



УДК 598.279.23, 591.16 DOI 10.21685/2500-0578-2019-4-3

АНАЛИЗ КРИВЫХ ВЫЖИВАНИЯ БЕЛОПЛЕЧЕГО ОРЛАНА. СТАРЕЮТ ЛИ САМЦЫ БЫСТРЕЕ САМОК?

М. С. Романов

Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М. В. Келдыша
Российской академии наук, Россия, 142290, г. Пущино, ул. проф. Виткевича, 1
E-mail: romanov.eagle@gmail.com

В. Б. Мастеров

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, ул. Ленинские Горы, 1
E-mail: haliaeetus@yandex.ru

Л. Я. Курилович

Московский зоопарк, Россия, 123242, г. Москва, ул. Б. Грузинская, 1
E-mail: kurilovich@moscowzoo.ru

ANALYSIS OF THE STELLER'S SEA EAGLE SURVIVAL CURVES. DO MALES AGE FASTER THAN FEMALES?

M. S. Romanov

Institute of Mathematical Problems of Biology, Keldysh Institute of Applied Mathematics, Russian Academy of Sciences,
1 prof. Vitkevicha str., Pushchino, 1142290, Russia
E-mail: romanov.eagle@gmail.com

V. B. Masterov

Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie Gory str., Moscow, 119234, Russia
E-mail: haliaeetus@yandex.ru

L. Ya. Kurilovich³

Moscow Zoo, 1 B. Gruzinskaya str., Moscow, 123242, Russia
E-mail: kurilovich@moscowzoo.ru

Аннотация. Исследование содержит предварительный анализ выживаемости 428 особей белоплечего орлана в неволе по данным Европейской племенной книги вольерной популяции этого вида. Анализ индивидуальных историй 212 самцов и 216 самок показал, что средняя продолжительность жизни самок на 6–8 лет больше. Вероятную причину этого объясняет вейбулловская модель старения, параметризация которой выявила более высокие темпы старения у самцов; при этом «внешняя» (не связанная со старением) смертность не различается между полами. Старение особей сопровождается постепенным ухудшением их физиологического состояния, которое отражается на возрастной динамике плодовитости: примерно после 27-летнего возраста она начинает постепенно снижаться. Максимальный известный возраст размножения самцов и самок 34 года и 35 лет соответственно.

Ключевые слова: белоплечий орлан, *Haliaeetus pelagicus*, вольерная популяция, темпы старения, модель Вейбулла.

Abstract. This study presents a preliminary analysis of the survival of 428 Steller's sea eagles in captivity based on the data of the European Studbook of this species. We analysed survival rates of 212 males and 216 females and found that females live 6–8 years longer. This phenomenon is elucidated by parameterization of Weibull ageing model, which reveals higher rates of ageing in males, while the extrinsic (not related to age) mortality does not differ between sexes. An individual's ageing is accompanied by decline in its condition. This process can be traced

by changes in fecundity, which gradually decreases after the age of 27. Maximum recorded reproduction age of males and females is 34 and 35 respectively.

Keywords: Steller's sea eagle, *Haliaeetus pelagicus*, captive population, aging rates, Weibull aging model.

Введение

Процесс старения у птиц имеет свою специфику по сравнению с другими животными. В первую очередь это связано с продолжительностью их жизни: птицы живут в 2–3 раза дольше, чем млекопитающие таких же размеров [1], а наиболее долгоживущие группы (некоторые попугаи, хищные и морские птицы) – практически столько же, сколько человек [2]. Благодаря этому и некоторым другим особенностям биологии птицы являются перспективным модельным объектом для изучения продолжительности жизни и темпов старения [2], в том числе и в биомедицинском аспекте [3].

Хотя в последние десятилетия появилось немало работ, содержащих оценки смертности и выживаемости как отдельных видов птиц [4], так и целых их групп (например, работы Роберта Риклефса [5, 6]), исследования выживаемости с учетом пола в литературе практически отсутствуют (за редкими исключениями – например, такими как [7]).

Нам представилась возможность выполнить такое исследование на материале вольерной популяции белоплечего орлана (*Haliaeetus pelagicus*). Этот вид, несмотря на ряд недавних крупных публикаций [8, 9], по-прежнему остается недостаточно изученным. В то время как сведений о его экологии и биологии сравнительно много, прямых достоверных данных о выживаемости и продолжительности жизни практически нет. Особенно это касается взрослых особей, так как для молодых орланов есть некоторая информация, полученная с помощью спутниковой и радиотелеметрии [10, 11]. Существуют косвенные оценки выживаемости взрослых птиц, основанные на результатах математического моделирования [9], которые нуждаются в дополнительной верификации. Наличие аллометрической связи продолжительности жизни животных с массой тела [12] позволяет предположить, что белоплечий орлан, обладающий исключительно крупными размерами, должен быть одним из наиболее долгоживущих видов не только российской, но и мировой фауны.

Вольерная популяция белоплечего орлана ведет свое начало с 1980-х гг., когда специалистами Евроазиатской региональной ассоциации зоопарков и аквариумов (ЕАРАЗА) и МГУ им. М. В. Ломоносова был инициирован проект по ее созданию на базе зоопарков и питомников.

Вначале она была укомплектована преимущественно молодыми орланами, взятыми из природы птенцами [13]. На конец 2017 г. популяция насчитывала уже 333 особи, содержащихся в более чем 90 питомниках и зоопарках по всему земному шару. Несмотря на то, что большую часть группировки составляют молодые птицы (средний возраст на конец 2017 г. составлял около 10 лет), в популяции имеются и более старые: возраст 40 особей превысил 20 лет, а возраст самой старой птицы составлял 40 лет. Кроме того, за весь период наблюдений зафиксировано 111 случаев смертности. Накопленная информация позволяет сделать предварительную оценку смертности и выживаемости как всей популяции, так и отдельных ее групп, что и стало целью настоящего исследования. В частности, такие оценки необходимы для прогнозирования динамики численности популяций и построения популяционных моделей.

Методы и материалы

Источники данных. Демографический анализ базируется на данных о развитии искусственной популяции белоплечего орлана, собранных в рамках проекта ЕАРАЗА и публикуемых с периодичностью в 1–2 года в Европейской племенной книге (последний выпуск – [14]). Материалы Племенной книги были оцифрованы и преобразованы в базу данных. Обработку и хранение этих данных осуществляли в свободной объектно-реляционной системе управления базами данных PostgreSQL. База данных содержит основные демографические сведения по каждой птице, включая даты рождения, смерти (если таковая наступила) или последней проверки, на момент которой особь еще была жива, пол, происхождение (из неволи, из природы), а также идентификаторы родителей (если птица родилась в неволе). По ссылке на родителей доступна вся демографическая информация о них, включая их возраст на момент появления на свет потомства.

Для анализа выживаемости построили демографическую таблицу, содержащую полный список птиц с указанием их возраста, пола и статуса (наступление события, т.е. смерти: (0) событие не наступило, (1) событие наступило).

