

На правах рукописи



ПЕТРУНЕНКО
ЮРИЙ КОНСТАНТИНОВИЧ

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

03.02.08 — экология
(биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток — 2021

Работа выполнена в лаборатории экологии и охраны животных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент
Серёдкин Иван Владимирович

Официальные оппоненты:

Шадрина Елена Георгиевна, доктор биологических наук, профессор, ФГБУН ФИЦ «Якутский научный центр СО РАН» – обособленное подразделение Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, главный научный сотрудник отдела зоологических исследований

Трухин Алексей Михайлович, кандидат биологических наук, доцент, ФГБУН Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильчева ДВО РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории исследования загрязнения и экологии

Ведущая организация:

ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Защита состоится «29» июня 2021 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159.

Факс: (423) 2310-193. E-mail: info@biosoil.ru

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022, г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159, ученому секретарю диссертационного совета.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте «Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН: <http://www.biosoil.ru>

Автореферат разослан « » 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Саенко -

Елена Михайловна Саенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Трофическая экология — это научная дисциплина, изучающая структуру трофических отношений между организмами в экосистеме (Garvey, Whiles, 2017; Sabo, Gerber, 2020). Объектами изучения трофической экологии могут быть как сообщества (Kojadinovic et al., 2008), так и группы животных (Самойлова, 2018; Gheler-Costa et al., 2018). В данной работе термин «тrophicеская экология» рассматривается применительно к тигру *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758).

В настоящее время в дикой природе обитает около 3500 тигров, и все шесть сохранившихся подвидов, по данным Международного союза охраны природы и природных ресурсов, находятся под угрозой исчезновения (Walston et al., 2010). Ареал амурского тигра *P. t. altaica* Temminck, 1844 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 (Микелл и др., 2005; Пикунов и др., 2009) и браконьерство на тигра (Chapron 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 кормовых потребностях амурского тигра и его трофических взаимоотношениях с видами-жертвами, в первую очередь с кабаном *Sus scrofa*, благородным оленем *Cervus elaphus* и пятнистым оленем *C. nippon*.

Степень разработанности темы. Данные о годовой добыче, потребности в жертвах и половозрастной избирательности жертв трудно получить как для амурского тигра, так и для других подвидов. Традиционно основным методом сбора информации о питании амурского тигра является тропление в снежный период (Матюшкин, 1977; Пикунов, 1983; Юдин, 2010). Однако существует вероятность получения некорректных результатов при экстраполяции зимних данных по добыче жертв крупными хищниками без учета ожидаемых сезонных различий (Sand et al., 2008; Metz et al., 2012).

Слежение с помощью системы глобального позиционирования (GPS) и радиотрекинга являются альтернативными методами исследования, позволяющими изучать трофическое поведение хищника независимо от сезона (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; Tambling et al., 2012). Для изучения тигров телеметрия стала применяться в 70-х гг. прошлого века (Sunquist, 1981; Миквел и др., 1993; Karanth, Sunquist, 2000), тем не менее для оценки хищничества ее ранее не использовали.

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 тигрята до достижения ими четырехмесячного возраста удалось проследить изменения в рационе, кормовом поведении и использовании участка обитания самки с потомством.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Результаты изучения годового рациона амурского тигра были использованы для создания первой энергетической модели расчета минимально необходимого уровня потребления пищи хищником (Miller et al., 2014). Разработанную методику обнаружения мест успешной охоты тигра использовали в других работах для прогнозирования уровня добычи без посещения мест пребывания хищников (Микелл и др., 2015; Рожнов и др., 2014, 2015).

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 в диссертации подходы и результаты исследований учтены и использованы при изучении волка *Canis lupus* (Walker et al., 2018), гималайского медведя *Ursus thibetanus* (Furusaka et al., 2019), льва *Panthera leo* (Snymann et al., 2018) и леопарда *P. pardus* (Rozhnov et al., 2015; Farhadinia et al., 2018).

Методику и результаты исследования использовали в лекционных и аprobировали в практических занятиях курса «Управление экосистемами» программы бакалавриата и курса «Сезонные исследования леса» программы магистратуры направления «Экология и природопользование» в Дальневосточном федеральном университете.

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

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.

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. 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 предпочтаемым 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 были представлены на международном (9 конференций, 2 симпозиума, 1 совещание и 1 конгресс), всероссийском (6 конференций) и региональном (2 конференции и 1 сессия) уровнях.

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; всем сотрудникам Общества сохранения диких животных и Сихотэ-Алинского биосферного заповедника за содействие в организации работы; сотрудникам Оксфордского университета и Университета штата Монтана за незаменимый вклад в освоение и разработку статистических методов; волонтерам, принимавшим активное участие в сборе данных о жертвах тигра; своим коллегам из Тихоокеанского института географии ДВО РАН; и всем друзьям и близким за постоянную поддержку и терпение.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Характеристика района исследований

Район исследований общей площадью 10,3 тыс. км² располагается на Среднем Сихотэ-Алине и состоит из двух частей (Рисунок 1). Восточная часть (44°55'N, 136°24'E) площадью 5,8 тыс. км² находится на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, а западная (45°55'N, 134°57'E) — на западном макросклоне и занимает территорию в 4,4 тыс. км².

Хребет Сихотэ-Алинь характеризуется морфоструктурной асимметрией: пологими и протяженными западными склонами и короткими обрывистыми восточными. Климат носит ярко выраженный муссонный характер, проявляющийся в неравномерном распределении осадков зимой и летом. Гидрографическая сеть отличается большой густотой — 0,9 км на 1 км². Наибольшую площадь на территории исследования занимает лесная растительность (88,3%).

