

УДК: 598.279.23

Матричная модель популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине

Романов М.С.^{1*}, Мастеров В.Б.²

¹Институт математических проблем биологии, Российская академия наук, Пущино,
Московская область, 142290, Россия

²Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, 119991,
Россия

Аннотация. На основе данных о продуктивности и численности территориально-возрастных групп белоплечего орлана (*Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811)) на севере Сахалина в 2004–2007 гг. построена матричная модель динамики популяции. Особенностью моделирования было отсутствие прямых оценок выживаемости возрастных классов: для молодых особей выживаемость оценена по соотношению численности возрастных групп; оценка для взрослых особей основана на литературных данных о выживаемости близкого вида в благополучной популяции. Моделирование показало, что даже при заведомо «хорошей» выживаемости взрослых особей, равной 0.95, популяция сокращается со скоростью не менее 0.86 % в год. Основной причиной сокращения является хищничество бурых медведей, которое уменьшает продуктивность популяции на 28.4 %, что приводит к снижению темпов роста популяции (λ) на 0.0148. Буферных возможностей популяционного резерва достаточно лишь для частичной компенсации ущерба, наносимого хищничеством. Обсуждаются условия, при которых такая стабилизация возможна.

Ключевые слова: белоплечий орлан, *Haliaeetus pelagicus*, матричная модель, динамика популяции.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования состояния популяции белоплечего орлана (*Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811)) на севере Сахалина в 2004–2007 гг. показали, что, хотя популяция остается по-прежнему многочисленной, ее продуктивность значительно снижена вследствие жесткого пресса хищничества бурых медведей (*Ursus arctos* L., 1758), уничтожающих в среднем 28.4 % птенцов в год. Это снижение, по-видимому, успело сказаться и на возрастной структуре популяции, которая характеризуется низкой пропорцией молодых птиц.

С другой стороны, известно, что у крупных хищных птиц, таких как орлы и орланы, продуктивность размножения относительно слабо влияет на темпы роста популяции, а наиболее важным демографическим параметром считается выживаемость взрослых особей [1, 2]. Поэтому неясно, насколько существенным является урон, наносимый медведями, и может ли их хищничество привести к сокращению популяции. Для оценки воздействия хищничества медведей на темпы роста популяции было выполнено моделирование популяционной динамики белоплечего орлана с применением матричной модели Лесли [3, 4].

* michael_romanov@inbox.ru

Дополнительно были поставлены задачи: охарактеризовать, если возможно, популяционный тренд, проанализировать условия стабильного состояния и дать прогноз дальнейшего развития популяции.

Особенностью моделирования было отсутствие прямых данных о выживаемости возрастных классов. Однако именно в условиях недостатка данных и проявляются преимущества модельного подхода, как показано в ряде работ [1,5]. Для молодых птиц оценки выживаемости удалось получить из соотношения численности возрастных когорт. Выживаемость взрослых птиц решили в качестве рабочей гипотезы считать заведомо благополучной, что позволило сосредоточить основное внимание непосредственно на проблеме снижения продуктивности популяции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

1. Полевые методы

Исследования проводились в 2004–2007 гг. в прибрежной зоне 5 заливов с.-в. Сахалина (Луньский, Набиль, Ныйский, Чайво, Пильтун) и в долине р. Уанга (с.-з. Сахалин). Общая площадь района исследования составила около 1000 км². Полевые работы, задачей которых была оценка статуса гнездовых территорий, продуктивности размножения и численности территориально-возрастных групп, включали две составляющие: 1) работа с гнездами и гнездовыми территориями; 2) маршрутные учеты встреченных особей. Общее число отдельных территорий белоплечего орлана в районе исследований составляет 284. За 4 сезона исследований было выполнено 819 проверок территорий, встречено 1998 особей орланов.

2. Матричная модель

Инструментом для моделирования была линейная матричная модель [3], описывающая динамику популяции на основе уравнения

$$N' = AN$$

где N , N' — вектор-столбцы, описывающие численность возрастных классов соответственно в начале и в конце временного периода, A — матрица перехода между возрастными классами.

Доминантное собственное число матрицы перехода (λ) соответствует темпам роста популяции, правый и левый собственные векторы характеризуют *устойчивую возрастную структуру* популяции и *репродуктивное значение возрастных классов*, соответственно [6]. Вычисление *эластичности* позволяет оценить чувствительность λ к изменению любого из демографических параметров [6], что характеризует его относительную значимость для популяции. Последователями П. Лесли была показана возможность использования возрастных стадий вместо абсолютного возраста [7] или в комбинации с ним [8].

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Жизненный цикл белоплечего орлана и матрица перехода

Ядро популяции составляют взрослые *территориальные* пары, часть из которых размножается, выращивая за сезон 1–2 птенца, другая часть занимает территории большую часть гнездового сезона, занимаясь постройкой и ремонтом гнезд. Группа *нетерриториальных* взрослых особей, которые не участвуют в размножении, но могут при освобождении территорий приступать к размножению, выполняет в популяции функцию резерва. Наконец, имеется группа неполовозрелых особей (возраст наиболее раннего размножения белоплечего орлана составляет 6 лет [9]), которые отличаются от взрослых окраской оперения.

