

СОПРЯЖЁННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ТИГРА И КОПЫТНЫХ ЖИВОТНЫХ В ЛАЗОВСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

POPULATION DYNAMICS OF THE AMUR TIGER AND THE UNGULATES IN LAZOVSKY ZAPOVEDNIK

**G. Salkina
V. Kolesnikov
D. Eryomin**

Summary. In the Lazovsky Zapovednik from 1997 to 2018 annual census of tiger and ungulates (red deer, roe deer, sika deer, wild boar) were carried out by the monitoring of the predator group the winter. This took place in the routes with a total length from 113 to 204 km. Indices of relative abundance animal — density of their tracks — was determined. The identified positive correlations between numbers of tiger and wild boar ($R=0,61$), sika deer and red deer ($R=0,62$), sika deer and roe deer ($R=0,54$), red deer and roe deer ($R=0,68$). And correlations between the numbers of different members of the deer family are explained by their similar reaction to the action of the same environmental factors. The positive correlations between the numbers of the tiger and the different species of deer on this material are not found. Such correlation was observed between the number of tiger and sika deer in periods of long-term growth or decline in the number of the deer. The positive correlation between the predator and wild boar is explained by the increase in the survival rate of young tigers during the period of increasing the number of this ungulate. It is concluded that the conservation and increase of the Amur tiger population depends on the preservation of the Mongolian oak and Korean pine, which are important forage resources for wild boar — one of the main food objects of this predator.

Keywords: tiger, ungulates, density of tracks, relative number.

Изучению влияния хищничества амурского тигра (*Panthera tigris altaica* Temmink, 1845) на копытных животных, являющихся его кормовыми объектами, посвящено немало работ (Амурский тигр в России, 1998; Salkina, 2011 и др.). Значительно меньше внимания уделялось сопряжённой динамике населения тигра и его жертв.

Зимний маршрутный учёт (ЗМУ) животных в Лазовском заповеднике (ЛЗ) осуществляется с 1961 г., учёт тигра — с 1975 г. (Матюшкин, Животченко, 1979). В первом случае определяется плотность следов животных,

Салькина Галина Петровна
К.б.н., с.н.с., ФГБУ «Объединённая дирекция Лазовского государственного природного заповедника им. Л. Г. Капланова и национального парка «Зов тигра»
tprsrus@mail.ru

Колесников Владимир Семёнович
Участковый государственный инспектор, ФГБУ «Объединённая дирекция Лазовского государственного природного заповедника им. Л. Г. Капланова и национального парка «Зов тигра»

Ерёмин Дмитрий Юрьевич
Лаборант-исследователь, ФГБУ «Объединённая дирекция Лазовского государственного природного заповедника им. Л. Г. Капланова и национального парка «Зов тигра»

Аннотация. В Лазовском заповеднике с 1997 по 2018 гг. проводили ежегодные учёты численности тигра и копытных животных (изюбрь, косуля, пятнистый олень, кабан) в период зимнего мониторинга группировки хищника. На пеших маршрутах общей протяжённостью от 113 до 204 км, определяли показатели относительной численности животных — плотность их следов. Обсуждаются выявленные прямые связи между численностью тигра и кабана ($R=0,61$), пятнистого оленя и изюбря ($R=0,62$), пятнистого оленя и косули ($R=0,54$), изюбря и косули ($R=0,68$). Такие связи для разных представителей семейства оленьих объясняются их сходной реакцией на действие одинаковых факторов среды. Прямая связь между численностью тигра и большинства видов оленей нашими данными не выявлена. Она прослеживается только для пары тигр и пятнистый олень в периоды многолетнего роста или снижения численности последнего. Прямая связь между численностью хищника и кабана объясняется увеличением выживаемости молодых тигров в периоды высокой численности этого копытного животного. Сделан вывод о том, что благополучие амурского тигра зависит от сохранения спелых насаждений дуба монгольского и сосны корейской, обеспечивающих кабана основными кормовыми ресурсами.

Ключевые слова: тигр, копытные, плотность следов, относительная численность.

во втором — количество особей. Проведение ЗМУ сразу же после снегопада, может существенно занижать вероятность регистрации следов тигра, т.к. этот показатель постепенно повышается до определённого уровня с увеличением количества дней после прошедших осадков (Микелл и др., 2006; Salkina, 2011). По этой причине возможности изучения сопряжённой численности тигра и трофически связанных с ним копытных животных методом ЗМУ ограничены.

С зимы 1997/98 гг. учёты тигра и копытных животных в ЛЗ проводили по стандартизированной методике

в рамках проведения мониторинга тигра на 16 модельных участках в пределах его ареала в России (Микелл и др., 2006). Помимо выявления количества особей тигра определялись плотность его следов и следов копытных.

В качестве показателя относительной численности копытных используется плотность следов, давность которых не превышает одни сутки — индекс, напрямую связанный с абсолютной плотностью животных (Челинцев, 2000; Stephens et al., 2005 и др.). Относительную численность тигра отражает усреднённый показатель плотности его следов, скорректированный с учётом дней, прошедших после последнего снегопада (Микелл и др., 2006).

В данной работе рассматривается сопряжённая динамика относительной численности тигра и четырёх видов копытных — его основных кормовых объектов в ЛЗ.

Материалы и методы

ЛЗ был организован в 1935 году, его площадь изменялась, и в настоящее время составляет 1210 км². Заповедник расположен на юго-востоке Приморского края, на хребте «Заповедный» и его отрогах, входящих в горную систему Сихотэ-Алинь. Средняя высота гор составляет 500–700 м над ур. моря. Протяжённость границ заповедника, выходящих к Японскому морю, составляет 36 км.

Характерной особенностью растительного покрова ЛЗ является хорошо выраженная высотная поясность — от группировок взморья и дубняков через кедрово-широколиственные и кедрово-елово-широколиственные леса к пихтово-еловой тайге и зарослям подгольцовых кустарников (Васильев и др., 1985). Основной лесобразующей породой в резервате является дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb). Благодаря охране лесов от пожаров в ЛЗ идёт восстановление кедра корейского (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.).

