

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОСМИЧЕСКОЙ
ИНФОРМАЦИИ О ЗЕМЛЕ

СТРУКТУРА ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ АМУРСКОГО ТИГРА
(*Panthera tigris altaica*) И ОЦЕНКА ЕГО КОРМОВОЙ БАЗЫ
НА ТЕРРИТОРИИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА ТАЙПИНГΟΥ (КИТАЙ)
ПО ДАННЫМ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ЗЕМЛИ

©2019 г. Ш. Жу¹, И. Чю¹, И. Лю¹, Д. В. Добрынин², О. В. Сухова², И. П. Котлов²,
Р. Б. Сандлерский², А. А. Ячменникова², В. В. Рожнов^{2,*}

¹ Институт природных ресурсов и экологии Хэйлуцзянской академии наук, Харбин, Китай

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

*E-mail: rozhnov.v@gmail.com

Поступила в редакцию 14.06.2019 г.

В настоящее время популяция амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) на Дальнем Востоке России восстанавливается, молодые особи расселяются в пределах исторического ареала, в том числе на территорию Китая. Проведена оценка пригодности существующих территорий Северо-Восточного Китая для обитания амурского тигра с точки зрения состояния местообитаний его кормовой базы (три вида копытных — кабан, изюбрь и косуля). В качестве модельной выбрана особо охраняемая территория — Национальный парк Тайпингоу, расположенный на границе КНР и России. Моделирование пригодности местообитаний для копытных проводили на основе данных дистанционного зондирования Земли, используя два различных подхода — экспертная геоинформационная оценка территории и моделирование с применением дискриминантного анализа. Результат моделирования пригодности местообитаний копытных без учета вариабельности растительных сообществ на базе дискриминантного анализа показал малое различие между моделями для кабана и косули. Тем не менее, для кабана в большей степени важна связь с морфометрическими характеристиками рельефа, чем для косули, а для косули отмечена большая приуроченность следов к различным типам растительного покрова. Результаты моделирования с учетом типа биотопов показали, что кабан предпочитает центральную и северную части Национального парка Тайпингоу, тогда как косуля — западную часть территории парка; изюбрь чаще встречается в южной части парка.

Ключевые слова: амурский тигр, *Panthera tigris altaica*, данные дистанционного зондирования Земли, моделирование местообитаний, восстановление популяции, особо охраняемая природная территория, Тайпингоу, провинция Хэйлуцзян, Китай, Российский Дальний Восток

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0205-96142019460-86>

ВВЕДЕНИЕ

Амурский тигр (*Panthera tigris altaica*) на северо-западе ареала, который включает Амурскую и Еврейскую автономную области на территории России и часть провинции Хэйлуцзян на территории КНР, перестал регистрироваться в 1970 годы (Гептнер и др., 1972; Полковникова, 2015; Полковникова, Калинин, 2016). При этом как на российском, так и на китайском участке ареала тигра численность диких копытных — его кормовой базы — на протяжении последних пятидесяти лет XX в. неуклонно снижалась (Institute of Zoology, 1958; Ma, Zhang, 2009; Bragina et al., 2015; Wan et al., 2018), а интенсивность использования территорий человеком возрастала.

В пределах исторического ареала амурского тигра в этих областях на территории России

в 1963–1967 гг. были созданы первые особо охраняемые природные территории (ООПТ), а в 1970–1990 гг. — ООПТ федерального значения, такие как заповедники Бастак и Хинганский. Всего в период с 1963 по 2013 гг. на территории Амурской и Еврейской обл. было основано 47 ООПТ, из них восемь — федерального значения (Корякин и др., 2006). На территории КНР: округа городов Ичунь, Хэган, Тиэли, Суйхуа, Хихэ, — в период с 1958 по 2017 гг. (в основном с 1990 по 2010 гг.) было создано 17 ООПТ. Основная цель создания этих ООПТ состояла в сохранении уникальных экологических комплексов — лесных и водно-болотных угодий (<http://www.hljdep.gov.cn/hjgl/zrbh/zrbhq/2018/01/17943.html>). К ним относится и заповедник Тайпингоу, примыкающий к российской границе, который был создан в 2009 г. для сохранения лесных комплексов в долине

Приамурья, а позже, в 2014 г. — как опорная территория на границе с Россией для сохранения тигра (http://www.gov.cn/zhengce/content/2014-12/23/content_9330.htm).

В настоящее время во многих странах мира ведутся активные работы по восстановлению популяций редких видов на тех участках ареала, где они исчезли, а также связанные с этим работы по сохранению и восстановлению их местообитаний. Так, в результате реализации программы по восстановлению тигра на северо-западе его ареала (Рожнов и др., 2018а) в 2013–2014 гг. здесь были выпущены первые тигры, некоторые из них при освоении пространства заходили и на территорию Китая. Эта группировка тигров успешно восстанавливается: в настоящий момент ее численность составляет не менее 15 особей, которые расселяются по региону (Рожнов и др., 2018а), поэтому все актуальнее для восстановления вида становятся работы по оценке местообитаний в пределах всего исторического ареала амурского тигра. Наиболее благоприятными опорными территориями при расселении особей являются ООПТ по обеим сторонам российско-китайской границы и именно они являются модельными для экологических исследований, формируя основу для экстраполяции результатов изучения местообитаний тигра и его кормовой базы на прилегающие территории.

Программа по восстановлению амурского тигра на северо-западе ареала реализуется в России с 2013 г. (Рожнов и др., 2018), однако возможность оценки территории, пригодной для тигра в пределах его исторического ареала, появилась только сейчас, во многом благодаря развитию российско-китайского сотрудничества. Такая работа позволяет прогнозировать и дальнейшее расселение особей этого вида.

Ограничивать распространение тигров могут как биотические (природные комплексы — Добрынин, 2011; Добрынин и др., 2017; наличие кормовой базы — Микелл и др., 2015 и животных-конкурентов — Кастрикин и др., 2015), так и абиотические (рельеф, экспозиция склона, состояние снежного покрова — Сухова и др., 2015) факторы. Во многом систему использования и освоения животными пространства определяет и интенсивность антропогенного воздействия (Чистополова и др., 2015; UNEP/CMS2017).

Анализ взаимосвязи распределения особей вида со средой обитания является одним из центральных в экологии (Формозов, 1976; Матюшкин, 2005). С развитием статистических методов анализа пространственной информации и инструментов ГИС разработка прогностической среды обитания и модели распределения животных

стали очень востребованы (Guisan, Zimmermann, 2000). Такие модели носят статистический и вероятностный характер, поскольку отражают статистическую связь географического распределения видов с их средой. Существует ряд моделей, адаптированных для различных аспектов экологии видов. Разнообразие используемых статистических методов высоко: линейные модели в целом и множественная регрессия в частности (Guisan, Zimmermann, 2000); другие методы включают нейронные сети (Benedictsson, 1990; Civco, 1993; Lek et al., 1995; Manel et al., 1999; Добрынин и др., 2017), методы ординации и классификации, байесовские модели, концепции локального взвешивания, локально взвешенные регрессии, локально-аппроксимационные модели, например, GAM (Wood, 2008; Karagicheva et al., 2011), так называемые «экологические конверты» или комбинации этих моделей. Выбор метода во многом зависит от характера исходных данных. Некоторые модели лучше подходят для отражения теоретических представлений о характере распространения вида, другие — для анализа и экстраполяции натуральных данных, полученных в результате полевой работы. Концептуальным является баланс между оптимизацией точности и пределами экстраполяции.

Выбор методики оценки и моделирования определяется целями исследования. Зачастую ошибки в присвоении разных весов-уровней значимости приводят к различным типам ошибок в прогнозировании, поэтому необходимым условием является верификация и тестирование прогноза или модели, в том числе подтверждение с помощью полевых исследований (проводятся уточнения в пространстве и времени). Все перечисленное позволяет уточнить диапазон условий среды, для которого подходит предсказание модели. Для задач оценки распределения видов наземных млекопитающих и растительных сообществ, соответствующих их местообитаниям — биомам, широко используются модели логистической регрессии (Mladenoff et al., 1995; Mladenoff et al., 1999; Corsi et al., 1999; Barbosa et al., 2003, 2009; Sanderson et al., 2002; Monserud, 1992; Neilson, 1995; Austin, 2002; Bartlett et al., 2012).

В Китае в настоящее время ведутся работы по восстановлению амурского тигра в провинции Хэйлуцзян, где существует специальная программа восстановления лесов в горном массиве Малого Хингана. В 2014 г. для восстановления амурского тигра в качестве опорной территории утвержден Национальный парк Тайпингоу. Цель настоящей работы состояла в оценке степени пригодности для амурского тигра актуальных местообитаний на территории Национального парка

Тайпингоу и прилежащих территорий. Основой оценки стал комплексный анализ данных дистанционного зондирования Земли (ДДЗЗ), полевых исследований и последующего моделирования местообитаний двумя способами, с учетом следующих переменных: цифровая модель рельефа, спектральные яркости ДДЗЗ, природные комплексы (типы леса), данные по распределению копытных (кормовой базы тигра).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В данной работе последовательно решали несколько задач. В первую очередь была разработана типология и карта местообитаний Национального парка Тайпингоу. На следующем этапе проведена оценка пригодности местообитаний для копытных, которые являются потенциальной кормовой базой тигра. Такая оценка проведена двумя группами методов — (1) моделированием пригодности местообитаний для копытных *без учета растительных сообществ* (на основе дискриминантного анализа по ДДЗЗ) и (2) *с учетом карты растительных сообществ*, а также *распределения и динамики снежного покрова*. На заключительном этапе проводили интегральную оценку пригодности местообитаний для всех видов копытных, сравнивая результаты, полученные двумя методами. Кроме того, оценили степень фрагментированности местообитаний.

Территория исследования. Национальный парк Тайпингоу, созданный в 2009 г., а в 2014 г. ставший опорной территорией для восстановления амурского тигра в Малом Хингане (провинция Хэйлунцзян, КНР), имеет площадь 221.99 км² (22 199 га). Здесь представлены 768 видов высших растений включая шесть национальных ключевых видов, находящихся в статусе приоритетной охраны (КНР), такие как кедр (сосна корейская кедровая — *Pinus koraensis*) и ясень манчжурский (*Fraxinus mandshurica*), 329 видов позвоночных, из них семь видов первого национального уровня охраны (КНР), такие как соболь (*Martes zibellina*) и кабарга (*Moschus moschiferus*), а также 42 вида второго национального уровня охраны, такие как гималайский (*Ursus tibethanus*) и бурый (*Ursus arctos*) медведи. Из возможных кормовых объектов амурского тигра на территории Национального парка Тайпингоу встречаются кабан (*Sus scrofa*), изюбрь (*Cervus elaphus*) и косуля (*Capreolus pygargus*), фактические данные о численности которых на его территории и прилегающих районах отсутствуют. Парк расположен в низкогорной местности на северном макросклоне горной системы Малого Хингана. Наибольшие высоты отмечены на

западе Национального парка Тайпингоу, а низкие — на востоке. Южная горная часть парка характеризуется большими значениями крутизны склонов (уклон около 20°), уклон северной части парка — более пологий (менее 15°), диапазон высот 72.6–556.7 м. Территория парка находится в зоне северного умеренно-континентального муссонного климата. Среднегодовая температура составляет +1 °С, среднегодовое количество осадков 596 мм. Большая часть лесов Тайпингоу представлена вторичными широколиственными и смешанными мелколиственно-лиственными лесами среднего возраста. В южной части парка регистрируются смешанные хвойные и лиственные леса с елью (*Picea asperata*), пихтой (*Abies fabri*) и корейским кедром. Значительная часть лесов речных долин в нижнем течении нарушена различными проявлениями антропогенного воздействия. Здесь растительность представлена молодыми мелколиственными насаждениями, участки травянистой растительности соответствуют зарастающим недавним сельскохозяйственным угодьям; также там отмечены заросли кустарников, обрамляющие переувлажненные пойменные территории. Межгорные долины в среднем и верхнем течении их водотоков, как правило, заняты молодыми, средневозрастными, влажными, мелколиственными лесами.

Данные дистанционного зондирования Земли. Для решения задач по классификации и картированию типов местообитаний и оценке качества местообитаний трех видов копытных на основе дискриминантного анализа использовали мультиспектральные снимки, цифровую модель рельефа (ЦМР), спектральные индексы и морфометрические параметры, рассчитанные на их основе. Использовали снимки Landsat-8: 09.05.2018 г., 06.07.2016 г. и 23.08.2018 г. (для дискриминантного анализа) и 03.03.2010 г., 18.05.2017 г., 30.09.2018 г. и 01.11.2018 г. (для визуального тематического дешифрирования) с пространственным разрешением 30 × 30 м в пикселе. Цифровая модель рельефа Aster приведена к 30 м разрешению.

Полевые данные. Полевые данные по верификации биотопов и встречам следов копытных (кабан, изюбрь, косуля) собраны в периоды 23.02–08.03.2017 г., 13–30.01.2018 г. и 08–15.03.2018 г. Объем данных — 367 точек описаний на территории Национального парка Тайпингоу и материалы описаний на 68 точках в ближайших его окрестностях и аналогичных ландшафтах в более удаленных частях Малого Хингана. При описании биотопа определяли формулу всех ярусов древостоя, его возраст, признаки современного и исторического антропогенного воздействия.

Информацию об обилии копытных собирали на основе встреч следов по методике замкнутых контуров (Кузякин, 2017). При встрече следа копытного фиксировали его географические координаты, вид животного и направление его движения. Для ряда точек были описаны признаки следов поведенческой активности животного на поверхности снежного покрова (перемещение, лежки, порои/покопки и пр.). Данные маршрутных учетов, использованные в обработке, собраны в период 08–15.03.2018 г. В общей сложности пройдено 46.6 км маршрутов по 13 учетным площадкам. Учено 93 следа кабана, 15 следов изюбря и 156 следов косули.

Моделирование пригодности местообитаний для копытных без учета растительных сообществ. Оценка качества местообитания трех видов копытных проведена с использованием подхода, описанного Ю.Г. Пузаченко (Желтухин и др., 2009; Пузаченко и др., 2010). На исследуемую территорию подобрали мозаику разносезонных мультиспектральных космических изображений, а также цифровую модель рельефа (ЦМР). Блок мультиспектральной информации дополнили комплексом спектральных индексов и термодинамических параметров (Сандлерский, Пузаченко, 2009). Блок цифровой модели рельефа дополнили расчетными морфометрическими индексами (Котлов, 2006). Данные маршрутных учетов вносили в ГИС в виде GPS-треков маршрутов и точек встреч следов животных трех видов — кабана, изюбря и косули. Данные ДЗЗ, ЦМР, их производные сохраняли в единой картографической

проекции, с единым разрешением обеспечивая совпадение ячеек сетки (пикселей). Данные треков и точек интегрировали в базу данных в растровом формате, конвертировав их в пиксели. Спектральные индексы являются производными параметрами от значений яркостей каналов снимка и отражают различные аспекты состояния растительного покрова (Jordan, 1969). Во многих работах показана достоверная слабо-нелинейная связь вегетационных индексов с чистой первичной продукцией (NPP) (Cramer et al., 1999; Пузаченко, Санковский, 2005). Другие соотношения яркостей каналов подчеркивают разницу между влажными и сухими местообитаниями, антропогенными и природными объектами, соотношение глинистых и песчаных фракций в почвах (Козлов и др., 2008). Базируясь на современных представлениях о термодинамике экосистем (Jorgensen, Svirezhev, 2004) определили соотношения входящей и отраженной солнечной энергии в различных спектральных каналах, которые показывают пространственную дифференциацию экосистем на основе преобразования ими поглощенной солнечной энергии. Морфометрические параметры рельефа определяют направления и скорости потока вещества, геохимической обстановки (автономные, транзитные или аккумулятивные элементы), являясь, таким образом, инвариантным субстратом для структуры местообитаний. Термодинамические параметры, спектральные индексы и морфометрические параметры, использованные для моделирования пригодности местообитаний для копытных, приведены в табл. 1.