Определение возраста особей представляет собой отдельный вопрос, ответ на который зависит от задач исследования. В онтогенезе птиц

существует несколько ключевых моментов, которые могут считаться началом жизни особи: откладка яйца, проклевывание, вылет из гнезда. Одной из целей нашего исследования является получение оценок, которые могут быть использованы для моделирования популяционной динамики. В популяционных моделях гнездовая смертность до вылета из гнезда в неявном виде входит в показатель продуктивности, так как она влияет на итоговое количество пополнивших популяцию особей. Чтобы не учитывать этот показатель дважды, мы считаем начальной точкой отсчета выживаемости момент вылета из гнезда, с которого в природе начинается самостоятельная жизнь молодой особи. У белоплечего орлана этот момент наступает в возрасте около 90 дней, который мы приравнивали к нулевой отметке. Для этого: 1) из выборки были исключены особи, не дожившие до возраста 90 дней; 2) из возраста на момент последнего учета вычитали 90 и делили полученное значение на 365.25, чтобы получить возраст в годах. Птицы, пол которых не был определен, также исключены из выборки (как правило, это птенцы, погибшие вскоре после вылупления).

Термины и определения. В статье используются стандартные для демографии понятия (см., например, классические работы В. А. Паевского, такие как [15]). Под *смертностью* мы понимаем вероятность особи умереть в течение года. Обратный ей демографический показатель – *выживаемость*, или вероятность выжить в течение года. В сумме они составляют единицу, т.е. $\text{выживаемость} = 1 - \text{смертность}$. При построении кривых выживания мы также имеем дело с *дожитием*, которое представляет собой вероятность особи дожить от рождения до определенного возраста. Под *старением* мы понимаем увеличение вероятности умереть, т.е. смертности, с возрастом. Скорость этого увеличения определяет *темпы старения*, которые количественно могут быть охарактеризованы коэффициентами модели старения.

Вейбулловская модель старения. Кривые выживания исследовали с помощью вейбулловской модели старения (Weibull ageing model). Эта модель с успехом применяется в изучении демографии птиц [5, 6, 16]. Она трехпараметрическая, что позволяет разделить смертность на разные компоненты и параметризовать их отдельно:

$$m_x = m_0 + \alpha x^\beta, \quad (1)$$

где x – возраст; m_x – смертность в возрасте x ; m_0 – «внешняя», «начальная» (не зависящая от старения) компонента смертности; αx^β – смертность,

связанная со старением, причем α и β – коэффициенты, определяющие скорость старения. Кривая дожития в этой модели следует уравнению:

$$l_x = \exp\left(-m_0 x - \frac{\alpha x^{\beta+1}}{\beta+1}\right), \quad (2)$$

где l_x – доля особей, доживших до возраста x ; остальные обозначения те же, что в уравнении 1. Модель параметризовали отдельно для самцов и для самок. Средняя продолжительность жизни:

$$T = \int_0^\infty \exp\left(-m_0 x - \frac{\alpha x^{\beta+1}}{\beta+1}\right) dx. \quad (3)$$

Коэффициенты α и β – безразмерные, они определяют масштаб (scale) и форму (shape) кривой дожития. Самостоятельного биологического смысла они не несут, к тому же могут широко варьировать и вдобавок сильно коррелируют (коэффициент корреляции около -0.99 [5]). Однако на их основе можно рассчитать другой параметр, $\omega = \alpha^{1/\beta+1}$, имеющий размерность г.^{-1} . Этот параметр предложен Риклефсом в качестве единой меры, характеризующей общую скорость старения и обеспечивающей сравнимость между популяциями [6, 16].

Анализ плодовитости. Анализ зависимости плодовитости от возраста производили согласно следующему алгоритму: 1) сложили возрастные пирамиды популяции (распределения особей по возрасту, округляя до года) за все годы с 1972 (год рождения самой старой особи) по 2017, получив таким образом суммарное возрастное распределение самцов и самок за весь период существования популяции («орлано-годы»); 2) для всех родившихся в неволе птенцов вычислили возраст родителей на момент их появления на свет; 3) построили распределение возраста родителей; 4) разделили число произведенных в каждом возрастном классе птенцов на число орланов (самцов и самок) в этом возрасте. В результате для каждого возраста получили среднее число птенцов, произведенных одной особью (самцов или самкой), которое использовали в качестве характеристики плодовитости.

Статистические методы. Статистический анализ данных выполнен в среде статистического программирования R [17]. Разведочный анализ данных с целью оценки выживаемости и средней продолжительности жизни выполнен с помощью процедуры Каплана-Мейера (Kaplan-Meier estimator) с использованием пакета survival, входящего в базовую комплектацию R. Демографическую таблицу преобразовали в объект Surv, стандартный объект R для работы

с демографическими данными, который в дальнейшем использоали для построения кривых выживания Каплана-Мейера. Эти кривые представляют собой убывающую ступенчатую линию, приближающую реальные значения функции выживаемости. Значения функции выживаемости между точками наблюдений считаются константными. Специальными символами на кривой обозначаются цензурированные справа данные. Подробное описание методики см. в [18], гл. 12. Кривые, построенные для разных страт (самцы и самки), сравнивали с помощью логрангового критерия (log-rank test) [18].

Вейбулловскую модель старения параметризовали (т.е. подгоняли к фактическим данным) с помощью нелинейного метода наименьших квадратов (non-linear least squares, NLS). Это один из методов, рекомендованных Риклефсом [16]. По сравнению с другим методом (метод наибольшего правдоподобия, maximum likelihood) он лучше учитывает выживаемость старых особей, по которым объемы выборки значительно меньше. Однако именно данные о выживаемости этих особей для нас наиболее важны, так как именно в старом возрасте наиболее отчетливо начинает проявляться влияние старения. По этой же причине мы использовали невзвешенную процедуру. Параметризацию методом NLS осуществляли с помощью пакета nls.multstart. При подгонке модели использовали следующие ограничения на значения: $m_0, \alpha, \beta \geq 0$ (что по сути означает запрет на отрицательную смертность и отрицательную скорость старения).

Доверительные области для моделей рассчитывали с помощью пермутационных методов [19]. Для этого из реальных данных генерировали выборки того же объема с возвращением (с помощью функции sample с опцией «replace = TRUE»), получая псевдоданные, по которым параметризовали модель и определяли значения всех интересующих нас параметров. По этим результатам рассчитывали кривую дожития (зависимость доли выжившей части популяции l_x от времени t). Описанную процедуру выполняли большое число раз (10 000 пермутаций для каждой выборки), получая распределение сгенерированных значений параметров вейбулловской модели и «пучок» траекторий возможной динамики популяции. Для дальнейшего анализа использовали средние значения, стандартное отклонение, а также 95%-й доверительный интервал, отсекая нижний (0.025) и верхний (0.975) квантили.

