УДК 599.742.7(571.6)001.572

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ АМУРСКОГО ТИГРА С ПОМОЩЬЮ МАТРИЦЫ ЛЕСЛИ

Е.В. Тарасова

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Владивостокский государственный университет экономики и сервиса», г. Владивосток

Аннотация
Представлена модель Лесли, описывающая динамику популяции Амурского тигра. Произведено сравнение расчетных значений с результатами регулярных учетов численности популяции в 1959-2005 годах. Проанализированы причины расхождений между расчетными и учетными данными, предложены пути дальнейшего совершенствования модели.

Ключевые слова
Матрица Лесли, математическая модель, динамика популяции, Амурский тигр.

Матричная модель для описания динамики численности популяций, стратифицированных по возрастным группам, была предложена Лесли (Leslie) в работах [1], [2] и с тех пор получила широкое распространение при описании динамики самых различных популяций, как растительных, так и животных организмов ([3], [4]) .

Суть ее заключается в следующем. Пусть популяция содержит n возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени (например, t_0) популяцию можно охарактеризовать вектор-столбцом

$$X(\mathrm{t}_0) = \begin{vmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \dots \\ x_n(t_0) \end{vmatrix},$$

где $x_i(t_0)$ - численность *i*-й возрастной группы $(1 \le i \le n)$. Вектор-столбец $X(t_1)$, характеризующий популяцию в следующий момент времени t_1 связан с вектором $X(t_0)$ через матрицу перехода *L*: $X(t_1)=L\,X(t_0)$ следующего вида

$$L = \left\| \begin{matrix} 0 & 0 & 0 & 0 & \alpha_k & \alpha_{k+1} & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ & & & & & & & \\ & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \beta_{n-1} & 0 \end{matrix} \right\| .$$

В первой строке у этой матрицы стоят коэффициенты рождаемости для *i*-го возраста ($k \le i \le k+p$), под диагональю – коэффициенты выживаемости для *j*-го возраста ($1 \le j \le n-1$), а остальные элементы равны нулю.

Такой вид матрицы базируется на предположении, что за единичный промежуток времени особи *j*-й группы переходят в *j+1*-ю, при этом часть из них погибает, а у особей *i*-й группы рождается за этот период потомство. Тогда первая компонента вектора $X(t_1)$ будет равна

$$x_1(t_1) = \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0) = \alpha_k x_k(t_0) + \alpha_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \ldots + \alpha_{k+p} x_{k+p}(t_0) \quad ,$$

где $\alpha_i x_i(t_0)$ ($k \le i \le k+p$) - число особей, родившихся от *i*-й возрастной группы, а вторая и последующие – $x_l(t_1) = \beta_{l-1} x_{l-1}(t_0)$ $(2 \le l \le n, 0 \le \beta_{l-1} \le 1)$, где β_{l-1} – коэффициент выживаемости при переходе от *l-1*-го возраста ко *l*-му.

Таким образом, зная структуру матрицы *L* и начальное состояние популяции – вектор-столбец $X(t_0)$, – можно прогнозировать состояние популяции в любой наперед заданный момент времени t_i

$$\begin{aligned} &X(t_1) = LX(t_0); \\ &X(t_2) = LX(t_1) = LLX(t_0) = L^2(t_0); \\ &X(t_i) = LX(t_{i-1}) = L^i X(t_0). \end{aligned}$$

В реальности коэффициенты рождаемости и смертности могут сложным образом зависеть от общей численности популяции, соотношения ее компонент, а также от условий среды обитания. Если же в модели эти коэффициенты являются константами, то при применении модели Лесли, в зависимости от их конкретных значений, возможны несколько сценариев: либо численность популяции будет стремиться к нулю, либо она, начиная с некоторого момента времени, станет постоянной или будет постоянно возрастать, причем соотношение между различными возрастами в ней стабилизируется.

