

ОПЫТ МОДЕЛИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЕЧНОГО БОБРА (*CASTOR FIBER L.*) В БАССЕЙНЕ МАЛОЙ РЕКИ ТАДЕНКИ ПРИТОКА ОКИ (ПРИОКСКО- ТЕРРАСНЫЙ ЗАПОВЕДНИК)

© 2012 Петросян В.Г.¹, Голубков В.В.², Горяйнова З.И.¹,
Завьялов Н.А.³, Альбов С.А.⁴, Хляп Л.А.¹, Дгебуадзе Ю.Ю.¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, petrosyan@sevin.ru

² Научно-исследовательский институт системных исследований РАН,
117218, Москва, Нахимовский пр-т, д. 36, корп. 1

³ Государственный природный заповедник «Рдейский»,
175270, Новгородская обл., г. Холм, Челпанова, 27

⁴ Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник,
Московская обл., Серпуховский р-н, пос. Данки

Поступила в редакцию 15.06.2012

Представлена параметрическая дискретная модель (по времени) динамики численности бобров от вселения (1948 г.) до наших дней (2011 г.) в бассейне р. Таденки. Показано, что динамика численности популяции характеризуется стремлением к стационарному состоянию при наличии квазипериодической составляющей с периодами от 14 до 26 лет. Модельные оценки динамики показали, что периодическая составляющая имеет пилообразную форму, причем на каждом периоде в течение 6 лет численность бобров возрастает от минимального до максимального значения, а на остальной части периода уменьшается от максимального до минимального значения. Амплитуда колебаний квазипериодической составляющей составляет порядка 6 бобров и имеет слабую тенденцию к увеличению. Предполагается, что дальнейшее развитие бобровой популяции преимущественно будет зависеть от многих случайных событий, способствующих изменению таких регулирующих численность бобров факторов, как геоморфологические особенности местности, скорость восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, масштабы и скорости развития бобровых поселений. Анализ устойчивости стационарного решения и оценка адекватности предложенной модели позволяют утверждать, что предлагаемая дискретная модель может быть использована для описания локальных популяций бобров других территорий с целью количественной оценки динамики их численности в зависимости от наличия доступных кормовых ресурсов.

Ключевые слова: инвазия, речной бобр, численность, математическая модель, прогноз.

Введение

Широкомасштабное расселение бобров на территории Советского Союза началось с 1927 г. [Жарков, 1969; Дежкин, Дьяков, Сафонов, 1986] и было особенно активным в 1950–1970-е гг. Тогда на территории бывш. СССР было

расселено более 15 тыс. европейских бобров и более 800 канадских. В последующие годы расселение сократилось до минимума: за 1986–1997 гг. было расселено только 112 животных [Сафонов, Савельев, 2001]. Интенсивность воспроизводства

популяция бобра в восстановленном ареале обитания составляла от 4.5% среднегодового прироста в северных районах европейской тайги до 32% в западных районах зоны смешанных лесов Европейской части России [Лавров, 1975]. В настоящее время поголовье бобра в России стабильно увеличивается за счет самостоятельного расселения бобров на незанятые водоемы и уплотнения сформировавшихся популяций [Гревцев, 2011]. В 2010 г. в России насчитывалось 600–650 тыс. бобров [Борисов, 2011].

Интродукция бобров на территории заповедников интересна тем, что известны места выпуска, количество, пол и возраст выпущенных животных; организованы их охрана и учеты; проводится мониторинг состояния окружающей среды. Изучение временной динамики локальных популяций бобра в заповедниках России, расположенных в различных природных зонах, с разными уровнями кормовых ресурсов, различными параметрами гидрологических сетей, наличием или отсутствием крупных хищников и др. экологических факторов, позволит получить количественную характеристику общей картины процесса восстановления этого вида в России. Анализ долговременной динамики численности бобра не только позволит сделать прогноз о будущем самих бобровых популяций, но также позволит понять направление и масштабы тех изменений в растительности, гидрологии, почвах, которые можно ожидать, учитывая возможности бобра по преобразованию среды обитания.

Бобры были выпущены на территорию многих заповедников СССР и РФ (Лапландский, Волжско-Камский, Брянский лес, Керженский, Окский, Мордовский, Приокско-Тerrasный; Центрально-Лесной); но в некоторых они появились сами, вселяясь из окружающих мест (Астраханский, Висимский, Дарвинский, Кенозерский,

Саяно-Шушенский и Убсунурская котловина) [Бобров и др., 2008].

К числу заповедников, где популяция бобров имеет относительно долгую историю существования и мониторинга, принадлежит Приокско-Тerrasный заповедник (ПТЗ). Заповедник расположен на левом берегу р. Оки в Серпуховском районе Московской области в подзоне хвойно-широколиственных лесов [Атлас..., 2005]. Площадь заповедника – 4945 га. Основание популяции дали бобры, выпущенные на малых реках Таденке и Пониковке (по 1 паре) в 1948 и 1955 гг. соответственно. В последующем поселения бобров стали отмечать практически во всех водотоках заповедника и за его пределами [Заблоцкая, 1955, 1979]. В заповеднике большинство бобров сосредоточено в бассейне р. Таденки. По нашим наблюдениям в 2007–2009 гг. там обитало 70–80% общего поголовья бобров заповедника. Анализу развития бобровой популяции на этой речке была посвящена наша предыдущая работа [Zav'yalov et al., 2010].

Использование количественных методов анализа временной динамики популяции позволяет не только охарактеризовать такие важные параметры, как репродуктивный потенциал популяции или максимальную емкость среды обитания животных, но и на основе модельных показателей дать прогноз изменения локальной численности изучаемого вида. Ранее мы проверили возможность использования моделей разных классов для анализа динамики численности бобровых популяций [Горяйнова и др., 2011].

Первый класс моделей включает оценку репродуктивного потенциала популяций, экологической емкости среды обитания, величины годового воспроизводства и интенсивности миграционных потоков на основе

модифицированных дискретных моделей Мальтуса, Бивертон-Холта и Рикера: модель Мальтуса – $X_{t+1} = r_0 X_t$; модифицированная модель Мальтуса – $X_{t+1} = r_1 X_t + m$; модель Бивертон-Холта – $X_{t+1} = r_2 X_t / (1 + c X_t)$; модель Рикера – $X_{t+1} = r_3 X_t \exp(-b X_t)$; где X_{t+1} , X_t – численность особей в моменты времени t и $t+1$; r_0 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства, включающий миграционный поток; r_1 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства; m – интенсивность условного годового иммиграционного потока; r_2 , r_3 – репродуктивный потенциал популяции (средняя плодовитость в расчете на одну особь); c – интенсивность конкурентных взаимоотношений в популяции; b – пороговое значение развития популяции (порог, начиная с которого популяция начинает снижать численность) [Горайнова и др., 2011]. Ограниченность такого подхода, в частности, заключается в невозможности его применения для построения прогнозных значений численности популяции, поскольку классические модели не предназначены для решения подобных задач.

