

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ GPS-ОШЕЙНИКОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ ЧАСТОТЫ ДОБЫЧИ ЖЕРТВ ТИГРОМ

К.С. Миллер¹, М. Хэбблвайт¹, Д.Г. Микелл², И.В. Серёдкин³,
Д.М. Гудрич²

¹Университет Монтана, Миссула, США

²Общество сохранения диких животных, Нью-Йорк, США

³Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация

Численность тигров, сохранившихся в природных популяциях планеты, не превышает 5 тыс. особей (Wildlife..., 2008). Основными факторами, угрожающими тигру в Азии, являются фрагментация и разрушение местообитаний на территориях с высокой и быстро растущей плотностью населения (Wikramanayake et al., 1998), чрезмерная добыча человеком копытных (Miquelle et al., 1999), убийство тигров ради получения дериватов, используемых в традиционной китайской медицине (Nowell, 2000), и изъятие хищников в ходе конфликтных ситуаций между тигром и человеком (Miquelle et al., 2005). Примерно 10% мировой природной популяции тигра обитает в лесах Дальнего Востока России. Здесь распространен амурский подвид тигра (*Panthera tigris altaica*). Местообитания тигра на Дальнем Востоке России – это обширные лесные территории с низкой плотностью населения человека. В краткосрочной перспективе амурскому тигру угрожают не фрагментация и разрушение местообитаний, а истощение кормовой базы на всем ареале и браконьерский отстрел самих хищников (Charpou et al., 2008).

Учеты копытных, проводимые ежегодно с 1998 по 2009 г., свидетельствуют о стабильном снижении численности копытных на всем ареале амурского тигра (Микелл и др., 2009). Ф. Мессьер (Messier, 1994) полагает, что воздействие хищника на популяции их жертв может быть различным, в значительной степени оно зависит от плотностей их популяций. Таким образом, сокращение размеров популяций копытных на Дальнем Востоке России может быть следствием хищничества тигра и изъятия копытных охотниками, в результате чего возникает природоохранная дилемма. Конфликт возникает за пределами особо охраняемых природных территорий, где охотники и тигры охотятся на одних и тех же копытных. Охотники считают, что тигры являются причиной сокращения численности копытных и воспринимают их как конкурентов в борьбе за добычу. Специалисты природоохранных организаций говорят о том, что чрезмерная добыча копытных охотниками разрушает кормовую базу тигра. Поскольку амурскому тигру для выживания нужны обширные, покрытые лесами малонаселенные территории с достаточной численностью копытных (Kerley et al., 2002), хищники и местные жители на Дальнем Востоке России должны найти пути совместного существования.

Квоты, установленные на добычу копытных охотниками, учитывают предполагаемый годовой объем изъятия копытных тиграми (Miquelle et al., 2005). Такой подход предполагает, что размер хищничества популяции хищника в целом, который, в конечном счете, определяет динамику численности популяций жертв, определяется интенсивностью добычи жертв отдельными хищниками (Messier, 1994). Размер изъятия жертв разными видами хищников является функцией изменения плотности популяций хищников в ответ на изменение плотности населения видов-жертв (Holling, 1959; Messier, 1994). С учетом того

факта, что плотность популяции тигра находится в линейной зависимости от плотности популяций жертв (Miquelle et al., 1999), частота добычи жертв, вероятно, будет определять объемы изъятия жертв популяцией тигра (Messier, 1995). В связи с этим точные показатели размера годовой добычи жертв тигром являются основой для определения допустимых объемов изъятия этих видов охотниками. В настоящее время годовой объем добычи видов-жертв амурским тигром рассчитывается с помощью экстраполяции данных о жертвах, собранных во время зимних троплений (Животченко, 1979; Пикунов, 1981; Юдаков, Николаев, 1987). Если частота добычи жертв в бесснежный период ниже, чем зимой, то годовой объем изъятия тигром возможно ниже, чем указывается в литературе. В то же время, если частота добычи тигра в бесснежный период выше, то и степень изъятия жертв охотниками может превышать возможности их популяций. Кроме того, если существует разница в частоте добычи жертв тиграми разных половозрастных групп, то отсутствие в связи с этим корректировки лимитов добычи охотниками может привести к снижению плотности популяций жертв ниже уровня, достаточного для их воспроизводства. К сожалению, данные о частоте добычи и потребностях амурского тигра в бесснежные сезоны получить достаточно сложно. Технология применения GPS-ошейников позволяет специалистам получить новые данные о взаимоотношениях «хищник–жертва» (Webb et al., 2008) и помогает исследовать этот важный для сохранения амурского тигра аспект с научной точки зрения.