Таблица 1. Термодинамические параметры, спектральные индексы и морфометрические параметры, использованные для моделирования пригодности местообитаний

Группа	Индексы и параметры, входящие в состав
Термодинамические параметры	Поглощенная энергия (Вт/м ²), энтропия потока отраженной энергии (nit), энтропия Кульбака (nit), эксергия солнечной энергии (Вт/м ²) — затраты поглощенной энергии на эвапотранспирацию, температура (К, С), связанная энергия, отражающая переход поступающей энергии в тепловой поток и энтропию, внутренняя энергия (приращение) (Вт/м ²).
Спектральные индексы	<i>Вегетационные индексы (ВИ):</i> нормализованный разностный ВИ, относительный ВИ, разностный ВИ, трансформированный почвенный ВИ, трансформированный ВИ, ВИ зелени, активность хлорофилла, интенсивность фотосинтеза. <i>Индексы влажности:</i> индекс влажности, нормализованный разностный водный индекс, индекс влажности поверхности. <i>Спектральные соотношения:</i> Red/Green (типы растительности, водные объекты, заболоченные земли), Green/Blue (почвы и горные породы с содержанием железа), SWIR1/Green (типы растительности, водные объекты, заболоченные земли), SWIR2/Red (дороги, селитебные земли, поля и другие антропогенные объекты), альbedo. <i>Индексы состава почв и горных пород:</i> SWIR2/NIR (оксид железа (II)), Red/Blue (оксид железа(III), SWIR2/SWIR1 (глинистые почвы), SWIR2/SWIR3 (глинистые минералы)).
ЦМР	Абсолютная высота (м), крутизна (град), освещенность с востока, освещенность с юга, профильная кривизна, плановая кривизна, стандартная кривизна.

Собранная таким образом база данных спектральных яркостей, индексов и термодинамических характеристик состоит из более чем 40 параметров для каждого отдельного снимка. Большинство термодинамических параметров и спектральных индексов в высокой степени взаимно скоррелированы, поэтому к этим группам применили *метод главных компонент* и затем определили физические смыслы компонент (Козлов и др., 2008).

Полученную базу данных проанализировали с помощью *дискриминантного анализа*. Главные компоненты спектральных и термодинамических переменных и морфометрические параметры рельефа использовали как независимые переменные. Данные маршрутов и точек встреч следов использовали как группирующую переменную (обучающая выборка). Для каждого вида животного точка встречи соответствовала 1, маршрут — 0. Дискриминирующие функции строятся так, чтобы наилучшим образом разделить между собой пиксели этих двух групп по значениям внешних переменных и интерполируются на остальные пиксели изображения.

Геоинформационный анализ результатов экспертного дешифрирования космических снимков и данных зимних учетов следов копытных. В основе оценки лежит классификация типов местообитаний и картографирование природных комплексов, а также оценка состояния снежного покрова.

Для *классификации типов местообитаний* использовали подход визуального тематического дешифрирования снимков с последующим уточнением содержания контуров на основе данных полевой верификации (Книжников и др., 2004). При дешифрировании учитывали ландшафтно-геоморфологическую приуроченность классифицируемых участков космических изображений. Для построения *картографической модели природных комплексов* Национального парка Тайпингоу использовали мультиспектральные снимки Landsat-8 с пространственным разрешением 30 м следующих сроков: 03.03.2017 г., 18.05.2017 г., 30.09.2018 г. и 01.11.2018 г. При дешифрировании использовали следующие сочетания каналов: 4+3+2 (видимые цвета: красный+зеленый+синий) и 5+7+2 (ближний ИК+коротковолновый ИК+синий). Подобный разносезонный набор спутниковых мультиспектральных снимков позволяет с высокой точностью дешифрировать типы и состояния различных наземных экосистем. Были сформированы рабочие фрагменты космофотопланов, приведенные в проекцию 52 зоны UTM на эллипсоиде WGS-84. Пространственное разрешение снимков было приведено к 15 м/пикс

на основе панхроматического канала с помощью стандартной операции “*pansharpen*”. Полевые данные о растительном покрове сопоставляли с характером спектральных яркостей каждого снимка (табл. 2), а также мультисезонных комбинаций. Так, например, еловые и пихтовые насаждения хорошо отделяются от кедровых путем сопоставления инфракрасного, зеленого и синего каналов в осеннем и зимнем изображениях. В отличие от лиственных пород темнохвойные насаждения имеют меньшие значения спектральной яркости в этих каналах. Ряд характерных спектральных особенностей, использованных при дешифрировании, и количественные спектральные характеристики типов местообитаний приведены в табл. 2.

Чтобы провести моделирование пригодности местообитаний для копытных на всей территории национального парка в данной группе методов использовали два подхода. Первый («*дискретный*») основан на предположении об однородности природных комплексов внутри границ карты растительности, второй («*континуальный*») — учитывает неоднородность структуры растительного покрова при анализе любого таксономически континуального участка.

При «*дискретном*» подходе осуществляли качественную экспертную оценку пригодности местообитаний, основанную на подсчете числа точек встреч следов копытных в контурах каждого типа растительности.

По спектральным признакам дешифрирования (табл. 2) в пределах буферов охарактеризовали типы растительности. Результаты заносили в базу данных буферных контуров и выводили на фон основной карты. Контур типов растительных сообществ, в которых отмечено максимальное число точек встреч, относили к местообитаниям потенциально высокой пригодности. В качестве дополнительной оценки точкам, где были встречены следы порою и лежек, присвоили веса, усиливающие их значимость; точки с продолжительным присутствием животных в соответствующих местообитаниях получали весовой коэффициент «*k10*». Контур выбирали на основе пороговой оценки показателей плотности встреченных следов в сегменте 100-метровой полосы вдоль линии GPS-трека учетчика (рис. 1, табл. 3). Если число встреченных следов, с учетом повышающего коэффициента для встреч лежек и порою, было >30 на 1 км² буферной полосы замкнутого полигона, контур относили к *пригодным биотопам* (местообитания с высокой вероятностью встречи копытных), если от 7 до 30 — к *потенциально пригодным биотопам* (местообитания со

Таблица 2. Некоторые характерные спектральные особенности различных типов лесов, использованные для дешифрирования

Категория	Индексы и параметры — основа дешифрирования	Типы сообществ
Широколиственные леса с преобладанием липы в первом ярусе и кленов — во втором, с развитым кустарниковым ярусом из элеутерококка, чубушника, бересклетов	<ul style="list-style-type: none"> Высокая отражательная способность лесного полога в инфракрасной зоне спектра отчетливо проявляется на снимках осеннего сезона образованиями розовых оттенков (в комбинации NIR-Red-Green). Условия увлажнения в таких сообществах не предполагают застоя воды в почвенной толще и развития густой сети малых водотоков (на снимках проявляется в высокой яркости коротковолнового инфракрасного (SWIR) канала). 	4
Мелколиственно-широколиственные леса с участием кленов, берез, ясеня с прерывистым (разреженным) кустарниковым ярусом и влажно-травяным напочвенным покровом (крайний вариант — горные приречьевые леса из ясеня и маньчжурского ореха с примесью берез и осин)	<ul style="list-style-type: none"> Низкая отражательная способность лесного полога в ближнем инфракрасном диапазоне. Почвы и микрорельеф данных растительных сообществ несут на себе отпечаток периодического сезонного переувлажнения (проявляется в снижении отражательной способности SWIR на сентябрьском снимке). 	13, 5
Дубовые леса	<ul style="list-style-type: none"> Распространены на наиболее дренированных позициях склонов, преимущественно южной и юго-восточной экспозиций. Наиболее светлые оттенки лесного покрова, связанные с высокой отражательной способностью листвы в видимых и инфракрасных диапазонах спектра. 	1, 10, 11, 12
Смешанные дубово-липово-кленовые ассоциации	<ul style="list-style-type: none"> Распространены преимущественно на склонах западной экспозиции. Характерны светлые тона (в комбинации NIR-Red-Green). 	10
Смешанные леса с примесью осины, кленов и дуба	<ul style="list-style-type: none"> Преобладает на склонах северной экспозиции. Имеет более темные оттенки тона (в комбинации NIR-Red-Green) в отличие от дубовых и смешанных дубово-лиственных лесов. 	11
Еловые и пихтовые леса	<ul style="list-style-type: none"> Хвойные леса имеют два кластера: (1) в северной части Тайпингоу — на пологих склонах северо-западной экспозиции долины ручья, впадающего в Амур в 5 км ниже устья реки Джялинь вблизи северной границы парка, (2) в южной части Тайпингоу — склоны северной, северо-западной и юго-западной экспозиций в отрогах горного хребта, расположенного к западу от населенного пункта Тайпингоу. Хвойные леса существенно отличаются от лиственных по спектральным яркостям, что позволяет хорошо их отделять: в летний период они имеют наиболее низкие значения видимой и инфракрасной зоны спектра. 	2, 7, 8
Кедровые леса	<ul style="list-style-type: none"> Кедровые леса в зимний и позднесенний период имеют большие значения спектральной яркости, что позволяет отделять их от темнохвойных лесов. Благодаря сочетанию инфракрасных каналов изображений осеннего и зимнего сезонов, дополненных спектральными характеристиками синего или зеленого диапазона, хвойные леса принимают оттенки красноватых и коричневатых тонов. 	6, 14

Искусственно восстановленные хвойные леса (сосняки и кедровники)	<ul style="list-style-type: none"> • Распространены преимущественно в пределах долин рек и ручьев. • Имеют характеристики, аналогичные светлохвойным насаждениям (см. выше); при этом на изображении имеют характерную полосчатую структуру, связанную с особенностями посадки. • Оттенки от красноватых до ярко-красных. Определяли с помощью комбинации инфракрасных каналов на изображениях осеннего и зимнего сезонов, дополненных спектральными характеристиками из синего или зеленого диапазона. 	15
Смешанные леса: сочетание хвойных и широколиственных лесов с доминированием липы в 1-м ярусе.	<ul style="list-style-type: none"> • Наиболее характерны для пологих склонов юго-западной и северо-восточной экспозиций. • Мозаичное сочетание участков низкой и высокой отражательной способности в инфракрасных диапазонах. 	9, 16

Примечание: номера типов сообществ соответствуют легенде к рис. 7.

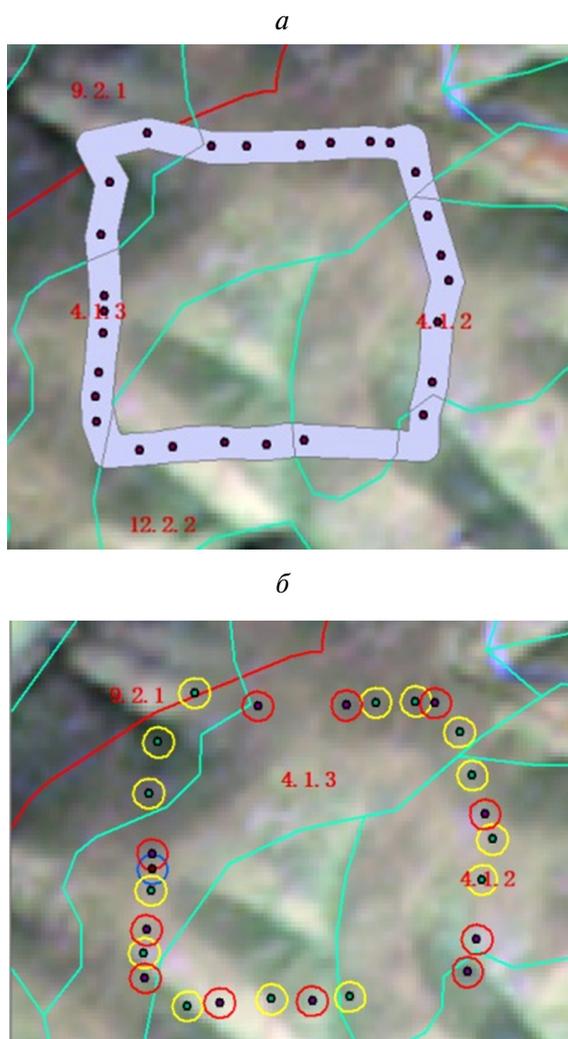


Рис. 1. Схема выбора пороговой оценки показателей плотности встреченных следов копытных в сегменте 100-метровой полосы вдоль GPS-трека учетчика: *a* — буфер вокруг трека учетчика (обозначен голубой полосой) и места встреч следов копытных (обозначены точками); *б* — буферы вокруг следов копытных (обозначены окружностями: красная — след кабана, желтая — след косули, синяя — след изюбря). Центр координат рисунка 48°10'36" с. ш., 130°38'10" в. д.; М 1:5000.

средней вероятностью встречи копытных). Последующее объединение в ГИС контуров всех типов, лидирующих по пересечению с точками встреч следов животных, дало картографическую характеристику наиболее пригодных территорий (см. рис. 8а). Кроме того, в качестве контуров, необходимых для пространственной характеристики потенциальных биотопов, играющих важную роль в жизненном цикле копытных, были выделены участки широколиственных лесов на террасах, в долинах рек и крупных ручьев. Это связано с тем, что, во-первых, большинство растительных сообществ долин рек и основания склонов представляют собой «коридоры миграции», комфортные как для хищников, так и для копытных (Galle et al., 1995); во-вторых, именно эти биотопы характеризуются разнообразием кормов, доступных для копытных в различные сезоны. Кроме того, участки лесной растительности долин рек и подножий склонов испытывают наивысший антропогенный пресс. Леса речных долин Национального парка Тайпингоу имеют существенные особенности: мозаичные поля спиреи, включение ивняков и ольховников в структуру древостоя и т.п. Также, вследствие истории антропогенного освоения, пойменные леса претерпели самое сильное изменение и зачастую их невозможно определить по спектральным и текстурным признакам

Таблица 3. Таблица с различными значениями буферного расстояния для данных GPS-треков

Тип данных GPS	Характеристика	Буферное расстояние, м
Трек	Трек учетчика	100
Точка	Встреча следа копытного (перемещение)	30
Точка	Встреча следов покопок/лежек (кормление/рекреация)	50

дешифрирования. В то же время, поскольку они заполняют комплексными биотопами важный с точки зрения удобства рельефа для миграции животных участок, а также характеризуются значимыми сезонными и кормовыми биотопами, они были выделены в самостоятельную категорию.

Вследствие незначительного числа точек дискретный подход использовался для всего массива данных о встречах всех копытных и дал интегрированную оценку квантованием на три класса: оптимальный, приемлемый, непопулярный.

«Континуальный» подход к экстраполяции встреч следов копытных базируется на предположении о комплексности любого картографического обособленного участка территории и, в связи с этим, требует введения дополнительных оценок.

Результаты анализа с использованием дискретного подхода к экстраполяции показали, что в большинстве случаев растительные сообщества в пределах буфера 30–50 м от точки встречи следа не соответствуют вмещающему контуру. Для учета вклада комплексности было проведено повторное углубленное экспертное дешифрирование в границах буферов каждой точки встреч следов копытных и им были присвоены характеристики растительности (см. рис. 7). В итоге, база данных объекта (буфера вокруг точки встреч следов) содержала как характеристику контура растительности, в который попадала эта точка, так и характеристику растительности в локальной окрестности вокруг точки. Если эти типы растительности совпадали, делали вывод о высокой репрезентативности такой точки в информационной характеристике всего контура и присваивали ей повышающий индекс, если нет — индекс повышения значимости оставался равным единице.

Примеры введенных буферных зон и результаты их типизации приведены на рис. 1 и 2. Выбор

именно такого параметра (30 м) определялся оценками пространственной вариабельности показателей растительных сообществ, проведенных в полевые сезоны 2017–2018 гг. в окрестностях Тайпингоу. Окружность с радиусом 30 м сужает поле классов растительности, где регистрировались животные, до одного пикселя, минимизируя неопределенность. Соотнося информацию о выборе животными локальных растительных сообществ с пространственной структурой контуров растительности карты Тайпингоу, была получена картографическая оценка наиболее предпочтительных для животных биотопов в позднелетний-ранневесенний период.