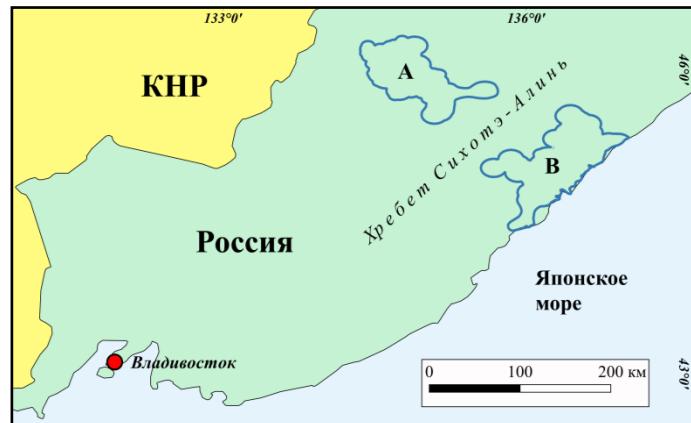


Рисунок 1 — Район исследований на Среднем Сихотэ-Алине. Контуром синего цвета выделены западная (A) и восточная (B) части

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 (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, 2005).

2.2. Работа с обездвиженными животными

Во время работы с тиграми определяли пол и возраст животного, измеряли параметры тела и взвешивали. Возраст оценивали по прорезыванию, изношенности и цвету зубов, физиологическим параметрам (Гудрич, Микелл, 2005; Юдин, 2005, 2006), а также по рассчитанным датам рождения тигрят у меченых тигриц.

2.3. Характеристики и применение радио- и GPS-ошейников

До 2009 г. пойманных животных оснащали радиоошейниками — устройствами со встроенными радиопередатчиками, излучающими сигналы с определенной частотой, которые можно отслеживать с помощью антенны и приемника. С 2009 г. животных оснащали GPS-ошейниками. У GPS-ошейника также есть радиопередатчик, однако основная информация о местоположении животного собирается за счет GPS-модуля, запрограммированного на определение текущего местоположения системой глобального позиционирования с интервалами 90, 120 или 180 мин.

2.4. Телеметрия меченых животных

В рамках исследования использовали информацию по 61 меченному тигру (32 самки и 29 самцов), из которых 56 особей были оснащены радиоошейниками, а 5 — GPS-ошейниками.

Слежение за радиомеченными тиграми вели в ходе пеших и автомобильных маршрутов, используя метод триангуляции (Heezen, Tester, 1967), а также с воздуха (23% из 15262 локаций животных) на самолете Ан-2 и вертолетах Ми-2 или Ми-8, направляя воздушное судно к месту с максимальной интенсивностью сигнала. GPS-ошейники позволяли получать локации животных регулярно, независимо от их местонахождения.

2.5. Сбор данных о кормовой и двигательной активности

В связи с тем что посещение всех локаций животных было невозможно, приоритет отдавали кластерам (локации животных в пределах 100 м и 48 ч друг от друга), где тигры находились 8 и более часов. 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 местами питания тигров. Также осмотрели часть некластеризованных локаций ($n = 518$), чтобы убедиться, что методика не приводит к пропуску жертв крупного размера.

На обнаруженных местах питания тигра собирали данные о виде, поле и возрасте жертвы. 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 перемещался.

2.6. Временные интервалы исследования

Основываясь на предыдущих исследованиях (Hojnowski et al., 2012; 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).

Для раздела по изучению рациона тигра (Глава 3), в связи с тем что плотность населения копытных варьировала в течение 22-х лет исследования, выделили два периода. Первый период длился с 1992 по 2002 г. и характеризовался высокой численностью благородного оленя и относительно небольшим количеством пятнистого оленя и сибирской косули *Capreolus pygargus*. Второй период длился с 2003 по 2013 г. и был связан с увеличением плотности населения пятнистого оленя и сибирской косули.

2.7. Построение участков обитания

Участки обитания тигров построили с помощью метода ядерной оценки плотностей на основе полученных методом телеметрии локаций животных (Anderson, 1982).

2.8. Моделирование наличия жертв на кластерах

Для моделирования наличия жертв на кластерах, не посещенных во время исследования, применили множественную логистическую регрессию (Hosmer, Lemeshow, 2000; Wilmers et al., 2003), используя шесть пространственно-временных переменных. Затем применили множественный логистический регрессионный анализ с использованием тех же шести параметров (Knopff et al., 2009) для того, чтобы разделить жертвы на мелкие (< 40 кг) и крупные (> 40 кг) на кластерах, не посещенных исследователями.

Для определения способности параметров предсказывать наличие жертвы и ее категорию по массе использовали ROC-кривые (Hosmer, Lemeshow, 2000). Все расчеты провели с использованием программы Stata версии 11.0 (StataCorp, 2019).

2.9. Прогнозирование частоты добычи жертв и уровня потребления пищи

Частоту добычи жертв (Глава 4) рассчитали как отношение суммы всех добытых животных с учетом прогнозируемых жертв (Глава 2.5), к количеству суток мониторинга.

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 по литературным данным установили среднюю массу животных всех половозрастных групп видов-жертв тигра. Однако при расчетах потребляемой биомассы делали поправки на количество съедобной

части жертв (Ackerman et al., 1986; Wilmers et al., 2003) и изъятие падальщиками (Матюшкин, 1974; Юдаков, Николаев, 1987).

Оценку 95%-ных доверительных интервалов (Глава 3) произвели 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 определили дисперсионным анализом (Stahle, Wold, 1989). Для выявления различий в частоте добычи жертв тиграми при питании мелкими или крупными жертвами (Глава 4) сравнили 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 позволил 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).

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).