Существует гипотеза, что низкая плотность копытных на Дальнем Востоке ограничивает распространение тигра в России в северном направлении (Miquelle et al., 2010). Так как амурский тигр обитает на территории с предельно низкой плотностью популяций копытных (Miquelle et al., 1999), природоохранная задача заключается не только в том, чтобы скорректировать объемы изъятия копытных охотниками, но и определить плотность населения копытных, которая позволит обеспечить энергетическую потребность хищника, необходимую для его выживания и размножения. Возможно, наибольшие энергетические потребности имеют тигрицы с выводками (в выводке бывает до четырех тигрят). Таким образом, несмотря на то что тигр может существовать в условиях низких плотностей населения копытных, распространение самок с тигрятами, по-видимому, зависит от возможности удовлетворения ими энергетических потребностей, необходимых для успешного выращивания потомства, т.е. от наличия достаточных плотностей популяций жертв. Один из подходов к данной проблеме – определение энергетической потребности тигра и, соответственно, биомассы видов-жертв, достаточной для удовлетворения этих потребностей (Ackerman et al., 1986; Aldama et al., 1991; Laundre, 2005). Выявление энергетических потребностей диких животных позволяет оценить кормовую емкость угодий (Parker et al., 1984; Hobbs, 1989; Laundre, 2005; Robbins et al., 2007), воздействие хищников на популяции видов-жертв и разработать научно обоснованные рекомендации по сохранению животных (Odden, Wegge, 2009). Расчет минимально допустимой биомассы жертв, необходимой для существования тигра, не возможен без данных об энергетической потребности этого хищника и объемах потребляемых им пищевых ресурсов в природных условиях.

После почти 20 лет исследований, проведенных на Дальнем Востоке России специалистами Проекта «Амурский тигр», осуществляемого Сихотэ-Алинским заповедником и Обществом сохранения диких животных, у нас все еще остаются вопросы без ответов, касающиеся данных о взаимоотношениях «тигр–жертва», которые могут быть учтены при разработке программ по сохранению тигра.

В последние годы для оценки годового объема добычи жертв крупными хищниками использовались данные, полученные с помощью GPS-ошейников (Laundre, 2008; Sand et al., 2008). Однако никто не пытался использовать эту методику ни для изучения питания тигра, ни для оценки энергетических потребностей, комбинируя данные с GPS-ошейников с моделями энергетических затрат. Целью нашего исследования является применение новой методики для изучения взаимоотношений между тигром и его жертвами и оценки энергетических потребностей хищника. Исследования были начаты осенью 2009 г. В данной статье описаны методы исследования и предварительные результаты. В работе использованы данные, полученные с GPS-ошейников и во время полевых исследований, а также моделирование, чтобы ответить на два вопроса: существуют ли различия в коли-

честве добываемых амурским тигром копытных в разные сезоны и каковы энергетические потребности тигра, необходимые для его выживания и размножения.

Определить частоту добычи жертв тигром с помощью обычных радиоошейников достаточно трудно. Жертвы могут быть небольшого размера и утилизироваться тигром полностью в короткие сроки. Постоянное интенсивное наблюдение требует значительных материально-технических и финансовых затрат. Информации о величине добычи копытных тигром, особенно в бесснежный период, известно немного (Пикунов, 1981; Юдаков, Николаев, 1987; Miquelle et al., 1996). Чтобы восполнить этот пробел, для определения частоты добычи жертв амурским тигром использованы GPS-ошейники и тест на сезонные различия в количестве добываемых копытных.

Существует две гипотезы относительно различий в количестве добываемых крупных копытных в зимний и летний период. Согласно первой, амурский тигр добывает больше копытных зимой, поскольку в бесснежный период охотится также на медведей и других более мелких млекопитающих, которые зимой впадают в спячку. Таковыми являются барсук (*Meles meles*) и енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*). Данные последнего анализа тигриных экскрементов, собранных на Дальнем Востоке России, свидетельствуют о том, что в летний период в рационе тигра доля других видов-жертв (не копытных) увеличивается (Л.Л. Керли, неопубликованные данные). Согласно второй, амурский тигр в бесснежный период может добывать больше копытных, чем зимой. Такое увеличение может происходить за счет добычи большого количества молодняка. Например, было обнаружено, что в летний период количество добываемых волком (*Canis lupus*) жертв значительно возрастает благодаря добыче большого количества молодняка лося (*Alces alces*) (Sand et al., 2008). Нам предстоит проверить эти гипотезы путем полевых наблюдений за амурскими тиграми, оснащенными GPS-ошейниками.

ТЕРРИТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования начаты и в дальнейшем будут проводиться в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике (САБЗ) и на сопредельных с ним территориях. Это крупнейший заповедник юга Дальнего Востока России, занимающий площадь около 4 тыс. км², в котором обитает от 20 до 35 тигров (Smirnov, Miquelle, 1999). Плотность популяций тигра и его жертв в САБЗ выше, чем на сопредельных территориях многоцелевого использования, где добыча копытных разрешается и имеется значительно меньше возможностей для охраны. Основными жертвами тигра в САБЗ являются изюбрь (*Cervus elaphus*), пятнистый олень (*C. nippon*) и кабан (*Sus scrofa*). Тигр добывает также косулю (*Capreolus capreolus*), кабаргу (*Moschus moschiferus*), лося (*Alces alces*), горала (*Nemorhaedus caudatus*), бурого медведя (*Ursus arctos*), гималайского медведя (*U. thibetanus*), волка, енотовидную собаку, барсука, рысь (*Lynx lynx*) и норку (*Mustela vison*) (Miquelle et al., 1996).

МЕТОДИКА

Отлов и оснащение тигров радиоошейниками проводится в САБЗ с 1992 г. Для этого у маркировочных деревьев, на звериных тропах или около тигриных жертв устанавливаются ловушки Олдрича (Goodrich et al., 2001). На всех вновь отловленных взрослых особей будут надеты GPS-ошейники с радиопередатчиками, которые имеют двустороннюю связь, позволяющую исследователям загружать в устройство новые программы и скачивать из него данные. С некоторых GPS-ошейников данные можно получать через систему спутниковой связи. Планируется оснастить GPS-ошейниками до восьми взрослых тигров, обитающих в САБЗ. И хотя размер выборки невелик, это будет первое исследование, направленное на определение частоты добычи жертв тиграми в течение всего года, что позволит изучать важный вопрос, обсуждаемый в настоящее время в научном и природоохранном сообществе. Помимо сбора данных с помощью GPS-ошейников будут проводиться традиционные зимние тропления по снегу, а также обследование добытых жертв и наблюдение за передвижениями тигров в летний период. Чтобы убедиться в достоверности оценок частоты добычи, полученных с помощью GPS-ошейников, эта информация будет использована наряду с уже имеющимися данными (Miquelle et al., 1996,

1999) и данными с обычных радиоошейников, которые будут собираться в тот же период исследования.

Для оценки частоты добычи жертв тиграми анализ данных с GPS-ошейников будет проводиться параллельно с полевыми исследованиями. В зимний период планируется следить за тиграми с GPS-ошейниками и определять местонахождение их жертв традиционными методами (тропление по снегу), а также получать данные с GPS-приемников. В бесснежный период будут использоваться данные с GPS-приемников и обследоваться участки с зафиксированными группами локационных точек в целях обнаружения жертв тигров. Эти участки будут обследоваться, пока не удастся найти остатки добычи или другие следы жизнедеятельности тигра. Поиск жертв будет производиться не позднее 1–2 недель после пребывания там тигра, чтобы остатки не оказались уничтоженными животными-падальщиками или не подверглись разложению (Sand et al., 2008; Webb et al., 2008). Для того чтобы убедиться в том, что методика не приводит к недооценке количества жертв, в выборку будет включен ряд одиночных локационных точек (например, точек, зафиксированных во время передвижения тигра). Также будет проводиться сбор данных в течение нескольких двухнедельных периодов интенсивных исследований, когда будет обследоваться каждая зафиксированная GPS-ошейником точка, что позволит исключить пропуск жертв небольшого размера.