Пятнистый олень (*Cervus nippon* Temminck, 1838) распространён в ЛЗ повсеместно и является основным объектом питания тигра здесь (Salkina, 2011). Кормовыми объектами тигра в ЛЗ являются также кабан (*Sus scrofa* L., 1758), изюбрь (*Cervus elaphus* L., 1758) и косуля (*Capreolus capreolus* L., 1758). Кабан распространён повсеместно, но большинство встреч приурочено к кедрово-широколиственному и дубовым лесам (Лаптев и др., 1995). Изюбрь прежде заселял всю территорию заповедника, но в настоящее время занятая этим видом площадь сократилась. Косуля встречается в долинных лесах и на периферийных участках заповедника.

Из других видов копытных, которыми могут питаться тигры, в ЛЗ обитают кабарга (*Moschus moschiferus* L., 1758) и амурский горал (*Nemorhaedus caudatus* Milne-

Edwards, 1867). Кабарга встречается в елово-пихтовой тайге и на скальных склонах вблизи морского побережья. Горал обитает на обращённых к морю скальных склонах, и участках скальных обнажений в континентальной части заповедника.

По материалам, полученным в период с 1981 по 2001 гг. в Лазовском муниципальном районе, где расположен ЛЗ, доля пятнистого оленя в питании тигра составляла 49,8%, изюбря — 8,8%, кабана — 4,6%, косули — 2,9%, кабарги — 0,8% соответственно (Salkina, 2011). Оставшаяся доля приходилась на домашних животных, барсука (*Meles meles* L., 1758), а также павших животных. Горалов среди жертв тигра в этот период обнаружено не было. В связи с локальным размещением кабарги и горала, их незначительной ролью в питании тигра, данные виды нами не рассматриваются.

К моменту организации ЛЗ тигры на его территории практически не жили. Вновь этот хищник стал отмечаться здесь с 1947 г. К началу 1970-х годов тигры заселили всю территорию резервата, стали отмечаться выводки (Животченко, 1977). По данным ежегодного мониторинга группировки хищников с 1997 г. по настоящее время в заповеднике обитает от 8 до 12 самостоятельных тигров (в среднем 10±1 особей), тигрят, в возрасте до одного года, от 0 до 8 (в среднем 5±1).

Учёт тигра и копытных животных в заповеднике проводился дважды в течение зимы на постоянных маршрутах (маршрутные учёты). Маршруты были заложены в местах наиболее вероятных перемещений тигров: в долинах, по дорогам и тропам (Salkina, 2011). С зимы 1997/98 гг. проходили 12 постоянных маршрутов общей протяжённостью от 113 до 126 км. Зимой 2014/15 гг., 2016/17 гг. и 2017/18 гг. маршрутные учёты проводили один раз за сезон. В последние годы количество и общая протяжённость маршрутов увеличились за счёт постоянных маршрутов ЗМУ: проходили от 15 до 23 маршрутов, общей протяжённостью 135–204 км. В то же время часть постоянных прежних «тигриных» маршрутов не обследовалась. Маршруты проходили через 3–5 и более дней после снегопада, засыпавшего все старые следы. Большинство маршрутов обследовалось в течение первых 2–3 дней. Если во время учётов выпадали осадки свыше 5 см, сроки прохождения оставшихся маршрутов переносили. В учётных работах принимали участие от 12 до 24 человек. Как правило, каждый маршрут проходили два учётника.

Плотность следов тигра определялась после подсчёта количества дорожек его следов. Этот показатель равен:

$$\Pi = \frac{K}{M \cdot D} * 100, \text{ где}$$

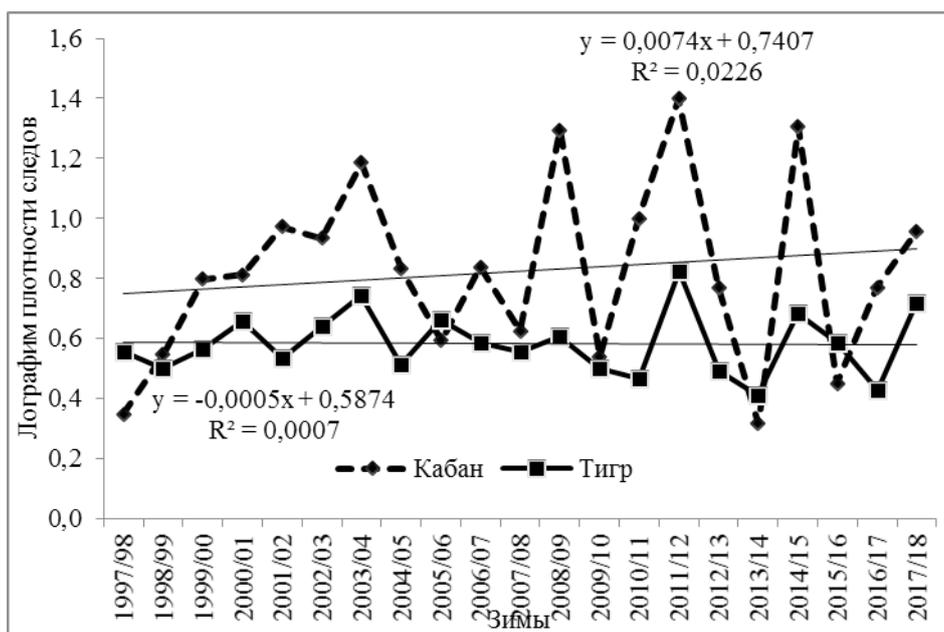


Рис. 1. Динамика относительной численности тигра и кабана и их линейный тренд в Лазовском заповеднике с 1997 по 2018 гг.

