

УДК 57.042

DOI: 10.25221/2782-1978\_2025\_2\_2

<https://elibrary.ru/fdexsz>

## Факторы смертности уссурийского пятнистого оленя *Cervus nippon hortulorum* Swinhoe, 1864 в Лазовском муниципальном округе Приморского края

Галина Петровна Салькина<sup>1✉</sup>, Надежда Яковлевна Поддубная<sup>2</sup>,

Виталий Емельянович Присяжнюк<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Объединённая дирекция Лазовского заповедника и национального парка «Зов тигра»,  
Приморский край, с. Лазо, 692980, Российская Федерация

<sup>2</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, 162600, Российская Федерация

<sup>3</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт «Экология», Москва, 117628,  
Российская Федерация

✉ Автор-корреспондент, e-mail: [tpsrus@mail.ru](mailto:tpsrus@mail.ru)

Получена 7 февраля 2025 г.; принята к публикации 26 мая 2025 г.

**Аннотация:** Проведен анализ смертности в аборигенной популяции подвида пятнистого оленя *Cervus nippon hortulorum* Swinhoe, 1864 в Лазовском муниципальном округе Приморского края в 1958–2023 гг., включая Лазовский заповедник. Определены причины гибели 2702 особей пятнистых оленей на основе изучения их останков. Основными факторами смертности пятнистого оленя в районе исследований являются браконьерство, нападение хищников и падёж вследствие голода в суровые многоснежные зимы. В целом, за период наблюдений антропогенные факторы явились причиной гибели пятнистых оленей в 58.58% случаев, включая нападение бродячих домашних собак. Жертвами диких хищников олени были в 26.09%, падёж составил 13.54% от общего числа погибших животных. В 1958–1975 гг. пятнистые олени на территории Лазовского муниципального округа погибали преимущественно под воздействием диких хищников, но с 1990-х гг. главной причиной их смертности стало браконьерство, уровень которого с 2000-х гг. вырос также и в Лазовском заповеднике. В связи с выявленной тенденцией усиления пресса браконьерства требуется разработка дополнительных мер защиты уссурийского пятнистого оленя на юго-востоке Сихотэ-Алиня.

**Ключевые слова:** факторы смертности, пятнистый олень, тигр, волк, рысь, харза, браконьерство, падёж, Лазовский муниципальный округ, Лазовский заповедник.

## Mortality factors of the Ussuri sika deer *Cervus nippon hortulorum* Swinhoe, 1864 in the Lazovsky District of Primorsky Krai

Galina P. Salkina<sup>1✉</sup>, Nadezhda Ya. Poddubnaya<sup>2</sup>, Vitaly Ye. Prisyazhnyuk<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Joint Directorate of Lazovsky Nature Reserve and Zov Tigra National Park, Lazo,  
Primorsky Krai, 692980, Russian Federation

<sup>2</sup>Cherepovets State University, Cherepovets, 162600, Russian Federation

<sup>3</sup>VNII Ecology, Moscow, 117628, Russian Federation

✉ Corresponding author, e-mail: [tpsrus@mail.ru](mailto:tpsrus@mail.ru)

Received February 7, 2025; accepted May 26, 2025

**Abstract.** An analysis of mortality in the native population of the subspecies of sika deer, *Cervus nippon hortulorum* Swinhoe, 1864, was conducted in the Lazovsky District of Primorsky Krai, Russian Federation, covering the period from 1958 to 2023, including the Lazovsky Nature Reserve. Causes of death were determined for 2702 individuals based on the study of their remains. The primary mortality factors in the study area were poaching, predation by wild carnivores, and starvation during severe, snowy winters. Overall, anthropogenic factors accounted for 58.58% of sika deer deaths, including attacks by feral domestic dogs. Wild predators were responsible for 26.09% of deaths, while natural mortality (starvation and other causes) accounted for 13.54% of the total. Between 1958 and 1975, sika deer mortality was predominantly due to wild predators; however, since the 1990s, poaching has become the leading cause of death, with its intensity increasing in the Lazovsky Nature Reserve since the 2000s. Given the identified trend of escalating poaching

pressure, additional conservation measures are urgently needed to protect the Ussuri sika deer subspecies in the southeastern Sikhote-Alin region.

**Keywords:** mortality factors, sika deer, tiger, wolf, lynx, sable, poaching, natural mortality, Lazovsky District, Lazovsky Nature Reserve.

## Введение

Природный ареал пятнистого оленя *Cervus nippon* Temminck, 1838 охватывает широколиственные леса Корейского п-ова, Японии, Восточного Китая и юга Приморского края, где обитает уссурийский подвид *Cervus nippon hortulorum* Swinhoe, 1864, который в советский период охранялся на федеральном уровне (Красная книга СССР 1978; Красная книга РСФСР 1985). Под аборигенной популяцией пятнистого оленя мы понимаем природную (в отличие от акклиматизированной) популяцию, в которой никогда не прерывалась преемственность поколений, чем определяется её исключительная роль как носителя уникального генофонда (Присяжнюк, Маковкин 1990). Позже на молекулярном уровне было показано, что аборигенная популяция уссурийского пятнистого оленя действительно имеет генетические отличия от акклиматизированных (Krojerová-Prokešová et al. 2013).

В России аборигенная популяция пятнистого оленя сохранились только в Приморском крае, хотя вид широко акклиматизирован в охотничьих хозяйствах разных регионов страны. Область распространения этой популяции ограничена небольшой территорией на юго-востоке края в междуречье рек Партизанская и Аввакумовка, а её центром является Лазовский муниципальный округ (далее – Лазовский МО), где расположен одноимённый заповедник.

До середины 1980-х гг. пятнистые олени обитали в Лазовском заповеднике на ограниченной территории, в основном – на морском побережье, но затем начали расселяться по всей территории резервата и выходить за его пределы (Присяжнюк 1975; Маковкин 1999; Voloshina, Myslenkov 2009).

Основными факторами, регулирующими численность уссурийского пятнистого оленя в Приморье, являются суровые многоснежные зимы, во время которых животные гибнут из-за бескормицы, а также нападение хищников и браконьерство (Бромлей, Кучеренко 1983; Присяжнюк 1981; Маковкин 1999; Банников, Присяжнюк 1977; Voloshina, Myslenkov 2009). В. Г. Присяжнюк (1981) анализировал причины смертности пятнистого оленя в Лазовском заповеднике с 1958 по 1975 гг. и обнаружил, что в этот период элиминация оленей хищниками превышала половину зарегистрированных случаев гибели. Серьёзный урон популяции наносило браконьерство, отмечались и случаи падежа в суровые многоснежные зимы. Вследствие этих угроз и низкой численности уссурийский подвид был включен в национальные Красные книги (Красная книга СССР 1978; Красная книга РСФСР 1985; Красная книга РФ 2001) и в Красный список Международного союза охраны природы (МСОП) 1996 г. (цит. по: Красная книга РФ 2001). Соответственно уссурийский пятнистый олень (аборигенная популяция) вошёл также в первую редакцию краевой Красной книги (2005). При этом наличие аборигенной популяции постоянно подвергалось сомнениям, а в охотничьих хозяйствах Лазовского и Ольгинского районов Приморского края пятнистый олень являлся основным объектом охоты на законных основаниях как принадлежащий акклиматизированной популяции (Гапонов 2002). В условиях этих противоречий под воздействием охотничьего лобби в 2021 г. пятнистый олень был выведен из Красной книги Российской Федерации (2021). В списке МСОП в настоящее время виду *Cervus nippon* присвоена категория статуса угрозы LC (Least Concern) – «наименьшее беспокойство»

После 1975 г. анализ факторов смертности пятнистого оленя в Приморье носил отрывочный характер (Присяжнюк 1981; Маковкин 1999; Салькина, Колесников 2005; 2007; Салькина 2007; 2012; Salkina 2000; 2011). Среди неблагоприятных антропогенных факторов в отношении этого уссурийского пятнистого оленя доминирующим считалось браконьерство (Присяжнюк 1975; Маковкин 1999; Салькина 2012; Салькина, Колесников 2005, 2007; Salkina 2000, 2011). Целью данной работы является рассмотрение причин смертности аборигенного пятнистого оленя в Лазовском муниципальном округе (далее МО) Приморского края и динамики этого показателя за весь период проведения подобных исследований в 1958–1923 гг.