Одним из ключевых факторов, определяющих использование территории амурским тигром и его кормовыми объектами — копытными, является *состояние снежного покрова* (Гептнер, Слудский, 1972; Насимович, 1980; Бромлей, Кучеренко, 1983; Юдаков, Николаев, 1987; Юдин, Юдина, 2009). Его оценку проводили маршрутными снегомерными съемками и экспедиционными наблюдениями в биогеоценотических сообществах (Рожнов и др., 2018б). Полученные данные использовали для моделирования. Снегомерная съемка проведена для 68 точек.

Процессы снегонакопления и снеготаяния зависят от комплекса факторов, которые включают в себя видовой состав и ярусную структуру растительности, особенности травяно-кустарничкового яруса и почвенного покрова, геоморфологическую структуру территории, в том числе экспозиционную и гипсометрическую ее компоненты. При моделировании распределения снежного покрова в данном исследовании мы использовали экспозиционные и гипсометрические особенности рельефа, а также видовой состав доминантов растительных сообществ. Для верификации полученных закономерностей проводили

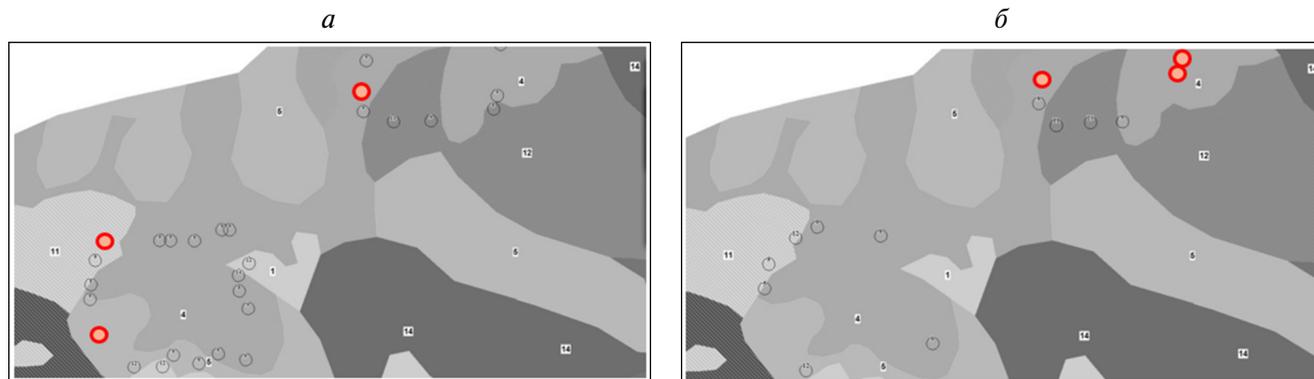


Рис. 2. Оценка степени несоответствия типов растительного покрова на карте и фактических типов растительности в пределах буфера вокруг точек регистрации следов кабана (а) и косули (б). Красным выделены точки, где биотопы совпадали. Центр координат рисунка 48°9'44" с. ш., 130°37'31" в. д.; М 1:8000.

спутниковый мониторинг процессов снеготаяния с целью выявления зон наиболее длительно-го воздействия снега. Для сбора первичных данных проводили замеры глубины снега в различных биотопах. По результатам анализа полевых данных биотопы были сгруппированы в пять типов по характеру накопления снежного покрова (табл. 4).

Оценка мозаичности местообитаний. Для анализа мозаичности местообитаний использованы ландшафтно-экологические показатели фрагментации лесных выделов (McGarigal, 2012), которые рассчитаны для каждого выдела и для 18 типов наземного покрова в среднем. Для анализа выбраны наиболее простые и информативные показатели — площадь типа леса, число выделов в каждом типе, площадь наибольшего выдела, средняя площадь выдела, периметр выдела, индекс формы, изоляция.

Средняя площадь выдела является базовым показателем фрагментированности для любых пространственных единиц (Jaeger, 2000).

В ряде работ показано, что показатели формы являются индикаторами многих экологических процессов, в частности, влияют на миграцию и пищевые стратегии животного населения лесов (Buechner, 1989; Forman, 1986). Главная особенность показателей формы — индикация количества экотонов, опушек и граничных местообитаний. Индекс разнообразия формы (*SI*) является самым простым и понятным индикатором сложности контуров (Фридланд, 1972; Patton, 1975).

$$SI = \frac{0.25p_{ij}}{\sqrt{a_{ij}}},$$

где p_{ij} — периметр выдела (м); a_{ij} — площадь выдела (м²). Показатель варьирует от 1 (для фигуры квадрат) до бесконечности. В отличие от простого соотношения периметра и площади, показатель разнообразия формы нечувствителен к размерам выделов.

Показатели изоляции выделов показывают степень дробности и взаимного перемешивания различных классов растительного покрова между собой — в данном случае формаций. В частности, изолированность выделов — простейший показатель, связанный с теорией островной биогеографии (McArthur, 1967) и теорией метапопуляций (Levins, 1970). Показано, что изолированность локальных субпопуляций влияет на состояние метапопуляции и критически значима для местообитаний охраняемых видов (Lamberson et al., 1992; McKelvey et al., 1992).

Изолированность измеряется как евклидова дистанция между ближайшими друг к другу выделами одного типа

$$ENN = h_{ij},$$

где h_{ij} — дистанция (м) до ближайшего выдела такого же класса, основанная на дистанции между границами и рассчитанная между геометрическими центрами.

Показатели фрагментации, рассчитанные для выделов, классифицированы на пять категорий методом *k*-средних и нанесены на картосхему.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Моделирование пригодности местообитаний без учета классификации типов растительных сообществ. Выполнено снижение размерности спектральных яркостей и их расчетных производных.

Таблица 4. Типы биотопов по характеру накопления снежного покрова

Тип	Описание	Число точек описаний биотопов	Число измерений	Высота снежного покрова, см	
				2017 г.	2018 г.
1	Спелый и приспевающий лиственный лес	23	166	39±1.9	27±1.2
2	Спелый и приспевающий смешанный лес	6	63	37±2.3	25±1.3
3	Спелый и перестойный хвойный лес	4	42	—	17±1.2
4*	Молодой лиственный лес, редины и опушки, в том числе других типов леса, кустарниковые ассоциации открытых территорий	14	97	46±5.7	30±8.8
5*	Участки с отсутствием древесного и кустарникового растительного покрова протяженностью более 200 м	1	9	32±2.5	—

Примечание: *биотопы Малого Хингана, аналогичные биотопам Тайпингоу

Изначальный набор из 40 спектральных и термодинамических переменных для каждого снимка сжат до четырех компонент. Интерпретация физического смысла компонент выполнена на основе

корреляционных матриц «переменные/компоненты» и представлена в табл. 5.

Некоторые компоненты и морфометрические переменные рельефа, наиболее значимые для

Таблица 5. Интерпретация главных компонент от спектральных яркостей, индексов и термодинамических показателей (в % показана доля варьирования, описываемая компонентой)

Компоненты	Снимки Landsat-8		
	06.07.2016 г.	09.05.2018 г.	23.08.2018 г.
K1	21.1% Сложные многоярусные дренированные леса	18.9% Лиственные леса	23.4% Луга, редколесья на влажных почвах
K2	9.7% Луга, редколесья	12.7% Луга, редколесья	15.3% Хвойные леса
K3	5.6% Температура поверхности	10.3% Распашка, дренированные почвы	4.8% Широкотравные / разнотравные луга
K4	5.0% Селитебные земли	3.1% Температура поверхности и тепловой поток	1.8% Повышенное содержание влаги в почвах и листьях

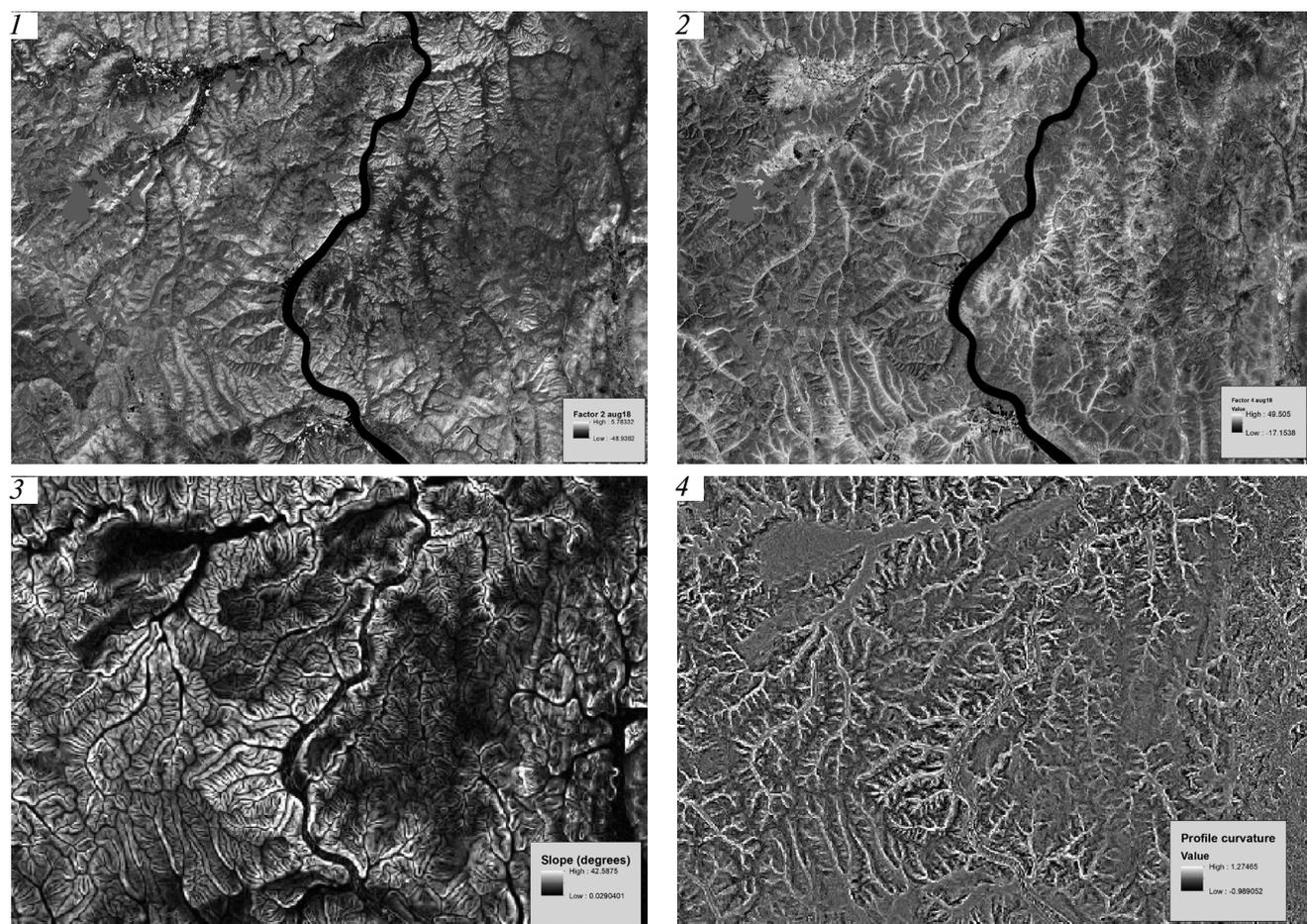


Рис. 3. Факторы спектральных яркостей и морфометрические переменные (1 — фактор 2 августа 2018 г., 2 — фактор 4 августа 2018 г., 3 — крутизна склонов, 4 — профильная кривизна).

моделирования пригодности местообитаний, приведены на рис. 3.

Моделирование местообитаний копытных — основной кормовой базы амурского тигра. Моделирование проведено отдельно для кабана, изюбря и косули, а также выполнена интегральная оценка местообитаний амурского тигра с точки зрения пригодности для основных видов его жертв.

Качество воспроизведения моделью местообитаний *кабана* исходной выборки составило 95.8% (рис. 4 *а*). Модель качества местообитаний кабана демонстрирует наибольшую корреляцию

с рельефом (высотой н.у.м.). Вторая по значимости компонента — влажность почв. Компоненты антропогенных территорий, безлесных угодий и лугов занимают 3–5 места по значимости с положительным знаком. В меньшей степени на пригодность местообитаний кабана влияют освещенность склонов с юга и юго-востока (теплые склоны), кривизна (выпуклые формы рельефа), слабое отрицательное влияние оказывает компонента хвойных лесов (табл. 6).

Для верификации полученного результата провели моделирование пригодности местообитаний

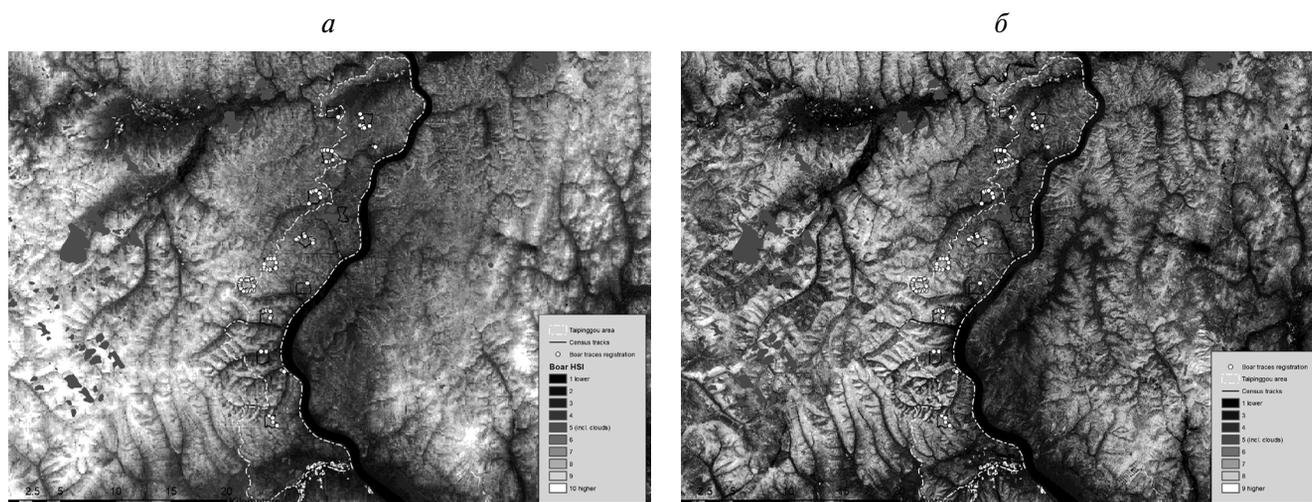


Рис. 4. Картограмма качества местообитаний кабана: *а* — по данным цифровой модели рельефа и спутниковым данным, *б* — только по спутниковым данным без использования цифровой модели рельефа и морфометрических параметров. Светлые тона — высокое качество местообитаний, темные тона — низкое.

Таблица 6. Интерпретация главных компонент от спектральных яркостей, индексов и термодинамических показателей (в % показана доля варьирования, описываемая компонентой)

Фактор	Корреляция	Описание
<i>Кабан (при использовании мультиспектральных снимков и цифровой модели рельефа)</i>		
ЦМР	0.723	Абсолютная высота поверхности
К4 август 2018	0.489	Влага почв и листьев
К4 июль 2016	0.424	Антропогенные территории
К1 август 2018	0.367	Луга на влажных почвах
К2 май 2018	0.275	Луга
Инсоляция	0.231	Освещенность ЦМР с востока и юга
Стандартная кривизна	0.228	Суммарная плановая и профильная кривизна (выпуклость) ЦМР
К2 август 2018	-0.221	Хвойные леса
<i>Кабан (при использовании только мультиспектральных снимков)</i>		
Ф4 август 2018	0.657	Влага почв и листьев
Ф4 июль 2016	0.570	Антропогенные территории
Ф1 август 2018	0.493	Луга на влажных почвах
Ф2 май 2018	0.369	Луга
Ф2 август 2018	-0.297	Хвойные леса

без использования цифровой модели рельефа (рис. 4б). Качество воспроизведения моделью исходной выборки в этом случае также составило 95.8%. При этом структура определяющих факторов в целом осталась без изменений (табл. 6).