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

На первом этапе были рассчитаны параметры ландшафта по данным дистанционного зондирования Земли и другим геоданным в системах ArcMap версии 10.1 (Parese 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.

Далее с помощью данных ежегодных учетов численности копытных (Матюшкин, 1992) была смоделирована относительная интенсивность использования среды обитания в зависимости от параметров ландшафта, общая и отдельная для каждого из трех основных видов-жертв (благородного оленя, кабана и пятнистого оленя). Всего построили по четыре отрицательные биномиальные функции выбора ресурсов (Nielson, Sawyer, 2013) для каждого из снежных сезонов за период исследования.

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 оценки использования тиграми пространства внутри своего участка обитания построили пространственно-эксплицитные смешанные модели с линейной регрессией (Montgomery et al., 2012, 2013; Petrunenko et al., 2016).

Итоговые модели использования участков обитания тиграми в зависимости от плотности населения копытных и уязвимости потенциальных жертв (Глава 5) являлись комплексными и учитывали результаты расчетов трех вышеописанных моделей. На последнем этапе была запущена процедура выбора наилучшей итоговой модели (Zuur et al., 2009). Для определения наилучших моделей использовали AIC (Burnham, Anderson, 2002). Коллинеарность учили 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).

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) нахождение на добыче; 2) отдых; 3) перемещение — все последовательные локации на расстоянии более 100 м друг от друга; 4) отдых с потомством на месте логова.

Количество локаций, относящихся к каждому типу поведения, суммировали по периодам и провели тест хи-квадрат (Westfall, 2013), чтобы определить, варьировали ли пропорции времени, затраченного на разные типы поведения, между периодами. Длительность интервалов, проведенных с тигрятами в разные 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: суточный ход (км/сутки); расстояние, пройденное перед добычей новой жертвы (км); скорость движения при типе поведения «перемещение» (км/ч); и скорость движения (км/ч) при прямолинейном перемещении (тип перемещения, проявлявшийся, когда самка для кормления тигрят возвращалась с места питания на логово или возвращалась с логова на ранее добывшую жертву).

Для определения различий в параметрах движения между периодами и 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.

Глава 3. Рацион тигра

3.1. Результаты

Вклад видов-жертв в рацион тигра. В общей сложности за 22 года обнаружили 741 жертву 37 тигров (17 самцов и 20 самок): 410 жертв в первый период (156 в снежные и 254 в беснежные сезоны) и 331 — во второй период (145 в снежные и 186 в беснежные сезоны).

В рационе тигра обнаружили животных 18-ти видов. Среди этих видов только для благородного оленя (331 жертв), кабана (194 жертвы), сибирской косули (72 жертвы) и пятнистого оленя (70 жертв) процент встречаемости составил $> 10\%$. В снежный сезон обнаружили единичные жертвы лося *Alces alces*, кабарги *Moschus moschiferus* и неясыти *Strix uralensis*. Для беснежного сезона отмечены азиатский барсук *Meles leucurus* (18 жертв), ларга *Phoca larga* (7 жертв), корова *Bos taurus* (4 жертвы), лошадь *Equus caballus* (1 жертва) и лисица *Vulpes vulpes* (1 жертва). Прочими видами жертв стали собака *Canis lupus familiaris* (10 жертв), енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* (7 жертв), амурский горал *Nemorhaedus caudatus* (4 жертвы) и тигр (3 жертвы). Бурый медведь *Ursus arctos* и гималайский медведь имели наибольшее значение в беснежный сезон (по 6 жертв каждого вида) и единично присутствовали в рационе в снежный сезон.

На долю благородного оленя приходились наибольшие проценты как от количества жертв (50% в первом периоде и 30% во втором периоде), так и от биомассы (70% и 50% соответственно). Снижение процента встречаемости благородного оленя в питании тигра во втором периоде, по всей видимости, связано с уменьшением плотности населения этого вида-жертвы в 2 раза (с 10,8 до 5,5 особей на 10 км^2). В то же время, несмотря на

снижение плотности населения кабана с 2,5 до 1,7 особей на 10 км², уровень потребления тигром представителей этого вида остался на прежнем уровне (в среднем 26,2% от общего количества жертв и 19,6% от потребляемой биомассы). В первый период сибирская косуля и пятнистый олень были относительно редкой добычей (3,7% и 3,2% от количества жертв соответственно). Во второй период увеличилась плотность населения сибирской косули (с 2,7 до 5,2 особей на 10 км² для) и пятнистого оленя (с 3,0 до 6,9 особей на 10 км²), и вклад в рацион каждого из этих видов составил по 17,2%.

Избирательность жертв.

Анализ избирательности жертв тигром в разные сезоны не показал значительных различий, хотя прослеживается некоторое увеличение предпочтения кабана и пятнистого оленя в снежный сезон (Рисунок 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 2). В течение всего времени исследования наблюдалось общее избегание использования косули и пятнистого оленя в качестве добычи (Рисунок 2).

