

УДК 599.742.7:004

ПОСТРОЕНИЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ АМУРСКОГО ТИГРА И ПРОГНОЗНЫЕ РАСЧЕТЫ ЕГО ЧИСЛЕННОСТИ НА ПЕРИОД С 2015 ПО 2022 ГОД

Мурзин А.А.*Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, e-mail: murzin@tigdvo.ru*

На основе уравнения популяционной динамики Ферхюльста и с учетом особенностей экологии вида была построена модель динамики популяции амурского тигра *Panthera tigris altaica* (Temminck, 1844). Модель учитывает пространственное распределение популяции и ее половозрастную структуру. Территория исследования – это основная часть ареала амурского тигра в Приморском и Хабаровском краях России. В качестве исходной информации для расчетов были взяты результаты сплошного учета амурского тигра в 2015 г. Для расчетов экологической емкости угодий использовались результаты сплошных учетов тигра 2005 и 2015 гг. При расчетах использовалась рекуррентная формула модели с итерационным шагом в 1 год. Были проведены расчеты по модели на период с 2015 по 2022 г. по трем сценариям с разными оценками экологической емкости угодий и различным уровнем смертности по вине людей. На основе этих расчетов построены графики и карты распределения плотности популяции. Также была дана оценка недостаткам модели и возможностям для ее дальнейшего усовершенствования. Расчеты проводились в среде ArcGIS 10.3, непосредственно для реализации модели были написаны соответствующие скрипты на языке Python. Исследования проведены по заказу и при финансовой поддержке АНО-Центра «Амурский тигр».

Ключевые слова: амурский тигр, *Panthera tigris altaica*, распределение плотности популяции, модель, динамика популяции

CONSTRUCTING THE DYNAMICS MODEL OF THE AMUR TIGER POPULATION AND FORECAST ESTIMATES OF ITS CENSUS FOR THE PERIOD FROM 2015 TO 2022

Murzin A.A.*Pacific Geographical Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, e-mail: murzin@tigdvo.ru*

By using Verhulst's equation of population dynamics and concerning the ecological features of the species, a model of the dynamics of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*, Temminck, 1844) population was constructed. The model considers a spatial distribution of the population and its gender and age structure. The study area is situated in the main portion of the Amur tiger habitats in Primorsky and Khabarovsk territories of Russia. The results of the complete population census of Amur tiger in 2015 were taken as initial information for the calculations. To calculate the ecological capacity of the lands, the results of the complete population censuses in 2005 and 2015 were used. The calculations used a recurrent formula of the model with an iterative step of 1 year. The model calculations were carried out for the period from 2015 to 2022 by three scenarios with different estimates of the ecological capacity of the habitats and different mortality rates due to the fault of people. Based on these calculations, graphs and maps of the population density distribution were compiled. An assessment of limitations of the model and possibilities for its further improvement was also done. The calculations were carried out in ArcGIS 10.3 environment; the corresponding scripts were written in Python language for compilation of the model directly. The studies were carried out by request and with the financial support of Amur Tiger Center (Autonomous Non-profit Organization).

Keywords: amur tiger, *Panthera tigris altaica*, Distribution of density of population, model, dynamic of population

Процесс моделирования динамики популяции зависит, как правило, от двух основных компонент: хороший блок экспериментальных данных и знания об экологии вида. В случае с моделированием динамики амурского тигра мы сталкиваемся с ситуацией, когда долгосрочный непрерывный ряд данных о численности популяции отсутствует. В статьях [1, 2] о динамике популяции амурского тигра мы часто видим такую таблицу (табл. 1).

Но по точности приведенных в ней данных есть целый ряд вопросов. Окончательно методика учета тигра была доработана и принята только к учету 2005 г. [3]. Только с учета 1996 г. производилась оцифровка картографического материала и создавалась база данных, что позволяет оценивать корректность дан-

ных и проводить их сравнение. Все эти цифры численности получены экспертным путем и по большинству из них уже невозможна какая-либо повторная верификация. Три последних учета имеют соответствующие базы данных и их сравнительный полноценный анализ возможен, но пока не проведен. Хотя и без него можно предварительно сказать, что каждый из этих учетов имел свои особенности, и они влияли на общий результат.