После получения данных с GPS-ошейников будет использоваться метод Н. Уэбба с соавторами (Webb et al., 2008) для обработки локационных точек с помощью программы SaTScan (Boston, Massachusetts, USA; Kulldorff et al., 2005) для определения кластеров (групп) локационных точек или местонахождения возможных остатков добычи. Данная программа, изначально разработанная для определения пространственных кластеров вспышек заболеваний, выявляет кластеры статистически уникальных точек из исходного распределения или траекторий перемещения (Kulldorff et al., 2005; Webb et al., 2008). Кластер – это две и более зафиксированные GPS-приемником точки, расстояние между которыми не превышает 100 м, а временной интервал составляет не более 48 ч. Согласно данным, полученным во время исследований популяции волка, фиксация одной точки каждые 2 ч позволяет обнаружить 90% добытых хищником крупных копытных (Webb et al., 2008). Исследования, проведенные по пуме, показали, что фиксация одной точки каждые 4 ч позволяет обнаружить 95% жертв (Anderson, Lindzey, 2003). Для обнаружения жертв тигра мы будем фиксировать по одной точке каждые 3 ч, а также использовать схему выборки с чередующимися периодами: в одном периоде – фиксация одной точки каждые 3 ч в течение 3 нед, во втором периоде – фиксация одной точки каждый час в течение одной недели. Такая схема будет применяться для того, чтобы исключить пропуск жертв небольшого размера, добываемых в бесснежный период.

Будет проведена статистическая проверка наших гипотез посредством использования эмпирических показателей частоты добычи, полученных во время полевых исследований, с помощью дисперсионного анализа (ANOVA) с повторными измерениями по отдельным тиграм и с учетом влияния пола (репродуктивного статуса) и сезона (Zar, 1998). Также наши предположения будут проверяться с помощью логистической регрессии на факторы, влияющие на эмпирические и прогнозируемые точки с остатками жертв. Опираясь на опыт последних исследований по крупным хищникам (Anderson, Lindzey 2003; Webb et al., 2008; Knopff et al., 2009), для того чтобы увеличить объем выборки, мы будем использовать данные о жертвах, обнаруженных с помощью GPS-ошейников или в ходе троплений, для разработки модели логистической регрессии, чтобы оценить долю кластеров, в которых могут быть жертвы тигра из общего числа необследованных кластеров. К. Андерсон и Ф. Линдзи (Anderson, Lindzey, 2003) выяснили, что наиболее важным фактором в оценке вероятности того, что в кластер попадет жертва пумы, было количество ночей, проведенных хищником в пределах кластера. Другие авторы (Knopff et al., 2009) успешно применяли логистическую регрессию в сочетании с данными полевых исследований для прогнозирования более 95% жертв пумы весом более 8 кг.

Включая нашу гипотезу (пол, сезон) в модель логистической регрессии, прогнозирующей присутствие или отсутствие жертвы, мы проверим, существуют ли различия в частоте добычи жертв тиграми разного пола и в разные сезоны, используя следующую модель:

$$\text{Pr}(\text{Жертва}) = \frac{\exp(\beta_0 + \beta_1 * \text{Сезон} + \beta_2 * \text{Пол} + \beta_3 * X_3 + \dots \beta_4 * X_4)}{1 + \exp(\beta_0 + \beta_1 * \text{Сезон} + \beta_2 * \text{Пол} + \beta_3 * X_3 + \dots \beta_4 * X_4)} \quad (1)$$

Для проверки гипотезы мы предполагаем использовать уравнение 1: например, если $\beta_1 = 0$, то частота добычи статистически одинакова и зимой, и в бесснежный период.

Затем объединим данные по жертвам и перемещениям с энергетической моделью для тигра, чтобы проверить, получают ли хищники достаточно энергии для выживания и размножения, а также определить их потенциальную потребность в добыче (Askerman et al., 1986). Сравнение показателей, полученных с помощью GPS, с показателями, рассчитанными с использованием энергетической модели, позволит специалистам понять, удовлетворяют ли тигры свои энергетические потребности, необходимые для выживания и размножения. Поскольку в условиях недостаточной кормовой базы самки редко приносят потомство (Karanth, Stith, 1999), определение пороговой величины потребления является важной задачей.