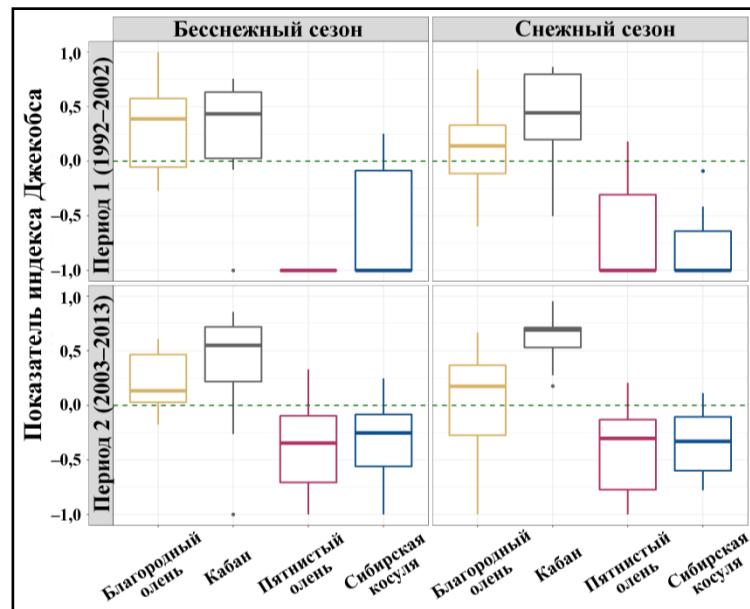


Рисунок 2 — Значения индекса избирательности Джекобса для основных видов-жертв тигра в разные периоды и сезоны

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.

Избирательность жертв тиграми по половозрастным группам. Избирательность тигра по отношению к полу и возрасту жертв была различной для разных видов (Таблица 1). 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%

Таблица 1 — 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

всего рациона. Доля сеголетков была схожей для всех видов оленей и составила около 25% (Таблица 1). С другой стороны, у кабана была самая высокая доля добытых сеголетков (34,8%) со значительным отличием от благородного оленя ($p = 0,01$).

3.2. Обсуждение

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). В районе исследования эти виды составляли около 80% от потребленной тигром биомассы независимо от сезона года. Предпочтение 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).

Выявлено два периода с различной плотностью населения видов-жертв. С уменьшением численности благородного оленя и увеличением численности сибирской косули и пятнистого оленя вклад последних в рацион тигра. Эта тенденция может объяснить более существенное значение сибирской косули и пятнистого оленя в районах с низкой численностью благородного оленя, что в итоге может приводить к более высокому давлению на популяцию кабана (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.

Сезонные различия в рационе плотоядных животных описаны ранее (Joshi et al., 1997; Koehler, Hornocker, 2012). Для амурского тигра в районе исследований было отмечено увеличение потребления кабанов в снежный период. По всей видимости, из-за особенностей телосложения эти животные становятся наиболее уязвимыми при наличии снежного покрова (Капланов, 1948). Увеличение хищничества тигра на медведей и азиатских барсуков в бесснежный период связано с их повышенной доступностью после выхода из зимних убежищ. 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).

В данной работе использован самый большой набор данных по питанию тигра для определения избирательности основных видов-жертв по полу и возрасту. Обнаружено, что среди копытных меньшего размера, таких как сибирская косуля и пятнистый олень, предпочтение отдается самцам, а среди более крупных животных (кабана и благородного оленя) — самкам. Кроме этого, отмечен увеличенный вклад поросят по сравнению с сеголетками других видов копытных. Поскольку большинство исследований рациона тигра связано с оценкой потребляемой хищником биомассы (Kerley et al., 2015; Yang et al., 2018b), полученные данные о половозрастном соотношении основных видов-жертв в рационе тигра позволяют более точно оценить его потребности в добыче.

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, оснащенным GPS-ошейниками. Наблюдения за этими животными в общей сложности продолжались 830 суток (99–420 суток на тигра). Для анализа использовали 9161 локацию тигров (1529–4644 локации на особь).

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 (14–50 жертв на одного хищника). Две дополнительные жертвы (азиатские барсуки) обнаружили на местах локаций тигров во время исследования выборки некластеризованных GPS-позиций ($n = 518$ локаций).

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. Вероятность того, что на кластере находилась жертва, возрастила при увеличении этих двух пространственно-временных переменных с достоверностью $p = 0,005$ (Таблица 2).

Таблица 2 — Показатели лучших моделей множественной логистической регрессии для прогнозирования наличия жертв на кластере и категории жертвы по массе

Параметр	Прогнозирование наличия жертвы на кластере			Прогнозирование наличия крупной жертвы		
	β-коэффициент	SE	p	β-коэффициент	SE	p
Константа	−7,03	1,128	< 0,001	−0,91	0,410	0,027
Часы	0,08	0,010	< 0,001	0,03	0,009	< 0,001
Процент точности	4,49	1,054	< 0,001	—	—	—

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 ($p = 0,005$). Лучшая модель показала, что вероятность того, что тигр добыл крупную жертву, возрастает с увеличением количества часов, проведенных хищником на кластере (Таблица 2).

Прогнозируемая частота добычи жертв по модели логистической регрессии составила 0,15 жертв/сутки (95%-ный ДИ 0,14–0,17 жертв/сутки; $SE = 0,003$ жертв/сутки). С учетом моделирования частота добычи жертв составила 55,9 жертв/год (95%-ный ДИ 50,4–61,3 жертв/год; $SE = 1,3$ 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; $SE = 0,02$ кг/сутки), или 3260,6 кг в год на одного взрослого тигра (95%-ный ДИ 3224,7–3296,5 кг/год; $SE = 8,35$ кг/год).

Анализ показателей добычи жертв тигром в снежный и бесснежный сезоны показал, что прогнозируемые показатели потребления (7,89 кг/сутки в бесснежный сезон против 10,3 кг/сутки в снежный) 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 (75% жертв) по сравнению с бесснежным (64,2%).

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

Расчетный годовой показатель частоты добычи жертв (55,8 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 Непале. Три работы, выполненные на российском Дальнем

Востоке, содержат сведения о меньшей частоте добычи жертв (Капланов, 1948; Кучеренко, 1970; Животченко, 1979). Однако 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).

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 круглогодичных исследований. 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.

Потенциальный показатель годового потребления пищи для тигров в районе исследования (8,93 кг/сутки) оказался несколько выше, чем оценки уровня потребления пищи для национального парка Читван в Непале: самцы — 6–7 кг/сутки, самки — 5–6 кг/сутки (Sunquist, 1981) — и национального парка 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. 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).

