

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ПРЕДПОСЫЛКИ СОХРАНЕНИЯ АМУРСКОГО ТИГРА

BIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND BACKGROUND OF AMUR TIGER CONSERVATION

РАЗМЕР ИНДИВИДУАЛЬНОГО УЧАСТКА, ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И РАСЧЕТНАЯ ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ АМУРСКОГО ТИГРА

Д.М. Гудрич¹, Д.Г. Микелл¹, Е.Н. Смирнов², Л.Л. Керли^{1,3},
И.В. Серёдкин⁴, М.Г. Хорнокер^{1,3}, Х.Б. Куигли^{1,3}

¹Общество сохранения диких животных, Нью-Йорк, США

²Сихотэ-Алинский государственный природный биосферный заповедник
им. К.Г. Абрамова, Терней, Российская Федерация

³Институт диких животных Хорнокера, Бозман, США

⁴Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация

Размеры и расположение индивидуальных участков у диких кошачьих, ведущих одиночный образ жизни, могут различаться как в пределах вида, так и между видами от строгой территориальности до значительного перекрыwania участков обитания обоих полов (Kleiman, Eisenberg, 1973; Eisenberg, 1986; Hornocker, Bailey, 1986; Bailey, 1993). М. Санделл (Sandell, 1989) утверждал, что самки кошачьих, ведущих одиночный образ жизни, должны иметь участки такой площади, чтобы количество обитающих на нем жертв было достаточным для удовлетворения энергетических потребностей хищника, необходимых для размножения. Размеры и расположение участков самцов должны отражать стратегию максимизации возможностей для размножения, и их участки должны иметь значительно большие размеры, чем у самок. Например, у некоторых кошачьих, ведущих одиночный образ жизни, таких как пума (*Puma concolor*) и леопард (*Panthera pardus*), представители обоих полов могут быть территориальны или их участки могут значительно накладываться друг на друга (Stander et al., 1997; Hornocker, Bailey, 1986; Bailey, 1993; Pierce et al., 1999; Logan, Sweanor, 2001). Оба вида встречаются в местах обитания, относящихся к широкому диапазону климатических и экологических условий, и гибкая социальная система, по-видимому, способствует адаптации этих кошачьих к разным условиям.

Тигры (*Panthera tigris*) также встречаются в различных типах местообитаний – от тропических лесов южной Азии до умеренных бореальных лесов Дальнего Востока России, поэтому социальная структура популяций тигра также может различаться. В Непале, где плотность популяций тигра и его жертв очень высока, самцы и самки бенгальского тигра (*P. t. tigris*) занимают участки, которые в основном не накладываются друг на друга (Sunquist, 1981; Smith et al., 1987). На Дальнем Востоке России биомасса копытных и плотность популяции тигра на порядок ниже (Smirnov, Miquelle, 1999; Sunquist et al., 1999; Stephens et al., 2006), поэтому пространственная структура популяции тигра может значительно различаться. Несмотря на то что авторы большинства исследований полагают, что амурские тигры (*P. t. altaica*) – территориальные животные (Абрамов, 1962; Юдаков, Николаев, 1987; Салькина, 1993; Matyushkin, 1978; Matyushkin et al., 1980), по меньшей мере, в одной работе было отмечено, что индивидуальные участки амурских тигров существенно перекрываются (Брагин, 1986). Авторы этих исследований в основном идентифицировали тигров по размеру отпечатков следов (ширине большой припальцевой подушки) на снегу. И поскольку индивидуальная принадлежность следов, а также возраст (молодой или взрослый) и резидентный статус особей не всегда были достаточно четко

определены (Матюшкин, Юдаков, 1974; Юдаков, Николаев, 1987), а тропления проводились только в зимние месяцы, то результаты таких исследований, очевидно, не дают достаточно надежных оценок пространственного распределения амурских тигров.

Территориальность, в значении пространственной разобщенности участков, может ограничивать количество резидентных тигров, которые могут обитать на территории с заданной плотностью копытных. Таким образом, данные о размерах индивидуальных участков и их перекрывании могут быть использованы для расчета потенциальной плотности популяции тигра, например на охраняемых территориях (Miquelle et al., 1999a). Точные прогнозы параметров, определяющих соотношение между использованием пространства и плотностью популяции, необходимы для построения популяционных моделей и разработки планов охраны местообитаний. Более того, пространственная организация и поведение могут ограничивать рост популяции и плотности в большей степени, чем если бы на эти факторы влияли только изменения репродуктивных параметров, связанные с изменением плотности жертв (Goodrich et al., 2010a). Смертность по вине человека – наиболее частая причина гибели многих крупных хищников (Goodrich et al., 2008) – также может оказывать воздействие на пространственную и социальную структуру, а следовательно, и на демографические параметры, которые могут влиять на жизнеспособность популяции (Chapron et al., 2008; Packer et al., 2009).

Для выяснения этих вопросов мы изучили размеры и динамику индивидуальных участков, пространственные характеристики, изменения в использовании территории и особенности расселения молодых особей в популяции амурского тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике, используя метод тропления в снежный период и радиотелеметрию в течение всего года (Miquelle et al., 1999b; Goodrich et al., 2001, 2008, 2010a; Kerley et al., 2002, 2003).

Мы ставили перед собой цель определить размеры индивидуальных участков и степень их перекрывания и на основании полученных данных оценить потенциальную плотность популяции тигра на охраняемых территориях Дальнего Востока России. Поскольку, по мнению некоторых авторов, зимние участки у амурских тигров не перекрываются (Абрамов, 1962; Юдаков, Николаев, 1987; Салькина, 1993; Matyushkin, 1978; Matyushkin et al., 1980), мы предположили, что у самцов и самок амурского тигра, как и у бенгальских тигров, индивидуальные участки не будут накладываться друг на друга (Sunquist, 1981; Smith et al., 1987). Все эти исследования в совокупности позволяют получить новую информацию о пространственной структуре популяции и ее влиянии на фактическую и потенциальную плотность популяции амурского тигра.

ТЕРРИТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследование популяции амурского тигра проводилось в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике (САБЗ) площадью 390184 га и на сопредельных территориях (Приморский край, Россия, 44°46'N, 135°48'E). Восточная граница САБЗ проходит по побережью Японского моря. Через территорию заповедника простирается горная гряда Сихотэ-Алинь, которая идет параллельно береговой линии. Для прибрежной зоны характерны невысокие сопки, для материковой части заповедника – крутые склоны гор и широкие долины рек и ключей. Работы проводились преимущественно на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, и основная часть территории исследований располагалась в южной части заповедника. В прибрежной зоне доминирующие растительные сообщества представлены дубовыми (*Quercus mongolica*) лесами. В материковой части и на склонах гор преобладают смешанные хвойно-лиственные леса, состоящие преимущественно из сосны корейской (*Pinus koraiensis*), лиственницы (*Larix cajanderi*) и березы (*Betula* spp.).

Благодаря влиянию Японского моря климат на территории исследований умеренный, характеризуется выраженными сезонами с относительно сухой холодной зимой (среднегодовое количество осадков в виде снега – 1190 мм, среднемесячная температура января -14 °С, пос. Терней) и умеренно жарким и влажным летом (среднемесячная температура июля 15 °С, пос. Терней); основная часть (~64%) годовой нормы осадков (среднегодовой объем – 680 мм) выпадает летом.

Заповедник находится вблизи центра современного географического ареала амурского тигра (Матюшкин и др., 1996), за его пределами расположены обширные местообитания тигра, протянувшиеся на 500 км к северу и югу от заповедника (Miquelle et al., 1999a). Заповедник является самой крупной охраняемой территорией в ареале амурского тигра, причем значительная площадь и высокий уровень охраны делают его одним из лучших сохранившихся мест обитания амурского тигра, несмотря на то что юго-восточную часть заповедника пересекает трасса, предоставляющая доступ к местам обитания тигра и, таким образом, способствующая браконьерству (Kerley et al., 2002). Плотность тигра в заповеднике выше, чем на большей части ареала подвида, вероятно, благодаря высокому уровню охраны и высокой плотности копытных (Смирнов, Микелл, 2005; Smirnov, Miquelle, 1999; Miquelle et al., 2010). Изюбрь (*Cervus elaphus*) и кабан (*Sus scrofa*) – наиболее часто встречающиеся виды крупных копытных – являются основными жертвами тигра (82% из 720 жертв) на территории исследований (Микелл и др., 2005; Miquelle et al., 2010).

Методика

Отлов и радиослежение. Процедура отлова и иммобилизации тигров описана в работах Д.М. Гудрича с соавторами (2001, 2010б). На тигров надевали ошейник с радиопередатчиком (обычно со встроенным датчиком активности; MOD 500, Telonics, Mesa, Arizona). Методы радиослежения подробно описаны в других работах (Гудрич, Микелл, 2005; Goodrich et al., 2010a). Мы оценивали возраст каждого тигра по состоянию зубов, весу и размерам тела, имеющимся данным о датах рождения тигрят у самок с радиоошейниками, признакам появления потомства и брачному поведению, наблюдаемому после отлова. На основании этих данных мы классифицировали животных следующим образом: тигрята (< 1,5 лет), молодые (1,5–3 года) и взрослые особи (> 3 лет) (Николаев, Юдин, 1993; Керли и др., 2005; Goodrich et al., 2001; Kerley et al., 2003). Отлов резидентных тигров проводился в южной части заповедника, сначала на юго-восточном участке, а затем, по мере добавления резидентных особей в исследуемую группу, за его пределами. Однако мы обычно проводили отлов как минимум каждые два года на участке каждой тигрицы в целях поимки тигрят, резидентного самца или повторного отлова самки для замены ошейника. Таким образом, мы, по-видимому, отловили всех резидентных тигров на данной территории.

Размеры и перекрытие индивидуальных участков. По нашему определению, резидентные тигры – это особи, не зависящие от матери в пространственном отношении и пребывающие на определенной ограниченной территории в течение ≥ 8 месяцев, т.е. приблизительно в течение того периода времени, который необходим молодой особи для формирования собственного индивидуального участка. Для всех резидентных тигров мы рассчитывали площадь индивидуальных участков с помощью метода «fixed kernel» с 50%-м и 95%-м фиксированным контуром и посредством построения 100%-го минимального выпуклого многоугольника (Hayne, 1949; Worton, 1989; Seaman, Powell, 1996). Оценки размеров участков обитания, полученные методом минимального выпуклого многоугольника, применялись для сравнения с результатами других исследований. Метод «fixed kernel» был использован во всех остальных анализах, включая сравнения между самцами и самками. Мы сравнили геометрическое среднее перекрытия участков (pii) (Mint, 1992, 1993) у особей одного пола и особей разного пола, что позволило выявить различия в размерах участков у двух сравниваемых животных и получить единый независимый показатель перекрытия для каждой пары. Для анализа пар «самец–самка» мы рассчитывали геометрическое среднее перекрытия для всех случаев перекрытия участков. Участки самцов почти полностью перекрывали участки некоторых самок, тогда как степень перекрытия с участками других самок была весьма незначительной. Поэтому мы разделили ситуации перекрытия участков особей разного пола на две категории: «симпатрия» и «соседство» и проверяли, существуют ли различия между ними. Для каждой категории мы рассчитывали средний процент участка самки, перекрываемый участком самца, и геометрическое среднее перекрытия участков самца и самки. Во всех расчетах мы оценивали границы участков по данным локаций, собранных во время

одновременного нахождения на территории пары рассматриваемых тигров. Далее, для теста на «эксклюзивность» (изолированность) участка мы использовали данные троплений по снегу, отлова и ежегодной программы мониторинга популяции тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике (Смирнов, Микелл, 2005; Miquelle et al., 2010), чтобы выявить присутствие немеченых особей на участках резидентных тигров с ошейниками, а также в центральной части территории исследований. Эти данные мы также использовали для того, чтобы определить, какой процент популяции в пределах центральной части территории исследований составляют меченые тигры по состоянию на каждый год.