Объектом для моделирования нами был выбран амурский (уссурийский) тигр (Panthera tigris altacia) – самый крупный из ныне живущих представитель семейства кошачьих на Земле. Он обитает на юге Дальнего Востока России. Незначительное число этих зверей осталось в Китае и, возможно, в Корее. В неволе тигр способен прожить до 25-30 лет, но в природе продолжительность его жизни не превышает 15 лет. Начиная с трехлетнего возраста самка тигра способна рожать и сохраняет эту способность до конца жизни. Раз в 2-3 года она рожает в среднем 2-3 котёнка. В первые два года жизни смертность молодых тигров составляет примерно 50%. Вышеприведенные сведения почерпнуты нами в следующих источниках: [5], [6], [7], [8]. Данных по уровню смертности взрослых особей обнаружить не удалось.

Начиная с 50-х годов XX века производятся регулярные учеты численности амурских тигров в России. Данные этих учетов сведены в нижеследующую таблицу (по [8] и [9]).

Таблица 1.

Распределение и численность амурских тигров на Дальнем Востоке России.

Год	Приморский край	Хабаровский край	Всего особей
1959	55-65	35	90-100
1965	70	-	-

1970	129-131	20	149-151
1976	-	-	160-170
1979	172-195	34	206-229
1985	210-220	-	240-250
1990	338-350	-	-
1996	351-405	64-71	415-476
2005	357-425	71-77	428-502

На основании всех этих данных мы постараемся рассчитать необходимые параметры для модели с постоянными коэффициентами. За единицу времени в нашей модели мы выбираем один год. Тогда размерность n вектора-столбца X и матрицы L равна 15.

Теперь определимся с коэффициентами рождаемости α_i $(k \le i \le k+p)$. Поскольку половая зрелость у самок наступает в три года, то k=3, а $k+p=n$=15. С учетом вышеприведенных данных по частоте рождаемости тигрят и их количеству в одном помёте, можно считать, что у одной самки раз в год рождается в среднем один тигренок, но, так как мы должны учитывать и самцов, то, считая, что соотношение полов в популяции равно 1:1, это число следует разделить на 2. Поскольку данных о зависимости плодовитости тигриц от возраста мы не нашли, окончательно принимаем α_i=0,5 $(3 \le i \le 15)$.

Рассчитаем коэффициенты выживаемости. Смертность котят до 3-х лет равна 50%, что соответствует коэффициентам $\beta_1 = \beta_2$=0,71. Как мы уже указывали, коэффициентов для взрослых тигров в доступных источниках найти не удалось. Тогда решено было подобрать их таким образом, чтобы значения для численности популяции, полученные путем вычислений, максимально соответствовали данным наблюдений.

Для этого с помощью программы Excel была создана матричная модель

Лесли, и проведены необходимые численные эксперименты, в результате которых для коэффициентов $\beta_3 = ... = \beta_{15}$ было выбрано значение 0,815.

