

Моделирование популяции белоплечего орлана: устойчивая возрастная структура или переходная динамика?

Романов М.С.¹, Мастеров В.Б.²

¹Институт математических проблем биологии РАН –
филиал ИПМ им. М. В. Келдыша РАН

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

michael_romanov@inbox.ru

В главном уравнении матричной популяционной модели всего два основных компонента: (1) проекционная матрица, задающая плодовитость возрастных классов и частоту переходов между ними, и (2) вектор численности популяции. Традиционно «модельеры» основное внимание уделяют анализу свойств матрицы, считая вектор численности не слишком важным, т.к. уже через несколько шагов возрастная структура популяции стабилизируется и из любого начального состояния приходит к одной и той же устойчивой возрастной структуре, информация о которой уже содержится в проекционной матрице. Промежуток времени, когда возрастная структура еще не стабилизировалась, называется переходной динамикой (transient dynamics). Несмотря на его краткость, в этот период возможны резкие скачки численности популяции. Более того, если условия окружающей среды нестабильны, возрастная структура популяции на каждом временном шаге отклоняется от устойчивой, так что популяция постоянно находится в состоянии переходной динамики и ее скорость роста может отличаться от предсказания детерминистской модели. Сравнение детерминистской и стохастической матричных моделей выполнено для двух популяций белоплечего орлана (на Сахалине и в Нижнем Приамурье). Оценки стохастической модели более оптимистичны, что в ряде сценариев приводит к качественно иным выводам. Таким образом, стохастические эффекты могут оказывать существенное влияние на динамику популяции, и их следует обязательно учитывать при моделировании и принятии природоохранных решений.

Ключевые слова: матричная популяционная модель, переходная динамика, стохастическая лямбда, белоплечий орлан, *Haliaeetus pelagicus*.

Modelling of the Steller’s Sea Eagle Population: Stable Demographic Structure vs. Transient Dynamics

Romanov M.S.¹, Masterov V.B.²

¹IMPB RAS – Branch of KIAM RAS

²Lomonosov Moscow State University

There are only two main components in the main equation of matrix population model: (1) a projection matrix, which determines the fertility of the age classes and the probability of transitions between them, and (2) a population vector, which describes population of age classes. Traditionally, modellers focus on analysing properties of the matrix, considering the population vector being of little importance, since the age structure from any initial state after just a few time steps converges to the same stable age distribution, which can be derived directly from the projection matrix. The interval of time when the age structure has not yet stabilized is called ‘transient dynamics’. Despite its brevity, during this period, dramatic changes of population numbers are possible. Moreover, if the environmental conditions are unstable, the age structure of the population at each time step deviates from the stable distribution, so transient dynamics becomes a permanent state of the population, and its growth rate may differ from the one predicted by deterministic model. We performed a comparison of a deterministic and a stochastic model of two populations of the Steller's Sea Eagle (on Sakhalin and in the Lower Amur Region). For each population, three possible scenarios were considered: 1) main scenario (without changes of model parameters), 2) cessation of predation of brown bears, 3) allowing floater reproduction (enabling of the population reserve). Both models predict a decline of either island or mainland populations, but estimates of the stochastic model are more optimistic. In some cases, this

difference leads to qualitatively different conclusions. Thus, on Sakhalin the deterministic model shows that even with the cessation of bears' predation, rate of the population growth remains slightly negative; the stochastic model predicts a positive growth rate. In the Lower Amur region, according to the deterministic model, the population reserve capacity is not sufficient to stabilize the population; the stochastic model disproves this conclusion and the population should stabilize at the level of 94 % of the initial number. Therefore, stochastic effects can have major influence on the dynamics of the population and should be taken into account while modelling.

Key words: matrix population model, transient dynamics, stochastic lambda, Steller's sea eagle, Haliaeetus pelagicus.

1. Введение

Матричные популяционные модели – это такой вид моделей, в котором численность популяции в следующий момент времени можно рассчитать с помощью матричной алгебры, умножив вектор численности популяции на т. наз. проекционную матрицу, которая содержит коэффициенты плодовитости возрастных (или каких-то других) классов и вероятности перехода между ними:

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t),$$

где t – время, \mathbf{n} – вектор, представляющий возрастную структуру популяции (численность возрастных классов), \mathbf{A} – проекционная матрица Лефковича [1, 2].