Данные в этой таблице (табл. 1), безусловно, хорошо фиксируют тенденцию, но имеют существенную и, что самое главное, разную ошибку. Это видно по варьированию интервала численности (от 2 в 1970 г. до 87 в 2005). Кроме того, учеты по всему ареалу проводятся с большой разницей по времени. За это время факторы, влияющие

на численность, сильно меняются как качественно, так и количественно. Из попыток построить модель на этих данных можно отметить работы [1, 4]. Видимо отсутствие достаточного объема объективных данных для построения модели привело к тому, что больше никто не пытался моделировать динамику популяции амурского тигра. Из попыток моделировать динамику других подвидов тигра можно отметить работы [5, 6].

Таблица 1
Результаты учетов амурского тигра
с 1959 по 2015

Год	Приморский край	Хабаровский край	Общая численность
1959	55–56	35	90–100
1970	129–131	20	149–151
1979	172–197	34	206–231
1985	200–210	40	240–250
1996	351–405	64–71	415–476
2005	357–425	71–75	428–505
2015	380–415	100–125	480–540

Была сформулирована цель – построить модель на основе одного из уравнений популяционной динамики, используя знания об экологии вида, и рассчитать прогноз развития популяции на 7 лет по трем сценариям (с разным уровнем браконьерского прессы и разной оценкой емкости угодий).

Материалы и методы исследования

В работах различных авторов по исследованию динамик популяций используются разные модели (Мальгуса, Ферхюльста, Рикера, Бивертон – Холта, Морана и др. [7, 8], которые могут, с теми или иными поправками, быть использованы в качестве основных для построения модели для амурского тигра. После анализа особенностей разных моделей была выбрана модель Ферхюльста.

Идея Ферхюльста [9] состояла в наложении на экспоненциальный рост, выраженный формулой, некоторого фактора, характеризующего замедление и увеличение с ростом популяции. Простейшее из возможных допущений состоит в том, что степень замедления роста для одного индивидуума пропорциональна размеру популяции, т.е. что результирующая скорость роста равна не r , а $r(1 - N/K)$, определяющую замедление роста. В этом случае логистическое дифференциальное уравнение принимает вид

$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

а его решение выражается формулой

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K - N_0 + N_0 e^{rt}} = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right) e^{-rt}}.$$

Учитывая, что для реальной модели некоторые параметры в этой формуле также могут зависеть от

времени и эта зависимость не может быть выражена в аналитическом виде, то использование расчетов по рекуррентной формуле является более предпочтительным вариантом.

$$N_{t+1} = N_t \left[1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right].$$

Здесь K – константа, обозначающая верхний предел увеличения численности популяции, называемая верхней асимптотой для S-образной кривой. Величину K также называют предельной допустимой нагрузкой на среду, или емкостью среды для данной популяции. Итерационный шаг для расчетов 1 год.

Поскольку мы располагаем пространственно-распределенной информацией о популяции, было бы странно не воспользоваться этим преимуществом, тем более что в основной массе работ по моделям [1, 5, 8] исследуется динамика популяций в каком-либо пространственном кластере, а пространственный аспект внутри этого кластера практически не учитывается. А его использование несет целый ряд дополнительных возможностей. Распределение популяции редко бывает однородным. Соответственно, учет неоднородности позволяет гораздо точнее смоделировать процесс. Норма воспроизводства тесно связана с наличием и распределением половозрелых самок, нормы смертности зависят от того, как распределены особи из разных возрастных групп, уровень браконьерства тоже зависит от территории, коэффициенты внутривидовой конкуренции зависят от плотности и максимальная емкость угодий очевидно неоднородно распределена. Учет половозрастной структуры популяции в модели был сделан в работе [6] для тигра в Непале, но использовать этот подход в ареале амурского тигра нет возможности из-за отсутствия необходимой информации.

В качестве основных данных использовались материалы учетов амурского тигра 2005 и 2015. На их основе и с помощью пакета ArcGIS 10.3 были сформированы пространственные слои: плотности распределения популяции амурского тигра, плотности распределения различных половозрастных групп (самцы, самки, тигрята), плотности распределения максимальной емкости угодий. Непосредственно для реализации модели были написаны соответствующие скрипты на языке Python. Территория исследований – это основная часть ареала амурского тигра сихотэ-алинская группировка в Приморском и Хабаровском краях России.

