siberian)

tigers / J.M. Goodrich, L.L. Kerley, B.O. Schleyer, D.G. Miquelle, K.S. Quigley, E.N. Smirnov, I.G. Nikolaev, H.B. Quigley, M.G. Hornocker // *Wildlife Society Bulletin*. — 2001. — Vol. 29, no. 2. — P. 533–542.

Goodrich, J.M. Spatial structure of Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*) on Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik, Russia / J.M. Goodrich, D.G. Miquelle, E.N. Smirnov, L.L. Kerley, H.B. Quigley // *Journal of Mammalogy*. — 2010. — Vol. 91, no. 3. — P. 737–748.

Goodrich, J.M. Survival rates and causes of mortality of Amur tigers on and near the Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik / J.M. Goodrich, L.L. Kerley, E.N. Smirnov, D.G. Miquelle, L. McDonald, H.B. Quigley, M.G. Hornocker, T. McDonald // *Journal of Zoology*. — 2008. — Vol. 276, no. 4. — P. 323–329.

Goodrich, J.M. Tiger telemetry / J.M. Goodrich, D.G. Miquelle // *Tigers of the world: the science, politics, and conservation of *Panthera tigris**. — Oxford: Elsevier Limited, 2010. — P. 261–273.

Gorini, L. Habitat heterogeneity and mammalian predator — prey interactions / L. Gorini, J.D.C. Linnell, R. May, M. Panzacchi, L. Boitani, M. Odden, E.B. Nilsen // *Mammalian Review*. — 2012. — Vol. 42, no. 1. — P. 55–77.

Grolemund G. Dates and times made easy with lubridate / G. Grolemund, H. Wickham // *Journal of Statistical Software*. — 2011. — Vol. 40, no. 3. — P. 1–25.

Gu, J. A comparison of food habits and prey preferences of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at the southwest Primorskii Krai in Russia and Hunchun in China // J. Gu, L. Yu, Y. Hua, Y. Ning, B. Heng, J. Qi, Z. Long, M. Yao, C. Huang, Z. Li, J. Lang, G. Jiang, J. Ma // *Integrative Zoology*. — 2018. — Vol. 13, no. 5. — P. 595–603.

Gu, J. A comparison of reproductive parameters of female Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) in the wild and captivity / J. Gu, Y. Guo, P. Stott, G. Jiang, J. Ma // *Integrative Zoology*. — 2018. — Vol. 11, no. 1. — P. 33–39.

Hall, D.K. Accuracy assessment of the MODIS snow products / D.K. Hall, G.A. Riggs // *Hydrological Processes*. — 2007. — Vol. 21, no. 12. — P. 1534–1547.

Hall, D.K. MODIS/Terra snow cover 8-Day L3 global 500m SIN grid, version 6 [Электронный ресурс] / D.K. Hall, G.A. Riggs // NASA National Snow and Ice Data Center. — 2015. — Режим доступа: <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD10A2.006>.

Hayward, M.W. Prey preferences of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) (Felidae: Carnivora): morphological limitations or the need to capture rapidly consumable prey before

kleptoparasites arrive? / M.W. Hayward, M. Hofmeyr, J. O'Brien, G.I.H. Kerley // *Journal of Zoology*. — 2006a. — Vol. 270, no. 4. — P. 615–627.

Hayward, M.W. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*) / M.W. Hayward, P. Henschel, J. O'Brien, M. Hofmeyr, G. Balme, G.I.H. Kerley // *Journal of Zoology*. — 2006b. — Vol. 270, no. 2. — P. 298–313.

Hayward, M.W. Prey preferences of the tiger *Panthera tigris* / M.W. Hayward, W. Jedrzejewski, B. Jedrzejewska // *Journal of Zoology*. — 2012. — Vol. 286, no. 3. — P. 221–231.

Hebblewhite, M. Development and application of a ratio estimator to estimate wolf kill rates and variance in a multiple-prey system / M. Hebblewhite, P.C. Paquet, D.H. Pletscher, R.B. Lessard, C.J. Callaghan // *Wildlife Society Bulletin*. — 2003. — Vol. 31, no. 4. — P. 933–946.

Hebblewhite, M. Including biotic interactions with ungulate prey and humans improves habitat conservation modeling for endangered Amur tigers in the Russian Far East / M. Hebblewhite, D.G. Miquelle, H. Robinson, D.G. Pikunov, Y.M. Dunishenko, V.V. Aramilev, I.G. Nikolaev, G.P. Salkina, I.V. Seryodkin, V.V. Gaponov, M.N. Litvinov, A.V. Kostyria, P.V. Fomenko, A.A. Murzin // *Biological Conservation*. — 2014. — Vol. 178. — P. 50–64.

Hebblewhite, M. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf — elk predator — prey system / M. Hebblewhite, E.H. Merrill, T.L. McDonald // *Oikos*. — 2005. — Vol. 111, no. 1. — P. 101–111.

Heezen, K.L. Evaluation of radio-tracking by triangulation with special reference to deer movements / K.L. Heezen, J.R. Tester // *Journal of Wildlife Management*. — 1967. — Vol. 31, no. 1. — P. 124–141.