Плодовитость взрослых орланов, по-видимому, мало зависит от возраста [9], поэтому на общую продуктивность популяции влияет только суммарная численность взрослых особей, а распределение их по отдельным когортам не имеет значения. Это позволяет объединить взрослых особей в один возрастной класс и охарактеризовать их *выживаемость* (вероятность для особи выжить в течение года) одним параметром P_{ad} , который можно интерпретировать как «среднюю» или *эквивалентную* выживаемость. Этим одновременно снимается необходимость искусственного ограничения «продолжительности жизни».

Молодые птицы, напротив, не являются однородной группой с точки зрения популяционных характеристик, так как выживаемость разных возрастных когорт может существенно отличаться. По этой причине было решено выделить для молодых птиц 6 возрастных классов, соответствующих возрастным когортам: *juv* (слетки текущего года), *im1*, *im2*, *im3*, *im4*, *im5* (молодые особи соответствующего возраста).

Временной шаг модели принят равным 1 году, что соответствует циклу размножения белоплечего орлана. Структура популяции соответствует моменту завершения очередного цикла размножения — т. е. непосредственно перед вылетом птенцов из гнезд (рис. 1). Поскольку для белоплечего орлана характерны моногамия и равное соотношение полов в популяции, модель построена для всех особей без учета пола. Плодовитость вводилась в модель в пересчете на 1 особь (включая неразмножающихся).

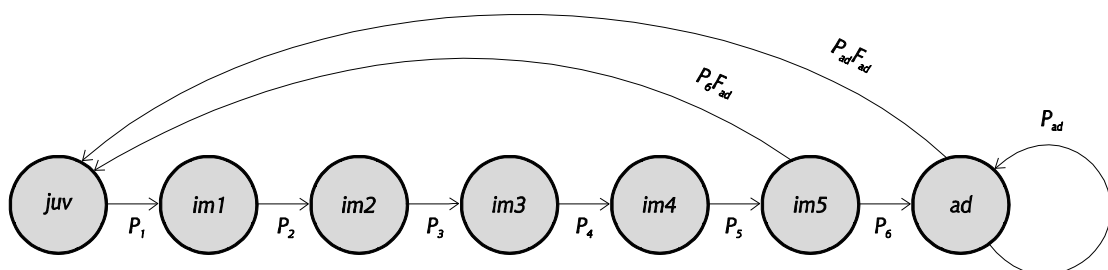


Рис. 1. Граф жизненного цикла белоплечего орлана. Окружности представляют возрастные классы, стрелки — демографические переходы. P_i — вероятности того, что молодая особь соответствующего возрастного класса выживет в течение года и перейдет в следующий возрастной класс, P_{ad} — вероятность того, что взрослая особь выживет и останется в том же возрастном классе, F_{ad} — плодовитость взрослых особей (число выращенных птенцов на 1 взрослую особь популяции). Поскольку размножение имеет место в самом конце временного шага, то к размножению приступают только особи, которые выжили в течение года, поэтому плодовитость взрослых особей вводится в модель с учетом смертности в данном возрастном классе ($F_{ad} \times P_{ad}$). 5-летние особи к концу цикла достигнут половозрелости и начнут размножаться; их плодовитость (с учетом вероятности выжить в течение цикла) равна $F_{ad} \times P_6$.

Матрица перехода, соответствующая графу жизненного цикла белоплечего орлана, состоит из 7 возрастных классов: слетки, родившиеся в текущем сезоне (*juv*), 5 возрастных классов молодых птиц возрастом 1-5 лет (*im1*, *im2*, *im3*, *im4*, *im5*), а также единый класс взрослых птиц (*ad*):

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_6 F_{ad} & P_{ad} F_{ad} \\ P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & P_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_6 & P_{ad} \end{pmatrix}.$$

2. Оценка демографических параметров популяции

2.1. Численность возрастных классов и продуктивность размножения

Результаты полевых исследований представлены в табл. 1. На основе этих данных были вычислены (рис. 2) занятость гнездовых участков, доля территориально-возрастных групп в популяции и продуктивность гнездования территориальных пар, а затем определена численность территориально-возрастных групп в пересчете на 284 гнездовые территории, имеющиеся в районе исследования, и продуктивность размножения в пересчете на 1 взрослую особь популяции (т. е. плодовитость) (табл. 2). Структура популяции соответствует моменту окончания сезона гнездования непосредственно перед вылетом птенцов из гнезд (численность самих птенцов «традиционно» входит в оценку показателей продуктивности). Расчеты выполнены на основе суммарных данных за 4-летний период исследования. Это позволило сгладить межгодовые колебания и охватить сезоны с разными кормовыми условиями.

Таким образом, численность популяции белоплечего орлана в районе исследования составляет, по нашим оценкам, 637 особей, включая 122 молодых птиц и 515 взрослых, 395 из которых территориальны и 120 — нетерриториальны. Ежегодно популяция успешно выращивает 111 слетков. Кроме того, от хищничества медведей каждый год погибает в среднем 44 птенца.

2.2. Выживаемость взрослых особей

О выживаемости взрослых белоплечих орланов в природе практически ничего не известно, а для популяции этого вида в неволе [9] еще не накоплено достаточного количества данных о смертности. Поэтому мы приняли рабочую гипотезу о том, что выживаемость взрослых птиц «хорошая», и ввести в модель заведомо благополучное значение, соответствующее выживаемости взрослых особей в процветающей популяции орланов.