Все данные по экологии амурского тигра, использованные для расчетов параметров модели, взяты из следующих источников [10–12].

Результаты исследования и их обсуждение

Формально расчет по модели Ферхюльста с учетом пространственного распределения всех параметров выглядит так:

$$N(t+1) = \sum_{i=0}^m N(t)_i * \left\{ 1 + \sum_{i=0}^m r(t)_i * \left\{ 1 - \frac{\sum_{i=0}^m N(t)_i}{\sum_{i=0}^m K(t)_i} \right\} \right\},$$

где m – общее количество пространственных ячеек, на которые разбит ареал. В формуле используются параметры $r(t)$ и $K(t)$. В общем случае будем считать, что эти параметры не только пространственно распределены, но

являются функциями от времени, таким образом, мы имеем возможность закладывать изменчивость этих параметров вследствие изменений параметров среды или предполагаемых мер по управлению популяцией. Например, в параметре K предполагается учитывать планы по управлению популяцией (изменение ситуации с кормовой базой). Другие планы по управлению популяцией (такие, как борьба с браконьерством) предполагается учитывать при расчетах коэффициента смертности в популяции. Этот коэффициент прогнозируемой смертности будет варьировать в зависимости от уровня охраны той или иной территории и меняться от года к году, если будет выбран сценарий усиления охраны.

Общая формула для расчета отдельной ячейки грида выглядит так:

$$N(t+1)_i = N(t)_i * \left\{ 1 + r(t)_i * \left[1 - \frac{N(t)_i}{K(t)_i} \right] \right\}.$$

Теперь попробуем более тщательно разбираться с параметрами модели, коэффициентами прироста и показателями смертности.

Стартовая численность ($N(t_0)$). В качестве исходной была взята численность, полученная из плотности распределения популяции по итогам учета 2015 (550,6 особей).

Максимальная емкость угодий (K). В качестве данных при расчете этого параметра были использованы максимальные плотности тигров, зафиксированные в ходе учетов 2005 и 2015. С помощью операций алгебры гридов, взяв в качестве операндов плотность тигров учета 2005 и 2015 был построен грид максимальных плотностей.

Расчет коэффициента прироста R . Далее произведем расчет коэффициента исходя из распределения самок по территории. Репродуктивный возраст самок (3,5–14 лет), средняя продолжительность жизни в дикой природе 15 лет. Если считать взрослыми особи с 2 лет и распределение по возрастам равномерным, можно рассчитать количество репродуктивных самок из числа взрослых. Этот показатель равен 80,8%. Средний показатель тигрят в выводке 2,5 тигренка. Соответственно за год у самки репродуктивного возраста 1,25 тигренка (без учета смертности тигрят). С учетом процента репродуктивных самок для общего грида самок имеем коэффициент $1,01 = (1,25 * 0,808)$. В случае применения этого коэффициента к общему гриду популяции следует сделать поправку на долю самок в общей численности. Следовательно, распределение коэффициента прироста по территории будет зависеть от этого показателя (доля самок в популяции G/G_{all}) и формула для $r(t)$ будет иметь следующий вид:

$$r(t)_i = \left[\left(\frac{Nf(t)_i}{N(t)_i} * 1,01 \right) - D(t)_i \right],$$

где $Nf(t)$ – распределение самок, $N(t)$ – общее распределение тигров, $D(t)$ – распределение смертности в популяции.

Смертность D . Смертность, которую необходимо учитывать в этой формуле, это естественная смертность и смертность по вине людей (это включает в себя браконьерство, отстрел конфликтных тигров и прочее, т.е. это тот урон популяции от людей, который мы в состоянии оценить).

Естественная смертность. Смертность среди взрослых особей можно рассчитать через средний возраст в дикой природе – 15 лет, время начала взрослой жизни 2 года, распределение по возрастам считаем равномерным, следовательно, показатель смертности (естественной) – $1/13 = 0,08$. Рассчитаем этот показатель для тигрят. Если считать, что в выводке выживает только половина тигрят, а срок существования выводка 2 года, то можно вывести показатель их смертности за год. Если взять размер популяции за N , а искомый коэффициент за x , то формула для расчета коэффициента будет следующей:

$$(N - Nx) - (N - Nx)x = (N - Nk),$$

где k – коэффициент выживания выводка за два года (в нашем случае 0,5).