Hernandez-Blanco, J.A. Social structure and space use of Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) in Southern Russian Far East based on GPS telemetry data / J.A. Hernandez-Blanco, S.V. Naidenko, M.D. Chistopolova, V.S. Lukarevskiy, A. Kostyrya, A. Rybin, P.A. Sorokin, M.N. Litvinov, A.K. Kotlyar, D.G. Miquelle, V.V. Rozhnov // *Integrative Zoology*. — 2015. — Vol. 10, no. 4. — P. 365–375.

Hijmans, R.J. Raster: geographic data analysis and modeling [Электронный ресурс] / R.J. Hijmans // R package. — 2020. — Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.

Hojnowski, C.E. Why do Amur tigers maintain exclusive home ranges? Relating

ungulate seasonal movements to tiger spatial organization in the Russian Far East / C.E. Hojnowski, D.G. Miquelle, A.I. Myslenkov, S. Strindberg, E.N. Smirnov, J.M. Goodrich // *Journal of Zoology*. — 2012. — Vol. 287, no. 4. — P. 276–282.

Hopcraft, J.G.C. Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance / J.G.C. Hopcraft, A.R.E. Sinclair, C. Packer // *Journal of Animal Ecology*. — 2005. — Vol. 74, no. 3. — P. 559–566.

Horback, K.M. The effects of GPS collars on African elephant (*Loxodonta africana*) behavior at the San Diego Zoo Safari Park / K.M. Horback, L.J. Miller, J. Andrews, S.A. Kuczaj, M. Anderson // *Applied Animal Behaviour Science*. — 2012. — Vol. 142, no. 1–2. — P. 76–81.

Hosmer, D.W. Applied logistic regression, second edition / D.W. Hosmer, S. Lemeshow. — New York: Wiley-Interscience, 2000. — 375 p.

Hovens, J.P.M. Seasonal fluctuations of the wolf diet in the Hustai National Park (Mongolia) / J.P.M. Hovens, K. Tungalaktuja // *Mammalian Biology*. — 2005. — Vol. 70, no. 4. — P. 210–217.

Jacobs, J. Quantitative measurement of food selection — a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index / J. Jacobs // *Oecologia*. — 1974. — Vol. 14, no. 4. — P. 413–417.

Jedrzejewski, W. Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Białowieża Forest) and the Palaearctic viewpoints / W. Jedrzejewski, K. Schmidt, L. Milkowski, B. Jedrzejewska, H. Okarma // *Acta Theriologica*. — 1974. — Vol. 14, no. 4. — P. 413–417.

Johnson, D.H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference / D.H. Johnson // *Ecology*. — 1980. — Vol. 61, no. 1. — P. 65–71.

Johnson, K.G. Prebaiting and snaring techniques for black bears / K.G. Johnson, M.R. Pelton // *Wildlife Society Bulletin*. — 1980. — Vol. 8, no. 1. — P. 46–54.

Jonkel, J.J. A manual for handling bears for managers and researchers / J.J. Jonkel. — Bozeman: Interagency Grizzly Bear Study Team, 1993. — 175 p.

Joshi, A.R. Seasonal and habitat related diets of sloth bears in Nepal / A.R. Joshi, D.L. Garshelis, J.L.D. Smith // *Journal of Mammalogy*. — 1997. — Vol. 78, no. 2. — P. 584–597.

Juárez-Rodríguez, M. Trophic ecology of Mexican Pacific harbor seal colonies

using carbon and nitrogen stable isotopes [Электронный ресурс] / M. Juárez-Rodríguez, G. Heckel, J.C. Herguera-García, F.R. Elorriaga-Verplancken, S.Z. Herzka, Y. Schramm // PLoS One. — 2020. — Vol. 15, no. 1. — Режим доступа: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0225889>

Karanth, K.U. Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India / K.U. Karanth, M.E. Sunquist // Journal of Zoology. — 2000. — Vol. 250, no. 2. — P. 255–265.

Karanth, K.U. Prey depletion as a critical determinant of tiger population viability / K.U. Karanth, B.M. Stith // Riding the tiger: meeting the needs of people and wildlife in Asia. — Cambridge: Cambridge University Press, 1999. — P. 100–113.

Karanth, K.U. Tigers and their prey: predicting carnivore densities from prey abundance / K.U. Karanth, J.D. Nichols, N.S. Kumar, W.A. Link, J.E. Hines // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2004. — Vol. 101, no. 14. — P. 4854–4858.

Kauffman, M.J. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade / M.J. Kauffman, J.F. Brodie, E.S. Jules // Ecology. — 2010. — Vol. 91, no. 9. — P. 2742–2755.

Kauffman, M.J. Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator-prey system / M.J. Kauffman, N. Varley, D.W. Smith, D.R. Stahler, D.R. MacNulty, M.S. Boyce // Ecology Letters. — 2007. — Vol. 10, no. 8. — P. 690–700.