### **Материалы и методы**

Пятнистый олень как представитель дикой природы сохранялся в России благодаря его охране в Лазовском государственном природном заповеднике (Присяжнюк 1975; Маковкин 1999). Из резервата этот олень расселялся на сопредельные территории Лазовского МО. Его границы проходят по хребтам Партизанский и Лазовский на западе и по основному хребту Сихотэ-Алинь на севере. В районе исследований средняя высота этих хребтов и их отрогов около 900 м, отдельные вершины достигают 1300–1500 м над ур. моря. Рельеф вблизи морского побережья более пологий. Реки и ручьи в истоках и среднем течении носят горный характер, а в нижнем течении долины расширяются. Близость моря определяет на побережье более мягкий климат. Летом здесь прохладнее, чем в континентальной части, зимой значительно теплее. Это сказывается на режиме снежного покрова, высота и продолжительность залегания которого под влиянием моря на приморских склонах меньше (Поддубная, Коломийцев 2016). А это, в свою очередь, создаёт более благоприятные условия для пятнистых оленей, которые выходят к морю солонцеваться и поедать водоросли. Так как олени не переносят глубокий снег (Бромлей, Кучеренко 1983), зимой их численность выше на побережье по сравнению с континентальными районами (Salkina 2011). По этой же причине после снегопадов олени спускаются с высокогорий в долины, где проложены грунтовые или лесные дороги.

В Лазовском МО вокруг одноимённого заповедника имеется 17 населённых пунктов, расположенных, в основном, в долинах и связанных между собой автомобильной трассой. Согласно официальным данным, численность населения округа росла с 1959 г. (10376 человек) по 1992 г. (21500 человек), затем она неуклонно снижалась и на 1 января 2024 г. составила 11846 человек.

До 1999 г. на территории Лазовского МО функционировало одноименное государственное промысловое хозяйство. В 1999 г. на части его территории было создано охотничье-промысловое хозяйство «Лазовское» (далее ОХП). Начиная с 2002 г. на месте ОПХ и на оставшейся территории округа функционируют шесть организаций охотников и рыболовов. Непосредственно с территорией Лазовского заповедника граничат земли четырёх охотничьих обществ. В последние двадцать лет вокруг заповедника появились многочисленные охотничьи базы. В непосредственной близости от границ заповедника на полях высеиваются соя и овёс для привлечения промысловых животных, здесь же построены многочисленные охотничьи вышки (Салькина и др. 2023).

Динамика гибели пятнистых оленей и её причины анализировались нами на основе регистрационных записей (карточек) Объединённой дирекции Лазовского заповедника и национального парка «Зов тигра». В записях указываются вид, пол и возраст погибшего животного, их количество, дата и место находки, причина

гибели. Также описываются останки погибшего животного, наличие признаков заболеланий, указывается фамилия, имя и отчество наблюдателя. Сотрудники заповедника и парка собирают данные не только с заповедной территории, но и с остальной части Лазовского МО. На основе информации, содержащейся в этих карточках, создана база данных по гибели животных в программе MS Excel.

С 1958 по 2023 гг. в Лазовском МО найдены останки 2702 пятнистых оленей, для которых были установлены причины гибели. Данные по изъятию животных из популяции в процессе официально разрешённой охоты на территории округа не были получены в связи с закрытостью охотничьего сообщества, поэтому не учитывались и как фактор смертности не рассматривались. Полагаем, оценка влияния изъятия животных из популяции в процессе охоты на исследуемой территории Лазовского МО должна быть предметом отдельного исследования.

Для изучения территориального распределения случаев браконьерства в отношении пятнистого оленя Лазовский МО условно был поделён на три части. Первая часть – это территория Лазовского заповедника. Вторая – сопредельная территория, расположенная рядом с резерватом до трассы, проходящей вокруг него. Здесь расположена охранная зона заповедника (Салькина и др. 2023), которую должны контролировать сотрудники отдела охраны резервата. Третья часть – неохраняемая, куда относится остальная территория округа.

Причины гибели копытных отнесены к четырём основным группам.

1. Браконьерство. Все случаи убийства пятнистых оленей людьми в Лазовском МО до 2021 г. приравнивались к браконьерству, т. к. обитающая здесь аборигенная популяция была занесена в Красные книги СССР (1978), РСФСР (1985). РФ (2001) и Приморского края (2005). После вывода пятнистого оленя из Красной книги Российской Федерации (2021) жертвами браконьеров считали оленей, добытых вне охотничьего сезона, либо убитых в Лазовском заповеднике, где любая гибель животного в результате охоты является браконьерством. Браконьерством также является охота ночью из-под фар, с использованием автотранспорта и т. д.

Зачастую браконьеры увозят на автотранспорте убитых животных целиком, оставляя на снегу свои следы, следы волочения туши, кровь и шерсть погибших животных. В таких случаях необходимо проходить до конца волока и определять вид животного-жертвы по оставшимся следовым отпечаткам. Шерсть выброшенной браконьерами шкуры не ломается, она сохраняет свою естественную длину и не деформируется даже спустя долгое время (Salkina 2011). Иногда браконьеры бросают голову, ноги жертвы; крупных костей или не бывает, или на них остаются порезы от ножей. Не все случаи незаконных отстрелов пятнистых оленей фиксируются, т. к. в бесснежный период следы противоправных деяний обнаружить трудно, если животное увезли целиком или выкинули останки в море.

2. Охота хищников. Охота тигра *Panthera tigris* Linnaeus, 1758, как и других хищников, распознаётся по следам на снегу или грунте. В зависимости от размеров жертвы тигр и рысь *Lynx lynx* Linnaeus, 1758 оставляют характерные прокусы на ее шее или загривке. Тигры также часто ломают шейные позвонки жертвы (Юдин, Юдина 2009, 2019), в результате чего шея может занимать неестественное положение и её легко передвигать при обследовании. Поедая добытое животное, тигр выедает обе стороны туши равномерно. На месте трапезы тигра остаются клочки вырванной шерсти и, как правило, такой шерсти много; содержимое желудка жертвы находится здесь же (Salkina 2011). Рысь зачастую прикапывает остатки добычи. Волки *Canis lupus* Linnaeus, 1758 наносят жертве раны на теле, пытаясь свалить её (Юдин 1992).

Догнав небольшое копытное животное, стая волков может разорвать его. Крупным животным волки наносят многочисленные раны на задних ногах, а затем задирают. Сходным образом действуют и домашние собаки *Canis familiaris* Linnaeus, 1758. На месте трапезы группы харз *Martes flavigula* Boddaert, 1785, остаются клочки шерсти, а останки жертвы харзы много раз переносят на другое место, прячут и достают вновь (наши наблюдения, Юдин, Юдина 2022).

3. Падёж. Падальщики вначале выедают доступную сторону тела животного. У павшего животного содержимое желудка находится обычно внутри туши (Salkina 2011). Состояние шерсти павшего животного сходно с таковым шерсти оставленной браконьерами шкуры (см. выше). Животных относили к группе «павших», если не было видимых повреждений на теле, включая следы ранений хищниками в области шеи и загривка. Как правило, к этой категории относили также туши, найденные целыми или на ранних стадиях разложения и поедания падальщиками. В данном случае известными или предполагаемыми причинами гибели являлись истощение вследствие бескормицы в многоснежные зимы. Не исключено, что причиной падежа могли быть какие-либо болезни, но исследования в этом направлении не проводились.

4. Оленей считали утонувшими, если море выбрасывало тушу, на которой не было видимых повреждений. Аналогично идентифицировались туши в реках.

Видовую принадлежность черепов, целых туш и шкур определяли по определителю наземных млекопитающих Дальнего Востока СССР (1984). Останки животных сравнивали также с их эталонными экземплярами, хранящимися в коллекции Объединённой дирекции Лазовского заповедника и национального парка «Зов тигра». Возраст пятнистых оленей определяли по размерам тела, или их частей, а также по развитию рогов у самцов. В группу молодых объединяли сеголеток, а также полувзрослых особей на втором году жизни. К этой группе относили также шильников, т. е. самцов, имеющих неветвистые рога на втором году жизни. Период исследований с 1976 по 2023 гг. разбит на четыре части по 12 лет каждая: 1976–1987, 1988–1999, 2000–2011, 2012–2023. Регрессионный анализ факторов смертности проводился в модуле «Multiple Regression» в программе Statistica 10.0. Применялась линейная регрессионная модель. С помощью этой модели вычислялся коэффициент Пирсона R, показывающий силу связи между изучаемыми факторами смертности. Уровень статистической значимости принимали в 0.05, что во многих случаях считается достаточным для биологических исследований.

Был определён пол 861 пятнистых оленей, ставших жертвами хищников, браконьеров, а также павших. Возраст был определён у 320 погибших особей. Избирательность воздействия разных факторов смертности в отношении самцов и самок пятнистых оленей изучалась с помощью метода хи-квадрат ( $\chi^2$ ). В биологических исследованиях двух групп (когда число степеней свободы равно 1) принято отбрасывать нулевую гипотезу (т. е. отрицать соответствие между показателями и констатировать достоверность их различия), когда хи-квадрат превышает 3.941. При этом вероятность того, что нулевая гипотеза все же верна, составляет 0.05.

Многолетними исследованиями установлено, что, в среднем, на одного взрослого самца пятнистого оленя приходится 2.9 самок (Маковкин 1999). Исходя из этого, на полученных данных рассчитывалось теоретически ожидаемое количество самцов и самок, погибших от разных причин. Для вычисления  $\chi^2$  применялась формула:

$$\chi^2 = \sum (M - A)^2 / A,$$

где M – фактически наблюдаемое значение;

A – теоретически ожидаемое значение.