Оценка качества модели местообитания *изюбря* — 99.4%. Такое высокое значение объясняется, в том числе недостаточным объемом обучающей выборки — всего 15 точек регистрации следов (рис. 5а). Ведущим фактором качества местообитаний с положительной корреляцией являются крутизна

склона и экспозиция. Экспозиция с положительным знаком говорит о предпочтении более прохладных северо-западных склонов. Сельхозугодья дают отрицательный вклад в модель пригодности местообитаний изюбря. Вклад кривизны рельефа в модель говорит о положительном влиянии формы (выпуклости) поверхности. Также положительный вклад в модель дает абсолютная высота, отрицательный вклад — тепловой поток и температура, что согласуется с ролью северо-западной экспозицией склонов (табл. 7).

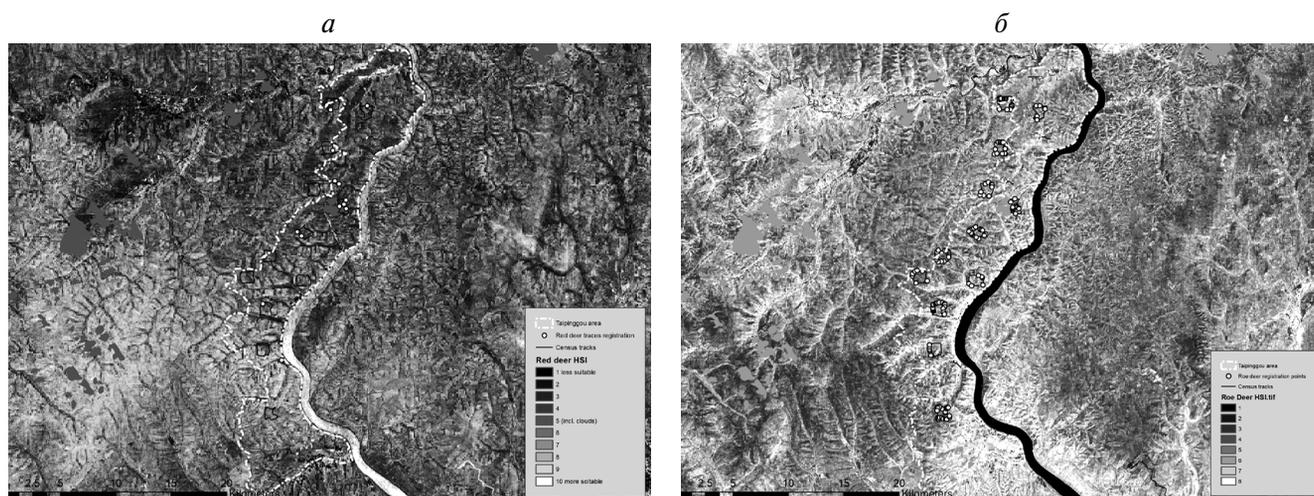


Рис. 5. Картограмма качества местообитаний изюбря (а) и косули (б).

Таблица 7. Ведущие факторы модели качества местообитаний изюбря и косули (при использовании мультиспектральных снимков и цифровой модели рельефа)

Фактор	Корреляция	Описание
<i>Изюбрь</i>		
Крутизна	0.498	Угол наклона формы рельефа
Экспозиция	0.465	Ориентация склона относительно сторон света
К3 май 2018	-0.389	Пашни
Стандартная кривизна	0.344	Суммарная плановая и профильная кривизна (выпуклость) ЦМР
Профильная кривизна	-0.331	Кривизна склона в продольном направлении (аккумуляция/вынос)
Высота	0.235	Абсолютная высота
К3 июль 2016	-0.021	Температура поверхности
<i>Косуля</i>		
К2 август 2018	0.565	Хвойные леса
К2 июль 2016	0.541	Луга, редколесья
ЦМР	-0.429	Абсолютная высота
Профильная кривизна	0.351	Кривизна склона в продольном направлении (аккумуляция/вынос)
К1 май 2018	0.310	Многоярусный спелый лес
К2 май 2018	0,237	Редколесья
Инсоляция	0.237	Освещенность ЦМР с востока и юга
Плановая кривизна	0.236	Кривизна склона в горизонтальной плоскости (выпуклость/вогнутость)

Обучающая выборка встреч следов *косули* — наибольшая из трех видов — 156 точек. Качество модели при этом высокое — 93.1% (рис. 5б). Наибольшую корреляцию с дискриминантной функцией демонстрирует компонента хвойных лесов. Вместе с этим вторая по значимости компонента — луга и редколесья. Абсолютная высота дает отрицательный вклад в модель. Кривизны рельефа — с положительной корреляцией (выпуклые и аккумулятивные формы рельефа), так же как и инсоляция (табл. 7).

Совместная классификация трех дискриминантных функций (интегральная оценка пригодности местообитаний) дает предварительное представление о возможных предпочтительных кормовых местообитаниях амурского тигра (рис. 6). На ней, как наиболее пригодные, выделяются несколько основных типов местообитаний — крутые и покатые склоны южной и юго-восточной экспозиции, а также склоны и днища небольших речных долин 3 и 4 порядка корытообразной формы, покрытые лиственными лесами и редколесьями. Следующие по пригодности — это плоские и слабовыпуклые водораздельные поверхности заняты лиственными и смешанными лесами. Широкие днища долин 1 и 2 порядка,

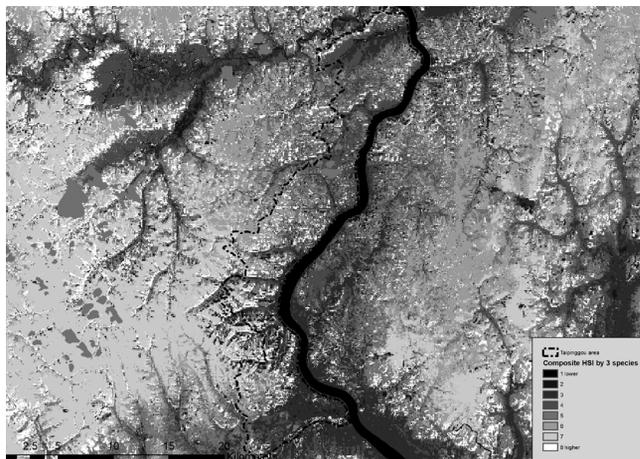


Рис. 6. Совместная классификация пригодности местообитаний трех видов копытных.

занятые чередованием хвойных и лиственных лесов, кустарников и мезотрофных лугов — наименее пригодные.

Растительные сообщества и распределение копытных. В результате интерпретации спектральных и структурных признаков (см. табл. 2) лесных растительных сообществ на космических изображениях была сформирована типологическая классификация лесной растительности (табл. 8),

Таблица 8. Типологическая классификация растительных сообществ Национального парка Тайпингюу

№ п/п	Тип сообщества	Число выделов	Площадь общая, га	Площадь средняя, га	Доля наибольшего выдела, %	Индекс формы	Изолированность, м
1	Дубовые горные леса	47	2748.6	58.5	1.0	1.8	311.9
2	Леса из пихты и ели	7	216.4	30.9	0.2	2.1	2027.5
4	Широколиственные леса с преобладанием липы в первом ярусе	17	3889.2	228.8	6.6	2.3	699.5
5	Широколиственные леса с преобладанием кленов и берез в первом ярусе	41	4531.2	110.5	1.8	2.1	409.4
6	Кедровники и еловые леса с кедром	3	141.6	47.2	0.3	1.7	9781.7
7	Ельники и пихтарники с включением мелколиственных пород	13	2362.9	181.8	1.8	1.8	810.3
8	Ельники и кедровники с включением липы	3	244.7	81.6	0.5	1.4	6675.7
9	Липовые леса и их производные с включением мелколиственных пород	14	2347.0	167.6	2.8	2.0	1022.8
10	Дубравы с включением липы	12	523.1	43.6	0.3	1.7	3210.3
11	Дубравы с включением мелколиственных пород	32	3304.4	103.3	1.8	2.0	726.9

Продолжение таблицы 8.

№ п/п	Тип сообщества	Число выделов	Площадь общая, га	Площадь средняя, га	Доля наибольшего выдела, %	Индекс формы	Изолированность, м
12	Дубравы с включением липы и мелколиственных пород	14	2364.3	168.9	2.2	1.8	1219.3
13	Пойменные кленово-ясеневые и кленово-березовые леса с включением ольхи	13	1929.2	148.4	1.7	3.2	762.3
14	Комплекс хвойных, преимущественно кедровых и широколиственных с преобладанием дуба и кленов	12	1357.5	113.1	0.9	2.0	1044.5
15	Лесопосадки	5	450.7	90.1	0.9	1.9	1341.0
16	Комплексные смешанные сообщества	2	353.0	176.5	0.8	2.1	32676.3
17	Заброшенные сельхозугодья	3	775.2	258.4	1.8	2.0	3192.7
18	Скалы	1	14.8	14.9	0.1	1.6	N/A

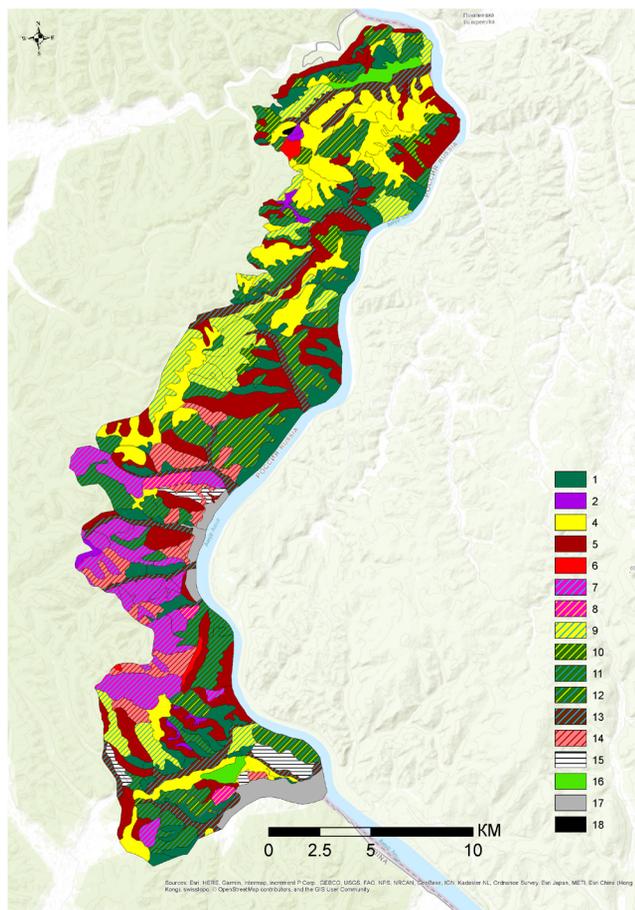


Рис. 7. Растительные сообщества на территории Национального парка Тайпинггоу. Цифры соответствуют признакам определения растительных сообществ (см. табл. 2) и их описаниям (см. табл. 8).

а путем визуального тематического дешифрирования — карта растительных сообществ Национального парка Тайпинггоу (рис. 7).

Территория Национального парка Тайпинггоу покрыта вторичными лесами, которые характеризуются сложной структурой и высокой степенью мозаичности лесных растительных сообществ. В лесном покрове преобладают вторичные средневозрастные широколиственные и смешанные мелколиственно-широколиственные леса. В южной части национального парка развиты смешанные хвойно-широколиственные леса с участием ели пихты и кедра. Значительная часть лесов долин рек, в нижнем их течении, нарушена разнообразными проявлениями антропогенного воздействия. Здесь растительность представлена молодыми мелколиственными насаждениями, участками травянистой растительности — недавними сельскохозяйственными угодьями, кустарниковыми зарослями, обрамляющими переувлажненные пойменные территории. Участки межгорных долин в среднем и верхнем течении их водотоков, как правило, заняты молодыми и средневозрастными влажными мелколиственно-широколиственными лесами.

Оценка неоднородности местообитаний копытных («континуальный» подход). Результат оценки соответствия растительного сообщества в пределах буфера типу растительности вмещающего контура показал низкий процент совпадения. Лишь 20% точек встреч следов животных в локальном биотопе показали соответствие этих биотопов крупным растительным комплексам.

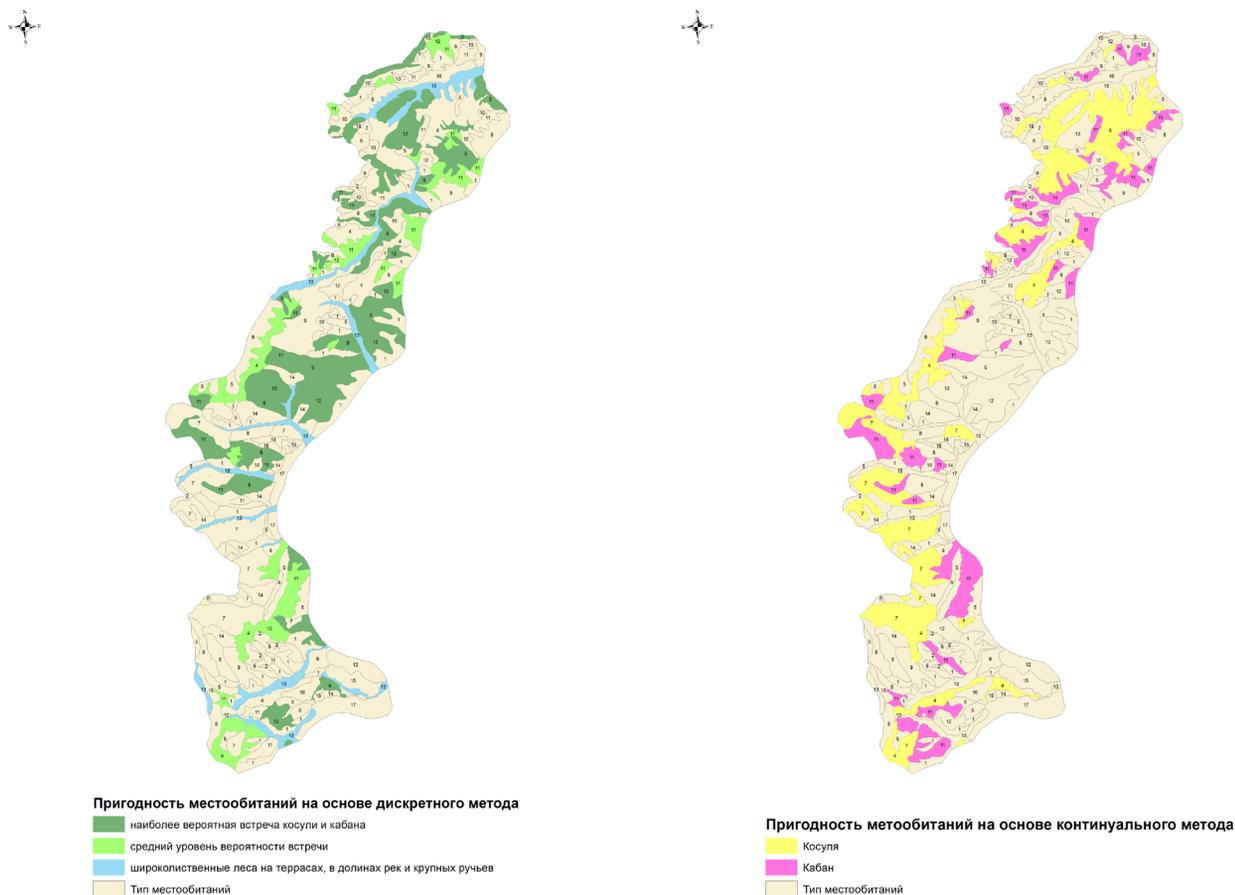


Рис. 8. Структура биотопов, предпочтительных для копытных на территории Национального парка Тайпинггоу. Карта построена на основе контуров карты растительного покрова (рис. 7) и по данным точек зимнего учета следов.

