

ВЛИЯНИЕ БРАКОНЬЕРСТВА НА ПОПУЛЯЦИЮ ТИГРОВ НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

Г. Чэпрон^{1,2,*}, Д. Дж. Микелл¹, Дж. М. Гудрич¹, А. Ламберт¹, С. Легендр¹, Д. Клобер⁴

ВВЕДЕНИЕ

Существует дилемма относительно того, на чем конкретно сфокусировать действия, направленные на сохранение тигров. С одной стороны, признано, что в конечном итоге утрата и деградация мест обитания является основной угрозой в будущем (Miquelle et al. 1999b; Wikramanayake 2004). Однако в последнее время особое внимание уделялось также изучению последствий истощения кормовой базы для поддержания здоровых популяций тигра (Karanth & Stith 1999; Miquelle et al. 1999a). Наконец, есть основание утверждать, что смертность тигров по вине человека является той актуальной проблемой, которую необходимо решать в настоящий момент (Caughley and Sinclair 1994). Все эти три проблемы взаимосвязаны и не могут быть решены независимо друг от друга. Например, фрагментация местообитаний приводит к увеличению уровня смертности по вине человека, о чем свидетельствует влияние дорог на выживание амурского тигра (гл. 21; Kerley et al. 2002). Необходимо принимать меры для решения всех трех задач, однако остается вопрос: куда направить усилия и ограниченные средства? И должен ли быть сделан одинаковый акцент на всех крупных хищниках или различия в экологии и жизненных циклах животных требуют особого подхода в каждом случае?

Важность качества местообитаний и наличие кормовой базы хорошо продемонстрированы полевыми данными (Biswas and Shankan 2002; Bagchi and Goyal 2003; Karanth et al. 2004). Рамакришнан (Ramakrishnan 1999) обнаружил, что сокращение популяции тигра напрямую связано с низкой плотностью популяций крупных копытных. Позже была выявлена взаимосвязь между плотностью популяций тигра и копытных в 11 экологически различных местообитаниях на территории Индии (Karanth et al. 2004). Также было обнаружено несколько видов сосуществующих хищников, включая тигра, которые питались копытными разного размера (Karanth and Sunquist 1995, 2000). Более того, доминирующая парадигма подтверждается популяционной моделью, которая свидетельствует о том, что тигры относительно устойчивы к браконьерству, но не переносят истощения кормовой базы (Karanth and Stith 1999). Экспериментальное подтверждение того, что популяции близкого родственника тигра – пумы – могут выдерживать ежегодный уровень изъятия в размере 25% от общего числа особей (Lindzey 1992, 1994), укрепляет мнение о том, что кошачьи могут выдерживать значительное давление браконьерства, несмотря на более осторожные выводы, сделанные ранее в ходе моделирования (Kenney 1995).

Изучение радиомеченых животных в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике (САБЗ) и на сопредельной территории показало, что большинство тигров погибает в результате браконьерской охоты (гл. 11). В то же время обсуждается идея организации трофейной охоты на тигров. С одной стороны, ее предлагают местные охотники как средство снижения влияния тигров на популяции копытных. С другой стороны, эта идея рассматривается как возможный механизм привлечения средств для проведения природоохранных мероприятий на Дальнем Востоке России (e.g. Quammen 2004).

Учитывая высокий уровень смертности тигров по вине человека и потенциальное увеличение смертности в результате спортивной охоты, очень важно понимать динамику популяции этого хищника, чтобы избежать применения неподходящих или даже опасных стратегий сохранения вида.

Экспериментальные манипуляции с популяцией (например, интенсивная выбраковка) с целью определить влияние высокого уровня смертности неуместны в популяциях исчезающих видов. Поэтому мы прибегли к моделированию, чтобы оценить потенциальное влияние браконьерства на популяцию амурского тигра. Мы используем метод сравнения, чтобы определить различия в параметрах жизненного цикла тигров и других крупных кошачьих, а затем оценить, какое влияние эти различия могут оказать на устойчивость популяции. В данной работе рассматривается три вида кошачьих: тигр, леопард и пума, которые стоят на вершине пищевой пирамиды и имеют схожие социальные системы (гл. 9; Packer 1986; Logan and Sweanor 2001).