Kaufmann, J.H. On the definitions and functions of dominance and territoriality / J.H. Kaufmann // Biological Reviews. — 1983. — Vol. 58, no. 1. — P. 1–20.

Kerley, L.L. A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at three sites in the Russian Far East / L.L. Kerley, A.S. Mukhacheva, D.S. Matyukhina, E. Salmanova, G.P. Salkina, D.G. Miquelle // Integrative Zoology. — 2015. — Vol. 10, no. 4. — P. 354–364.

Kerley, L.L. Effects of roads and human disturbance on Amur tigers / L.L. Kerley, J.M. Goodrich, D.G. Miquelle, E.N. Smirnov, H.B. Quigley, M.G. Hornocker // Conservation Biology. — 2002. — Vol. 16, no. 1. — P. 97–108.

Kernohan, B.J. Analysis of animal space use and movements / B.J. Kernohan, R.A. Gitzen, J.J. Millspaugh // Radio Tracking and Animal Populations. — New-York: Elsevier, 2001. — P. 125–166.

Klevtcova, A.V. The influence of reproductive status on home range size and spatial

dynamics of female Amur tigers / A.V. Klevtcova, D.G. Miquelle, I.V. Seryodkin, E.V. Bragina, S.V. Soutyrina, J.M. Goodrich // *Mammal Research*. — 2021. — Vol. 66, no. 1. — P. 83–94.

Knopff, K.H. Cougar kill rate and prey composition in a multiprey system / K.H. Knopff, A.A. Knopff, A. Kortello, M.S. Boyce // *Journal of Wildlife Management*. — 2010. — Vol. 74, no. 7. — P. 1435–1447.

Knopff, K.H. Evaluating Global Positioning System telemetry techniques for estimating cougar predation parameters / K.H. Knopff, A.A. Knopff, M.B. Warren, M.S. Boyce // *Journal of Wildlife Management*. — 2009. — Vol. 73, no. 4. — P. 586–597.

Koehler, G.M. Influences of seasons on bobcats in Idaho / G.M. Koehler, M.G. Hornocker // *Journal of Wildlife Management*. — 2012. — Vol. 53, no. 1. — P. 197–202.

Kojadinovic, J. Trophic ecology of marine birds and pelagic fishes from Reunion Island as determined by stable isotope analysis / J. Kojadinovic, F. Ménard, P. Bustamante, R. Cosson, M. Le Corre // *Marine Ecology Progress Series*. — 2008. — Vol. 361. — P. 239–251.

Kruskal, W.H. Use of ranks in one-criterion variance analysis / W.H. Kruskal, W.A. Wallis // *Journal of the American Statistical Association*. — 1952. — Vol. 47. — P. 583–621.

Laurenson, K.M. Behavioral costs and constraints of lactation in free-living cheetahs / K.M. Laurenson // *Animal Behaviour*. — 1995. — Vol. 50, no. 3. — P. 815–826.

Lewis, J.C.M. Principles and practice of field anaesthesia / J.C.M. Lewis, J.M. Goodrich. — Vladivostok: WCS-Russia, 2009. — 70 p.

Liu, C. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions / C. Liu, P.M. Berry, T.P. Dawson, R.G. Pearson // *Ecography*. — 2005. — Vol. 28, no. 3. — P. 385–393.

Logan, K.A. Capturing pumas with foot-hold snares / K.A. Logan, L.L. Swenor, J.F. Smith, M.G. Hornocker // *Wildlife Society Bulletin*. — 1999. — Vol. 27, no. 1. — P. 201–208.

Loveridge, A.J. Changes in home range size of African lions in relation to pride size and prey biomass in a semi-arid savanna / A.J. Loveridge, M. Valeix, Z. Davidson, F. Murindagomo, H. Fritz, D.W. Macdonald // *Ecography*. — 2009. — Vol. 32. — P. 953–962.

Macdonald, D.W. The ecology of carnivore social behaviour / D.W. Macdonald // *Nature*. — 1983. — Vol. 301. — P. 379–384.

Majumder, A. Home ranges of Bengal tiger (*Panthera tigris tigris* L.) in Pench Tiger

Reserve, Madhya Pradesh, Central India / A. Majumder, S. Basu, K. Sankar, Q. Qureshi, Y.V. Jhala, P. Nigam, R. Gopal // *Wildlife Biology in Practice*. — 2012. — Vol. 8, no. 1. — P. 36–49.

Marucco, F. Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis: wolves in the Alps as a case study / F. Marucco, D.H. Pletscher, L. Boitani // *Journal of Mammalogy*. — 2008. — Vol. 89, no. 3. — P. 665–673.

Marzluff, J.M. Relating resources to a probabilistic measure of space use: forest fragments and Steller's jays / J.M. Marzluff, J.J. Millspaugh, P. Hurvitz, M.S. Handcock // *Ecology*. — 2004. — Vol. 85, no. 5. — P. 1411–1427.

Matyushkin, E.N. The Amur tiger in the USSR / E.N. Matyushkin, V.I. Zhivotchenko, E.N. Smirnov. — Gland: IUCN, 1980. — 50 p.