Эта закономерность одинакова для встреч следов косуль и следов кабанов. Точки встреч изюбрей при этом анализе не рассматривались из-за небольшого объема выборки. Иная закономерность для точек, где отмечались не просто следы, а лежки или жировки. Здесь растительность микроконтуров (буферов) — гомогенна вмещающим макроконтурам.

Оценка потенциальной пригодности местообитаний. На рис. 8 приведены результаты моделирования потенциальных биотопов, пригодных для копытных (отдельно для кабана и косули).

Роль высоты снежного покрова. По данным карты растительных сообществ, в пределах территории Тайпинггоу распространены экосистемы, не создающие существенных препятствий для передвижения копытных и крупных хищников в зимний период. Однако по результатам анализа материалов спутниковой съемки на этой территории были выявлены контура растительных сообществ, где влияние снежного покрова может существенно сказаться на передвижении животных в зимний период (рис. 9). Они относятся к типу лиственных лесов с развитым кустарниковым ярусом, расположенных на наиболее возвышенных участках горных склонов

северной экспозиции. В этих биотопах передвижение тигров, а также перемещение и добыча корма копытными в периоды максимального снегонакопления будут затруднены.

Анализ приуроченности точек встреч следов копытных к дешифрированным местообитаниям (см. рис. 7 и рис. 8) выявил приуроченность кабана к дубравам с включением мелколиственных пород. Для косули предпочтительные местообитания — широколиственные леса с преобладанием липы в первом ярусе (наилучшие местообитания) и ельники и пихтарники с включением мелколиственных пород. При этом дешифрирование буферных зон вокруг точек регистрации следов копытных показало, что микробиотопическая структура территории Национального парка Тайпинггоу мозаична и фрагментирована. Результаты моделирования на основе буферов вокруг следов показали, что кабан в большей степени предпочитает центральную и северную части парка, в то время как косуля — его западную часть.

Оценка мозаичности местообитаний. Некоторые типы лесных сообществ характеризуются значительной фрагментацией (табл. 8) и,

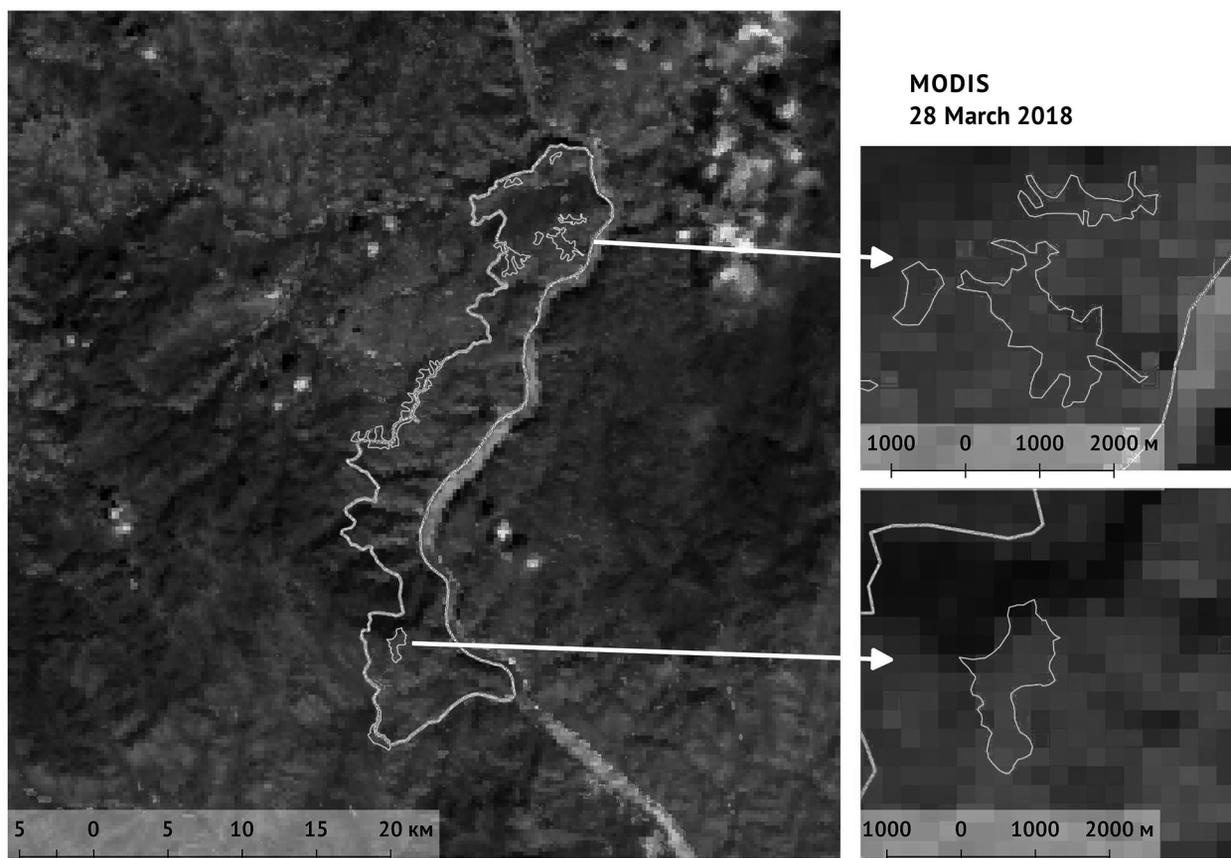


Рис. 9. Участки наиболее глубокого и наиболее длительно тающего снежного покрова в структуре природных комплексов Национального парка Тайпингоу.

соответственно, они более уязвимы к природным или антропогенным воздействиям — рубкам, пожарам, усыханиям. К таким местообитаниям относятся леса из пихты и ели, кедровники и еловые леса с кедром, ельники и кедровники с включением липы, смешанные сообщества. Суммарная площадь таких сообществ в Национальном парке Тайпингоу не превышает 141–352 га, каждый тип сообщества представлен 2–7 выделами, средняя площадь выдела 30–80 га. Изоляция выделов составляет 2–6.6 км. Напротив, повсеместно распространенными можно считать леса дубовые горные, широколиственные с преобладанием

кленов и берез в первом ярусе, дубравы с включением мелколиственных пород. Эти сообщества занимают площади 2750–4531 га, представлены более чем 30 выделами, среднее расстояние между которыми составляет 311–726 м. Сообщества смешанных лесов и скальные выходы можно признать уникальными типами наземного покрова, так как они представлены одним (скальные) или двумя (смешанные) выделами в пределах национального парка.

В результате классификации выделов по показателям, представленным в табл. 8, получены пять классов выделов (табл. 9 и рис. 10).

Таблица 9. Показатели фрагментации местообитаний

Показатель	Класс				
	1	2	3	4	5
Число выделов	1	48	5	180	5
Площадь, га	1826.4	248.4	543.8	59.1	90.3
Периметр, км	85.8	15.6	37.5	5.2	6.2
Индекс формы	5.0	2.6	4.2	1.8	1.7
Изолированность, м	140.8	636.3	995.4	939.5	29983.8

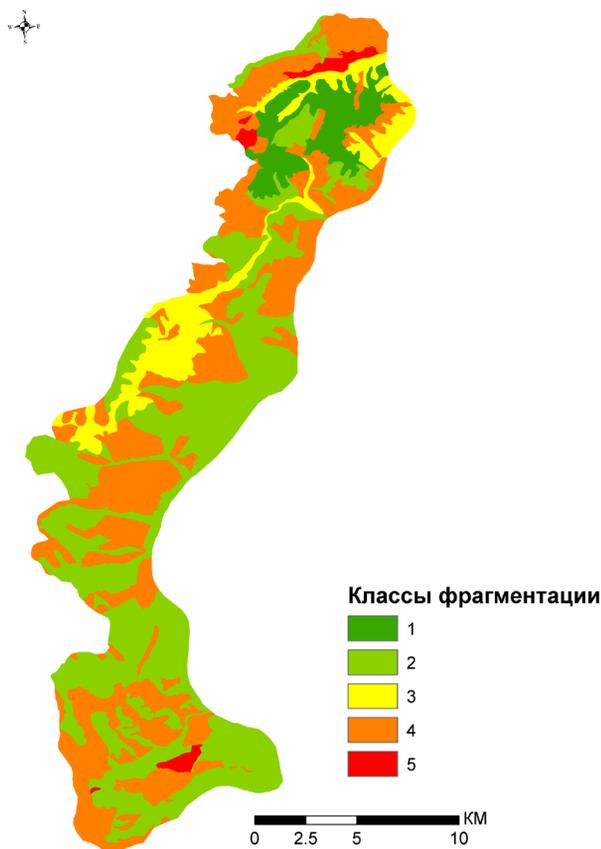


Рис. 10. Пространственное распределение классов фрагментации в Национальном парке Тайпингоу.

Наименее фрагментированный класс представлен фактически одним выделом (широколиственные леса с преобладанием липы в первом ярусе), который находится на севере территории. Выдел имеет исключительно сложную форму; кроме того, это самый большой выдел на территории Тайпингоу, в результате чего периметр больше 85 км. Гомогенные ему выделы расположены на расстоянии всего в среднем 140 м. Можно с уверенностью утверждать, что это уникальное местообитание для Тайпингоу.

Второй, довольно многочисленный класс слабофрагментированных местообитаний, характеризуется небольшой средней площадью выделов (около 250 га) и средней изоляцией (636 м). Наиболее характерна такая степень фрагментации для дубрав, а также широколиственных лесов.

Среднефрагментированные выделы третьего класса редки (всего пять на территории), но они имеют довольно большую среднюю площадь выдела — 543 га, и, вследствие сложной формы, большой периметр — 37,5 км. Этот тип фрагментации характерен для липовых и широколиственных лесов.

Наиболее многочисленный сильнофрагментированный четвертый класс (180 выделов) имеет на порядок меньшую среднюю площадь — 59 га. Связи такой фрагментации с типом леса не выявлено: вероятно, это отдельные фрагменты лесов, максимально фрагментированные от крупных массивов.

Максимальная фрагментация (пятый класс) наблюдается в пяти случаях и связана со значительной изолированностью — почти 30 км между гомогенными выделами. Этот класс фрагментации типичен для смешанных лесов. Породный состав леса здесь является, по-видимому, следствием фрагментации.

ОБСУЖДЕНИЕ

Одним из главных факторов, определяющих пригодность местообитаний для амурского тигра, является присутствие основных видов добычи этого хищника — копытных. На территории Дальнего Востока России к таким видам относятся в первую очередь кабан, пятнистый олень и изюбрь, а также косуля (Miquell et al., 1996; Kerley et al., 2015; Miquell et al., 2015; Sugimoto et al., 2016; Gu et al., 2018), в Национальном парке Тайпингоу — изюбрь, кабан и косуля. Оценка распределения этих видов копытных и выявление факторов, его определяющих, позволяет прогнозировать использование их местообитаний и амурским тигром.

Проведенное исследование показало, что структура местообитаний Национального парка Тайпингоу отличается мозаичностью и нарушенностью растительных сообществ. Вследствие многолетней антропогенной трансформации она характеризуется присутствием вторичных лесов со значительной долей мелколиственных пород (береза, осина). Кроме того, первичные широколиственные и кедрово-широколиственные леса фрагментированы, отдельные их массивы располагаются нередко на значительном удалении друг от друга. Микробиотопическая структура территории парка также мозаична и фрагментирована. Фрагментация обусловлена рубками и другими видами лесопользования, а также отсутствием надлежащих лесохозяйственных техник восстановления и ухода за лесами. В частности — осветление и прочистка в молодняках, прореживание и проходные рубки в средневозрастных и обновления и переформирования в спелых и перестойных насаждениях. Своевременное выполнение лесохозяйственных мероприятий способствует быстрому формированию древостоев с характеристиками, обеспечивающими максимальную устойчивость и продуктивность

лесного полога, а вследствие этого — экологическая емкость для животных. Несоблюдение лесохозяйственных техник ведет к избыточному загущению древостоя, увеличению роли быстрорастущих малоценных пород, снижению качества леса, росту пожарной опасности и чувствительности к воздействию вредителей.

В этом отношении Национальный парк Тайпингоу отличается от расположенного на противоположном берегу Амура Национального парка «Помпеевский» — единственного сохранившегося на территории Еврейской автономной области коренного массива первичных лесов, представленного лесными угодьями и речной экосистемой, не подвергшимися экосистемным изменениям. Местобитания Национального парка «Помпеевский» почти полностью состоят из крупных массивов дальневосточных низкогорных широколиственных и кедрово-широколиственных и среднегорных темнохвойных лесов и редколесий (Отчет, 2014; Горобейко, 2017 б). Следует отметить, что национальные парки «Помпеевский» (Россия) и Тайпингоу (Китай) являются частями (фрагментами) единой формируемой трансграничной природоохранной системы.

Кормовая база амурского тигра в Тайпингоу представлена тремя видами копытных: кабаном, изюбром и косулей. Первый по значимости в рационе тигра вид, кабан, равномерно распределен по территории парка. Модель пригодности местобитаний кабана демонстрирует положительную связь с следующими местобитаниями: дубравы с включением мелколиственных пород, луга и редколесья, антропогенные территории. Важнейшие для кабана морфометрические особенности рельефа это абсолютная высота поверхности, теплые южные и юго-восточные склоны и выпуклые поверхности рельефа. Плотность кабана на территории Тайпингоу сравнительно высока: по результатам наших учетов — до 10 особей на 1000 га. Для сравнения: в Еврейской автономной области по данным учетов на наиболее благоприятных для кабана территориях его плотность в настоящее время составляет лишь 2.8 особей на 1000 га (Ревуцкая, Фетисов, 2015). Зима является критическим периодом для кабана: успех его выживания определяют кормовой фактор и возможности животных к перемещению, ограниченные высотой снежного покрова (при достаточном количестве корма участок обитания группы из 30 особей в этот период составляет около 150 га), летом значительно расширяются как спектр кормов, так и возможности группы перемещаться (Гептнер и др., 1961). Численность кабана отрицательно коррелирует со степенью фрагментации лесного

покрова (Ревуцкая, Фетисов, 2015), ненарушенные участки лесных массивов позволяют группам кабана существовать наиболее стабильно. В Тайпингоу зона наиболее благоприятных для кабана широколиственных лесов составляет 16 434 га, что предполагает возможность комфортного обитания здесь в фоновые годы до 130 особей кабана при плотности 8 кабанов на 1000 га, что считается оптимальным для ареала тигра. При такой плотности кабана территория Тайпингоу может использоваться тремя особями тигра. Однако следует помнить, что площадь участка обитания одного самца тигра составляет не менее 77 800 га, самки — 40 100 га (Hernandes-Blanco et al., 2015), тогда как площадь Тайпингоу — всего 22 199 га.

Изюбрь характеризуется крайне низкой плотностью на территории парка. Это может быть связано с его нелегальной добычей и косвенно — с высокой плотностью косули, которая распространена во всех наименее нарушенных биотопах Тайпингоу. Изюбрь использует более широкий спектр стадий, чем другие копытные, если эти виды обитают на одной территории (Гептнер и др., 1961), а спектр его кормов значительно шире. Модель местобитаний изюбря основана на небольшом объеме материала и в целом демонстрирует более выраженную приуроченность местобитаний к крутым склонам и выпуклым возвышенным поверхностям, преимущественно более холодных западных и северных экспозиций.