В данной работе мы построили детерминистскую модель, чтобы исследовать потенциальное влияние браконьерства и выяснить, какие демографические параметры делают популяции тигров потенциально уязвимыми для высокого уровня браконьерства. Мы используем эту модель, чтобы по каждому виду выяснить темпы роста популяции, влияние браконьерства и уровень выживаемости, необходимый для того, чтобы популяция не исчезла. Мы используем результаты исследования, чтобы показать, насколько браконьерство угрожает популяциям тигров.

МЕТОДИКА

Основываясь на опубликованных данных многолетних полевых исследований, проведенных в течение последних десятилетий (см. ссылки в табл. 25.1), мы рассмотрели информацию о жизненном цикле и выяснили, что основные различия в демографических параметрах тигра, леопарда и пумы заключаются в возрасте первого участия в размножении (первого выводка у самок) и в длительности интервалов между выводками: тигры начинают размножаться в более позднем возрасте и делают это реже, чем леопарды и пумы.

Наша популяционная модель включает математическое описание жизненного цикла кошачьих и позволяет производить вычисления демографических показателей, таких как темпы роста популяции (Beissinger and Westphal 1998; Beissinger 2002; Mann and Plummer 1999). Хотя существует несколько способов моделирования, анализ параметров жизненного цикла лучше всего проводить с помощью математических популяционных моделей, обладающих большой аналитической способностью, нежели с использованием более сложных схем, таких как подробная пространственная модель, учитывающая отдельных особей (Wiegand 1998). Детерминистская матричная модель, представленная в данной работе, является достаточно простой, что позволяет использовать ее для анализа данных по трем видам, а также обеспечивает достаточную точность сравнений популяционной динамики и вероятности сохранения популяций этих видов. В процессе создания модели мы допустили, что динамика численности популяции может быть описана (i) группами животных, создающих структуру популяций, (ii) переходами между этими группами (например,

молодые становятся взрослыми) и (iii) вероятностями того, что эти переходы происходят. Мы предположили, что этот метод позволяет проводить моделирование по трем видам кошачьих. Время переходов между группами остается одинаковым для всех видов (например, от молодого к взрослому), а единственное отличие будет заключаться в вероятностях, влияющих на эти переходы.

Типичную популяцию крупных кошачьих можно разделить на следующие возрастные группы: детеныши (до 12 месяцев), молодые (12-24 месяца), расселяющиеся особи (в поисках индивидуального участка) (>24 месяцев) и взрослые резидентные (размножающиеся) самки (>а лет, где а – время первого размножения). Процесс перехода из одного класса в другой показан на рис. 25.1 и может быть описан следующим образом:

- Выжившие молодые самки **S** становятся расселяющимися самками **D**.
- Выжившие расселяющиеся самки **D** переходят в категорию взрослых резидентных размножающихся самок **B**.
- Выжившие резидентные размножающиеся самки **B** сохраняют свой статус.
- Выжившие взрослые размножающиеся самки **B** приносят детенышей (тиграт-самок), которые становятся молодыми **S**.

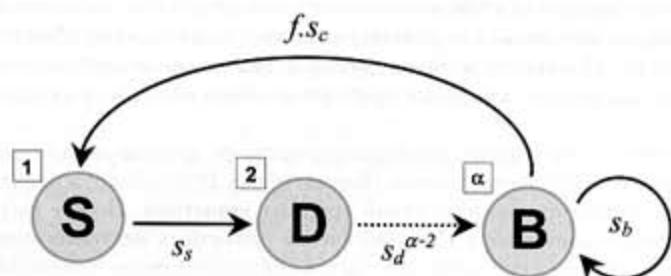


Рис. 25.2. Преобразованный график жизненного цикла крупных кошек с возрастом начала размножения.