Размер «эксклюзивного» (исключающего присутствие других особей) участка и прогнозируемая плотность популяции тигра. Если амурские тигры территориальны, то плотность популяции можно прогнозировать на основании размера «эксклюзивного» индивидуального участка. «Эксклюзивный» индивидуальный участок – это та часть участка обитания, которая не перекрывается с участками обитания других резидентных особей того же пола. Если для упрощения мы изобразим участки в виде квадратов, то участок каждой самки будет накладываться на участки восьми других самок (рис. 1). Размер «эксклюзивных» участков обитания можно рассчитать по формуле:

$$EHR = (HR)/(1-OVRLP*3,6),$$

где EHR – размер «эксклюзивного» участка; HR – средний размер участка; OVRLP – среднее перекрытия участков соседствующих особей одного пола. Для прогнозирования плотности популяции размер «эксклюзивного» участка нужно увеличить на половину площади перекрытия, чтобы удалить зазоры между «эксклюзивными» участками (белые участки на рис. 1). Таким образом, плотность резидентных самок можно рассчитать по формуле:

$$\text{Плотность} = ((HR)/(1-OVRLP*3,6/2))-1.$$

Мы использовали эту формулу для расчета потенциальной плотности популяции тигра в САБЗ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры и перекрытие индивидуальных участков. Участки резидентных самок ($n = 21$ участок для 14 самок) были значительно меньше участков самцов ($n = 6$ участков для 5 самцов) – размеры участков, рассчитанные с 95%-м фиксированным контуром: Среднее_♀ = 384 ± 136 км²; среднее_♂ = 1385 ± 539 км²; $t_5 = 4,52$; $P = 0,003$; минимальный выпуклый многоугольник: среднее_♀ = 394 ± 160 км²; среднее_♂ = 1160 ± 327 км²; $t_5 = 5,51$; $P < 0,001$ – хотя участки самцов больше различались между собой по размеру ($F_{20,5} = 15,49$; $P = 0,003$).

Средние размеры индивидуальных участков тигров в нашем исследовании превышали значения, о которых сообщалось раньше (табл. 1), очевидно, потому, что радиослежение дает более полную картину перемещений животного в пространстве и времени. Размеры участков были почти на порядок больше, чем размеры участков тигров, относящихся к другим подвидам (табл. 1). Причиной этого, по-видимому, является биомасса жертв, которая на территории наших исследований на порядок ниже (Seidensticker, 1986;

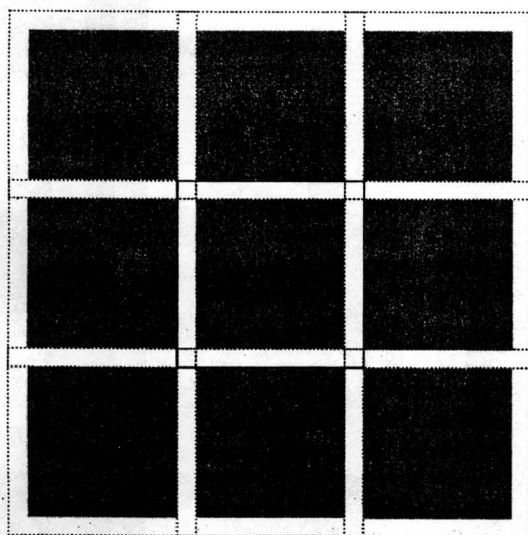


Рис. 1. Простое изображение перекрытия соседних индивидуальных участков. Очерченный квадрат в центре – индивидуальный участок; «Эксклюзивный индивидуальный участок» (серые квадраты) – это та часть индивидуального участка, которая не перекрывается с другими индивидуальными участками

Miquelle et al., 1999a, 2010; Sunquist et al., 1999). Участки самцов были больше участков самок – эта особенность отмечалась и в других исследованиях, и такое явление характерно для большинства хищников, ведущих одиночный образ жизни (Sandell, 1989). Причиной этого, вероятно, являются различия в характере ресурсов, необходимых для поддержания хорошего состояния тигров: для самок важнее кормовые ресурсы, а для самцов – доступ к репродуктивным самкам. Самкам требуются участки такой площади, чтобы количество обитающих на них жертв было достаточным для удовлетворения энергетических потребностей тигрицы для выращивания тигрят. Самцы могут увеличивать свои участки для того, чтобы на них обитало как можно больше репродуктивных самок (Powell, 1979; Sandell, 1989; Lott, 1991; Minta, 1993).