Таблица 1. Полевые данные о территориально-возрастной структуре популяции белоплечего орлана в районе исследования в 2004–2007 гг.*

Параметр	Год				За все годы
	2004	2005	2006	2007	
<i>Статус обследованных гнездовых участков</i>					
Занятые	99	150	144	167	569
Не занятые	67	39	61	79	250
<i>Возраст встреченных особей</i>					
Взрослые особи	349	396	318	337	1400
Молодые особи	143	67	58	65	333
<i>Территориальный статус взрослых особей</i>					
Территориальные	223	291	248	278	1040
Нетерриториальные	126	105	58	28	317
<i>Результативность размножения</i>					
Число птенцов:					
– успешно выращено**	95,2 (86-109)	64,5 (62-69)	64,9 (62-74)	96,6 (90-103)	321,2 (300-355)
– съедено медведем**	9,4 (7-13)	53,6 (41-77)	43,8 (39-59)	20,6 (16-25)	127,4 (103-174)

Примечания: *В таблицу не включены объекты (гнездовые участки, особи), для которых не удалось определить статус. **Приводится ожидаемое значение (рассчитанное на основе среднего размера выводка), в скобках — минимум и максимум.

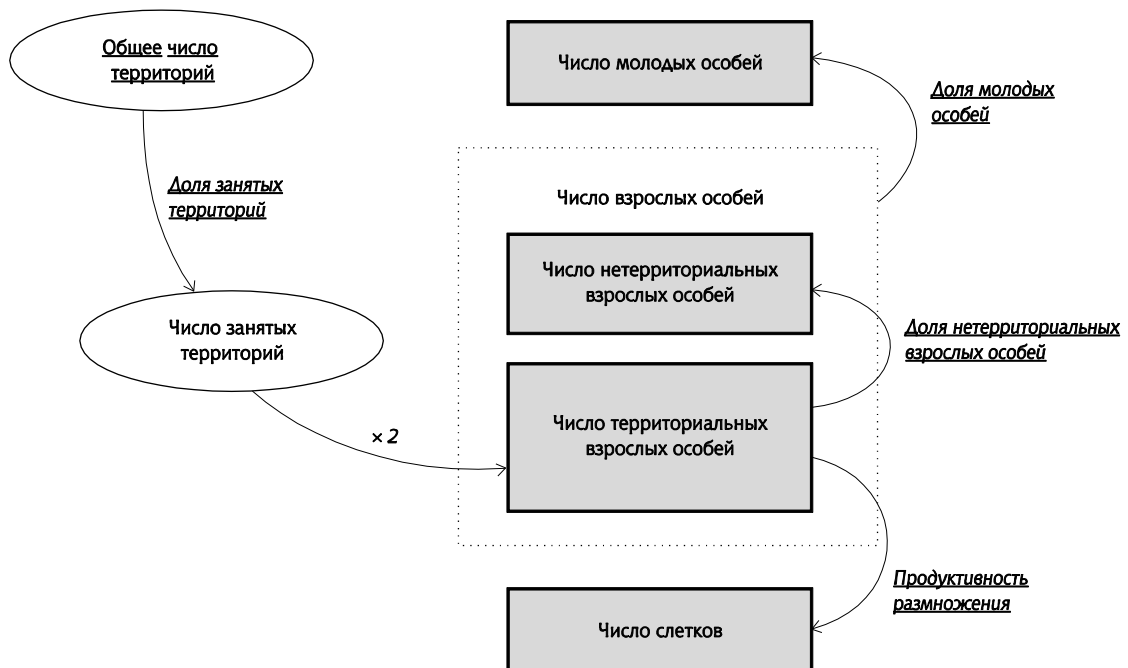


Рис. 2. Схема расчета численности территориально-возрастных групп в районе исследования. Подчеркиванием выделены параметры, для которых имеются прямые полевые оценки.

Таблица 2. Структура и продуктивность популяции белоплечего орлана в районе исследования (284 гнездовых территории)

Параметр	Значение
<i>Численность территориально-возрастных групп</i>	
Взрослые территориальные	395
Взрослые нетерриториальные	120
Молодые	122
<i>Число птенцов</i>	
Успешно выращено птенцов	111
Съедено медведем	44
<i>Продуктивность взрослых особей, слетков в год (плодовитость)</i>	
На 1 территориальную особь	
– фактическая	0.28
– потенциальная	0.39
На 1 взрослую особь	
– фактическая	0.22
– потенциальная	0.30

Наиболее надежная *прямая* оценка выживаемости взрослых особей была выполнена для популяции в неволе близкого (как филогенетически, так и экологически) вида — белоголового орлана, насчитывавшего 649 особей [10]. Вероятность орланов дожить с момента рождения до 5 лет авторы оценивают как 0.54, до 10 лет — 0.41, до 15 лет — 0.34, до 20 лет — 0.31, до 25 лет — 0.27, до 30 лет — 0.20, до 35 лет — 0.12. Данную таблицу дожития несложно перевести в таблицу выживаемости с открытым последним возрастным классом (35 лет и старше) и рассчитать значения выживаемости возрастных классов.

Рассчитанная по данным [10] эквивалентная выживаемость особей 6 лет и старше (P_{ad}) равна 0.9497, или, округляя, 0.95. Учитывая тот факт, что выживаемость особей в неволе практически всегда выше, чем в природе, эта оценка является заведомо завышенной. В пользу этого также свидетельствуют оценки выживаемости в природе взрослых белоголовых орланов [11,12,13] и орланов-белохвостов [14,15], а также наличие в ареале обитания белоплечего орлана дополнительных факторов смертности, связанных с загрязнением окружающей среды [16,17] и случаями прямого преследования (наши сведения).