Второй класс моделей построен на основе аппарата анализа временных рядов. Анализ полученных временных рядов заключается в кратком описании характерных особенностей рядов численности бобров, подборе математических моделей, адекватно описывающих временные ряды, и построении краткосрочного прогноза [Горайнова, Петросян, Завьялов и др., 2011].

Третий класс моделей представляет собой систему дифференциальных уравнений, описывающих динамику численности локальной популяции и использующих в качестве параметров количество потенциальных, восстанавливаемых и деградированных местообитаний [Gurney, Lawton, 1996; Wright et al., 2004]. Эти модели были реализованы с учетом следующих предположений: в момент времени t

E единиц особей могут использовать суммарное количество местообитаний $T = H + V + D$, где H – количество потенциальных местообитаний, пригодных для использования, V – количество восстановившихся местообитаний, D – деградированные местообитания, которые временно непригодны для бобров. Используемая система дифференциальных уравнений отражает изменение значений E , V и H во времени с учетом следующих параметров интенсивности изменений местообитаний: r – скорость освоения новых местообитаний, p – скорость перехода из состояния V в H ; δ и ρ – скорость деградации и восстановления местообитаний соответственно. Представленные модели в этих работах в принципе предназначены для построения долгосрочных прогнозов, однако использование непрерывной шкалы времени создает определенные трудности при интерпретации полученных результатов. По этой причине нами представлена дискретная модель для получения биологически интерпретируемых результатов.

Основная цель работы – получить модельные оценки долговременного развития локальной популяции бобра от вселения до наших дней в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник), количественно охарактеризовать современное состояние популяции и дать прогноз возможных дальнейших путей ее развития с использованием дискретных моделей.

Материалы и методы

Подробное описание методики сбора данных, физико-географической характеристики района исследования и учетные данные численности и поселений бобра в ПТЗ, в том числе в бассейне р. Таденки представлены в работе Завьялова с соавторами [Zav'yalov et al., 2010].

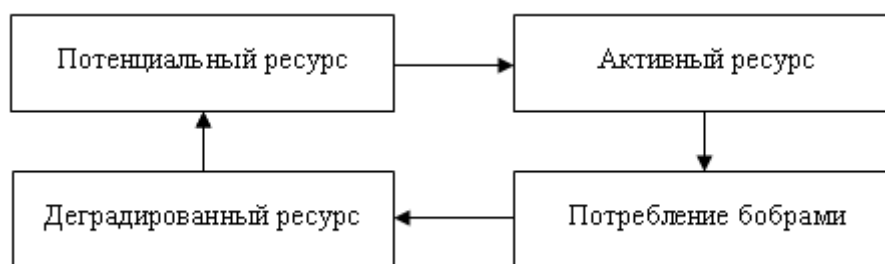


Рис. 1. Схема потоковых связей между ресурсами.

Для количественного анализа динамики численности, демографических параметров и использования доступных ресурсов местообитаний разработана дискретная (конечно-разностная) по времени модель. При построении модели были использованы следующие допущения:

1. На изучаемом интервале времени общий ресурс $R(t)$ со временем t не изменяется, $R(t) = R = const$, то есть общее количество местообитаний, благоприятных для использования бобрами, ограничено и характеризуется величиной R .

2. По аналогии с работой Райта с соавторами [Wright et al., 2004] полагали, что общий ресурс состоит из трех компонентов, $R^{(a)}, R^{(p)}, R^{(d)}$, причем для R выполняется условие:

$$R = R^{(a)}(t) + R^{(p)}(t) + R^{(d)}(t),$$

где $R^{(a)}(t), R^{(p)}(t)$ и $R^{(d)}(t)$ – соответственно активный, потенциальный и деградированный ресурс. Активный ресурс доступен бобрам для потребления. Потенциальный – восстанавливается из деградированного и переходит в активный. Деградированный ресурс образуется и пополняется из активного ресурса, нарушенного бобрами в результате потребления, и переходит в потенциальный. На рис. 1 представлена схема потоковых связей между перечисленными ресурсами. В природе состояние этих ресурсов нередко отражается в смене состояний местообитаний бобра: насыщенности

и доступности кормов, степени их изъятия бобрами, скоростью возобновления и пр.

3. Воспроизводство оценивалось путем введения коэффициента прироста $R^{(a)}(t)/P(t)$, который зависит от уровня активного ресурса, приходящегося на одного бобра. На эту зависимость накладывались естественные ограничения, согласно которым коэффициент прироста при $t \rightarrow \infty$ должен стремиться к конечному положительному значению, то есть прирост ограничен и определяется максимальным значением воспроизводства для данного вида, а при $t \rightarrow 0$ должен стремиться к такому конечному значению, которое обеспечивает неотрицательность предельного значения коэффициента воспроизводства. Кроме того, для удобства анализа предполагалось, что эта зависимость, как функция от отношения двух величин $R^{(a)}(t)/P(t)$, является ограниченной, непрерывной и монотонно растущей для всех значений $R^{(a)}(t)/P(t) \in [0, \infty)$.

Поскольку абсолютные значения ресурсов обычно получить трудно, то в предлагаемой модели использовались относительные ресурсы, исчисляемые в долях от общего ресурса. Последнее означает, что в этой модели $R = 1$.

С учетом этого и предположения 1–3 и схемы потоков ресурсов была построена следующая параметрическая дискретная по времени модель, описывающая численность бобров и объемы ресурсов.

$$\begin{cases} P_{k+1} = P_k + F\left(\frac{R_k^{(a)}}{P_k}, q_1, q_2, q_3, q_4\right) P_k \\ R_{k+1}^{(a)} = R_k^{(a)} - q_6 P_k + q_5 R_k^{(p)} \\ R_{k+1}^{(p)} = R_k^{(p)} - q_5 R_k^{(p)} + q_7 R_k^{(d)} \\ R_k^{(d)} = 1 - R_k^{(a)} - R_k^{(p)} \end{cases} \quad k = 1, 2, 3, \dots \quad (1)$$

$$F(x, q_1, q_2, q_3, q_4) = q_2 + (q_1 - q_2) \frac{x - q_3}{\sqrt{q_4^2 + (x - q_3)^2}}$$

$$P_k = P(t_k), R_k^{(a)} = R^{(a)}(t_k), R_k^{(p)} = R^{(p)}(t_k), R_k^{(d)} = R^{(d)}(t_k)$$

$$t_{k+1} = t_k + \Delta t, \quad k = 1, 2, 3, \dots; \quad \Delta t = 1$$

где P_k , $R_k^{(a)}$, $R_k^{(p)}$ и $R_k^{(d)}$ – соответственно численность бобров, активные, потенциальные и деградированные ресурсы в относительных единицах в момент времени t_k , $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ – параметрическая модель коэффициента $F(x)$ прироста численности бобров в зависимости от уровня x активного ресурса, приходящегося на одного бобра, а $F\left(\frac{R_k^{(a)}}{P_k}, q_1, q_2, q_3, q_4\right)$ – значение коэффициента прироста численности бобров в момент t_k , вычисленное по его модели.