Таблица 1

Сравнение размеров индивидуальных участков тигра и степени их перекрытия по данным разных исследований

Подвид тигра	Источник	Метод сбора данных	Размер участка, км ²		Являются ли территориальными?	
			Самец	Самка	Самец	Самка
Амурский	Наше исследование	Радиотелеметрия	1385 ± 539	384 ± 136	Да	Да
			1160 ± 327	394 ± 160	Да	Да
	Матюшкин, 1978	Тропление по снегу	800–1000	200–400	Да	Да
	Брагин, 1986	Тропление по снегу	—	—	Нет	Нет
	Поддубная, Ковалев, 1993	Тропление по снегу	500–600	190–250	—	—
	Салькина, 1993	Тропление по снегу	850	200–300	Да	Да
	Юдаков, Николаев, 1987	Тропление по снегу	600–800	300–400	Да	Да
Бенгальский	Schaller, 1967	Тропление и наблюдение	65	78	Да	Да
	Smith et al., 1987	Радиотелеметрия	54 ± 36	21 ≤ 9	Да	Да
Суматранский	Chundawat et al., 1999	Радиотелеметрия	243	27	—	—
	Franklin et al., 1999	Фотоловушки	116	49–70	—	Нет

Степень перекрытия участков особей одного пола была незначительной (табл. 2, рис. 2), как и в Непале, где тигры территориальны (7%; Smith et al., 1987), из чего мы сделали вывод, что оба пола являются территориальными с точки зрения пространственных взаимоотношений. Мы не обнаружили различий в показателях геометрического среднего перекрытия соседних участков у самцов и самок (метод минимального выпуклого многоугольника: $t_{14} = 0,36$; $P = 0,72$; метод фиксированных контуров: $t_{14} = 0,51$; $P = 0,65$; табл. 2). Среднегодовая доля взрослой части популяции, помеченной нами в центральной части территории исследований, составляла $78 \pm 15\%$ для самок и $77 \pm 37\%$ для самцов. Мы ни разу не обнаружили признаков присутствия (следы или отлов особи) немеченого резидентного тигра на территории «ядра» участка меченого резидентного тигра того же пола. Участки самцов в значительной степени перекрывали участки симпатрических самок (среднее = $86 \pm 16\%$, $n = 12$ случаев перекрытия, 5 самцов) и в незначительной – участки соседствующих самок (среднее = $13 \pm 17\%$, $n = 7$ случаев перекрытия у 5 самцов; $t_{17} = 6,57$; $df = 17$, $P = 0,001$). Участки самцов перекрывали участки от 1 до 5 симпатрических самок.

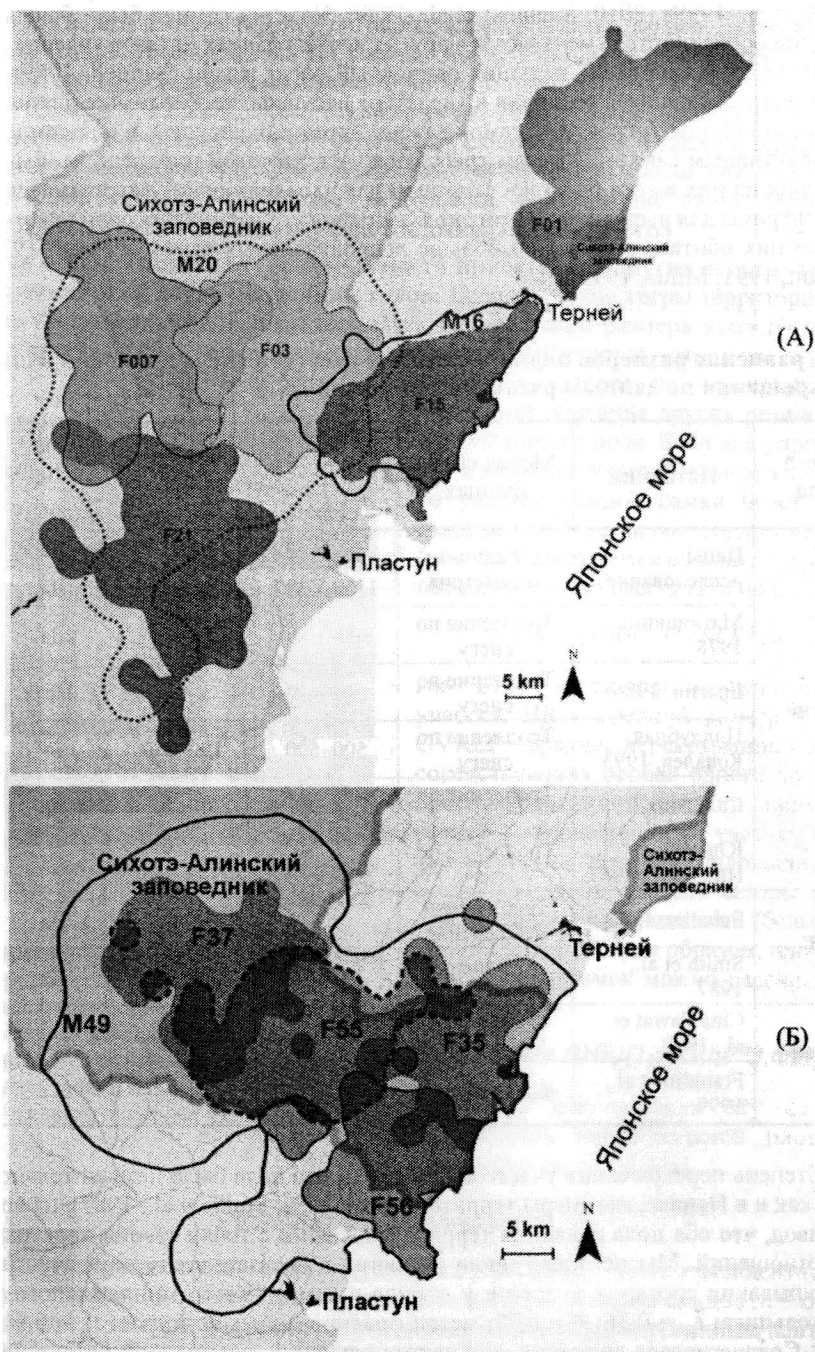


Рис. 2. Перекрывание контуров участков самца (М) и самок (F), рассчитанных по методу «fixed kernel» с 95%-м фиксированным контуром в Сихотэ-Алинском заповеднике в 1992–1997 гг. (А) и в 2004–2006 гг. (Б)