Все основные свойства популяции заложены в проекционной матрице, поэтому традиционно основное внимание уделяется анализу свойств самой матрицы: нахождению ее собственных чисел (из которых наибольшее значение имеет главное собственное число λ , характеризующее скорость роста популяции) и собственных векторов, расчету чувствительности и эластичности параметров. При этом начальная возрастная структура считается несущественной, т. к. было показано, что из любого начального состояния популяция быстро (уже через несколько временных шагов) приходит к одной и той же возрастной структуре, которая называется «стабильной» (сама популяция не обязательно при этом стабильна). Более того, для ее нахождения не обязательно имитировать динамику численности популяции, т. к. информация о ней она уже изначально содержится в проекционной матрице (стабильной возрастной структуре соответствует правый собственный вектор проекционной матрицы).

Сам процесс перехода от начального, несбалансированного, состояния к устойчивой возрастной структуре получил название «переходной динамики» (*transient dynamics*) [3].

Несмотря на краткость этого периода, во время переходной динамики возможны резкие скачки численности как отдельных возрастных классов, так и общей численности популяции. Эти перепады могут быть как в большую, так и в меньшую сторону, в результате чего в момент достижения устойчивой возрастной структуры популяции могут сильно различаться по численности, что оказывает

существенное влияние на их дальнейшую судьбу [4].

Между тем, вопрос о начальной возрастной структуре популяции имеет вполне практический биологический смысл. Например, инвазивные популяции растений могут состоять из одних семян либо только из взрослых особей. Соответственно, их динамика численности в период перехода к устойчивой возрастной структуре будет коренным образом различаться. Другой пример – начало изъятия части популяции у промысловых видов, в результате чего меняется возрастная структура популяции и запускается процесс переходной динамики.

Кроме того, демографические параметры могут изменяться под влиянием условий окружающей среды. Если колебания среды значительны, параметры могут испытывать сильные колебания и популяция будет постоянно находиться в состоянии переходной динамики. Это означает, что ее возрастная структура далека от устойчивой и ее численность может подвергаться скачкообразным изменениям как в ту, так и в другую сторону.

В своих предыдущих публикациях [5, 6] мы построили матричные модели для двух популяций белоплечего орлана – на Сахалине и в Нижнем Приамурье, в которых показали, что обе они находятся в состоянии снижения численности, а также проанализировали возможные сценарии дальнейшего развития этих популяций.

Цель нынешнего исследования – смоделировать на дополненном материале стохастическую динамику тех же популяций и сопоставить результаты и выводы детерминистской и стохастической моделей.

2. Район исследования

Исследования выполнены на северо-восточном побережье о. Сахалин (3280 км²) и в низовьях р. Амур (4000 км²) [7]. Полевые данные собраны в 2004–2017 гг. С учетом пропусков, для Сахалина имеются данные за 11 лет исследований, на Нижнем Амуре – за 10 лет.

3. Методы исследования

Основным инструментом исследования является матричная модель [1, 2]. Граф жизненного цикла и соответствующая ему проекционная матрица описаны в предыдущей статье [5]. Оценки

параметров плодовитости сделаны на основе данных о территориально-возрастной структуре популяций и продуктивности размножения [6]. Оценка выживаемости молодых особей также сделана на основе возрастной структуры популяции. Выживаемость взрослых особей рассчитана на основе вейбулловской модели старения [8] по данным племенной книги [9] с поправкой на разницу между дикими и искусственными популяциями [10].

Для детерминистской модели проекционная матрица для каждой из региональных популяций была параметризована по данным, объединенным за все годы исследований в общий пул.

Помимо основного (1) сценария развития популяции, исследовали два альтернативных, предусматривающих (2) повышение продуктивности за счет прекращения хищничества бурых медведей и (3) постепенного вовлечения в размножения нетерриториальных особей (данный механизм описан у хищных птиц как равновесие Моффата [11]).

Колебания условий среды моделировали в соответствии с рекомендациями [1], с помощью наборов проекционных матриц для отдельных лет – 11 для Сахалина и 10 для Нижнего Приамурья. Стохастическую λ определяли двумя способами: методом аппроксимации Туляпуркара [12] и с помощью случайной имитации очень длинной последовательности (50 000 шагов).