Для сохранения всех подвидов тигра необходимо знать: возможно ли размножение тигра с точки зрения энергетических затрат на территориях, где обитают копытные, которые по размеру не больше чем олень-мунтжак (*Muntiacus* spp.) или кабарга. Общие энергетические затраты (C_{total}) любого млекопитающего в заданный период времени можно описать как сумму энергетических затрат, вызванных различными видами деятельности, а также затратами на терморегуляцию (C_{th}) (Powell, 1979). Основные виды энергозатратной активности взрослых тигров – это отдых (C_r), перемещения (C_l), охота (C_h), поедание добычи (C_e) и размножение (C_{rep}). Суточная энергетическая потребность равна времени, затраченному на разные виды деятельности, умноженному на показатели энергетических затрат, соответствующих каждому виду активности (Powell, 1979; Gustafson, 1984; Powell et al., 1985; Ackerman et al., 1986; Aldama et al., 1991; Laundre, 2005). Таким образом, общая суточная энергетическая потребность тигра может быть описана следующим уравнением:

$$C_{\text{total}} = C_r + C_l + C_h + C_e + C_{\text{rep}} + C_{\text{th}}. \quad (2)$$

В большинстве работ, посвященных изучению энергетических потребностей, использовались формулы или значения, полученные в ходе лабораторных экспериментов, и авторы пытались применять эти значения либо для моделирования энергетических затрат диких животных, либо чтобы подтвердить достоверность данных, полученных в ходе предыдущих работ, применяя их к новым видам. Лишь в отдельных работах была предпринята попытка оценить энергетические затраты, связанные с различными видами активности диких животных в полевых условиях. Поскольку в последние годы численность копытных на Дальнем Востоке России сократилась, очень важно получить точные показатели энергетических потребностей тигра. Чтобы рассчитать энергетический баланс тигров, мы разработаем энергетическую модель, опираясь на данные из литературных источников, и проверим ее, используя показатели изъятия жертв и перемещений, полученные эмпирическим путем. Затем воспользуемся данной моделью для оценки пищевых потребностей тигров в случае, когда они охотятся на основные виды жертв. Если эта модель окажется недостаточно достоверной, мы усовершенствуем энергетическую модель с помощью формального анализа чувствительности параметров модели, чтобы определить наиболее значимый фактор расходования энергии.

Будет определено количество копытных, необходимое для удовлетворения энергетических потребностей тигра (см. уравнение 2). Основными видами-жертвами тигра в САБЗ являются изюбрь, кабан, пятнистый олень и косуля. Будет рассчитана доля каждого из этих видов (и некоторых других) в рационе тигра. При этом будут использоваться данные об остатках жертв. По имеющимся данным, средний вес копытных в САБЗ составляет: взрослый самец изюбря – 224 кг, самка изюбря – 149 кг, взрослый самец кабана – 193 кг, самка кабана – 92 кг, взрослый самец пятнистого оленя – 106 кг, самка пятнистого оленя – 74 кг, взрослый самец косули – 40 кг, самка косули – 35 кг (Miquelle et al., 1996). Съедобная часть туши белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*), которую дают содержащимся в неволе пумам, составляет 77–79% (Hornocker, 1970; Ackerman et al., 1986). Поскольку изюбрь, кабан и пятнистый олень крупнее белохвостого оленя, а чем крупнее животное, тем

площадь поверхности его тела относительно меньше, будем использовать более высокий показатель и исходить из предположения, что съедобная часть туши жертв тигра составляет 79%. Если тигра на жертве не беспокоят люди, он редко оставляет добычу недоеденной (Kerley et al., 2002). Поскольку фактор беспокойства в отдаленных районах заповедника крайне незначителен, процент съеденного тигром мяса с каждой жертвы будет оцениваться исходя из предположения о том, что кроме тигра ее никто не ел. Для расчета потребностей в добыче с учетом энергетических потребностей будут использованы расчетные показатели веса копытных, указанные выше. Р.П. Дэвисон с соавторами (Davison et al., 1978) определил энергетическую ценность мяса и внутренних органов белохвостого оленя в 1890 ккал на 1 кг сырого веса. Поскольку у нас нет данных об энергетической ценности мяса основных видов – жертв тигра в САБЗ, будем использовать величину 1890 ккал/кг.

Большое количество энергии, содержащейся в жертве, теряется из-за того, что тигр не съедает тушу целиком, а также выводится с экскрементами и мочой (Ackerman et al., 1986). Хищники обычно хорошо усваивают мясо (Grodzinski, Wunder, 1975), но при наличии костей и шкуры усвоение питательных веществ ухудшается. По данным исследований у пумы (Ackerman et al., 1986), красной рыси (Golley et al., 1965), барсука (Jense, 1968), куницы (Davison et al., 1978), лисицы (Litvaitis, Mautz, 1976) и койота (Litvaitis, Mautz, 1980) после переваривания мяса оленей усваивается 86% энергии. Данный показатель будет использован при оценке количества усвоенной тигром энергии.

