УДК 599.742.7(571.6)001.572

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ АМУРСКОГО ТИГРА С ПОМОЩЬЮ ДВУХМАТРИЧНОЙ МОДЕЛИ ЛЕСЛИ

Тарасова Е. В.

ФГБОУ ВО «Владивостокский государственный университет экономики и сервиса», Владивосток, e-mail: goracievich@mail.ru

Построена двухматричная модель Лесли, описывающая динамику популяции Амурского тигра на территориях Приморского и Хабаровского краев. Первая матрица предназначена для моделирования динамики популяции в фазе роста численности, вторая – в фазе стабилизации. При определении размерности матриц, значений коэффициентов рождаемости и выживаемости использованы данные по биологии вида из различных источников, а также данные переписей 1959–2015 годов. Переход с первой матрицы на вторую произошел при достижении численности популяции значения порядка 475 особей, что обусловлено достижением численности популяции предельного значения при существующих кормовых и пространственных ресурсах, необходимых для ее существования на данных территориях. Проведено сравнение полученных в результате применения модели данных с данными переписей, а также обсуждение особенностей ее применения.

Ключевые слова: матрица Лесли, математическая модель, динамика популяции, Амурский тигр.

MODELING THE DYNAMICS OF THE SIBERIAN TIGER POPULATION USING TWO-MATRIX MODEL LESLIE

Tarasova E. V.

Federal State Educational Institution of Higher Education "Vladivostok State University of Economics and Service", Vladivostok, e-mail: goracievich@mail.ru

A two-matrix Leslie model was created which describes the population dynamics of the Siberian tiger within the territories of Primorsky Kray and Khabarovsk Kray. The first matrix is designed to simulate the population dynamics in the population development phase, and the second – in the stationary phase. Biological data on the species from various sources, as well as the data of the censuses conducted from 1959 to 2015 were used when determining the dimensions of the matrices, the values of birth rates and survival indexes. The transition from the first matrix to the second one took place when the population size was approximately 475 individuals, which has been predetermined by the population size having achieved its upper limit under the existing forage and spatial resources required for the population's existence within those territories. A comparison between the data obtained as a result of applying the data model and the data obtained during the censuses was made, some special aspects of applying the data model were discussed as well.

Keywords: Leslie matrix, mathematical model, population dynamics, the Siberian tiger.

Данная работа является продолжением и развитием работы [7], поэтому представленные здесь результаты будут частично повторять результаты из этой работы.

Матричная модель для описания динамики численности популяций, структурированных по возрастным группам, была предложена Лесли (Leslie) в работах [9], [10]. Суть модели Лесли состоит в следующем. Пусть популяция разделена на n возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени (например, t_0) популяцию можно охарактеризовать вектор-столбцом,

$$X\,(t_0)=\begin{vmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \ldots \\ x_n(t_0) \end{vmatrix},$$

где $x_i(t_0)$ – численность(t_0) 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

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

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 возрастной 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

$$X(t_1)=L\,X(t_0);\ \ X(t_2)=L\,X(t_1)=L^2\,X(t_0);\ \ X(t_i)=L\,X(t_{i-1})=L^i\,X(t_0).$$

Согласно теореме Перрона – Фробениуса, матрица Лесли имеет единственное положительное собственное значение λ такое, что для любого другого собственного значения r этой же матрицы выполняется условие $|r| \le \lambda$. Это собственное значение называется доминирующим, старшим или главным и характеризует скорость размножения популяции. Если все элементы матрицы являются константами, то, в зависимости от значения λ, возможен один из трех сценариев развития популяции. Если $\lambda<1$, то численность популяции будет стремиться к нулю, если $\lambda>1$, то будет постоянно возрастать. Наконец, если $\lambda=1$, то численность популяции, начиная с некоторого момента времени, станет постоянной, при этом соотношение между различными возрастами в ней стабилизируется. В реальности коэффициенты рождаемости и смертности могут сложным образом зависеть от общей численности популяции, соотношения ее компонент, а также от изменения условий среды обитания.