(Б) – взаиморасположение участков после того, как две дочери (F55 и F56) заняли части участков своих матерей

Участки самцов были в основном «эксклюзивными» (т.е. исключаящими присутствие других самцов), несмотря на то что их размеры были больше, чем размеры участков самцов в любой другой популяции тигров. «Эксклюзивные» участки имеют, очевидно, несколько преимуществ, включая снижение риска инфантицида со стороны других

самцов (у тигров были отмечены случаи убийства тигрят самцами – Юдаков, Николаев, 1987; Smith et al., 1987), а также в некоторой степени «привилегированный» доступ к самкам, хотя данные преимущества возникают только в том случае, если участок самца полностью охватывает участки этих самок (Lott, 1991; Smith, McDougal, 1991; Minta, 1993). Степень перекрытия участками резидентных самцов участков симпатрических самок была высокой (86%), что, возможно, указывает на попытку самцов ограничить доступ к ним со стороны конкурентных особей. Наши данные свидетельствуют о полигинной (полигамной) системе спаривания у амурских тигров, когда участок самца охватывает участки от 1 до 5 самок. Такая же система отмечена и в других исследованиях по тигру (Юдаков, Николаев, 1987; Smith, McDougal, 1991). Степень полигинии может влиять как на изменения репродуктивного успеха в течение всей жизни, так и на размер популяции у млекопитающих, и поэтому этот показатель необходимо учитывать при применении к амурскому тигру популяционных моделей, разработанных для бенгальского подвида (Chepko-Sade et al., 1987; Smith, McDougal, 1991).

Таблица 2

Процент перекрытия (среднее $\pm$ SD) индивидуальных участков резидентных тигров в Сихотэ-Алинском заповеднике в 1992–2006 гг.

Категория	n	Геометрическое среднее перекрытия		Процент перекрытия минимального выпуклого многоугольника
		100%-й минимальный выпуклый многоугольник	95%-й фиксированный контур	
Самки (все)	12	0,10 $\pm$ 0,10	0,11 $\pm$ 0,11	9 $\pm$ 11
Самцы	3	0,07 $\pm$ 0,06	0,14 $\pm$ 0,12	7 $\pm$ 6
Самцы и самки (совместное использование территории)	12	0,51 $\pm$ 0,16	0,49 $\pm$ 0,13	89 $\pm$ 13*
Самцы и самки (соседи)	7	0,09 $\pm$ 0,11	0,12 $\pm$ 0,12	13 $\pm$ 17*

*Процент участка самки x, на который накладывается участок самца y.

Изменение размеров индивидуального участка. У 5 самок размеры участков в течение периода исследования значительно сократились (среднее до = 460 $\pm$ 95 км², среднее после = 246 $\pm$ 46 км²; $t_4 = 8,74$; $P < 0,001$; рис. 3). Самки были старше 7 лет и обитали на своих первоначальных участках в течение 2,8–6 лет. Эти самки принесли потомство на новых участках, которые в среднем были на 47% меньше первоначальных. Во всех случаях самки, по-видимому, разделили свой участок со своими дочерьми, из которых только две были снабжены радиоошейниками. Тот факт, что 5 самок принесли потомство на участках, в два раза меньших, чем первоначальные, говорит о том, что они занимали участки, по размеру вдвое большие, чем это необходимо для удовлетворения энергетических потребностей тигриц. Возможно, для удовлетворения энергетических потребностей были нужны меньшие территории либо из-за увеличения плотности популяций копытных, либо из-за того, что взрослые тигрицы более эффективно охотятся. Однако в период наших исследований плотность основных видов-жертв (изюбрь и кабан) снизилась (Стивенс и др., 2005), а две трехлетние тигрицы принесли первое потомство на таких же небольших участках, что свидетельствует о том, что возраст тигрицы в данном случае не играет роли. Мы полагаем, что эти тигрицы занимали большие участки для того, чтобы можно было поделиться частью территории со своими дочерьми. Это стало возможным из-за отсутствия конкуренции со стороны других самок и высокого уровня браконьерства в середине 1990-х гг., в результате чего появилось много свободных участков (Kerley et al., 2002; Goodrich et al., 2008, 2010a). Преимущество передачи части участка дочерям заключается в повышении репродуктивного успеха, поскольку молодые тигрицы не подвергаются риску