Параметрами модели (1) являются следующие значения:

$P_1, R_1^{(a)}$ и $R_1^{(p)}$ – соответственно значения численности бобров, активного и потенциального ресурсов в начальный момент времени t_1 , то есть значения $P_1 = P(t_1), R_1^{(a)} = R^{(a)}(t_1), R_1^{(p)} = R^{(p)}(t_1)$

q_1 – предельное значение коэффициента прироста численности бобров при неограниченном увеличении уровня активного ресурса, приходящегося на одного бобра.

q_2 – значение коэффициента прироста численности бобров, когда уровень активного ресурса, приходящегося на одного бобра, совпадает с нормальным уровнем q_3 .

q_3 – уровень активного ресурса, приходящегося на одного бобра, необходимый для нормального существования популяции.

q_4 – параметр, определяющий крутизну функции $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ в точке перегиба (значение производной по x), которая достигается при $x = q_3$ (значение производной в этой точке равно $(q_1 - q_2)/q_4$).

q_5 – доля потенциального ресурса, который переходит за год в активное состояние.

q_6 – доля активного ресурса, потребляемого за год одним бобром, в результате чего осуществляется переход активного ресурса в деградированное состояние.

q_7 – доля деградированного ресурса, который переходит за год в потенциальное состояние.

Первое рекуррентное уравнение определяет численность животных P_{k+1} в момент времени t_{k+1} по состоянию численности в предыдущий момент времени t_k с учетом прироста, который зависит от численности P_k и коэффициента $F(x)$. Остальные рекуррентные уравнения относительно $R_{k+1}^{(a)}$, $R_{k+1}^{(p)}$ и $R_{k+1}^{(d)}$ определяют доли

активного, потенциального и деградированного ресурса в момент времени t_{k+1} через значения $R_k^{(a)}$, $R_k^{(p)}$ в момент времени t_k и с учетом скоростей переходов ресурса из одного состояния в другое, определяемых величинами q_5, q_6, q_7 .

Все перечисленные параметры кроме параметра q_4 по физическому смыслу могут принимать только положительные значения. Не нарушая общности, можно считать, что параметр q_4 в силу зависимости от него функции $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ имеет неотрицательное значение, где $x = \frac{R_k^{(a)}}{P_c}$. Но параметр q_4 не может быть равным 0. Действительно, согласно предположению

$$q_2 \leq q_1 \frac{q_3}{q_3 + \sqrt{q_3^2 + q_4^2}} \leq q_2 + \frac{\sqrt{q_3^2 + q_4^2}}{q_3 + \sqrt{q_3^2 + q_4^2}} \quad (2)$$

Система уравнений (1) может иметь стационарные (независимые от времени) решения P_c , $R_c^{(a)}$, $R_c^{(p)}$ и

$R_c^{(d)}$. Эти решения должны удовлетворять следующей системе уравнений:

$$\begin{aligned} & \left[q_2 + (q_1 - q_2) \frac{R_c^{(a)} - q_3 P_c}{\sqrt{q_4^2 P_c^2 + (R_c^{(a)} - q_3 P_c)^2}} \right] P_c = 0 \\ & -q_6 P_c + q_5 R_c^{(p)} = 0 \\ & -q_5 R_c^{(p)} + q_7 R_c^{(d)} = 0 \\ & R_c^{(a)} + R_c^{(p)} + R_c^{(d)} - 1 = 0 \end{aligned} \quad (3)$$

Учитывая, что параметры $q_i \neq 0 (i = \overline{1, 7})$ в силу их положитель-

ности, то из (3) следует, что система уравнений (1) заведомо имеет следующее стационарное решение:

$$P_c = 0, R_c^{(a)} = 1, R_c^{(p)} = 0, R_c^{(d)} = 0 \quad (4)$$

Можно показать, что кроме этого стационарного решения есть еще одно и

только одно стационарное решение, если выполняется следующее условие:

(3) функция $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ должна быть непрерывной для всех $x \in [0, \infty)$, а при $q_4 = 0$ эта функция терпит разрыв первого рода в точке $x = q_3$. Таким образом, можно считать, что все параметры, входящие в систему уравнений (1) имеют положительные значения. Кроме того, поскольку, согласно естественным ограничениям в предположении (3), коэффициент прироста численности бобров $F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ при $x = 0$ (в отсутствии активного ресурса) должен иметь неположительное значение, а коэффициент воспроизводства, равный $1 + F(x, q_1, q_2, q_3, q_4)$ – неотрицательное значение, то должны выполняться следующие условия, накладывающие ограничения на параметры системы уравнений (1):

$$\left(q_3 + \frac{q_6}{q_5} + \frac{q_6}{q_7} \right) \sqrt{q_1(q_1 - 2q_2)} - q_2q_4 > 0 \quad (5)$$

и это решение дается формулами

$$P_c = \frac{\sqrt{q_1(q_1 - 2q_2)}}{\left(q_3 + \frac{q_6}{q_5} + \frac{q_6}{q_7} \right) \sqrt{q_1(q_1 - 2q_2)} - q_2q_4} \quad (6)$$

$$R_c^{(a)} = 1 - \left(\frac{q_6}{q_5} + \frac{q_6}{q_7} \right) P_c, \quad R_c^{(p)} = \frac{q_6}{q_5} P_c, \quad R_c^{(d)} = \frac{q_6}{q_7} P_c$$

Если же условие (5) не выполняется, то система уравнений (1) имеет только одно стационарное решение, даваемое формулами (4). Следует отметить, что в формулах (5) и (6) стоящее под знаком корня выражение $q_1(q_1 - 2q_2)$ имеет положительное значение, поскольку $q_1 > 0$, а из первого неравенства в (2), следует, что $(q_1 - 2q_2) > 0$.