Наличию разницы между наблюдаемой частотой добычи жертв и потенциальными оценками потребления, как правило, способствуют различия в размерах жертв (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., 2014). Кроме того, результаты исследования показали, 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 сезон, хорошо согласуется с теорией увеличения потребляемой хищниками биомассы в этот период из-за дополнительных энергетических потребностей, связанных с терморегуляцией (Mautz, Pekins, 1989).

Полученные результаты имеют ряд недостатков, наиболее очевидным из которых является ограниченный размер выборки тигров, меченых GPS-ошейниками. Тем не менее это одно из первых и наиболее успешных исследований взаимоотношений хищника и жертвы в дикой природе, основанных на данных с GPS-ошейников. Данная работа дополняет пионерные исследования, посвященные хищничеству тигра, и демонстрирует возможность оценки частоты добычи жертв, когда 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, 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. В общей сложности построили 39 участков обитания тигров.

Благородные олени (107), кабаны (94) и пятнистые олени (46) составили 89% (247 из 278) добывших в снежный сезон жертв тигров. Так как вклад других видов был незначителен, их не использовали в дальнейшем анализе.

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.

Модель, прогнозирующая относительную уязвимость основных видов-жертв, показала, что 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.

Начальная комплексная модель, описывающая использование участка обитания тигром, включала прогнозируемую относительную плотность населения и прогнозируемую относительную уязвимость благородного оленя, а также взаимодействие этих двух параметров. Включение прогнозируемых относительных плотностей населения кабана и пятнистого оленя значительно улучшило модель ($\chi^2 = 109,44$; DF = 1; $p < 0,001$). Усовершенствованная модель имела абсолютный вес информационного критерия Акаике ($AIC_{W_i} = 1,00$), получив полный набор факторов, и была использована при анализе.

Наилучшая комплексная модель показала, что тигры интенсивнее использовали территорию с высокой прогнозируемой относительной плотностью населения кабана (Рисунок 3Б). Напротив, интенсивность использования местообитания тиграми снижалась на участках с большой прогнозируемой относительной плотностью населения пятнистого оленя (Рисунок 3В). Также было обнаружено, что на интенсивность использования местообитаний тиграми влияло взаимодействие прогнозируемой относительной плотности населения и относительной уязвимости благородного оленя (Рисунок 3А). 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 варьирующейся прогнозируемой относительной плотностью населения благородного оленя (Рисунок 3А). Местообитания с большой прогнозируемой относительной плотностью населения благородного оленя использовались тиграми только на периферийных частях (> 60 процентилей) участков обитания (Рисунок 3А).

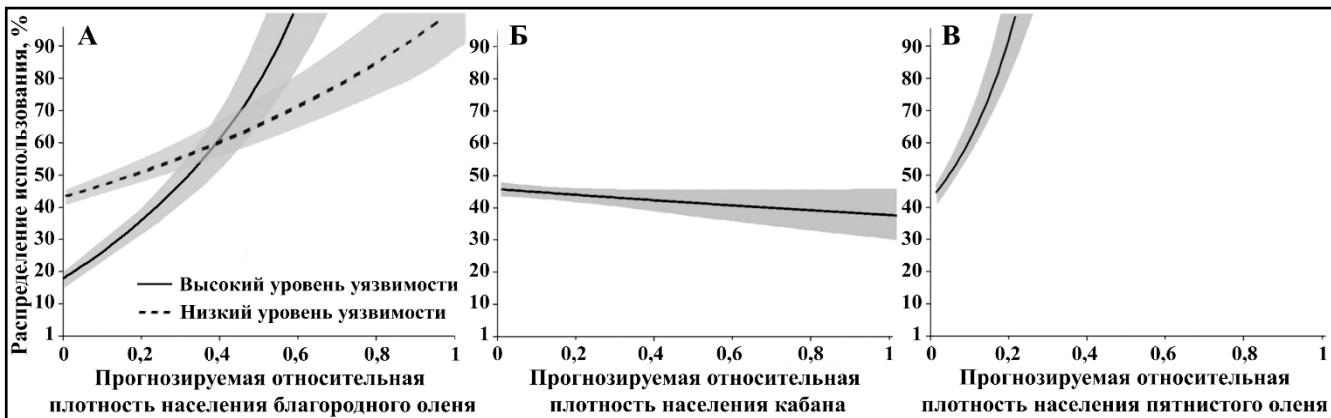


Рисунок 3 — Тренды смешанной линейной регрессии наилучшей модели, оценивающей использование участков обитания тиграми в 1993–2013 гг. Отмеченные тренды представлены черной линией с 95%-ными доверительными интервалами серого цвета

5.2. Обсуждение

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.

Интерпретируя эту взаимосвязь, можно предположить, что тигры применяют две различных стратегий 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; 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., 2005).

В то же время не выявлено взаимосвязи с относительно высокой плотностью населения пятнистого оленя — вида, не являющегося предпочтительным тиграми в районе исследований (Глава 3). Однако стоит отметить, что динамика численности благородного оленя, кабана и пятнистого оленя меняется с течением времени. 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.

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.