Косуля — наиболее многочисленный вид копытных в Тайпингоу. Питание ее и изюбря, особенно в зимний период, очень сходно. Избирательность косули в кормах, особенно зимой, выше, чем у изюбря, а ее кормовая ниша уже и она более уязвима (Latham et al., 1999). Кормовая ниша изюбря перекрывает таковую у косули целиком (Storms et al., 2008). К тому же изюбрь, как более крупный и мощный относительно косули олень, использует участки рельефа, характеризующиеся повышенной крутизной склона и способен преодолевать участки с высоким уровнем снежного покрова. Вместе с тем, он в большей степени, чем косуля, подвержен антропогенному воздействию и при высоком его уровне именно изюбрь уничтожается в первую очередь. Его биологические особенности (использование пространства, питание), позволяющие выдерживать конкуренцию с другими оленями в условиях разнообразия окружающей среды, играют отрицательную роль в случае активного использования местобитаний этого вида человеком. Так, косуля, при высокой ее плотности, использует максимум ресурса в лесной зоне с обильным подростом, вытесняя более пластичного в питании и использовании

неоднородного пространства изюбря на территории, характеризующиеся высокой фрагментированностью стадий и обилием открытых участков, склонами большей крутизны, где он становится легкой добычей браконьеров. Модель местообитаний косули главным образом привязана к широколиственным с преобладанием липы в первом ярусе, которые можно отнести к наилучшим местообитаниям, ельникам и пихтарникам с включением мелколиственных пород, и к открытым пространствам.

В зимнем рационе изюбря представлены как вересковые (в приальпийских зонах), так и грибы, лишайники, опад и хвощевые (в поймах), а также мягкая кора деревьев и ветошь, тогда как косуля в большей степени зависима от ветошного корма и держится более закрытых мест (Гептнер и др., 1961; Latham et al., 1999), предпочитая глухую лесную зону и заросли кустарников всем другим типам биотопов (Storms et al., 2008). Площадь участка, по которому перемещается группа изюбрей зимой, составляет 100–200 га, тогда как группа косуль может длительное время использовать участок площадью не более 3–5 га (Гептнер и др., 1961). Скорость восстановления этих видов не одинакова. Косуля более пластична в сроках гона и легче подстраивается под изменение внешних условий в отличие от изюбря, у которого сроки гона жестче детерминированы. У самок изюбря рождается по одному теленку (двойни описаны в исключительных случаях), тогда как у косули рождается обычно по два детеныша, а описано до пяти эмбрионов. Самки косули становятся половозрелыми и начинают размножаться в возрасте двух лет, а самки изюбря первое потомство приносят в возрасте старше трех лет (Гептнер и др., 1961). Скорость воспроизведения популяции косули значительно выше таковой популяции изюбря при тех же условиях.

На территории Национального парка Тайпингоу практически отсутствует естественный регулятор численности косули — более мелкие относительно тигра рысь и волк (именно косуля составляет их кормовую базу). В ходе полевых работ следы этих хищников отмечались нами крайне редко — единично рысь, а волк не был зарегистрирован ни разу. Вышесказанное свидетельствует о нарушении трофической цепи на территории Национального парка Тайпингоу, в частности, о непропорционально низкой доле крупных копытных (изюбря) и хищников (волк, рысь). Следствием этого является отсутствие сбалансированности в функционировании рассматриваемого комплекса экосистем.

Количественные показатели мозаичности подтверждают эмпирические данные о фрагментации лесных сообществ Национального парка Тайпингоу. В наибольшей степени это характерно для кедровых и еловых лесов, дубрав с примесью липы. Дубравы с примесью клена, ясеня и мелколиственных пород и ельники с примесью мелколиственных пород — наоборот, наименее фрагментированы. Это свидетельствует о возрастающей доле мелколиственных лесов, малопродуктивных для копытных, и тенденции к снижению площади кедровых лесов, участия дуба в лесном пологе. В этой связи становится очевидна необходимость проведения лесокультурных работ с посадкой ценных пород деревьев и прореживанием мелколиственных. Выполнять такие работы следует так, чтобы лесопосадки заполняли площадь между ближайшими фрагментированными выделами. Это позволит при минимальной площади посадок обеспечить оптимальное увеличение параметров мозаичности и сформировать устойчивые жизнеспособные поликультурные древостои.

Таким образом, для использования территории Национального парка Тайпингоу в качестве местообитаний амурского тигра необходим комплекс мероприятий, направленных на восстановление условнокоренного состояния лесных экосистем, индикатором чего станет восстановление всего фаунистического комплекса парка и устойчивой структуры трофических цепей. Это позволит сформировать устойчивую кормовую базу, в том числе и для амурского тигра. К таким мероприятиям в первую очередь следует отнести лесовосстановление широколиственными и темнохвойными породами и кедром, что предполагает мероприятия по прореживанию и уходу за посадками. К необходимым биотехническим мероприятиям следует отнести и восстановление популяций изюбря и средних хищников, поддержку популяции кабана. Комплекс вспомогательных мероприятий должен включать противопожарные меры безопасности, регулирование сбора недревесных лесных ресурсов (ягоды, грибы, орехи, корневишные и корнеплоды). Комплексная долгосрочная программа восстановления местообитаний должна сопровождаться регулярным экологическим мониторингом и, при необходимости, корректировкой программы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят директора Института природных ресурсов и экологии Хэйлунцзянской академии наук профессора Ни Хонгвэя (Ni Hongwei) и сотрудника Института Лю Янлинь (Liu Yanlin)

за организацию работы на территории Китая, директора Национального парка Тайпингоу Чен Жигана (Chen Zhigang), а также Ли Хайджуна (Li Haijun) и Ван Ксианшенг (Wang Xiangsheng) за помощь в сборе полевых данных.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование проведено при финансовой поддержке проектов СХJQ2017ZR02 и ZNJZ2018ZR01 (КНР). Обработка данных проведена при финансовой поддержке гранта РФФИ 19–05–00539.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П.* Копытные Дальнего Востока СССР. М.: Наука. 1983. 305 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. 1961. 776 с.
- Гептнер В.Г., Слудский А.А.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 2 (Ч. 2). Хищные. Гиены и кошки. М.: Высшая школа. 1972. 552 с.
- Горобейко В.В., Кузнецов К.А., Ростова С.А.* О проектировании Помпеевского национального парка // XII Дальневосточная конференция по заповедному делу. Материалы конференции. Биробиджан, 10–13 октября 2017 г. Управление Росприроднадзора по Еврейской автономной области, г. Биробиджан. С. 12–15.
- Добрынин Д.В.* Космические снимки как модели факторов среды в зоологических исследованиях // Материалы научной конференции Дистанционные методы исследования в зоологии, 28–29 ноября 2011 г., Москва. 2011. С. 23.
- Добрынин Д.В., Рожнов В.В., Савельев А.А., Сухова О.В., Ячменникова А.А.* Комплексирование данных мечения животных GPS-передатчиками и материалов мультиспектральной космической съемки для детальной характеристики местообитаний // Исследования Земли из космоса. 2017. № 3. С. 40–52.
- Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б.* Оценка качества местообитаний животных на основе учетов следовой активности и дистанционной информации // Сибирский экологический журн. 2009. № 3 (16). С. 341–351.
- Желтухин А.С., Котлов И.П., Кренке А.С., Пузаченко Ю.Г., Сандлерский Р.Б.* Информационное обеспечение устойчивого регионального развития на основе заповедников (опыт центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника) // Изв. Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 1 (6). С. 1508–1516.
- Кастрикин В.А., Париков М.П., Кочетков Д.Н., Антонов А.И., Сонин П.Л., Блудченко Е.Ю., Ячменникова А.А., Найдено С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Чистополова М.Д., Рожнов В.В.* Влияние реинтродукции тигра (*Panthera tigris altaica*) на группировку волков (*Canis lupus*) в Хинганском заповеднике // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих. Москва, 25–27 ноября 2015 г. М.: Т-во научных изданий КМК. 2015. С. 130.
- Книжников Ю.Ф., Кравцова В.И., Тутубалина О.В.* Аэрокосмические методы географических исследований: Учеб. для студ. высш. учеб. заведений. М.: Изд. центр «Академия». 2004. 336 с.
- Козлов Д.Н., Пузаченко М.Ю., Федяева М.В., Пузаченко Ю.Г.* Отображение пространственного варьирования свойств ландшафтного покрова на основе дистанционной информации и цифровой модели рельефа // Известия РАН. Сер. географ. 2008. № 4. С. 112–124.
- Котлов И.П., Пузаченко Ю.Г.* Структура рельефа русской равнины как ландшафтообразующего фактора // Труды Международной школы-конференции "Ландшафтное планирование". Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова. 2006. С. 166–172
- Кузякин В.А.* Учет численности охотничьих животных. М.: Т-во научных изданий КМК, 2017. 320 с.
- Матюшкин Е.Н.* Размерный критерий и функции заповедных территорий в сохранении биотического разнообразия // Природоохранные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохранения биологического разнообразия. Тезисы науч. докл. конф. Владивосток, 1991. С. 19–21.
- Матюшкин Е.Н.* О приоритетах научных исследований в заповедниках России / В «Избранные труды» отв. ред. Кулешова Л.В., Михайлов К.Г., Рожнов В.В.. М. Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 641–650.
- Микелл Д. Дж., Рожнов В.В., Рыбин А.Н., Рыбин Н.Н., Середкин И.В., Петруненко Ю.К., Сонин П.Л., Блудченко Е.Ю., Ячменникова А.А., Сорокин П.А., Чистополова М.Д., Эрнандес-Бланко Х.А., Найдено С.В.* Особенности питания тигрят, выпущенных в природу в Приамурье, Дальний Восток России // Материалы Международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих. Москва, 25–27 ноября 2015 г. М.: Т-во научных изданий КМК, 2015. С. 106.
- Насимович А.А.* Экологические адаптации к экстремальным условиям зимнего обитания у копытных животных на территории СССР // В кн.: Адаптации животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 58–64.
- Отчет «Определение целесообразности создания особо охраняемой природной территории в бассейне реки Помпеевки (Еврейская автономная область)». Биробиджан, 2004. 61 с.
- Полковникова О.Н.* Амурский тигр в Еврейской автономной области. Ретроспективный анализ // Региональные проблемы. 2015. Т. 18. № 1. С. 31–34.
- Полковникова О.Н., Калинин А.Ю.* Результаты реинтродукции тигрицы Золушки на территорию заповедника «Бастак» // Региональные проблемы. 2016. Т. 19. № 3. С. 103–107.

- Пузаченко Ю.Г., Санковский А.Г. Климатическая обусловленность чистой продукции биосферы // Известия РАН. Сер. географ. 2005. № 5. С. 5–19.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б. Организация зимних маршрутных учетов с использованием GPS и дистанционной информации // Вестник охотведения. 2010. Том 7. № 1. С. 98–117.
- Ревуцкая О.Л., Фетисов Д.М. Пространственное распределение охотничьих животных еврейской автономной области в зависимости от лесистости территории // Региональные проблемы. 2015. Т. 18. № 4. С. 52–59.
- Рожнов В.В., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Чистополова М.Д., Сорокин П.А., Ячменникова А.А., Блудченко Е.Ю., Калинин А.Ю., Полковникова О.Н., Кастрикин В.А. Воссоздание в России группировки амурских тигров на северо-западе ареала: Результаты работы по проекту Постоянно действующей экспедиции РАН «Изучение и сохранение амурского тигра на Дальнем Востоке России» // Международный научно-практический симпозиум «Сохранение популяции амурского тигра: итоги, проблемы и перспективы». Сборник материалов. 28–29 июня 2018, Россия, Хабаровск. 2018а. С. 18–26.
- Рожнов В.В., Ячменникова А.А., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Чистополова М.Д., Сорокин П.А., Добрынин Д.В., Сухова О.В., Поярков А.Д., Дронова Н.А., Тренет С.А., Пхитиков А.Б., Пшегусов Р.Х., Магомедов М.-Р.Д. Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек. М.: Т-во научных изданий КМК. 2018б. 121 с.
- Сандлерский Р.Б., Пузаченко Ю.Г. Термодинамика биогеоценозов на основе дистанционной информации // Журн. общей биологии. 2009. Т. 70. № 2. С. 121–142.
- Сухова О.В., Калинин А.Ю., Полковникова О.Н., Полковников И.Л., Добрынин Д.В., Ячменникова А.А., Эрнандес-Бланко Х.А., Блудченко Е.Ю., Найденко С.В., Чистополова М.Д., Рожнов В.В. Снежный покров в районе заповедников «Уссурийский» ДВО РАН и «Бастак»: сравнительный анализ его влияния на перемещение тигров // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих. Москва, 25–27 ноября 2015 г. М.: Т-во научных изданий КМК. 2015. С. 94.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука. 1976. 309 с.
- Фридланд В.М. Структура почвенного покрова. М. Мысль, 1972
- Чистополова М.Д., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Найденко С.В., Блудченко Е.Ю., Ячменникова А.А., Добрынин Д.В., Рожнов В.В. Отношение реинтродуцированных тиграт-сирот к объектам инфраструктуры человека — авто- и железным дорогам, мостам // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих. Москва, 25–27 ноября 2015 г. М.: Т-во научных изданий КМК. 2015. С. 104.
- 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. 152 с.
- Юдин В.Г., Юдина Е.В. Тигр Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 2009. 485 с.
- Austin M.P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling // Ecological Modelling. 2002. V. 157. P. 101–118.
- Barbosa A.M., Real R., Olivero J., Vargas J.M. Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula // Biological Conservation. 2003. V. 114. P. 377–387.
- Barbosa A.M., Real R., Vargas J.M. Transferability of environmental favourability models in geographic space: The case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain // Ecological Modelling. 2009. V. 220. P. 747–754.
- Bartlett M.K., Scoffoni Ch., Sack L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis // Ecology Letters. 2012. V. 15. P. 393–405.
- Benediktsson J.A., Swain P.H., Ersoy O.K. Neural Network Approaches Versus Statistical Methods in Classification of Multisource Remote Sensing Data // IEEE Transactions on geoscience and remote sensing. 1990. V. 28. No 4. P. 540–552.
- Bragina E.V., Ives A.R., Pidgeon A.M., Kuemmerle T., Baskin L.M., Gubar Y.P., Piquer-Rodríguez M., Keuler N.S., Petrosyan V.G., Radeloff V.C. Rapid declines of large mammal populations after the collapse of the Soviet Union // Conservation Biology. 2015. V. 29. No. 3. P. 844–853. doi: 10.1111/cobi.12450
- Buechner M. Are small-scale landscape features important factors for field studies of small mammal dispersal sinks? // Landscape Ecology. 1989. V. 2. P. 191–199.
- Civco D.L. Artificial neural networks for land-cover classification and mapping // International Journal of Geographical Information Systems. 1993. V. 7. No 2. P. 173–186. doi: 10.1080/02693799308901949
- Corsi F., Dupre E., Boitani L. A large Scale Model of Wolf Distribution in Italy for Conservation Planning // Conservation Biology. 1999. V. 13. № 1. P. 150–159.
- Cramer W., Kicklighter D.W., Bondeau A., Moore B., I., Churkina G., Nemry B., Ruimy A., Schloss A. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): Overview and key results 1999 // Global Change Biology. V. 5. Blackwell Publishing Ltd. 1999. P. 1–15.
- Diamond J.M. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves // Biol. Conserv. 1975. V. 7. P. 129–146.
- Forman R.T.T., Godron M. Landscape Ecology. New York: John Wiley & Sons. 1986. 619 pp.
- Gallé L., Margóczy K., Kovács É., Györffy Gy., Körmöczy L., Németh L. River valleys: Are they ecological corridors? // Tiscia. 1995. V. 29. P. 53–58.
- Gu J, Yu L, Hua Ya, Yao N, Heng B, Qi J, Long Z, Yao M, Huang Ch, LI Z, Lang J, Jiang G, Ma J. A comparison of