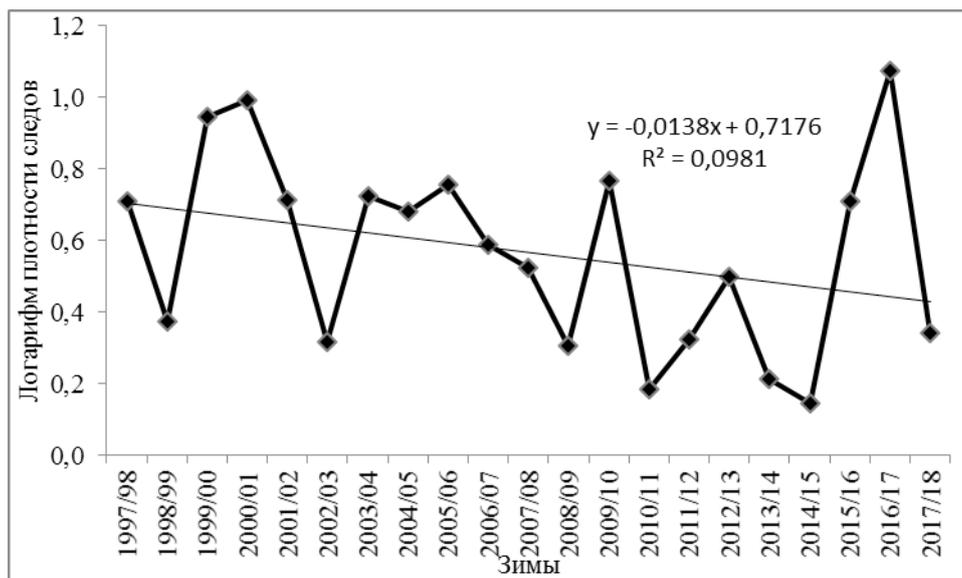


Рис. 2. Динамика относительной численности изюбря и её линейный тренд в Лазовском заповеднике с 1997 по 2018 гг.

П — плотность следов,
 К — количество следов (дорожек следов), встреченных на маршрутах,
 М — протяжённость маршрутов в км,
 Д — количество дней, прошедших после снегопада, засыпавшего все следы.

Плотность следов вычисляли для каждого маршрута, затем определяли среднее значение этого показателя для всех маршрутов за два маршрутных учёта.

Для копытных регистрировали следы, давность которых не превышал одни сутки. Показателем относительной численности этих животных являлась плотность их следов — количество пересечений на 10 км маршрутов. Если маршруты проходили дважды за зиму, то брали усреднённый показатель.

Сопряжённую динамику численности тигра и копытных изучали методами регрессионного анализа в программе Statistica 10.0. Использовался логарифм плотно-

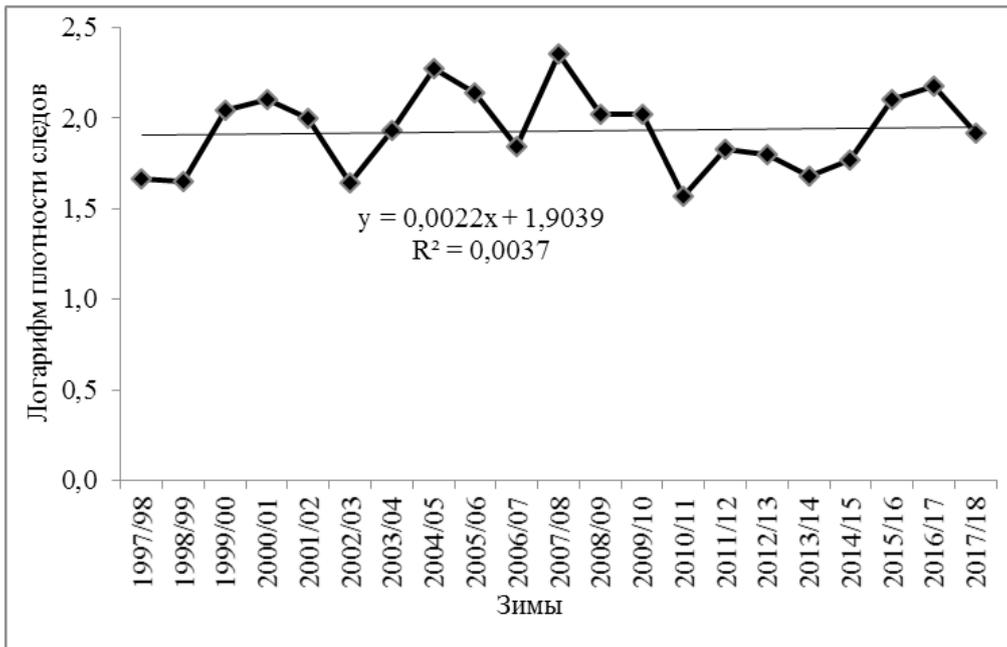


Рис. 3. Динамика относительной численности пятнистого оленя и её линейный тренд в Лазовском заповеднике с 1997 по 2018 гг.

