

Применение вейбулловской модели к оценке продолжительности жизни и темпов старения белоплечего орлана

Романов М.С.¹, Мастеров В.Б.²

¹*Институт математических проблем биологии РАН – филиал ИПМ РАН им. М.В. Келдыша*

²*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*

michael_romanov@inbox.ru

Вейбулловская модель старения, наиболее часто применяемая в исследованиях надежности материалов, в то же время хорошо зарекомендовала себя при анализе продолжительности жизни и темпов старения у животных. Ее преимущество по сравнению с другими моделями в том, что она позволяет разделить смертность на две компоненты: (1) независимую от возраста и (2) связанную с возрастом. Благодаря этому становится возможным не только оценить среднюю продолжительность жизни у разных видов, но и количественно охарактеризовать темпы старения. Анализ выживаемости 428 особей белоплечего орлана, содержащихся в неволе, выявил более высокую, на 6–8 лет дольше, продолжительность жизни самок по сравнению с самцами. Параметризация вейбулловской модели показала, что самцы белоплечего орлана отличаются более высокими темпами старения, что, вероятно, и приводит к меньшей продолжительности жизни. При этом «внешняя» (не связанная со старением) смертность не различается между полами. Поскольку считается, что темпы старения у вольерных и природных популяций не различаются, эти результаты применимы для расчета продолжительности жизни белоплечего орлана в природе. Данный результат носит предварительный характер и будет уточняться по мере развития вольерной популяции и появления новых данных.

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

Application of the Weibull Ageing Model to the Estimation of Longevity and Rates of Ageing in the Steller’s Sea Eagle

Romanov M.S.¹, Masterov V.B.²

¹*Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – the Branch of Keldysh Institute of Applied Mathematics RAS*

²*Lomonosov Moscow State University*

Weibull ageing model, being most used in the analysis of the reliability of materials, has recently proven itself well in the research of life expectancy and ageing in animals. Compared to other ageing models such as the Gompertz model, it has the advantage of separating mortality into two components: (1) age-independent and (2) mortality, related to the senescence. This feature allows estimating not only longevity but also the ageing rates of the species. We analysed survival in 428 Steller's sea eagles in captivity and found that the average life span of females is 6–8 years longer than that of males. Parametrization of the Weibull model showed that males have higher ageing rates as compared to females. Although this difference was not highly significant, it can explain shorter longevity of males. At the same time, “external” (not associated with ageing) mortality does not differ between the sexes. Taking into account that the ageing rates do not differ between aviary and natural populations, these results are applicable for calculating the life span of the Steller's sea eagle in nature. Our results are preliminary, and they will be updated as the population develops and new data appear.

*Key words: Steller’s sea eagle, *Haliaeetus pelagicus*, captive population, aging rates, Weibull aging model.*

1. Введение

Существует множество математических моделей старения человека и животных, описывающих различные механизмы, лежащие в основе этого процесса [1]. Одной из них является вейбулловская функция, описывающая старение как увеличение смертности с возрастом. Риклефс [2, 3] на большом количественном материале показал, что эта модель лучше других (например, таких как популярная модель Гомперца) описывает старение у птиц. Аддитивная форма уравнения модели позволяет разделить смертность на компоненты: «внешнюю», не зависящую от возраста, и «внутреннюю», связанную со старением. Это позволяет оценивать не только продолжительность жизни, но и темпы старения у различных видов животных [4]. Одними из наиболее долгоживущих видов животных являются птицы, особенно крупные, такие как пернатые хищники. Для большинства из этих видов оценки темпов старения отсутствуют.

Такая оценка была выполнена для вольерной популяции белоплечего орлана, которая была создана в 1980-х гг. [5]. Целями исследования было (1) определить ожидаемую продолжительность жизни орланов, (2) оценить темпы старения, (3) проверить гипотезу о наличии половых различий в продолжительности жизни и темпах старения у самцов и самок.

2. Материалы и методы

2.1. Исходные данные

Материалом для анализа послужила вольерная популяция белоплечего орлана, начало создания которой было положено в 1994 г. в рамках совместного проекта Европейско-азиатской региональной ассоциации зоопарков и аквариумов (ЕАРАЗА) и МГУ им. М. В. Ломоносова. Данные о развитии популяции публикуются с периодичностью в 1–2 года в Племенной книге [6]. Материалы Племенной книги были оцифрованы и преобразованы в базу данных. Обработку, хранение и извлечение данных осуществляли в открытое объектно-реляционной системе управления базами данных PostgreSQL, статистическую обработку выполняли в среде статистического программирования R [7].

Для анализа выживаемости была построена демографическая таблица, содержащая полный список птиц с указанием их возраста, пола и статуса (наступление события, т. е. смерти: (0) событие не наступило, (1) событие наступило). Начальной точкой отсчета приняли возраст 90 дней, в котором в природе молодые птицы покидают гнездо и начинают самостоятельную жизнь. Этот возраст приравнивали к 0. Особи, не дожившие до 90-дневного возраста, из выборки были исключены, также как и особи, чей пол был не определен.

