

Анализ эффективности воспроизводства белоплечего орлана на Сахалине с помощью обобщённых линейных смешанных моделей (GLMM)

Романов М.С.¹, Мастеров В.Б.²

¹*Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В.Келдыша РАН*

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

michael_romanov@inbox.ru

В ходе предыдущих исследований состояния популяции белоплечего орлана на о. Сахалин выявили ряд признаков её неблагополучия и даже вероятного сокращения численности. Среди популяционных характеристик наибольшую тревогу вызывает низкая продуктивность, однако нет полной ясности, какие экологические механизмы при этом задействованы. Настоящее исследование детально анализирует эффективность воспроизводства популяции и поиск влияющих на неё факторов. С этой целью мы разделили общий показатель продуктивности (число птенцов на территориальную пару в год) на четыре составляющие: занятость территорий, гнездовая активность (процент размножающихся пар), успех размножения и размер выводка. К числу зависимых переменных добавили факторы птенцовой смертности (хищничество бурых медведей, смертность от прочих причин). В качестве независимых переменных использовали кормовые условия сезона (обилие горбуши), широту местности и год. Кроме того, изучили влияние опыта предыдущего размножения на последующее гнездование птиц. Выявленные отношения между факторами образуют сложную систему взаимосвязей с положительными и отрицательными петлями, а также временными лагами, что, возможно, объясняет большую амплитуду и нерегулярный характер колебаний популяционных характеристик размножения орланов.

*Ключевые слова: белоплечий орлан, *Haliaeetus pelagicus*, популяция, моделирование, обобщенные линейные смешанные модели, GLMM.*

Analysis of Steller's Sea Eagle reproduction efficiency on Sakhalin Island using Generalized Linear Mixed Models (GLMM)

Romanov M.S.¹, Masterov V.B.²

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

²*Lomonosov Moscow State University*

romanov.eagle@gmail.com

During our previous studies of the state of the Steller's sea eagle population on Sakhalin Island, we revealed a number of negative signs of its current state and even a probable population decline. Among the population characteristics, low productivity is of the greatest concern, but it is not completely clear what ecological mechanisms are involved. Our study is dedicated to a detailed analysis of the efficiency of population reproduction and revealing factors influencing it. For this purpose, we divided the overall productivity (number of fledglings per territorial pair per year) into four components: territory occupancy, breeding activity (percentage of breeding pairs), breeding success, and brood size. Factors of nestling mortality (predation by brown bears, mortality from other causes) were added to the number of dependent variables. The feeding conditions of the season (abundance of Pink Salmon), latitude, and year were used as independent variables. In addition, we studied the influence of previous breeding experience on the subsequent nesting of birds. The revealed relationships between the factors form a complex system of relationships with positive and negative loops, as well as time lags, which may explain the large amplitude and irregular nature of fluctuations in the population characteristics of sea eagle breeding.

*Key words: Steller's Sea Eagle, *Haliaeetus pelagicus*, population, modelling, Generalized Linear Mixed Models, GLMM.*

1. Введение

Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* – один из наиболее уникальных и уязвимых видов дневных хищных птиц, чья мировая популяция, по-видимому, не превышает 7000 особей [1]. Известно, что в разных частях ареала популяции белоплечего орлана испытывают на себе целый ряд негативных воздействий, угрожающих как региональным популяциям, так и виду в целом. В ряде регионов уже наблюдаются признаки популяционного спада: низкие темпы размножения [2, 3] и сокращение доли молодых особей в возрастной структуре популяции [4, 1]. Эти наблюдения подкрепляются результатами математического моделирования, которое предсказывает снижение численности [5].

Одна из крупнейших популяций белоплечего орлана, численностью порядка 1000 особей, обитает на о. Сахалин, преимущественно в его северо-восточной части. В 2004–2019 гг. здесь был организован регулярный мониторинг, позволивший оценить ряд основных показателей эффективности воспроизводства популяции и количественно охарактеризовать их пространственно-временную динамику. В ходе мониторинга была выявлена низкая эффективность воспроизводства и признаки популяционного спада. Одной из причин низкой продуктивности был высокий пресс хищничества бурых медведей, но одновременно было высказано предположение, что эта причина не единственная.

Целью настоящего исследования является детальный анализ эффективности воспроизводства белоплечих орланов и поиск ключевых влияющих на него факторов.

2. Методы и материалы

Фактической основой для моделирования был массив данных о проверках гнездовых территорий (всего было сделано 2402 обследования).