Кроме того, было выполнено имитационное моделирование популяционной динамики при случайной последовательности «хороших» и «плохих» лет, которую воспроизводили, перемешивая случайным образом отдельные проекционные матрицы. Для каждой популяции, для каждого из трех сценариев выполнено по 10 000 имитаций динамики на 100-летний период, начиная с численности в 1000 особей.

Все расчеты выполнены в среде статистического программирования R [13] с использованием пакета `popbio` [14].

4. Результаты

Как и в наших предыдущих исследованиях [5–7], обе популяции характеризуются весьма низкой эффективностью размножения – их продуктивность (число птенцов на территориальную пару в год) равна 0.55 и 0.63, а плодовитость (параметр, который используется в модели: число птенцов на одну взрослую особь) – 0.19 и 0.24, соответственно.

Кроме того, на Сахалине значительный урон популяции наносит хищничество бурых медведей, уничтожающих в среднем около 20 % выводков (в некоторые годы – почти до 50 %). На Нижнем Амуре этот фактор практически отсутствует (0.4 %).

Большинство демографических параметров характеризуются значительными межгодовыми колебаниями.

Детерминистская модель показала, что обе популяции находятся в состоянии отрицательного роста численности ($\lambda < 1$). Если темпы сокращения сохранятся, сахалинская популяция сократится вдвое за 99 лет, нижеамурская – за 75 лет.

Попытка стабилизировать численность за счет снятия пресса хищничества медведей (сценарий 2) не приводит к желаемому результату: на Сахалине продуктивность растет значительно и динамика численности популяция почти стабилизируется, но все же λ остается чуть меньше единицы. Для материковой популяции этот сценарий не приводит к заметным изменениям, т. к. пресс хищничества и так незначительный.

Другим возможным вариантом стабилизации численности является вовлечение в размножение популяционного резерва: на Сахалине такая стабилизация теоретически может быть достигнута. При этом численность сахалинской популяции будет составлять 85 % от изначальной, и доля взрослых нетерриториальных особей сократится с 30 % до 12 %. На Амуре доля нетерриториальной части популяции недостаточна для полной компенсации низкой продуктивности и стабилизации: возможности популяционного резерва будут исчерпаны на уровне численности 83 % от начальной, после чего снижение численности продолжится экспоненциально, со скоростью 0.12 % в год.

Стохастическое моделирование в целом подтверждает основной вывод о сокращении численности, хотя дает более оптимистичные оценки стохастической λ (табл. 1, рис. 1). Однако в ряде сценариев выводы детерминистской и стохастической модели расходятся.

Таблица 1. Сравнение детерминистской и стохастической лямбды

Пара-метр	Сахалин			Нижнее Приамурье		
	$s1$	$s2$	$s3$	$s1$	$s2$	$s3$
λ	0.993	0.999	1.000	0.991	0.991	0.999
λ_T	0.996	1.002	1.007	0.996	0.996	1.005
λ_{sim}	0.996	1.002	1.007	0.996	0.997	1.005
CI_{lo}	0.995	1.002	1.007	0.996	0.996	1.004
CI_{up}	0.996	1.003	1.008	0.997	0.997	1.006

Обозначения: λ – детерминистская лямбда, λ_T – стохастическая лямбда, рассчитанная с помощью аппроксимации Туляпуркара, λ_{sim} – стохастическая лямбда, рассчитанная с помощью имитаций, CI_{lo} , CI_{up} – границы 95 % доверительного интервала λ_{sim} , $s1$ – основной сценарий (развитие без изменений), $s2$ – отсутствие хищничества, $s3$ – задействование популяционного резерва (лямбда рассчитана для случая полного использования резерва).