Mautz, W.W. Metabolic rate of bobcats as influenced by seasonal temperatures / W.W. Mautz, P.J. Pekins // *Journal of Wildlife Management*. — 1989. — Vol. 53, no. 1. — P. 202–205.

Mehta, C.R. Exact significance testing to establish treatment equivalence with ordered categorical data / C.R. Mehta, N.R. Patel, A.A. Tsiatis // *Biometrics*. — 1984. — Vol. 40, no. 3. — P. 819–825.

Merrill, E. Building a mechanistic understanding of predation with GPS-based movement data / E. Merrill, H. Sand, B. Zimmermann, H. McPhee, N. Webb, M. Hebblewhite, P. Wabakken, J.L. Frair // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. — 2010. — Vol. 365, no. 1550. — P. 2279–2288.

Metz, M.C. Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park / M.C. Metz, D.W. Smith, J.A. Vucetich, D.R. Stahler, R.O. Peterson // *Journal of Animal Ecology*. — 2012. — Vol. 81, no. 3. — P. 553–563.

Miller, C.S. Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) energetic requirements: implications for conserving wild tigers / C.S. Miller, M. Hebblewhite, Y.K. Petrunenko, I.V. Seryodkin, J.M. Goodrich, D.G. Miquelle // *Biological Conservation*. — 2014a. — Vol. 170. — P. 120–129.

Miller, C.S. Estimating Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) kill rates and potential consumption rates using Global Positioning System collars / C.S. Miller, M. Hebblewhite, Y.K. Petrunenko, I.V. Seryodkin, N.J. DeCesare, J.M. Goodrich, D.G. Miquelle // *Journal of Mammalogy*. — 2013. — Vol. 94, no. 4. — P. 845–855.

Miller, C.S. Review of research methodologies for tigers: telemetry / C.S. Miller, M. Hebblewhite, J.M. Goodrich, D.G. Miquelle // *Integrative Zoology*. — 2010. — Vol. 5, no. 4. — P. 378–389.

Miller, C.S. Translocation a success, but poaching remains a problem for Amur tigers / C.S. Miller, Y.K. Petrunenko, J.M. Goodrich, M. Hebblewhite, I.V. Seryodkin, D.G. Miquelle // *Cat News*. — 2011. — Vol. 55. — P. 22–25.

Miller, J.R.B. Fear on the move: predator hunting mode predicts variation in prey mortality and plasticity in prey spatial response / J.R.B. Miller, J.M. Ament, O.J. Schmitz // *Journal of Animal Ecology*. — 2014. — Vol. 83, no. 1. — P. 214–222.

Millman K.J. Python for scientists and engineers / K.J. Millman, M. Aivazis // *Computing in Science & Engineering*. — 2011. — Vol. 13, no. 2. — P. 9–12.

Mills, M.G.L. A comparison of methods used to study food habits of large African carnivores / M.G.L. Mills // *Wildlife 2001: Populations*. — London: Elsevier, 1992. — P. 1112–1124.

Miquelle, D.G. Amur tiger: A case study of living on the edge / D.G. Miquelle, J.M. Goodrich, E.N. Smirnov, P.A. Stephens, O.Y. Zaumyslova, G. Chapron, L. Kerley, A.A. Murzin, M.G. Hornocker, H.B. Quigley // *The Biology and Conservation of Wild Felids*. — Oxford: Oxford University Press, 2010. — P. 325–339.

Miquelle, D.G. Food habits of Amur tigers in Sikhote-Alin Zapovednik and the Russian Far East, and implications for conservation / D.G. Miquelle, E.N. Smirnov, H.B. Quigley, M.G. Hornocker, I.G. Nikolaev, E.N. Matyushkin // *Journal of Wildlife Research*. — 1996. — Vol. 1, no. 2. — P. 138–147.

Montgomery, R.A. Importance of visibility when evaluating animal response to roads / R.A. Montgomery, G.J. Roloff, J.J. Millspaugh // *Wildlife Biology*. — 2012. — Vol. 18, no. 4. — P. 393–405.

Montgomery, R.A. Variation in elk response to roads by season, sex, and road type / R.A. Montgomery, G.J. Roloff, J.J. Millspaugh // *Journal of Wildlife Management*. — 2013. — Vol. 77, no. 2. — P. 313–325.

Mowat, G. A comparison of three live capturing devices for lynx: capture efficiency and injuries / G. Mowat, B.G. Slough, R. Rivard // *Wildlife Society Bulletin*. — 1994. — Vol. 22, no. 4. — P. 644–650.

NASA. ASTER global digital elevation model V003 [Электронный ресурс] / NASA,

METI, AIST, Spacesystems Japan, & U.S./Japan ASTER Science Team // NASA EOSDIS Land. — 2018. — Режим доступа: <https://lpdaac.usgs.gov/products/astgtmv003/>.

Nielson, R.M. Estimating resource selection with count data / R.M. Nielson, H. Sawyer // *Ecology and Evolution*. — 2013. — Vol. 3, no. 7. — P. 2233–2240.