Глава 6. Особенности питания самки тигра с выводком

6.1. Результаты

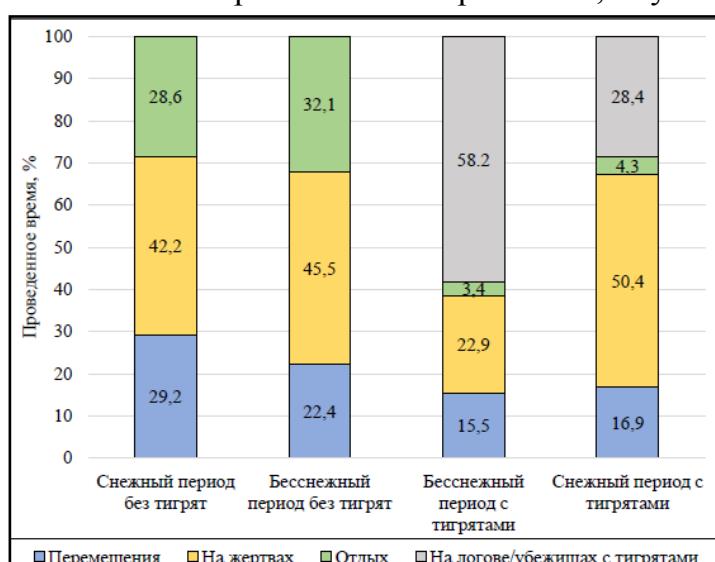
Самка тигра Pt114 была оснащена GPS-ошейником 21 октября 2011 г. Внешний осмотр показал, что тигрица была в возрасте 2–3 лет и не имела опыта выращивания потомства. Сбор информации о местонахождении и трофическом поведении тигрицы вели в течение 327,3 суток до рождения потомства, 67,5 суток от рождения до тех пор, пока тигрята не покинули долговременное логово (бесснежный период с тигрятами), и 53,5 суток снежного периода с тигрятами. 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.

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. 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 $0,7 \pm 0,13$ 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 только 28,4% — позднее, в местах временных убежищ (Рисунок 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. Затраты времени на перемещения несколько уменьшились 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 4). В снежный период с тигрятами самка тратила мало времени на отдых в убежищах с тигрятами, но, поскольку они 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).

Перемещения. 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; $F = 0,871$; $df = 3$; $p = 0,457$).

Изменения в дистанции среднего суточного хода до и после родов было близко к статистически значимым показателям (Краскел — Уоллис ANOVA, $H = 18,34$; $df = 11$; $p = 0,075$), что говорит о неоднородном паттерне перемещений (Рисунок 5). Наиболее значительные изменения произошли после рождения тигрят, когда средний суточный ход сократился до 2,7 км ($SE = 1,1$ км) за последние 10 суток и затем резко увеличился до максимальных показателей за все периоды (9,6 км; $SE = 1,8$ км).

Расстояние, пройденное самкой между добычами жертв, было самым 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 варьировалась для разных периодов и типов 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 нахождения тигрят и обратно, к добытой жертве. Если сравнивать общую скорость движения между периодами, то наибольшая скорость перемещения наблюдалась в периоды после рождения потомства.

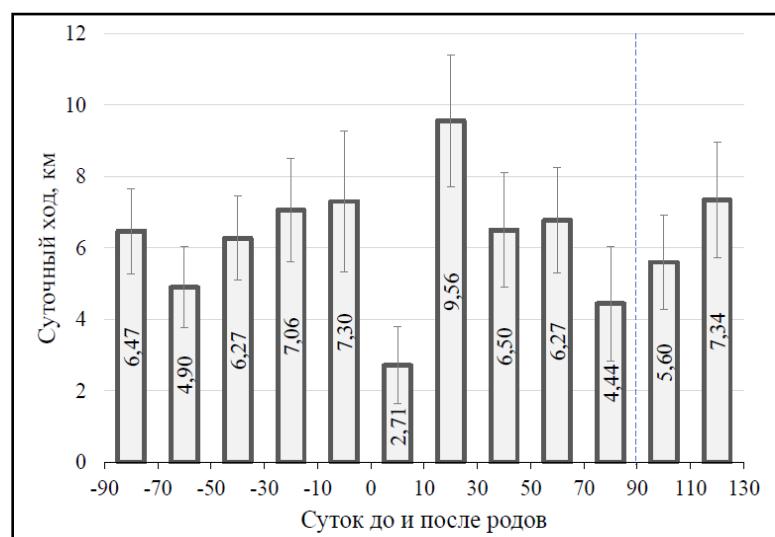


Рисунок 5 — Изменения в дистанции среднего суточного хода (среднее \pm SE) тигрицы относительно даты родов (день 0) и времени, когда детеныши навсегда покинули место долговременного логова, чтобы сопровождать самку Pt114 на места добытых жертв (пунктирная

линия). Статистически значимые различия в дистанции между жертвами были обнаружены в периоды до и после родов (бесснежный период — 27,6 км; $SE = 9,4$ км; снежный период — 32,2 км; $SE = 22,8$ км).

Частота добычи жертв, уровень потребления пищи и масса жертв. Всего исследовали 127 кластеров и 349 отдельных локаций самки тигра Pt114 в течение четырех периодов. Обнаружили 41 место питания и 43 жертвы. 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.

Частота добычи жертв самкой оставалась относительно постоянной 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 в разные периоды (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, 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 больше, 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.

6.2. Обсуждение

Самка тигра Pt114 использовала несколько тактик, которые приводили к максимизации времени, проводимом с потомством, и в то же время сохранению тех же показателей потребления пищи, что и до родов. Уменьшив размер используемой территории в три раза, самка быстрее возвращалась на место нахождения потомства, тем самым увеличивая время, которое она могла уделить тигрятам. Сосредоточив жизнедеятельность на небольшой территории, но редко оставляя маркировочные метки (как было обнаружено в результате полевых работ), она сократила время в пути, снизила вероятность обнаружения логова хищниками и увеличила время, затрачиваемое на защиту потомства.