Для проведения вычислительных экспериментов необходимо определить параметры модели, которые определялись на основе данных, представленных в работе [Zav'yalov et al., 2010]. По этим данным методом наименьших квадратов (МНК) были получены оценки параметров модели (1). В данном случае МНК заключался в решении следующей задачи нелинейного программирования.

$$\tilde{\mathbf{Q}} = \mathit{Arg} \min_{\mathbf{Q} \in S} \sum_{i=1}^N (\tilde{P}_i - P_i(\mathbf{Q}))^2 \quad (7)$$

$$\mathbf{Q} = (P_1 R_1^{(a)} R_1^{(p)} q_1 q_2 q_3 q_4 q_5 q_6 q_7)^T \quad \tilde{\mathbf{Q}} = (\tilde{P}_1 \tilde{R}_1^{(a)} \tilde{R}_1^{(p)} \tilde{q}_1 \tilde{q}_2 \tilde{q}_3 \tilde{q}_4 \tilde{q}_5 \tilde{q}_6 \tilde{q}_7)^T$$

где \mathbf{Q} – вектор параметров модели, $\tilde{\mathbf{Q}}$ – вектор их оценок, i – номер измерения, \tilde{P}_i и $P_i(\mathbf{Q})$ – соответственно измеренные и модельные (полученные в результате решения системы уравнений (1)) значения

численности бобров в i -й момент времени, S – множество ограничений, накладываемых на параметры, а символ T означает операцию транспонирования. Множество S включает следующие ограничения на параметры модели:

- $P_1 \geq 0, R_1^{(a)} \geq 0, R_1^{(p)} \geq 0, q_i \geq 0 (i = \overline{1,7})$
- $P_k \geq 0, 0 \leq R_k^{(a)} \leq 1, 0 \leq R_k^{(p)} \leq 1, R_k^{(a)} + R_k^{(p)} \leq 1$ для всех значений $k \geq 1$;
- должны выполняться условия (2).

В результате решения этой задачи были получены следующие оценки параметров модели (Таб. 1).

Таблица 1. Параметры модели системы уравнений 1, определенные с помощью МНК оценок на основе данных динамики численности бобров в бассейне р. Гаденки

\tilde{P}_1	$\tilde{R}_1^{(a)}$	$\tilde{R}_1^{(p)}$	\tilde{q}_1	\tilde{q}_2	\tilde{q}_3	\tilde{q}_4	\tilde{q}_5	\tilde{q}_6	\tilde{q}_7
4.654981	0.014851	0	0.29157	0.134842	0.000438	8.49E-05	0.023921	0.000338	0.036723

Обсуждение результатов
Анализ динамики численности и
коэффициента прироста численности
животных в зависимости
от доли активного ресурса.

Непосредственная проверка показывает, что для полученных значений оценок параметров выполняется условие (5) существования второго стационарного решения системы уравнений (1).

$$\left(\tilde{q}_3 + \frac{\tilde{q}_6}{\tilde{q}_5} + \frac{\tilde{q}_6}{\tilde{q}_7} \right) \sqrt{\tilde{q}_1(\tilde{q}_1 - 2\tilde{q}_2)} - \tilde{q}_2\tilde{q}_4 = 0,00189 > 0$$

и это решение, вычисленное по формулам (6), равно

$$P_c = 42,275932 \quad R_c^{(a)} = 0,012467 \quad R_c^{(p)} = 0,598000 \quad R_c^{(d)} = 0,389535 \quad (8)$$

На рис. 2 представлен график изменения численности бобров на основе данных мониторинга и модельной оценки. Из приведенных на этом рисунке графиков можно утверждать, что зависимость изменения численности бобров имеет монотонно растущий тренд, стремящийся к стационарному решению (8) и квазипериодическую составляющую, период которой растет со временем от 14 до 26 лет. При этом периодическая составляющая имеет пилообразную форму: на каждом периоде в течение 6 лет (не зависимо от величины периода) численность бобров растет от минимального до максимального значения, а на остальной

части периода уменьшается от максимального до минимального значения. Более наглядно это видно из представленной ниже таблицы 2 и графика на рис. 3, где введены следующие обозначения: t_{max} и t_{min} – моменты времени, в которых численность бобров имеет соответственно максимальное и минимальное значения, T – период колебаний, T_{dec} и T_{inc} – длительность фаз периода, на которых соответственно численность бобров убывает и растет.

На рисунке 4 представлен график изменения коэффициента прироста численности бобров, определенного на основе учетных данных и полученного

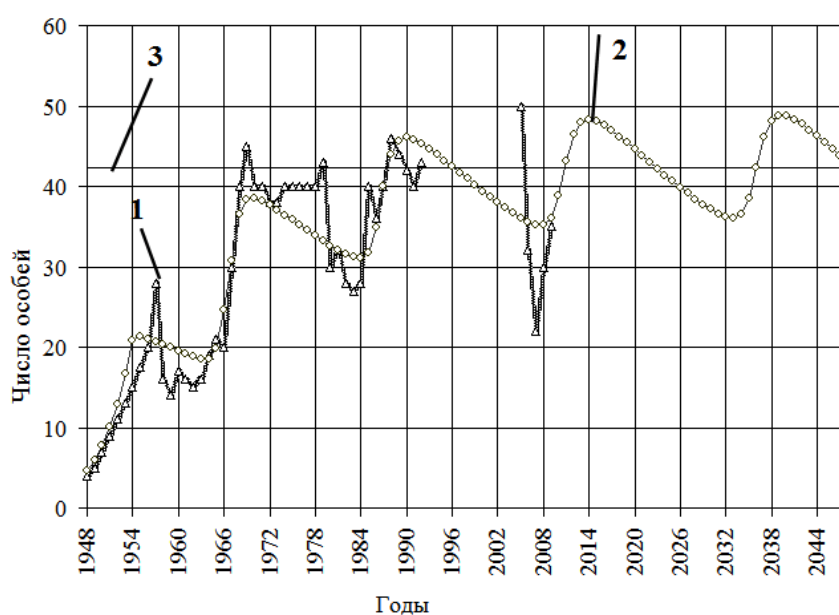


Рис. 2. Динамика численности бобров $P(t_k)$ в момент t_k (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки, 3 – стационарная численность).

Таблица 2. Изменения длительности периода колебаний численности бобров T , фаз его уменьшения T_{dec} и роста T_{inc} в зависимости от времени (по результатам моделирования)

t_{max} (год)	t_{min} (год)	t_{max} (год)	$T = T_{dec} + T_{inc}$ (число лет)	T_{dec} (число лет)	T_{inc} (число лет)	T_{dec}/T (процент)	T_{inc}/T (процент)
1956	1964	1970	14	8	6	57%	43%
1970	1984	1990	20	14	6	70%	30%
1990	2008	2014	24	18	6	75%	25%
2014	2033	2039	25	19	6	76%	24%
2039	2059	2065	26	20	6	77%	23%

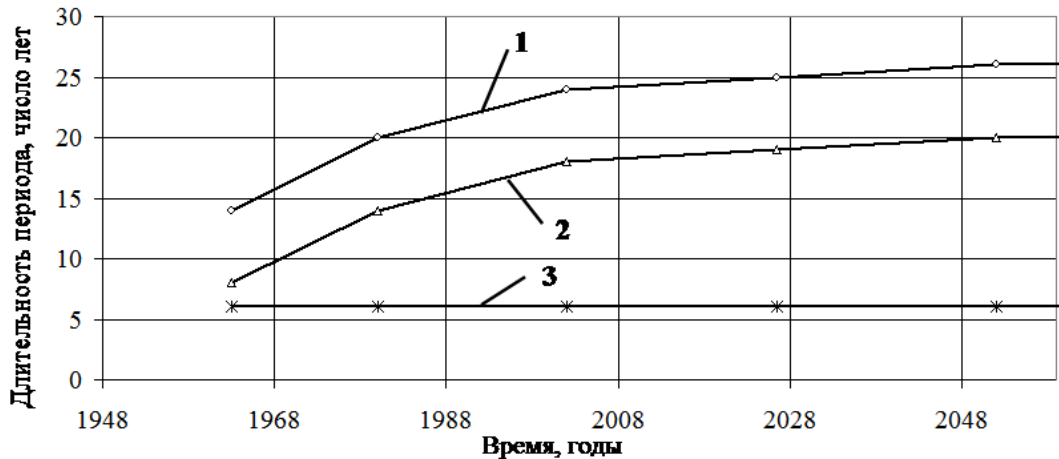


Рис. 3. Зависимость длительности периода колебаний численности бобров T (1), фаз его уменьшения T_{dec} (2) и роста T_{inc} (3) от времени (где $T = T_{dec} + T_{inc}$).