С учетом этих параметров мы предполагаем рассчитывать потенциальную потребленную биомассу жертвы, используя уравнение 3 (Ackerman et al., 1986):

$$PB_c \text{ кг/день} = C_{\text{тот}} \text{ ккал} / (1,890 \text{ ккал/кг} \times 0,86 \times PB_u). \quad (3)$$

Величина PB_u – это доля копытных в рационе тигра, которая в зимний период составляет 98,7% (Miquelle et al., 2006). Мы будем использовать данные, полученные с GPS-ошейников, для того чтобы определить, какой процент рациона тигра составляют копытные. Количество копытных, добываемых тигром в день (PB_k), можно рассчитать, используя показатели потенциальной биомассы, потребленной тигром за день, данные о среднем весе разных видов жертв, данные о процентном содержании каждого вида копытных в рационе тигра и доли их съедобной части. С учетом этих параметров планируется рассчитывать общее количество копытных, добываемых тигром в день, используя уравнение 4 (Ackerman et al., 1986):

$$PB_k = PB_c / (M_w \times 0,79) \text{ жертв/день}, \quad (4)$$

где M_w – средний живой вес жертвы в килограммах. Гипотетическое количество жертв, добываемых тигром за день для удовлетворения энергетических потребностей, будет определяться по каждому виду отдельно (уравнение 4) и сравниваться с реальными данными, полученными в ходе наблюдений за тиграми с GPS-ошейниками. Применение энергетической модели в сочетании с эмпирическими данными о количестве добываемых жертв позволит определить пороговые величины плотности населения жертв, которые могут ограничивать размножение тигров и выживаемость взрослых особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В начале ноября 2009 г. в САБЗ была отловлена и оснащена GPS-ошейником двухгодовалая тигрица в хорошем физическом состоянии. К сожалению, наблюдения за ней велись только в течение пяти недель, поскольку в начале декабря тигрица погибла по естественной причине. Удалось обнаружить ее останки в отдаленном районе территории исследований и получить данные из ее ошейника. С 7 ноября по 11 декабря 2009 г. было получено 203 локационные точки данной тигрицы. Доля успешных попыток определения своего местонахождения GPS-ошейником составила 74,6%. В течение пяти недель тигрица в среднем проходила 587,3 м каждые 3 ч, т.е. примерно 4,7 км в день, и обошла территорию, большую по площади, чем взрослая тигрица, имеющая свой индивидуальный участок (см. рисунок). Характер перемещений и возраст тигрицы дают основания предположить, что в это время она покинула участок обитания матери и находилась в поиске своего собственного

участка. Данные локаций были обработаны с помощью описанной выше методики. В результате получено 26 кластеров (см. рисунок). Каждый участок, где был зафиксирован кластер, будет обследован на наличие остатков жертв тигрицы. Такая же процедура будет выполняться по всем тиграм, которых мы планируем отловить в течение следующих лет, для того чтобы определить годовой размер добычи жертв и энергетические потребности тигров.



Локационные точки, кластеры точек и маршруты перемещений двухгодовалой тигрицы в Сихотэ-Алинском заповеднике (7 ноября–11 декабря 2009 г.)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Именно охотники определяют судьбу амурского тигра на Дальнем Востоке России за пределами особо охраняемых природных территорий. Охота в России является традиционным увлечением и промыслом. Только в Приморском крае количество зарегистрированных охотников составляет 60 тыс. человек, они охотятся в местах обитания тигра. Охотничьи хозяйства отвечают за управление животными ресурсами, контролируют браконьерство и проводят учеты охотничьих видов животных в арендуемых угодьях, которые охватывают около 85% местообитаний амурского тигра. Мы надеемся, что

результаты нашего исследования помогут оценить реальное воздействие тигра на популяции видов-жертв и скорректировать квоты на их добычу с учетом количества копытных, изымаемых хищником. Результаты программы мониторинга популяции амурского тигра свидетельствуют о снижении численности изюбря, косули и даже тигра, поэтому сегодня очень важно установить соответствующий ситуации режим добычи копытных. Для принятия правильных управленческих решений необходимо иметь четкие представления о том, какое влияние тигр оказывает на популяции копытных и какое количество жертв необходимо для существования жизнеспособной популяции тигра.