## Результаты

В целом, с учётом опубликованных данных за 1958–1975 гг. (Присяжнюк 1981) антропогенные факторы смертности составили 58.58% от всех зафиксированных случаев гибели пятнистых оленей, включая их гибель от бродячих домашних собак (табл. 1). Из естественных причин гибели преобладали нападение хищников и падёж вследствие голода. Жертвы хищников (кроме жертв бродячих собак) составили 26.09% от всех учтённых случаев гибели оленей.

**Табл. 1.** Общие сведения о гибели пятнистого оленя в Лазовском муниципальном округе Приморского края с 1958 по 2023 гг.

**Tab. 1.** General information on the mortality of sika deer in the Lazovsky District of Primorsky Krai from 1958 to 2023.

Причина гибели Cause of death	Количество особей Number of individuals	Доля от общей выборки Rate (%)	Примечание Notes
1	2	3	4
Браконьерство / Poaching	1564	55.13	
Жертвы разных хищников / Victim of various predators			
тигра / tiger	629	22.17	
домашней собаки / domestic dog	84	2.96	
волка / wolf	41	1.45	Жертвы волка находили с 1963 по 1990 гг.
рыси / lynx	38	1.34	
харзы / yellow-throated marten	5	0.18	
медведя / bear	2	0.07	В одном случае наблюдатели отметили бурого медведя <i>Ursus arctos</i> Linnaeus, 1758, в другом – вид медведя не был установлен.
соболя / sable	1	0.03	Соболь умертвил новорожденного олененка в начале июня 2013 г.*
хищной птицы / bird of prey	3	0.11	Филин <i>Bubo bubo</i> (Linnaeus, 1758) зимой добыл молодого оленя, 1982 г. (Коломийцев, Поддубная 1985). Беркут <i>Aquila chrysaetos</i> (Linnaeus, 1758) напал на молодого оленя 01.12.2011 г.* По мнению наблюдателя, самка-сеголеток могла быть подранком или жертвой беркута, 2017 г.
неизвестного хищника / unknown predator	21	0.74	
Падёж / Starvation	384	13.54	В апреле 2001 г. 2 оленя и в мае 2007 г. 5 оленей отравились ядовитыми растениями: борцом <i>Palaestritia</i> sp. и чемерицей <i>Veratrum</i> sp.
Падение со скал / Falling from the cliffs	29	1.02	

1	2	3	4
Утопление / Drowning	15	0.53	Четыре оленя утонули в реке, остальные – в море.
Гибель в турнирных боях / Death in mating battles	6	0.21	В 1984 г., 1987–1989 гг., 2009 г.
Гибель в сетях и проволоке / Death in nets and wires	8	0.28	Рыболовные сети (тралы) огораживают садовые участки местных жителей; проволока, оставшаяся от телефонной линии, лежала на земле. Два оленя запутались в сетях и проволоке конечностями, 2 самца погибли во время турнирного боя, т. к. проволока намоталась на рога.
Прочие случаи, в том числе: / Other cases, including:	5		
застряли между стволами деревьев или в зарослях кустарников / stuck between tree trunks, in bushes	3	0.18	В одном случае олень погиб вследствие полученной травмы. В зарослях кустарника олень застрял в глубоком снегу.
засорился желудок / clogged stomach	1	0.03	Олень погиб у подкормочной площадки из-за засорения желудка.
сбила автомашина / hit by a car	1	0.03	

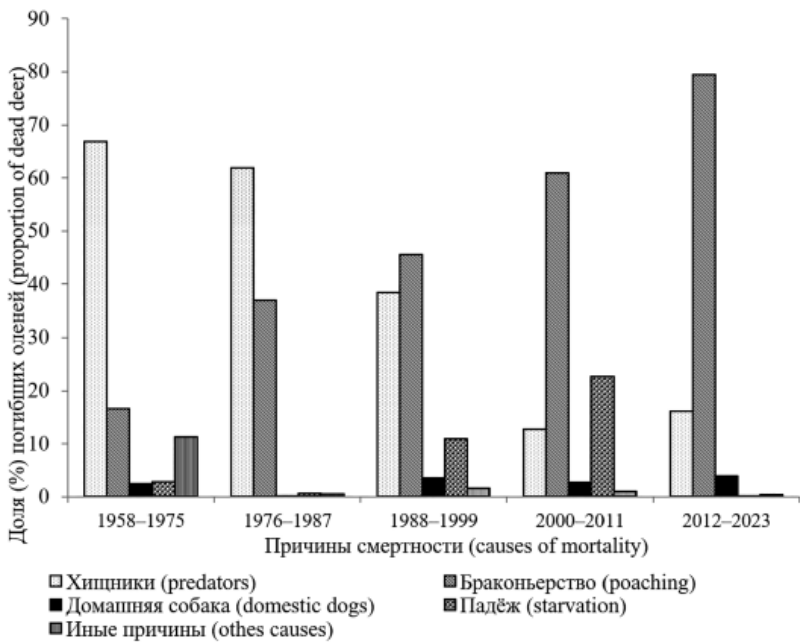
\*Случаи зафиксированы цифровыми автоматическими камерами наблюдения за животными, установленными в заповеднике Л. Л. Керли (Kerley, Slaght 2013)

В 1958–1975 гг. доля пятнистых оленей, ставших жертвами хищников, была в два раза выше доли погибших по другим причинам, включая браконьерство (рис. 1). В этот период участие волка в элиминации оленей было почти равным с участием тигра и рыси вместе взятых (табл. 2). Домашние собаки нападали на оленей немного реже, чем волки, но значительно чаще, чем тигр и рысь.

В 1976–1987 гг. доля пятнистых оленей, ставших жертвами браконьеров, возросла более чем в два раза по сравнению с предшествующим периодом (рис. 1). Соответственно доля всех других факторов смертности снизилась. Среди хищников почти в четыре раза увеличилась элиминация оленей тигром. Роль рыси в этом процессе также возросла, а волка и домашней собаки резко снизилась (табл. 2).

В следующий период (1988–1999 гг.) доля пятнистых оленей, погибших от рук браконьеров, была уже выше доли этих животных, ставших жертвами хищников (см. рис. 1). В этот период возрос также падёж животных. Доля жертв тигра среди всех добытых хищниками пятнистых оленей продолжала расти, рыси резко снизилась, а доля домашней собаки увеличилась по сравнению с предшествующим периодом (табл. 2).

В 2000–2011 и 2012–2023 гг. доля пятнистых оленей, ставших жертвами браконьеров, продолжала расти (рис. 1), причём резкий скачок этого показателя произошёл в начале 2000-х гг. (рис. 2). В последний из этих двух периодов жертвы браконьеров составили около 80% от всех погибших животных. После вывода аборигенной



**Рис. 1.** Соотношение разных причин смертности (%) пятнистого оленя в Лазовском муниципальном округе Приморского края с 1958 по 2023 гг.

**Fig. 1.** Proportion of different mortality causes (%) of sika deer in the Lazovsky District of Primorsky Krai, from 1958 to 2023.

**Табл. 2.** Гибель пятнистых оленей от хищников с 1958 по 2023 гг. в Лазовском муниципальном округе Приморского края.

**Tab. 2.** Death of sika deer from predators from 1958 to 2023 in the Lazovsky District of Primorsky Krai.

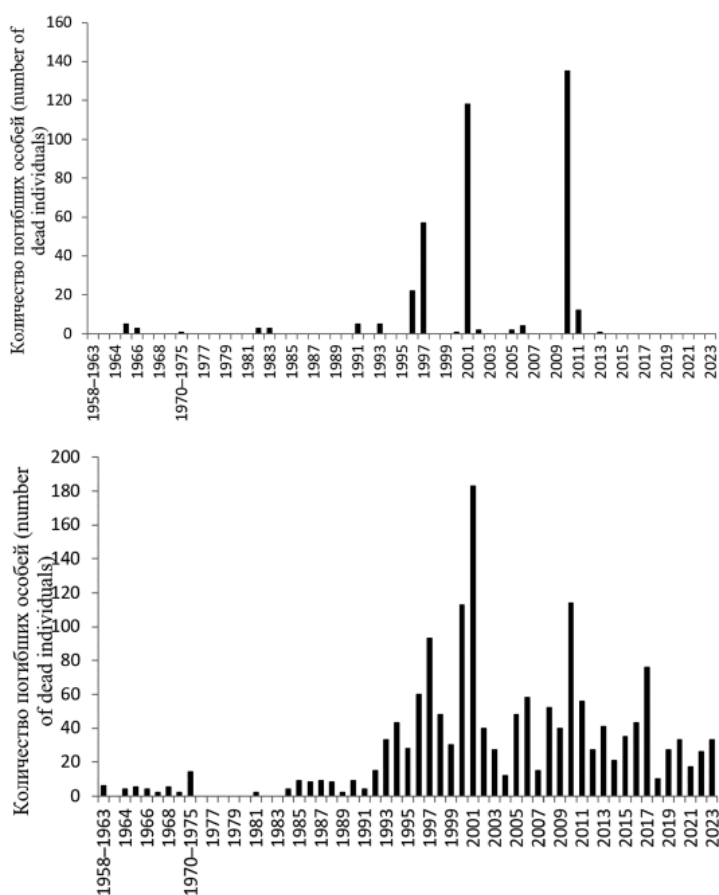
Вид хищника Type of predator	Количество и доля (%) убитых особей разными видами хищников Number and proportion (%) of individuals killed by different types of predators				
	1958–1975 гг.	1976–1987 гг.	1988–1999 гг.	2000–2011 гг.	2012–2023 гг.
Тигр / Tiger	21 (18.1)	90 (67.8)	302 (88.0)	144 (75.4)	72 (75.0)
Волк / Wolf	36 (31.0)	4 (3.0)	1 (0.3)	0	0
Рысь / Lynx	17(14.6)	36 (27.1)	10 (2.9)	3 (1.6)	3 (3.1)
Харза / Yellow-throated marten	1 (0.9)	1 (0.7)	1 (0.3)	2 (1.0)	0
Неизвестный хищник / Unknown predator	12 (10.4)	0	0	8 (4.2)	1 (1.0)
Хищная птица / Birds of prey	0	1 (0.7)	0	1 (0.5)	1 (1.0)
Домашняя собака / Domestic dogs	29 (25.0)	1 (0.7)	29 (8.5)	33 (17.3)	19 (19.9)
Всего / Total:	116 (100)	133 (100)	343 (100)	191 (100)	96 (100)