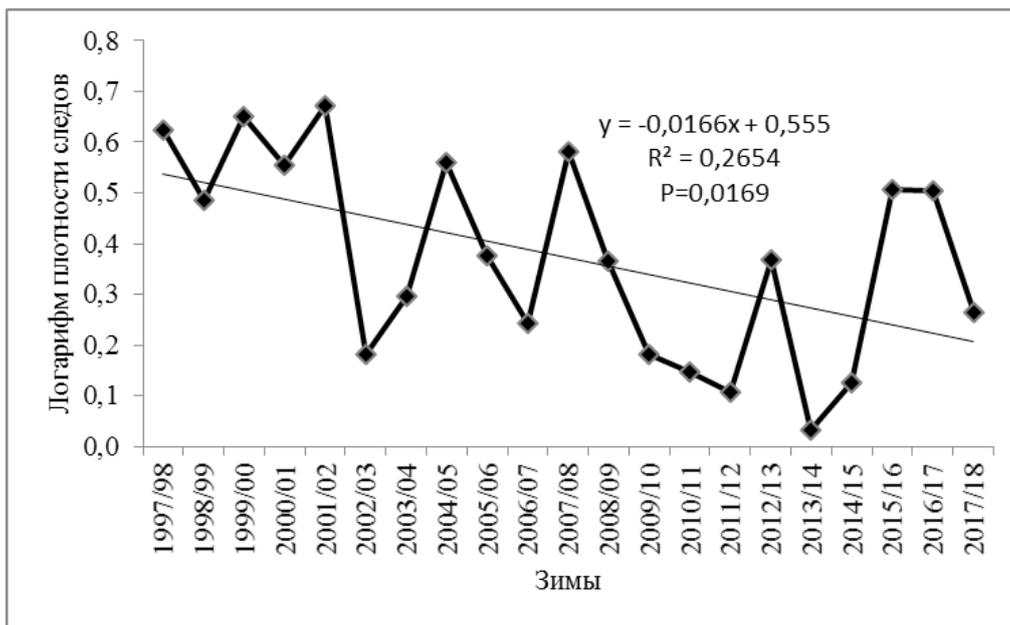


Рис. 4. Динамика относительной численности косули и её линейный тренд в Лазовском заповеднике с 1997 по 2018 гг.

сти следов, т.к. в этом случае отражаются не абсолютные, а относительные изменения в их динамике (Уильямсон, 1975). Для того, чтобы избежать отрицательных значений, при логарифмировании к показателям плотности следов прибавляли 1. Уровень статистической значимости принимали в 5%, что во многих случаях считается достаточным для биологических исследований (Зайцев, 1973).

Результаты

Учёты численности животных проводили в течение 21 года (рис. 1–4). За время наблюдений не было отмечено значимых тенденций в динамике плотности следов тигра, кабана и пятнистого оленя (рис. 1; 3). Плотность следов изюбря и косули снижалась, но значения величин достоверности аппроксимации (R^2) соответствующих ли-

Таблица: Характеристики показателей относительной численности (плотности следов) тигра и копытных в Лазовском заповеднике по данным учётов в 1997–2018 гг.

Вид	Плотность следов*		
	Среднее значение**	Лимиты (min÷ max)	Коэффициент вариации (%)
Тигр	2,9±0,4	1,58÷4,20	35
Пятнистый олень	94,7±21,2	35,90÷222,85	52
Изюбрь	3,4±1,2	0,40÷ 10,89	83
Косуля	1,6±0,5	0,08÷3,71	72
Кабан	7,5±2,7	1,07÷24,05	85

*Плотность следов тигра: количество следов / количество дней после снегопада * 100 км учётных маршрутов; плотность следов копытных: количество следов суточной и менее давности на 10 км маршрута.

**Для средних значений плотности следов указаны 95% доверительные интервалы.

нейных трендов не высоки (рис. 2; 4). Однако снижение относительной численности косули подтверждается статистически (рис. 4).

Коэффициенты вариации и лимиты показателей плотности следов у рассматриваемых видов существенны (таблица). Наибольшим колебаниям подвержены показатели учётов кабана и изюбря. Значительный падёж пятнистого

оленя вследствие резкого снижения доступности кормов, вызванной глубоким снежным покровом, наблюдали зимой 2000/01 гг. В последующие два года происходило снижение показателей численности этого вида (рис. 3), а также изюбря (рис. 2). Снижение плотности следов косули произошло только на второй год после суровой зимы 2000/01 гг. (рис. 4). У кабана в этот же период произошло замедление роста численности (рис. 1).

Зимой 2009/10 гг. также наблюдался падёж пятнистого оленя из-за многоснежья. Тогда же произошло снижение численности кабана (рис. 1), а через год у всех представителей семейства оленьих (рис. 2–4).

На графике динамики относительной численности изюбря просматривается четырёхлетняя цикличность для периодов: с начала наблюдений до зимы 2003/04

гг., и с 2010/11 гг. по настоящее время, т.е. последние 8 лет (рис. 3). Значимые тенденции в динамике численности этого вида до зимы 2006/07 гг. и позже не отмечены.

Четырёхлетняя цикличность в динамике плотности следов прослеживается также для пятнистого оленя в период с начала наблюдений до зимы 2007/08 гг. (рис. 4).

До этого времени относительная численность вида в ЛЗ слабо росла, но статистически это не подтверждается. С 2009/10 гг. наблюдалось снижение показателя численности оленя, затем его повышение, но в целом значимой тенденции не отмечается.

Нашими данными была выявлена прямая связь между плотностью следов тигра и кабана (рис. 1) на статистически высоко значимом уровне. Парный коэффициент корреляции (R) составил 0,61 (уровень статистической значимости $p=0,0032$). Частные коэффициенты корреляции между плотностью следов тигра и кабана при фиксированных показателях плотности следов оленя, изюбря и косули ненамного отличаются от соответствующего парного коэффициента.

Зависимости же между плотностью следов тигра и других изучаемых видов на данном материале статистически не подтверждаются. Выявлена прямая связь между плотностью следов пятнистого оленя и изюбря ($R=0,62$, $p=0,0027$),

пятнистого оленя и косули ($R=0,54$, $p=0,0116$), изюбря и косули ($R=0,68$, $p=0,0008$). Обнаружены слабые обратные зависимости между плотностью следов кабана и изюбря ($R= -0,32$), кабана и косули ($R= -0,30$). Но данные показатели, как и зависимость между плотностью следов кабана и пятнистого оленя, статистически не подтверждаются.

В динамике относительной численности тигра обнаружена трёхлетняя цикличность, которая с 2006/07 гг. изменила свой характер (рис. 1). Если ранее показатель плотности следов два года возрастал, а на третий снижался, то в последующем его рост происходил в течение года, после чего наблюдалось двухлетнее снижение.