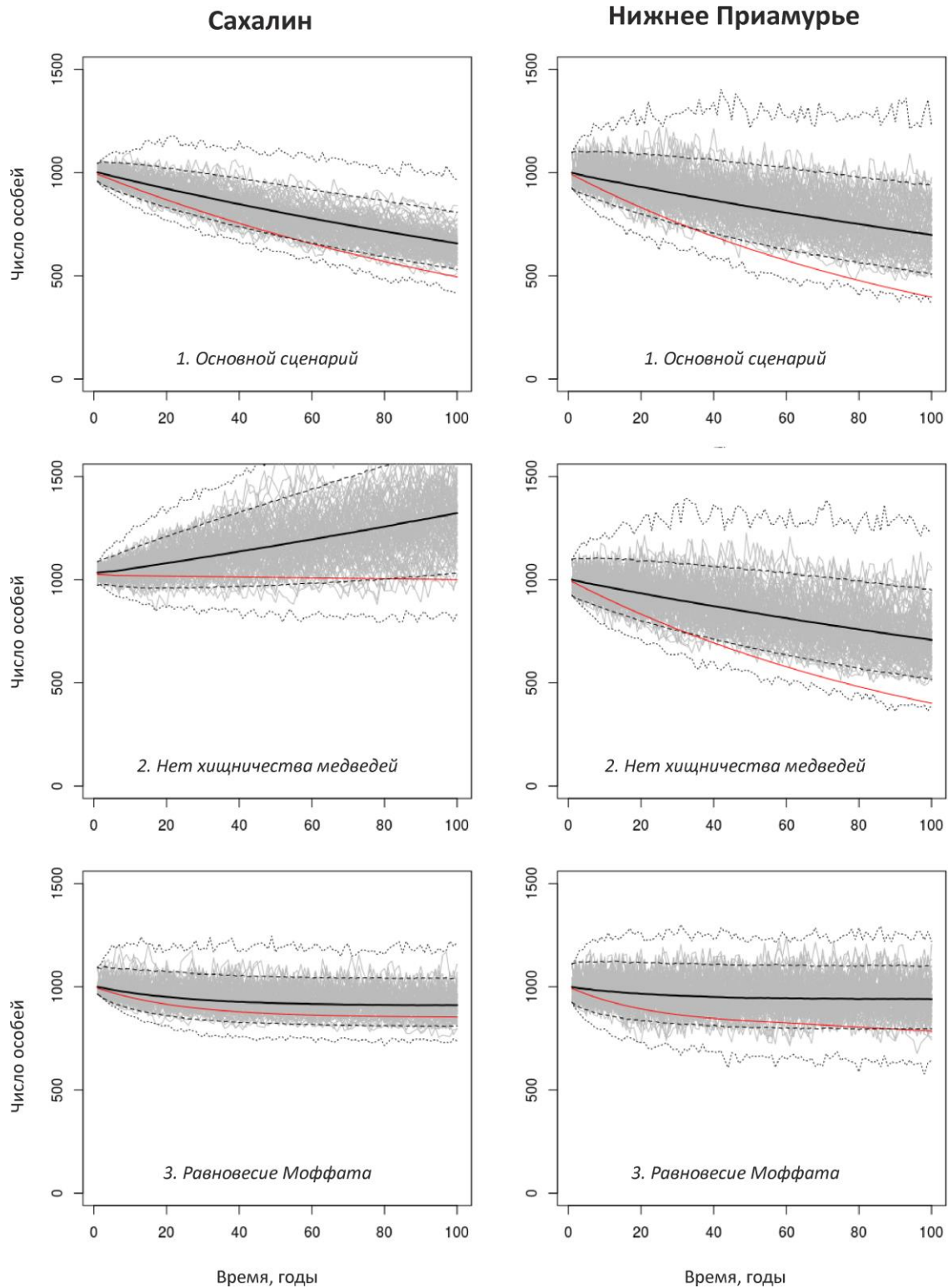


Рис. 1. Проекция динамики популяции на 100 лет: сравнение детерминистской и стохастической моделей. Красная линия – детерминистская модель, черные и серые линии – стохастическая модель (серые – выборочные 100 траекторий, черная сплошная – среднее арифметическое, штриховая – 95 % коридор, пунктирная – весь диапазон значений).

В сценарии 2 на Сахалине стохастическая модель приводит к качественно другим результатам: модель предсказывает положительный рост в отсутствие хищничества медведей, что подтверждается имитационным моделированием.

В отличие от детерминистской, стохастическая модель предсказывает возможность стабилизации обеих популяций (а не только сахалинской) за счет равновесия Моффата. На Сахалине новый уровень стабильности будет достигнут при численности 91 %, на нижнем Амуре – 94 % от первоначальной.