2.2. Выживаемость молодых особей

Выживаемость молодых особей, как правило, ниже, чем у взрослых [13,14,18,19], и до половозрелого возраста доживает лишь небольшая часть вылетевших птенцов: например, у белоголового орлана порядка 10–15 % [20]. Основные причины смертности молодых птиц связаны, во-первых, с неопытностью и недостаточной адаптированностью молодых птиц к окружающей, в том числе антропогенной, среде. В результате они чаще подвержены гибели от хищников, огнестрельных ранений, ловушек, поражения током, столкновения с объектами (напр., [21,18]). Кроме того, у птенцов нередко наблюдаются различные заболевания и расстройства [22], которые также вносят вклад в смертность в течение первых месяцев после вылета из гнезда.

Наиболее критическим для орланов является первый год жизни: как правило, именно в течение первого года наблюдается наибольшая смертность (см., напр., [18]); по мере взросления выживаемость возрастает. Это подтверждается результатами исследований с применением спутниковой телеметрии [23]: из 10 слетков белоплечих

орланов, снабженных спутниковыми передатчиками в 2006 и 2007 г. лишь одной (!) птице удалось пережить 1-й год жизни.

Наиболее важным демографическим показателем молодых особей, поскольку они не размножаются, является вероятность дожития до половозрелости. Ключ к оценке этого параметра в изучаемой популяции дает соотношение численности возрастных групп неполовозрелых особей. При изучении табл. 2 обращает на себя внимание, что численность выращиваемых слетков (одна возрастная когорта) почти равна численности молодых особей (а это 5 возрастных когорт!). Предположив, что возрастная структура популяции соответствует стабильной возрастной структуре (а стабилизация возрастной структуры популяции происходит достаточно быстро), это соотношение можно выразить коэффициентом k :

$$k = \frac{N_1 + N_2 + N_3 + N_4 + N_5}{N_0} = \frac{122}{111} \quad (1),$$

где N_0 — доля когорты слетков, а $N_1 \dots N_5$ — доля особей возрастом 1-5 лет в стабильной возрастной структуре популяции.

Тогда вычислить максимальную вероятность дожития до половозрелости можно, предположив, что выживаемость становится высокой уже на 2-й год, т. е. $P_2 = P_3 = P_4 = P_5 = P_6 = P_{ad}$, а выживаемость в течение 1-го года жизни (P_1) вычисляется (или подбирается) так, чтобы соотношение численности молодых особей и слетков было равно k .

В стабильной популяции ($\lambda = 1$) значение P_1 может быть вычислено напрямую, т. к. численность возрастных классов не изменяется во времени, т. е. $N_{i,t} = N_{i,t-1}$, где $N_{i,t}$, $N_{i,t-1}$ — численность i -го возрастного класса в момент времени t и $t-1$. Тогда численность любого из первых 6 возрастных классов можно выразить через численность слетков, умноженную на вероятности выживания в течение соответствующего числа лет:

$$N_i = N_0 \prod_{j=1}^i P_j = N_0 P_1 P_{ad}^{i-1} \quad (2)$$

Тогда вероятность выживания в течение 1-го года жизни (P_1) вычисляется на основе значения коэффициента k :

$$k = \frac{\sum_{i=1}^5 N_i}{N_0} = \frac{\sum_{i=1}^5 N_0 P_1 P_{ad}^{i-1}}{N_0} = \frac{N_0 P_1 \sum_{i=1}^5 P_{ad}^{i-1}}{N_0} = P_1 \sum_{i=1}^5 P_{ad}^{i-1} \quad (3)$$

$$P_1 = \frac{k}{\sum_{i=1}^5 P_{ad}^{i-1}} = \frac{122/111}{\sum_{i=1}^5 0.95^{i-1}} \approx 0.243 \quad (4)$$

$$P_{0 \rightarrow 6} = P_1 \times P_{ad}^5 = 0.243 \times 0.95^5 \approx 0.188 \quad (5)$$

Итак, при $\lambda = 1$ максимально возможное значение вероятности дожития до половозрелости возраста равно 0.188 (5), что соответствует выживаемости в течение первого года, равной 0.243 (4), в течение последующих лет — 0.95.

В более общем случае, если $\lambda \approx 1$ (как чаще всего и бывает), данный метод будет давать приближенное значение P_1 . Точное значение P_1 может быть вычислено итеративным путем.

Таким образом, до половозрелого возраста доживает не более, чем примерно 19 % слетков. Судя по имеющимся литературным сведениям [20,24,25], данная оценка правдоподобна и является скорее оптимистичной, чем заниженной.

2.3. Результаты моделирования

Мы рассматривали следующие сценарии моделирования, различающиеся значением параметра плодовитости F_{ad} (табл. 2, 3).

1. Основной сценарий: развитие «как есть». Плодовитость равна фактической продуктивности в пересчете на 1 взрослую особь в год — 0.22 птенцов/особь.
2. Снятие пресса хищничества медведя. Плодовитость равна потенциальной продуктивности в пересчете на 1 взрослую особь в год — 0.30 птенцов/особь.
3. Компенсация потерь от хищничества путем включения в размножение нетерриториальных взрослых особей. Плодовитость равна фактической продуктивности в пересчете на 1 территориальную особь в год — 0.28 птенцов/особь.

Моделирование показывает, что в основном сценарии развития популяции (сценарий 1) баланс численности отрицательный и популяция сокращается со скоростью не менее 0.86 % в год. Причиной этого является снижение продуктивности в результате хищничества медведей, в отсутствие которого (сценарий 2) темпы роста популяции были бы положительными (+0.62 % в год) (табл. 3).