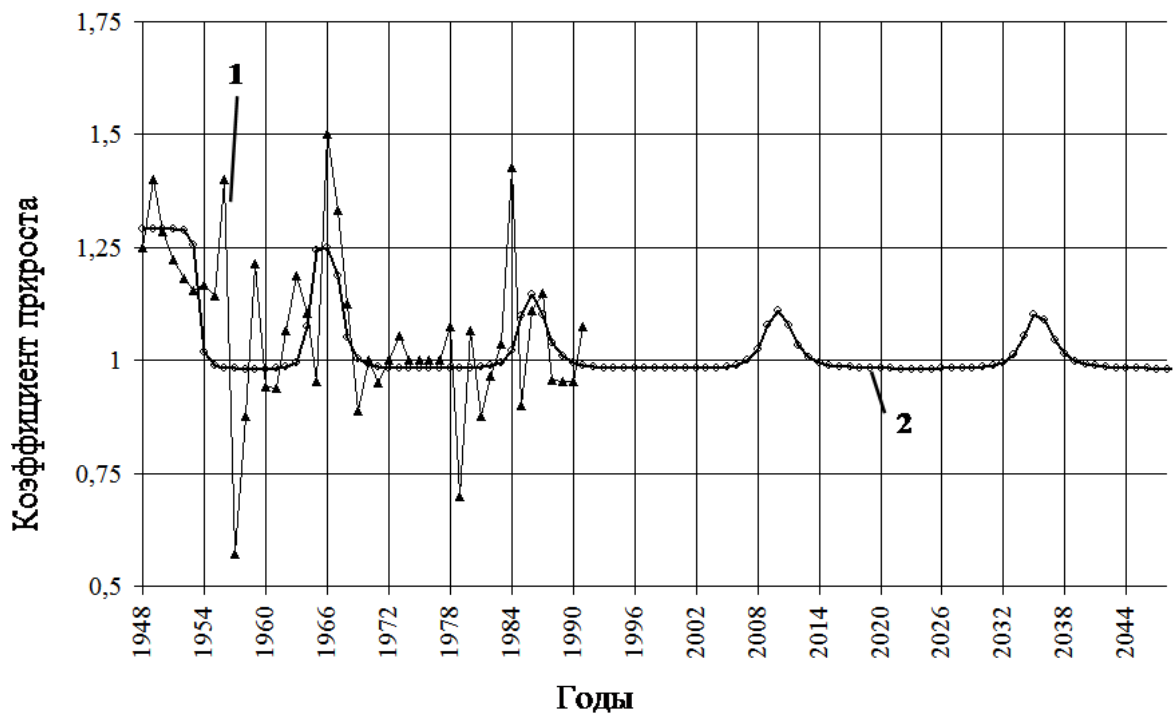


Рис. 4. Динамика коэффициента прироста численности бобров в зависимости от времени (1 – коэффициент прироста, определенный на основе учетных данных, и 2 – модельная оценка).

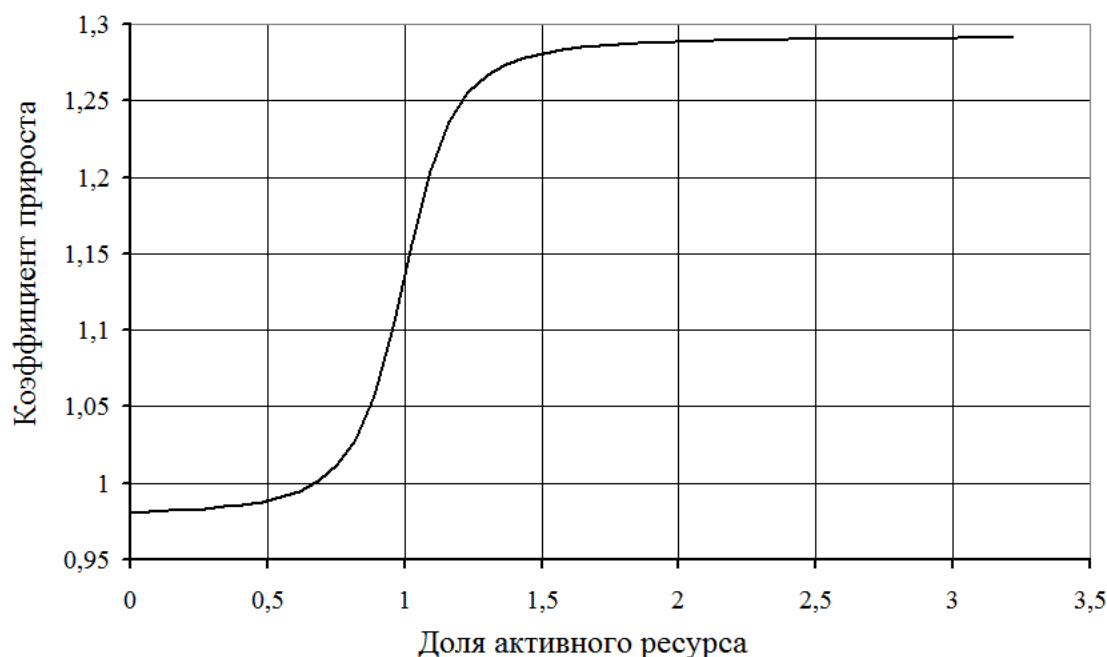


Рис. 5. Коэффициент прироста численности бобров в зависимости от доли активного ресурса, приходящегося на одного бобра и выраженного в значениях нормального потребления q_3 (доля активного ресурса определяется как $(R_a/P)/q_3$).

с помощью модели. Как видно из графика на рисунке 4, начиная с 1968 г., коэффициент также представляет собой квазипериодическую функцию. Причем средняя длительность периода составляет 26 лет. Этот коэффициент имеет максимальное значение ~ 1.1 , а минимальное ~ 0.98 , а длительности фаз на периоде, где он имеет значение больше или равно 1 и меньше 1, составляют соответственно 6 и 20 лет. Последнее означает, что скорость роста численности бобров после длительного периода сокращения увеличивается в среднем в 3.3 раза.

