

УДК: 591.526:51

## **Оценка ювенильной выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*): математическое моделирование и анализ данных**

**Жданова О.Л.<sup>\*1,3</sup>, Кузин А.Е.<sup>†2</sup>, Фрисман Е.Я.<sup>‡3</sup>**

<sup>1</sup>*Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*

<sup>2</sup>*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, Владивосток, Россия*

<sup>3</sup>*Институт комплексного анализа региональных проблем, Биробиджан, Россия*

**Аннотация.** Для рационального использования запасов северного морского котика немаловажное значение имеет оценка и прогнозирование численности основных возрастных групп самцов. Данные непосредственных наблюдений позволяют оценить лишь величину приплода (количество новорожденных щенков) и суммарную численность секачей, также известен возрастной состав животных, добытых в ходе промысла. Для прогнозирования по этим данным требуется вычислять коэффициенты выживаемости отдельных возрастных групп самцов котиков. В данной работе обсуждаются и модернизируются предложенные ранее методики оценки коэффициентов выживаемости самцов. Для сужения расчетных интервалов ювенильной выживаемости используется дополнительная информация (в частности, расчетные выживаемости самцов на последующих стадиях жизненного цикла), а также корректируется процедура оценки. Предложены два метода расчета коэффициентов выживаемости самцов на различных этапах жизненного цикла: метод итераций и метод определения границ выживаемости сразу всех возрастных групп из уравнения динамики. Оба метода базируются на имеющихся данных наблюдений и особенностях жизненного цикла рассматриваемого вида, они не требуют выполнения каких-либо предположений о характере промысла. С их помощью получены оценки коэффициентов, характеризующих основные этапы жизненного цикла самцов котиков. Оба метода дают похожие регрессионные оценки средней по периоду выживаемости секачей. При этом первый метод предсказывает более высокую ювенильную выживаемость и низкую выживаемость холостяков; а второй, наоборот, завышает выживаемость холостяков и занижает ювенильную выживаемость. По результатам регрессионного анализа оба набора оценок хорошо совместимы с данными наблюдений. В итоге мы получили наборы оценок, которые являются адекватными границами параметров модели для проведения полномасштабных многовариантных вычислительных имитационных экспериментов.

**Ключевые слова:** математическое моделирование, динамика численности, оценка параметров, выживаемость, северный морской котик, *Callorhinus ursinus*.

---

\* axanka@iacp.dvo.ru

† mormlek@tinro-center.ru

‡ frisman@mail.ru

## ВВЕДЕНИЕ

Северный морской котик (*Callorhinus ursinus*), обитающий в северной части Тихого океана на островах Прибылова в Беринговом море (территория США), на Командорских и Курильских островах, а также острове Тюлений в Охотском море, долгое время был ценным промысловым объектом. Коммерческий промысел северных морских котиков значительно сократил их численность во всем ареале обитания. Охота на них началась в конце 18 века на Командорских островах, и вскоре после этого распространилась на Прибыловские, а также о. Тюлений. История коммерческого промысла на северных морских котиков хорошо документирована [1–7] и демонстрирует значительно изменяющуюся тактику эксплуатации, начиная от охоты без половой избирательности (промысел как самцов, так и самок) до экстренных мер по восстановлению катастрофически сокращающихся запасов. В 50–60 гг. прошлого века на Прибыловских и Командорских островах, в целях снижения плотности популяции котиков, стратегия промысла позволяла изъятие части самок. Данное решение вскоре привело к резкому снижению численности популяции морского котика на этих островах [6, 8–11]. Более щадящим и близким к оптимальному режиму эксплуатации оказалось изъятие самцов-холостяков этого вида, которое начали практиковать на островах Прибылова с 1835 г. [4, 12], на Командорских островах с 1871 г. и на о. Тюленьем с 1891 г. [13].

При таком характере промысла для рационального использования запасов котиков важное значение имеет оценка и прогнозирование численности основных возрастных групп самцов. Данные непосредственных наблюдений позволяют оценить лишь величину приплода (количество новорожденных щенков) и суммарную численность секачей, а, следовательно, для прогнозирования по этим данным необходимо уметь вычислять коэффициенты выживаемости отдельных возрастных групп самцов котиков.

## ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ ВЫЖИВАЕМОСТИ

При описании динамики популяции северного морского котика о. Тюлений исключим из рассмотрения миграции котиков из одних популяций в другие. Для стада о. Тюленьего это предположение не нарушит адекватности модели, т.к. ранее было проведено детальное исследование миграционных процессов на основе данных о возврате меток, которое показало, что степень изоляции стада острова Тюлений от остальных репродуктивных группировок северных котиков очень высока [14]. Это стадо практически не пополняется за счет командорских и прибыловских животных, а местные котики, в свою очередь, крайне редко эмигрируют на другие острова.

Выпишем уравнения динамики самцовой части популяции. Обозначим через  $M_0$  – численность новорожденных самцов (принято считать, что имеет место равенство численностей новорожденных самцов и самок:  $M_0 = P/2$ , где  $P$  – общее число новорожденных щенков);  $M_i$  – численность самцов в возрасте  $i$  лет ( $i = 2, 6$ );  $M$  – численность секачей – половозрелых самцов семи лет и старше. Все численности меняются год от года, т.е. играют роль переменных модели. За временной шаг моделирования естественно принять 1 год, т.к. за это время численности особей успевают измениться вследствие появления нового поколения щенков, перехода особей из младших возрастов в старшие (с учетом выживания и естественной смертности особей) и промыслового изъятия.

$$2M_0(n) = P(n) \quad (1)$$

$$M_2(n) = w_{02}(n-2)M_0(n-2) \quad (2)$$

$$M_{i+1}(n) = w_{i,i+1}(n-1)(M_i(n-1) - R_i(n-1)), \quad i = \overline{2, 5}; \quad (3)$$

$$M(n) = w_{67}(n-1)(M_6(n-1) - R_6(n-1)) + w(n-1)(M(n-1) - R(n-1)) \quad (4)$$

Здесь  $w_{i,i+1}$  – коэффициенты выживаемости от  $i$  до  $(i+1)$  лет холостяков,  $w$  – выживаемость секачей,  $R_i$  – величина промыслового изъятия из  $i$ -ой группы холостяков ( $i = 2, 6$ ),  $R$  – величина промыслового изъятия секачей.

Степень детализации представленной модели обусловлена имеющимися в наличии данными. Поскольку практически нет сведений о численности годовалых самцов (они никогда не добывались, а визуальные их подсчеты невозможны), то возрастная группа однолетних самцов опущена и в модель введен коэффициент выживаемости самцов – от рождения до двух лет ( $w_{02}$ ). Кроме того, возрастная структура секачей изучена крайне слабо, поэтому в качестве одного из переменных используется численность агрегированной возрастной группы, включающей секачей всех возрастов (7-ми лет и старше).

Правомерность предположения (1) подтверждается многочисленными исследованиями физиологии морского котика: так половое соотношение эмбрионов практически 1:1 [15], и хотя к моменту рождения встречаются отклонения от этого соотношения для территориально различных популяций как в одну, так и в другую сторону [10, 16, 17], в количественном выражении они незначительны.

Далее рассмотрим методики определения коэффициентов модели (1)–(4) по имеющимся в наличии данным наблюдений. Попытки определить эти коэффициенты предпринимались неоднократно, и по рассматриваемому вопросу имеется большой объем литературы [18–24 и др.]. Наибольшее внимание уделялось выживаемости самцов на ранней стадии жизненного цикла (от рождения до двух–трех лет), поскольку для популяций крупных млекопитающих, таких как ластоногие, ювенильная выживаемость является ключевым параметром, определяющим популяционную динамику, а также важным индикатором популяционного статуса [25].

Оценки ювенильной выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) широко использовались в математических моделях для изучения причин снижения численности Прибыловских популяций [22, 25, 26], для моделирования динамических эффектов изменения ювенильной выживаемости на рождаемость и численность самцов популяции о. Тюлений [14, 27], оценки влияния промысла самок на рождаемость [28]; они также использовались для определения максимального устойчивого объема изъятия [13, 25] и интерпретации наблюдаемого изменения возраста начала размножения [29].

Тем не менее, к настоящему времени разработано не так много методов для оценки этого параметра (выживаемости самцов от рождения до двух лет). В частности, помимо получившего наибольшее применение в годы активного промысла метода Ландера [20, 30], известны также методы Чапмана [18] и Смита–Полачека [22]; которые дают лишь оценку нижней границы выживаемости самцов от рождения до трех лет и также основываются на предположениях о возрастной структуре части популяции, изымаемой в процессе промысла.

