

УДК: 598.279.23

## Матричная модель популяции белоплечего орлана: усовершенствования и новые данные

Романов М.С.<sup>\*1</sup>, Мастеров В.Б.<sup>\*\*2</sup>

<sup>1</sup>Институт математических проблем биологии, Российская академия наук, Пушкино,  
Московская область, 142290, Россия

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991, Россия

**Аннотация.** Данная работа является продолжением и развитием исследования популяции белоплечего орлана с помощью матричной модели Лесли, опубликованного нами в 2008 г. За минувшие 6 лет модель была усовершенствована и дополнена новыми рядами наблюдений. Изменения коснулись оценок выживаемости взрослых и неполовозрелых (возрастом 1–5 лет) особей. Ранее выживаемость этих возрастных классов была приравнена к выживаемости взрослых особей в популяции в неволе близкородственного вида – белоголового орлана. В новой модели в основу оценки выживаемости положена модель старения Вейбулла, коэффициенты которой рассчитаны на основе аллометрических уравнений, связывающих выживаемость с массой тела. Кроме того, к 2014 г. накоплены дополнительные полевые данные о состоянии популяции белоплечего орлана на Сахалине, что в сумме дало 10 лет наблюдений, а также одним из авторов собран 7-летний ряд наблюдений за популяцией этого вида в Нижнем Приамурье. Моделирование сахалинской популяции на новом материале подтвердило выводы о вероятном ее сокращении, скорость которого оценивается в 1.6% в год, что более пессимистично по сравнению с прежними результатами (0.86% в год). Для Амурской популяции также показано сокращение – со скоростью 1% в год.

**Ключевые слова:** матричная популяционная модель, белоплечий орлан, *Haliaeetus pelagicus*, Сахалин, Нижнее Приамурье, стохастическая модель.

### ВВЕДЕНИЕ

В первой версии матричной модели популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus*, опубликованной нами в 2008 г. [1] и построенной на данных полевых наблюдений 2004–2007 годов на о. Сахалин, был сделан вывод, что эффективность размножения орланов за исследуемые 4 года, вероятно, недостаточно высока для самоподдержания популяции. Однако в модели не была удовлетворительно решена проблема оценки выживаемости возрастного класса взрослых особей: этому параметру присваивалось значение, полученное для близкородственного вида – белоголового орлана. Этот блок модели требовал улучшения.

Кроме того, к 2014 г. были накоплены новые полевые данные о численности, структуре популяции и продуктивности размножения орланов на Сахалине за 2008–2013 годы, что в сумме дало 10 лет полевых наблюдений в этом районе. Этот период

---

\*michael\_romanov@inbox.ru

\*\*haliaeetus@yandex.ru

наблюдений охватил сезоны с самыми различными погодными, кормовыми условиями и разной продуктивностью орланов, что позволило получить сглаженные, более точные оценки популяционных параметров. Помимо этого одним из авторов был собран 7-летний ряд полевых наблюдений за популяцией белоплечих орланов в Нижнем Приамурье (с 2006 по 2013 год, с перерывом в 2011 году).

В связи с этим были поставлены задачи: усовершенствовать разработанную ранее модель, исследовать с ее помощью сахалинскую и нижеамурскую популяции белоплечего орлана на дополнительном материале и сравнить результаты матричной модели с результатами стохастической модели, имитирующей случайную последовательность сезонов с высокой и низкой продуктивностью размножения птиц.

## МЕТОДЫ

Основным инструментом моделирования была матричная популяционная модель Лесли [2]. В дополнение к ней построена стохастическая модель, генерирующая разброс значений продуктивности взрослых особей и выживаемости молодых особей в течение первого года жизни. Все вычисления выполнены в среде статистического программирования R.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 1. Уточнение оценки выживаемости взрослых особей с помощью модели старения

Под выживаемостью мы понимаем вероятность особи выжить в течение года, под смертностью – вероятность погибнуть в течение года. Прямые оценки выживаемости взрослых белоплечих орланов в природных популяциях по-прежнему отсутствуют. В предыдущей версии модели выживаемость взрослых особей была оценена в 0.95, это значение было рассчитано по таблице дожития популяции в неволе (более 600 особей) близкородственного вида – белоголового орлана *Haliaeetus leucocephalus*, обитающего в Северной Америке [3].