Хотя на первый взгляд, кажется, что максимальные значения коэффициента прироста (пики) уменьшаются с течением времени, тем не менее, модельные оценки показывают, что после периодического колебания эти значения стремятся к стационарному значению, то есть происходит последовательная стабилизация этого показателя. Равновесное значение этого показателя равно 1.08. Такой же вывод можно сделать относительно динамики численности животных, то есть хотя на рисунке 2 видно, что зависимость изменения численности бобров имеет

монотонно растущий тренд, тем не менее, она стремится к стационарному решению, как было отмечено ранее.

В результате моделирования с использованием параметрической модели, описываемой системой уравнений (1), была получена зависимость коэффициента прироста численности бобров $C_{rep} = 1 + F(R_a/P, q_1, q_2, q_3, q_4)$ от доли активного ресурса R_a/P , приходящегося на одного бобра. Эта зависимость представлена в графическом виде на рисунке 5, причем для наглядности она представлена как функция от доли активного ресурса, приходящегося на одного бобра, выраженной в значениях нормального потребления q_3 , то есть $C_{rep} = (R_a/P)/q_3$.

Из графика, приведенного на рисунке 5, следует, что коэффициент прироста C_{rep} при нормальном потреблении активного ресурса, то есть при $C_{rep} = 1$ имеет значение 1.13, а его крайние значения при $C_{rep} = 0$ и при $C_{rep} = 3$ соответственно равны 0.98 и 1.29.

Причем при потреблении активного ресурса, превышающего в 2 раза норму, коэффициент прироста практически совпадает с его предельным значением, равным 1.29. Это означает, что при наличии ограниченного (минимального) количества активного ресурса коэффициент прироста принимает минимальное значение 0.98, а при наличии достаточного количества активного ресурса коэффициент прироста достигает максимального значения 1.29, и дальнейшее увеличение этого коэффициента не наблюдается. В целом можно утверждать, что при двукратном увеличении доли активного ресурса с 1.5 до 3.0 коэффициент прироста практически не меняется. По-видимому, это связано с ухудшением качества местообитаний и усилением внутривидовой конкуренции.

Анализ устойчивости стационарного решения. В работе в первом приближении была исследована устойчивость по Ляпунову стационарного решения (8) системы уравнений (1). Из теории устойчивости конечно-разностных уравнений известно, что для устойчивости стационарного решения по первому приближению необходимо, чтобы собственные числа матрицы первых частных производных от правых частей системы разностных уравнений по ее переменным, вычисленным в стационарном решении, не превышали бы по модулю единицу. Применительно к системе уравнений (1) матрица частных производных, вычисленная в стационарном решении (8), может быть записана в следующем виде:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial P} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(a)}} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(p)}} \right)_c \\ \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial P} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(a)}} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(p)}} \right)_c \\ \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial P} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(a)}} \right)_c & \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(p)}} \right)_c \end{pmatrix}$$

$$\left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial P} \right)_c = 1 - \frac{2q_1 q_{-\infty} R_c^{(a)}}{(q_1 + q_{-\infty}) \sqrt{q_4^2 P_c^2 + (R_c^{(a)} - q_3 P_c)^2}}, \quad \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial P} \right)_c = -q_6, \quad \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial P} \right)_c = 0$$

$$\left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(a)}} \right)_c = \frac{(q_1 + q_{-\infty}) q_4^3}{[q_4^2 P_c^2 + (R_c^{(a)} - q_3 P_c)^2]^{3/2}}, \quad \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(a)}} \right)_c = 1, \quad \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(a)}} \right)_c = -q_7$$

$$\left(\frac{\partial \varphi_1}{\partial R^{(p)}} \right)_c = 0, \quad \left(\frac{\partial \varphi_2}{\partial R^{(p)}} \right)_c = q_5, \quad \left(\frac{\partial \varphi_3}{\partial R^{(p)}} \right)_c = 1 - q_5 - q_7$$

$$q_{-\infty} = q_1 - 2q_2$$

где через $\varphi_1, \varphi_2, \varphi_3$ обозначены правые части системы уравнений (1).

В результате вычисления матрицы \mathbf{A} по этим формулам, получаем:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0,927942 & 244,352905 & 0 \\ -0,000338 & 1 & 0,023921 \\ 0 & -0,036723 & 0,939356 \end{pmatrix}$$

Были вычислены собственные числа ρ_1, ρ_2, ρ_3 матрицы \mathbf{A} . Они оказались равными

$$\rho_1 = 0,964031 + 0,286818i, \rho_2 = \bar{\rho}_1 = 0,964031 - 0,286818i, \rho_3 = 0,939235$$

Собственное число ρ_3 имеет действительное положительное значение, меньшее единицы, а пара комплексно сопряженных собственных чисел ρ_1, ρ_2 в силу $|\rho_1| = |\rho_2| = 1,00579 > 1$ имеют

по модулю значение больше единицы. Следовательно, в первом приближении стационарное решение (8) неустойчиво, при этом неустойчивость достаточно слабая и носит колебательный характер. Период этих колебаний T в годах равен

$$T = \frac{2\pi}{\arcsin(\operatorname{Im} \rho_1 / |\rho_1|)} = 21,73$$

Однако, проведенный анализ поведения решения системы уравнений (1) на достаточно большом периоде времени (был взят отрезок времени 1948–2050 гг.) показал, что с ростом времени переменные системы стремятся к предельным периодическим функциям с периодом 26 лет.

На рисунке 6 представлен фазовый портрет динамики численности бобров. На основе его анализа с большой уверенностью можно утверждать, что решение системы (1), в частности

численность бобра, стремится к устойчивому предельному циклу. Устойчивость этого цикла наиболее вероятно связана с нелинейностью систем (1) и ограниченностью пригодных для бобров ресурсов на изучаемой территории. В целом, фазовые портреты для остальных переменных системы уравнения (1) по внешнему виду не отличаются от рисунка 6, то есть решение системы стремится к устойчивому предельному циклу.