Надежность работы этих трех методов детально исследована А.Тритесом (Trites, 1989); наибольшей критике подвергся метод Ландера, поскольку, как показало исследование, его оценки смещены и коррелируют больше с объемом промысла, чем с реальной ювенильной выживаемостью; т.е. большой объем промысла дает высокую выживаемость, а уменьшение изъятия неизбежно приводит к снижению расчетных значений ювенильной выживаемости. Этот эффект можно наблюдать и в нашем предыдущем исследовании [31] для позднего периода (1989–2011 гг.) наблюдений, когда стратегия промысла изменилась, поскольку для выведения стада о-ва Тюлений из депрессии изъятие стало более щадящим, и методика Ландера стала давать необоснованно заниженные оценки ювенильной выживаемости.

А. Тритес [23] предложил свою методику оценки ювенильной выживаемости, которая в меньшей степени подвержена влиянию предположений о возрастной

структуре совокупности особей, изымаемых в процессе промысла, чем метод Ландера. В основе методики Тритеса лежат оценки верхней ( $w_{02U}$ ) и нижней ( $w_{02L}$ ) границы ювенильной выживаемости (самцов от рождения до двух лет), а также предположение, что среднегодовая выживаемость холостяков рассматриваемого поколения (самцов от двух до семи лет,  $w_{27}$ ) постоянна:  $w_{27} = w_{23} = w_{34} = w_{45} = w_{56} = w_{67}$ . Используя последнее предположение, численность семилетних самцов  $n$ -ого года (т.е. поколения, рожденного в  $(n-7)$ -м году) можно выразить из (3):

$$M_7(n) = w_{27}(M_6(n-1) - R_6(n-1)) = w_{27}((w_{27}(M_5(n-2) - R_5(n-2)) - R_6(n-1)) = \dots \\ = (((((M_2(n-5) - R_2(n-5))w_{27} - R_3(n-4))w_{27} - R_4(n-3))w_{27} - R_5(n-2))w_{27} - R_6(n-1))w_{27}$$

и, учитывая (2), получить:

$$M_7(n) = ((((((w_{02}M_0(n-7) - R_2(n-5))w_{27} - R_3(n-4))w_{27} - R_4(n-3))w_{27} - R_5(n-2))w_{27} - R_6(n-1))w_{27} \quad (5)$$

Здесь необходимо подчеркнуть, что коэффициент  $w_{02}$  обозначает выживание за два первые годы жизни, а коэффициент  $w_{27}$  – выживание за один год – каждый год от двух до семи лет. Такое обозначение носит уже традиционный характер, и мы вынуждены его придерживаться.

Далее для краткости опустим номер года ( $n$ ), подразумевая, что все коэффициенты и численности относятся к конкретному поколению. При отыскании нижней границы ювенильной выживаемости самцов ( $w_{02L}$ ) полагается, что самцов не могло быть меньше, чем промысловое изъятие, т.е. из данного поколения к семилетнему возрасту были изъяты все самцы:  $M_7(n) = 0$ . Этого достаточно, чтобы найти ( $w_{02L}$ ) из (5).

При отыскании верхней границы ( $w_{02U}$ ) полагается, что из данного поколения было изъято не менее половины самцов 4-х летнего возраста:  $R_4 \geq M_4/2$ . Используя (3) можно найти количество четырехлетних самцов этого поколения:

$$M_4 = ((w_{02}M_0 - R_2)w_{27} - R_3)w_{27}, \quad (6)$$

и заменив  $M_4$  его верхней оценкой:  $M_4 \leq 2R_4$ , получить верхнюю границу ювенильной выживаемости ( $w_{02U}$ ) из (6):

$$w_{02L} = \frac{R_2 + R_3w_{27}^{-1} + R_4w_{27}^{-2} + R_5w_{27}^{-3} + R_6w_{27}^{-4}}{M_0} \quad (7a)$$

$$w_{02U} = \frac{R_2 + R_3w_{27}^{-1} + 2R_4w_{27}^{-2}}{M_0} \quad (7b)$$

Отметим, что оценка нижней границы ( $w_{02L}$ ) в уравнении (7a) построена исключительно на информации об объеме изъятия из данного поколения за все годы (пока эта группа не достигнет возраста 7 лет, пополнив в группу секачей). Включение изъятия последующих лет, безусловно, улучшает качество оценки за счет учета большей информации, чем в методе Ландера, однако при малом изъятии из рассматриваемого поколения закономерно уменьшится и нижняя граница ювенильной выживаемости ( $w_{02L}$ ), что не связано с какими-либо реальными изменениями внутривидовых процессов. Кроме того, уравнение (7b) для верхней границы ювенильной выживаемости ( $w_{02U}$ ) в явном виде содержит предположение об изъятии не менее половины самцов 4-летнего возраста:  $R_4 \geq M_4/2$ ; его нарушение неизбежно занизит и оценку  $w_{02U}$ .

Чтобы скорректировать эти нежелательные эффекты, метод Тритеса был модифицирован [31] следующим образом: исключено предположение об объеме изъятия, а также помимо суммарного объема изъятия из этого поколения включена информация о пополнении секачей самцами данного поколения по достижении ими

возраста семи лет ( $M_7$ ), где  $M(n)$  – количество секачей в  $n$ -м году,  $R(n)$  – количество секачей, изъятых в  $n$ -м году, а  $w$  – выживаемость секачей.

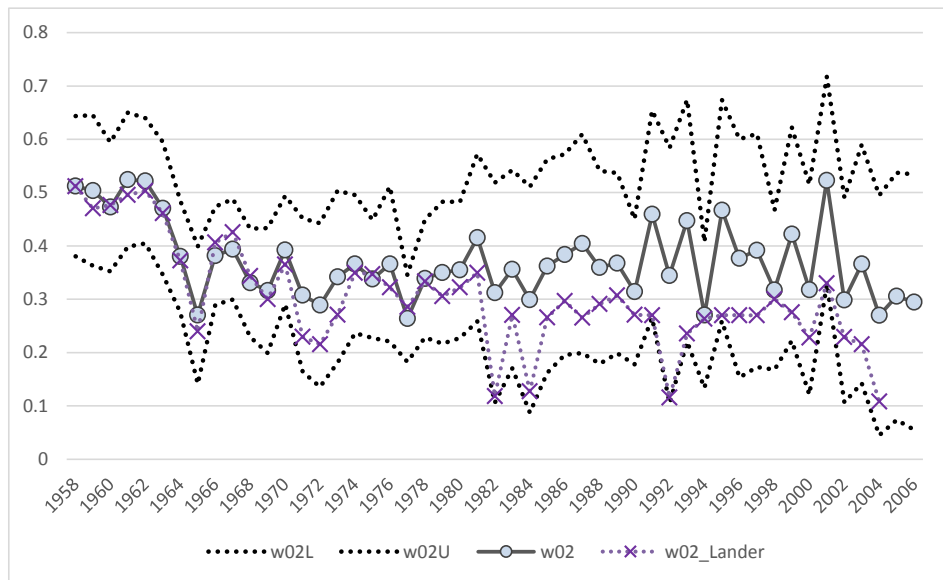
$$w_{02L} = \frac{R_2 + R_3 w_{27}^{-1} + R_4 w_{27}^{-2} + R_5 w_{27}^{-3} + R_6 w_{27}^{-4} + M_{7L} w_{27}^{-5}}{M_0}, \quad (8a)$$

$$w_{02U} = \frac{R_2 + R_3 w_{27}^{-1} + R_4 w_{27}^{-2} + R_5 w_{27}^{-3} + R_6 w_{27}^{-4} + M_{7U} w_{27}^{-5}}{M_0}. \quad (8b)$$

Для нахождения минимально возможной ювенильной выживаемости ( $w_{02L}$ ) полагают максимально возможные выживаемости старших возрастов  $w_U = w_{27U} = 1$ , в уравнение (8a) подставляется значение  $w_{27} = 1$ , а пополнение секачей рассчитывается по формуле:  $M_{7L}(n) = M(n) - w_U(M(n-1) - R(n-1))$ . Далее производится сверка оценочного значения  $M_{7L}$  с суммарным изъятием из этого поколения секачей в последующие годы  $R_{7+} = R_7 + R_8 + R_9 + R_{10} + R_{10+}$ ; если  $M_{7L} < R_{7+}$ , то  $M_{7L}$  увеличивают до  $R_{7+}$ , т.к. нельзя изъять больше самцов, чем их было. Аналогичная проверка применяется к  $M_{7U}$ .