популяции пятнистого оленя из Красной книги Российской Федерации (2021) и открытия охоты на него уровень браконьерства в отношении этого вида возрос (рис. 2).

В 2000–2011 гг. роль хищников в элиминации пятнистых оленей снизилась по сравнению с предшествующим периодом более чем в три раза, а доля павших животных возросла (рис. 1). Среди жертв хищников доля пятнистых оленей, добытых тиграми, в этот и последующий период оставалась высокой, составив около 75% (табл. 2). В эти периоды роль рыси в элиминации оленей оставалась незначительной, а добытых волками животных вообще не было найдено. Жертвами домашних собак стала примерно такая же доля пятнистых оленей от общего количества погибших, как и в первый период в 1958–1975 гг.

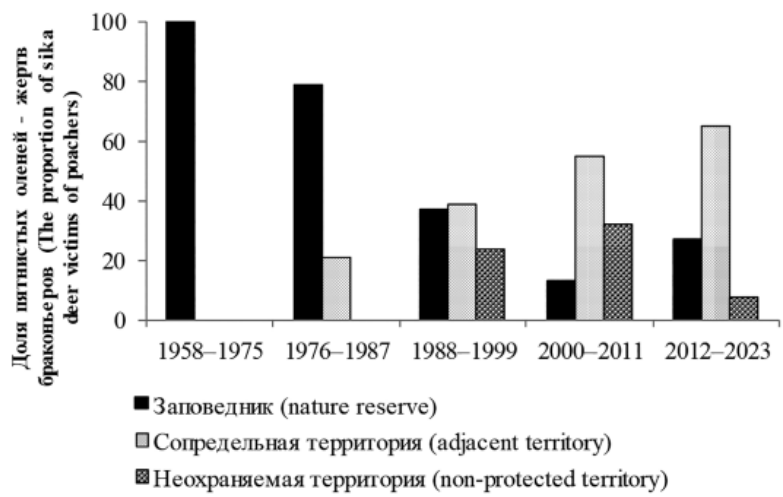
Между количеством убитых браконьерами и количеством павших оленей (рис. 2) найдена существенная зависимость ( $R = 0.73$ ,  $p = 0.001$ ). В периоды 1988–1999 гг. и 2000–2011 гг., когда наблюдался массовый падеж оленей (см. рис. 1), такая зависимость была сильной (для 1988–1999 гг.  $R = 0.81$ ,  $p = 0.001$ ; для 2000–2011 гг.  $R = 0.78$ ,  $p = 0.003$ ), а в другие периоды слабой.



**Рис. 2.** Количество павших (вверху) и убитых браконьерами (внизу) пятнистых оленей в Лазовском муниципальном округе Приморского края с 1958 по 2023 гг.

**Fig. 2.** Number of sika deer that died from starvation (upper part) and poaching (lower part) in the Lazovsky District of Primorsky Krai from 1958 to 2023.

За весь период исследований от рук браконьеров на территории Лазовского заповедника погибло 25% пятнистых оленей от общего количества оленей, ставших жертвами незаконной охоты в Лазовском МО. На сопредельной территории их доля составила 53%, а на неохраняемой – 22%. Доля пятнистых оленей, погибших от браконьеров, на территории Лазовского заповедника снижалась с 1958 по 2011 гг., но в 2012–2023 гг. резко возросла более чем в два раза (рис. 3). На сопредельной к резервату территории доля браконьерских отстрелов последовательно возрастала с 1976 по 2023 гг.



**Рис. 3.** Доля пятнистых оленей – жертв браконьеров на территориях с различным статусом охраны в Лазовском муниципальном округе Приморского края с 1958 по 2023 гг.  
**Fig. 3.** The proportion of sika deer killed by poachers in the Lazovsky District of Primorsky Krai from 1958 to 2023.

По выборке из 861 пятнистых оленей, для которых был определен пол (табл. 3), гибель в группировке этих животных смещена в сторону самцов ( $\chi^2 = 199.90$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.05$ ). По выборке из 320 погибших особей, для которых удалось определить возраст (табл. 4), взрослые особи преобладают среди жертв браконьеров; во всех остальных случаях преобладают молодые.

**Табл. 3.** Половой состав (количество особей и их доля в скобках (%) погибших от разных причин пятнистых оленей в Лазовском муниципальном округе Приморского края в 1958–2023 гг.

**Tab. 3.** Sexual composition (number of individuals and their proportion in parentheses (%)) of sika deer died from various causes in the Lazovsky District of Primorsky Krai during 1958–2023.

Гибель по разным причинам / Death from various causes	♀♀	♂♂	Всего Total	$\chi^2$ df = 1; p = 0.05
Жертвы хищников / Predators	186 (52)	170 (48)	356 (100)	92.1
Браконьерство / Poaching	150 (45)	187 (55)	337 (100)	159.3
Падёж / Starvation	35 (29)	84 (71)	119 (100)	90.6
Жертвы домашней собаки / Domestic dogs	19 (39)	30 (61)	49 (100)	30.3

**Табл. 4.** Возрастной состав (количество особей и их доля в скобках (%)) погибших от разных причин пятнистых оленей в Лазовском муниципальном округе Приморского края в 1958–2023 гг.

**Tab. 4.** Age composition (number of individuals and their proportion in parentheses (%)) of sika deer died from various causes in the Lazovsky District of Primorsky Krai during 1958–2023.

Причина гибели / Cause of death	Взрослые Adult	Молодые Immature	Всего Total
Жертвы хищников / Predators	77 (47)	87 (53)	164 (100)
Браконьерство / Poaching	97 (71)	39 (29)	136 (100)
Падёж / Starvation	3 (30)	7 (70)	10 (100)
Жертвы домашней собаки / Domestic dogs	5 (50)	5 (50)	10 (100)

### Обсуждение

Поскольку границы Лазовского заповедника изрезаны и долины глубоко врезаются в его территорию, пятнистые олени после снегопадов спускаются в долины на участки, где проложены дороги, и становятся легкой добычей браконьеров. Именно поэтому подавляющее число случаев браконьерства в 2000–2023 гг. отмечены на сопредельной к резервату территории (см. рис. 3). На окружающих заповедник охотничьих базах проводится прикормка копытных и других животных с целью выманивания их с заповедной территории и отстрела (Салькина и др. 2023). При этом охранная зона природного резервата никак не обозначена на местности, что объективно ослабляет эффективность заповедного режима, следствием чего стало. В результате, уровень незаконных отстрелов пятнистого оленя в Лазовском МО с 1990-х гг. постоянно растёт (см. рис. 1, 2), а с начала века увеличивается и в самом заповеднике (см. рис. 3), т. е. браконьерство стало основным фактором смертности этого вида.

Тенденция роста незаконных отстрелов оленей наметилась ещё с начала 1990-х гг. С 1993 г. и по настоящее время численность населения в Лазовском МО снизилась почти вдвое, но это не отразилось на уровне браконьерства здесь. В начале 2000-х гг. территория вокруг Лазовского заповедника стала интенсивно осваиваться охотниками (Салькина и др. 2003), и именно с этого времени в районе исследований резко возрос фиксируемый уровень браконьерства. По этой причине плотность популяции пятнистого оленя значительно ниже на неохраняемой части Лазовского МО, по сравнению с заповедной, о чём свидетельствуют данные зимнего учёта копытных, проводимого с 1997 г. в рамках программы мониторинга популяции амурского тигра сотрудниками Лазовского заповедника. В 1997–2013 гг. средняя суммарная плотность населения пятнистого оленя на заповедной территории была в 2–3 раза выше, чем на неохраняемом участке в бассейне р. Кривая и прилегающем морском побережье (Salkina et al. 2022).