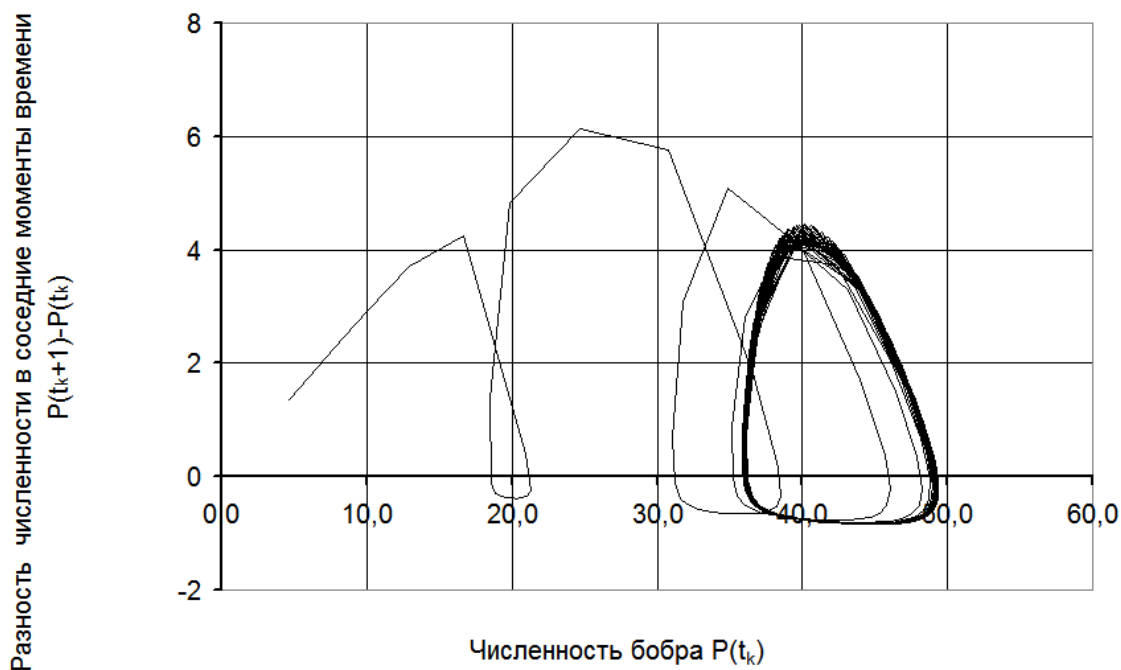


Рис. 6. Фазовый портрет численности бобра.

Оценка адекватности предложенной модели. Для оценки адекватности модели могут быть использованы различные количественные показатели (R^2 , уточненный R^2 , SE – стандартная ошибка, MAE – средняя абсолютная ошибка и др.). В нашей работе для наглядности адекватность модели оценивалась на основе двух форм записи R^2 -критерия (простая и уточненная) [Афифи, Эйзен, 1982], значения, которых лежат в пределах от 0 до 1. Этот показатель в процентах указывает, какая доля изменчивости численности бобра объясняется (описывается) с помощью системы (1). Вычисленные значения этих критериев для модели (1) оказались равными соответственно 86% для простого R^2 -критерия и 83% для уточненного R^2 -критерия. Полученные значения R^2 -критериев позволяют сделать вывод, что предложенная модель (1) достаточно адекватна, особенно, если учесть достаточно большие разбросы в статистических данных и имеющиеся пропуски оценки численности бобров в некоторые годы мониторинга.

Заключение

В результате мониторинга состояния бобровых популяций на территории ПТЗ было установлено, что после вселения пары бобров в бассейн р. Таденки в 1948 г. численность популяции в 2005 г. достигла максимального значения. Представленная параметрическая дискретная (по времени) модель динамики численности хорошо описывает реальный процесс. Она показывает, что рост численности стремится к стационарному решению при наличии квазипериодической составляющей, период которой растет со временем от 14 до 26 лет. При этом периодическая составляющая имеет пилообразную форму: на каждом периоде в течение 6 лет численность бобров растет от минимального до максимального значения (см. табл. 2), а на остальной части периода уменьшается от максимального до

минимального значения. Амплитуда колебаний квазипериодической составляющей после 2008 г. составляет порядка 6 бобров и имеет слабую тенденцию к увеличению (см. рис. 2).

Установленный невысокий уровень численности бобров в бассейне р. Таденки объясняется изначально неблагоприятными условиями (наличием ограниченного количества кормовых ресурсов) района выпуска, при которых быстрый рост численности был невозможен. Последующий рост численности бобров в бассейне р. Таденки стал возможен в результате их активной строительной деятельности, приведшей к увеличению емкости местообитаний. Увеличению емкости способствовала также и возможность использования бобрами удаленных кормовых ресурсов при отсутствии хищников [Zav'yalov et al., 2010]. Затем, по мере кумулятивного накопления последствий средообразующей деятельности бобров, их численность пришла в состояние динамического равновесия с условиями среды. В таких сформировавшихся популяциях бобрам приходится повторно заселять восстановившиеся местообитания и именно ход сукцессий лесной растительности вблизи и на месте бобровых прудов может определять дальнейшее существование бобровых популяций [Huvönen, Nummi, 2008]. При первоначальном освоении бассейна р. Таденки бобры использовали незанятые местообитания, и только с 1984 г. они начали повторно заселять ранее брошенные участки [Zav'yalov et al., 2010]. Наша модель предсказывает квазипериодическое колебание численности бобров вокруг равновесной численности, определяемой скоростью восстановления местообитаний. По-видимому, это один из самых оптимальных вариантов развития популяции при отсутствии масштабных внешних нарушений растительности. Модель базируется на ряде важных упрощений и предположений. Закономерности динамики численности

получены в первую очередь на основании анализа растущей популяции, впервые осваивающей и преобразующей местообитания. Одно из важных упрощений модели состоит в равнозначности (количественной и качественной) восстановленных и впервые освоенных местообитаний, чего практически не наблюдается в природе. Для бобровых местообитаний скорее характерны нелинейные и разнонаправленные сукцессионные смены, возможны как длительные задержки на разных стадиях, так и возврат к предыдущим стадиям или пропуск некоторых стадий сукцессионной последовательности [Remillard et al., 1987]. Независимо от интенсивности строительной деятельности во всех повторно заселенных местообитаниях наблюдается настолько плохое возобновление наиболее предпочитаемых кормов (осины), что это позволило отнести бобра к «животным, зависящим от нарушений» [Barnes, Mallik, 2001]. Прямое измерение количества и распределения древесно-кустарниковых кормов в брошенных бобровых поселениях также показывает снижение качества местообитаний [Завьялов, 2012], тогда как сукцессии, вызванные пожарами, способствуют быстрому росту численности бобров [Cunningham et al., 2006]. Еще одно упрощение модели состоит в том, что бобровые местообитания непременно восстанавливаются до потенциальных, тогда как многолетние наблюдения показывают, что это не так. Часть местообитаний может стать «бобровыми лугами» и в течение десятилетий не восстановиться до потенциально-пригодных для бобров местообитаний [Terwillinger, Pastor, 1999]. Например, в хвойно-широколиственных лесах Канады даже 50 лет оказалось недостаточным для полного завершения «бобрового цикла», то есть повторного заселения восстановленных местообитаний [Martell et al., 2006]. Наконец, еще одно упрощение –

это равнозначность местообитаний в речном континууме, в то время как фактически они неравнозначны уже только по одному показателю – площади водосборного бассейна. Динамика растительности в бобровых местообитаниях определяется, прежде всего, комплексом гидрологических факторов: частотой, степенью и продолжительностью повторного затопления. В свою очередь гидрологические факторы зависят от площади водосбора. Отсюда – бобровые местообитания – это динамичные, сложные, постоянно изменяющиеся во времени и пространстве системы [McMaster, McMaster, 2001].