В итоге, матрица L приобрела вид

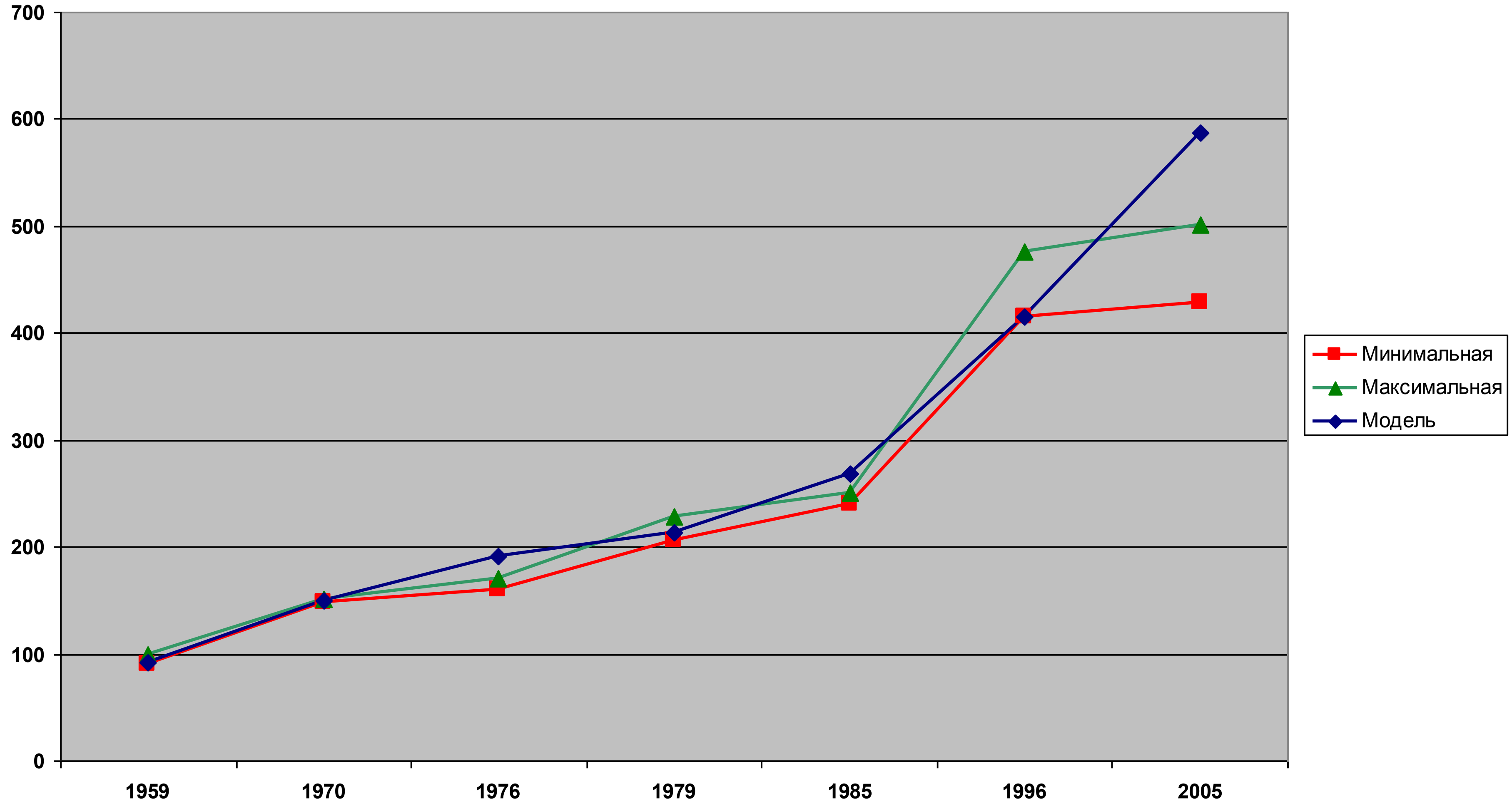
$$L = \left\| \begin{array}{ccccccc} 0 & 0 & 0,5 & 0,5 & & 0,5 & 0,5 \\ 0,71 & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0,71 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,815 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,815 & & 0 & 0 \\ & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & & 0,815 & 0 \end{array} \right\| .$$

Старшее (главное) собственное число матрицы λ=1,0387, что означает возрастание численности популяции в каждый последующий момент времени, а соответствующий ему собственный вектор V^T= (0,7011; 0,4793; 0,3276; 0,2571; 0,2017; 0,1583; 0,1242; 0,0975; 0,0765; 0,0600; 0,0471; 0,0369; 0,0290; 0,0227; 0,0178) задает устойчивую возрастную структуру популяции (соотношение возрастных групп внутри популяции).

Как уже указывалось, если в течение определённого промежутка времени с популяцией не происходит никаких катаклизмов, то её возрастная структура становится устойчивой и определяется коэффициентами выживаемости: $x_{i+1} = \beta_i x_i$ $(1 \le i \le n-1)$. Поэтому для вектор-столбца $X(t_0)$, соответствующему состоянию популяции амурского тигра в 1959 году была выбрана именно такая структура.