Значимость различий в оценках параметров для разных полов также рассчитывали с помощью рандомизационных методов. Для этого применяли следующий алгоритм: 1) в исходной

выборке случайным образом перемешивали атрибут пола; 2) генерировали псевдвыборки данных для самцов и самок; 3) параметризовали модели с учетом пола, получали оценки параметров m_0, α, β , а через них – оценки для скорости старения (ω) и среднего возраста; 4) рассчитывали значение статистики (разность между соответствующими параметрами для самцов и самок); 5) повторяя пункты 1–4 большое число раз (выполняли 10^4 пермутаций), мы получали теоретические распределения интересующих нас статистик; 6) определяли фактическое положение статистики по отношению к теоретическому распределению. Различие считали значимым, если фактическое положение статистики выходило за рамки центральных 95% значений теоретического распределения.

Результаты

Исходные данные. После подготовки данных выборка состояла из 428 особей, 212 из которых самцы возрастом от 0.2 до 34.4 г. и 216 – самки возрастом от 0.1 до 39.8 г. Для 58 особей (32 самцов и 26 самок) известна дата гибели; остальные данные цензурированы, т.е. особи были живы на момент исследования (либо выбыли из исследования до наступления события смерти).

Кривые выживаемости белоплечего орлана. На основе полученной информации о продолжительности жизни белоплечих орланов вольтерной популяции были сформированы соответствующие кривые выживания (кривые Каплана-Мейера) (рис. 1). Как видно из рисунка, доверительные интервалы весьма широки и сильно перекрываются. Средняя продолжительность жизни особи для всей популяции составляет 28.7 ± 1.4 года, в том числе для самцов 24.1 ± 1.5 года, для самок 31.8 ± 1.6 года. Согласно этим данным, самцы живут почти на 8 лет меньше самок, но статистически достоверных отличий выявить не удастся ($p = 0.25$, логранговый тест [18]). Доверительные интервалы особенно широки во второй половине жизни, что является следствием «молодого» возрастного спектра популяции: например, 20-летний рубеж перешагнули 47 особей, а 30-летний – всего 11 особей.

Вейбулловская модель старения. Параметризация вейбулловской модели позволила получить оценки случайной смертности и коэффициентов, связанных со скоростью старения (табл. 1, рис. 2, рис. 3). Результаты этой параметризации в целом подтверждают предположение о более высокой выживаемости и более

медленных темпах старения самок по сравнению с самцами.

Оценка «внешней» смертности (m_0) оказалась практически одинаковой у самцов и самок и составила чуть более 1% в год. Коэффициенты α и β weibullовской модели различаются, но их вариабельность оказалась весьма высокой, так что статистически значимых отличий между полами выявить не удалось. Наибольший интерес

с точки зрения биологии представляет собой параметр ω – интегральная скорость старения. Именно по этому параметру различия между выборками наиболее достоверны (пермутационный тест, $p = 0.09$), хотя и «не дотягивают» до конвенционального уровня значимости 0.05. Средняя продолжительность жизни самцов составила 26 лет, самок – 33 года, но различия не были статистически значимыми.

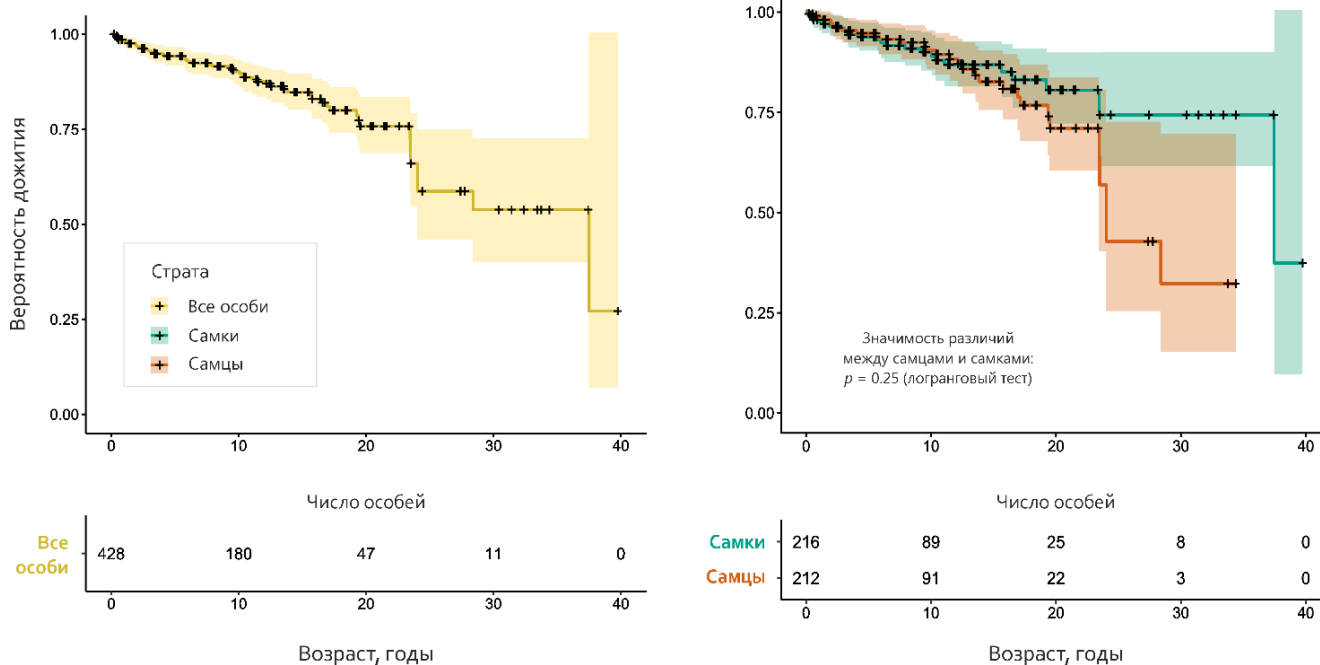


Рис. 1. Кривые выживаемости (кривые Каплана-Мейера) для белоплечего орлана. Слева – вся популяция, справа – отдельные кривые для самок и самцов. Символы «+» на кривых – цензурированные справа данные

Fig. 1. Survival curves (Kaplan Meier curves) for the Steller's Sea eagle. On the left – the whole population, on the right – curves for females and males (sex=2). Symbols «+» on the curves correspond to right-censored data