Обсуждение

Варьирование показателей относительной численности у изучаемых видов в рассматриваемый период в ЛЗ существенно (таблица). Известно, что численность кабана может колебаться в значительных пределах (Бромлей, 1964; Матюшкин и др., 1981 и др.). Многолетние тенденции в динамике численности тигра, пятнистого оленя, кабана не значимы (рис. 1, 3). Наблюдается снижение относительной численности изюбря и косули (рис. 2; 4), но, вероятно, вследствие значительного варьирования и повышения показателей учёта в последние годы, этот тренд для изюбря статистически не подтвердился.

После суровых зим с большим количеством осадков последующие 1–2 года происходило снижение относительной численности тигра и оленей, за исключением косули, у которой после многоснежной зимы 2000/01 г. снижения численности не наблюдалось (рис. 1–4). У кабана снижение численности или замедление её роста происходило непосредственно в течение зим, характеризующихся экстремальными условиями (рис. 1). Наши данные о характере влияния суровых зим на динамику населения рассматриваемых видов следует считать предварительными. Вопрос этот требует более подробного исследования.

В ЛЗ выявлены прямые связи между показателями численности пятнистого оленя, изюбря и косули, которые проявляются в последние два десятилетия. На других участках совместного обитания этих видов, как и в Лазовском районе, снижение численности изюбря связывают с ростом поголовья пятнистого оленя (Чаус и др., 2004; Программа мониторинга популяции амурского тигра, 2007). В Сихотэ-Алинском заповеднике в поясе дубовых лесов в период с 1980 по 2002 гг. также была выявлена обратная связь между данными видами (Стивенс и др., 2005; 2012), а также между косулей и пятнистым оленем. Причины могут заключаться как в прямой конкуренции, так и разнонаправленном воздействии на данные виды летних температур. Численность косули в этом заповеднике положительно коррелировала с численностью изюбря в период с 1962 по 2002 гг. в поясе дубовых и елово-пихтовых лесов. Однако результаты анализа временных рядов не дали ясного представления о факторах многолетней динамики численности каждого вида (там же). Вероятно, в ЛЗ реакция рассматриваемых видов на некоторые факторы среды имеет сходный характер, что и выявила прямая связь между показателями их численности.

В 1981–2001 гг. во время зимних троплений тигров в ЛЗ по их следам было пройдено 1210 км. Попутно с этой работой на маршрутах регистрировались следы

копытных давностью не более суток. Результаты анализа показали, что численность пятнистого оленя в 1989–98 гг. была выше на тех участках, где ниже численность изюбря и косули, хотя статистически это не подтвердилось (Salkina, 2011).

По результатам троплений следов хищников в 1989–1998 гг. была обнаружена прямая связь между плотностью следов изюбря и кабана ($R=0,64$, $p=0,0175$). Причём данный показатель для изюбря оказался выше в местах перемещений тигров, чем на произвольных маршрутах (учёт без троплений). В континентальных районах заповедника такая же сопряжённость с маршрутами тигра отмечена для следов кабана. Сходным пространственным размещением изюбря и кабана и объяснялась прямая связь между показателями их численности. Подобные результаты были получены на приморских склонах Среднего Сихотэ-Алиня в Сихотэ-Алинском заповеднике (Матюшкин, 1992). Размещение тигра здесь было близко к таковому изюбря и кабана, причём более тесная пространственная и пищевая связь хищника оказалась с изюбрем.

Прямая связь между показателями численности кабана и косули наблюдалась в 1989–1998 гг. как при учётах без троплений следов тигра ($R=0,43$, $p=0,0175$), так и при суммировании данных всех учётов, включая ЗМУ ($R=0,33$, $p=0,0466$). Более высокий коэффициент корреляции в первом случае обусловлен меньшей частотой встречаемости косули во время троплений следов тигра (Salkina, 2011). Основные местообитания косули и кабана существенно разобщены, но в многоснежные зимы присутствие кабана может иметь положительный эффект для косули. При поиске корма в снегу этот олень активно использует порою кабана (Данилкин, 2014). Этим обстоятельством можно объяснить положительную зависимость между плотностью следов этих двух видов.

Таким образом, корреляции между показателями численности рассматриваемых видов копытных в ЛЗ со временем сменили знаки. Для первого периода (1989–1998 гг.) прослеживалась отрицательная зависимость между плотностью следов пятнистого оленя и других оленей, хотя статистически она не подтверждалась. Показатели же численности кабана положительно коррелировали с таковыми изюбря и косули. Для второго периода (1997–2018 гг.) ситуация в корне изменилась. Выявлены существенные прямые связи между плотностью следов для оленей и слабые обратные — для кабана и изюбря, кабана и косули.

Полученные различия можно объяснить несколькими причинами. Нельзя не учесть изменения характера проведения учётов. В первый период два исследователя регистрировали копытных во время троплений следов

тигра, другие маршруты обследовали нерегулярным образом в течение всего зимнего сезона. Во второй период учёты животных были стандартизированы: постоянные маршруты проходились разными учётчиками в ограниченные сроки. Тем не менее, расположение большинства маршрутов совпадало для обоих периодов. Кроме того, направленность происходящих в группировках копытных процессов действительно изменилась, что подтверждается существенными положительными зависимостями между видами, выявленными во второй период. Такие связи, при их наличии, несомненно, проявились бы и ранее.

Нельзя исключать и влияние ошибок при видовой идентификации учётчиками следов оленьих (Салькина, 2008). Дорожки их следов сходны, следы молодого изюбря по размерам близки к следам взрослого пятнистого оленя. Следы молодого пятнистого оленя трудно отличить от следов взрослой косули.