Несмотря на близкое родство и сходство в биологии, белоголовый орлан значительно уступает белоплечему размерами и массой тела (у белоголового орлана – около 4740 г, у белоплечего – 7000 г), а эти параметры связаны с продолжительностью жизни и выживаемостью аллометрическим законом [4], поэтому выживаемость у этих видов может различаться. Кроме того, имеющаяся оценка сделана для искусственной популяции, а требуется оценить выживаемость орланов в природе.

Биологически значимую оценку выживаемости орланов позволяет получить анализ моделей старения и соответствующих кривых выживания. Исследования демографии долгоживущих птиц показали, что у этих видов смертность особенно высока в начальный период жизни (см., напр., [5]). Затем смертность уменьшается, но после достижения взрослого состояния вновь начинает постепенно увеличиваться, что связано уже со старением птиц [6].

Для характеристики смертности белоплечего орлана мы выбрали модель Вейбулла [7]:

$$m_x = m_0 + \alpha x^\beta,$$

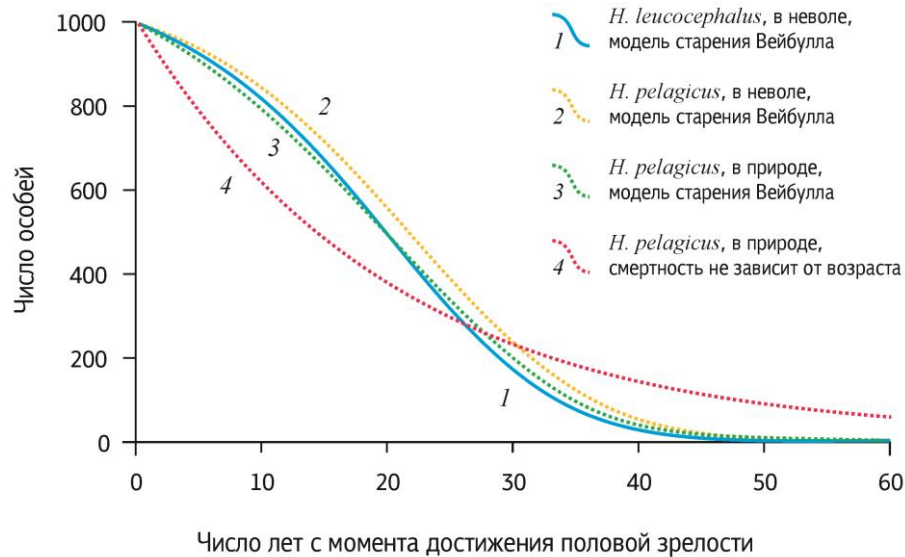
где  $x$  – возраст (число лет, прошедших с момента достижения половой зрелости),  $m_0$  – случайная смертность,  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты, связанные со скоростью старения, причем с определенной степенью условности можно сказать, что  $\beta$  отвечает за форму кривой старения, а  $\alpha$  – за крутизну кривой (т.е. скорость старения). Преимущество этой модели

перед другими в том, что в формулу заложены биологически значимые члены. Так она предполагает, что смертность у птиц складывается из двух основных компонент: внешней (*extrinsic mortality*), т.е. случайной и не зависящей от возраста (левый член уравнения  $m_0$ ), и внутренней (*intrinsic mortality*), связанной со старением организма (правый член уравнения).