5. Обсуждение

Наши результаты подтверждают важность стохастического моделирования популяций в случае, когда условия окружающей среды далеки от стабильности.

В этом случае переходная динамика становится не просто кратким эпизодом в жизни популяции перед достижением устойчивой возрастной структуры, а приобретает вид перманентного свойства такой популяции.

Поскольку переходная динамика допускает резкие скачки численности как в большую, так и в меньшую сторону, такие популяции особенно уязвимы, т.к. почти всегда имеется определенный риск вымирания в силу чисто стохастических причин. Это особенно важно для видов с длительным онтогенезом и медленным размножением, таких как орланы, поскольку вариабельность λ в переходной динамике у них особенно высока [15].

6. Заключение

Сопоставление результатов детерминистской и стохастической моделей показывает, что они не обязательно совпадают. В условиях нестабильной среды стохастическая динамика популяции может существенно отличаться от детерминистской модели не только на количественном, но и на качественном уровне, что в результате может приводить к иным природоохранным решениям. Поэтому при моделировании популяционной динамики такие стохастические эффекты всегда следует брать в расчет.

7. Благодарности

Авторы благодарят Д.О. Логофета за идею исследования и Л.Г. Ханину за плодотворное обсуждение рукописи.

4. Список литературы

1. Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sunderland: Sinauer, 2001. 722 p.
2. Logofet D.O., Klochkova I.N. Mathematics of the Lefkovich model: the reproductive potential and asymptotic cycles. *Mathematical Modelling*. 2002. V. 14. № 10. P. 116–126.
3. Ezard T.H.G., Bullock J.M., Dalglish H.J., Millon A., Pelletier F., Ozgul A., Koons D.N. Matrix models for a changeable world: the importance of transient dynamics in population management. *Journal of Applied Ecology*. 2010. V. 47. P. 515–523.
4. Stott I., Townley S., Hodgson D.J. A framework for studying transient dynamics of population projection matrix models. *Ecology Letters*. 2011. V. 14. P. 959–970.

5. Романов М.С., Мастеров В.Б. Матричная модель популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине. *Мат. биол. и биоинф.* 2008. Т. 3. № 2. С. 36–49. doi: [10.17537/2008.3.36](https://doi.org/10.17537/2008.3.36).
6. Романов М.С., Мастеров В.Б. Матричная модель популяции белоплечего орлана: усовершенствования и новые данные. *Мат. биол. и биоинф.* 2014. Т. 9. № 2. С. 406–413. doi: [10.17537/2014.9.406](https://doi.org/10.17537/2014.9.406).
7. Мастеров В.Б., Романов М.С. *Тихоокеанский орлан Haliaeetus pelagicus: экология, эволюция, охрана*. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 384 с.
8. Ricklefs R.E., Scheuerlein A. Biological implications of the Weibull and Gompertz models of aging. *Journal of Gerontology*. 2002. V. 57. № 2. P. B69–B76. doi: [10.1093/gerona/57.2.B69](https://doi.org/10.1093/gerona/57.2.B69).
9. Kurilovich L. European Studbook for Steller's Sea Eagle (*Haliaeetus pelagicus*). *Moscow Zoo*. 2016. V. 18.
10. Ricklefs R.E. Intrinsic aging-related mortality in birds. *Journal of Avian Biology*. 2000. V. 31. P. 103–111.
11. Hunt W.G. Raptor floaters at Moffat's equilibrium. *Oikos*. 1998. V. 82. № 1. P. 191–197.
12. Tuljapurkar S.D. Population dynamics in variable environments. III. Evolutionary dynamics of *r*-selection. *Theoretical Population Biology*. 1982. V. 21. P. 141–165.
13. *R Foundation for Statistical Computing: R Development Core Team*. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, 2014. ISBN 3-900051-07-0. URL: www.R-project.org (дата обращения: 04.09.2018).
14. Stubben C., Milligan B. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software*. 2007. V. 22. № 11. URL: www.jstatsoft.org (дата обращения: 04.09.2018).
15. Koons D.N., Grand J.B., Zinner B., Rockwell R.F. Transient population dynamics: relations to life history and initial population state. *Ecological Modelling*. 2005. V. 185. P. 283–297.