Таблица 3. Результаты моделирования темпов роста и стабильной возрастной структуры популяции при различных сценариях развития

Значения параметров	Сценарий 1	Сценарий 2	Сценарий 3
<i>Значения входных параметров</i>			
F_{ad}	0.22	0.30	0.28
P_1	0.237	0.248	0.245
$P_2, P_3, P_4, P_5, P_6, P_{ad}$	0.95	0.95	0.95
<i>Результаты моделирования</i>			
λ	0.9914	1.0062	1.0028
r	-0.86	+0.62	+0.28
N_{im}/N	0.192	0.250	0.237
<i>Эластичность параметров модели</i>			
P_{ad}	0.760	0.697	0.711
F_{ad}	0.033	0.044	0.042
$P_1, P_2, P_3, P_4, P_5, P_6$	0.035	0.044	0.042

Обозначения: λ — главное собственное число матрицы перехода, относительный прирост популяции; r — темпы роста популяции, % в год, N_{im}/N — доля молодых птиц в стабильной возрастной структуре. Формулу для расчета эластичности см. в [6].

Анализ эластичности подтверждает первостепенную значимость параметра выживаемости взрослых особей (его значение эластичности примерно в 20 раз выше, чем у параметра плодовитости).

Пресс хищничества медведя снижает λ на 0,0148 (разность $\lambda_2 - \lambda_1$), а темпы роста популяции (разность $r_2 - r_1$) — на 1.48 % в год, что для популяций крупных хищников весьма значительно. Например, популяция, сокращающаяся со скоростью 1.48 % в год, уменьшит свою численность вдвое всего за 47 (!) лет.

Доля молодых особей в устойчивой возрастной структуре популяции составляет 19.2 %, что совпадает с учетными данными для реальной популяции (19.2%). В значительной степени низкая пропорция молодых особей в популяции обязана хищничеству медведей: моделирование «снятия» пресса хищничества медведя (сценарий 2) показывает, что в этом случае доля молодых составит 25.0 %, что значительно ближе к соотношению возрастных групп в благополучных популяциях орланов (около 30 %).

В популяциях хищных птиц обычно имеется группа взрослых неразмножающихся особей, которая, находясь в динамическом равновесии с территориальной группой («равновесие Моффата», [26]), играет роль популяционного резерва. Наличие этой группы обычно связывается с насыщением экологической емкости местообитаний и нехваткой свободных территорий. В случае снижения численности популяции особи из нетерриториальной группы могут занимать освободившиеся гнездовые участки (или заменять утраченных партнеров) и приступать к размножению. Поэтому численность данной группы, в связи с выполнением ею буферной функции, может сильно варьировать.

Для исследования потенциальных буферных возможностей популяционного резерва был смоделирован сценарий 3, который предусматривает вовлечение всех нетерриториальных птиц в размножение. Параметр плодовитости в этом случае будет равен продуктивности территориальных птиц (табл. 2, 3).

Моделирование показывает, что задействование популяционного резерва может компенсировать сокращение популяции лишь частично (табл. 3). По мере сокращения численности популяции, находящейся в равновесии Моффата, данная группа будет постепенно «таять», замедляя это сокращение. Судя по отрицательной динамике численности нетерриториальных птиц (табл. 1), возможно, именно этот процесс и протекает в популяции в данное время. Затем возможны 2 варианта: 1) популяция может стабилизироваться на новом, более низком, уровне численности; 2) если исчерпание резерва произойдет раньше достижения стабилизации, популяция продолжит экспоненциально сокращаться.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ответ на вопрос, что в реальности происходит с сахалинской популяцией белоплечего орлана, зависит от того, насколько фактические значения выживаемости взрослых и молодых птиц приближаются к модельным.

Анализ популяционного цикла (рис. 1) и матрицы перехода показывает, что репродуктивное значение молодых особей для популяции определяется только вероятностью дожить до половозрелого (6-летнего) возраста ($P_{0 \rightarrow 6}$). Поэтому на темпы роста популяции влияют всего 3 параметра — плодовитость взрослых особей (F_{ad}), выживаемость взрослых особей (P_{ad}), доживаемость молодых птиц до половозрелости ($P_{0 \rightarrow 6}$).

Проанализируем общий случай и выясним, какие вообще значения выживаемость взрослых особей и доживаемость до половозрелости молодых особей могут принимать для обеспечения стабильности популяции ($\lambda = 1$) при данной плодовитости. В *стабильной популяции* смертность взрослых уравнивается пополнением взрослых особей рекрутами из когорты 5-летних особей. Размер этого пополнения равен:

$$N_5 P_6 = N_{ad} M_{ad} = N_{ad} (1 - P_{ad}), \quad (6)$$

где N_5 — численность 5-летних особей, P_6 — выживаемость в течение 6-го года жизни, N_{ad} — численность взрослых особей, M_{ad} — смертность взрослых особей, P_{ad} — выживаемость взрослых особей в течение года.

Эту же величину можно также выразить через число птенцов с учетом вероятности дожития до половозрелости:

$$N_0 P_{0 \rightarrow 6} = N_{ad}(1 - P_{ad}), \quad (7)$$

где N_0 — число птенцов, $P_{0 \rightarrow 6}$ — вероятность дожития с момента рождения до половозрелости.