Средняя плотность следов пятнистого оленя значительно превышает плотности следов других видов оленей (таблица). С одной стороны, учётчики могут относить следы оленя к изюбрю и косуле, чем можно было бы объяснить положительную зависимость между показателями учёта этих видов. С другой стороны, на показатели учёта может оказывать влияние так называемый «эффект узнавания», когда из-за массового присутствия пятнистого оленя учётчики более склонны приписывать этому виду более редкие следы изюбря и косули. Но это не объясняет выявленную прямую связь между показателями учётов этих видов. На наш взгляд, численность изюбря и косули в заповеднике недооценена, что косвенно подтверждается визуальными встречами и регистрациями этих видов автоматическими камерами наблюдения за животными. Более вероятно, что на видовую идентификацию следов оказывает влияние фактор «узнавания». В этом случае выявленные прямые связи между показателями учёта изучаемых видов имеют объективный характер, не зависящий от субъективных факторов.

Ранее мы обнаружили трёхлетнюю цикличность в динамике ещё одного показателя относительной численности тигра — плотности его запаховых меток (Salkina, 2011). Мы связали это с двухлетним циклом размножения хищника (там же; Салькина, 1993; 2009). Точке минимума этих показателей соответствует период пребывания вместе с самками тигрят, возрастом до года, когда семьи малоподвижны и не оставляют много следов. На следующий год по мере освоения территории молодыми хищниками плотность оставляемых ими запаховых меток и следов значительно повышается (Salkina, 2011). До зимы 2006/07 гг. эти показатели возрастали и на третий год, в связи с тем, что молодые тигры (воз-

растом более двух лет) продолжили оставаться на участках обитания их родителей. Появление и выживаемость очередного выводка у самки, за редким исключением, вероятно, сдерживается внутривидовыми механизмами.

Зимой 2004/05 гг. началось снижение численности кабана, возраставшей предыдущие 7 лет (рис. 1). Тогда же произошли изменения в характере динамики численности изюбря (рис. 2). Зимой 2008/09 гг. произошёл сбой цикличности в динамике численности пятнистого оленя и её дальнейшее снижение (рис. 3). Снижение численности этих видов связаны, вероятнее всего, с эффектом «источник-сток». Роль стока играет сопредельная с ЛЗ территория с интенсивным освоением природных ресурсов, включая отстрелы браконьерами копытных и тигров (Салькина, Колесников, 2005). После зимы 2006/07 гг. изменился и характер цикличности динамики численности тигра.

Существенную положительную корреляцию между показателями численности тигра и кабана отражает сходный характер её цикличности: не менее четырех (возможно, пять) из семи пиков численности хищника совпадают с таковыми кабана (рис. 1). В этой связи можно предположить, что и численность кабана в некоторые периоды имеет трёхлетнюю цикличность. Тесную связь между показателями численности тигра и кабана подтверждают частные коэффициенты корреляции между ними при фиксированных индексах плотности следов оленя, изюбря и косули. Значения частных коэффициентов ненамного отличаются от такового парного. Это означает, что данные виды оленей если и ослабляют (или усиливают) связь между тигром и кабаном, то в незначительной степени.

Объяснить зависимость между тигром и кабаном можно следующим образом. Во время зимних троплений следов тигра в 1981–2001 гг. было прослежено 69 случаев охоты тигров на рассматриваемые виды копытных (Salkina, 2011). Хищники охотятся на кабана более успешно (67% удачных случаев охоты от общего количества нападений тигра на этот вид), чем на изюбря (47%), пятнистого оленя (39%) и косулю (25%). У молодых тигров (вторая зима их жизни) протяжённость следовых компонентов охоты, связанных с преследованием жертвы (длительность погони и прыжков, количество и средняя длина прыжков) оказалась выше, чем у взрослых. В силу недостаточного опыта молодые хищники для добычи жертвы затрачивают больше энергии.

Таким образом, выживаемость приступающих к самостоятельной жизни тигров будет повышаться при высокой численности кабана, добыть которого легче, чем других копытных. Этим, на наш взгляд, и объясня-

ется, прямая связь между численностью тигра и кабана. В.Г. Юдин и Е.В. Юдина (2009) также пришли к выводу, что для успешного воспроизводства в популяции тигра необходима соответствующая численность кабана, обеспечивающего доступный пищевой ресурс молодым особям.

В Сихотэ-Алинском заповеднике в 1987–2003 гг. было обнаружено негативное влияние роста численности тигра на выживаемость кабанов первого года жизни (Заумислова, 2005). Длительная депрессия численности кабана в заповеднике помимо увеличения частоты неурожая дуба и кедра объяснялась и ростом численности тигра. В ЛЗ отрицательного влияния хищничества тигра на поголовье кабана обнаружено не было: напротив, численности хищника и его потенциальной жертвы здесь связаны положительной зависимостью. Возможно, данные различия связаны с более низкой относительной численностью кабана в Сихотэ-Алинском заповеднике, где условия обитания этого вида менее благоприятны. За период с 1998 по 2011 гг. средняя плотность следов кабана оказалась там почти в 2 раза ниже, чем в ЛЗ, где этот показатель один из наиболее высоких среди 16 участков мониторинга популяции тигра (Программа мониторинга популяции амурского тигра, 2011). После 1991 г. сокращение численности кабана произошло в масштабах всего Дальневосточного региона России (Заумислова, 2005). В ЛЗ в период с 1989 по 2018 гг. депрессия численности этого вида наблюдалась в течение одного или двух лет, затем происходил её рост (рис. 1; Salkina, 2011). Таким образом, условия обитания кабана на юго-востоке Сихотэ-Алиня более благоприятны, по сравнению с северными участками этой горной гряды, что в свою очередь благоприятно сказывается на группировке тигров в ЛЗ.

Отсутствие статистически значимой связи между показателями численности представителей оленьих и тигра можно объяснить как значительным варьированием изучаемых показателей численности (таблица), так и разным характером её динамики у хищника и его потенциальных жертв. У изюбря и пятнистого оленя в динамике численности прослеживается четырёхлетняя цикличность (рис. 2; 3).