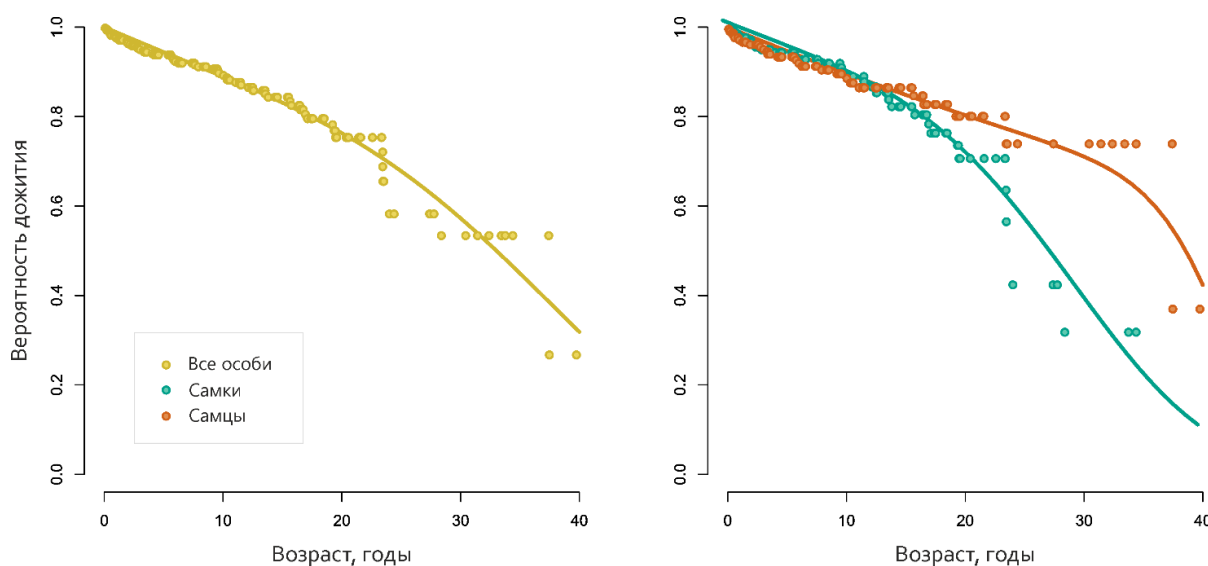


Рис. 2. Параметризованные кривые weibullовской модели старения

Fig. 2. Parameterized curves of Weibull ageing model.

On the left – the whole population, on the right – males and females separately

Таблица 1

Значения параметров вейбулловской модели старения

Table 1

Parameter estimates of Weibull ageing model

Параметр	Все	Самцы	Самки
Детерминистская оценка ¹			
m_0	0.0115	0.0106	0.0110
α	8.84×10^{-7}	3.27×10^{-6}	1.41×10^{-19}
β	3.060	2.975	11.214
ω	0.0322	0.0417	0.0286
L	31.5	26.0	33.0
Стохастическая оценка ²			
m_0	0.0112 (0.0067 – 0.0156)	0.0106 (0.0057 – 0.0158)	0.0102 (0.0033 – 0.0166)
α	1.2×10^{-4} (1.1×10^{-22} – 7.9×10^{-4})	1.51×10^{-4} (2.33×10^{-4} – 1.47×10^{-3})	1.63×10^{-4} (1.71×10^{-35} – 5.51×10^{-4})
β	4.299 (0.462 – 13.591)	3.627 (0.888 – 11.873)	9.020 (0.000 – 21.543)
ω	0.0307 (0.0106 – 0.0394)	0.0406 (0.0241 – 0.0499)	0.0205 (0.0000002 – 0.0336)
L	32.7 (26.6 – 51.1)	26.8 (21.4 – 37.2)	34.4 (27.6 – 61.9)

Примечания. ¹Детерминистская оценка выполнена методом NLS (нелинейный метод наименьших квадратов) без взвешивания. ²Стохастическая оценка представлена в формате: среднее арифметическое (95%-й доверительный интервал).

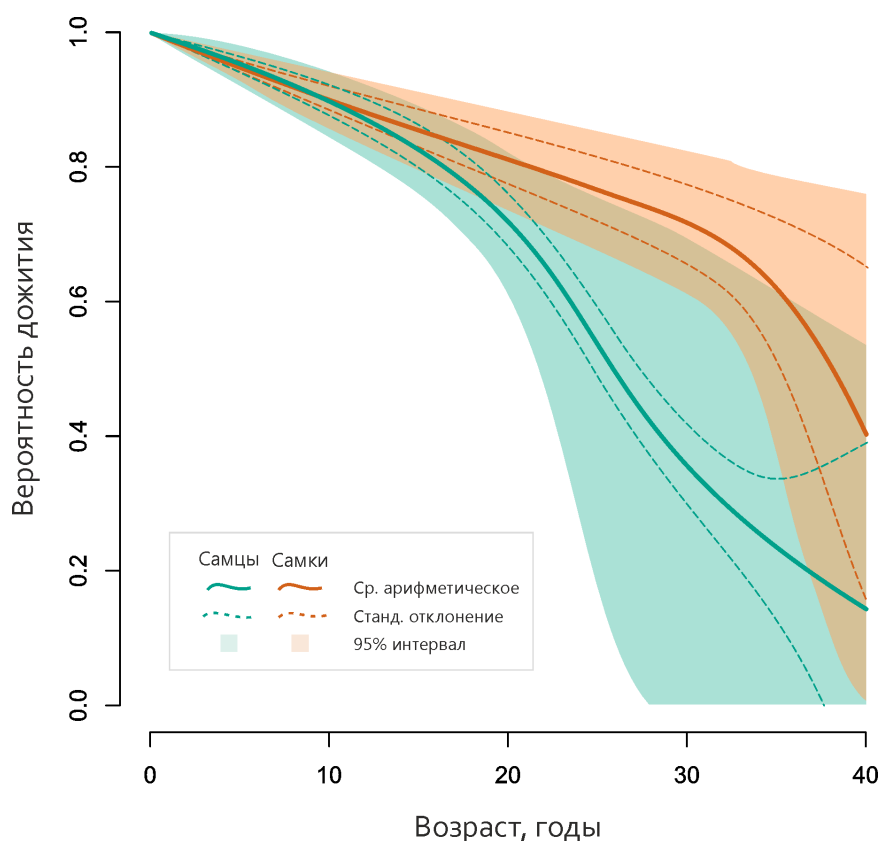


Рис. 3. Стохастическое моделирование старения самцов и самок белоплечего орлана: параметризация вейбулловской модели

Fig. 3. Stochastic modelling of ageing of males and females of the Steller's Sea eagle: parameterization of the Weibull model

Однако плодовитость в разном возрасте неодинакова. Кривая изменения плодовитости, отложенная относительно возраста, представляет собой унимодальную функцию с максимумом в интервале 14–28 лет (рис. 4). Можно разделить ее на три периода. У молодых особей плодовитость минимальна, но в интервале от 5–6 до 13 лет она линейно растет, затем в течение 15 лет

остается на максимальном уровне, после чего начинает снижаться. Характер этого снижения трудно оценить из-за малых объемов выборки, но визуально оно прослеживается на графике достаточно хорошо. У самцов и самок изменение плодовитости происходит сходным образом и какой-либо специфичности, связанной с полом, не выявлено.