Объектом для моделирования был выбран амурский (уссурийский) тигр (Panthera tigris altacia), обитающий на юге Дальнего Востока России, а также, в Китае и, возможно, в Корее.

Начиная с 50-х годов XX века в Российской Федерации проводятся регулярные учеты численности амурских тигров, последняя из которых прошла в 2015 году. Данные этих учетов сведены в нижеследующую таблицу (по [5], [2] и [6]).

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
2015	380-415	100-125	480-540

На основании данных учетов 1959–2005 гг., а также сведений о рождаемости и смертности в популяции, почерпнутых нами в различных источниках ([2], [4], [8]), была построена модель Лесли [7].

За единицу времени был выбран один год. Поскольку в природе продолжительность жизни амурского тигра не превышает 15 лет, то. n вектора-столбца X и матрицы L была положена равной 15. 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. Считая, что плодовитость тигриц от возраста не зависит и, принимая соотношение полов в популяции равным 1:1, для коэффициентов рождаемости были установлены значения $\alpha_1= \alpha_2=0, \alpha_i=0,5\ (3\leq i\leq 15)$.

Согласно источникам, смертность котят до 3-х лет равна примерно 50 %, что соответствует коэффициентам выживаемости $\beta_1=\beta_2=0,71$. Поскольку данных по смертности взрослых тигров в доступных источниках найти не удалось, решено было подобрать для них коэффициенты выживаемости таким образом, чтобы значения для численности популяции, полученные путем вычислений, максимально соответствовали данным учетов (на тот момент 1959–2005 гг.). Для этого с помощью программы Excel была создана матричная модель Лесли, и проведены необходимые численные эксперименты, в результате которых для коэффициентов $\beta_3=\ldots=\beta_{14}$ было выбрано значение 0,815.

В итоге, матрица Лесли приобрела вид

$$L1=\begin{Vmatrix} 0 & 0 & 0,5 & 0,5 & & 0,5 & 0,5 \\ 0,71 & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0,71 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,815 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,815 & & 0 & 0 \\ & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & & 0,815 & 0 \end{Vmatrix}.$$

Старшее собственное число матрицы λ_1=1,0387, что означает возрастание численности популяции в каждый последующий момент времени, а соответствующий ему собственный вектор V_1^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) с течением времени формирует устойчивую возрастную структуру популяции (соотношение возрастных групп внутри популяции).

Для вектор-столбца $X(t_0)$, соответствующему состоянию популяции амурского тигра в 1959 году, была выбрана структура этого собственного вектора. Общее число тигров мы положили равным 90. Полученные в результате вычислений значения численности всегда округлялись до целых чисел. Результаты вычислений представлены на приведенном ниже графике. Как можно из него видеть, 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 тенденцию к стабилизации численности популяции.