Несмотря на неизбежное упрощение природной ситуации, наша модель представляет интерес по следующим соображениям. Во-первых, моделей долговременной динамики численности бобров по-прежнему крайне мало [Gurney, Lawton, 1996; Wright et al., 2004]. Во-вторых, наша модель ясно показывает, что даже при наличии упрощений, которые при моделировании способствуют росту численности бобров, возможности увеличения емкости местообитаний вследствие одной только средообразующей деятельности быстро исчерпываются.

Предлагаемая нами дискретная модель может быть использована для описания локальных бобровых популяций других территорий с целью количественной оценки и прогноза динамики их численности и нахождения характера ее изменения в зависимости от наличия доступных кормовых ресурсов.

Литература

Атлас карт Приокско-Тerrasного заповедника / Под ред. М.В. Бобровского, М.Н. Брынских. Пушино: Биопресс, 2005. 63 с.

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 486 с.

- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Борисов Б.П. Бобр // Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). М.: Физическая культура, 2011. Вып. 9. С. 86–90.
- Горайнова З.И., Петросян В.Г., Завьялов Н.А., Панкова Н.Л. Модели динамики численности локальных популяций речного бобра (*Castor fiber* L.). // Математическое моделирование в экологии. Материалы Второй Национальной конференции с международным участием, 23–27 мая 2011 г. Пущино, ИФХиБПП РАН, 2011. С. 78–80.
- Гревцев В.И. Ресурсы бобров в России: современные тенденции и региональные проблемы использования // Исследования бобров в Евразии: сборник научных трудов / ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова РАСХН. Киров, 2011. Вып. 1. С. 35–39.
- Жарков И.В. Восстановление запасов бобра // В сб.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-черноземное изд-во, 1969. Вып. XVI. С. 10–51.
- Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат. 1986. 256 с.
- Заблоцкая Л.В. Бобры в мелких левобережных притоках реки Оки // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. № 3. С. 679–682.
- Заблоцкая Л.В. Интродукция охотничьих зверей и птиц на юге Подмосковья // Экосистемы южного Подмосковья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 198–233.
- Завьялов Н.А. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения // Поволжский экологический журнал. 2012. №2. В печати.
- Лавров Л.С. Современное состояние запасов речного бобра и перспективы ведения бобрового хозяйства в СССР // Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж, Центр.-Черноземн. кн. изд-во, 1975. Вып. XXI. Т. 1. С. 4–17.
- Сафонов В.Г., Савельев А.П. Бобры стран Содружества: ресурсы, транслокации, промысел / Ред. Ю.П. Горшков, П.Е. Бушер // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру (Труды Волжско-Камского гос. прир. заповедника). Казань: Матбугат йорты. 2001. С. 27–38.
- Barnes D.M., Mallik A.U. Effect of beaver, *Castor canadensis*, herbivory on streamside vegetation in a Northern Ontario watershed // Canadian Field-Naturalist. 2001. Vol. 115 №1. P. 9–21.
- Cunningham J.M., Calhoun A.J.K., Glanz W.E. Pattern of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park // Northeastern Naturalist. 2006. Vol. 13 № 4. P. 583–596.
- Gurney W.S., Lawton J.H. The population dynamics of ecosystem engineers // OIKOS. 1996. № 76. P. 273–283.
- Huvönen T., Nummi P. Habitat dynamics of beaver *Castor canadensis* at two spatial scales // Wildlife Biology. 2008. Vol. 14. P. 302–308.
- Martell K.A., Lee Foote A., Cumming S.G. Riparian disturbance due to beavers: *Castor canadensis* in Alberta's boreal mixedwood forests: implications for forest management // Ecoscience. 2006. Vol. 13. № 2. P. 164–171.
- McMaster R.T., McMaster N.D. Composition, structure, and dynamics of vegetation in fifteen beaver-impacted wetlands in Western Massachusetts // RHODORA. 2001. Vol. 103. № 915. P. 293–320.

- Remillard M.M., Gruendling G.K., Bogucki D.J. Disturbance by beaver (*Castor canadensis* Kuhl) and increased landscape heterogeneity // Ecology studies. Landscape heterogeneity and disturbance. Springer-Verland. 1987. Vol. 64. P. 104–121.
- Terwillinger J., Pastor J. Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows // Oikos. 1999. Vol. 85, № 1. P. 83–94.
- Wright J.P., Gurney W.C.S., Jones C.G. Patch dynamics in landscape modified by ecosystems engineers // OIKOS. 2004. № 105. P. 336–348.
- Zav'yalov N.A., Al'bov S.A., Petrosyan V.G., Khlyap L.A., Goryainova Z.I. Invasion of Ecosystem Engineer – the European Beaver (*Castor fiber*) – in the Tadenka River Basin (Prioksko-Terrasnyi Nature Reserve). Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 4, P. 267–281.

**MODELING OF EURASIAN BEAVER
(*CASTOR FIBER L.*) POPULATION DYNAMICS
IN THE BASIN OF THE SMALL TRIBUTARY
OF THE OKA RIVER, THE TADENKA
(PRIOKSKO-TERRASNY NATURE BIOSPHERE
RESERVE)**

© 2012 Petrosyan V.G.¹, Golubkov V.V.², Goryainova Z.I.¹,
Zavyalov N.A.³, Albov S.A.⁴, Khlyap L.A.¹, Dgebudze Yu.Yu.¹

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia, petrosyan@sevin.ru

² Scientific-Research Institute for System Studies of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia

³ State nature Reserve Rdeysky, Novgorod region, 175270 Russia

⁴ Prioksko-Terrasny Nature Biosphere Reserve, Moscow region, Russia

The parametric discrete (in time) model of the beaver population dynamics from the invasion (1948) to the present day (2011) in the Tadenka River basin is presented. It is shown that the dynamics of the population size tends to a steady state with quasi-periodic component of 14 to 26 years. The population model shows that the periodic component has a sawtooth form, with the number of beavers increasing from minimum to maximum for every 6 years, and reducing from maximum to minimum value for the rest of the period. The oscillation amplitude of the quasi-periodic component is about 6 beavers and has a slight tendency to increase. We assume that the further development of the beaver population will depend on many random events that contribute to the change in the beaver regulatory factors, such as geomorphologic features of the area, recovery rate of feed resources in abandoned habitats, the extent and rate of development of beaver settlements. Stability analysis of stationary solutions and the assessment of model adequacy suggest that the proposed discrete model can be used for quantitatively assessment of the dynamics of beaver populations on other territories depending on the food resources availability.

Key words: invasion, Eurasian beaver, population size, population modeling, prediction of population dynamics.