Минимально возможным значениям выживаемости старших особей ( $w_{27L} = (w_{02U})^{0.5}$ ,  $w_{1L} = (w_{02U})^{0.5}$ ) будет соответствовать максимально возможные ювенильная выживаемость ( $w_{02U}$ ) и число особей, пополняющих численность секачей:  $M_{7U}(n) = M(n) - \sqrt{w_{02U}}(M(n-1) - R(n-1))$ .

На самом деле, выживаемость щенков от рождения до двух лет представляет собой произведение среднегодовых значений выживаемости от рождения до года и от года до двух лет:  $w_{02} = w_{01} \cdot w_{12}$  и минимальной является выживаемость щенков только на первом году жизни  $w_{01}$ , а далее можно считать, что  $w_{12} = w_{27}$ . Тогда  $w_{02U} = w_{01U} \cdot w_{27L} = (w_{27L})^2$ , и, следовательно,  $w_{27L} = (w_{02U})^{0.5}$ . Аналогично получаем нижнюю границу выживаемости секачей:  $w_L \geq w_{01} \Rightarrow w_L = w_{27L} = \sqrt{w_{02}}$ .



**Рис. 1.** Динамика оценок выживаемостей самцов от рождения до двух лет ( $w_{02L}$ ,  $w_{02U}$ ,  $w_{02}$ ), рассчитанных по данным наблюдений популяции северного морского котика о. Тюлений по формуле (8) и для сравнения – по методу Ландера ( $w_{02\_Lander}$ ).

В качестве оценки  $w_{02}$  берется среднее арифметическое минимально и максимально возможных значений:

$$w_{02} = (w_{02L} + w_{02U})/2. \quad (9)$$

На рисунке 1 приведены результаты расчетов, выполненных по предложенным методикам.

Такая процедура расчета, действительно, не делает никаких предположений о характере промысла, но именно объем изъятия позволяет сужать интервалы, в которых лежит настоящее значение  $w_{02}$ , поэтому в позднем периоде интервалы оказываются особенно широкими (рис. 1), поскольку из-за уменьшения объема изъятия из популяции зона неопределенности значительно увеличилась. К тому же, не ясно, насколько корректно среднее арифметическое верхней и нижней границы отображает истинное значение параметра, и насколько изменение процедуры расчета может повлиять на те содержательные результаты и выводы, которые удалось получить для рассматриваемой популяции на основе оценок выживаемостей возрастных групп, в частности, на изменение средней выживаемости секачей после 1988 г.

В данной работе, мы используем дополнительную информацию (в частности, расчетные выживаемости самцов на последующих стадиях жизненного цикла) для сужения интервалов ( $w_{02L}$ ,  $w_{02U}$ ), а также скорректируем процедуры оценки.

### УТОЧНЕНИЕ ОЦЕНКИ ЮВЕНИЛЬНОЙ ВЫЖИВАЕМОСТИ С ПОМОЩЬЮ ИТЕРАЦИЙ

Используя полученные оценки ювенильной выживаемости самцов (8), далее можно рассчитать верхние и нижние границы их выживаемости от 2 до 7 лет [25] и заменить ими грубые оценки ( $w_{27U} = 1$ ,  $w_{27L} = (w_{02})^{1/2}$ ) в формулах (8) для пересчета границ  $w_{02L}$  и  $w_{02U}$ .

Рассмотрим кратко методику расчета средней годовой выживаемости самцов от двух до семи лет ( $w_{27}$ ). Она применяется к поколению, для которого имеются данные наблюдений вплоть до семилетнего возраста. Самцы из этого поколения пополнят группу секачей, достигнув семилетнего возраста ( $M_7$ ), при этом нужно учесть суммарную убыль за счет ежегодного промысла ( $R_2-R_6$ ) и естественной смертности:

$$M_7 = (((((M_2 - R_2)w_{27} - R_3)w_{27} - R_4)w_{27} - R_5)w_{27} - R_6)w_{27}. \quad (10)$$

Имеется полная информация о размере изъятия ( $R_2-R_6$ ), а также расчетная оценка численности двухлетних самцов ( $M_2 = w_{02}M_0$ ). Прямых оценок для ( $M_7$ ) нет, поэтому используются косвенные методы оценки, учитывающие известную по данным наблюдений численность секачей ( $M$ ).

Пусть рассматриваемое поколение достигло семилетнего возраста в  $n$ -м году, тогда численность секачей этого года можно записать так:

$$M(n) = M_7(n) + w(M(n-1) - R(n-1)). \quad (11)$$

При максимально возможной выживаемости  $w_{27} = w_{27U}$  пополнение  $n$ -ого года не превосходит всей численности секачей:  $M_7(n) \geq M(n)$ . Подставив в левую часть уравнения (10)  $M(n)$ , можно численно найти оценку верхней границы  $w_{27U}$ ; причем если полученное значение окажется больше единицы, то нужно заменить его на  $w_{27U} = 1$ . Найти оценку для минимально возможной выживаемости  $w_{27L}$  можно как решение системы (10–11), положив максимально возможную выживаемость секачей  $w_U = w_{27L}$ , т.к. для морского котика известно, что выживаемость секачей не превосходит выживаемость молодых самцов от 2 до 7 лет:

$$M(n) - (M(n-1) - R(n-1))w_{27L} =$$

$$= (((((M_2(n-5) - R_2(n-5))w_{27L} - R_3(n-4))w_{27L} - R_4(n-3))w_{27L} - R_5(n-2))w_{27L} - R_6(n-1))w_{27L},$$

далее находится оценка:  $w_{27} = (w_{27U} + w_{27L})/2$ .

Заметим, что при расчете максимально возможной выживаемости холостяков ( $w_{27U}$ ) допустимо, что  $M_7 = M$ , т.е.  $w_L = 0$ . Заменяем это предположение на биологически более корректное:  $w_L = \sqrt{w_{02U}}$ , т.к. по результатам наблюдений минимальной является выживаемость самцов на первом году жизни.

При расчете границ  $w_{27}$  нужно следить, чтобы для выбранных значений коэффициентов расчётное пополнение секачей (11) оказывалось достижимым. В частности, при расчете  $w_{27L}$  в отдельные годы приходится увеличивать начальное значение поиска  $w_{27L}$ , т.к.  $w_{27L} = \sqrt{w_{02U}}$  дает меньшее значение пополнения секачей, чем это необходимо.

Таким образом, были получены оценки верхней и нижней границы выживаемости холостяков ( $w_{27L}$ ,  $w_{27U}$ ), которые можно подставить в формулы (8) для уточнения границ ювенильной выживаемости. При этом будем считать максимально возможной выживаемостью секачей нижнюю границу выживаемости холостяков, т.е. ограничение  $w_{27L} = w_U$  будем использовать в (8а) для уточнения нижней границы ювенильной выживаемости:

$$w_{02L} = \frac{R_2 + R_3 w_{27U}^{-1} + R_4 w_{27U}^{-2} + R_5 w_{27U}^{-3} + R_6 w_{27U}^{-4} + M_{7L} w_{27U}^{-5}}{M_0} \quad (12)$$

$$M_{7L}(n) = M(n) - w_{27L}(M(n-1) - R(n-1))$$

Для уточнения верхней границы ювенильной выживаемости, будем полагать минимально возможную выживаемость секачей равной максимальной ювенильной выживаемости на первом году жизни:  $w_L = w_{01U} = w_{02U}/w_{27L}$ . Тогда выражение (8b) преобразуется к следующему виду:

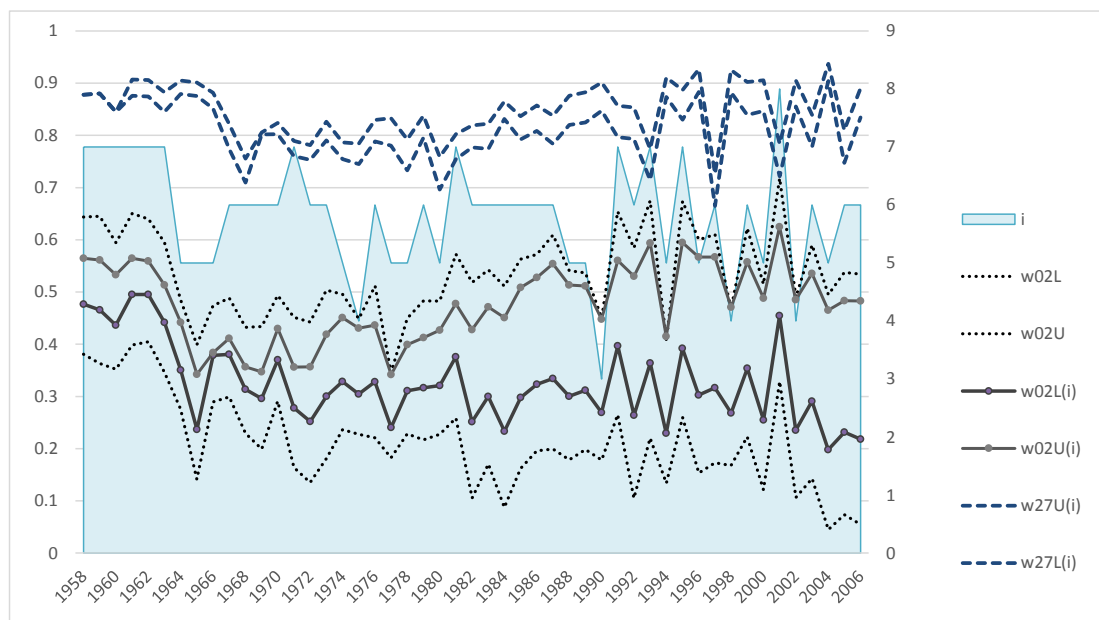
$$w_{02U} = \frac{R_2 + R_3 w_{27L}^{-1} + R_4 w_{27L}^{-2} + R_5 w_{27L}^{-3} + R_6 w_{27L}^{-4} + M_{7U} w_{27L}^{-5}}{M_0} \quad (13)$$

$$M_{7U}(n) = M(n) - w_{02U} / w_{27L} (M(n-1) - R(n-1)),$$

Откуда можно выразить искомое значение  $w_{02U}$  как:

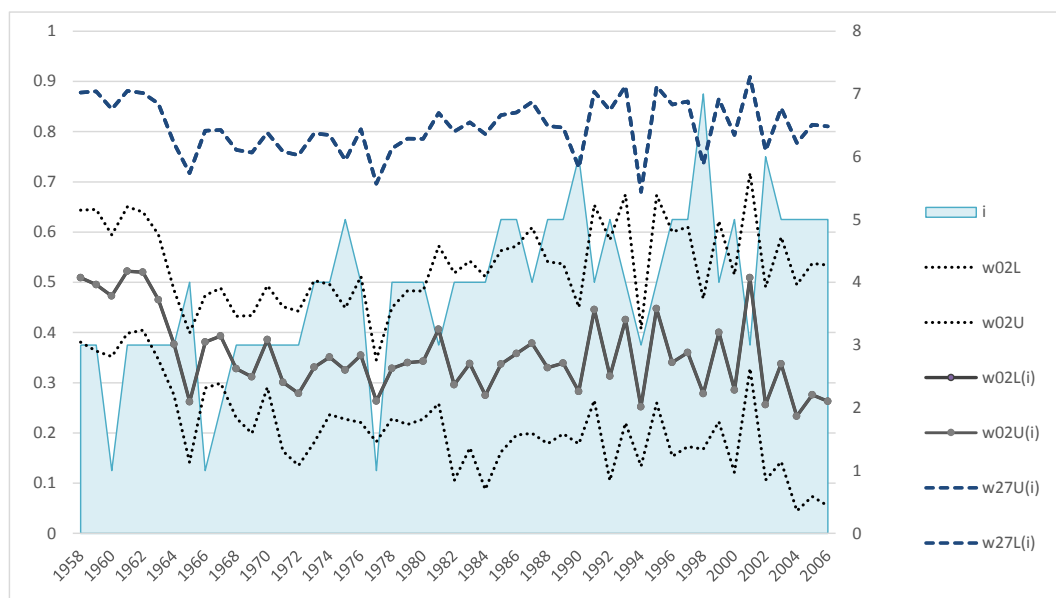
$$w_{02U} = \frac{R_2 + R_3 w_{27L}^{-1} + R_4 w_{27L}^{-2} + R_5 w_{27L}^{-3} + R_6 w_{27L}^{-4} + M(n) w_{27L}^{-5}}{M_0 + (M(n-1) - R(n-1)) w_{27L}^{-6}} \quad (14)$$

В результате по формулам (12, 14) получим первое приближение для  $w_{02L(1)}$  и  $w_{02U(1)}$ . Отметим, что уже после первого шага такой процедуры уточнения границы ( $w_{02L}$ ,  $w_{02U}$ ) заметно сужаются. На следующем шаге, используя уточненное значение ювенильной выживаемости  $w_{02(1)}$ , можно пересчитать границы выживаемости холостяков ( $w_{27L}$ ,  $w_{27U}$ ), решая систему уравнений (10–11), после чего по формулам (12, 14) получить следующее приближение значений ( $w_{02L(2)}$ ,  $w_{02U(2)}$ ). Уже через несколько таких итераций оценки ( $w_{02L(i)}$ ,  $w_{02U(i)}$ ) стабилизируются, при этом узкие интервалы получаются лишь для немногих поколений (рис. 2). На рисунке 2 приведены исходные значения границ ювенильной выживаемости ( $w_{02L}$ ,  $w_{02U}$ ), полученные по формулам (8); значения границ выживаемости каждого из рассматриваемых возрастных классов, которые стабилизировались, а также количество итераций  $i$ , которое потребовалось для их стабилизации (с точностью 0.0001).



**Рис. 2.** Динамика оценок верхней и нижней границы ювенильных выживаемостей: исходных ( $w_{02L}$ ,  $w_{02U}$ ) и уточненных ( $w_{02L(i)}$ ,  $w_{02U(i)}$ ) после  $i$ -итераций (количество итераций – по правой оси), а также границы выживаемости холостяков ( $w_{27L(i)}$ ,  $w_{27U(i)}$ ).

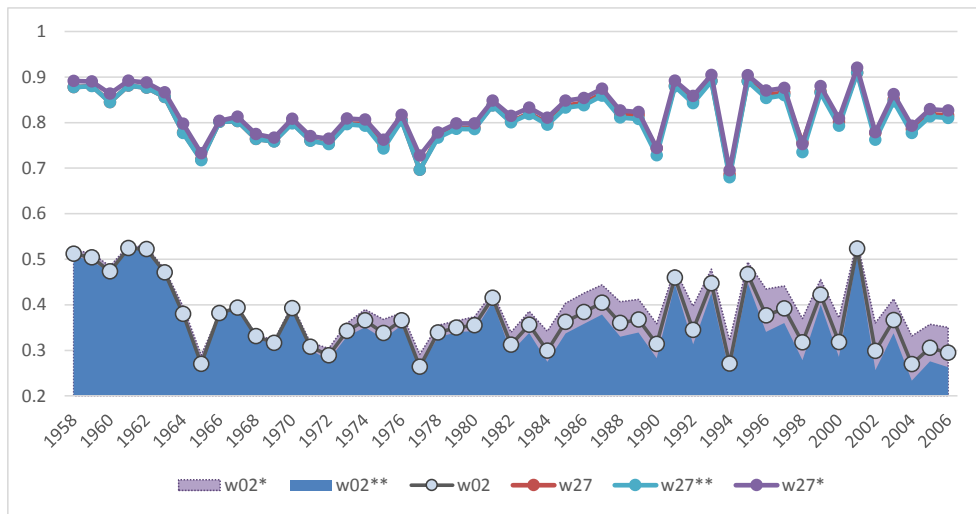
Улучшить сходимость метода удастся, если при расчетах положить выживаемость секачей равной минимальной выживаемости холостяков:  $w_L = w_U = w_{27L}$ . В этом случае на каждом шаге значения ( $w_{02L}$ ,  $w_{02U}$ ) просто пересчитываются по формулам (8), а новые значения ( $w_{27L}$ ,  $w_{27U}$ ) находятся как решение системы уравнений (10–11). Уже через 3–4 шага для большинства поколений верхняя и нижняя границы сливаются (при точности 0.0001). На рисунке 3 представлены оценки, полученные после  $i$  итераций, необходимых для стабилизации границ, (для всех поколений здесь  $w_{27L} = w_{27U}$  и  $w_{02L} = w_{02U}$ ), а также исходные оценки ( $w_{02L}$ ,  $w_{02U}$ ).