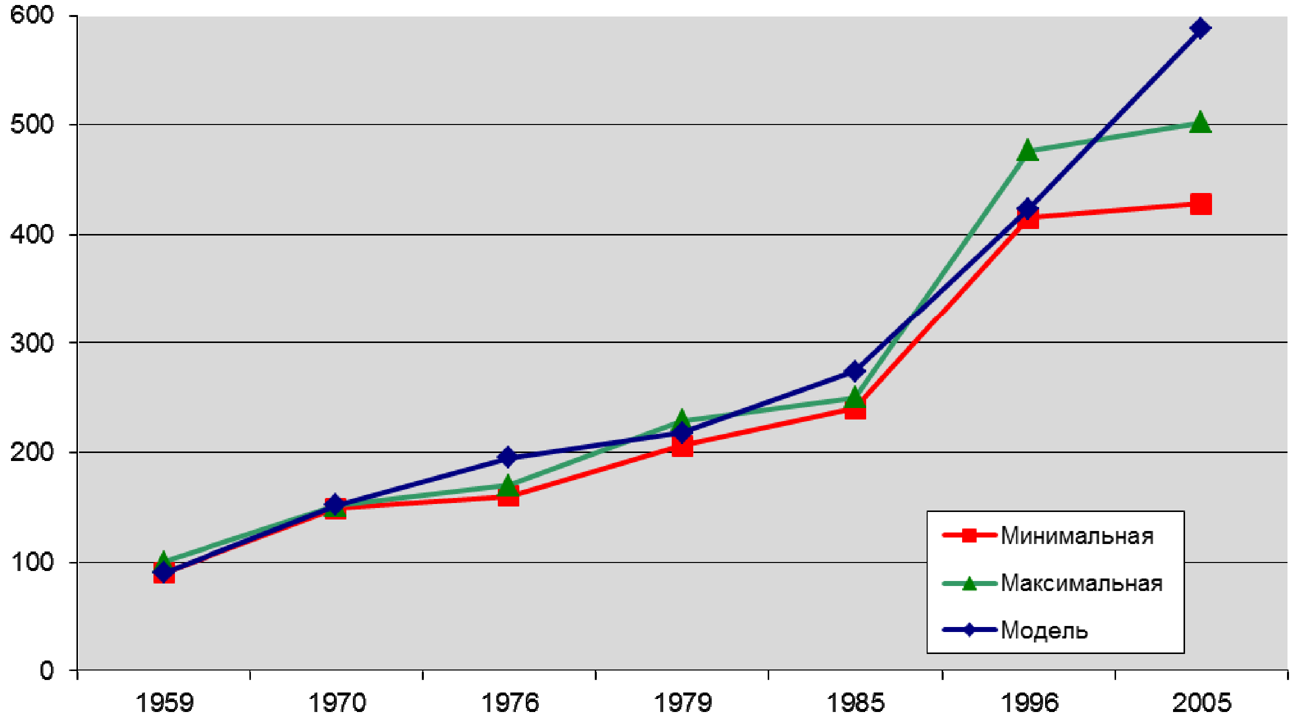

Рис.1. Оценки численности популяции амурского тигра в 1959–2005 гг. по данным учетов и с помощью одноматричной модели Лесли

Этот факт нашел следующее объяснение. За годы освоения русскими территории обитания амурского тигра, начиная с 60-х годов XIX века, 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 ([5], [3]) – увеличение её в первые десятилетия 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 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 $L1$ с постоянными коэффициентами может быть использована для моделирования динамики популяции Амурского тигра в период с 1959 (или даже с 1947) по 1996 год. Для описания динамики популяции этого животного в последующий период, в связи с изменившимися внешними условиями, необходимо построить матрицу Лесли с другими значениями коэффициентов, перейдя в результате к модифицированной двухматричной модели, аналогично тому, как это предложено в [1]. Для этого мы предположили, что, поскольку динамика численности популяции находится в фазе стабилизации, старшее собственное значение λ у описывающей ее матрицы Лесли должно быть приблизительно равно 1. Поскольку никаких данных об изменении уровня рождаемости за последние годы не было обнаружено, решено было получить искомую матрицу путем уменьшения коэффициентов выживаемости для котят β_1 и β_2. Коэффициенты выживаемости для старших возрастов остались неизменными. С помощью численных экспериментов были получены новые значения коэффициентов выживаемости $\beta_1=\beta_2=0{,}635$, а матрица Лесли приобрела вид

$$L2 = \left\| \begin{matrix} 0 & 0 & 0{,}5 & 0{,}5 & & 0{,}5 & 0{,}5 \\ 0{,}635 & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}635 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}815 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0{,}815 & & 0 & 0 \\ & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & & 0{,}815 & 0 \end{matrix} \right\|.$$

Старшее собственное число матрицы $\lambda_2=1{,}0021$, а соответствующий ему собственный вектор V_2^T = (0,7302; 0,4627; 0,2932; 0,2385; 0,1939; 0,1577; 0,1283; 0,1043; 0,0849; 0,0690; 0,0561; 0,0456; 0,0371; 0,0302; 0,0246).