Второй по значимости причиной гибели пятнистых оленей является нападение хищников. В районе исследований с увеличением уровня браконьерства доля пятнистых оленей, ставших жертвами хищников, соответственно снижалась. При этом изменился вид хищника, наносящий основной урон популяции оленей. В 1958–1975 гг. доля животных – жертв волка и рыси – была выше, чем тигра. После 1975 г. пятнистые олени, ставшие жертвами волка, исчислялись единицами, с этого времени

роль тигра в элиминации оленей становится основной среди всех других хищников. Впоследствии роль волка сошла на нет, и домашняя собака «заместила» волка в отношении пятнистых оленей.

В. Е. Присяжнюк (1981) отмечал, что в Лазовском заповеднике и на сопредельной территории в 1958–1975 гг. олени гибли в море, срываясь в него с крутых скал, куда животные забирались в поисках корма в многоснежные зимы. Автор даже объединил такие случаи в одну категорию «разбились, утонули». По нашим данным гибель пятнистых оленей в море связана зачастую с их преследованием собаками. Спасаясь от этих хищников, олени заплывают в море, а затем в холодное время года гибнут от переохлаждения. Такие случаи отмечали неоднократно (Salkina, 2011; Бромлей, Кучеренко 1983; Маковкин 1999), а однажды зимой наблюдали пятнистого оленя, который обледеневший стоял в реке, и вокруг кружила собака. Эти факты указывают на то, что уровень хищничества бродячих собак может быть недооценён.

Пятнистый олень эволюционно связан с такими хищниками маньчжурской фауны как тигр, харза и некоторые другие, и является их естественной добычей. К моменту организации Лазовского заповедника тигры на его территории не отмечались, что и обусловило небольшое участие тигров в общей гибели пятнистого оленя здесь. Вновь следы этого хищника в заповеднике стали фиксировать с 1947 г. и к началу 1970-х гг. тигры заселили всю территорию резервата. В это же время стаи волков распались, и численность этого хищника здесь снизилась (Животченко 1977; Салькина, Ерёмин 2017). После 1997 г. волк в резервате отмечался не каждый год, и последняя такая встреча датируется 2011 г. Вместе с тем, с 1997 г. в заповеднике существенно возросла частота появления домашних собак (Салькина, Ерёмин 2017). В некоторых местах они могут наносить существенный вред группировкам оленей (Салькина 2007).

Тигры не преследуют свои потенциальные жертвы продолжительное время; если сразу не удаётся догнать намеченное животное, эти хищники прекращают преследование (Yudakov, Nikolaev 2012; Salkina 2011). Бродячие домашние собаки, напротив, могут долго преследовать пятнистых оленей, которые впоследствии погибают из-за общего шока (Евтушевский 1989; Salkina 2011). Приёмы охоты волков сходны с приёмами охоты бродячих домашних собак (Юдин 1992). Вследствие всего этого пресс хищничества волка и бродячих домашних собак на популяции потенциальных жертв должен быть выше, чем у тигра. Но в местах с относительно высокой плотностью населения тигра волк исчезает, или его численность не высокая, и, следовательно, в таких местах этот хищник не наносит значительного урона своим потенциальным жертвам (Юдин 1992), что подтверждается также и нашими данными (табл. 2). Очевидно, с бродячими домашними собаками дело обстоит иначе (см рис. 1, табл. 2, 3). Эти животные возвращаются к своим хозяевам на охотничьи базы, в сёла и посёлки, где их кормят и они становятся менее доступными для тигра. Хищничество домашней собаки в отношении пятнистых оленей можно отнести к антропогенным факторам. Сотрудники охраны заповедника и парка отстреливают их на охраняемых территориях, поскольку с присутствием собак на ООПТ необходимо бороться как с браконьерством.

Исторический ареал волка включает всю территорию Сихотэ-Алиня (Юдин 1992), где расположен и Лазовский заповедник. Восстановление численности тигра в заповеднике способствовало увеличению и (или) стабилизации численности многих видов хищников, за исключением волка (Салькина, Ерёмин 2017). В то же время присутствие здесь волка как представителя фауны Дальнего Востока важно,

в том числе и по причине возможного замещения этого вида бродячими собаками – чуждым элементом биоценозов. По этой причине волк не должен подвергаться преследованию, тем более, что с начала 2000-х гг. гибель пятнистого оленя от волков ни разу не фиксировалась (см. табл. 2).

Доля пятнистых оленей – жертв рыси – в течение периода исследований постепенно снижалась, и последние два десятилетия она находится на одном и том же низком уровне (см. табл. 2). С заселением тиграми Лазовского заповедника, увеличением плотности его населения и снижением численности волка относительная численность рыси здесь увеличилась (Салькина, Ерёмин 2017). Возможно, что с появлением тигра, рысь стала больше добывать как молодняк пятнистых оленей, так и других небольших животных, которые являются её основными объектами питания (Юдин, Юдина 2019), а в таких случаях останки жертв в природе обнаружить трудно. Возможно также, что произошло перераспределение рыси по территории. Всем этим можно объяснить небольшую долю найденных жертв рыси после заселения тигром заповедной территории.

Регистрация пятнистых оленей – жертв харзы – в период исследований невысокая (см. табл. 2). Возможно, что хищничество этого животного в отношении пятнистого оленя недооценено. Харзы держатся группами, которые могут успешно охотиться на молодых пятнистых оленей и утилизировать их практически без останков. К тому же группы харз неоднократно перетаскивают расчленённые останки жертв, закапывая и выкапывая их. Такое поведение, затрудняющее нахождения жертв этих хищников, В. Г. Юдин и Е. В. Юдина (2022) охарактеризовали как видовой признак.

С появлением нового метода наблюдения за животными – фотографирование и видеосъёмка автоматическими камерами – появилась и возможность фиксировать такие относительно редкие случаи, как нападение на пятнистых оленей соболя и беркута (Kerley, Slaght 2013). Хищничество же медведей в отношении пятнистого оленя, скорее всего, недооценено, поскольку эти хищники активны в бесснежный период, когда находки останков погибших животных затруднены. Случаи же поедания разными медведями останков копытных нередки (Серёдкин и др. 2005; Salkina 2011).

Как видно из результатов наших исследований, роль хищников в элиминации пятнистого оленя со временем существенно снизилась (см. рис. 1) и произошло перераспределение влияния разных видов на этот процесс. Жертвы волка со временем перестали отмечаться, место этого хищника «заняла» домашняя собака; воздействие рыси на популяцию пятнистых оленей значительно снизилось; тигр после заселения им бывших местообитаний в районе исследований стал основным хищником в системе хищники – пятнистый олень (см. табл. 2).

Третьей по значимости причиной смертности пятнистых оленей является падёж вследствие бескормицы в многоснежные суровые зимы (см. рис. 1). Павшие пятнистые олени отмечались во все временные периоды, но их доля была существенной в 1988–2011 гг., когда такие зимы случались чаще (см. рис. 2). Доля павших пятнистых оленей во время суровых многоснежных зим занижена, т. к. не все такие случаи могут быть зафиксированы, особенно в труднодоступных местах. Иногда отмечается также падёж оленей из-за отравления ядовитыми растениями.

Глубокий снег в суровые зимы является естественным фактором, лимитирующим численность пятнистых оленей (Присяжнюк 1981; Бромлей, Кучеренко 1983). В такие зимы численность этих животных в Приморском крае сокращается,

в среднем, вдвое и очень медленно восстанавливается в последующие зимы (Бромлей, Кучеренко 1983). В глубоком снегу олени передвигаются с трудом из-за высокой весовой нагрузки на опорную площадь копыт – 1138 г/см<sup>2</sup>. Если высота снежного покрова в 40–50 см и выше держится при низких температурах более двух месяцев, олени голодают, и начинается падёж (Бромлей, Кучеренко 1983; наши данные). В такие зимы от снега зачастую не освобождаются и склоны южной экспозиции, где животные могли бы найти корм. Однако если в это время дуют сильные ветра, то часть склонов освобождается от снега, и олени могут здесь кормиться. К тому же после снегопадов дует ветер, который сбивает с деревьев хвосты. Если осадки обильные, падающий снег увлекает за собой массу веток, которые могут поедать олени (Салькина и др. 2022), поэтому не всегда в многоснежные зимы возникает существенный падёж оленей. Однако, этот фактор смертности обуславливает усиление другого фактора – браконьерства. В суровые многоснежные зимы значительно увеличиваются незаконные отстрелы пятнистых оленей, что подтверждается нашими данными, например, за 1997, 2001 и 2010 гг. (см рис. 2). В эти зимы животные были вынуждены спускаться в нижние части долин, где становились лёгкой добычей браконьеров (Салькина, Колесников 2005).