выводка при рождении и интервал между появлением выводков) и уровнем выживаемости тиграт (рис. 25.1). Используя правила z-трансформации для графиков жизненного цикла (Caswell 2001), можно объединить переходы из группы S в группу D, и из D в B во избежание образования петли в группе размножающихся самок B. Таким образом, мы получаем график индивидуального жизненного цикла одиночно живущей самки кошачьих (рис. 25.2). Так как на графике после преобразований нет петли в группе B, становится возможным применение метода, предложенного Касвеллом (Caswell 2001) для получения общей формулы жизненного цикла, в которой сумма произведений членов каждой петли приравнена к единице:

$$1 = \sum_i \left(\prod_{j=1}^{i-1} S_j \right) \cdot F_i \lambda^{-i} \quad (\text{Формула 25.1})$$

Уравнение основных характеристик для видов крупных кошек будет следующим:

$$\lambda^\alpha - s_b \cdot \lambda^{\alpha-1} - f \cdot s_c \cdot s_s \cdot s_d^{\alpha-2} = 0 \quad (\text{Формула 25.2})$$

Мы провели параметризацию этого характерного уравнения, следуя подходу Каранта и Стита (Karanth & Stith 1999) и выбирая данные о выживаемости и размножении по результатам многолетних полевых исследований (табл. 25.2). У размножающихся и молодых самок самый высокий уровень выживаемости. Этот же показатель у расселяющихся особей ниже, чем у резидентных кошачьих: расселяющиеся особи перемещаются через незнакомые территории, не имеют представления о распространении жертв и гибнут по вине человека (гл. 11; Fuller 1995). У детенышей

уровень выживаемости низкий: они гибнут в результате нападений хищников, от голода и болезней. Точно определить размер выводка l сложно, так как в полевых условиях невозможно определить этот показатель при рождении. Чтобы сохранить последовательность в сравнениях между видами, мы фиксируем эту величину равной 3 (средний показатель для большинства крупных кошачьих), но так как в нашей модели учитываются только самки, а соотношение полов в выводке принимается за равное, размер выводка при рождении следует уменьшить вдвое ($l=1,5$). Хотя фиксированный размер выводка у всех трех видов является упрощенным допущением, которое может не в полной мере соответствовать данным по всем трем видам, анализ эластичности матрицы показал, что размер выводка имеет слабое влияние на скорость роста популяции.

В формуле неизвестной переменной является асимптотическая скорость роста популяции λ . Другие параметры, варьирующие от вида к виду, – это

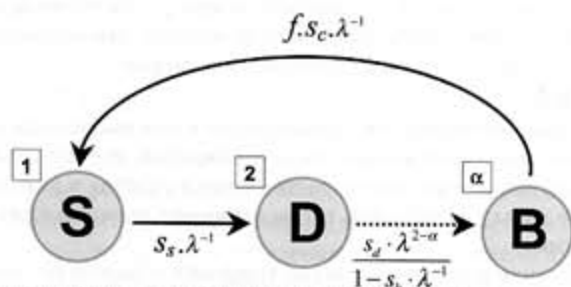


Рис. 25.1. График предрепродуктивного жизненного цикла для крупных кошек, где возраст начала размножения обозначен как α (лет), s_c – уровень выживания котят, s_s – молодых особей, s_d – расселяющихся особей, s_b – размножающихся особей, f – плодовитость, $f = l / ib$, где l – размер выводка, ib – интервал между выводками. В верхних левых квадратах для каждого класса указан возраст, в котором особи попадают в этот класс, также показано математическое выражение вероятностей перехода из одного класса в другой.

Таблица 25.1. Параметры видов

Виды	Возраст первого участия в размножении α	Интервал между выводками ib
Тигр	3,4-6,8 лет (Smith & McDougal 1991) 3,5-4,5 лет (Kerley et al. 2003)	20-24 месяца (Smith & McDougal 1991) 24-30 месяцев (Sunquist 1981) 22 месяца (Kerley et al. 2003)
Леопард	Африка: 3 года (Martin & de Meulenaer 1988) Азия: 2-3 года (Sunquist 1983, Pikirov & Korkishko 1989)	Африка: 15-24 месяца (Martin & de Meulenaer 1988, Bailey 1993) Азия: 20-21 месяц (Nowell & Jackson 1996) 12 месяцев (Robinette et al. 1961)
Пума	20-24 месяца (Lindzey 1987) 26 месяцев (Logan & Sweanor 2001)	18-24 месяца (Lindzey 1987) 17,4 месяца (Logan & Sweanor 2001)

возрасте первого участия в размножении и интервале между выводками (табл. 25.1), мы определили диапазон возможных значений λ для каждого вида крупных кошачьих. Подобным же образом, сократив уровни выживания до тех, что получаются в результате воздействия браконьерства, мы можем изобразить линии максимального и постоянного воздействия браконьерства с учетом того, что каждый класс животных взрослого возраста с одинаковой вероятностью может погибнуть от рук браконьеров. Этот анализ показывает, какой уровень браконьерства, в дополнение к существующим причинам смертности, может вынести каждый вид без сокращения размера популяции.