Поскольку численность птенцов зависит от численности и плодовитости взрослых особей и 5-летних птиц, то можно выразить численность птенцов через численность и плодовитость взрослых особей:

$$N_0 = N_5 P_6 F_{ad} + N_{ad} P_{ad} F_{ad} = N_{ad}(1 - P_{ad})F_{ad} + N_{ad} P_{ad} F_{ad} = N_{ad} F_{ad}. \quad (8)$$

Подставив это выражение в (7), получаем:

$$N_0 P_{0 \rightarrow 6} = N_{ad} F_{ad} P_{0 \rightarrow 6} = N_{ad}(1 - P_{ad}) \Rightarrow F_{ad} P_{0 \rightarrow 6} = 1 - P_{ad}, \quad (9)$$

что позволяет избавиться от необходимости учитывать численность возрастных классов и связать все три демографических параметра в стабильной популяции ($\lambda = 1$):

$$P_{0 \rightarrow 6} = \frac{1 - P_{ad}}{F_{ad}}. \quad (10)$$

Пользуясь уравнением (10) и его графическими отображениями для разных сценариев, удобно анализировать условия устойчивости популяции (рис. 3). Кривые S_1 , S_2 , S_3 соединяют точки, соответствующие стабильному состоянию популяции при разных значениях плодовитости ($\lambda = 1$), разделяя пространство на 2 области, соответствующие растущей ($\lambda > 1$; область над кривой) и сокращающейся популяции ($\lambda < 1$; область под кривой).

Рассмотрим положение точек относительно кривых, соответствующих различным сценариям. Точка A относительно кривой S_1 (сценарий 1) лежит ниже (в области $\lambda < 1$), т. е. соответствующая популяция должна сокращаться. В отсутствие пресса хищничества (сценарий 2) темпы роста популяции были бы положительными, т. к. точка A лежит выше кривой S_2 . Для стабилизации популяции необходимо соответствующее изменение одного из 3 демографических параметров: повышение плодовитости до 0.266 (кривая сценария 1 пройдет через точку A), повышение выживаемости взрослых до 0.959 (точка A_1) либо увеличение вероятности дожития до половозрелости до 0.231 (точка A_2). Точка A находится в области над кривой S_3 ($\lambda > 1$); следовательно, при данных условиях популяция может быть стабилизирована путем вовлечения в размножение популяционного резерва (сценарий 3). Поскольку плодовитость рассчитывается на 1 взрослую особь популяции (включая как территориальных, так и нетерриториальных): $F_{ad} = N_0 / (N_{ad,T} + N_{ad,nT})$, где $N_{ad,T}$ — численность взрослых территориальных особей, $N_{ad,nT}$ — численность взрослых нетерриториальных особей, N_0 — число выращенных птенцов слетков, то численность последних для нового стабильного состояния популяции можно рассчитать по формуле:

$$N_{ad,nT} = \frac{N_0}{F_{ad}} - N_{ad,T} \quad (11)$$

Зная, что изначально в популяции было 395 взрослых территориальных, 120 взрослых нетерриториальных особей и выращивалось 111 птенцов, численность нетерриториальных птиц после достижения популяцией нового стабильного состояния с плодовитостью 0.266 птенцов/особь будет составлять 24 особи, а их доля среди всех взрослых птиц уменьшится с 23.4 до 5.7 %. Численность территориальных особей при

этом не изменится. Несмотря на то, что новое равновесие будет достигнуто, оно будет менее устойчивым, т. к. общая численность популяции будет меньше (541 особь, или 85 % от исходной), а буферные возможности нетерриториальной прослойки будут почти исчерпаны. Стабилизация популяции на новом уровне численности теоретически возможна, если реальное значение выживаемости взрослых не ниже 0.947 (точка A_3 на рис. 3) и значение вероятности дожития до половозрелости не ниже 0.177 (точка A_4).