На большом количественном материале Р.Е. Риклефс [7] определил коэффициенты для кривых смертности разных видов птиц, как в природе, так и в неволе, в т.ч. для белоголового орлана в неволе:  $m_0 = 0.016$ ,  $\alpha = 2.43 \times 10^{-4}$  и  $\beta = 1.82$ . Помимо этого, он показал, что внутренняя смертность для популяций в неволе и в природе практически не отличается, т.е. особи в обоих случаях стареют с одинаковой скоростью. Внешняя же, независимая от возраста, смертность в природе более чем в 3 раза превышает смертность в неволе. Для внешней смертности Риклефс предложил аллометрические уравнения, связывающие этот показатель с массой тела.

На основе этой информации была рассчитана смертность белоплечего орлана в природе. Предположив, что форма кривой старения (коэффициент  $\beta$ ) у двух близкородственных видов одинакова, мы рассчитали  $\alpha$  и  $m_0$  для природной популяции белоплечего орлана по разнице в массе тела, сделав соответствующую поправку на увеличение внешней смертности в неволе. Скорректированные для белоплечего орлана коэффициенты равны:  $m_0$  (в неволе) = 0.0135,  $m_0$  (в природе) = 0.019,  $\alpha = 1.98934 \times 10^{-4}$ ,  $\beta = 1.82$ . Эти коэффициенты дают возможность построить кривые выживания как для естественных, так и для искусственных популяций (рис. 1). Кривая выживания для белоплечего орлана на графике обозначена цифрой 3. На основе этой кривой можно полностью рассчитать возрастную структуру взрослой части популяции, т.е. вычислить численность всех взрослых возрастных когорт. Данная кривая, построенная для природной популяции белоплечего орлана, представляет собой теоретическую оценку выживаемости, к которой вид эволюционно приспособлен. Можно условно назвать ее «биологически запрограммированной». Реальная выживаемость может и отличаться, причем, скорей всего, в меньшую сторону, учитывая стремительные антропогенные изменения окружающей среды, к которым вид еще не успел выработать соответствующие адаптации.

Прямое использование полученной кривой выживания сильно усложнило бы матричную модель из-за необходимости учитывать численность каждой возрастной когорты. Однако особенности биологии белоплечего орлана позволяют упростить эту кривую: плодовитость взрослых особей практически не зависит от возраста [8], поэтому для расчета темпов воспроизводства популяции важна лишь их общая численность на момент размножения. Это дает возможность объединить взрослых птиц в один возрастной класс, а их выживаемость охарактеризовать одним независимым от возраста коэффициентом, который дает ту же численность (на момент размножения), что и кривая выживания. Можно условно назвать эту величину средней выживаемостью. Для белоплечего орлана в природе она составляет 0.952 (кривая 4 на рис. 1). Это значение весьма близко к использованному нами ранее [1].



**Рис. 1.** Варианты кривых выживания взрослых орланов (по: [9]): 1 – кривая, рассчитанная по реальным данным популяции белоголового орлана в неволе [7]; 2, 3 – теоретические кривые, рассчитанные по аллометрическим уравнениям и модели старения Вейбулла, соответственно в неволе, и в природе; 4 – теоретическая кривая выживания в природе при независимой от возраста смертности.

## 2. Выживаемость молодых особей

В предыдущей модели выживаемость неполовозрелых особей возрастом 1–5 лет считалась равной выживаемости взрослых (0.95). В новой версии модели использовали значение, рассчитанное на основе той же модели Вейбулла, предположив, что у молодых особей имеется только случайная смертность  $m_0 = 0.0019$ , а смертность, связанная со старением, пока отсутствует. Соответствующее значение выживаемости равно 0.981.

Выживаемость в первый год жизни рассчитывали так же, как и в предыдущей версии модели, итеративным путем при прогонах модели, подбирая ее так, чтобы стабильная возрастная структура популяции (правый собственный вектор проекционной матрицы) соответствовала полевым данным (соотношению численности молодых и ювенильных (птенцы) особей).