- food habits and prey preferences of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at the southwest Primorskiy Krai in Russia and Hunchun in China // *Integrative Zoology*. 2018. V. 13. P. 595–603.
- Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological Modelling*. 2000. V. 135. P. 147–186.
- Hardt R.A., Forman R.T.T. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines // *Ecology*. 1989. V. 70. P. 1252–1260.
- Hernandez-Blanco J.A., Naidenko S.V., Chistopolova M.D., Lukarevskiy V.S., Kostyrya A., Rybin A., Sorokin P.A., Litvinov M.N., Kotlyar A.K., Miquelle D.G., Rozhnov V.V. Social structure and space use of Amur tigers (*Panthera tigris* Temminck, 1884) in Southern Russian Far East based on GPS telemetry data // *Integrative Zoology*. 2015. V. 10. P. 365–375. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences. Investigation Report on Mammals in Northeast China. Science Press, 1958.
- Jaeger J.A.G. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation // *Landscape Ecol.* 2000. V. 15. P. 115–130.
- Jordan C.F. Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor // *Ecology*. 1969. V. 50. № 4. P. 663–666.
- Jorgensen S.E., Svirezhev Y.M. Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems. Copenhagen: Pergamon. 2004. 380 pp.
- Karagicheva J., Rakhimberdiev E., Dobrynin D., Saveliev A., Rozenfeld S., Pokrovskaya O., Stahl J., Prop J., Litvin K. Individual inter-annual nest-site relocation behaviour drives dynamics of a recently established Barnacle Goose *Branta leucopsis* colony in sub-arctic Russia // *Ibis*. 2011. V. 153. P. 622–626.
- Kerley L.L., Mukhacheva A.S., Matyukhina D.S., Salmanova E., Salkina G.P., Miquelle D.G. A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica* Temminck, 1884) at three sites in the Russian Far East // *Integrative Zoology*. 2015. V. 10. P. 354–64.
- Latham J., Staines B.W., Gorman M.L. Comparative feeding ecology of red (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in Scottish plantation forests // *J. Zool.* 1999. V. 247. P. 409–418.
- Lamberson R.H., McKelvey R., Noon B.R., Voss C. A dynamic analysis of northern spotted owl viability in a fragmented forest landscape // *Conservation Biology*. 1992. V. 6. № 4. P. 1–8.
- Lek S., Delacoste M., Baran P., Dimopoulos I., Lauga J., Aulagnier S. Application of neural networks to modelling nonlinear relationships in ecology // *Ecological Modelling*. 1996. V. 90. P. 39–52.
- Levins R. Extinctions // In: Gertenhaber M. (ed.). Some Mathematical Questions in Biology. V. 2. P. 77–107. Lectures on Mathematics in the Life Sciences. Providence, Rhode Island: Amer. Math. Soc., 1970.
- Ma Fu, Zhang Jianlong. Investigation of Key Terrestrial Wildlife Resources in China. China Forestry Publishing House, 2009.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: University Press. 1967. 203 p.
- Manel S., Dias J.-M., Ormerod S.J. Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: a case study with a Himalayan river bird // *Ecological Modelling*. 1999. V. 120. P. 337–347.
- Margules C.R., Austin M.P., Mollison D., Smith F. Biological Models for Monitoring Species Decline: The Construction and Use of Data Bases [and Discussion] // *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 1994. V. 344. № 1307. P. 69–75.
- McGarigal K., Cushman S.A., Ene E. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. 2012. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- McKelvey K., Noon B.R., Lamberson R. Conservation planning for species occupying fragmented landscapes: the case of the northern spotted owl // In: Kingsolver J., Kareiva P., Hye R. (eds.). Biotic interactions and global change. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 1992. P. 338–357.
- Miquelle D.G., Rozhnov V.V., Rybin A.N., Rybin N.N., Seryodkin I.V., Petrunenko Yu.K., Sonin P.L., Blidchenko E. Yu., Yachmennikova A.A., Sorokin P.A., Chistopolova M.D., Hernandez-Blanco J.A., Naidenko S.V. Food habits of tiger cubs released into the Pri-Amur region of the Russian Far East // Proceedings of the international workshop on rehabilitation and reintroduction of large carnivores Moscow, November 25–27, 2015. P. 107
- Miquelle D.G., Smirnov E.N., Quigley H.G., Hornocker M.G., Nikolaev I., Matyushkin E.N. Food habits of Amur tigers in Sikhote-Alin Zapovednik and the Russian Far East, and implications for conservation // *Journal of Wildlife Research*. 1996. V. 1. P. 138–47.
- Mladenoff D.J., Sickley T.A., Haight R.G., Wydewen A.P. A Regional Landscape Analysis and Prediction of Favorable Gray Wolf Habitat in the Northern Great Lakes Region // *Conservation Biology*. 1995. V. 9. № 2. P. 279–294.
- Mladenoff D.J., Sickley T.A., Wydewen A.P. Predicting gray wolf landscape recolonization: logistic regression models vs. new field data // *Ecological Applications*. 1999. V. 9. № 1. P. 37–44.
- Monserud R.A., Leemans R. Comparing global vegetation maps with the Kappa statistic // *Ecological Modelling*. 1992. V. 62. P. 275–293.
- Neilson R.P. A Model for Predicting Continental-Scale Vegetation Distribution and Water Balance // *Ecological Applications*. 1995. V. 5. № 2. P. 362–385.
- Patton D.R. A diversity index for quantifying habitat "edge" // *Wildl. Soc. Bull.* 1975. V. 3. P. 171–173.
- Sanderson E.W., Redford K.H., Chetkiewicz Ch-L.B., Medellin R.A., Rabinowitz A.R., Robinson J.G., Taber A.B. Planning to Save a Species: the Jaguar as a Model // *Conservation Biology*. 2002. V. 16. № 1. P. 58–72.

- Storms D., Aubry P., Hamann J.-L., Saïd S., Fritz H. Saint-Andrieux C., Klein, F.* Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus* // *Wildlife Biology*. 2008. V. 14. № 2. P. 237–250.
- Sugimoto T., Aramilev V.V., Nagata J., Mccullough D.R.* Winter food habits of sympatric carnivores, Amur tigers and Far Eastern leopards, in the Russian Far East // *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde*. 2016. V. 81. P. 214–8.
- Wan Huawei, Xia Lin, Hou Peng.* Assessment of the changes in the number of terrestrial vertebrates and habitat in Northeast China over the last 40 years // *Acta Ecologica Sinica*. 2018. V. 16. P. 5649–5658.
- Wood S.N.* Fast stable direct fitting and smoothness selection for generalized additive models // *J.R. Statist. Soc.* 2008. V. 70. № 3. P. 495–518.
- Zimmerman F., Breitenmoser U.* A distribution model for the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in the Jura Mountains, Switzerland // In: *Predicting Species Occurrences: Issues of Scale and Accuracy*, Chapter 58. Royle J., Link W., Sauer J. (Eds.). California, USA: Island Press, Covello. 2001. P. 653–659.

The Structure of the Amur Tiger (*Panthera tigris altaica*) Potential Habitats and Evaluation of its Prey in the Taipingou National Park (China) Based on Remote Sensing Data

Shibing Zhu¹, Yi Qu¹, Yingzhu Liu¹, D. V. Dobrynin², O. V. Sukhova², I. P. Kotlov²,
R. B. Sandler², A. A. Yachmennikova², V. V. Rozhnov²

¹ *Institute of Nature Resources and Ecology of the Academy of Sciences of Heilongjiang Province, Harbin, China*

² *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

Today the population of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in the Russian Far East is being restored, young individuals are spread within the historical range, including the territory of China. Here the assessment of the territories suitability that exists at Northeastern China as the habitat of the Amur tiger and its food supply (three species of ungulates – wild boar, red deer and roe deer) are shown. Basically a specially protected area is chosen – the Taipingou National Park, located on the border of the Public Republic of China and Russia. The modeling of habitat suitability for ungulates was carried out on the basis of remote sensing data (Earth remote sensing) by using two different approaches – expert geo-information assessment of the territory and discriminant analysis modeling. The modeling of the suitability of ungulate habitats without the variability of plant communities based on discriminant analysis and showed a small difference between the model results for wild boar and roe deer. Nevertheless, the connection with the morphometric characteristics of the relief is more important for the wild boar than for the roe deer, and for the roe deer there is a variability of vegetation types more important. The results of the analysis that included the type of biotopes, showed that the wild boar prefers the central and northern parts of the Taipingou National Park, while the roe deer is the western part of the park; red deer is more common in the southern part of the park.

Keywords: Amur tiger, *Panthera tigris altaica*, Earth remote sensing data, habitat modeling, population recovery, PA, Taipingou, Heilongjiang province, China, Russian Far East

REFERENCES

- Austin M.P.* Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling // *Ecological Modelling*. 2002. V. 157. P. 101–118.
- Barbosa A.M., Real R., Olivero J., Vargas J.M.* Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula // *Biological Conservation*. 2003. V. 114. P. 377–387.
- Barbosa A.M., Real R., Vargas J.M.* Transferability of environmental favourability models in geographic space: The case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain // *Ecological Modelling*. 2009. V. 220. P. 747–754.
- Bartlett M.K., Scoffoni Ch., Sack L.* The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis // *Ecology Letters*. 2012. V. 15. P. 393–405. *Benediktsson J.A., Swain P.H., Ersoy O.K.* Neural Network Approaches Versus Statistical Methods in Classification of Multisource Remote Sensing Data // *IEEE Transactions on geoscience and remote sensing*. 1990. V. 28. No 4. P. 540–552.
- Bragina E.V., Ives A.R., Pidgeon A.M., Kuemmerle T., Baskin L.M., Gubar Y.P., Piquer-Rodríguez M., Keuler N.S., Petrosyan V.G., Radeloff V.C.* Rapid declines of large mammal populations after the collapse of the Soviet Union // *Conservation Biology*. 2015. V. 29. No. 3. P. 844–853. doi: 10.1111/cobi.12450
- Bromley G.F., Kucherenko S.P.* Kopytnyye Dal'nego Vostoka SSSR [The ungulates of the Far East of the USSR]. M.: Nauka. 1983. 305 p. (In Russian).
- Buechner M.* Are small-scale landscape features important factors for field studies of small mammal dispersal sinks? // *Landscape Ecology*. 1989. V. 2. P. 191–199.
- Chistopolova M.D., Ernandes-Blanko Kh.A., Sorokin P.A., Naydenko S.V., Blidchenko E. Yu.,*

- Yachmennikova A.A., Dobrynin D.V., Rozhnov V.V.* Otnosheniye rein-trodutsi-rovannykh tigryat-sirot k ob'yektam infrastruktury cheloveka — avto- i zheleznyy dorogam, mostam [The ratio of reintroduced orphaned tigers to human infrastructure objects — roads, railways, bridges] // *Materialy mezhdunarodnoy rabochey vstrechi po reabilitatsii i reintroduktsii krupnykh khishchnykh mlekopitayushchikh.* Moskva, 25–27 noyabrya 2015 g. M.: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2015. P. 104. (In Russian).
- Civco D.L.* Artificial neural networks for land-cover classification and mapping // *International Journal of Geographical Information Systems.* 1993. V. 7. No 2. P. 173–186. doi: 10.1080/02693799308901949
- Corsi F., Dupre E., Boitani L.* A large Scale Model of Wolf Distribution in Italy for Conservation Planning // *Conservation Biology.* 1999. V. 13. No 1. P. 150–159.
- Camer W., Kicklighter D.W., Bondeau A., Moore B., I., Churkina G., Nemry B., Ruimy A., Schloss A.* Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): Overview and key results 1999 // *Global Change Biology.* V. 5. Blackwell Publishing Ltd. 1999. P. 1–15.
- Dimond J.M.* The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves // *Biol. Conserv.* 1975. V. 7. P. 129–146.
- Dobrynin D.V.* Kosmicheskiye snimki kak modeli faktorov sredy v zoologicheskikh issledovaniyakh [Satellite images as models of environmental factors in zoological studies] // *Materialy nauchnoy konferentsii Distsionnyye metody issledovaniya v zoologii,* 28–29 noyabrya 2011 g., Moskva. 2011. P. 23. (In Russian).
- Dobrynin D.V., Rozhnov V.V., Savel'yev A.A., Sukhova O.V., Yachmennikova A.A.* Kompleksirovaniye dannykh mecheniya zhyvotnykh GPS-peredatchikami i materialov mul'tispektral'noy kosmicheskoy s'yemki dlya detal'noy kharakteristiki mestoobitaniy [Integration of animal tagging data with GPS transmitters and multispectral satellite imagery materials for a detailed habitat characterization] // *Issledovaniya Zemli iz kosmosa.* 2017. № 3. P. 40–52. (In Russian).
- Forman R.T.T., Godron M.* *Landscape Ecology.* New York: John Wiley & Sons. 1986. 619 pp.
- Formozov A.N.* Zveri, ptitsy i ikh vzaimosvyazi so sredoy obitaniya [Animals, birds and their relationship with the habitat]. M.: Nauka, 1976. 309 p. (In Russian).
- Fridland V.M.* *Struktura pochvennogo pokrova* [The structure of the soil cover]. M. Mysl', 1972. (In Russian).
- Gallé L., Margóczy K., Kovács É., Györffy Gy., Körmöczy L., Németh L.* River valleys: Are they ecological corridors? // *Tiscia.* 1995. V. 29. P. 53–58.
- Geptner V.G., Nasimovich A.A., Bannikov A.G.* Mlekopitayushchiye Sovetskogo Soyuz. V. 1. Parnokopytnyye i neparnokopytnyye [Mammals of the Soviet Union. V. 1. Unedged and unequated]. M.: Vysshaya shkola. 1961. 776 p. (In Russian).
- Geptner V.G., Sludskiy A.A.* Mlekopitayushchiye Sovetskogo Soyuz. V. 2 (Ch. 2). Khishchnyye. Giyeny i koshki [Mam-mals of the Soviet Union. V. 2 (Part 2). Predatory. Hyenas and Cats]. M.: Vysshaya shkola. 1972. 552 p. (In Russian).
- Gorobeyko V.V., Kuznetsov K.A., Rostova S.A.* O proyekt-tirovaniy Pompeyevskogo natsional'nogo parka [On the design of the Pompeevsky National Park] // XII Dal'nevostochnaya konferentsiya po zapovednomu delu. *Materialy konferentsii.* Birobidzhan, 10–13 oktyabrya 2017 g. Upravleniye Rosprirodnadzora po Yevreyskoy avtonomnoy oblasti, g. Birobidzhan. P. 12–15. (In Russian).
- Gu J, Yu L, Hua Ya, Yao N, Heng B, Qi J, Long Z, Yao M, Huang Ch, LI Z, Lang J, Jiang G, Ma J.* A comparison of food habits and prey preferences of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at the southwest Primorskii Krai in Russia and Hunchun in China // *Integrative Zoology.* 2018. V. 13. P. 595–603.
- Guisan A., Zimmermann N.E.* Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological Modelling.* 2000. V. 135. P. 147–186.
- Hardt R.A., Forman R.T.T.* Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines // *Ecology.* 1989. V. 70. P. 1252–1260.
- Hernandez-Blanco J.A., Naidenko S.V., Chistopolova M.D., Lukarevskiy V.S., Kostyrya A., Rybin A., Sorokin P.A., Litvinov M.N., Kotlyar A.K., Miquelle D.G., Rozhnov V.V.* Social structure and space use of Amur tigers (*Panthera tigris* Temminck, 1884) in Southern Russian Far East based on GPS telemetry data // *Integrative Zoology.* 2015. V. 10. P. 365–375.
- Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences. *Investigation Report on Mammals in Northeast China.* Science Press, 1958.
- Jaeger J.A.G.* Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation // *Landscape Ecol.* 2000. V. 15. P. 115–130.
- Jordan C.F.* Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor // *Ecology.* 1969. V. 50. № 4. P. 663–666.
- Jorgensen S.E., Svirezhev Y.M.* *Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems.* Copenhagen: Pergamon. 2004. 380 p.
- Kastrikin V.A., Parilov M.P., Kochetkov D.N., Antonov A.I., Sonin P.L., Blidchenko E. Yu., Yachmennikova A.A., Naydenko S.V., Ernandes-Blanco Kh.A., Chistopolova M.D., Rozhnov V.V.* Vliyaniye reintroduktsii tigra (*Panthera tigris altaica*) na gruppirovku volkov (*Canis lupus*) v Khinganskom zapovednike [The impact of tiger reintroduction (*Panthera tigris altaica*) on the grouping of wolves (*Canis lupus*) in the Khingan reserve] // *Materialy mezhdunarodnoy rabochey vstrechi po reabilitatsii i reintroduktsii krupnykh khishchnykh mlekopitayushchikh.* Moskva, 25–27 noyabrya 2015 g. M.: T-vo nauchnykh izdaniy KMK. 2015. P. 130. (In Russian).
- Karagicheva J., Rakhimberdiev E., Dobrynin D., Saveliev A., Rozenfeld S., Pokrovskaya O., Stahl J., Prop J., Litvin K.* Individual inter-annual nest-site relocation behaviour