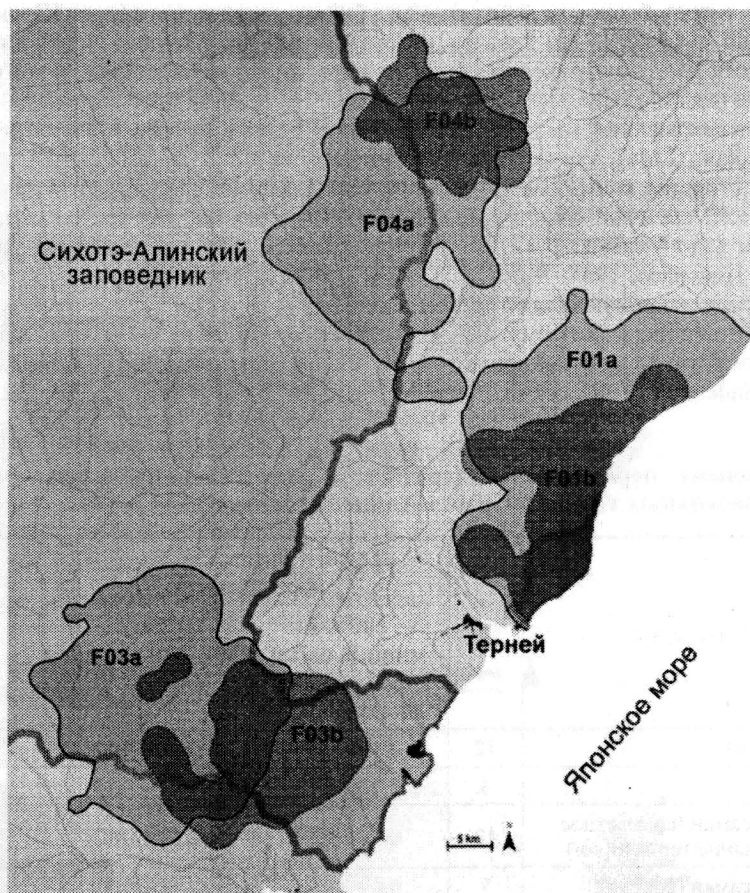


Рис. 3. Сокращение размеров участков обитания у трех взрослых самок в Сихотэ-Алинском заповеднике в 1993–2006 гг.

а – после номера особи указывает на первоначальный участок (обозначен светло-серым цветом); b – участок после сокращения размеров (обозначен темно-серым цветом)

гибели, связанному с поисками новой территории (Goodrich et al., 2008), и, оставаясь на нательном участке, приносят первое потомство в более раннем возрасте (2,9 года).

Размер «эксклюзивного» участка и прогнозируемая плотность популяции тигра.

Мы рассчитывали плотность населения резидентных самок исходя из среднего размера индивидуального участка всех тигриц (384 км^2). Однако, поскольку в нашем исследовании участки самок были больше, чем необходимо для удовлетворения энергетических потребностей, мы также рассчитывали плотность исходя из среднего размера участков самок, которые успешно принесли потомство после сокращения площади участков (246 км^2). При использовании среднего значения перекрытия (0,11) прогнозируемая плотность составила 0,32 резидентные самки / 100 км^2 и 0,5 резидентных самок / 100 км^2 , соответственно. Мы рекомендуем использовать второй показатель в качестве целевого для САБЗ и других охраняемых территорий к югу от САБЗ, поскольку полученные данные указывают на то, что самки могут успешно приносить потомство на меньших участках. Для поддержания такой плотности популяции тигра необходимы относительно высокие плотности жертв и достаточная продолжительность жизни взрослых самок, что отмечалось в САБЗ во время второй части нашего исследования (Goodrich et al., 2008, 2010a). Для создания таких условий требуется высокий уровень охраны от браконьерства.

По данным программы мониторинга (Смирнов, Микелли, 2005), средняя плотность населения взрослых самок в САБЗ в период наших исследований составляла 0,23–

0,3 / 100 км², что значительно ниже потенциальной плотности, рассчитанной нами в данной работе. Однако показатели плотности по данным мониторинга будут ниже, поскольку работы по мониторингу проводились на всей территории заповедника, а наше исследование было сосредоточено в его более продуктивной южной части. Средняя плотность населения взрослых самок, по данным мониторинга на территории исследований в южной части заповедника, составила 0,52 особи / 100 км². Используя данные мониторинга в САБЗ за 1992–2003 гг. (Смирнов, Микелл, 2005), мы рассчитали отношение числа взрослых самок к количеству особей всех остальных половозрастных категорий, которое составило 1 : 2,1. Таким образом, показатель плотности, равный 0,5 взрослых самок / 100 км², соответствует общей плотности в 1,55 особи / 100 км². Это в 3–7,5 раза выше, чем плотность, зафиксированная на 81% участков мониторинга популяции амурского тигра. Только в заповеднике «Уссурийский» плотность популяции тигра достигает таких значений (Микелл и др., 2009).

Данные настоящего исследования показывают, что плотность популяции тигра на охраняемых территориях в России может быть вдвое выше, чем считалось ранее, поэтому такие территории имеют гораздо большее значение для сохранения тигра. Однако, для того чтобы особо охраняемые природные территории служили ядром популяции с высокой плотностью особей, их необходимо серьезно охранять, т.е. заниматься сохранением популяций копытных, охраной взрослых тигров от браконьеров и устранением других причин гибели тигров по вине человека.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов В.К. К биологии амурского тигра, *Panthera tigris longipilis* Fitzinger, 1868 // Vestn. Ceskoslov. Spolecnosti Zool. 1962. Т. 26, N. 2. С. 189–202.
- Брагин А.П. Территориальное поведение и возможные механизмы регуляции плотности популяции у амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 2. С. 272–282.
- Гудрич Дж.М., Микелл Д.Дж. Сбор полевых данных о тигре // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, 2005. С. 21–25.
- Керли Л.Л., Гудрич Дж.М., Смирнов Е.Н., Микелл Д.Дж., Николаев И.Г., Аржанова Т.Д., Слот Дж.С., Квигли Х.Б., Хорнокер М.Г. Морфологические показатели амурского тигра // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, 2005. С. 36–42.
- Матюшкин Е.Н., Юдаков А.Г. Следы амурского тигра // Охота и охотн. хоз-во. 1974. № 5. С. 12–17.
- Матюшкин Е.Н., Пикунов Д.Г., Дунишенко Ю.М., Микуэлл Д.Г., Николаев И.Г., Смирнов Е.Н., Абрамов В.К., Базыльников В.И., Юдин В.Г., Коркишко В.Г. Численность, структура ареала и состояние среды обитания амурского тигра на Дальнем Востоке России: заключительный отчет для Проекта по природоохранной политике и технологии на Дальнем Востоке России Американского Агентства Международного развития. 1996. 65 с.
- Микелл Д.Дж., Дунишенко Ю.М., Звягинцев Д.А., Даренский А.А., Голубь А.М., Долинин В.В., Швеиц В.Г., Костомаров С.В., Арамилов В.В., Заумыслова О.Ю., Кожичев Р.П., Литвинов М.Н., Николаев И.Г., Пикунов Д.Г., Салькина Г.П., Фоменко П.В. Программа мониторинга популяции амурского тигра: отчет за 12 лет: 1998–2009. Владивосток: Общество сохранения диких животных, 2009. 53 с.
- Микелл Д.Дж., Керли Л.Л., Гудрич Дж.М., Шлейер Б.О., Смирнов Е.Н., Квигли Х.Б., Хорнокер М.Г., Николаев И.Г., Матюшкин Е.Н. Особенности питания амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике и на Дальнем Востоке России и возможности его сохранения // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, 2005. С. 125–131.
- Николаев И.Г., Юдин В.Г. Тигр и человек в конфликтных ситуациях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 3. С. 23–36.
- Поддубная Н.Я., Ковалев В.А. Тигр в Уссурийском заповеднике: состояние и перспективы сохранения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 3. С. 54–61.
- Салькина Г.П. Современное состояние популяции тигра на юге Сихотэ-Алиня // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 3. С. 45–53.
- Смирнов Е.Н., Микелл Д.Дж. Динамика популяции амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, 2005. С. 75–83.
- Стивенс Ф.А., Заумыслова О.Ю., Мысленков А.И., Хейвард Г.Д., Микелл Д.Дж. Оценка плотности копытных по данным зимних маршрутных учетов в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, 2005. С. 97–112.
- Юдаков А.Г., Николаев И.Г. Экология амурского тигра. По зимним стационарным наблюде-