**Рис. 3.** Динамика оценок верхней и нижней границы ювенильных выживаемостей: исходных ( $w_{02L}$ ,  $w_{02U}$ ) и уточненных ( $w_{02L(i)}$ ,  $w_{02U(i)}$ ) после итераций (количество итераций – по правой оси), а также границы выживаемости холостяков ( $w_{27L(i)}$ ,  $w_{27U(i)}$ ), здесь выживаемость секачей фиксирована на уровне  $w_{L(i)} = w_{U(i)} = w_{27L(i)}$ .



Естественно, что первый метод дает более высокую среднюю оценку ювенильной выживаемости ( $w_{02^*}$ ), а второй – делает ее ниже ( $w_{02^{**}}$ ) за счет большей выживаемости секачей (рис. 4). Оба метода расчета для большинства поколений незначительно меняют исходное среднее ювенильной выживаемости ( $w_{02}$ ) и практически не меняют выживаемости холостяков ( $w_{27}$ ) (рис. 4).



**Рис. 4.** Динамика исходных средних оценок ювенильной выживаемости ( $w_{02}$ ) и выживаемости холостяков ( $w_{27}$ ) в сравнении с аналогичными оценками, полученными первым методом ( $w_{02^*}$  и  $w_{27^*}$ ) и вторым ( $w_{02^{**}}$  и  $w_{27^{**}}$ ).

Второй метод расчета позволил добиться сходимости, т.е. интервалы как для ювенильной так, и для выживаемости холостяков слились, но с биологической точки зрения предположение  $w_L = w_U = w_{27L}$  в данном случае эквивалентно тому, что выживаемость секачей равна выживаемости холостяков, что вряд ли выполняется на самом деле. При этом первый метод, оставляющий вариабельность выживаемости секачей ( $w_U = w_{27L}$  и  $w_L = w_{01U} = w_{02U} / w_{27L}$ ), выглядит более корректным с биологической точки зрения, хотя в результате не приводит к полной сходимости, а оставляет некоторые интервалы допустимых границ выживаемостей; тем не менее можно признать, что начальные границы заметно сужаются.

С другой стороны, сама процедура расчета сначала ювенильных выживаемостей, с последующим определением на их основе выживаемости холостяков и секачей, включает многочисленные проверки и кажется довольно громоздкой. Далее мы рассмотрим уравнения динамики, используемые в расчетах, для того чтобы понять, какую информацию из них можно получить и насколько возможно упростить процедуру поиска параметров.

### ГРАНИЦЫ ВЫЖИВАЕМОСТИ КАЖДОГО ВОЗРАСТНОГО КЛАССА ИЗ УРАВНЕНИЙ ДИНАМИКИ

Для того чтобы избавиться от итераций и большого количества непрозрачных проверок, рассмотрим всю информацию, которая используется в расчетах и соберем ее в одно уравнение.

Рассматривая отдельное поколение, количество семилетних самцов ( $M_7$ ) можно представить как выживших двухлетних самцов ( $M_2$ ), учитывая ежегодный коэффициент выживаемости  $w_{27}$  и промысловое изъятие (10). С другой стороны, достигнув семилетнего возраста, молодые самцы пополняют группу секачей, т.е. для  $n$ -го года (год рождения рассматриваемого поколения:  $n - 7$ ) численность семилетних самцов можно выразить через наблюдаемую численность секачей текущего года ( $M(n)$ ),

их коэффициент ежегодной выживаемости ( $w$ ) и количество секачей в прошлом году, оставшихся после промысла ( $M(n-1) - R(n-1)$ ) из уравнения (11):

$$M_7(n) = M(n) - w(M(n-1) - R(n-1)) \quad (15)$$

Таким образом пополнение секачей  $n$ -го ( $M_7(n)$ ) является функцией одной переменной – выживаемости секачей ( $w$ ), и изменяя  $w$  от 0 до  $w_{\max} = \min\{(M(n) - R_{7+}) / (M(n-1) - R(n-1)), 1\}$  мы получим только корректные значения  $M_7$ .

Другое выражение для  $M_7$  (10) можно использовать для получения расчетной формулы ювенильной выживаемости, представив  $M_2$  как  $M_0 w_{02}$ :

$$w_{02} = f(w, w_{27}) = \frac{R_2 + R_3 w_{27}^{-1} + R_4 w_{27}^{-2} + R_5 w_{27}^{-3} + R_6 w_{27}^{-4} + M_7(w) w_{27}^{-5}}{M_0}, \quad (16)$$

а выживаемость на первом году жизни как  $w_{01} = w_{02} / w_{27}$ :

$$w_{01} = f(w, w_{27}) = \frac{R_2 w_{27}^{-1} + R_3 w_{27}^{-2} + R_4 w_{27}^{-3} + R_5 w_{27}^{-4} + R_6 w_{27}^{-5} + M_7 w_{27}^{-6}}{M_0}. \quad (17)$$

Расчетное значение  $w_{01}$  зависит от  $w_{27}$  и  $M_7$ , т.е. является функцией двух переменных. На этапе расчета нужно контролировать выполнение условий:  $0 < w_{01} < w < w_{27} < 1$ .

Таким образом можно определить допустимые границы значений параметров, изменяя  $w$  от 0 до  $w_{\max} = (M(n) - R_{7+}) / (M(n-1) - R(n-1))$ ,  $w_{27}$  от  $w$  до 1. Сравнивая расчетное значение  $w_{01}$  (17) с  $w$ , корректными считаем  $0 < w_{01} \leq w$ . С ростом  $w$  и  $w_{27}$  уменьшается  $w_{01}$ , т.е. при максимальном  $w_{27}$  находим минимальное  $w_{01}$ , а при минимальном  $w_{27}$  находим максимальное  $w_{01}$ .

Результаты расчетов представлены на рисунке 5. Границы получаются широкими. Причем верхняя граница выживаемости холостяков ( $w_{27U}$ ) для всех поколений оказывается равной единице, а нижняя ( $w_{27L}$ ) сливается с верхней границей выживаемости самцов на первом году жизни ( $w_{01U}$ ) за исключением 1966 г., когда она оказывается выше ( $w_{27L} > w_{01U}$ ); выживаемость холостяков находится между  $w_{27}$  и  $w_{01U}$ .