Преобразуя формулу, приходим к квадратичному уравнению

$$x^2 - 2x + k = 0.$$

$$\text{Корни этого уравнения } x_{1,2} = \frac{2 \pm \sqrt{4 - 4k}}{2},$$

соответственно $x_{1,2} = 1 \pm \sqrt{1 - 0,5}$. Получаем два корня $x_1 = 0,293$, $x_2 = 1,707$. Поскольку второй корень приводит к отрицательным значениям численности (что при наших условиях не может быть), то используем первое значения корня. Следовательно, показатель смертности тигрят в выводке за год равен 0,29. Таким образом, общий показатель естественной смертности с учетом пространственного распределения разных возрастных групп приобретает такой вид:

$$De(t)_i = \left(\frac{Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,29 \right) + \left(\frac{N(t)_i - Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,08 \right),$$

где $Nc(t)$ – распределение тигрят, $N(t)$ – общее распределение тигров популяции, $Np(t) = N(t) - Nc(t)$ – распределение взрослых тигров популяции.

Смертность по вине людей. Предполагаем, что этот показатель также имеет пространственный аспект. Первое и очевидное предположение о том, что на охраняемых территориях это самый низкий показатель, хотя понятно, что не все ООПТ охраняются одинаково. Пространственное распределение при отсутствии других вводных данных примем как равномерное (но зависящее от плотности популяции) и также посчитаем, что на ООПТ этот фактор нулевой. Этот грид мы обозначим как $Dp(t)$. Если грид характеризует собой абсолютную величину смертности (что логично для исходной оценки этого параметра), то для подстановки в формулу надо использовать норму смертности, соответственно, такой грид надо нормировать на плотность популяции. Таким образом показатель смертности

$$D(t) = De(t) + Dp(t)/N(t),$$

$$D(t)_i = \left(\frac{Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,29 \right) + \left(\frac{N(t)_i - Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,08 \right) + \frac{Dp(t)_i}{N(t)_i}.$$

И общий вид формулы расчета для модели становится таким:

$$N(t+1)_i = N(t)_i * \left\{ 1 + \left[\left(\frac{Nf(t)_i}{N(t)_i} * 1,01 \right) - \left[\left(\frac{Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,29 \right) + \left(\frac{N(t)_i - Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,08 \right) + \frac{Dp(t)_i}{N(t)_i} \right] \right] * \left\{ 1 - \frac{N(t)_i}{K(t)_i} \right\} \right\}.$$

Следует отметить, что коэффициент прироста (или убыли) еще зависит от отношения текущего числа особей к емкости угодий. Чем ближе текущее число особей к емкости угодий, тем ниже будет общий коэффициент прироста, и его значение будет асимптотически стремиться к нулю. И фактически это будет происходить за счет увеличения смертности в результате усиления внутривидовой конкуренции. Таким образом, смертность в популяции (помимо показателя естественной смертности и смертности по вине человека) еще учитывается и при помощи этого отношения. Также это отношение в основном обуславливает основную тенденцию развития популяции (рост или убыль). В основном, потому что есть исключения, где по тем или иным причинам норма смертности превышает норму рождаемости. Это либо места с высоким уровнем браконьерства, либо с малым количеством половозрелых самок. Как правило, это места с низкой плотностью и расположены на границах ареала.

Надо уточнить, что расчет прогнозного грида плотности тигров в разных частях ареала производится различным способом в зависимости от соблюдения некоторых условий. Если текущая численность тигров меньше емкости угодий и у нас идет рост популяции, то расчет идет по формуле

$$N(t+1)_i = N(t)_i * \left\{ 1 + \left[\left(\frac{Nf(t)_i}{N(t)_i} * 1,01 \right) - \left[\left(\frac{Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,29 \right) + \left(\frac{N(t)_i - Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,08 \right) + \frac{Dp(t)_i}{N(t)_i} \right] \right] * \left\{ 1 - \frac{N(t)_i}{K(t)_i} \right\} \right\}.$$