## 3. Продуктивность

Согласно полному ряду наблюдений, продуктивность орланов на Сахалине в 2004–2013 гг. составила  $0.22 \pm 0.058$  птенца на взрослую особь в год (среднее арифметическое и стандартное отклонение), на Амуре –  $0.23 \pm 0.056$  птенца на особь. Для моделирования различных сценариев развития популяции были рассчитаны также другие показатели продуктивности. Продуктивность территориальных особей (т.е. без учета группы нетерриториальных и не размножающихся особей) составила на Сахалине  $0.28 \pm 0.099$  птенцов, на Амуре –  $0.32 \pm 0.088$  птенцов на особь в год. Потенциальная продуктивность (гипотетическая продуктивность в отсутствие хищничества бурых медведей (*Ursus arctos*) – на Сахалине:  $0.28 \pm 0.065$ , на Амуре –  $0.24 \pm 0.059$  птенцов на особь в год [9].

## 4. Результаты моделирования

На основе построенной ранее модели с описанными выше дополнениями, были исследованы две популяции, обитающие на севере Сахалина и в низовьях Амура. Расчет темпов роста показал сокращение популяций в обеих частях ареала, хотя и с разной

скоростью: для сахалинской популяции на 1.6% в год, для амурской – на 1% в год (табл. 1). Много это или мало? Более наглядное представление о скорости роста или сокращения популяции дает период удвоения, который можно рассчитать по формуле:

$$t_d = \ln(2) / r,$$

где  $r$  – скорость прироста популяции (% в год). Расчет показывает, что при сохранении подобных отрицательных темпов прироста сахалинская популяция орланов сократится вдвое за 44 года, тогда как амурская – за 70 лет. Таким образом, следует признать, что темпы сокращения популяций угрожающе быстрые.

**Таблица 1.** Входные параметры модели и результаты моделирования

Обозначение	Показатель	Сахалин	Амур
<i>Входные параметры модели</i>			
$P_{ad}$	Выживаемость взрослых	0.952	0.952
$P_{imm}$	Выживаемость молодых	0.981	0.981
$F_{ad}$	Продуктивность	0.217	0.232
<i>Результаты моделирования</i>			
$\lambda$	Скорость роста популяции	0.984	0.990
$P_{juv}$	Выживаемость в течение первого года	0.149	0.169
	Период сокращения вдвое, лет	44	70

Помимо основного сценария, были рассмотрены несколько дополнительных, предусматривающих различные варианты повышения продуктивности или выживаемости. Они описаны нами ранее [1]. Сценарий 1 моделирует снятие пресса хищничества бурых медведей: в модели вместо фактической используется потенциальная продуктивность (на Сахалине – 0.276, на Амуре – 0.236). Модель показывает, что доля молодых на Сахалине увеличивается при этом с 14 до 17%. Доминантное собственное число проекционной матрицы, именуемое лямбда ( $\lambda$ ) и характеризующее скорость роста популяции, равно 0.991, т.е. популяция по-прежнему сокращается со скоростью 0.9% в год. На нижнем Амуре, где пресс хищничества бурых медведей незначителен, повышение продуктивности дает меньший эффект: лямбда остается практически такой же (0.990), доля молодых тоже меняется мало (с 16.3 до 16.5%).

Сценарий 2 предполагает полное вовлечение в размножение популяционного резерва. В модели вместо продуктивности в пересчете на одну взрослую особь используется продуктивность на одну территориальную особь (на Сахалине это 0.278, на Амуре – 0.320). Моделирование показывает, что на Сахалине лямбда составит 0.991, а доля молодых – 17%, т.е. произошедшие изменения аналогичны первому сценарию. Популяция по-прежнему сокращается со скоростью 0.9% в год. Это означает, что возможностей популяционного резерва недостаточно для стабилизации популяции. На Амуре стабилизация достигается ( $\lambda = 1.001$ ), хотя и ценой практически полного исчерпания резерва. Доля молодых значительно увеличивается – до 20.5%.