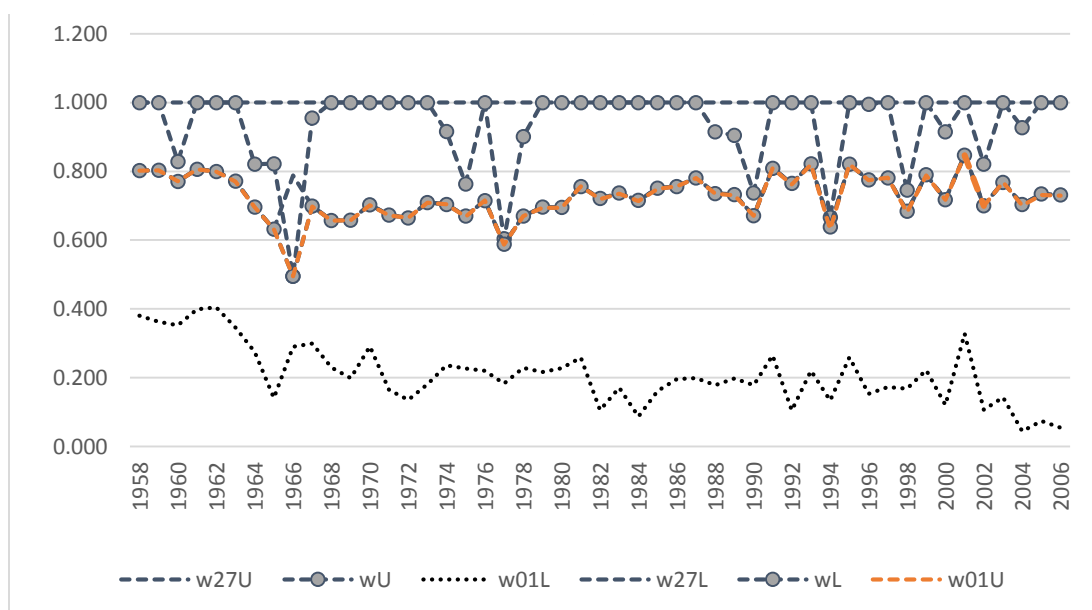
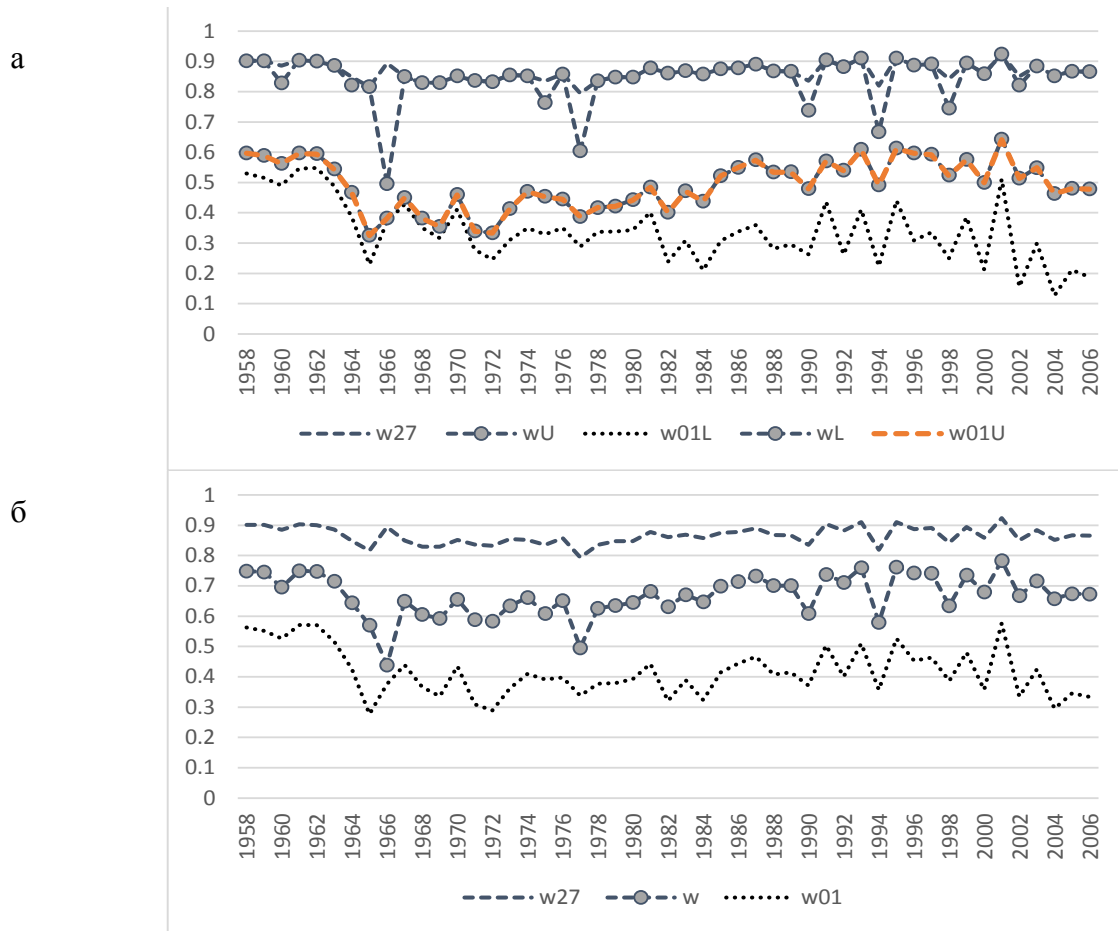


Рис. 5. Расчетные границы выживаемостей самцов на первом году жизни ( $w_{01L}$ ,  $w_{01U}$ ), холостяков ( $w_{27L}$ ,  $w_{27U}$ ) и секачей ( $w_L$ ,  $w_U$ ).

На следующем рисунке (рис. 6,а) представлены расчетные границы выживаемости секачей и самцов на первом году жизни при фиксированной средней выживаемости холостяков:  $w_{27} = (w_{27L} + w_{27U})/2$ .



**Рис. 6. а** – Расчетные границы выживаемостей самцов на первом году жизни ( $w_{01L}$ ,  $w_{01U}$ ) и секачей ( $w_L$ ,  $w_U$ ) при фиксированном значении выживаемости холостяков  $w_{27} = (w_{27L} + w_{27U})/2$ . **б** – Средние значения выживаемости возрастных классов.

Интервалы ювенильной выживаемости значительно сузились. Далее, если в расчетную формулу (17) подставить среднее значение выживаемости секачей ( $w = (w_L + w_U)/2$ ), то можно найти среднюю выживаемость самцов на первом году жизни ( $w_{01}$ ) (рис. 6,б).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Методы итераций (уравнения: (8), (10)–(12), (14)) и определения границ выживаемости сразу всех возрастных групп из уравнения динамики (15), (17) дают качественно похожие результаты: очень высокая ювенильная выживаемость в начале периода наблюдений (1958–1963 гг.), резкое падение в 1966 г. и т.д.

Узкие интервалы выживаемости холостяков, которые дает расчет по формулам (10)–(11) сразу без итераций обязаны тому, что в этих формулах используется средняя ювенильная выживаемость для оценки количества двухлетних самцов. Во втором методе перебор идет по всем возможным значениям  $w_{27}$  от максимального (единицы) до минимально возможного с единственным (биологически обоснованным) ограничением:  $0 < w_{01} < w < w_{27} < 1$ . Поэтому интервалы получаются широкими – настолько, насколько позволяют данные наблюдений.

Наиболее интересным представляется вопрос, насколько отличаются средние значения выживаемостей, полученных двумя этими методами, друг от друга и от исходных, а также как это повлияет на содержательные результаты.

Для сравнения результатов второго метода с предыдущими, полученные средние оценки выживаемости на первом году жизни были приведены к исходным ювенильным выживаемостям:  $w_{02} = w_{01} \cdot w_{27}$  (рис. 7,а); на рисунке 7,б приведены средние выживаемости холостяков, полученные всеми предложенными методами.

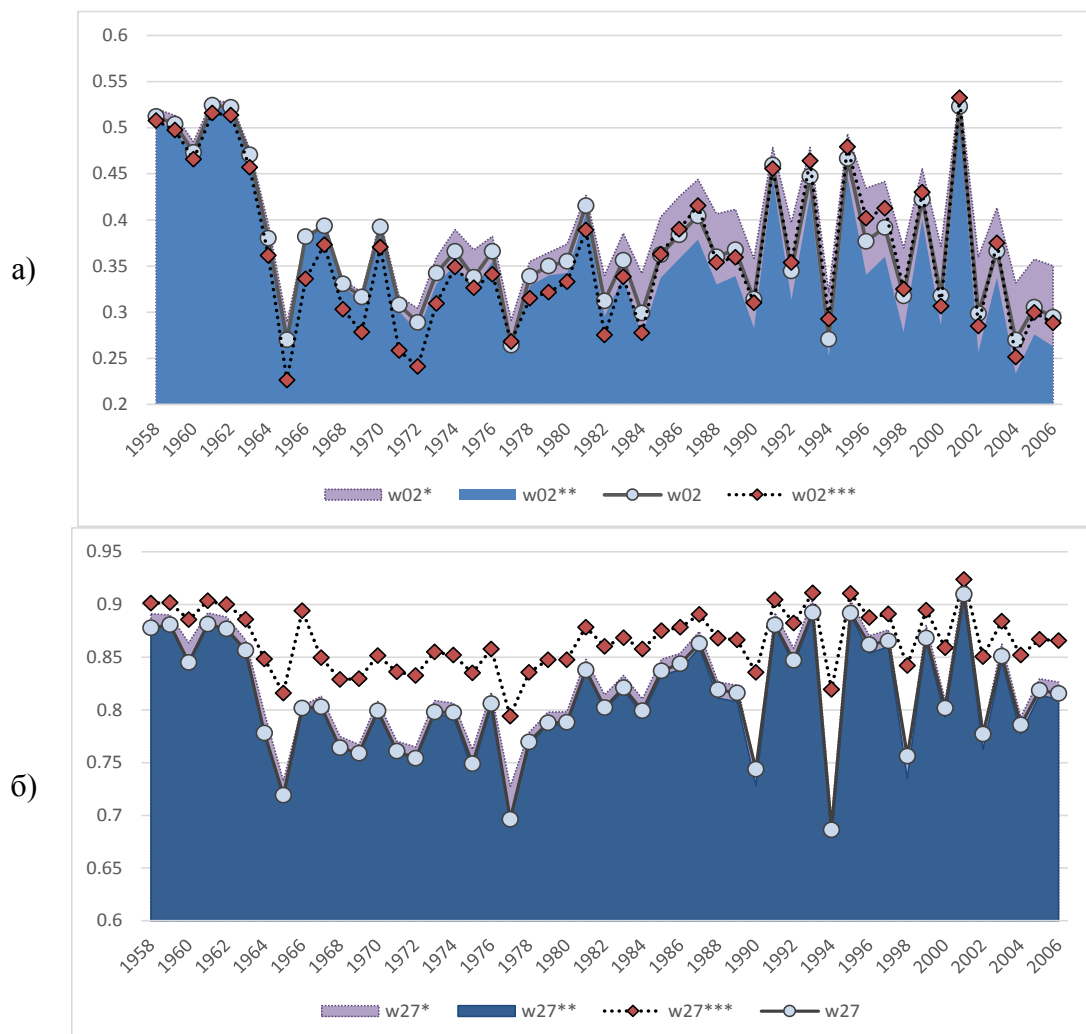


Рис. 7. Средние значения выживаемости возрастных классов, оцененные разными методами.