ниям 1970–1973 гг. в западной части Среднего Сихотэ-Алиня. М.: Наука, 1987. 152 с.

Bailey T.N. The African Leopard: Ecology and Behavior of a Solitary Felid. N. Y.: Columbia University Press, 1993. 429 p.

Chapron G., Miquelle D., Lambert A., Goodrich J., Legendre S., Clobert J. The impact of poaching versus prey depletion on tigers and other large solitary felids // J. Appl. Ecol. 2008. Vol. 45. P. 1667–1674.

Chepko-Sade B.D., Shields W.M., Berger J., Halpin Z.T., Jones W.T., Rogers L.L., Rood J.P., Smith A.T. The effects of dispersal and social structure on effective population size // Mammalian Dispersal Patterns: the Effects of Social Structure on Population Genetics. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1987. P. 287–321.

Chundawat R.S., Gogate N., Johnsingh A.T. Tigers in Panna: preliminary results from an Indian tropical dry forest // Riding the Tiger: Meeting the Needs of People and Wildlife in Asia. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 1999. P. 123–129.

Eisenberg J.F. Life history strategies of the felidae: variations on a common theme // Cats of the World: Biology, Conservation, and Management. National Wildlife Federation, Washington, D.C., USA, 1986. P. 293–303.

Franklin N., Siswomartono S.D., Manansang J., Tilson R. Last of the Indonesian tigers: a cause for optimism // Riding the Tiger: Meeting the Needs of People and Wildlife in Asia. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 1999. P. 130–147.

Goodrich J.M., Miquelle D.G., Smirnov E.N., Kerley L.L., Quigley H.B., Hornocker M.G. Spatial structure of Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*) on Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik, Russia // J. Mammal. 2010a. Vol. 91. P. 737–748.

Goodrich J. M., Kerley L.L., Schleyer B.O., Miquelle D.G., Quigley K.S., Smirnov Y.N., Nikolaev I.G., Quigley H.B., Hornocker M.G. Capture and chemical anesthesia of Amur tigers // Wildlife Society Bulletin. 2001. Vol. 29. P. 533–542.

Goodrich J.M., Kerley L.L., Smirnov E.N., Miquelle D.G., McDonald L., Quigley H.B., Hornocker M.G., McDonald T. Survival rates and causes of mortality of Amur tigers on and near the Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik // J. Zool. 2008. Vol. 276. P. 323–329.

Goodrich J., Lewis J., Quigley K., Armstrong D. Tiger anesthesia // Tigers of the World: the Science, Politics, and Conservation of *Panthera tigris*. Elsevier Limited, Oxford, United Kingdom, 20106. P. 262.

Hayne D.W. Calculation of size of home range // J. Mammal. 1949. Vol. 30. P. 1–18.

Hornocker M., Baily T. Natural regulation in three species of felids // Cats of the World: Biology, Conservation, and Management. National Wildlife Federation, Washington, D.C., 1986. P. 211–220.

Kerley L.L., Goodrich J.M., Miquelle D.G., Smirnov E.N., Quigley H.B., Hornocker M.G. Effects of roads and human disturbance on Amur tigers // Conserv. Biol. 2002. Vol. 16. P. 97–108.

Kerley L.L., Goodrich J.M., Miquelle D.G., Smirnov E.N., Quigley H.B., Hornocker M.G. Reproductive parameters of wild female Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*) // J. Mammal. 2003. Vol. 84. P. 288–298.

Kleiman D.G., Eisenberg J.F. Comparison of canid and felid social systems from an evolutionary perspective // Animal Behavior. 1973. Vol. 21. P. 637–659.

Logan K.A., Sweaner L.A. Desert Puma: Evolutionary Ecology and Conservation of an Enduring Carnivore. Washington, D.C.: Island Press, 2001. 464 p.

Lott D.F. Intraspecific Variation in the Social Systems of Wild Vertebrates. Cambridge, Massachusetts: Cambridge University Press, 1991.

Matyushkin E.N. Characteristic features of distribution and ecology of the Amur tiger as a geographical form of a species adapted to extreme environmental conditions // I Internationales Tiger Symposium, Leipzig Zoological Garten, 1978. S. 23–32.