Гибель пятнистых оленей от несчастных случаев, упомянутых выше, достаточно редка. За всё время исследований зафиксирован только одна гибель этого животного под колёсами автомобиля, хотя в европейской части России такие случаи нередки (Тишков, Баскин 2022). Вероятно, пятнистые олени опасаются выходить на автомобильную трассу, проходящую вокруг Лазовского заповедника, или быстро перебегают её, так как зачастую их незаконно отстреливают с дорог (Salkina 2011). Появление же случаев гибели оленей в результате турнирных боёв обусловлено, вероятно, возросшей конкуренцией между самцами в период повышения численности группировки (Присяжнюк, Маковкин 1990).

Количество найденных погибших самцов пятнистого оленя больше чем самок, за исключением жертв хищников (см. табл. 3). С учётом соотношения полов в группировке этого животного, среди погибших от разных причин пятнистых оленей статистически всегда преобладают самцы.

Под избирательностью хищника понимают такое явление, когда среди его жертв преобладают особи определённого качества и когда они представлены относительно обильнее, чем в живущей популяции (Филонов 1989). Очевидно, что это справедливо и в отношении других факторов смертности. В период с 1989 по 2002 гг. среди жертв браконьеров было больше самок, хотя избирательность в отношении самцов тогда также была отмечена (Salkina 2011). За весь же период исследований (1958–2023 гг.) самцы среди жертв браконьеров преобладали (табл. 3). Такое различие может быть связано с изменением в последнее время половой структуры в исследуемой группировке пятнистых оленей, где основным фактором смертности является браконьерство.

Избирательность хищников в отношении изъятия самцов пятнистых оленей можно объяснить тем, что они часто ведут одиночный образ жизни, что облегчает хищникам их добычу. После гона осенью самцы вступают в зиму ослабленными, и, следовательно, уязвимыми для хищников (Маковкин 1999; Salkina 2011). Всё это также справедливо и для их повышенной по сравнению с самками смертностью в суровые многоснежные зимы (табл. 3).

Избирательность тигров в отношении самцов изюбра *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 отмечена в 1964–1984 гг. в Сихотэ-Алинском заповеднике (Матюшкин 1992).

Позже в 1992–2011 гг. избирательность хищников здесь была смещена в сторону изъятия самок изюбря, а самцы преобладали среди добытых тиграми пятнистых оленей и косуль *Capreolus pygargus* Pallas, 1771 (Петруненко 2021). На Индийском субконтиненте также найдена избирательность тигров в отношении изъятия самцов (Shaller 1967; Karanth, Sunquist 1995), например, в отношении самцов индийского оленя *Cervus axis* Erxleben, 1777, замбара *Cervus unicolor* Kerr, 1792 (Tamang 1979). Подобная избирательность показана также для хищников, обитающих в Восточной Африке (Bertram 1979).

Нашими исследованиями установлено, что взрослые особи преобладают среди жертв браконьеров, во всех остальных случаях преобладают молодые (табл. 4). Хищники изымают из группировки пятнистых оленей молодых особей больше, чем взрослых и гораздо больше, чем браконьеры. Выше отмечалось, что в природе трудно обнаружить останки ювенильных особей, ставших жертвами хищников. Очевидно, что роль особей из этого возрастного класса в питании хищников недооценена. Статистически определить избирательность изъятия хищниками молодых особей трудно, т. к. не известна доля таких особей в популяции пятнистых оленей. Зачастую в литературе приводятся только сведения о доли телят в группировках оленей (Присяжнюк 1981; Маковкин 1999).

В работах, где рассматривалась экология питания амурского тигра, показано, что этот хищник изымает из популяций копытных чаще сеголеток, взрослых самцов, чем особей из других возрастных классов (Матюшкин 1998; Miller et al 2013). В заповедниках России отход телят копытных животных в течение первого года жизни в ряде случаев целиком зависит от активности хищников (Филонов 1989). Определение возраста жертв тигра по ростовым слоям в цементе их зубов показало, что в группировке пятнистых оленей этот хищник чаще изымает особей из младших и старших возрастных классов. Наименьший пресс хищника испытывают олени возрастом 3–6 лет (Salkina 2011).

Таким образом, избирательность тигра и других хищников смещена в сторону изъятия самцов из популяции пятнистых оленей, что не оказывает отрицательного влияния на полигамные виды. Преимущественное изъятие же хищниками особей из младших и старших возрастных классов приводит к тому, что способная к репродукции часть популяции (животные средних возрастных групп) испытывают наименьший пресс хищников. Хищничество тигра и других видов не является фактором, сильно ограничивающим численность пятнистого оленя, что характерно для видов, эволюционирующих совместно. Браконьеры же изымают из популяции пятнистых оленей преимущественно взрослых особей, что максимально неблагоприятно сказывается на воспроизводстве популяции.

Есть сведения, указывающие на то, что охота человека не замещает другие факторы смертности в популяциях. Например, изъятие пятнистых оленей в Хопёрском заповеднике путём охоты увеличило уровень их общей гибели (Филонов 1989). Исключение пятнистого оленя из Красной книги РФ (2021) и открытие промысловой охоты на него привело к появлению ещё одного фактора смертности в аборигенной популяции. Из-за эпизоотии африканской чумы свиней биомасса копытных животных в Приморском крае существенно снизилась (Zakharova et al. 2021). Известно, что кабан *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 является одним из основных объектов питания тигра (Матюшкин 1998), поэтому из-за катастрофического снижения его численности резко возросло количество конфликтных ситуаций, связанных с хищниками, когда они в поисках корма выходят к людям и нападают на домашних животных.

Пятнистый олень имеет первостепенное значение в питании тигра на юго-востоке Сихотэ-Алиня (Salkina 2011), и этот вид мог бы сгладить последствия падежа кабана для тигра. Но браконьерство и официально разрешённая охота препятствуют этому.

### Заключение

В результате изучения материалов относительно гибели 2702 особей пятнистых оленей в течение 65 лет (1958–2023 гг.), частично опубликованных (Присяжнюк 1981) и собранных авторами, выявлены три основных фактора смертности в аборигенной популяции этого животного на юго-востоке Сихотэ-Алиня в Лазовском МО: браконьерство, нападение хищников и падёж во время суровых многоснежных зим.

С течением времени роль этих факторов в элиминации пятнистого оленя изменялась. В 1958–1988 гг. смертность в группировке пятнистого оленя определялась, в основном, хищниками. Затем их воздействие на оленей стало снижаться, и с 1990-х гг. основным фактором смертности пятнистого оленя в Лазовском МО стало браконьерство. Это особенно выражено на сопредельной к одноимённому заповеднику территории, что связано как с расселением пятнистого оленя из резервата и отсутствием контроля в охранной зоне заповедника. Этим, вероятно, объясняется зафиксированное нами возрастание уровня браконьерства и в самом заповеднике в 2000–2023 гг.

Хищники – второй по значимости фактор гибели уссурийского пятнистого оленя. В ходе периода исследований изменялась роль различных видов хищников в его элиминации. До 1980-х гг. основными дикими животными, нападавшими на пятнистого оленя, были волк и рысь. С заселением тигром былых местообитаний в районе исследований его роль в элиминации пятнистого оленя стало основной. С 1990-х гг. домашние собаки «заместили» волка в отношении пятнистого оленя. В этой связи преследование волка в его историческом ареале должно прекратиться.

Избирательность тигра и других хищников смещена в сторону изъятия самцов из популяции пятнистых оленей. Хищники изымают преимущественно особей из младших и старших возрастных классов, олени среднего возраста испытывают наименьший пресс хищников. Всё это ведёт к снижению отрицательного воздействия хищничества на популяцию потенциальных жертв. Во время падежа в суровые многоснежные зимы самцы также гибнут чаще.

Глубокий снег в суровые зимы является естественным фактором, лимитирующим численность пятнистых оленей. Несмотря на то, что не всегда многоснежные зимы вызывают существенный падёж оленей, в Лазовском МО этот фактор смертности обуславливает усиление другого фактора – браконьерства. По описанным выше причинам в суровые многоснежные зимы значительно увеличиваются незаконные отстрелы пятнистых оленей.

Наши исследования показали, что вывод уссурийского пятнистого оленя из Красной книги РФ (2001) и Приморского края (2005) сказалось негативно на состоянии аборигенной популяции этого подвида. Уровень браконьерства не снизился, как ожидалось, и, более того, появился ещё один антропогенный фактор смертности. В результате антропогенные факторы составили более половины от всех прослеженных случаев гибели пятнистых оленей. При этом основным фактором смертности в популяции аборигенного пятнистого оленя в Лазовском МО в настоящее время стало браконьерство. Браконьерство не только прямо подрывает численность оленьего стада, но и неблагоприятно сказывается на воспроизводстве этих копытных из-за предпочтительной добычи взрослых половозрелых особей. Особенно сильно



воздействие браконьерства на популяцию пятнистого оленя во время суровых много-снежных зим, когда животные терпят бедствие.