Сразу после родов суточный ход самки резко сократился, и она проводила большую часть времени с тигрятами. В то же время, когда тигрица покидала потомство, она уменьшала время своего отсутствия, увеличивая скорость передвижения. 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 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. Однако данных только по одной тигрице недостаточно, чтобы подтвердить или опровергнуть эту закономерность.

Как только тигрятта 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 (там редко бывали ниши для укрытия тигрят), как место первого логова, в целом она проводила меньше времени вдали от потомства, тем самым повышая его защиту.

Данное исследование является первым, в котором подробно анализируется поведение тигрицы в течение первых месяцев после рождения тигрят. Эксперимент был

ограничен только одной тигрицей, но полученные результаты могут послужить основой для будущих исследований. 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 предпочтаемыми 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 предпочтаемых 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 оленевых (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 показатель 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 2,7 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.

По теме диссертации опубликованы следующие работы.

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК

1. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., Миллер К.С., 2012. Эффективность переселения крупных хищных млекопитающих в конфликтных ситуациях с человеком // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 14, № 1(8). С. 1915–1919.
2. Зайцев В.А., Серёдкин И.В., **Петруненко Ю.К.**, 2013. Влияние тигра (*Panthera tigris altaica*) на пространственное распределение репродуктивных групп кабана (*Sus scrofa*) в Центральном Сихотэ-Алине // Успехи современной биологии. Т. 133, № 6. С. 594–609.
3. Miller C.S., Hebblewhite M., **Petrunenko Y.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. Vol. 94(4). P. 845–855.
4. Miller C.S., Hebblewhite M., **Petrunenko Y.K.**, Seryodkin I.V., Goodrich J.M., Miquelle D.G., 2014. Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) energetic requirements: Implications for conserving wild tigers // Biological Conservation. Vol. 170. P. 120–129.
5. **Petrunenko Y.K.**, Montgomery R.A., Seryodkin I.V., Zaumyslova O.Y., Miquelle D.G., Macdonald D.W., 2016. Spatial variation in the density and vulnerability of preferred prey in the landscape shape patterns of Amur tiger habitat use // Oikos. Vol. 125 (1). P. 66–75.
6. **Petrunenko Y.K.**, Polkovnikov I.L., Gilbert M., Miquelle D.G., 2016. First recorded case of tiger killing Eurasian lynx // European Journal of Wildlife Research. Vol. 62(3). P. 373–375.
7. Серёдкин И.В., Зайцев В.А., **Петруненко Ю.К.**, Максимова Д.А., Микелл Д.Г., 2017. Кабарга в питании тигра и медведей на Сихотэ-Алине // Экология. № 4. С. 299–303. / Seryodkin I.V., Zaitsev V.A., **Petrunenko Yu.K.**, Maksimova D.A., Miquelle D.G., 2017. Siberian musk deer in the diets of tiger and bears in the Sikhote-Alin // Russian Journal of Ecology. Vol. 48. No. 4. P. 372–376.
8. Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., Гудрич Д.М., Костыря А.В., **Петруненко Ю.К.**, 2017. Межвидовые отношения амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) с бурым (*Ursus arctos*) и гималайским (*Ursus thibetanus*) медведями // Зоологический журнал. Т. 96, № 12. С. 1446–1458. / Seryodkin I.V., Miquelle D.G., Goodrich J.M., Kostyria A.V., **Petrunenko Y.K.**, 2018. Interspecific relationships between the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) and brown (*Ursus arctos*) and Asiatic black (*Ursus thibetanus*) bears // Biology Bulletin. Vol. 45, No. 8. P. 853–864.
9. Арамилев С.В., Амирханов А.М., Микуелль Д.Д., Рожнов В.В., Рыбин А.Н., Рыбин Н.Н., Серёдкин И.В., **Петруненко Ю.К.**, Сонин П.Л., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Ячменникова А.А., Чистополова М.Д., Сорокин П.А., Muller P.R., Добрынин Д.В., Иванов Е.А., Глухова А.А., Подтуркин А.А., Дубровский В.Ю., Непринцева Е.С., Harris T.T., Traylor-Holzer K.K., Hang L.H., Jeeyun H.J., Kyungeun L.K., Woojin S.W., Bo-sook K.B., 2018. Тигры в неволе помогут сохранить соплеменников в природе // Ветеринария и кормление. № 1. С. 8–13.
10. **Petrunenko Y.K.**, Seryodkin I.V., Bragina E.V. Soutyrina S.S., Mukhacheva A.S., Rybin N.N., Miquelle D.G., 2019. How does a tigress balance the opposing constraints of raising cubs? // Mammal Research. doi.org/10.1007/s13364-019-00466-x

Статьи, опубликованные в периодических изданиях

11. Miller C.S., **Petrunenko Y.K.**, Goodrich J.M., Hebblewhite M., Seryodkin I.V., Miquelle D.G., 2011. Translocation a success, but poaching remains a problem for Amur tigers // Cat News. V. 55. P. 22–25.
12. Серёдкин И.В., Зайцев В.А., Гудрич Д.М., Микелл Д.Г., **Петруненко Ю.К.**, 2012. Состав добычи и значение кабана (*Sus scrofa*) в питании амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) Среднего Сихотэ-Алиня // Успехи наук о жизни. № 5. С. 77–93.

13. **Петруненко Ю.К.**, Монтгомери Р.А., Серёдкин И.В., Заумыслова О.Ю., Микелл Д.Г., Макдональд Д.В., 2019. Пространственное распределение амурского тигра в зависимости от плотности населения и уязвимости основных видов жертв // Географические и геоэкологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 1. С. 138–151.

Работы, опубликованные в сборниках статей и материалах региональных, всероссийских и международных конференций

14. Зайцев В.А., Серёдкин И.В., Гудрич Д.М., **Петруненко Ю.К.**, 2011. Влияние тигра (*Panthera tigris altaica*) на распределение кабана (*Sus scrofa*) в Среднем Сихотэ-Алине // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 175.

15. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., Миллер К.С., 2011. Применение GPS-ошейников для изучения и сохранения амурского тигра // Дистанционные методы исследования в зоологии. Материалы научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 69.

16. Серёдкин И.В., **Петруненко Ю.К.**, Миллер К.С., Микелл Д.Г., Хэблвайт М., Гудрич Д.М., 2011. Применение GPS-ошейников для оценки хищничества амурского тигра // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 431.

17. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., 2012. Распределение удачных охот амурского тигра по времени суток // Животные: экология, биология и охрана: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (29 нояб. 2012 г., Саранск). Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. С. 278–281.

18. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., Миллер К.С., 2012. Изучение суточного хода и активности амурского тигра по данным троплений и позиций, полученных с помощью GPS-ошейников // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения основателя казахстанских школ териологии и охотоведения, лауреата государственных премий СССР и КазССР, члена-корреспондента АН КазССР А.А. Слудского (Алматы, 1–2 марта 2012 г.). Алматы: ТОО «Нур-Принт». С. 149–150.

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

20. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Миллер К.С., Микелл Д.Г., 2012. Длительность утилизации жертв амурским тигром // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 151.

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

22. Серёдкин И.В., Гудрич Д.М., **Петруненко Ю.К.**, Микелл Д.Г., 2012. Значение медведей в питании амурского тигра // Животные: экология, биология и охрана: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (29 нояб. 2012 г., Саранск). Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. С. 306–309.

23. Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., Мухачева А.С., **Петруненко Ю.К.**, Гудрич Д.М., 2012. Пищевой рацион амурского тигра в Среднем Сихотэ-Алине // Актуальные проблемы современной териологии: Тезисы докладов (18–22 сентября 2012 г., Новосибирск). Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо». С. 132.

24. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., Миллер К.С., 2013. Изучение суточного хода и активности амурского тигра по данным троплений и позиций, полученных с помощью GPS-ошейников // Научно-методические основы составления государственного кадастра животного мира Республики Казахстан и сопредельных стран. Материалы Международной научно-практической конференции, проводимой в рамках ежегодных чтений памяти член-корреспондента АН КазССР А.А. Слудского. Алматы, 11–12 марта 2013 г. Алматы: ТОО «Нур-Принт». С. 105–106.
25. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., 2014. Двигательная активность амурского тигра около добытых им жертв // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции 14–18 апреля 2014 г., г. Черноголовка. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 94.
26. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., 2014. Особенности перемещения и активности самки амурского тигра во время пребывания тигрят в логове // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных: материалы Международной научно-практической конференции (г. Владивосток, 25–27 ноября 2014 г.). Владивосток: ООО «Рея». С. 237–243.
27. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Микелл Д.Д., 2014. Возможность использования GPS-ошейников для изучения экологии амурского тигра // Современные проблемы охотничьего хозяйства Казахстана и сопредельных стран: Материалы Международной научно-практической конференции, проводимой в рамках ежегодных чтений памяти член-корреспондента АН КазССР А.А. Слудского (Алматы 11–12 марта 2014 г.). Казахстан, Алматы: ТОО «Нур-Принт». С. 198–202.
28. **Петруненко Ю.К.**, Серёдкин И.В., Миллер К.С., Микелл Д.Г., 2014. Изучение амурского тигра с помощью спутникового слежения // Географические и геоэкологические исследования на Дальнем Востоке: сб. научных статей молодых ученых. Владивосток: Дальнаука. Вып. 10. С. 80–85.
29. Рыбин А.Н., **Петруненко Ю.К.**, Микелл Д.Г., 2014. Суточная активность дальневосточного леопарда и амурского тигра на юго-западе Приморского края // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции 14–18 апреля 2014 г., г. Черноголовка. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 109.
30. Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., **Петруненко Ю.К.**, 2014. Межвидовое взаимодействие тигров и медведей на жертвах тигров // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции 14–18 апреля 2014 г., г. Черноголовка. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 117.
31. Микелл Д.Дж., Рожнов В.В., Рыбин А.Н., Рыбин Н.Н., Серёдкин И.В., **Петруненко Ю.К.**, Сонин П.Л., Блидченко Е.Ю., Ячменникова А.А., Сорокин П.А., Чистополова М.Д., Эрнандес-Бланко Х.А., Найденко С.В., 2015. Особенности питания тигрят, выпущенных в природу в Приамурье, Дальний Восток России // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и интродукции крупных хищных млекопитающих, 25–27 ноября 2015 г. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 106–107.
32. **Petrunenko Y.**, Montgomery R., Seryodkin I., Zaumyslova O., Miquelle D.G., Macdonald D., 2015. The interaction of prey density and landscape vulnerability shapes the home range use patterns of Amur tigers // Abstracts of Vth International Wildlife Management Congress (July 26–30 2015, Sapporo, Japan). Sapporo, Japan. P. 182–183.
33. Seryodkin I., **Petrunenko Y.**, Miquelle D., 2015. Relationship of bears and tigers in the Russian Far East // Abstracts of Vth International Wildlife Management Congress (July 26–30 2015, Sapporo, Japan). Sapporo, Japan. P. 51.
34. Серёдкин И.В., Пикунов Д.Г., Бочарников В.Н., Паничев А.М., **Петруненко Ю.К.**, Матюшина О.А., 2018. Результаты исследований экологии и охраны животных // Географические исследования на Дальнем Востоке. Итоги и перспективы. 2012–2016 гг. Владивосток: ТИГ ДВО РАН. С. 137–143.