Если текущая численность тигров меньше емкости угодий и если норма роста имеет отрицательное значение (идет убыль) или если текущая численность тигров больше емкости угодий (идет убыль) и эта убыль превышает значение $(K(t)_i - N(t)_i)$, то расчет идет по формуле

$$N(t+1)_i = N(t)_i * \left\{ 1 + \left[\left(\frac{Nf(t)_i}{N(t)_i} * 1,01 \right) - \left[\left(\frac{Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,29 \right) + \left(\frac{N(t)_i - Nc(t)_i}{N(t)_i} * 0,08 \right) + \frac{Dp(t)_i}{N(t)_i} \right] \right] \right\}.$$

Эта формула отличается от основной тем, что убран последний множитель для коэффициента прироста. Это сделано потому, что это отношение необходимо для регулирования роста при приближении текущей численности к показателю емкости угодий, а в случае убыли в этом нет необходимости.

Если текущая численность тигров больше емкости угодий и если убыль не превышает значение $(K(t)_i - N(t)_i)$ или норма роста имеет положительное значение (т.е. рост), то расчет идет по формуле

$$N(t+1)_i = K(t)_i.$$

В этом случае модель предполагает, что если на какой-либо территории упало значение емкости угодий (даже при сильном падении этого показателя), то год – это достаточный срок для адекватного (до уровня емкости) падения численности популяции. Это рост не может быть резким, а падение может быть сколь угодно сильное.

В настоящий момент модель строится на ряде постулатов, которые, с одной стороны, не сильно искажают реальную картину и, с другой стороны, логика их введения обусловлена недостатком информации. Считается что половозрастная структура популяции неизменна во временном промежутке прогноза. Следовательно, увеличение или уменьшение популяции приводит к пропорциональным изменениям соответствующих возрастных групп. Также это приводит к тому, что пространственное распределение по возрастным группам (зафиксированное в ходе учета 2015) будет в целом сохраняться во временном промежутке прогноза. Очевидно, что половозрастная структура популяции имеет свою динамику, как в качественном, так и в пространственном аспекте, но у нас нет таких параметров, которые для отражения этого процесса мы могли бы заложить в модель. Таким образом, получается, что исходное для модели распределение половозрастных групп в популяции определяет воспроизводственные возможности популяции на все годы прогноза. Пространственные изменения половозрастной структуры слабо изучены на сегодняшний момент (особенно в контексте достоверных статистических показателей, что важно для моделирования этого процесса). Следовательно, уточнение работы модели может быть связано с разработкой отдельно механизма прогноза по изменению половозрастной структуры популяции во времени и в пространстве. С другой стороны, ясно, что в целом для стабильной популяции половозрастная структура должна быть достаточно устойчивой и ее колебания не должны быть слишком значительными. Ее колебания могут быть вызваны либо стохастическими факторами (которые вряд будут сильными), либо форс-мажорными, которые невозможно заложить в модель. Это еще один постулат для модели, что развитие популяции будет происходить без возникновения форс-мажорных ситуаций. Еще одно правило, что модель строится в пределах существующего ареала и не предусматривает его расширения (хотя сокращение возможно). Это правило также может быть изменено при дальнейшей работе над моделью.

Распределение смертности. Смертность от человеческого фактора оценим

в 15, 30, 45 особей в год для различных сценариев. Расчет смертности проводится для каждого года отдельно по такому алгоритму. Для расчета $Dp(t+1)$ мы берем грид распределения плотности тигра $N(t)$, обнуляем значения плотности в этом гриде на территории ООПТ, затем суммируем все ячейки грида и получаем итоговый параметр. Затем делим смертность согласно сценарию на итоговый параметр и получаем нормировочный множитель. Затем наш грид плотности умножается на нормировочный множитель, и как результат получаем грид смертности $Dp(t+1)$.

Для расчета на каждый год прогноза нам необходимо учитывать и половозрастную структуру популяции ежегодно. Это делается таким образом. Мы фиксируем пространственное распределение различных возрастных групп, полученное в ходе учета 2015 ($Nf(t)$, $Nc(t)$, $Np(t) = N(t) - Nc(t)$). Затем рассчитываем пространственные распределения долей разных возрастных групп относительно общего размера популяции ($Nf(t)/N(t)$, $Nc(t)/N(t)$, $(N(t) - Nc(t))/N(t)$). После общего расчета прогноза на следующий год идет расчет и для каждой возрастной группы на этот год. $(Nf(t+1) = N(t+1) * Nf(t)/N(t))$, $Nc(t+1) = N(t+1) * Nc(t)/N(t)$, $Np(t+1) = N(t+1) * (N(t) - Nc(t))/N(t)$.