Общее число тигров мы положили равным 90. Полученные в результате вычислений значения численности всегда округлялись до целых чисел. Результаты вычислений представлены на графике, размещенном на следующей странице.

Оценки численности популяции амурского тигра



Как можно видеть из графика, применение модели Лесли для расчета динамики популяции амурского тигра дало хорошие результаты для периода с 1959 по 1996 год: полученные в результате вычислений значения либо соответствовали данным наблюдений, либо незначительно от них отличались, фиксируя увеличение численности примерно в 1,5 раза каждые 10 лет. Картина изменилась для последнего периода наблюдений. Модель дала очередное увеличение численности за 9 лет в 1,4 раза, тогда как данные обследований показали стабилизацию численности популяции.

На наш взгляд, это произошло по следующей причине. Начиная с начала освоения русскими территории обитания амурского тигра, происходило непрерывное уничтожение этих животных. Так продолжалось вплоть до введения запрета охоты на них в 1947 году, после чего началось постепенное восстановление численности популяции.

Поскольку, по оценкам ученых, за годы интенсивной охоты первоначальная численность популяции сократилась примерно в 20 раз – с 1000 до 50 особей ([9], [10]) – увеличение её в первые годы происходило в условиях избытка кормовых и пространственных ресурсов. В конце XX – начале XXI века этот процесс завершился – численность популяция достигла своего естественного предела. Почему это произошло при вдвое меньшей численности, чем это было в XIX веке, также находит разумное объяснение: за годы интенсивной хозяйственной деятельности человека площадь территорий, пригодных для обитания амурских тигров значительно сократилась.

Таким образом, предложенная нами матрица Лесли с постоянными коэффициентами может быть использована для моделирования динамики популяции Амурского тигра в период с 1959 (или даже с 1947) по 1996 годы. Для описания динамики популяции этого животного в последующий период, в связи с изменившимися внешними условиями, необходимо строить матрицу Лесли с другими значениями коэффициентов рождаемости и выживаемости, перейдя в результате к модифицированной двухматричной модели, аналогично тому, как это предложено в [11]. К сожалению, отсутствие достаточного количества исходной информации не позволяет построить такую модель в настоящее время.

Список литературы

1. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics / Biometrica.– 1945.–V.33, N3.– P.183-212.
2. Leslie P.H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. Biometrica, V.35, 1948.
3. Розенберг Г.С. Применение модели Лесли для описания возрастной структуры ценопопуляции овсеца Шелля [*Helictotrichon schellianum (Hack.) Kitag.*] // Биол. науки. – 1982. – № 9. – С. 64-71.
4. Романов М.С., Мастеров В.Б. Матричная модель популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине // Математическая биология и биоинформатика. – 2008, том 3, № 2. – С. 36-49.
5. Кречмар М. А. Полосатая кошка, пятнистая кошка. – Москва: Издательский дом «Бухгалтерия и банки», 2008. – 416с.
6. Юдин В.Г., Баталов А.С., Дунишенко Ю.М. Амурский тигр. – Хабаровск: Издательский дом «Приамурские ведомости», 2006. – 88с.
7. Николаев И.Г. Амурский тигр. – [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://www.fegi.ru/PRIMORYE/ ANIMALS/tiger.htm
8. Дунишенко Ю.М. Амурский тигр. – [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://www.wf.ru/tiger/tiger_ru.html.
9. Численность, структура ареала и состояние среды обитания Амурского тигра на Дальнем Востоке России. – [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://www.wcsrussia.org/DesktopModules/Bring2mind/DMX/ Download.aspx?EntryId=3204&PortalId=32&DownloadMethod=attachment.
10. История изучения Амурского тигра в России. – [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://premier.gov.ru/patron/tiger/history#

11. Герасин С.Н., Балакирева А.Г. Моделирование циклических колебаний в модифицированной модели Лесли. – [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://www.imath.kiev.ua/~congress2009/Abstracts/Balakireva.pdf