Nowell, K. Far from a cure: the tiger trade revisited / K. Nowell. — Cambridge: Traffic International, 2000. — 100 p.

Nyhus, P.J. Characterizing human-tiger conflict in Sumatra, Indonesia: implications for conservation / P.J. Nyhus, R. Tilson // *Oryx*. — 2004. — Vol. 38, no. 1. — P. 68–74.

Owen-Smith, N. Changing vulnerability to predation related to season and sex in an African ungulate assemblage / N. Owen-Smith // *Oikos*. — 2008. — Vol. 117. — P. 602–610.

Parece, T. Remote sensing analysis in an ArcMap environment: 2nd edition / T. Parece, J.B. Campbell, J. McGee. — Virginia: Virginia View, 2017. — 269 p.

Pavey, C.R. Trophic ecology of marsupial predators in arid Australia following reshaping of predator assemblages / C.R. Pavey, C.J. Burwell, G. Körtner, F. Geiser // *Journal of Mammalogy*. — 2018. — Vol. 99, no. 5. — P. 1128–1136.

Pearce, J.L. Modelling distribution and abundance with presence-only data / J.L. Pearce, M.S. Boyce // *Journal of Applied Ecology*. — 2006. — Vol. 43, no. 3. — P. 405–412.

Petrunenko, Y.K. First recorded case of tiger killing Eurasian lynx / Y.K. Petrunenko, I.L. Polkovnikov, M. Gilbert, D.G. Miquelle // *European Journal of Wildlife Research*. — 2016a. — Vol. 62, no. 3. — P. 373–375.

Petrunenko, Y.K. How does a tigress balance the opposing constraints of raising cubs? / Y.K. Petrunenko, I.V. Seryodkin, E.V. Bragina, S.S. Soutyrina, A.S. Mukhacheva, N.N. Rybin, D.G. Miquelle // *Mammal Research*. — 2020. — Vol. 65, no. 2. — P. 245–253.

Petrunenko, Y.K. Spatial variation in the density and vulnerability of preferred prey in the landscape shape patterns of Amur tiger habitat use / Y.K. Petrunenko, R.A. Montgomery, I.V. Seryodkin, O.Y. Zaumyslova, D.G. Miquelle, D.W. Macdonald // *Oikos*. — 2016b. — Vol. 125, no. 1. — P. 66–75.

Pikunov, D.G. Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) present situation and perspectives for preservation of its population in the Soviet Far East / D.G. Pikunov // *Proceedings of the 5th World Conference on Breeding Endangered Species in Captivity*. — Cincinnati: Cincinnati Zoo and Botanical Garden, 1988. — P. 175–185.

Pikunov, D.G. Eating habits of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in the wild /

D.G. Pikunov // Proceedings of the 4th World Conference on Breeding Endangered Species in Captivity. — Cincinnati: Cincinnati Zoo and Botanical Garden Center, 1988. — P. 185–190.

Poelker, R.J. Black bear of Washington: Its biology, natural history, and relationship to forest regeneration / R.J. Poelker, H.D. Hartwell. — Olympia: Washington State Game Department, 1973. — 180 p.

Proulx, G. Review of current mammal trapping technology in North America / G. Proulx // Mammal Trapping. — Sherwood Park: Alpha Wildlife Research & Management Ltd., 1999. — P. 1–49.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing [Электронный ресурс] / R Core Team // R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. — 2013. — Режим доступа: <http://www.R-project.org/>.

Rabinowitz, A. Jaguar predation on domestic livestock in Belize / A. Rabinowitz // Wildlife Society Bulletin. — 1986. — Vol. 14, no. 2. — P. 170–174.

Riley, S. A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity / S. Riley, S.D. DeGloria, R. Elliot // Intermountain Journal of Sciences. — 1999. — Vol. 5, no. 1–4. — P. 23–27.

Rhodes, J.R. A spatially explicit habitat selection model incorporating home range behavior / J.R. Rhodes, C.A. McAlpine, D. Lunney, H.P. Possingham // Ecology. — 2005. — Vol. 86, no. 5. — P. 1199–1205.

Robinson, H.S. Mortality of Amur tigers: the more things change, the more they stay the same / H.S. Robinson, J.M. Goodrich, D.G. Miquelle, C.S. Miller, I.V. Seryodkin // Integrative Zoology. — 2015. — Vol. 10, no. 4. — P. 344–353.

Rozhnov, V.V. Home range structure and space use of a female Amur leopard, *Panthera pardus orientalis* (Carnivora, Felidae) / V.V. Rozhnov, M.D. Chistoplova, V.S. Lukarevskiy, J.A. Hernandez-Blanco, S.V. Naidenko, P.A. Sorokin // Biology Bulletin. — 2015. — Vol. 42, no. 9. — P. 821–830.

Sabo, J.L. Trophic Ecology / J.L. Sabo, R.G. Leah // AccessScience. — 2020. — Режим доступа: <https://www.accessscience.com/content/trophic-ecology/711650>.