Для того, чтобы стабилизировать сахалинскую популяцию, орланы должны размножаться с продуктивностью не менее 0.355 (сейчас 0.217), нижеамурские орланы – не менее 0.313 (сейчас 0.232) птенцов на взрослую особь в год.

Один из важных выводов моделирования – предположение о крайне высоком уровне смертности в первый год жизни, которая составляет, по нашим оценкам, около 83–85%. Если этот вывод верен и причины повышенной смертности будут найдены, появится возможность найти способы ее снижения. Возможно, для решения этой проблемы потребуются объединенные международные усилия, поскольку ювенильные особи погибают не только в районах гнездования, но также на путях миграции и на зимовках.

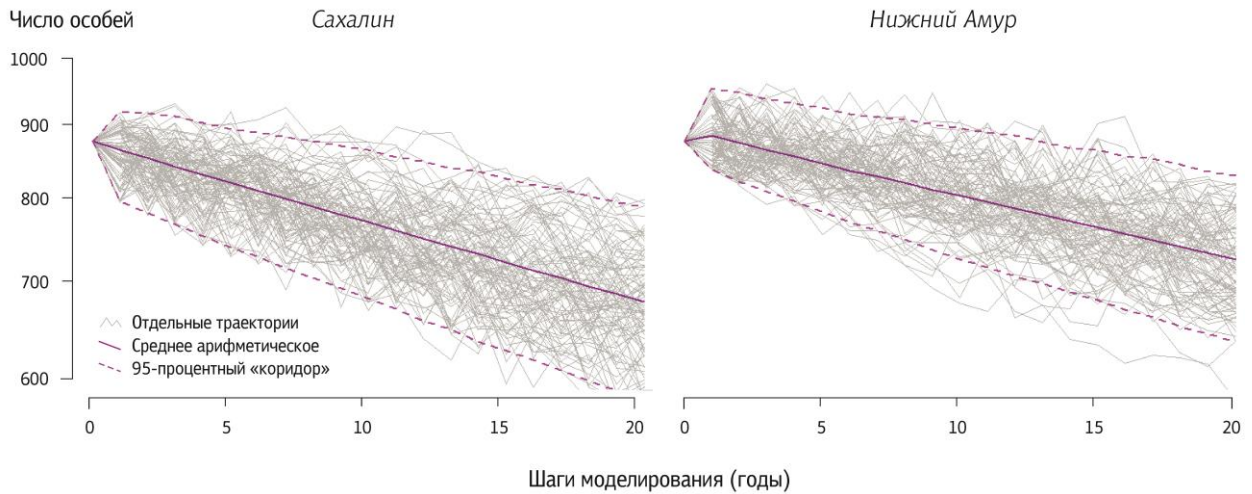
## 5. Стохастическая модель

По сравнению с предыдущими результатами моделирования оценки, полученные на 10- и 7-летних рядах наблюдений, оказались более пессимистичными: ранее оценки темпа роста сахалинской популяции были равными 0.9914 [1], сейчас – 0.984. Несколько меньшими темпами сокращается и амурская популяция ( $\lambda = 0.990$ ). Это естественное следствие низкой продуктивности размножения орланов в последние годы. Так, за минувшие 6 лет эффективность воспроизводства сахалинской популяции ни разу не была высокой. При биологической норме 1–1.2 птенца на территориальную пару в год она фактически не превышала 0.8 птенцов на пару, а в некоторые годы была катастрофически низкой – например, в 2010 г. составила всего 0.44 птенцов на пару. На нижнем Амуре наблюдается та же тенденция к уменьшению продуктивности. Доля молодых также неуклонно снижалась. На Сахалине за минувшую декаду она составила 14% (в 2008 г. она оценивалась в 19%), на Амуре – 17%.

Примечательно, что низкий успех размножения у орланов в разные годы объясняется разными причинами. На Сахалине негативными факторами, уменьшающими продуктивность, являются хищничество медведей, весенние бураны и снежные штормы, летние ураганные ветра, в некоторые годы – повышение уровня антропогенного беспокойства. На Амуре неудачные сезоны чаще всего связаны с колебаниями водного режима Амура: продуктивность падает в годы с аномально низким и аномально высоким уровнем воды. При этом сама продуктивность колеблется более чем с 2-кратным размахом.