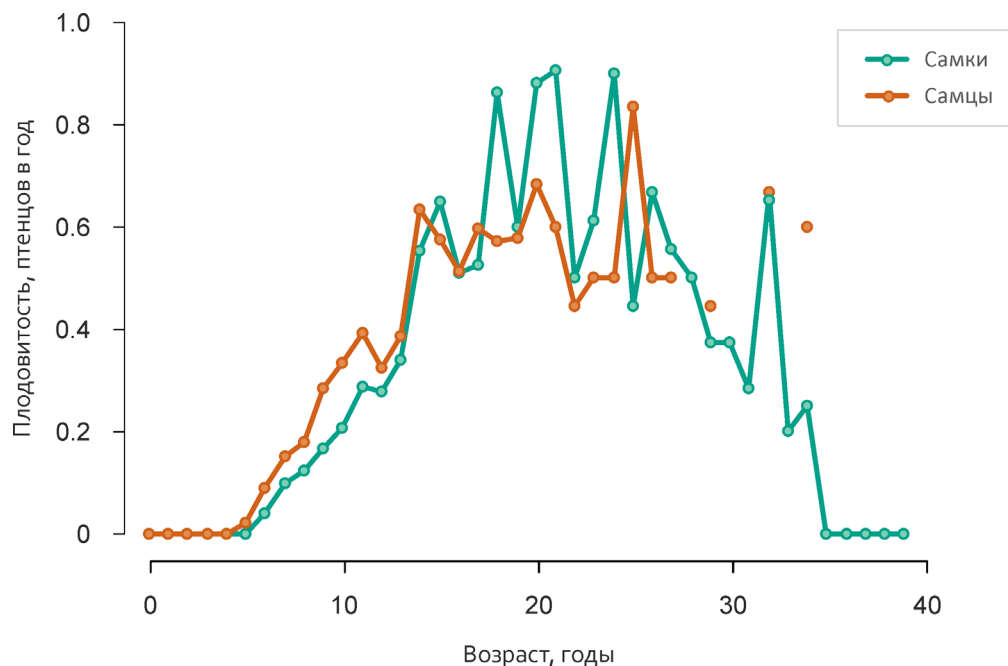


Рис. 4. Зависимость плодовитости самцов и самок от возраста. У самцов в правой части кривой данные объединены за два–три года, так чтобы размер выборки был больше трех

Fig. 4. Age dependent fecundity of the Steller's sea eagle males and females. Data on males in the right part of the curve are combined over the period of two–three years so that the sample size is more than three

Обсуждение

Продолжительность жизни белоплечего орлана. Напомним, что, согласно вейбулловской модели, средняя продолжительность жизни белоплечих орланов в неволе (без учета пола) составила 31.5 год, а общая скорость старения (ω) оценивается в $0.0322 \text{ (г.}^{-1}\text{)}$. «Внешняя» смертность (m_0) оценивается как 0.0115, т.е. 1.15% в год. Для начала интересно сравнить эти оценки с литературными данными о 40 видах, представленных в [16, табл. 2].

Судя по этим данным, белоплечий орлан ожидаемо относится к наиболее долгоживущим видам. По «внешней» смертности он уступает только четырем из 40 видов птиц. Это три вида крупных попугаев (*Ara chloropterus*, *A. ararauna*, *A. macao*), чья случайная смертность оценивается от 0.000 до 0.008, и пестрый китайский фазан *Syrnaticus reevesii* (0.011). Ближайший же родственник, белоголовый орлан *Haliaeetus*

leucoscephalus, имеет $m_0 = 0.016$, т.е. чуть более высокую, 1.6% в год.

Что же касается темпов старения (ω), то по ним белоплечий орлан оказался абсолютным чемпионом по долгожительству, обойдя все 40 видов. Наиболее близкую скорость старения имеет странствующий альбатрос *Diomedea exulans* ($\omega = 0.038$). Белоголовый орлан имеет скорость старения, равную 0.052.

Все эти результаты хорошо согласуются с представлениями о том, что более крупные виды должны иметь бóльшую продолжительность жизни, меньшую смертность и относительно медленные темпы старения [20].

Связь темпов старения с полом. Полученные результаты говорят о том, что у самцов и самок белоплечего орлана, по-видимому, старение идет разными темпами. Хотя уровень значимости ($p = 0.09$) не позволяет сделать категоричное утверждение, все же он означает, что вероятность

ошибки I рода составляет всего 9 %, т.е. с вероятностью 91 % мы можем предполагать, что темпы старения (ω) у самцов выше, чем у самок. Подобная закономерность свойственна человеческим популяциям, где женщины, как правило, стареют медленнее мужчин и имеют большую ожидаемую продолжительность жизни (например, [21]).

Одно из возможных объяснений этого феномена заключается в связи между продолжительностью жизни и размерами тела [2]. У белоплечего орлана, как и у других дневных хищных птиц, самки заметно крупнее самцов [8], что не может не отражаться на скорости удельного метаболизма, а через нее – и на скорости старения. В частности, Риклефс [5] показал связь массы тела птиц с различными компонентами смертности, включая как «внешнюю» смертность (m_0), так и «скорость старения» (ω).

Более высокое значение коэффициента ω , связанного со скоростью старения, еще автоматически не означает, что самцы белоплечего ор-

лана физиологически стареют быстрее самок. Исследователи выделяют целый комплекс факторов, влияющих на скорость старения. Это и функционирование молекулярно-клеточных и генетических механизмов [1], проявление различных физиологических процессов [22], и множество других факторов, включая даже социально-поведенческие [7].

Риклефс [23], рассуждая о механизмах, через которые старение реализуется в виде смертности, приводит две возможные гипотезы (рис. 5). Согласно первой из них физическое состояние организма особей постепенно ухудшается, что в конечном итоге и приводит к смерти. Во втором случае физическое состояние особей по мере старения остается на высоком уровне, но возрастает вероятность катастрофических событий, под которыми Риклефс имеет в виду внезапный отказ органов и их систем.

Один из способов проверить истинность этих сценариев – анализ плодовитости и ее связи с возрастом.