Емкость угодий. В качестве базы для расчетов различных сценариев мы берем в качестве распределение максимальных плотностей тигров (по результатам учетов 2005 и 2015). Три сценария предполагают использование 100%, 95%, 90% от максимальных показателей численности. Надо отметить, что слой максимальных показателей численности по результатам учетов 2005 и 2015 дает лишь относительные показатели для максимума. Существует лишь некоторая вероятность того, что на той или иной территории был зафиксирован максимум плотности в 2005 и 2015. Поэтому эта оценка в качестве базовой для определения емкости угодий не является слишком оптимистичной. Эта оценка хороша тем, что она получена несложным путем, не является чрезмерной и наконец основана на реальных данных по плотностям в ходе учетных работ. Наверняка максимумы для некоторых частей ареала будут выше, а текущие значения емкости угодий отдельных территорий могут быть и ниже, но для их расчетов нужны другие механизмы. Это одно из направлений которое необходимо вести для дальнейшей работы над моделью.

Сценарии. Выбираем для расчета три варианта сценариев (они будут отличаться разным уровнем смертности и оценкой величины емкости угодий).

1. Смертность от человеческого фактора 45 особей, емкость угодий – 90% от максимума.

2. Смертность от человеческого фактора 30 особей, емкость угодий – 95% от максимума.

3. Смертность от человеческого фактора 15 особей, емкость угодий – максимум.

Расчеты по модели. В табл. 2 приведены расчеты по модели динамики популяции амурского тигра с 2015 по 2022.

На рис. 1 представлен соответствующий график, а на рис. 2 представлен картографический материал по плотностям амурского тигра на исходный период (2015) и конечный год прогноза (2022) по трем сценариям.

Заключение

Все три сценария показывают рост популяции, но надо понимать, что все они рассчитаны на то, что в пределах ареала, в местах высокой плотности (по материалам учета 2015) не будет происходить резкого ухудшения благоприятных для тигра условий, а в местах с низкой плотностью, но с потенциально высоким уровнем емкости угодий будет происходить умеренный рост.

При расчете прогнозов для каждого года формируются соответствующие гри-

ды, и затем на базе этих гридов можно рассчитать прогнозную численность тигров по любым кластерам. На данный момент были рассчитаны прогнозные численности по административным районам, а также по охотпользователям и ООПТ.

Для демонстрации расчетов по модели сделана отдельная база данных, которая содержит разные варианты расчетов с сопутствующей информацией.

Работа по созданию модели динамики амурского тигра выявила некоторые проблемы в данных, которые необходимы для более точной работы данной модели. Один из ключевых параметров <емкость угодий> нуждается в серьезном уточнении. Необходимо попробовать несколько подходов в оценке этого параметра и оценить, насколько точно сейчас мы можем определить состояние кормовой базы амурского тигра. Это один из ключевых факторов при оценке емкости угодий.

Еще одно потенциальное направление по улучшению модели – это введение механизма внутрипопуляционной миграции тигров. В настоящий момент очень мало данных по численным оценкам этого явления и не разработана сама модель такого механизма.

Таблица 2

Расчеты по модели динамики популяции амурского тигра с разными сценариями

	Сценарий 1	Сценарий 2	Сценарий 3
2015	550,6	550,6	550,6
2016	567	575,4	584
2017	585,2	601,9	618,9
2018	600,6	624,9	649,4
2019	610,5	641,4	672,1
2020	615,7	651,5	687,5
2021	617,1	657,5	697,7
2022	616,3	660,7	704,6