Для того, чтобы смоделировать последовательность «удачных» и «неудачных» лет и оценить разброс возможных траекторий развития популяции, мы предприняли попытку стохастического моделирования ее динамики, имитирующего случайную последовательность сезонов с различными погодными и кормовыми условиями. Для этого продуктивность размножения взрослых особей и выживаемость молодых в течение первого года жизни генерировали случайным образом на основе пермутации реальных данных (простая выборка с возвращением, [10]). Остальные демографические параметры были постоянными. Затем было выполнено моделирование развития на 20-летний период с шагом в 1 год. На каждом шаге вычисляли численность возрастных групп и численность выращенного потомства. Для каждой из двух популяций было сделано по 10000 реализаций модельного эксперимента. Результаты моделирования представлены на рис. 2.

Результаты стохастического моделирования практически совпадают с выводами матричной модели. Несмотря на большой разброс отдельных траекторий, в среднем численность обеих популяций неуклонно снижается. На Сахалине только 5 (на Амуре – 6) из 10000 траекторий привели к небольшому увеличению численности, в остальных случаях неизменно происходило более или менее быстрое сокращение популяции.



**Рис. 2.** Результаты стохастического моделирования динамики численности популяции белоплечего орлана на северо-восточном Сахалине и нижнем Амуре. Показано по 100 из 10000 траекторий.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Что будет дальше с популяциями белоплечего орлана в исследованных частях ареала - во многом зависит от дальнейших действий человека. К множеству природных угроз и факторов, существующих в этих дальневосточных регионах с их суровым климатом, добавляется хозяйственная и рекреационная деятельность. При ответственном отношении к вопросам охраны редких видов и сохранения среды их обитания есть определенный резерв для повышения продуктивности размножения и восстановления устойчивости популяции этого уникального вида.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Романов М.С., Мастеров В.Б. Матричная модель популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине. *Математическая биология и биоинформатика*. 2008. Т. 3. № 2. С. 36–49. [http://www.matbio.org/downloads/Romanov2008\(3\\_36\).pdf](http://www.matbio.org/downloads/Romanov2008(3_36).pdf) (дата обращения: 07.11.2014).
2. Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sunderland: Sinauer Associates, 2000. 727 p.
3. Kohler I.V., Preston S.H., Lackey L.B. Comparative mortality levels among selected species of captive animals. *Demographic Research*. 2006. V. 15. Article No. 14. P. 413–434.
4. Шмидт-Нильсен К. *Размеры животных: почему они так важны?* М.: Мир, 1987. 259 с.
5. Kenward R., Katzner T., Wink M., Marcström V., Walls S., Karlbom M., Pfeffer R., Bragin E., Hodder K., Levin A. Rapid sustainability modelling for raptors with radio-tags and DNA-fingerprints. *Journal of Wildlife Management*. 2007. V. 71. P. 238–245.
6. Sergio F., Tavecchia G., Blas J., López L., Tanferna A., Hiraldo F. Variation in age-structured vital rates of a long-lived raptor: Implications for population growth. *Basic and Applied Ecology*. 2011. V. 12. № 2. P. 107–115.
7. Ricklefs R. E. Intrinsic aging-related mortality in birds. *Journal of Avian Biology*. 2000. V. 31. P. 103–111.

8. Finch C.E. *Longevity, Senescence, and the Genome*. Chicago: University of Chicago Press, 1990. 938 p.
9. Мастеров В.Б., Романов М.С. *Тихоокеанский орлан *Haliaeetus pelagicus*: экология, эволюция, охрана*. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 384 с.
10. Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. N. Y.: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

Материал поступил в редакцию 10.11.2014, опубликован 14.11.2014.