Sand, H. Summer kill rates and predation pattern in a wolf — moose system: can we rely on winter estimates? / H. Sand, P. Wabakken, B. Zimmermann, Ö. Johansson, H.C. Pedersen, O. Liberg // Oecologia. — 2008. — Vol. 156, no. 1. — P. 53–64.

Sand, H. Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in

wolf — ungulate ecosystems / H. Sand, B. Zimmermann, P. Wabakken, H. Andr en, H.C. Pedersen // *Wildlife Society Bulletin*. — 2005. — Vol. 33, no. 3. — P. 914–925.

Saunders, S.P. Factors influencing breeding success, ovarian cyclicity, and cub survival in zoo-managed tigers (*Panthera tigris*) / S.P. Saunders, T. Harris, K. Traylor-Holzer, K.G. Beck // *Animal reproduction science*. — 2014. — Vol. 144, no. 1–2. — P. 38–47.

Schaller, G.B. The deer and the tiger / G.B. Schaller. — Chicago: University of Chicago Press, 1967. — 384 p.

Schmitz, O.J. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions / O.J. Schmitz, V. Krivan, O. Ovadia // *Ecology Letters*. — 2004. — Vol. 7, no. 2. — P. 153–163.

Schoenly, K. Temporal variation in food web structure: 16 empirical cases / K. Schoenly, J.E. Cohen // *Ecological Monographs*. — 1991. — Vol. 61. — P. 267–298.

Seaman, D.E. Effects of sample size on kernel home range estimates / D.E. Seaman, J.J. Millspaugh, B.J. Kernohan, G.C. Brundige, K.J. Raedeke, R.A. Gitzen // *Journal of Wildlife Management*. — 1999. — Vol. 63, no. 2. — P. 739–747.

Seidensticker, J. On the ecological separation between tigers and leopards / J. Seidensticker // *Biotropica*. — 1976. — Vol. 8, no. 4. — P. 225–234.

Seryodkin, I.V. Denning ecology of brown bears and Asiatic black bears in the Russian Far East / I.V. Seryodkin, A.V. Kostyria, J.M. Goodrich, D.G. Miquelle, E.N. Smirnov, L.L. Kerley, H.B. Quigley, M.G. Hornocker // *Ursus*. — 2003. — Vol. 14, no. 2. — P. 153–161.

Seryodkin, I.V. Home ranges of brown bears on the Kamchatka peninsula and Sakhalin Island / I.V. Seryodkin, J. Paczkowski, M.Y. Borisov, Y.K. Petrunenko // *Contemporary Problems of Ecology*. — 2017a. — Vol. 10, no. 6. — P. 599–611.

Seryodkin, I.V. Interspecific relationships between the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) and brown (*Ursus arctos*) and Asiatic black (*Ursus thibetanus*) bears / I.V. Seryodkin, D.G. Miquelle, J.M. Goodrich, A.V. Kostyria, Y.K. Petrunenko // *Biology Bulletin*. — 2018. — Vol. 45, no. 8. — P. 853–864.

Seryodkin, I.V. Siberian musk deer in the diets of tiger and bears in the Sikhote-Alin / I.V. Seryodkin, V.A. Zaitsev, Y.K. Petrunenko, D.A. Maksimova, D.G. Miquelle // *Russian Journal of Ecology*. — 2017b. — Vol. 48, no. 4. — P. 372–376.

Sibly, R.M. Mortality rates of mammals / R.M. Sibly, D. Collett, D.E.L. Promislow, D.J. Peacock, P.H. Harvey // *Journal of Zoology*. — 1997. — Vol. 243, no. 1. — P. 1–12.

Sih, A. Predator — prey space use as an emergent outcome of a behavioral response

race / A. Sih // Ecology of Predator — Prey Interactions. — Oxford: Oxford University Press, 2005. — P. 240–255.

Sikes, R.S. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research / R.S. Sikes, W.L. Gannon, the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists // Journal of Mammalogy. — 2011. — Vol. 92, no. 1. — P. 235–253.

Silverman, B.W. Density estimation for statistics and data analysis / B.W. Silverman. — London: Chapman and Hall, 1986. — 176 p.

Simcharoen, A. Female tiger *Panthera tigris* home range size and prey abundance: important metrics for management / A. Simcharoen, T. Savini, G.A. Gale, S. Simcharoen, S. Duangchantrasiri, S. Pakpien, J.L.D. Smith // Oryx. — 2014. — Vol. 48, no. 3. — P. 370–377.

Sinclair, A.R.E. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest / A.R.E. Sinclair, P. Arcese // Ecology. — 1995. — Vol. 76. — P. 882–891.

Slaght, J.C. Anthropogenic influences on the distribution of a vulnerable coniferous forest specialist: habitat selection by the Siberian musk deer *Moschus moschiferus* / J.C. Slaght, B. Milakovsky, D.A. Maksimova, I.V. Seryodkin, V.A. Zaitsev, A.M. Panichev, D.G. Miquelle // Oryx. — 2019. — Vol. 53, no. 1. — P. 174–180.