Есть и другие подтверждения прямой связи между численностью тигра и пятнистого оленя. Положительная связь между показателем численности тигра (количество запаховых меток на постоянных маршрутах в бесснежный период, подсчитанных перед зимой, во время которой проводили учёты копытных) и плотностью следов пятнистого оленя ($R=0,56$, $p=0,0111$) отмечена в период 1989–1998 гг. для континентальной части заповедника. При этом было доказано, что плотность запахо-

вых меток тигра прямо зависит от численности хищника (Salkina, 2011).

Объяснить отсутствие корреляции между численностью тигра и пятнистого оленя, согласно более поздним данным, можно следующим образом. При увеличении или снижении численности оленя в течение ряда лет соответствующим образом изменяется и численность тигра. В период же относительно стабильного состояния, связь между колебаниями показателей учёта относительно среднего значения, даже при её наличии, обнаружить трудно. В Сихотэ-Алинском заповеднике в период 1962–2002 гг. отмечалась положительная связь между численностью тигра и обитающих там копытных животных, что объяснялось ростом населения хищников (Стивенс и др., 2012).

В ЛЗ в середине 1970-х гг. доля изюбря в рационе тигра составляла 33,3% (Животченко, 1977). С ростом численности и расселением пятнистого оленя доля изюбря в рационе хищника снизилась. Возможно, что до переключения пищевого предпочтения тигра с изюбря и кабана на пятнистого оленя, существовала корреляция между численностью хищника и изюбря, что было отмечено в Сихотэ-Алинском заповеднике.

Косуля в ЛЗ не имела большого значения в питании тигра по сравнению с другими частями его ареала (Животченко, 1977; Юдин, Юдина, 2009; Salkina, 2011). Поэтому устойчивых связей между показателями численности этих видов здесь может и не быть.

Хищничество тигра не является сильным фактором, лимитирующим численность его потенциальных жертв. Это касается как рассмотренных видов копытных, так и некоторых хищных млекопитающих. В период заселения тигром его прежних местообитаний в ЛЗ, сопровождавшимся и ростом его численности, росла численность пятнистого оленя, барсука, енотовидной собаки, рыси и дальневосточного лесного кота (Салькина, Ерёмин, 2017; Salkina, 2011). В Сихотэ-Алинском заповеднике хищничество тигра не проявилось ни в одной из лучших моделей, описывающих динамику популяций копытных (Стивенс и др., 2012). В большей степени на их группировки воздействуют факторы среды, связанные с погодными условиями (там же). Влияние тигра на жертву ослабляется при её высокой плотности, что наблюдается не только на Сихотэ-Алине, но и других местах ареала вида, в частности на индийском субконтиненте (Стивенс и др., 2012; Shaller, 1967; Stoen, Wegge, 1996).

Положительные зависимости между численностью тигра и его основных объектов питания свидетельствуют о том, в природных популяциях влияние потенциальных жертв на хищника выступает более сильным фактором,

чем лимитирующая роль последнего. Отсутствие таких зависимостей при высокой и стабильной плотности жертвы подтверждает это.

Заключение

Изучение относительной численности тигра и его основных кормовых объектов в ЛЗ за последние два десятилетия не выявило существенных тенденций в динамике их населения. Обнаруженные прямые связи между показателями численности представителей оленьих, скорее всего, являются простой корреляцией из-за сходного воздействия идентичных факторов среды (вероятно, погодных явлений), определяющих однообразный характер динамики численности, включая её цикличность. Данные факторы могут нивелировать возможную конкуренцию между пятнистым оленем и другими видами копытных. Выявление таких факторов, в том числе условий снежного режима, требует дальнейших исследований.

Трёхлетняя цикличность в динамике плотности следов тигра очевидна, визуально определяется на графике. Изучение характера динамики численности других рассматриваемых видов требует применения специальных статистических методов. Временные ряды, вероятно, должны охватывать большие промежутки времени.

Популяции оленьих более стабильны по сравнению с популяциями кабана. Пятнистый олень способен достигать высокой плотности населения, что обеспечивает и высокую плотность населения тигра. Прямая связь между численностью этих видов прослеживается во время роста или снижения численности оленя. Когда же численность видов колеблется вокруг среднего значения, такой связи может и не быть.

По сравнению с добыванием кабана охота тигров, особенно молодых, на представителей оленьих менее

успешна. Высокая численность кабана благоприятно сказывается на выживаемости приступающих к самостоятельной жизни молодых тигров и в целом способствует росту численности хищника. Вероятно, в процессе длительной совместной эволюции характер воспроизводства тигра подчинился цикличности в динамике численности кабана.

Для стабильного существования и, успешного воспроизводства, популяции амурского тигра необходима достаточная плотность населения основных объектов питания. Однако даже на заповедных территориях группировки тигра и его жертв подвержены негативному антропогенному воздействию.

Динамика численности кабана тесным образом зависит от урожайности сосны корейской и дуба монгольского. В этой связи представляется спорным вывод об отсутствии тесной связи тигра с кедрово-широколиственными лесами (Miquelle et al, 1999). Только сохранение кедра и дуба позволит Российской Федерации выполнить свои обязательства по охране тигра и увеличению его численности, принятые на международном тигрином саммите в г. Санкт-Петербурге в 2010 г. (Глобальная программа восстановления тигра, 2010)