Разработанную нами модель энергетических потребностей тигра можно применять к другим его подвидам. В настоящее время предпринимаются попытки сохранить или восстановить популяции тигра. Если известны доля каждого вида жертв в рационе тигра и предполагаемые размеры популяций жертв, то с помощью энергетической модели можно определить, смогут ли хищники жить и размножаться при имеющейся плотности популяций жертв без ущерба для них. Мы надеемся, что наши данные помогут убедить местные государственные структуры в том, что для того чтобы сохранить тигра, необходимо ограничивать объемы добычи копытных охотниками.

ЛИТЕРАТУРА

- Животченко В.И. О величине годовой добычи копытных тиграми одной семейной группы // Экол. основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 246–247.
- Микелл Д.Дж., Дунишенко Ю.М., Звягинцев Д.А., Даренский А.А., Голубь А.М., Долинин В.В., Швеи 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.
- Пикунов Д.Г. Размеры хищничества амурских тигров // Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 71–75.
- Юдаков А.Г., Николаев И.Г. Экология амурского тигра. По зимним стационарным наблюдениям 1970–1973 гг. в западной части Среднего Сихотэ-Алиня. М.: Наука, 1987. 153 с.
- Ackerman B.B., Lindzey F.G., Hemker T.P. Predictive energetics model for cougars // *Cats of the World: Biology, Conservation, and Management*. National Wildlife Federation, Washington, D.C., USA, 1986. P. 333–352.
- Aldama J.J., Beltran J.F., Delibes M. Energy-expenditure and prey requirements of free-ranging Iberian lynx in Southwestern Spain // *J. Wildlife Manage.* 1991. Vol. 55. P. 635–641.
- Anderson C.R., Lindzey F.G. Estimating cougar predation rates from GPS location clusters // *J. Wildlife Manage.* 2003. Vol. 67. P. 307–316.
- Chapron G., Miquelle D., Lambert A., Goodrich J., Legendre S., Clobert J. The impact on tigers of poaching versus prey depletion // *J. Appl. Ecol.* 2008. Vol. 45. P. 1667–1674.
- Davison R.P., Mautz W.W., Hayes H.H., Holtzer J.B. Efficiency of food utilization and energy requirements of captive female fishers // *J. Wildlife Manage.* 1978. Vol. 42. P. 811–821.
- Golley F.B., Petrides G.A., Rauber E.L., Jenkins J. H. Food intake and assimilation by bobcats under laboratory conditions // *J. Wildlife Manage.* 1965. Vol. 29. P. 7.
- Goodrich J.M., Kerley L.L., Schleyer B.O., Miquelle D.G., Quigley K.S., Smirnov E.N., Nikolaev I.G., Quigley H., Hornocker M.G. Capture and chemical anesthesia of Amur (Siberian) tigers // *Wildlife Society Bulletin*. 2001. Vol. 29. P. 533–542.
- Grodzinski W., Wunder B.A. Ecological energetics of small mammals // *Small Mammals: Their Producing and Population Dynamics*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 1975. P. 173–204.
- Gustafson K.A. The winter metabolism and bioenergetics of the bobcat in New York. N. Y.: Syracuse, 1984.
- Hobbs N.T. Linking energy-balance to survival in mule deer - development and test of a simulation model // *Wildlife Monogr.* 1989. P. 1–39.
- Holling C.S. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly // *Can. Entomol.* 1959. Vol. 91. P. 293–320.
- Hornocker M.G. An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area // *Wildlife Monogr.* 1970. Vol. 21. P. 3–39.
- Jense G.K. Food habits and energy utilization of badgers. Master of Science, South Dakota State University, Brookings, South Dakota, 1968.
- Karanth K.U., Stith B.M. Prey depletion as a critical determinant of tiger population viability // *Riding the Tiger: Meeting the Needs of People and Wildlife in Asia*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999. P. 100–113.
- Kerley L.L., Goodrich J.M., Miquelle D.G., Smirnov E.N., Quigley H., Hornocker M.G. Effects

of roads and human disturbance on Amur Tigers // Conservation Biology. 2002. Vol. 16. P. 97–108.

Knopff K.H., Knopff A.A., Warren M.B., Boyce M.S. Evaluating Global Positioning System telemetry techniques for estimating cougar predation parameters // J. Wildlife Manage. 2009. Vol. 73. P. 586–597.

Kulldorff M., Heffernan R., Hartman J., Asuncion R., Mostashari F. A space-time permutation scan statistic for disease outbreak detection // PLoS Med. 2005. Vol. 2. P. 216–224.