Smith, J.L.D. The role of dispersal in structuring the Chitwan tiger population / J.L.D. Smith // Behaviour. — 1993. — Vol. 124, no. 3–4. — Vol. 165–195.

Snyman, A. African lion (*Panthera leo*) space use in the greater Mapungubwe Transfrontier Conservation Area / A. Snyman, E. Raynor, C. Chizinski, L. Powell, J. Carroll // African Journal of Wildlife Research. — 2018. — Vol. 48, no. 2. — P. 1–12.

Sorokin, P.A. Genetic structure of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population: are tigers in Sikhote-Alin and southwest Primorye truly isolated? / P.A. Sorokin, V.V. Rozhnov, A.U. Krasnenko, V.S. Lukarevskiy, S.V. Naidenko, J.A. Hernandez-Blanco // Integrative Zoology. — 2016. — Vol. 11, no. 1. — P. 25–32.

Spitsin, V.V. The Siberian tiger *Panthera tigris altaica* — Temminck 1884 in the USSR: status in the wild and captivity / V.V. Spitsin, P.N. Romanov, S.V. Popov, E.N. Smirnov. — Tigers of the world. A review of tigers of the world: The biology, biopolitics, management, and conservation of an endangered species. — New Jersey: Noyes Publication, 1987. — P. 64–70.

Spong, G. Space use in lions, *Panthera leo*, in the Selous Game Reserve: social and

ecological factors / G. Spong // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 2002. — Vol. 52, no. 4. — P. 303–307.

Stahle, L. Analysis of variance (ANOVA) / L. Stahle, S. Wold // Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems. — 1989. — Vol. 6, no. 4. — P. 259–272.

StataCorp. Stata statistical software: release 16 [Электронный ресурс] / StataCorp // College Station. — 2019. — Режим доступа: www.stata.com.

Stephens, D. W. Foraging theory / D.W. Stephens, J.R. Krebs. — New Jersey: Princeton University Press, 1986. — 247 p.

Stephens, P.A. Estimating population density from indirect sign: track counts and the Formozov-Malyshev-Pereleshin formula / P.A. Stephens, O.Y. Zaumyslova, D.G. Miquelle, A.I. Myslenkov, G.D. Hayward // Animal Conservation. — 2006. — Vol. 9, no. 3. — P. 339–348.

Sugimoto, T. Winter food habits of sympatric carnivores, Amur tigers and Far Eastern leopards, in the Russian Far East / T. Sugimoto, V.V. Aramilev, J. Nagata, D.R. McCullough // Mammalian Biology. — 2016. — Vol. 81, no. 2. — P. 214–218.

Sunquist, M.E. The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitawan National Park, Nepal / M.E. Sunquist // Smithsonian Contributions to Zoology. — 1981. — Vol. 336. — P. 1–98.

Sunquist, M.E. Ecology, behavior and resilience of the tiger and its conservation needs / M.E. Sunquist, K.U. Karanth, F. Sunquist // Riding the Tiger: Tiger Conservation in Human-Dominated Landscapes. — Cambridge: Cambridge University Press, 1999. — P. 5–18.

Tambling, C.J. Estimating carnivoran diets using a combination of carcass observations and scats from GPS clusters / C.J. Tambling, S.D. Laurence, S.E. Bellan, E.Z. Cameron, J.T. Du Toit, W.M. Getz // Journal of Zoology. — 2012. — Vol. 286, no. 2. — P. 102–109.

Thaker, M. Minimizing predation risk in a landscape of multiple predators: effects on the spatial distribution of African ungulates / M. Thaker, A.T. Vanak, C.R. Owen, M.B. Ogden, S.M. Niemann, R. Slotow // Ecology. — 2011. — Vol. 92, no. 2. — P. 398–407.

Thompson, S.K. Sampling (3rd edition) / S.K. Thompson. — Hoboken: Wiley, 2012. — 472 p.

Valeix, M. Behavioural adjustments of a large carnivore to access secondary prey in a human-dominated landscape / M. Valeix, G. Hemson, A.J. Loveridge, G. Mills, D.W. Macdonald // Journal of Applied Ecology. — 2012. — Vol. 49, no. 1. — P. 73–81.

Ver Hoef, J.M. Uncertainty and spatial linear models for ecological data / J.M. Ver Hoef, N. Cressie, R.N. Fisher, T.J. Case // *Spatial Uncertainty in Ecology*. — New-York: Springer Science, 2001. — P. 214–237.

Walker, L.E. Population responses of common ravens to reintroduced gray wolves / L.E. Walker, J.M. Marzluff, M.C. Metz, A.J. Wirsing, L.M. Moskal, D.R. Stahler, D.W. Smith // *Ecology and Evolution*. — 2018. — Vol. 8, no. 22. — P. 11158–11168.

Walpole, R.E. Probability & statistics for engineers & scientists, ninth edition / R.E. Walpole, R.H. Myers, S.L. Myers, K. Ye. — New Delhi: Pearson, 2006. — 791 p.