По рисунку 7 видно, что последний метод увеличивает выживаемость холостяков и стремится уменьшить ювенильную выживаемость. Расчетные значения ежегодной выживаемости секачей ( $w(n) = (M(n) - M_7(n)) / (M(n-1) - R(n-1))$ ) для каждого метода оценки приведены на рисунке 8.

Вопрос о том, какие оценки являются более корректными, остается открытым. Попробуем ответить на него, вернувшись к модельным уравнениям и восстановив динамику каждого поколения по полученным оценкам.

Уравнение (9) представляет собой модель парной линейной регрессии, поэтому с помощью метода наименьших квадратов (МНК) можно оценить сразу два неизвестных параметра: среднюю выживаемость секачей ( $w$ ) и их среднее ежегодное пополнение или среднее количество семилетних самцов ( $M_7$ ). Поскольку некоторые оценки для ежегодного пополнения секачей  $M_7(n)$  у нас уже есть, то на этом шаге можно проверить, насколько они верны; в частности, переписав (11) в виде:

$$M(n) - M_7(n) = w(M(n-1) - R(n-1)), \quad (18)$$

и ожидая получить свободный член, близкий к нулю. Если свободный член регрессии (18) будет незначимо отличаться от нуля, то полученные ранее оценки  $M_7(n)$  можно считать несмещенными.

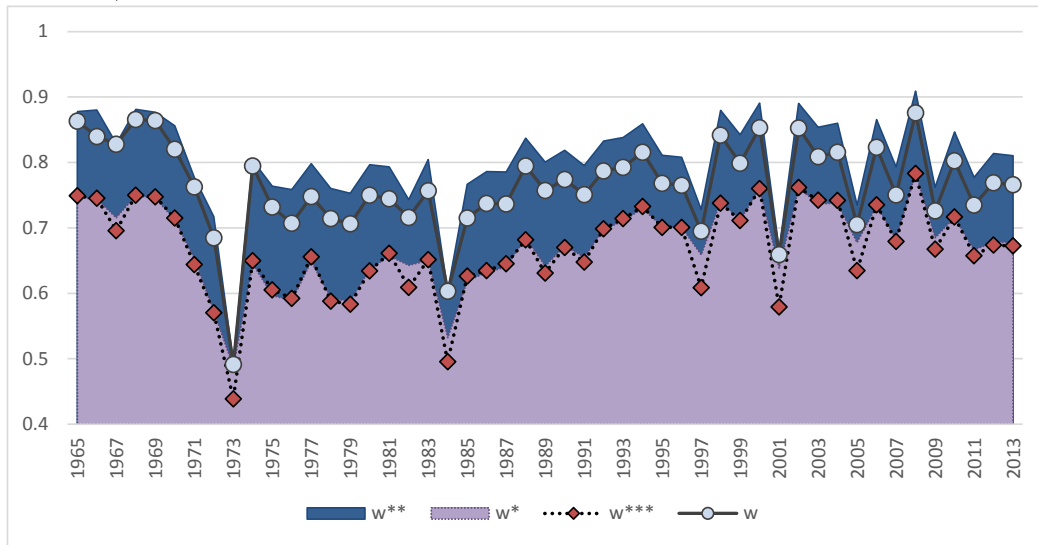


Рис. 8. Средние значения выживаемости секачей ( $w(n)$ ), оцененные разными методами.

Вопрос о том, насколько можно доверять в данном случае качеству МНК-оценок – будут ли они несмещенными, эффективными и состоятельными, – тоже немаловажен. Нужно проверять является ли рассматриваемая модель классической регрессионной моделью, т.е. выполнены ли основные условия теоремы Гаусса–Маркова.

Линейная спецификация модели (18) основывается на биологических соображениях, т.е. эту спецификацию будем считать адекватной. Наибольшие сомнения могут быть связаны с однородностью дисперсии ошибок (гомоскедастичностью), нормальностью распределения и однородностью выборки, т.к. данные наблюдений представлены за достаточно долгий период и не ясно, можно ли их объединять, не произошло ли за это время изменений в тенденции?

Для каждого набора оценок ( $\{w_{02}, w_{27}\}$ ,  $\{w_{02*}, w_{27*}\}$ ,  $\{w_{02**}, w_{27**}\}$ ,  $\{w_{02***}, w_{27***}\}$ ), по данным наблюдений были рассчитаны значения  $M(n) - M_7(n)$  и получена МНК-оценка коэффициентов парной регрессии (18). Проведены тесты на нормальность, гомоскедастичность и изменение тенденции, результаты приведены в таблице 1.

Таблица 1. Коэффициенты и характеристики регрессии (18) по всему периоду наблюдений для оценок, полученных различными методами

	Коэффициенты регрессии		Коэффициент детерминации $R^2$	Нормальность, $p$	Гомоскедастичность, $p$	Однородность, $p$
	$w$	$C$				
$w$	0.77 ( $p < 0.001$ )	13.1 ( $p = 0.78$ )	0.98	0.29	0.06	0.02 (1988 г.)
$w^*$	0.71 ( $p < 0.001$ )	-51.7 ( $p = 0.14$ )	0.99	0.92	0.05	0.001 (1988 г.)
$w^{**}$	0.81 ( $p < 0.001$ )	4.7 ( $p = 0.92$ )	0.99	0.0002	0.08	0.08 (1988 г.)
$w^{***}$	0.70 ( $p < 0.001$ )	-38.1 ( $p = 0.40$ )	0.98	0.23	0.04	0.10 (1988 г.)

Примечание: для тестирования гипотез использовались следующие тесты: J-B-тест на нормальность, тест Уайта на гомоскедастичность и тест отношения правдоподобия (likelihood-ratio test) на изменение тенденции. В таблице приведены  $p$ -значения.

Как видно из данных таблицы 1, все модели очень хорошо соответствуют имеющимся данным (коэффициент детерминации 98–99 %); имеют высокосignификантный

коэффициент  $w$ , выражающий зависимость выживших секачей текущего года ( $M(n) - M_7(n)$ ) от тех, которые остались после промысла в предыдущем году ( $M(n-1) - R(n-1)$ ) или среднюю выживаемость секачей; незначимо отличающийся от нуля свободный член  $C$ . При этом выборку нельзя назвать однородной, на неоднородность указывает наличие гетероскедастичности, а также результаты теста на изменение тенденции.

Далее вся выборка была разбита на два периода: 1965–1988 гг. и 1989–2013 гг. Оценки ( $w^{**}$ ) были исключены из дальнейшего анализа, т.к. уже на этом этапе можно признать, что этот метод дает неадекватные результаты: средняя выживаемость секачей  $w^{**} = 0.81$  для многих лет оказывается больше выживаемости холостяков (рис. 7,б), что не соответствует биологии вида. В таблице 2 приведены результаты оценок и тестов. Здесь можно увидеть, что благодаря разделению всего периода наблюдений на ранний (до 1988 г.) и поздний (после 1988 г.) удалось избавиться от гетероскедастичности – дисперсия ошибки стала однородной и это верно для каждой из полученных регрессий. Коэффициенты детерминации остались достаточно высокими: 94–97 %.