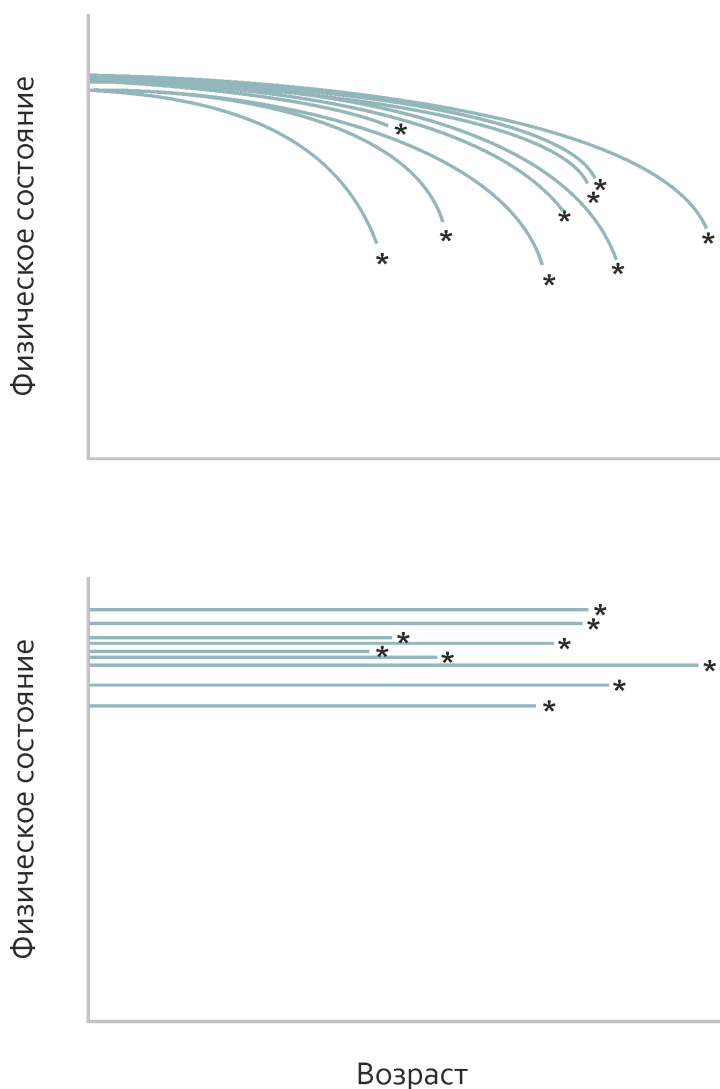


Рис. 5. Альтернативные механизмы реализации смертности, связанной с возрастом [23]. Вверху: физическое состояние особей постепенно ухудшается вплоть до момента смерти, которая часто является следствием этого ухудшения. Внизу: особи поддерживают высокий физический уровень в преклонном возрасте, но погибают с возрастающей вероятностью из-за катастрофических причин. В обоих случаях возраст смерти особей будет одинаковым

Fig. 5. Alternative mechanisms for implementing mortality associated with ageing [23]. Above: Individuals decline in condition until death (*), which is often a direct consequence of reduced performance in old age. Below: Individuals maintain a high level of condition into old age, but die with increasing probability at older ages from catastrophic causes. Ages at death are the same in both panels

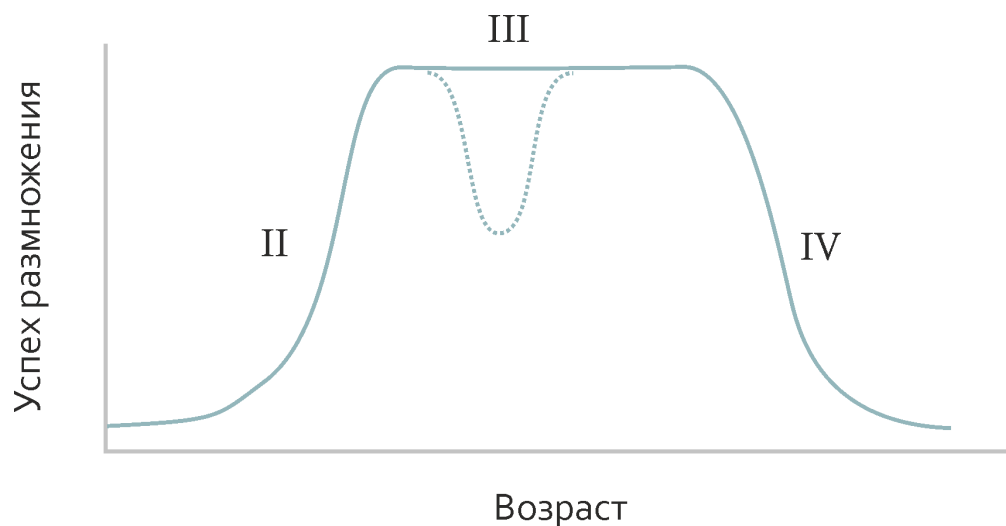


Рис. 6. Стадии возрастного-зависимого репродуктивного успеха у птиц [24]: I – отложенное размножение; II – улучшение производительности после начала размножения; III – опытная зрелость; IV – старение. Не все виды демонстрируют все четыре стадии. Пунктирная линия соответствует временному снижению продуктивности вследствие смены партнера у многих видов, поддерживающих многолетние пары

Fig. 6. Stages of age-related reproductive success (RS) in birds [24]. I. Delayed Breeding; II. Improving performance after onset of breeding; III. Experienced adulthood; IV. Senescence.

Not all species exhibit all four stages. Dotted line indicates the RS of pairs that have changed mates in many species that maintain longterm pair bonds

Связь плодовитости с возрастом. Обнаруженная нами связь плодовитости размножения с возрастом следует классической схеме, нарисованной Фуллером [24] (рис. 6), которая делится на 4 периода с максимумом в середине жизни.

В случае вольерной популяции белоплечего орлана периоды I и II (которые трудно разделить на основе наших данных) продолжаются от 5–6 до 13 лет, период опытной зрелости, когда продуктивность максимальна – с 14 примерно до 27 лет, после чего начинается период IV (постепенный спад).

Таким образом, возвращаясь к вопросу о двух возможных механизмах реализации смертности, мы хотим отметить, что наши результаты свидетельствуют в пользу первого механизма реализации смертности – через постепенное ухудшение физиологического состояния. Аналогичные кривые получены для других долгоживущих видов – таких, как лебеди [25].

То, что кривые плодовитости белоплечего орлана (см. рис. 4) не демонстрируют различий, связанных с полом, не означает, что такие различия отсутствуют. Дело в том, что у орланов в вольерной популяции нет возможности свободного скрещивания, так как образование пар происходит под контролем персонала зоопарков и питомников, в которых эти птицы содержатся. Кроме того, большинство образованных пар од-

новозрастные или близкого возраста. Таким образом, плодовитость самцов и самок носит сопряженный характер, и на данном материале невозможно оценить плодовитость каждого пола отдельно.

Еще одно важное следствие зависимости плодовитости орланов от возраста – необходимость осторожной интерпретации изменений в продуктивности диких популяций. В частности, следует помнить о том, что падение продуктивности может быть вызвано не только неблагоприятными условиями гнездового сезона, но и изменениями возрастной структуры взрослой части популяции. Такое изменение может происходить в результате избирательной смертности разных возрастных групп на миграционных путях и в местах зимовок (см., например, [26] – об «экологических ловушках», в которые попадают преимущественно молодые птицы).

Выживаемость орланов в природе. Можно ли на основе наших результатов сделать предположения о выживаемости белоплечих орланов в природе? Риклефс [5] нашел, что скорость старения (ω) у птиц не различается у вольерных и природных популяций, в то время как «внешняя» смертность m_0 зависит от условий, причем в природе она значительно выше. В аллометрических уравнениях, связывающих

логарифм m_0 с логарифмом массы тела, природные и вольерные популяции различаются свободным членом уравнения, который у вольерных популяций равен -0.17 , а у природных $+0.17$. То есть, зная «внешнюю» смертность в вольерной популяции, можно сделать соответствующую поправку и получить оценку m_0 в природе:

$$\lg(m_{0,wild}) = \lg(m_0) + 0.34, \quad (4)$$

следовательно,

$$m_{0,wild} = 10^{\lg(m_0) + 0.34} = 0.021. \quad (5)$$

Расчеты показывают, что в этом случае «внешняя» смертность у самцов составит $m_0 = 0.023$, у самок $- 0.024$. Рассчитанная по этим значениям средняя продолжительность жизни у самцов составит 21.6 лет, что на два года меньше, чем в неволе, а у самок $- 26.1$ года, на 6 лет меньше, чем в неволе.