Организация и проведение Программы мониторинга популяции амурского тигра координировалось Обществом сохранения диких животных (WCS), ФГУ «Специальная инспекция «Тигр». Средства для выполнения программы были предоставлены Фондом спасения тигра, Всемирным Фондом дикой природы, Фондом спасения тигра и носорога, Службы рыбы и дичи США, Обществом сохранения диких животных, Русским географическим обществом. Авторы выражают признательность всем этим организациям, а также коллегам, принимавшим участие в учётных работах. Выражаем также благодарность С. А. Колчину за помощь в редактировании рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Амурский тигр в России. Составитель Е. Н. Матюшкин. М.: Всемирный Фонд Дикой Природы, 1998. 416 с.
2. Бромлей Г. Ф. Уссурийский кабан *Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888. М.: Изд-во «Наука», 1964. 108 с.
3. Глобальная программа восстановления тигра (2010–2022). Санкт-Петербург, 2010. 89 с.
4. Васильев Н. Г., Матюшкин Е. Н., Купцов Ю. В. Лазовский заповедник им. Л. Г. Капанова // Заповедники Дальнего Востока СССР. М.: Мысль, 1985. С. 225–249.
5. Животченко В. И. Заселение тигром (*Panthera tigris altaica*) территории Лазовского заповедника и его взаимоотношения с леопардом и волком // Зоол. журн. 1977. Т. 51. Вып. 1. С. 131–139.
6. Заумислова О. Ю. Экология кабана в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, 2005. С. 83–96.
7. Зайцев Г. Н. Методика биометрических расчётов. М.: Изд-во «Наука», 1973. 256 с.
8. Лаптев А. А., Маковкин Л. И., Медведев В. Н., Салькина Г. П., Сундуков Ю. Н. Кадастр наземных позвоночных животных Лазовского заповедника. Владивосток: Дальнаука, 1995. 52 с.
9. Маковкин Л. И. Дикая пятнистый олень Лазовского заповедника и сопредельных территорий. Владивосток: Альманах «Русский остров», 1999. 136 с.

10. Матюшкин Е. Н. Тигр и изюбрь на приморских склонах Сихотэ-Алиня // Бюлл. Моск. Об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 1. С. 3–20.
11. Матюшкин Е.Н., Астафьев А. А., Зайцев В. А., Костоглод В. Е., Палкин В. А., Смирнов Е. Н., Юдт Р. Г. История, современное состояние и перспективы охраны тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике // Хищные млекопитающие. Сборник научн. трудов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1981. С. 76–118.
12. Матюшкин Е.Н., Животченко В. И. Методика учёта тигра в заповедниках Приморья // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзн. Совещания. М.: Наука, 1979. С. 250–251.
13. Микелл Д. Дж., Керли Л.Л., Гудрич Дж.М., Шлейер Б. О., Смирнов Е. Н., Куигли Х. Г., Хорнокер М. Г., Николаев И. Г., Матюшкин Е. Н. Особенности питания 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.
14. Микелл Д. Дж., Пикунов Д. Г., Дунишенко Ю. М., Арамилев В. В., Николаев И.Г., Абрамов В. К., Смирнов Е.Н., Салькина Г. П., Мурзин А. А., Матюшкин Е. Н. Теоретические основы учета амурского тигра и его кормовых ресурсов на Дальнем Востоке России. Владивосток: Дальнаука, 2006. 183 с.
15. Программа мониторинга популяции амурского тигра: отчет за 10 год: 2006–2007 // Исп. Микуэлл Дейл, Дунишенко Ю. М., Арамилев В. В., Заумыслова О. Ю., Кожичев Р. П., Литвинов М. Н., Николаев И. Г., Пикунов Д. Г., Салькина Г. П., Середкин И. В., Фоменко П. В., Николаева Е. И. Владивосток, 2007. 69 с.
16. Салькина Г. П. Ошибки при подсчете следов копытных // Заповедное дело. 2008. Вып. 13. С. 25–33.
17. Салькина Г. П. Современное состояние популяции тигра на юге Сихотэ-Алиня // Бюлл. Моск. Об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 3. С. 45–53.
18. Салькина Г. П. Трехлетний цикл динамики численности амурского тигра *Panthera tigris altaica* Temminck, 1844. Электронный журнал «PITM». 2009. № 1. С. 22–28.
19. Салькина Г.П., Ерёмин Д. Ю. Влияние численности тигра и волка на некоторые виды хищных млекопитающих на юго-востоке Сихотэ-Алиня // Вестник Тамбовского университета. Т. 2. Вып. 5. 2017. С. 984–988.
20. Салькина Г.П., Колесников В. С. Факторы смертности пятнистого оленя в Лазовском районе Приморья // VII Дальневосточная конференция по заповедному делу (Материалы конференции, Биробиджан, 18–21 октября 2005 г.). Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2005. С. 239–241.
21. Стивенс Ф.А., Заумыслова О. Ю., Астафьев А. А., Хейвард Г. Д., Микелл Д. Дж. Анализ динамики населения копытных в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике. Владивосток: Дальнаука, 2012. 164 с.
22. Стивенс Ф.А., Заумыслова О. Ю., Мысленков А. И., Хейвард Г. Д., Микелл Д. Дж. Анализ многолетней динамики численности копытных в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, 2005. С. 113–125.
23. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Изд-во «Мир», 1975. 271 с.
24. Чаус Н. А., Игнатова Н. К., Христофорова Н. К. Состояние популяций крупных копытных животных на юго-западе Приморского края // Электронный журнал «Исследовано в России». <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2004/049/pdf>.
25. Челинцев Н. Г. Математические основы учета животных. М., 2000. 431 с.
26. Юдин В. Г., Юдина Е. В. Тигр Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2009. 485 с.
27. Miquelle D. G., Smirnov E. N., Merrill T. W., Quigley H. B., Hornocker M. G., Schleyer B. Hierarchical spatial analysis of Amur tiger relationships to habitat and prey // *Riding the Tiger*. Cambridge University Press, 1999. P. 71–99.
28. Salkina G. The Tiger and it's relations with other species in South Sikhote-Alin. Germany: Lambert Academic Publishing, 2011. P. 161 (168).
29. Schaler G. B. The deer and the tiger: a study of wild life in India. Chicago-London: University of Chicago press, 1967. 370 pp.
30. 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-Pereleshin formula. *Animal Conservation*. 2005. № 9. P. 339–348.
31. Stoen O.G., Wegge P. Prey selection and prey removal by tiger (*Panthera tigris*) during the dry season in lowland Nepal // *Mammalia*. 1996. № 60. P. 363–373.