Не зависимо от метода получения оценок ( $w$ ,  $w^*$  и  $w^{***}$ ) оказалось, что в позднем периоде выживаемость секачей снизилась по сравнению с ранним периодом. При этом для первого метода в раннем периоде средняя выживаемость секачей  $w = 0.85$  для многих лет этого периода оказывается больше выживаемости холостяков (рис. 7, низ), что нельзя назвать адекватным результатом. Другие две оценки ( $w^*$  и  $w^{***}$ ) лишены этого недостатка. Кроме того, для этих двух методов регрессии позднего периода содержат статистически не значимую константу, т.е. можно заменить их на регрессии без константы; тогда в позднем периоде получим выживаемость секачей:  $w^* = 0.7$  ( $R^2 = 0.97$ ),  $w^{***} = 0.69$  ( $R^2 = 0.94$ ).

**Таблица 2.** Коэффициенты и характеристики регрессии (18) с делением на периоды для оценок, полученных различными методами

		Коэффициенты регрессии		Коэффициент детерминации, $R^2$	Нормальность, $p$	Гомоскедастичность, $p$
		$w$	$C$			
$w$	1965–1988	0.85 ( $p < 0.001$ )	-124 ( $p = 0.067$ )	0.95	0.13	0.29
	1989–2013	0.71 ( $p < 0.001$ )	209 ( $p = 0.093$ )	0.95	0.77	0.21
$w^*$	1965–1988	0.75 ( $p < 0.001$ )	-124 ( $p = 0.02$ )	0.96	0.42	0.17
	1989–2013	0.67 ( $p < 0.001$ )	109 ( $p = 0.21$ )	0.97	0.72	0.43
$w^{***}$	1965–1988	0.74 ( $p < 0.001$ )	-115 ( $p = 0.066$ )	0.94	0.25	0.19
	1989–2013	0.65 ( $p < 0.001$ )	145 ( $p = 0.22$ )	0.95	0.61	0.29

Отметим, что наиболее адекватными оказались результаты двух методов: итераций (8, 10–12, 14) и оценки всех параметров сразу (15, 17). Причем оба эти метода дают очень похожие регрессионные оценки средней по периоду выживаемости секачей: они почти не отличаются по величине и имеют похожие статистические характеристики. При этом первый метод дает более высокую ювенильную выживаемость и низкую выживаемость холостяков; а второй метод наоборот завышает выживаемость холостяков и занижает ювенильную выживаемость. Однако оба набора оценок, как показал регрессионный анализ, хорошо совместимы с данными наблюдений.

В итоге мы получили наборы оценок, которые являются адекватными границами параметров модели для проведения полномасштабных многовариантных вычислительных имитационных экспериментов. В этих экспериментах можно целенаправленно варьировать как ювенильную выживаемость, так и выживаемость холостяков (увеличивая одну из них и понижая другую и наоборот) и отслеживать наблюдающиеся изменения в динамике численности и возрастной структуре.

Проведение этих экспериментов – задача будущих исследований, направленных на получение адекватного прогноза и выработки рекомендаций по программам восстановления и сохранения популяций морских котиков.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, проект № 18-04-00073.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Atkinson C.E. Fisheries management: an historical overview. *Mar. Fish. Rev.* 1988. V. 50. P. 111–123.
2. Gentry R.L. *Behavior and Ecology of the Northern Fur Seal*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1998.
3. Roppel A.Y. *Management of northern fur seals on the Pribilof Islands, Alaska, 1786–1981*: NOAA Technical Report No. NMFS-4. Washington: US Department of Commerce, 1984.
4. Roppel A.Y., Davey S.P. Evolution of fur seal management on the Pribilof Islands. *J. Wildl. Manage.* 1965. V. 29. P. 448–463.
5. Schaeffer V.B., Fiscus C.H., Todd E.I. *History of scientific study and management of the Alaska fur seal, Callorhinus ursinus, 1786–1964*: NOAA Technical Report No. NMFS SSRF-780. Washington: US Department of Commerce, 1984.
6. Корнев С.И., Блохин И.А., Генералов А.А., Семеринов А.П. Исторический тренд командорской популяции северного морского котика за 50 лет (1958–2007 гг.). *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2008. № 11. С. 105–120.
7. Кузин А.Е. Анализ промысла северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) на о. Тюленьем. *Изв. ТИНРО*. 2015. Т. 183. С. 71–80.
8. Trites A.W., Larkin P.A. The decline and fall of the Pribilof fur seal (*Callorhinus Ursinus*) – a simulation study. *Canadian J. of Fish. Aquat. Sci.* 1989. V. 46. P. 1437–1445.
9. Angliss R.P., Lodge K.L. *Northern fur seal (Callorhinus ursinus): Eastern Pacific Stock*: NOAA Technical Memorandum, Report No. NOAA-TM-AFSC-144. Washington: US Department of Commerce, 2003.
10. Болтнев А.И. *Северный морской котик Командорских островов*. М.: Изд-во ВНИРО, 2011. 264 с.
11. Lee O.A., Burkanov V., Neill W.H. Population trends of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) from a metapopulation perspective. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2014. V. 451. P. 25–34.
12. Osgood W.H., Edward A.P., Parker G.H. *The fur seals and other life of the Pribilof Islands, Alaska, in 1914*. No. 820. US Government Printing Office, 1915.
13. Дорофеев С. В. Северные морские котики (*Callorhinus ursinus* L.). *Труды ВНИРО*. 1964. Т. 51. С. 23–50.
14. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И., Кузин А.Е. *Математическое моделирование динамики численности северного морского котика и оптимальное управление котиковым хозяйством*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 156 с.
15. York A.E. Northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, Eastern Pacific population (Pribilof Islands, Alaska, and San Miguel Island, California): Status, Biology, and Ecology of Fur Seals. In: *NOAA Tech. Rep. NMFS*. Cambridge, England: British Antarctic Survey, 1987. P. 133–140.
16. Antonelis G.A., Ragen T.J., Rooks N.J. Male-biased secondary sex ratios of northern fur seals on the Pribilof Islands, Alaska, 1989 and 1992. In: *Fur Seal Investigations*. Ed. Sinclair E.H. NOAA Tech. Mem, 1994. P. 84–89.

17. Фаулер Ч. Северные морские котики на островах Прибылова. В: *Северный морской котик: систематика, морфология, экология, поведение*. М., 1998. С. 450–498.
18. Chapman D.G. Critical study of Pribilof fur seal population estimates. *Fish. Bull.* 1964. V. 63. № 3. P. 657–669.
19. Ichihara T. *Maximum sustainable yield from the Robben fur seal herd*: Far Seas Fisheries Research laboratory. Japan, 1972. V. 6. P. 77–94.
20. Lander R.H. Method of determining natural mortality in the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) from known pups and kill by age and sex. *J. Fish. Res. Board Can.* 1975. V. 32. № 12. P. 2447–2452.
21. Андреев В.Л., Булгакова Т.И., Челноков Ф.Г. Метод оценки некоторых параметров популяции морских котиков по материалам мечения. *Труды ВНИРО*. 1978. Т. 128. С. 23–32.
22. Smith T.D., Polacheck T. The population dynamics of the Alaska fur seal: what do we really know? *NWAFRC Processed Report*. 1984. V. 84. № 15. P. 1–122.
23. Trites A.W. Estimating the juvenile survival rate of male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. V. 46. P. 1428–1436.
24. Corey J.A., Bradshaw R.J., Barker R.G., Harcourt A., Lloyd S.D. Estimating survival and capture probability of fur seal pups using multistate mark–recapture models. *J. Mammal.* 2003. V. 84. № 1. P. 65–80.
25. Eberhardt L.L. Population dynamics of the Pribilof fur seals. In: *Dynamics of large mammal populations*. Ed. Fowler C.W., Smith T.D. NY: J. Wiley&Sons, 1981. P. 197–220.
26. Trites A.W., Larkin, P.A. The decline and fall of the Pribilof fur-seal (*Callorhinus-ursinus*) – a simulation study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. V. 46. P. 1437–1445.
27. Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzyn A.E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd. *Ecol. Mod.* 1982. V. 16. P. 151–172.
28. York A.E., Hartley J.R. Pup production following harvest of female northern fur seals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. V. 38. P. 84–90.
29. York A.E. Average age at first reproduction of the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1983. V. 40. P. 121–127.
30. Lander R.H. Role of land and ocean mortality in yield of male Alaskan fur seals (*Callorhinus ursinus*). *Fish. Bul.* 1979. V. 77. P. 311–314.
31. Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Динамика выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) острова Тюлений (Охотское море) по данным многолетних наблюдений. *Зоол. журн.* 2017. Т. 96. № 6. С. 720–739.

Рукопись поступила в редакцию 25.05.2018.  
Дата опубликования 02.10.2018.