Если мы предполагаем, что выживаемость резидентных самок является индикатором выживаемости других групп самок, то есть уровни выживания пропорциональны во всех группах, то мы можем получить изолинии минимальной выживаемости, т.е. показатель минимального уровня выживаемости резидентных размножающихся самок, необходимого для того, чтобы избежать сокращения популяции. Кривые минимального уровня выживаемости показывают тот уровень выживаемости, который необходим для поддержания стабильной популяции и отражает ограничения, накладываемые особенностями жизненного цикла этих видов независимо от колебаний численности отдельной популяции любого вида.

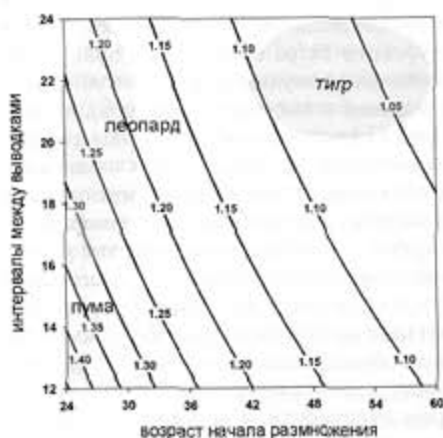


Рис. 25.3. Изо-кривые как функция возраста начала размножения и интервала между выводками для трех видов крупных кошачьих (тигр, леопард, пума).

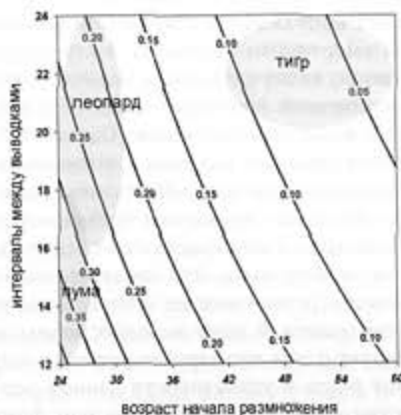


Рис. 25.4. Изо-максимальные кривые устойчивого воздействия браконьерства как функция возраста начала размножения и интервала между выводками для трех видов крупных кошачьих (тигр, леопард, пума).

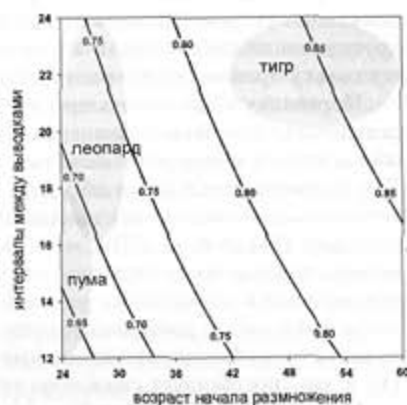


Рис. 25.5. Изо-минимальные кривые выживания размножающихся особей как функция возраста начала размножения и интервала между выводками для трех видов крупных кошачьих (тигр, леопард, пума).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты моделирования предполагают, что скорость роста популяции тигра меньше, чем леопарда и пумы только вследствие различий в возрасте первого участия в размножении и в интервалах между выводками. Например, по данным нашей модели, популяция тигра может увеличиваться максимум на 10% в год, в то время как популяции леопарда и пумы могут вырасти на 20-40% (рис. 25.3). Популяции тигра будут сокращаться, если смертность самок по вине браконьеров вырастет на 5-10%, в то время как популяции леопарда и пумы выдерживают изъятие браконьерами 20 и 30% особей соответственно (рис. 25.4). Чтобы популяция тигра не сокращалась, ежегодно должны выживать более 82% размножающихся самок, тогда как для поддержания популяций леопарда и пумы уровень выживаемости в данной группе составляет 75% и 70% соответственно (рис. 25.5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Основной целью данной работы была оценка влияния браконьерства на популяцию тигров с использованием устойчивых математических моделей. Несмотря на то что торговля дериватами тигра была признана одним из факторов, влияющих на популяции тигров (Newman 2004; Nowell 2000; Shepherd and Nolan 2004), биологический аспект данного явления не был оценен в полной мере (Wikramanayake et al. 1998). Существующие стратегии сохранения тигра сконцентрированы на ландшафтном планировании (Wikramanayake et al. 1998, 2004; Miquelle 1999) и восстановлении кормовой базы (Karanth and Stith 1999) и могут оказаться неэффективными, если уровень браконьерства будет настолько высок, что приведет к сокращению популяций или их исчезновению. Результаты нашего моделирования свидетельствуют о том, что, по сравнению с другими видами кошачьих, тигры более восприимчивы даже к самому небольшому повышению уровню смертности по вине браконьерства и их численность после сокращения популяции восстанавливается медленнее. Хотя наша модель теоретически подтвердила спорное утверждение о том, что популяция пумы может выдержать больший пресс браконьерства (Lindzey 1992, 1994), она показала, что планирование мер по сохранению тигра, основанное на данных по другим видам кошачьих, даже близкородственным, может быть опасным.