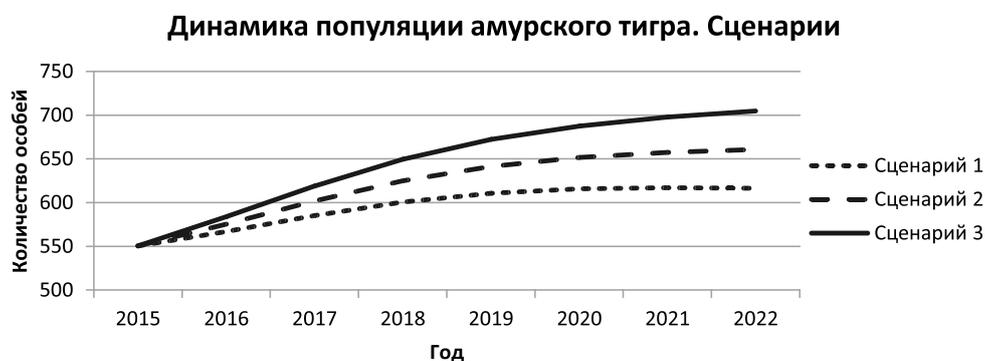


Рис. 1. График динамики популяции амурского тигра

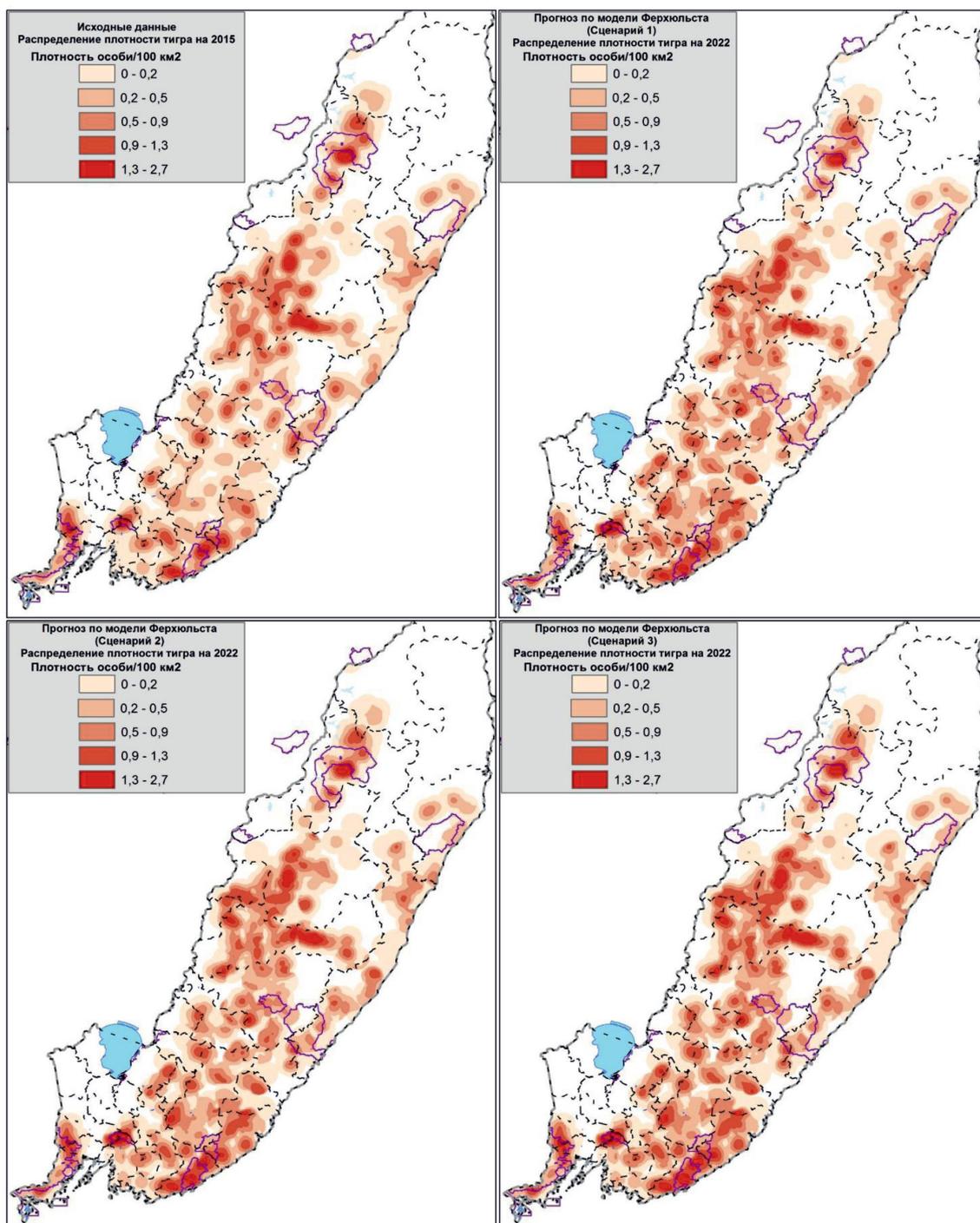


Рис. 2. Плотность тигров в ареале в 2015 и в 2022 по трем сценариям

И еще одно уточнение модели связано с динамикой пространственного распределения половозрастной структуры популяции. Было бы интересно реализовать в модели такой механизм и оценить его численные параметры, а также влияние на окончательные расчеты в целом.

Исследования проведены по заказу и при финансовой поддержке АНО-Центра «Амурский тигр».

Список литературы

1. Тарасова Е.В. Моделирование динамики популяции амурского тигра с помощью матрицы Лесли // Вестник развития науки и образования. 2012. № 1. С. 19-24.

2. Пикунов Д.Г. Ареал и численность амурского тигра на Дальнем Востоке России // *Успехи наук о жизни*. 2014. Вып. 9. С. 141–149.
3. Микелл Д.Дж., Пикунов Д.Г., Дунищенко Ю.М., Арамилев В.В., Николаев И.Г., Абрамов В.К., Смирнов Е.Н., Салькина Г.П., Мурзин А.А., Матюшкин Е.Н. Теоретические основы учета амурского тигра и его кормовых ресурсов на Дальнем Востоке России. Владивосток: Дальнаука, 2006. 183 с.
4. Тарасова Е.В. Моделирование динамики популяции амурского тигра с помощью двухматричной модели Лесли // *Современные проблемы науки и образования*. 2016. № 2. URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=24313> (дата обращения: 03.12.2018).
5. Kenney J., Allendorf F.W., McDougal C., Smith J.L.D. How much gene flow is needed to avoid inbreeding depression in wild tiger populations? *The Royal Society. Proc. R. Soc. B: Biological Sciences*. 2014. V. 281. issue 1789. DOI: 10.1098/rspb.2013.3337.
6. Carter N., Levin S., Barlow A., Grimm V., Modeling tiger population and territory dynamics using an agent-based approach, *Ecological Modelling*. 2015. V. 312. P. 347–362.