При моделировании динамики популяции с помощью двухматричной модели переход с матрицы $L1$ на матрицу $L2$ был осуществлен после 1999 года, когда численность достигла 475 особей. Результаты вычислений представлены на рисунке 2.

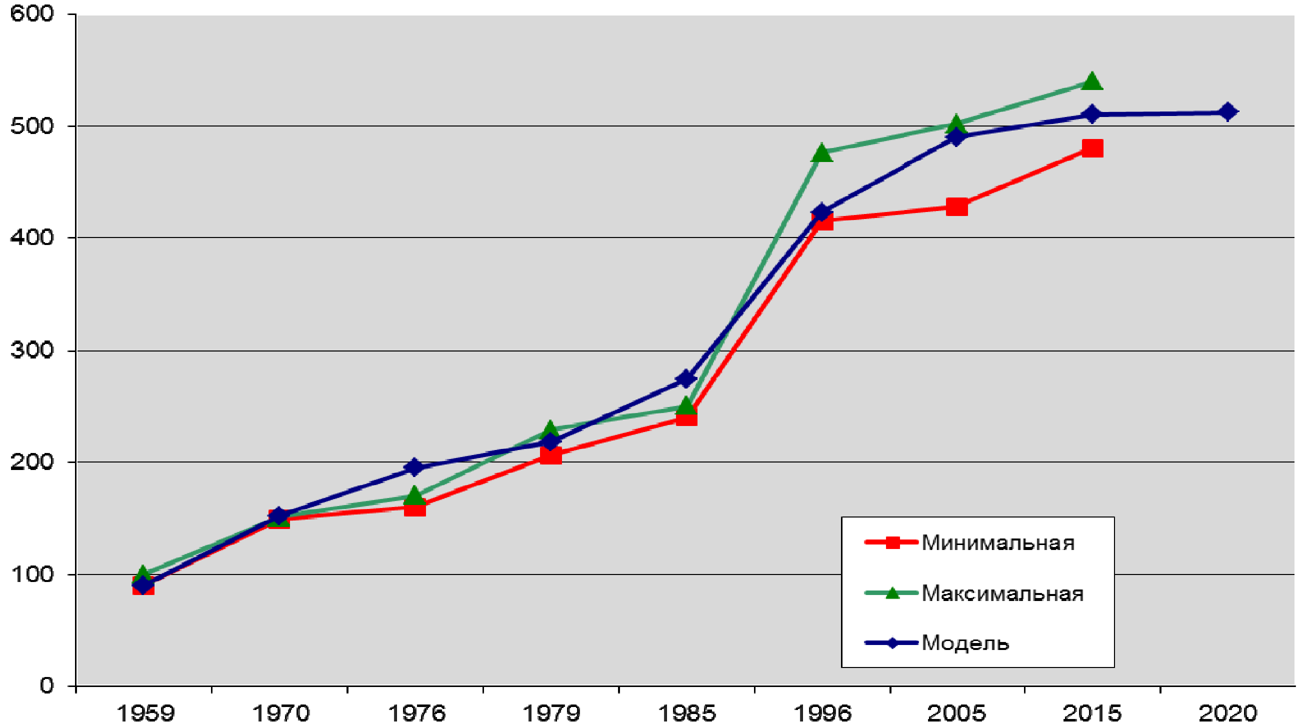

Рис. 2. Оценки численности популяции амурского тигра в 1959–2015 гг. по данным учетов и с помощью двухматричной модели Лесли

Как видно из приведенного выше графика, после 1999 года некоторое время продолжается незначительный рост численности популяции. Так, в 2015 году она составляет 510 особей, что хорошо согласуется с последними данными учетов (см. Таблицу 1). Начиная с 2017 года, согласно модели, численность популяции стабилизируется на уровне 512 особей.