К сожалению, наши данные свидетельствуют о том, что Лазовский заповедник может потерять своё значение для расселения дикого пятнистого оленя *Cervus nippon hortulorum* из-за возросшего уровня браконьерства как на заповедной, так и на сопредельной территориях. Всё это создает угрозы стабильному существованию аборигенной популяции, в связи с чем необходим её постоянный мониторинг. Также следует провести генетические исследования на всем ареале пятнистого оленя в Приморском крае, для того, чтобы выяснить, насколько существующая ныне в Лазовском МО аборигенная популяция *Cervus nippon hortulorum* отличается от остальных, каким генетическим потенциалом она обладает и может ли в настоящее время рассматриваться как важный источник поддержания биоразнообразия и единица охраны.

### Благодарности

За участие в сборе данных авторы выражают благодарность нынешним и бывшим сотрудникам Лазовского заповедника, другим жителям Лазовского муниципального округа, а также Обществу защиты тигра. Мы благодарны также всем коллегам, рецензентам и редколлегии журнала за ценные замечания, позволившие улучшить качество статьи.

### Литература (References)

- Банников А. Г. Присяжнюк В. Е. 1977. Аборигенный пятнистый олень // *Природа*. № 2. С. 122–130. (Bannikov A. G., Prisyazhnyuk V. E. 1977. [Native sika deer]. *Priroda* 2: 122–130. [In Russian].)
- Бромлей Г. Ф., Кучеренко С. П. 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. – М.: Изд-во «Наука». 305 с. (Bromley G. F., Kucherenko S. P. 1983. [Ungulates of the southern of the Far East USSR]. Moscow: Nauka, 305 pp. [In Russian].)
- Гапонов В. В. 2002. Женьшень, тигр и охота. Двойная мораль таежного природопользования // *Россия и АТР*. № 4. С. 81–88. (Gaponov V. V. 2002. [Gaponov V. V. 2002. Ginseng, tiger and hunting. Double morality of taiga nature management]. *Russia and the Asia-Pacific region* 4: 81–88. [In Russian].)
- Евтушевский Н. Н. 1989. Акклиматизация и хозяйственное использование пятнистого оленя (*Cervus nippon hortulorum* Sw., 1864) на Украине: автореферат дисс. ... кандидата биол. наук: 06.02.02. Всесоюзный сельскохозяйственный институт заочного образования. – М. 25 с. (Evtushevskiy N. N. 1989. [Acclimatization and practical use of sika deer (*Cervus nippon hortulorum* Sw., 1864) on Ukraine]. dis. kand. biol. sci. All-Union Agricultural Institute of Correspondence Education. Moscow, 25 pp. [In Russian].)
- Животченко В. И. 1977. Заселение тигром (*Panthera tigris altaica*) территории Лазовского заповедника и его взаимоотношения с леопардом и волком // *Зоологический журнал*. Т. 51. Вып. 1. С. 131–139. (Zhivotchenko V. I. 1977. Occupation of the Lazovsky Nature Reserve by the tiger (*Panthera tigris altaica*) and their relations with leopards and the wolves. *Zoologicheskii Zhurnal* 51(1): 131–139. [In Russian].)
- Коломийцев Н. П., Поддубная Н. Я. 1985. Материалы к биологии филина – *Bubo bubo* (L.) в Лазовском заповеднике // Редкие и исчезающие птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 81–84. (Kolomiitsev N. P., Poddubnaya N. Ya. 1985. Materials for the biology of the owl – *Bubo bubo* (L.) in the Lazovsky Reserve. In: Rare and endangered birds of the Far East. Vladivostok: DVSC of the USSR AN, pp. 81–84. [In Russian].)
- Красная книга Приморского края: Животные. 2005. – Владивосток: АВК «Апельсин». 448 с. [Red Data Book of Primorsky Krai. Animals. Rare and endangered species of animals. Official edition]. Vladivostok: АВК «Апельсин», 448 pp. [In Russian].)
- Красная книга Российской Федерации (животные). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Официальное издание. 2001. – М.: Астрель. 862 с. [Red Data Book of the Russian Federation (Animals). Moscow: Astrel, 862 pp. [In Russian].)
- Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2021. – М.: ФГБУ «ВНИИ Экология». 1128 с. (Red Data Book of the Russian Federation, volume Animals. 2021. FGBU «VNIIEcologia», 1128 pp. [In Russian].)

- Красная книга РСФСР (животные). 1985. – М.: Россельхозиздат. 454 с. (*Red Data Book of the RSFSR (Animals)*). Moscow: Rosselkhozizdat, 454 pp. [In Russian].)
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 1978. – М.: Лесная промышленность. 459 с. (*Red Data Book of the USSR: Rare and endangered species of animals and plants*). Moscow: Lesnaya Promyshlennost, 459 pp. [In Russian].)
- Матюшкин Е. Н. 1992. Крупные хищники в системе долговременных экологических наблюдений // Крупные хищники. Сборник научн. трудов. М.: ЦНИЛ Главохоты РФ. С. 4–9. [Matyushkin E. N. 1992. Large predators. Collection of scientific articles]. Moscow: Central Research Institute of Glavokhoty of the Russian Federation, 4–9 pp. [In Russian].)
- Матюшкин Е. Н. 1998. Амурский тигр в России. – М.: Всемирный Фонд Дикой Природы. 416 с. (Matyushkin E. N. 1998. The Amur tiger in Russia. Moscow: World Wide Fund for Nature, 416 pp. [In Russian and English].)
- Маковкин Л. И. 1999. Дикий пятнистый олень Лазовского заповедника и сопредельных территорий. – Владивосток: Альманах «Русский остров». 136 с. (Makovkin L. I. 1999. Wild sika deer of Lazovsky Zapovednik and adjacent areas. Vladivostok: Almanach “Russkii Ostrov”, 136 pp. [In Russian].)
- Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Определитель. 1984. – М.: Наука. 260 с. [Terrestrial Mammals of the USSR Far East]. 1984. Moscow: Nauka, 358 pp. [In Russian].)
- Петруненко Ю. К. 2021. Трофическая экология тигра *Panthera tigris altaica*: новые подходы в исследовании: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Тихоокеанский институт географии ДВО РАН. – Владивосток. 22 с. (Petrunenko Yu. K. 2021. [Trophic ecology of the tiger *Panthera tigris altaica*: new research approaches]: dis. kand. biol. sci.: 03.02.08. Pacific Geographical Institute DVO RAN. Vladivostok, 22 pp. [In Russian].)
- Поддубная Н. Я., Коломийцев Н. П. 2016. Роль млекопитающих в лесных экосистемах Юго-Восточного Сихотэ-Алиня: Монография. Череповец: ЧГУ. 253 с. (Poddubnaya N. Ya., Kolomiytsev N. P. 2016. The role of mammals in the forest ecosystems of Southeastern Sikhote-Alin. Cherepovets: Cherepovets State University, 253 pp. [In Russian].)
- Присяжнюк В. Е. 1975. Уникальная популяция аборигенного пятнистого оленя в Приморском крае // Научные основы охраны природы. Вып. 3. С. 240–254. (Prisyazhnyuk V. E. 1975. [Unique population of native sika deer in the Primorsky Krai]. *Scientific foundations of nature conservation* 3: 240–254. [In Russian].)
- Присяжнюк В. Е. 1981. Факторы смертности дикого пятнистого оленя на юге Приморского края // Биологические аспекты охраны редких животных. Сборник научн. трудов. – М.: ВНИИ-Природы МСХ СССР. С. 44–55. (Prisyazhnyuk V. E. 1981. [Mortality factors of wild sika deer in the south of Primorsky Krai]. In: Biological aspects of the protection of rare animals. Collection of scientific works. Moscow: VNIIPrirody MSX USSR, pp. 44–55. [In Russian].)
- Присяжнюк В. Е., Маковкин Л. И. 1990. Двадцатилетний опыт учёта пятнистых оленей «на реву» в Лазовском заповеднике, динамика численности и проблемы сохранения генофонда вида // Научные основы оценки состояния животного мира. – М. С. 122–140. (Prisyazhnyuk V. E., Makovkin L. I. 1990. [Twenty years of experience in accounting for sika deer “on the roar” in Lazovsky Nature Reserve, population dynamics and problems of conservation of the species gene pool]. In: Scientific bases of assessment the state of the animal world. M., pp. 122–140. [In Russian].)
- Салькина Г. П. 2007. Освоение территории Лазовского заповедника домашней собакой // VIII Дальневосточная конференция по заповедному делу. Материалы конференции 1–4 октября 2007 г., г. Благовещенск. – Благовещенск: Изд-во БГПУ. С. 36–40. (Salkina G. P. 2007. [The development of the territory of the Lazovsky Nature Reserve by a domestic dog]. In: VIII Far Eastern conference on conservation. Materials of the conference October 1–4, 2007, Blagoveshchensk. Blagoveshchensk: Izd-vo BGPU, pp. 36–40. [In Russian].)
- Салькина Г. П. 2012. Смертность в популяции аборигенного уссурийского пятнистого оленя // Актуальные проблемы современной териологии: тезисы докладов, 18–22 сентября 2012 г., г. Новосибирск. – Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо». С. 130. (Salkina G. P. 2012. [Mortality in the population of the native Ussuri sika deer]. In: Relevant problems of modern theriology: abstracts, September 18–22, 2012, Novosibirsk. Novosibirsk: ООО Sibregion Info, p. 130. [In Russian].)
- Салькина Г. П., Ерёмин Д. Ю. 2017. Влияние численности тигра и волка на некоторые виды хищных млекопитающих на юго-востоке Сихотэ-Алиня // Вестник Тамбовского университета. Т. 2. Вып. 5. С. 984–988. (Salkina G. P., Eremin D. Yu. 2017. Influence of tiger and wolf