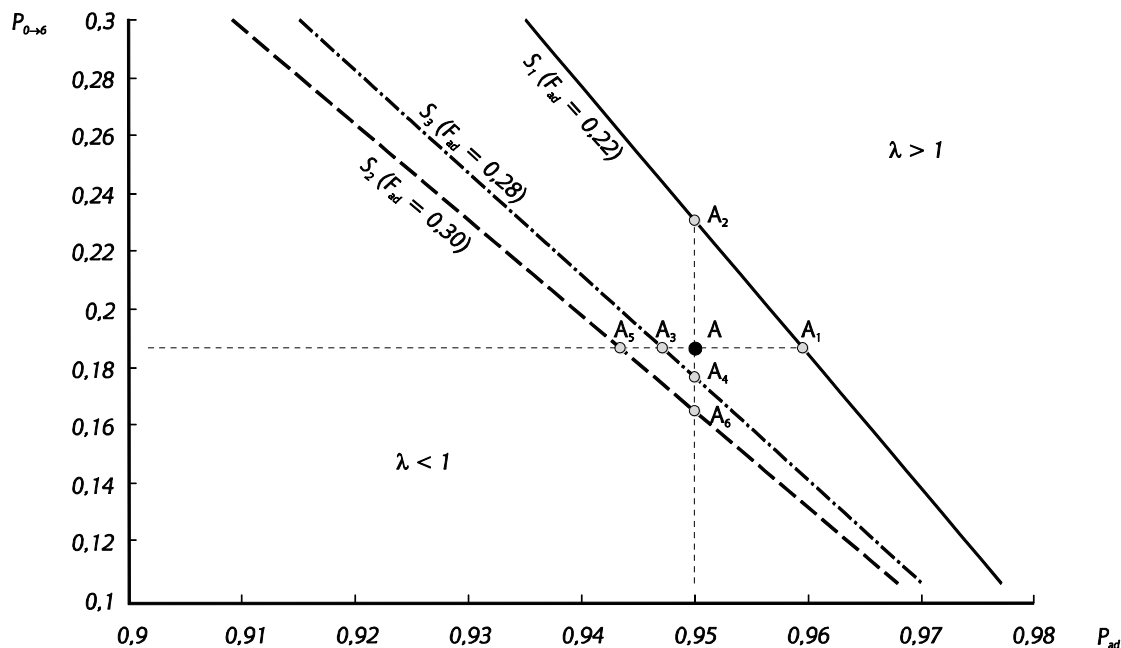


Рис. 3. Зависимость между доживаемостью молодых птиц до возраста половозрелости (P_{0-6}) и выживаемостью взрослых птиц (P_{ad}) при разных значениях плодовитости (F_{ad}) в стабильной популяции ($\lambda = 1$). Кривые S_1 , S_2 , S_3 соответствующие сценариям 1, 2 и 3, соединяют точки, в которых λ равно 1. Каждая из кривых разделяет пространство параметров на 2 области: область над кривой соответствует растущей популяции ($\lambda > 1$), область под кривой — сокращающейся ($\lambda < 1$). Точки A , $A_1 \dots A_6$ соответствуют различным сочетаниям значений P_{0-6} и P_{ad} . Точка с черной заливкой (A) — фактические оценки параметров, точки с серой заливкой — гипотетические значения параметров для различных состояний популяции. A_1 , A_2 — значения P_{ad} и P_{0-6} , необходимые для стабилизации популяции, A_3 , A_4 — минимальные значения параметров, при которых возможна стабилизация популяции за счет использования популяционного резерва (сценарий 3), A_5 , A_6 — значения параметров, ниже которых популяция сокращается даже в отсутствие хищничества медведя (сценарий 2).

При построении матричной модели мы старались избегать занижения оценок демографических параметров, поэтому в модель изначально заложен ряд заведомо оптимистичных предположений: 1) высокая выживаемость взрослых особей; 2) максимальная (при данном соотношении численности молодых особей и птенцов) вероятность дожития молодых особей до половозрелости; 3) особи начинают размножаться сразу по достижении 6-летнего возраста, что в действительности происходит не всегда. По самой оптимистичной оценке темпы роста популяции составляют -0.86% в год, что соответствует двукратному сокращению за 80 лет. Если фактическая выживаемость взрослых или молодых птиц ниже модельных значений, сокращение популяции будет происходить быстрее.

Данный вывод не является точным прогнозом, т. к. матричные модели дают лишь моментальный срез состояния популяции, не учитывая изменения демографических параметров во времени, в том числе «включение» плотностно-зависимых факторов. Помимо обсуждавшейся выше доли нетерриториальной прослойки взрослых особей, от

плотности популяции могут зависеть и другие параметры: продуктивность (т. к. первыми будут освобождаться гнездовые участки низкого качества [26]), смертность взрослых особей из-за агрессивных взаимодействий, пресс хищничества медведей, вероятность нахождения партнера. Кроме того, пока неясно, останется ли на прежнем уровне численность медведей и их воздействие на птенцов белоплечего орлана.

Тем не менее, на основании моделирования можно утверждать, что за 4-летний период популяционный баланс был отрицательным, что само по себе является тревожным признаком.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Моделирование показывает, что, хотя продуктивность размножения является для орланов второстепенным демографическим параметром, при значительном изменении она способна определять динамику популяции. Пресс хищничества снижает продуктивность популяции примерно на 28.4 %, а его воздействие на скорость роста λ можно оценить как $-0,0148$ (или -1.48 % в год). Для вида с длительным онтогенезом и периодом взросления, каким является белоплечий орлан, воздействия такой величины достаточно для того, чтобы привести к сокращению популяции.

Темпы сокращения популяции составляют не менее 0.86 % в год даже при благоприятном значении наиболее важного демографического параметра — выживаемости взрослых особей (0.95). Буферных возможностей популяционного резерва — группы нетерриториальных особей — достаточно лишь для частичной компенсации ущерба, наносимого хищничеством. Стабилизация на новом, более низком, уровне численности популяции возможна, если реальное значение выживаемости взрослых не ниже 0.947 и вероятность дожития до половозрелости не ниже 0.177.

Одним из эффектов воздействия хищничества медведей является снижение доли молодых птиц в популяции с 25.0 до 19.2 %.

Несмотря на то, что сахалинская часть популяции белоплечего орлана пока еще остается достаточно многочисленной, хищничество бурых медведей представляет серьезную угрозу для ее существования. Дальнейшее развитие популяции во многом будет зависеть от того, останется ли пресс хищничества на прежнем уровне.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Л. Г. Ханину и Н. В. Михайлову за плодотворное и полезное обсуждение результатов. Особую благодарность мы хотели бы выразить И. Е. Сизову за его ценные советы и замечания, высказанные в ходе обсуждения данной рукописи и ее подготовки к публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Young H. A consideration of insecticide effects on hypothetical avian populations. *Ecology*. 1968. **49**. 991–994.
2. Grier J.W. Modeling approaches to bald eagle population dynamics. *Wildl. Soc. Bull.* 1980. **8**. 316–322.
3. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biomertika*. 1945. **33**. 183–212.
4. Usher M.B. Development in the Leslie matrix model. In: Jeffers, J.N.R. (ed). *Mathematical Model in Ecology*. Blackwells, Oxford. 1972. p. 29–69.
5. Hemerik L., Klok C. Conserving declining species using incomplete demographic information: what help can we expect from the use of matrix population models? *Animal Biology*. 2006. **56(4)**. 519–533.

6. Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates. 2001.
7. Lefkovich L.P. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. 1965. **21**. 1–18.
8. Логофет Д.О., Белова И.Н. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения. *Фундаментальная и прикладная математика*. 2007. **13(4)**. 145–164.
9. Steller's Sea Eagle *Haliaeetus pelagicus*. European Studbook. *Moscow Zoo*. 2005. **9**.
10. Kohler I.V., Preston S.H., Lackey L.B. Comparative mortality levels among selected species of captive animals. *Demographic Research*. 2006. **15**. Article 14. 413–434.
11. Sherrod S.K., White C.M., Williamson F.S.L. Biology of the Bald Eagle (*Haliaeetus leucocephalus alascanus*) on Amchitka Island, Alaska. *Living Bird*. 1977. **15**. 143–182.
12. Hodges J.I., Boeker E.L., Hansen A.J. Movements of radio-tagged bald eagles, *Haliaeetus leucocephalus* in and from southeastern Alaska. *Canadian Field-Naturalist*. 1987. **101**. 136–140.
13. Bowman T.D., Schempf P.F., Bernatowicz J.A. Bald eagle survival and population dynamics in Alaska after the Exxon Valdez oil spill. *J. Wildl. Manage.* 1995. **59**. 317–324.
14. Green R.E., Pienkowski M.W., Love J.A. Long-term viability of the re-introduced population of the White-tailed Eagle *Haliaeetus albicilla* in Scotland. *J. Appl. Ecol.* 1996. **33**. 357–368.
15. Saurola P., Stjernberg T., Hцгmander J., Koivusaari J., Ekblom H. & Helander B. Survival of juvenile and sub-adult Finnish White-tailed Sea Eagles *Haliaeetus albicilla* in 1991–1999: a preliminary analysis based on resightings of colour-ringed individuals. In: *Sea Eagle 2000*. Proceedings from an international conference at Björkö, Sweden, 13–17 September 2000, Swedish Society for Nature Conservation. Eds. Helander B., Marquiss M., Bowerman W. SNF & Etta.45 Tryckeri AB, Stockholm. 2003. p. 155–167.
16. Iwata H., Watanabe M., Kim E.-Y., Gotoh R., Yasunaga G., Tanabe S., Masuda Y., Fujita S. Contamination by chlorinated hydrocarbons and lead in Steller's Sea Eagle and White-tailed Sea Eagle from Hokkaido, Japan. In: *First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia*. 2000. Eds. M. Ueta, M.J. McGrady. Wild Bird Society of Japan. Tokyo, 2000. p. 91–106.
17. Kurosawa N. Lead poisoning in Steller's Sea Eagles and White-tailed Sea Eagles. In: *First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia*. 2000. Eds. Ueta M., McGrady M.J. Wild Bird Society of Japan. Tokyo. 2000. p. 107–109.
18. Woods C.P., Heinrich W.R., Farry S.C., Parish C.N., Osborn S.A.H., Cade T.J. Survival and reproduction of California Condors released in Arizona. In: *California Condors in the 21st Century*. Eds. Mee A., Hall L.S., Grantham J. American Ornithologists' Union and Nuttall Ornithological Club. 2006. p. 155–167.
19. Taylor M. Desert Nesting Bald Eagle post-fledging survival analysis 1977–2003. *Addendum to the Population viability analysis*. Center for Biological Diversity. 2006. 8 pp.
20. Stalmaster M.V. *The Bald Eagle*. Universe Books, New York, New York, USA. 1987. 227 pp.
21. Harmata A.R., Montopoli G.J., Oakleaf B., Harmata P.J., Restani M. Movements and survival of bald eagles banded in the greater Yellowstone ecosystem. *Journal of Wildlife Management*. 1999. **63 (3)**. 781–793.
22. Романов В.В., Романов М.С., Мастеров В.Б. Ветеринарный мониторинг на севере Сахалина на примере индикаторного вида: белоплечего орлана (2004–2005г.). *Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках*. 2006. **15**. 53–71.

23. Research Partnership with San Diego Zoo and Magadan Zapovednik on Steller's Sea Eagles. Natural Research Projects Ltd. URL: http://www.natural-research.org/news/SSE_SDZ_news.htm.
24. Ueta M., Masterov V. Estimation by a computer simulation of population trend of Steller's Sea Eagles. In: *First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia*. 2000. Eds M. Ueta, M.J. McGrady, Wild Bird Society of Japan. Tokyo. 2000. p. 111–116.
25. Gerrard J.M., Whitfield D.W.A., Gerrard P., Gerrard P.N., Maher W.J. Migratory movements and plumage of subadults Saskatchewan bald eagles. *Canadian Field-Naturalist*. 1978. **92**. 375–382.
26. Hunt W.G. Golden eagles in a perilous landscape: predicting the effects of mitigation for wind turbine blade-strike mortality. *California Energy Commission Report (P500-02-043F)*. Sacramento, CA. 2002. 50 p.

Материал поступил в редакцию 27.10.2008, опубликован 11.11.2008.