Таким образом, нами была построена двухматричная модель Лесли, описывающая динамику популяции Амурского тигра на территориях Приморского и Хабаровского краев, согласующаяся с результатами учетов животного в 1959–2015 гг. Первая матрица предназначена для моделирования динамики популяции в фазе роста численности, вторая – в фазе стабилизации. Переход при моделировании с первой матрицы на вторую происходит при достижении численности популяции значения порядка 475 особей, что обусловлено ограниченным объемом кормовых и пространственных ресурсов, необходимых для существования популяции на данных территориях.

Описанная модель является достаточно грубой, что обусловлено, в первую очередь, недоступностью или отсутствием более полной информации по особенностям биологии и темпам воспроизводства вида. При ее наличии могут быть уточнены значения коэффициентов рождаемости и выживаемости, возрастная структура популяции, но общая численность популяции, рассчитываемая с помощью модели, существенно не изменится.

В заключение добавим несколько замечаний.

Во-первых, модель не описывает численность популяции на других территориях, кроме Приморского и Хабаровского краев, по причине отсутствия по ним достоверных данных. Стабилизация численности популяции на описываемых территориях не означает, что на других территориях не может происходить ее рост, как незначительный (Амурская и Еврейская Автономная области Российской Федерации), так и существенный (провинции Хэйлунцзян и Цзилинь Китайской Народной Республики).

Во-вторых, всякая популяция может переживать не только фазы роста и стабилизации, но и фазу падения численности. В нашей модели последняя фаза отсутствует, так как в современных условиях реализации межгосударственной стратегии, направленной на сохранение популяции амурского тигра, падение его численности может быть только кратковременным и обусловленным одной из следующих причин: инфекционные заболевания, резкое сокращение кормовой базы вследствие неурожая, болезней или суровой зимы, и, наконец, антропогенной катастрофы (пожар, техногенная авария). Все эти события не могут быть спрогнозированы заранее, а по их завершении популяция, скорее всего, опять окажется в фазе роста.

В-третьих, матрица $L2$, которая соответствует фазе стабилизации численности популяции, пригодна для моделирования именно в современных условиях и ресурсах, необходимых для существования вида. Их изменение в будущем возможно в двух направлениях, причем одновременно. В сторону уменьшения – вследствие уменьшения территорий для обитания из-за антропогенного воздействия (вырубка лесов, истребление копытных). В сторону увеличения – вследствие искусственного увеличения кормовой базы в рамках реализации программы по сохранению вида.

Список литературы

1. 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.
2. Дунишенко Ю. М. Амурский тигр. – [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://www.wf.ru/tiger/tiger_ru.html.
3. История изучения Амурских тигров в России. – [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://programmes.putin.kremlin.ru/tiger/history.
4. Кречмар М. А. Полосатая кошка, пятнистая кошка. – Москва: Издательский дом «Бухгалтерия и банки», 2008. – 416с.
5. Матюшкин Е. Н., Пикунов Д. Г., Дунишенко Ю. М., Miquelle D. G., Николаев И. Г., Смирнов Е. Н., Абрамов В. К., Базыльников В. И., Юдин В. Г., Коркишко В. Г. Численность, структура ареала и состояние среды обитания амурского тигра на Дальнем Востоке России // Для Проекта по природоохранной политике и технологии на Дальнем Востоке России Американского Агентства Международного развития. – Изд. USAID-США. 1996 (На русском и английском языках). – 65 с.
6. Подведены предварительные итоги учета амурского тигра. – [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://www.wwf.ru/resources/news/article/13422.
7. Тарасова Е. В. Моделирование динамики популяции амурского тигра с помощью матицы Лесли // Вестник образования и науки. – 2012. – № 1. – С. 19-24.
8. Юдин В. Г., Баталов А. С., Дунишенко Ю. М. Амурский тигр. – Хабаровск: Издательский дом «Приамурские ведомости», 2006. – 88с.
9. Leslie P. H. On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrica. – 1945. – V.33, No. 3. – P.183-212.
10. Leslie P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. Biometrica, 1948. V.35.