Следует помнить, что эти оценки носят теоретический характер, и что фактическое значение «внешней» смертности будет сильно зависеть от окружающих условий в конкретной природной популяции, в том числе климатических, антропогенных и других факторов. Можно предположить, что «внешняя» смертность одного вида в разных регионах может различаться. Например, белоплечие орланы, гнездящиеся на севере ареала, в Магаданской области, находятся в более суровых климатических условиях по сравнению с сахалинскими птицами, и к тому же их миграционный путь к местам зимовок на 1–2 тысячи километров длиннее, что также является важным фактором смертности [27].

Кроме того, существуют и другие теоретические оценки. Принцингер [20] предложил аллометрические уравнения, связывающие продолжительность жизни с массой тела для природных и вольерных популяций. Для птиц с массой 7000 г расчетная продолжительность жизни

в неволе составляет 39 лет, в природе $- 21$ год, т.е. почти в два раза меньше.

Заключение

Белоплечие орланы – долгоживущие виды, и смерть взрослых особей является сравнительно редким событием. С момента основания вольерной популяции прошло уже несколько десятилетий, и только в последние годы появилась возможность проанализировать данные, связанные с продолжительностью жизни, смертностью и выживаемостью.

Этот анализ показывает, что динамика выживаемости белоплечего орлана может быть описана вейбулловской моделью старения. Средняя продолжительность жизни самцов на несколько лет меньше, что связано с более высокими темпами их старения. При этом «внешняя» (не связанная со старением) компонента смертности у обоих полов практически одинакова. Старение особей сопровождается ухудшением их физиологического состояния, что отражается в постепенном снижении плодовитости после определенного возраста (около 27 лет).

Эти результаты позволяют пролить свет на демографию белоплечего орлана в природе. Маловероятно, что в обозримой перспективе появится достаточное количество натуральных исследований продолжительности жизни и смертности белоплечих орланов в естественной среде обитания. Однако, располагая надежными оценками для вольерной популяции, мы сможем получить более полное представление о возрастной динамике популяций в природе.

Объемов выборок на сегодняшний день все еще недостаточно для надежного статистического анализа, поэтому говорить об окончательном решении поставленных вопросов еще рано. По мере дальнейшего развития популяции численность старых птиц будет увеличиваться, а новая демографическая информация позволит уточнить наши предварительные оценки.

Библиографический список

1. Travin, D. Y. Aging in Birds / D. Y. Travin, B. A. Feniouk // *Biochemistry*. – 2016. – Vol. 81 (12). – P. 1558–1563. – DOI 10.21685/2500-0578-2019-3-4.
2. Holmes, D. J. Birds as animal models for the comparative biology of aging: a prospectus / D. J. Holmes, S. N. Austad // *Journal of Gerontology: Biological Sciences*. – 1995. – Vol. 50A, № 2. – P. B59–66.
3. Austad, S. N. Birds as models of aging in biomedical research / S. N. Austad // *ILAR Journal*. – 1997. – Vol. 38. – P. 137–141.
4. Kohler, I. V. Comparative mortality levels among selected species of captive animals / I. V. Kohler, S. H. Preston, L. B. Lackey // *Demographic Research*. – 2006. – Vol. 15, № 14. – P. 413–434.
5. Ricklefs, R. E. Intrinsic aging-related mortality in birds / R. E. Ricklefs // *Journal of Avian Biology*. – 2000. – Vol. 31. – P. 103–111.
6. Ricklefs, R. E. Biological implications of the Weibull and Gompertz models of aging / R. E. Ricklefs, A. Scheuerlein // *Journal of Gerontology*. – 2002. – Vol. 57A. – P. B69–B76.

7. Breeders that receive help age more slowly in a cooperatively breeding bird / M. Hammers, S. A. Kingma, L. G. Spurgin, K. Bebbington, H. L. Dugdale, T. Burke, J. Komdeur, D. S. Richardson // *Nature Communications*. – 2019. – Vol. 10. – P. 1301. – DOI 10.1038/s41467-019-09229-3.
8. Masterov, V. B. Steller's Sea Eagle / V. B. Masterov, M. S. Romanov, R. G. Sale – Coberley, UK: Snowfinch Publishing, 2018.
9. Romanov, M. S. Low breeding performance of the Steller's sea eagle (*Haliaeetus pelagicus*) causes the populations to decline / M. S. Romanov, V. B. Masterov // *Ecological Modelling*. – 2020. – Vol. 416. – 108877. – DOI 10.1016/j.ecolmodel.2019.108877.
10. Utekhina, I. G. Results of tagging Steller's Sea Eagle nestlings in the northern part of the Sea of Okhotsk (1993–2013) / I. G. Utekhina, E. R. Potapov, M. J. McGrady, D. Rimlinger // *Raptors Conservation*. – 2013. – Vol. 27. – P. 58–72.
11. Masterov, V. B. The Study of Migration and Spatial Relationships of Steller's Sea Eagles in the Southern Part of the Breeding Range / V. B. Masterov // *Avian migrants in the Northern Pacific: Breeding and Stopover sites in changing Earth : Abstracts of Scientific conference of the Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS (Yuzhno-Sakhalinsk, September 3–7)*. – 2013. – P. 23.
12. Lindstedt, S. L. Body size and longevity in birds / S. L. Lindstedt, W. A. Calder // *Condor*. – 1976. – Vol. 78. – P. 91–94.
13. Мастеров, В. Б. Некоторые итоги совместного проекта ЕАРАЗА и МГУ имени М. В. Ломоносова по созданию искусственной популяции белоплечего орлана (*Haliaeetus pelagicus*), 1994–2015 гг. / В. Б. Мастеров, М. С. Романов, Л. Я. Курилович, О. Е. Рванцева // *Хищные птицы в зоопарках и питомниках*. – 2016. – № 25. – С. 10–22.
14. Kurilovich, L. European Studbook for Steller's Sea Eagle (*Haliaeetus pelagicus*) / L. Kurilovich. – 2017. – Vol. 19.
15. Payevsky, V. A. Songbird Demography: Demographic Structure, Survival Rates, & Population Dynamics of Songbirds With Particular Reference to the Birds of the Eastern Baltic / V. A. Payevsky. – Moscow: Sofia, 2009.
16. Ricklefs, R. E. Evolutionary theories of aging: confirmation of a fundamental prediction, with implications for the genetic basis and evolution of life span / R. E. Ricklefs // *The American Naturalist*. – 1998. – Vol. 152, № 1. – P. 24–44.
17. R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing. – Vienna, Austria, 2019.
18. Swinscow, T. D. V. Statistics at Square / T. D. V. Swinscow, M. J. Campbell. – 10th ed. – London : BMJ Books, 2002.
19. Manly, B. F. J. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology / B. F. J. Manly. – 3rd ed. – Boca Raton, FL: Chapman & Hall/CRC, 2007.
20. Prinzinger, R. Life span in birds and the aging theory of absolute metabolic scope / R. Prinzinger // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 1993. – Vol. 05, part A. – P. 609–615.
21. Warraich, H. J. Differences in Health Outcomes between Men and Women: Biological, Behavioral, and Societal Factors / H. J. Warraich, R. M. Califf // *Clinical Chemistry*. – 2019. – Vol. 65, № 1. – P. 19–23. – DOI 10.1373/clinchem.2018.287334.
22. Furness, L. J. Energetics and longevity in birds / L. J. Furness, J. R. Speakman // *Age*. – 2008. – Vol. 30. – P. 75–87. – DOI 10.1007/s11357-008-9054-3.
23. Ricklefs, R. E. Insights from comparative analyses of aging in birds and mammals / R. E. Ricklefs // *Aging Cell*. – 2010. – Vol. 9. – P. 273–284. – DOI 10.1111/j.1474-9726.2009.00542.x.
24. Fowler, G. S. Stages of age-related reproductive success in birds: simultaneous effects of age, pair-bond duration and reproductive experience / G. S. Fowler // *American Zoologist*. – 1995. – Vol. 35. – P. 318–328.
25. McCleery, R. H. Age-specific reproduction in a long-lived species: the combined effects of senescence and individual quality / R. H. McCleery, C. M. Perrins, B. C. Sheldon, A. Charmantier // *Proceedings of the Royal Society. B – Biological Sciences*. – 2008. – Vol. 75. – P. 963–970. – DOI 10.1098/rspb.2007.1418.
26. Potapov, E. Source-sink populations of the Steller's Sea Eagles (*Haliaeetus pelagicus*) in the Northern part of the Sea of Okhotsk: ecological traps and their conservation implications / E. Potapov, I. Utekhina, M. McGrady, D. Rimlinger // *Ornis Mongolica*. – 2012. – № 1. – P. 20–25.
27. When and where does mortality occur in migratory birds? Direct evidence from long-term satellite tracking of raptors / R. H. G. Klaassen, M. Hake, R. Strandberg, B. J. Koks, C. Trierweiler, K. M. Exo, F. Bairlein, T. Alerstam // *Journal of Animal Ecology*. – 2014. – Vol. 83. – P. 176–184.