- drives dynamics of a recently established Barnacle Goose *Branta leucopsis* colony in sub-arctic Russia // *Ibis*. 2011. V. 153. P. 622–626.
- Kerley L.L., Mukhacheva A.S., Matyukhina D.S., Salmanova E., Salkina G.P., Miquelle D.G. A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica* Timminck, 1884) at three sites in the Russian Far East // *Integrative Zoology*. 2015. V. 10. P. 354–64.
- Kniznikov Yu.F., Kravtsova V.I., Tutubalina O.V. Aerokosmicheskiye metody geograficheskikh issledovaniy: Ucheb. dlya stud. vyssh. ucheb. Zavedeniy [Aerospace methods of geographical research: Proc. for stud. higher studies. Institutions]. M.: Izd. tsentr «Akademiya». 2004. 336 p. (In Russian).
- Kotlov I.P., Puzachenko Yu.G. Struktura rel'yefa russkoy ravniny kak landshaftoobrazuyushchego faktora [The structure of the relief of the Russian plain as a landscape-forming factor] // *Trudy Mezhdunarodnoy shkoly-konferentsii "Landshaftnoye planirovaniye"*. Geograficheskiy fakul'tet MGU im. M.V. Lomonosova. 2006. P. 166–172. (In Russian).
- Kozlov D.N., Puzachenko M. Yu., Fedyayeva M.V., Puzachenko Yu.G. Otobrazheniye prostranstvennogo var'irovaniya svoystv landshaftnogo pokrova na osnove distantsionnoy informatsii i tsifrovoy modeli rel'yefa [Mapping of spatial variation of landscape cover properties based on distance information and digital elevation model] // *Izvestiya RAN. Ser. geograf.* 2008. № 4. P. 112–124. (In Russian).
- Kuzyakin V.A. Uchot chislennosti okhotnich'ikh zhivotnykh [Accounting for the number of game animals]. M: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2017. 320 p. (In Russian).
- Latham J., Staines B.W., Gorman M.L. Comparative feeding ecology of red (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in Scottish plantation forests // *J. Zool.* 1999. V. 247. P. 409–418.
- Lamberson R.H., McKelvey R., Noon B.R., Voss C. A dynamic analysis of northern spotted owl viability in a fragmented forest landscape // *Conservation Biology*. 1992. V. 6. № 4. P. 1–8.
- Lek S., Delacoste M., Baran P., Dimopoulos I., Lauga J., Aulagnier S. Application of neural networks to modelling nonlinear relationships in ecology // *Ecological Modelling*. 1996. V. 90. P. 39–52.
- Levin R. Extinctions // In: Gertenhaber M. (ed.). *Some Mathematical Questions in Biology*. V. 2. P. 77–107. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*. Providence, Rhode Island: Amer. Math. Soc., 1970.
- Matyuskin E.N. Razmernyy kriteriy i funktsii zapovednykh territoriy v sokhraneni bioticheskogo raznoobraziya [Dimensional criterion and functions of protected areas in the conservation of biotic diversity] // *Prirodookhrannyye territorii i akvatorii Dal'nego Vostoka i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya. Tezisy nauch. dokl. konf. Vladivostok*. 1991. P. 19–21. (In Russian).
- Ma Fu, Zhang Jianlong. Investigation of Key Terrestrial Wildlife Resources in China. China Forestry Publishing House, 2009.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: University Press. 1967. 203 p.
- Manel S., Dias J.-M., Ormerod S.J. Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: a case study with a Himalayan river bird // *Ecological Modelling*. 1999. V. 120. P. 337–347.
- Margule C.R., Austin M.P., Mollison D., Smith F. Biological Models for Monitoring Species Decline: The Construction and Use of Data Bases [and Discussion] // *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 1994. V. 344. № 1307. P. 69–75.
- Matyushkin E.N. O prioritetakh nauchnykh issledovaniy v zapovednikakh Rossii [On the priorities of scientific research in the reserves of Russia] / V «Izbrannyye trudy». Otv. red. Kuleshova L.V., Mikhaylov K.G., Rozhnov V.V. M. T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2005. P. 641–650. (In Russian).
- McGarigal K., Cushman S.A., Ene E. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. 2012. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- McKelvey K., Noon B.R., Lamberson R. Conservation planning for species occupying fragmented landscapes: the case of the northern spotted owl // In: Kingsolver J., Kareiva P., Hyey R. (eds.). *Biotic interactions and global change*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 1992. P. 338–357.
- Miquelle D.G., Rozhnov V.V., Rybin A.N., Rybin N.N., Seryodkin I.V., Petrunenko Yu.K., Sonin P.L., Blidchenko E. Yu., Yachmennikova A.A., Sorokin P.A., Chistopolova M.D., Hernandez-Blanco J.A., Naidenko S.V. Food habits of tiger cubs released into the Pri-Amur region of the Russian Far East // *Proceedings of the international workshop on rehabilitation and reintroduction of large carnivores Moscow, November 25–27, 2015*. P. 107
- Miquelle D.G., Smirnov E.N., Quigley H.G., Hornocker M.G., Nikolaev I., Matyushkin E.N. Food habits of Amur tigers in Sikhote-Alin Zapovednik and the Russian Far East, and implications for conservation // *Journal of Wildlife Research*. 1996. V. 1. P. 138–47.
- Mladenoff D.J., Sickley T.A., Haight R.G., Wydewen A.P. A Regional Landscape Analysis and Prediction of Favorable Gray Wolf Habitat in the Northern Great Lakes Region // *Conservation Biology*. 1995. V. 9. № 2. P. 279–294.
- Mladenoff D.J., Sickley T.A., Wydewen A.P. Predicting gray wolf landscape recolonization: logistic regression models vs. new field data // *Ecological Applications*. 1999. V. 9. № 1. P. 37–44.
- Monserud R.A., Leemans R. Comparing global vegetation maps with the Kappa statistic // *Ecological Modelling*. 1992. V. 62. P. 275–293.
- Mikell D. Dzh., Rozhnov V.V., Rybin A.N., Rybin N.N., Serezhkin I.V., Petrunenko Yu.K., Sonin P.L., Blidchenko E. Yu., Yachmennikova A.A., Sorokin P.A., Chistopolova M.D., Ernandes-Blanco

- Kh.A., Naydenko S.V.* Osobennosti pitaniya tigryat, vypushchennykh v prirodu v Priamur'ye, Dal'nii Vostok Rossii [The feeding habits of cubs released into nature in the Amur region, the Russian Far East] // *Materialy Mezhdunarodnoy rabochey vstrechi po reabilitatsii i reintroduktsii krupnykh khishchnykh mlekopitayushchikh*. Moskva, 25–27 noyabrya 2015 g. M.: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2015. P. 106. (In Russian).
- Nasimovich A.A.* Ekologicheskiye adaptatsii k ekstremal'nym usloviyam zimnego obitaniya u kopytnykh zhivotnykh na territorii SSSR [Ecological adaptations to extreme conditions of winter habitat in ungulates on the territory of the USSR] // *V kn.: Adaptatsii zhivotnykh k zimnim usloviyam*. M.: Nauka, 1980. P. 58–64. (In Russian).
- Neilson R.P.* A Model for Predicting Continental-Scale Vegetation Distribution and Water Balance // *Ecological Applications*. 1995. V. 5. № 2. P. 362–385.
- Otchet «Opredeleniye tselesoobraznosti sozdaniya osobo okhranyayemoy prirodnoy territorii v bassejne reki Pompeyevki (Yevreyskaya avtonomnaya oblast')» [Report "Determination of the feasibility of creating a specially protected natural area in the Pompeyevka River Basin (Jewish Autonomous Region)"]. Birobidzhan, 2004. 61 p. (In Russian).
- Patton D.R.* A diversity index for quantifying habitat "edge" // *Wildl. Soc. Bull.* 1975. V. 3. P. 171–173.
- Polkovnikova O.N.* Amurskiy tigr v Yevreyskoy avtonomnoy oblasti. Retrospektivnyy analiz [Amur tiger in the Jewish Autonomous Region. Retrospective analysis] // *Regional'nyye problemy*. 2015. V. 18. № 1. P. 31–34. (In Russian).
- Polkovnikova O.N., Kalinin A. Yu.* Rezul'taty reintroduktsii tigrity Zolushki na territoriyu zapovednika «Bastak» [The results of the reintroduction of the Cinderella tigress on the territory of the reserve "Bastak"] // *Regional'nyye problemy*. 2016. V. 19. № 3. P. 103–107. (In Russian).
- Puzachenko Yu.G., Sankovskiy A.G.* Klimaticheskaya obuslovlennost' chistoy produktsii biosfery [Climatic conditionality of the net production of the biosphere] // *Izvestiya RAN. Ser. geograf.* 2005. № 5. P. 5–19. (In Russian).
- Puzachenko Yu.G., Zheltukhin A.S., Sandlerskiy R.B.* Organizatsiya zimnikh marshrutnykh uchetov s ispol'zovaniyem GPS i distantsionnoy informatsii [Organization of winter route surveys using GPS and remote information] // *Vestnik okhotovedeniya*. 2010. V. 7. № 1. P. 98–117. (In Russian).
- Revutskaya O.L., Fetisov D.M.* Prostranstvennoye raspredeleniye okhotnich'ikh zhivotnykh yevreyskoy avtonomnoy oblasti v zavisimosti ot lesistosti territorii [The spatial distribution of hunting animals of the Jewish autonomous region, depending on the forest land area] // *Regional'nyye problemy*. 2015. V. 18. № 4. P. 52–59. (In Russian).
- Rozhnov V.V., Naydenko S.V., Ernandes-Blanko Kh.A., Chistopolova M.D., Sorokin P.A., Yachmennikova A.A., Blidchenko E. Yu., Kalinin A. Yu., Polkovnikova O.N., Kastrikin V.A.* Vossozdaniye v Rossii gruppirovki amurskikh tigrov na severo-zapade areala: Rezul'taty raboty po proyektu Postoyanno deystvuyushchey ekspeditsii RAN «Izucheniye i sokhraneniye amurskogo tigra na Dal'nem Vostoke Rossii» [Recreation in Russia of a group of Amur tigers in the north-west of the range: Results of the project of the Permanent Expedition of the Russian Academy of Sciences "Study and Preservation of the Amur Tiger in the Far East of Russia"] // *Mezhdunarodnyy nauchno-prakticheskiy simpozium «Sokhraneniye populyatsii amurskogo tigra: itogi, problemy i perspektivy»*. Sbornik materialov. 28–29 iyunya 2018, Rossiya, Khabarovsk. 2018a. P. 18–26. (In Russian).
- Rozhnov V.V., Yachmennikova A.A., Naydenko S.V., Ernandes-Blanko Kh.A., Chistopolova M.D., Sorokin P.A., Dobrynin D.V., Sukhova O.V., Poyarkov A.D., Dronova N.A., Trepet S.A., Pkhitikov A.B., Pshegusov R. Kh. Magomedov M.-R.D.* Monitoring peredneaziatskogo leoparda i drugikh krupnykh koshek [Monitor the Persian leopard and other large cats]. M.: T-vo nauchnykh izdaniy KMK. 2018b. 121 p. (In Russian).
- Sanderson E.W., Redford K.H., Chetkiewicz Ch-L.B., Medellin R.A., Rabinowitz A.R., Robinson J.G., Taber A.B.* Planning to Save a Species: the Jaguar as a Model // *Conservation Biology*. 2002. V. 16. № 1. P. 58–72.
- Sandlerskiy R.B., Puzachenko Yu.G.* Termodinamika biogeotsenozov na osnove distantsionnoy informatsii [Thermodynamics of biogeocenoses on the basis of remote information] // *Zhurn. obshchey biologii*. 2009. V. 70. № 2. P. 121–142. (In Russian).
- Storms D., Aubry P., Hamann J-L., Saïd S., Fritz H. Saint-Andrieux C., Klein, F.* Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus* // *Wildlife Biology*. 2008. V. 14. № 2. P. 237–250.
- Sugimoto T., Aramilev V.V., Nagata J., Mccullough D.R.* Winter food habits of sympatric carnivores, Amur tigers and Far Eastern leopards, in the Russian Far East // *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde*. 2016. V. 81. P. 214–8.
- Sukhova O.V., Kalinin A.YU., Polkovnikova O.N., Polkovnikov I.L., Dobrynin D.V., Yachmennikova A.A., Ernandes-Blanko Kh.A., Blidchenko Ye.YU., Naydenko S.V., Chistopolova M.D., Rozhnov V.V.* Snezhnyy pokrov v rayone zapovednikov «Ussuriyskiy» DVO RAN i «Bastak»: sravnitel'nyy analiz yego vliyaniya na peremeshcheniye tigrov [Snow cover in the area of the Ussuriysky reserves of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences and Bastak: a comparative analysis of its impact on the movement of tigers] // *Materialy mezhdunarodnoy rabochey vstrechi po reabilitatsii i reintroduktsii krupnykh khishchnykh mlekopitayushchikh*. Moskva, 25–27 noyabrya 2015 g. M.: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2015. P. 94. (In Russian).
- Wan Huawei, Xia Lin, Hou Peng.* Assessment of the changes in the number of terrestrial vertebrates and habitat in Northeast China over the last 40 years // *Acta Ecologica Sinica*. 2018. V. 16. P. 5649–5658.

- Wood S.N. Fast stable direct fitting and smoothness selection for generalized additive models // J.R. Statist. Soc. 2008. V. 70. № 3. P. 495–518.
- Yudakov A.G., Nikolayev I.G. Ekologiya amurskogo tigra. Po zimnim stacionarnym nablyudeniya 1970–1973 gg. v zapadnoy chasti Srednego Sikhote-Alinya [of the Amur tiger. For winter stationary observations 1970–1973 in the western part of Middle Sikhote-Alin]. M.: Nauka. 1987. 152 s.
- Yudin V.G., Yudina Ye.V. Tigr Dal'nego Vostoka Rossii [Tiger of the Far East of Russia]. Vladivostok: Dal'nauka. 2009. 485 p. (In Russian).
- Zheltukhin A.S., Puzachenko Yu.G., Sandler'skiy R.B. Otsenka kachestva mestoobitaniy zivotnykh na osnove ucheta sledovoy aktivnosti i distantsionnoy informatsii [Estimation of the quality of animal habitats based on tracking of trace activity and remote information] // Sibirskiy ekologicheskiy zhurn. 2009. № 3 (16). P. 341–351. (In Russian).
- Zheltukhin A.S., Kotlov I.P., Krenke A.S., Puzachenko Yu.G., Sandler'skiy R.B. Informatsionnoye obespecheniye ustoychivogo regional'nogo razvitiya na osnove zapovednikov (opyt tsentral'no-lesnogo gosudarstvennogo prirodno biosfernogo zapovednika) [Informational support of sustainable regional development on the basis of reserves (the experience of the central forest state natural biosphere reserve)] // Izv. Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. 2011. V. 13. № 1 (6). P. 1508–1516. (In Russian).
- Zimmerman F., Breitenmoser U. A distribution model for the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in the Jura Mountains, Switzerland // In: Predicting Species Occurrences: Issues of Scale and Accuracy, Chapter 58. Royle J., Link W., Sauer J. (Eds.). California, USA: Island Press, Covello. 2001. P. 653–659.