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

Minta S.C. Tests of spatial and temporal interaction among animals // Ecol. Appl. 1992. Vol. 2. P. 178–188.

Minta S.C. Use of spatio-temporal interaction statistics on badgers to test predictions of territorial polygyny theory // Oecologia. 1993. Vol. 96. P. 402–409.

Miquelle D.G., Merrill W.T., Dunishenko Y.M., Smirnov E.N., Quigley H.B., Pikunov D.G., Hornocker M.G. A habitat protection plan for the Amur tiger // Riding the Tiger: Meeting the Needs of People and Wildlife in Asia. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 1999a. P. 273–295.

Miquelle D.G., Smirnov E.N., Merrill W.T., Myslenkov A.E., Quigley H.B., Hornocker M.G., Schleyer B.O. Hierarchical spatial analysis of Amur tiger relationships to habitat and prey // Riding the Tiger: Meeting the Needs of People and Wildlife in Asia. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 1999b. P. 71–99.

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

Packer C., Kosmala M., Cooley H.S., Brink H., Pintea L. Sport hunting, predator control, and conservation of large carnivores // PLoS ONE. 2009. Vol. 4. e5941.

Pierce B.M., Bleich C., Wehausen J.D., Bowyer T. Migratory patterns of mountain lions: impli-

cations for social regulation and conservation // J. Mammal. 1999. Vol. 80. P. 986–992.

Powell R.A. Mustelid spacing patterns: variation on a theme by *Mustela* // Z. Tierpsychol. Beih. 1979. Vol. 50. P. 153–165.

Sandell M. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. in Carnivore behavior, ecology, and evolution. N. Y.: Comstock Publishing Associates, 1989. P. 164–207.

Schaller G.B. The Deer and the Tiger. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1967. 370 p.

Seaman D.E., Powell R.A. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis // Ecology. 1996. Vol. 77. P. 2075–2085.

Seidensticker J. Large carnivores and the consequences of habitat insularization: ecology and conservation of tigers in Indonesia and Bangladesh // Cats of the world: biology, conservation, and management. National Wildlife Federation, Washington, D.C., 1986. P. 1–42.

Smirnov E.N., Miquelle D.G. Population dynamics of the Amur tiger in Sikhote-Alin State Biosphere Reserve // Riding the Tiger: Meeting the Needs of People and Wildlife in Asia. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 1999. P. 61–70.

Smith J.L.D., McDougal C.W., Sunquist M.E. Female land tenure system in tigers // Tigers of the World: the Biology, Biopolitics, Management, and

Conservation of an Endangered Species. Park Ridge, New Jersey: Noyes Publication, 1987. P. 97–109.

Smith J.L.D., McDougal C.W. The contribution of variance in lifetime reproduction to effective population size in tigers // Conserv. Biol. 1991. Vol. 5. P. 484–490.

Stander P., Haden P.J., Kagece, Ghau. The ecology of asociality in Namibian leopards // J. Zool. 1997. Vol. 242. P. 343–364.

Stephens P.A., Zaumyslova O.Yu., Miquelle D.G., Myslenkov A.I., Hayward G.D. Estimating population density from indirect sign: track counts and the Formozov-Malyshev-Pereleshin formula // Anim. Conserv. 2006. Vol. 9. P. 339–348.

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

Sunquist M.E., Karanth K.U., Sunquist F. Ecology, behavior, and resilience of the tiger and its conservation needs // Riding the Tiger: Meeting the Needs of People and Wildlife in Asia. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 1999. P. 5–18.

Worton B.J. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies // Ecology. 1989. Vol. 70. P. 164–168

AMUR TIGER HOME RANGE SIZE, SPATIAL STRUCTURE, AND PREDICTED POPULATION DENSITY

J.M. Goodrich¹, D.G. Miquelle¹, E.N. Smirnov², L.L. Kerley^{1,3},
I.V. Seryodkin⁴, M.G. Hornocker^{1,3}, H.B. Quigley^{1,3}

¹Wildlife Conservation Society, New York, USA

²Sikhote-Alin State Biosphere Reserve, Terney, Russian Federation

³Hornocker Wildlife Institute, Bozeman, USA

⁴Pacific Institute of Geography, FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

We examined home-range size, spacing characteristics, and changes in land tenure of radiocollared Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) in the Sikhote-Alin Reserve, Russia, from 1992 to 2006. Our objectives were to estimate home range size and overlap, and, based on these data estimate potential tiger density for protected areas in the Russian Far East. Home ranges (95% fixed kernel estimates; mean $\pm$ SD) of resident females ($n = 20$ home ranges of 14 females; 384 ± 36 km²) were significantly ($P = 0.003$) smaller than those of males ($n = 6$ home ranges of 5 males; 1385 ± 539 km²). Geometric mean overlap between adjacent females 0.11 ($SD = 0.11$) did not differ from that between adjacent males (0.14 ± 0.12). When human-caused mortality was low, female tigers survived long enough to divide their home range with their daughters, resulting in smaller home ranges and a higher density of breeding females. All females reproduced in these smaller territories, suggesting that they had maintained home ranges that were larger than needed to meet reproductive demands, apparently so that they could divide their ranges with future daughters. Daughters that settled in their natal home ranges avoided high mortality associated with dispersal and produced their first litters as early as 2.9 years of age. Potential density of resident females calculated from "exclusive home range size" (home range size corrected for overlap with other females) ranged from 0.32 – 0.55 females / 100 km², which translates to a total density as high as 1.5 tigers / 100 km². Such high densities have rarely been reported in Russia, yet our data suggest that when tigers and their prey are given adequate protection over long periods, such high densities are possible. Thus, the potential value of protected areas as source populations for Amur tigers has likely been underestimated.