Walston, J. Bringing the tiger back from the brink — the six percent solution [Электронный ресурс] / J. Walston, J.G. Robinson, E.L. Bennett, U. Breitenmoser, G.A.B. da Fonseca, J. Goodrich, M. Gumal, L. Hunter, A. Johnson, U.K. Karanth, N. Leader-Williams, K. MacKinnon, D. Miquelle, A. Pattanavibool, C. Poole, A. Rabinowitz, J.L.D. Smith, E.J. Stokes, S.N. Stuart, C. Vongkhamheng, H. Wibisono // *PLoS Biology*. — 2010. — Vol. 8, no. 9. — Режим доступа: <https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.1000485>.

Wang, Q. Innate preference for native prey and personality implications in captive Amur tigers / Q. Wang, D. Liu, M. Holyoak, T. Jia, S. Yang, X. Liu, X. Kong, G. Jiang // *Applied Animal Behaviour Science*. — 2019. — Vol. 210. — P. 95–102.

Wang, T. Living on the edge: opportunities for Amur tiger recovery in China / T. Wang, J.A. Royle, J.L.D. Smith, L. Zou, X. Lü, T. Li, H. Yang, Z. Li, R. Feng, Y. Bian, L. Feng, J. Ge // *Biological Conservation*. — 2018. — Vol. 217. — P. 269–279.

Webb, N.F. Statistical methods for identifying wolf kill sites using Global Positioning System locations / N.F. Webb, M. Hebblewhite, E.H. Merrill // *Journal of Wildlife Management*. — 2008. — Vol. 72, no. 3. — P. 798–807.

Westfall, P.H. Understanding advanced statistical methods / P.H. Westfall, K.S.S. Henning. — Boca Raton: CRC Press, 2013. — 543 p.

Wickham, H. Dplyr: a grammar of data manipulation [Электронный ресурс] / H. Wickham, R. François, L. Henry, K. Müller // R package. — 2020. — Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.

Wikramanayake, E. Designing a conservation landscape for tigers in human-dominated environments / E. Wikramanayake, M. McKnight, E. Dinerstein, A. Joshi, B. Gurung, D. Smith // *Conservation Biology*. — 2004. — Vol. 18, no. 3. — P. 839–844.

Wikramanayake, E.D. An ecology-based method for defining priorities for large mammal conservation: the tiger as case study / E.D. Wikramanayake, E. Dinerstein, J.G. Robinson, U. Karanth, A. Rabinowitz, D. Olson, T. Mathew, P. Hedao, M. Conner, G. Hemley, D. Bolze // *Conservation Biology*. — 1998. — Vol. 12, no. 4. — P. 865–878.

Wilmers, C.C. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park / C.C. Wilmers, R.L. Crabtree, D.W. Smith, K.M. Murphy, W.M. Getz // *Journal of Animal Ecology*. — 2003. — Vol. 72, no. 6. — P. 909–916.

Wilson, D.E. Handbook of the mammals of the world. Volume 1 / D.E. Wilson, R.A. Mittermeier. — Barcelona: Lynx Edicions, 2009. — 727 p.

Woodroffe, R. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas / R. Woodroffe, J.R. Ginsberg // *Science*. — 1998. — Vol. 280, no. 5372. — P. 2126–2128.

Worton, B.J. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies / B.J. Worton // *Ecological Society of America*. — 1989. — Vol. 70, no. 1. — P. 164–168.

Xiao, W. Relationships between humans and ungulate prey shape Amur tiger occurrence in a core protected area along the Sino-Russian border / W. Xiao, M. Hebblewhite, H. Robinson, L. Feng, B. Zhou, P. Mou, T. Wang, J. Ge // *Ecology and Evolution*. — 2018. — Vol. 8, no. 23. — P. 11677–11693.

Yang, H. Seasonal food habits and prey selection of Amur tigers and Amur leopards in Northeast China [Электронный ресурс] / H. Yang, H. Dou, R.K. Baniya, S. Han, Y. Guan, B. Xie, G. Zhao, T. Wang, P. Mou, L. Feng, J. Ge // *Scientific Reports*. — 2018a. — Vol. 8, no. 1. — Режим доступа: <https://www.nature.com/articles/s41598-018-25275-1>.

Yang, H. Spatiotemporal patterns of Amur leopards in Northeast China: influence of tigers, prey, and humans / H. Yang, X. Zhao, B. Han, T. Wang, P. Mou, J. Ge, L. Feng // *Mammalian Biology*. — 2018b. — Vol. 92. — P. 120–128.

Zimmermann, B. Wolf movement patterns: a key to estimation of kill rate? / B. Zimmermann, P. Wabakken, H. Sand, H.C. Pedersen, O. Liberg // *Journal of Wildlife Management*. — 2007. — Vol. 71, no. 4. — P. 1177–1182.

Zuur, A.F. Mixed effects models and extensions in ecology with R / A.F. Zuur, E.N. Ieno, N. Walker, A.A. Saveliev, G.M. Smith. — New York: Springer, 2009. — 529 p.