7. Недорезов Л.В., Утюпин Ю.В. Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций = Continuous-discrete models of population dynamics: аналит. обзор / Учреждение Рос. акад. наук Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния РАН. Новосибирск: ГПНТБ СО РАН, 2011. 234 с.
8. Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Бессонов С.А., Омельченко А.В. Анализ динамики численности и пространственного распределения важнейших ресурсных видов диких копытных (лося, косули, кабана) России на основе данных многолетнего мониторинга // *Успехи современной биологии*. 2012. Т. 132. № 5. С. 463–476.
9. Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement // *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*. 1838. V. 10. P. 113–121.
10. Рожнов В.В., Арамилева Т.С., Гапонов В.В., Дарман Ю.А., Журавлев Ю.Н., Костыря А.В., Кревер В.Г., Лукеревский В.С., Найденко С.В., Пикунов Д.Г., Середкин И.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Юдин В.Г. «Стратегия сохранения амурского тигра в Российской Федерации» утвержденная распоряжением Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 02.07.2010 № 25-р.: Линия-Принт, 2010. 49 с.
11. Гудрич Д.М., Микелл Д.Г., Смирнов Е.Н., Керли Л.Л., Серёдкин И.В., Хорнокер М.Г., Куигли Х.Б. Размер индивидуального участка, характеристики пространственного распределения и расчетная плотность популяции амурского тигра // *Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке: материалы Международной научно-практической конференции* / Отв. ред.: Ю.Н. Журавлев. Владивосток, 2010. С. 49–60.
12. Miquelle D.G., Smirnov E.N., Zaumyslova O.Y., Soutyrina S.V. and Johnson D.H. Population dynamics of Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) in Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik: 1966–2012. *Integrative Zoology*, 2015; 10: p. 315–328