References

1. Travin D. Y., Feniouk B. A. *Biochemistry*. 2016, vol. 81 (12), pp. 1558–1563. DOI 10.21685/2500-0578-2019-3-4.
2. Holmes D. J., Austad S. N. *Journal of Gerontology: Biological Sciences*. 1995, vol. 50A, no. 2, pp. B59–66.
3. Austad S. N. *ILAR Journal*. 1997, vol. 38, pp. 137–141.
4. Kohler I. V., Preston S. H., Lackey L. B. *Demographic Research*. 2006, vol. 15, no. 14, pp. 413–434.
5. Ricklefs R. E. *Journal of Avian Biology*. 2000, vol. 31, pp. 103–111.
6. Ricklefs R. E., Scheuerlein A. *Journal of Gerontology*. 2002, vol. 57A, pp. B69–B76.

7. Hammers M., Kingma S. A., Spurgin L. G., Bebbington K., Dugdale H. L., Burke T., Komdeur J., Richardson D. S. *Nature Communications*. 2019, vol. 10, p. 1301. DOI 10.1038/s41467-019-09229-3.
8. Masterov V. B., Romanov M. S., Sale R. G. *Steller's Sea Eagle*. Coberley, UK: Snowfinch Publishing, 2018.
9. Romanov M. S., Masterov V. B. *Ecological Modelling*. 2020, vol. 416. 108877. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2019.108877.
10. Utekhina I. G., Potapov E. R., McGrady M. J., Rimlinger D. *Raptors Conservation*. 2013, vol. 27, pp. 58–72.
11. Masterov V. B. *Avian migrants in the Northern Pacific: Breeding and Stopover sites in changing Earth: Abstracts of Scientific conference of the Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS (Yuzhno-Sakhalinsk, September 3–7)*. 2013, p. 23.
12. Lindstedt S. L., Calder W. A. *Condor*. 1976, vol. 78, pp. 91–94.
13. Masterov V. B., Romanov M. S., Kurilovich L. Ya., Rvantseva O. E. *Khishchnye ptitsy v zooparkakh i pitomnikakh* [Predatory birds in zoos and breeding nurseries]. 2016, no. 25, pp. 10–22. [In Russian]
14. Kurilovich L. *European Studbook for Steller's Sea Eagle (Haliaeetus pelagicus)*. 2017, vol. 19.
15. Payevsky V. A. *Songbird Demography: Demographic Structure, Survival Rates, & Population Dynamics of Songbirds With Particular Reference to the Birds of the Eastern Baltic*. Moscow: Sofia, 2009.
16. Ricklefs R. E. *The American Naturalist*. 1998, vol. 152, no. 1, pp. 24–44.
17. R Development Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2019.
18. Swinscow T. D. V., Campbell M. J. *Statistics at Square*. 10th ed. London: BMJ Books, 2002.
19. Manly B. F. J. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. 3rd ed. Boca Raton, FL: Chapman & Hall/CRC, 2007.
20. Prinzinger R. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1993, vol. 05, part A, pp. 609–615.
21. Warraich H. J., Califf R. M. *Clinical Chemistry*. 2019, vol. 65, no. 1, pp. 19–23. DOI 10.1373/clinchem.2018.287334.
22. Furness L. J., Speakman J. R. *Age*. 2008, vol. 30, pp. 75–87. DOI 10.1007/s11357-008-9054-3.
23. Ricklefs R. E. *Aging Cell*. 2010, vol. 9, pp. 273–284. DOI 10.1111/j.1474-9726.2009.00542.x.
24. Fowler G. S. *American Zoologist*. 1995, vol. 35, pp. 318–328.
25. McCleery R. H., Perrins C. M., Sheldon B. C., Charmantier A. *Proceedings of the Royal Society. B – Biological Sciences*. 2008, vol. 75, pp. 963–970. DOI 10.1098/rspb.2007.1418.
26. Potapov E., Utekhina I., McGrady M., Rimlinger D. *Ornis Mongolica*. 2012, no. 1, pp. 20–25.
27. Klaassen R. H. G., Hake M., Strandberg R., Koks B. J., Trierweiler C., Exo K. M., Bairlein F., Alerstam T. *Journal of Animal Ecology*. 2014, vol. 83, pp. 176–184.

Романов, М. С.

Анализ кривых выживания белоплечего орлана. Стареют ли самцы быстрее самок? / М. С. Романов, В. Б. Мастеров, Л. Я. Курилович // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2019. – Vol. 4 (4). – DOI 10.21685/2500-0578-2019-4-3.