Таблица 25.2. Демографические параметры, используемые в модели

Параметр	Значение
Выживание детенышей	0,6
Выживание молодых	0,9
Выживание расселяющихся особей	0,7
Выживание размножающихся особей	0,9
Размер выводка (самки)	1,5

лении тигров (Smythies 1942; Sunquist et al. 1999), что можно объяснить подобным буферным эффектом (Brown 1969). Устойчивость этих популяций, вероятно, объяснялась быстрым замещением убитых особей заселяющими качественные местообитания иммигрантами. Во фрагментированных местообитаниях тигра в современной Азии (Nowell and Jackson 1996) повторная колонизация маловероятна, и восстановление популяции займет значительно больше времени.

Сихотэ-Алиинская экосистема является одной из немногих крупных территорий в Азии, где возможно сохранение тигра. Здесь единая, крупная и взаимосвязанная популяция амурского тигра, возможно, имеет больше шансов выдерживать высокий уровень браконьерства, чем небольшие популяции в других районах Азии, но только при особых условиях. Популяция тигра может выдерживать сильный пресс браконьерства, только если оно локализовано и при наличии группировок тигров с высоким уровнем воспроизводства, которые служат источником пополнения популяции. Поэтому заповедники должны играть важную роль и служить местом обитания этих группировок. Наш анализ, однако, показывает, что для того, чтобы популяция не сокращалась, уровень выживаемости взрослых самок должен составлять как минимум 82%. Анализ данных смертности (гл. 11) показал, что в период наших исследований уровень выживаемости самок (81%) не соответствовал требуемому. Поэтому маловероятно, что САБЗ служит местом, откуда пополняется популяция тигров. Он лишь поддерживает популяцию в стабильном или немного сокращающемся состоянии. Если в других заповедниках такой же уровень смертности тигров, то популяция амурского тигра находится в опасности, поскольку браконьерство распространено по всему региону, а источников пополнения популяции недостаточно.

Поскольку наша модель проста (единственное уравнение вместо сложных моделей с тысячами графиков), а наши результаты получены с помощью широко известной методики (Caswell 2001), мы считаем, что наши выводы хорошо обоснованы и могут использоваться в более сложных видовых и популяционных моделях без специальных изменений. Тем не менее необходимо обсудить допущения, которые использовались в ее создании. Наши модели предполагают использование постоянных показателей, что может привести к чрезмерно оптимистическим выводам. Например, было показано (Lande et al. 2001), что если показатели выживаемости сильно варьируют, то любой уровень охоты может вызвать гораздо более серьезное сокращение популяции. Это означает, что в существующей популяции амурского тигра неизвестный и меняющийся уровень браконьерства снижает жизнеспособность популяции, а дополнительная смертность в результате трофейной охоты очень опасна. К тому же наша модель допускает одинаковый пресс браконьерства на все группы. Фактически же данные говорят о том, что взрослые самки с тигрятами более уязвимы для браконьеров (гл. 11), и это способствует снижению темпов роста и устойчивости данной популяции в дальнейшем.