- population on some Carnivores in the south-east of Sikhote-Alin. *Vestnik Tambovskogo universiteta* 2(5): 984–988. [In Russian].)
- Салькина Г. П., Колесников В. С. 2005. Факторы смертности пятнистого оленя в Лазовском районе Приморья // VII Дальневосточная конференция по заповедному делу. Материалы конференции, Биробиджан, 18–21 октября 2005 г. – Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН. С. 239–241. (Salkina G. P., Kolesnikov V. S. 2005. [Mortality factors of sika deer in the Lazovsky District of Primorye. In: VII Far Eastern Conference on Conservation. Conference proceedings, Birobidzhan, October 18–21, 2005. Birobidzhan: ICARP FEB RAS, pp. 239–241. [In Russian].)
- Салькина Г. П., Колесников В. С. 2007. Охрана пятнистого оленя в Лазовском районе Приморского края // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. Материалы 2-й Международной научно-практической конференции. 21 октября 2005 г. – М.: Московская государственная сельскохозяйственная академия К. А. Тимирязева М. С. 447. (Salkina G. P., Kolesnikov V. S. 2007. [Protection of sika deer in the Lazovsky District of Primorsky Krai] // Conservation of animal diversity and hunting in Russia. Materials of the 2nd International scientific and practical conference. October 21, 2005). Moscow: Moscow State Agricultural Academy named after K. A. Timiryazev, p. 447. [In Russian].)
- Салькина Г. П., Поддубная Н. Я., Колесников В. С. 2022. Влияние лесозаготовок на состояние группировки тигров на юго-востоке Сихотэ-Алиня // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смирнова. Вып. 30. С. 97–110. (Salkina G. P., Poddubnaya N. Ya., Kolesnikov V. S. 2022. The impact of logging on the state of the tiger grouping in the south-east in the Sikhote-Alin. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve* 30: 97–110. [In Russian].) <https://doi.org/10.24412/cl-31646-2686-7117-2022-30-97-110>
- Салькина Г. П., Поддубная Н. Я., Колесников В. С. 2023. Охотничьи хозяйства вокруг Лазовского заповедника // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства России и ближнего зарубежья: материалы I Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. – Киров: Вятский ГАТУ, С. 187–194. (Salkina G. P., Poddubnaya N. Ya., Kolesnikov V. S. 2023. [Hunting farms around Lazovsky Nature Reserve]. In: Modern problems of nature management, hunting and animal husbandry in Russia and near abroad: materials of the First All-Russian Scientific and Practical conference with international participation. Kirov: Vyatka GATU, pp. 187–194. [In Russian].)
- Серёдкин И. В., Гудрич Дж. М., Костыря А. В., Шлейер Б. О., Смирнов Е. Н., Керли Л. Л., Микель Д. Дж. 2005. Взаимоотношения амурского тигра с бурым и гималайским медведями // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. – Владивосток: ПСП. С. 156–163. (Seredkin I. V., Goodrich J. M., Kostyrya A. V., Schleier B. O., Smirnov E. N., Kerley L. L., Miquelle D. J. 2005. [The relationship of the Amur tiger with brown and Asiatic black bear]. In: Tigers of the Sikhote-Alinsky Reserve: ecology and conservation. Vladivostok: PSP, pp. 156–163. [In Russian].)
- Тишков А. А., Баскин Л. М. 2022. Гибель животных на автодорогах староосвоенных регионов Европейской России: оценки и рекомендации к снижению // Теоретическая и прикладная экология. № 1. С. 217–226. (Tishkov A. A., Baskin L. M. 2022. Animal deaths on the roads of old-developed regions of European Russia: assessment and recommendations for reduction. *Theoretical and Applied Ecology* 1: 217–226. [In Russian].) <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2022-1-217-226>
- Филонов К. П. 1989. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. – М.: Наука. 256 с. (Filonov K. P. 1989. [Ungulates and Large Predators in Wildlife Reserves]. Moscow: Nauka, 256 pp. [In Russian].)
- Юдин В. Г. 1992. Волк Дальнего Востока России. – Благовещенск: ДВО РАН. 312 с. (Yudin V. G. [The wolf of the Russian Far East]. Blagoveshchensk: FEB RAS, 312 pp. [In Russian].)
- Юдин В. Г., Юдина Е. В. 2009. Тигр Дальнего Востока России. – Владивосток: Дальнаука. 445 с. (Yudin V. G., Yudina E. V. 2009. The tiger of the Russian Far East. Vladivostok: Dalnauka, 445 pp. [In Russian].)
- Юдин В. Г., Юдина Е. В. 2019. Рысь Дальнего Востока России. – Владивосток: ТИГ ДВО РАН. 424 с. (Yudin V. G., Yudina E. V. 2019. The lynx of the Russian Far East. Vladivostok: PGI FEB RAS, 424 pp. [In Russian].)
- Юдин В. Г., Юдина Е. В. 2022. Харза Дальнего Востока России. – Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. 224 с. (Yudin V. G., Yudina E. V. 2022. The yellow-throated marten of the Far East Russia. Vladivostok: FSCEATB FEB RAS, 224 pp. [In Russian].)

- Bertram B. C. R.** 1979. Serengeti predators and their social systems. In: Serengeti: Dynamics of an Ecosystem. Chicago: University of Chicago Press, pp. 221–248.
- Karanth U. K.; Sunquist M. E.** 1995. Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. *Journal of Animal Ecology* 64 (4): 439–450.
- Kerley L. L., Slaght J. C.** 2013. First documented predation of sika deer (*Cervus nippon*) by folden Eagle (*Aquil chrysaetos*) in Russian Far East. *Journal of Raptor Research* 47 (3): 3. <https://doi.org/10.3356/JRR-12-00008.1>
- Krojerová-Prokešová J., Barančková M., Voloshina I., Myslenkov A., Lamka J., Koubek P.** 2013. Dybowski's sika deer (*Cervus nippon hortulorum*): Genetic divergence between natural Primorian and introduced Czech populations. *Journal of Heredity* 104 (3). <https://doi.org/10.1093/jhered/est006>
- Miller C. S., Hebblewhite M., Petrunenko Yu. K., Seryodkin I. V., DeCesare N. J., Goodrich J. M., Miquelle D. G.** 2013. Estimating Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) kill rates and potential consumption rates using global positioning system collars. *Journal of Mammalogy* 94(4): 845–855. <https://doi.org/10.2307/23488476>
- Salkina G. P.** 2000. In Russian Far East, Fewer Ungulates Ominous Sign for Siberian Tiger. *Russian Conservation News* 23: 24–25.
- Salkina G. P.** 2011. The tiger and its relations with other species in South Sikhote-Alin: Materials on snow tracking and observations in snowless period. Germany: Lambert Academic Publishing, 168 pp.
- Salkina G. P., Poddubnaya N. Ya., Kolesnikov V. S., Nikandrova V. A.** 2022. *Pantera tigris altaica* (Carnivora, Felidae) in the Lazovsky State Nature Reserve and in the adjacent non-protected area (Far East of Russia). *Nature Conservation Research* 7(4): 97–108. [dx.doi.org/10.24189/ncr.2022.039](https://doi.org/10.24189/ncr.2022.039)
- Tamang K. M.** 1979. The population characteristics of the tiger and its prey. In: International Symposium on Tigers, February 1979, India, pp. 236–241.
- Voloshina I. V., Myslenkov A. I.** 2009. Sika deer distribution changes at the northern extent of their in the Sikhote-Alin Mountains of the Russian Far East. In: Sika deer. Springer, pp. 501–519.
- Yudakov A. G., Nikolaev I. G.** 2012. Winter ecology of the Amur tiger based upon observations in the west-central Sikhote-Alin Mountains, 1970–1973, 1996–2010. Vladivostok: Dalnauka, 199 pp.
- Zakharova O. I., Titov I. A., Gogin A. E., Sevskikh T. A., Korennoy F. I., Kolbasov D., Abrahamyan L., Blokhin A. A.** 2021. African swine fever in the Russian Far East (2019–2020): spatio-temporal analysis and implications for wild ungulates. *Frontiers in Veterinary Science* 8: 723081. <https://doi.org/10.3389/fvets.2021.723081>