Laundre J.W. Puma energetics: A recalculation // J. Wildlife Manage. 2005. Vol. 69. P. 723–732.

Laundre J.W. Summer predation rates on ungulate prey by a large keystone predator: how many ungulates does a large predator kill? // J. Zool. 2008. Vol. 275. P. 341–348.

Litvaitis J.A., Mautz W.W. Energy utilization of 3 diets fed to a captive red fox // J. Wildlife Manage. 1976. Vol. 40. P. 365–368.

Litvaitis J.A., Mautz W.W. Food and energy use by captive coyotes // J. Wildlife Manage. 1980. Vol. 44. P. 56–61.

Messier F. Ungulate population models with predation: A case study with the north american moose // Ecology. 1994. Vol. 75. P. 478–488.

Messier F. On the functional and numerical responses of wolves to changing prey density // Ecology and conservation of wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta, Canada, 1995. P. 187–197.

Miquelle D.G., Smirnov E.N., Quigley H., Hornocker M.G., Nikolaev I.G., Matyushkin E.N. Food habits of Amur Tigers in Sikhote-Alin Zapovednik and the Russian Far East, and implications for conservation // J. Wildlife Res. 1996. Vol. 1. P. 138–147.

Miquelle D.G., Nikolaev I.G., Goodrich J.M., Litvinov M.N., Smirnov E.N., Suvorov E. Searching for the coexistence recipe: a case of conflicts between people and tigers in the Russian Far East // People and Wildlife: Conflict or Coexistence? Cambridge University Press London, 2005. P. 305–322.

Miquelle D.G., Smirnov E.N., Merrill T.W., Myslakov 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, UK: Cambridge University Press, 1999. P. 71–99.

Miquelle D.G., Goodrich J.M., Smirnov E.N., Stephens P.A., Zaumyslova O.J., Chapron G., Ker-

ley L.L., Murzin A.A., Hornocker M.G., Quigley H. The Amur tiger: A case study of living on the edge // Biology and Conservation of Wild Felids. Oxford, UK: Oxford University Press. 2010. P. 325–339.

Nowell K. Far from a cure: the tiger trade revisited. Traffic International, Cambridge, UK, 2000.

Odden M., Wegge P. Kill rates and food consumption of leopards in Bardia National Park, Nepal // Acta Theriol. 2009. Vol. 54. P. 23–30.

Parker K.L., Robbins C.T., Hanley T.A. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk // J. Wildlife Manage. 1984. Vol. 48. P. 474–488.

Powell R.A. Ecological energetics and foraging strategies of the fisher (*Martes pennanti*) // J. Anim. Ecol. 1979. Vol. 48. P. 195–212.

Powell R.A., Clark T.W., Richardson L., Forrest S.C. Black-footed ferret *Mustela nigripes* energy expenditure and prey requirements // Biol. Conserv. 1985. Vol. 34. P. 1–15.

Robbins C.T., Fortin J.K., Rode K.D., Farley S.D., Shipley L.A., Felicetti L.A. Optimizing protein intake as a foraging strategy to maximize mass gain in an omnivore // Oikos. 2007. Vol. 116. P. 1675–1682.

Sand H., Wabakken P., Zimmermann B., Johansson O., Pedersen H.C., Liberg O. Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: can we rely on winter estimates? // Oecologia. 2008. Vol. 156. P. 53–64.

Smirnov E.N., Miquelle D.G. Population dynamics of the Amur tiger in Sikhote-Alin Zapovednik, Russia // Riding the tiger: meeting the needs of people and wildlife in Asia. Cambridge University, Cambridge, New Jersey, USA, 1999. P. 61–70.

Webb N.F., Hebblewhite M., Merrill E.H. Statistical methods for identifying wolf kill sites using global positioning system locations // J. Wildlife Manage. 2008. Vol. 72. P. 798–807.

Wikramanayake E.D., Dinerstein E., Robinson J.G., Karanth U., Rabinowitz A., Olson D., Mathew T., Hedao P., Conner M., Hemley G., Bolze D. An ecology-based method for defining priorities for large mammal conservation: The tiger as case study // Conserv. Biol. 1998. Vol. 12. P. 865–878.

Wildlife Conservation Society. State of the wild: a global portrait of wildlife, Wildlands, and Oceans. Washington, DC, USA: Island Press, 2008.

Zar J.H. Biostatistical analysis. 4th Ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 1998. 929 p.