Мы предположили, что браконьерство является дополнительным фактором смертности, а не компенсаторным. Компенсаторная смертность подразумевает, что особи, убитые браконьерами, могли бы погибнуть в течение того же периода времени в силу естественных причин (Boyce et al. 1999). Некоторые исследования показали, что промысел не влияет на плотность популяций некоторых видов (Clark 1987; Errington 1945; Errington 1946; Roseberry and Klimstra 1984; Small et al. 1991; Smith and Willebrand 1999) и может быть компенсаторным, но в большинстве случаев это касается популяций травоядных или небольших пушных видов, у которых высокий уровень воспроизводства и раннее начало размножения. Явление компенсаторной смертности не свойственно видам с высоким уровнем выживаемости в условиях отсутствия промыслового изъятия (Nichols 1991) и при относительно низком уровне воспроизводства. К тому же, наше предположение может быть недостаточно консервативным: смертность из-за браконьерства может иметь депенсаторный эффект (т.е. привести к более существенному снижению численности, чем ожидается в результате прямого влияния браконьерства на смертность) из-за убийства молодняка взрослыми самцами. Когда новый самец замещает убитого браконьером самца, то он уничтожает его потомство, количество тигрят снижается и это оказывает влияние на динамику популяции и ее устойчивость (Swenson 2003, Swenson et al. 1997). Существуют данные о том, что это явление встречается в популяциях тигра (гл. 11, 12; Smith and McDougal 1991), леопарда (Reichman 1990; Pany 1991a, 1991b) и пумы (Logan and Sweaner 2001; Ross and Jalkotzy 1992).

Несмотря на то что мы использовали относительно простую модель, этот сравнительный анализ позволяет получить результаты, важные для сохранения вида. На самом деле тигры неустойчивы к воздействиям, как считалось ранее. Популяция тигра не может достичь таких темпов роста, как, например, популяции леопарда и пумы, и из трех перечисленных видов крупных кошачьих тигр будет первым видом, численность которого начнет сокращаться при увеличении уровня смертности. И действительно, исчезновение тигра с большей части его прежнего ареала, в то время как популяции леопарда относительно стабильны на территории всей Азии (Nowell and Jackson 1996), является показателем того, насколько тигры чувствительны к смертности по вине человека. В противоположность другим обособленно живущим кошачьим, тигр является крупной кошкой с низким уровнем выживаемости, и при отсутствии значительной иммиграции популяции для восстановления требуются благоприятные условия в течение длительного времени. Так, восстановление популяции амурского тигра заняло как минимум 45 лет после критического снижения его численности в 1940-х гг., и популяция тигра в Сихотэ-Алиинском заповеднике, возможно, все еще растет спустя 34 года (гл. 12).

Значительная доля средств, выделенных для сохранения тигра в России, была направлена на борьбу с браконьерством. Например, с 1998 по 2002 г. более 800 тыс. долларов было потрачено на исполнение природоохранного законодательства (Кристи, в печати). Несмотря на вложенные средства, работа антибраконьерских бригад оказалась, в основном, неэффективной (Степаницкий, в печати). Во всем мире большинство популяций тигра до сих пор испытывают на себе интенсивное влияние браконьерства (Newman 2004; Shepherd and Nolan 2004). Наш анализ показал, что смертность по вине человека оказывает критическое влияние на долгосрочное выживание популяций тигра. Наряду с охраной местообитаний и восстановлением кормовой базы сокращение уровня смертности по вине человека является важнейшим условием для успешного сохранения тигра. Вместо сокращения финансирования необходимо повышать эффективность мер по борьбе с браконьерством, включая не только исполнение природоохранных законов, но и формирование стимулов для сохранения тигра. И, что самое важное, идея получения средств на природоохранные мероприятия за счет организации спортивной охоты на тигра является абсолютно неприемлемой, так как оценить реальный ущерб, наносимый браконьерами, не представляется возможным.

Убеждение в том, что все виды крупных кошачьих, включая тигра, могут выдерживать высокий уровень смертности (e.g. Sunquist et al. 1999), не учитывает важность структуры метапопуляции и роль расселения в смягчении влияния высокого уровня изъятия особей. В крупных воссоединенных популяциях иммиграция может служить важным стабилизирующим фактором, смягчающим влияние значительного локального изъятия (Laundre and Clark 2003) и повышающим устойчивость опромышляемых популяций. В историях индийских охотников прошлого века говорилось о значительном регулярном истреблении тигров.