2.1. Вейбулловская модель

Вейбулловская модель старения (Weibull ageing model) трехпараметрическая и имеет аддитивную форму, что позволяет разделить смертность на компоненты и параметризовать их отдельно:

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

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. Последние два коэффициента определяют масштаб (scale) и форму (shape) кривой дожития. Сами по себе биологического смысла они не несут, 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 видами и разными популяциями. Кривая дожития в этой модели следует уравнению:

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

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

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

3. Результаты

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 (это означает, что особи были живы на момент окончания исследования либо выбыли из эксперимента до наступления смерти).

Анализ выживаемости с помощью процедуры Каплана – Мейера оценил продолжительность жизни особей в 28.7 ± 1.4 года, однако оценки, сделанные отдельно для самцов и для самок существенно различались: 24.1 ± 1.5 и 31.8 ± 1.6 г. соответственно. Согласно этим данным, самцы живут почти на 8 лет меньше самок, но статистически достоверных отличий выявить не удается ($p = 0.25$, логранговый тест [18]).

Далее эти данные были более детально изучены с помощью параметризации вейбулловской модели, которая позволила отдельно оценить случайную смертность и темпы старения. Результаты этой параметризации подтверждают предположение о более высокой выживаемости и более медленных темпах старения самок по сравнению с самцами (рис. 1).

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 варибельность 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, однако эти различия не были достоверными.

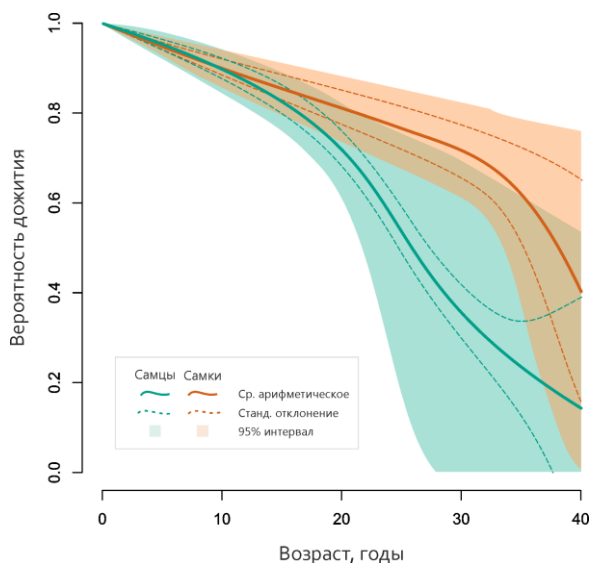


Рис. 1. Параметризация weibullовской модели: кривые дожития самцов и самок белого плечевого орлана.

4. Заключение

Продолжительность жизни особей белого плечевого орлана может исчисляться десятками лет [8], так что смерть особей является для него относительно редким событием. Именно поэтому только сейчас появилось достаточно данных, позволяющих оценить продолжительность жизни особей в неволе, хотя с момента основания популяции прошло больше 30 лет.

Наш анализ показывает, что кривые дожития белого плечевого орлана могут быть описаны с помощью weibullовской модели. Это позволяет сделать предварительные выводы об особенностях старения

особей [9], а также пролить свет на демографию белого плечевого орлана в природе [10].

Объема статистических данных на сегодня все еще недостаточно для всестороннего анализа, поэтому наши результаты носят предварительный характер. По мере дальнейшего развития вольерной популяции и появления новых данных эти оценки будут корректироваться и уточняться.

5. Список литературы

1. Edelstein-Keshet L., Israel A., Lansdorp P. Modelling Perspectives on Aging: Can Mathematics Help us Stay Young? *Journal of Theoretical Biology*. 2001. V. 213. P. 509–525.
2. Ricklefs R.E. Evolutionary theories of aging: confirmation of a fundamental prediction, with implications for the genetic basis and evolution of life span. *The American Naturalist*. 1998. V. 152. No. 1. P. 24–44.
3. Ricklefs R.E. Biological implications of the Weibull and Gompertz models of aging. *Journal of Gerontology*. 2002. V. 57A. P. B69–B76.
4. Ricklefs R.E. Intrinsic aging-related mortality in birds. *Journal of Avian Biology*. 2000. V. 31. P. 103–111.
5. Мастеров В.Б., Романов М.С., Курилович Л.Я., Рванцева О.Е. Некоторые итоги совместного проекта ЕАРАЗА и МГУ имени М. В. Ломоносова по созданию искусственной популяции белого плечевого орлана (*Haliaeetus pelagicus*), 1994–2015 гг. *Хищные птицы в зоопарках и питомниках*. 2016. № 25. С. 10–22.
6. Kurilovich L.Ya. European Studbook of the Steller’s Sea Eagle. Moscow Zoo, 2020. (In Russ.).
7. R Development Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2019.
8. Masterov V.B., Romanov M.S., Sale R.G. *Steller’s Sea Eagle*. Coberley, UK: Snowfinch Publishing, 2018.
9. Romanov M., Masterov V., Kurilovich L. Analysis of the Steller’s Sea Eagle Survival Curves. Do males age faster than females? *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2019. V. 4. No. 4. doi: [10.21685/2500-0578-2019-4-3](https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-4-3).
10. Romanov M.S., Masterov V.B. Low breeding performance of the Steller’s sea eagle (*Haliaeetus pelagicus*) causes the populations to decline. *Ecological modelling*. 2020. V. 420. P. 108877. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2019.108877](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108877).