В качестве методического приёма исследования

эффективности воспроизводства было принято деление обобщённых показателей на элементарные и поиск взаимосвязей между ними. Так, традиционно используемый в литературе показатель продуктивности, рассчитываемый как число птенцов на территориальную пару в год, разбили на четыре составляющие: занятость территорий, гнездовая активность (процент размножающихся пар), успех размножения и размер выводка. Эти показатели соответствуют стадиям гнездового сезона, и удобство работы с ними заключается в том, что они напрямую не скоррелированы, а их произведение даёт значение продуктивности. Одним из факторов, очевидно влияющих на продуктивность орланов, была смертность птенцов, в которой основную роль играло хищничество бурых медведей *Ursus arctos*, поэтому данный показатель был также разбит на два: смертность от медведей и от прочих причин.

В качестве основного инструмента для анализа взаимосвязей между экологическими факторами и показателями размножения орланов были выбраны обобщённые линейные смешанные модели (Generalized Linear Mixed Models, GLMM), которые представляют собой расширение обобщённых линейных моделей для случаев, когда зависимые переменные не являются непрерывными (будучи, например, бинарными), а данные кластеризованы тем или иным образом [6]. Подобный тип моделей с успехом применяется для анализа влияния различных факторов на динамику численности и биоразнообразия птиц [7–9].

В основной модели в качестве независимых переменных, характеризующих условия гнездового сезона, использовали обилие горбуши (ключевой кормовой ресурс орланов на Сахалине), а также два пространственно-временных показателя: широту местности и год, которые, в свою очередь, связаны с погодно-климатическими условиями. В качестве зависимых переменных использовали показатели

Таблица 1. Результаты моделирования (обобщенные смешанные линейные модели, GLMM)

Зависимые переменные	Модель 1. Влияние текущих условий гнездового сезона			Модель 2. Влияние предыдущего опыта размножения		
	Год	Широта	Обилие горбуши	Успех размножения	Хищничество	Птенцовая смертность
Занятость территорий	--*			+++	---	
Гнездовая активность	---	--		(+)		
Успех размножения		--		+++	--	-
Размер выводка			++			
Пресс хищничества	---	+++			(+)	
Птенцовая смертность	+++	(-)				++

*Знаки ‘+’ и ‘-’ означают положительную и отрицательную связь, соответственно; число знаков означает статистическую значимость: тройной знак – значимость на уровне $p < 0.001$, двойной знак – $p < 0.01$, одинарный знак – $p < 0.05$, знак в скобках – $p < 0.01$.

продуктивности и птенцовой смертности.

Помимо этого, построили дополнительную модель, анализирующую влияние предыдущего опыта размножения орланов на их гнездование в следующем году. В этой модели в качестве выборки использовали подвыборку активных территорий (т. е. территорий, на которых шло размножение) и чью судьбу удалось проследить на следующий год. Объем выборки составил 318 территорий.

3. Результаты

Предварительные результаты моделирования представлены в табл. 1. Был выявлен целый ряд связей между экологическими факторами и показателями воспроизводства орланов. Кроме этого, показано влияние предыдущего опыта размножения на последующее гнездовое поведение орланов.

3.1. Временной тренд

Выявлен отрицательный тренд у показателей занятости территорий и гнездовой активности (процент размножающихся пар). Пресс хищничества медведей также со временем снижался, но при этом возрастала смертность птенцов от прочих причин.

3.2. Географическая широта

Гнездовая активность и успех размножения орланов (возможно, также птенцовая смертность от прочих причин) возрастают по мере продвижения с севера на юг, а пресс хищничества медведей, напротив, максимален в северной части района исследований.

3.3. Кормовые условия сезона

Ключевым кормовым ресурсом белоплечего орлана в период выкармливания птенцов является горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, заходящая на нерест в морские заливы и реки [1]. Недостаток этого ресурса способен приводить к негативным изменениям в популяциях белоплечего орлана, как это уже отмечалось на Камчатке [10].

Численность горбуши колеблется с огромным размахом, что связано с двухлетним циклом её онтогенеза и наличием, таким образом, двух независимых субпопуляций («линий»), каждая со своей собственной динамикой [11]. Как правило, наблюдаются колебания с периодичностью два года, имеющие характер пилообразной кривой, что связано с разной численностью линий. Так, в первой половине 00-х гг. нечётные годы отличались высокой численностью горбуши, а чётные были «негорбушовыми» [12].

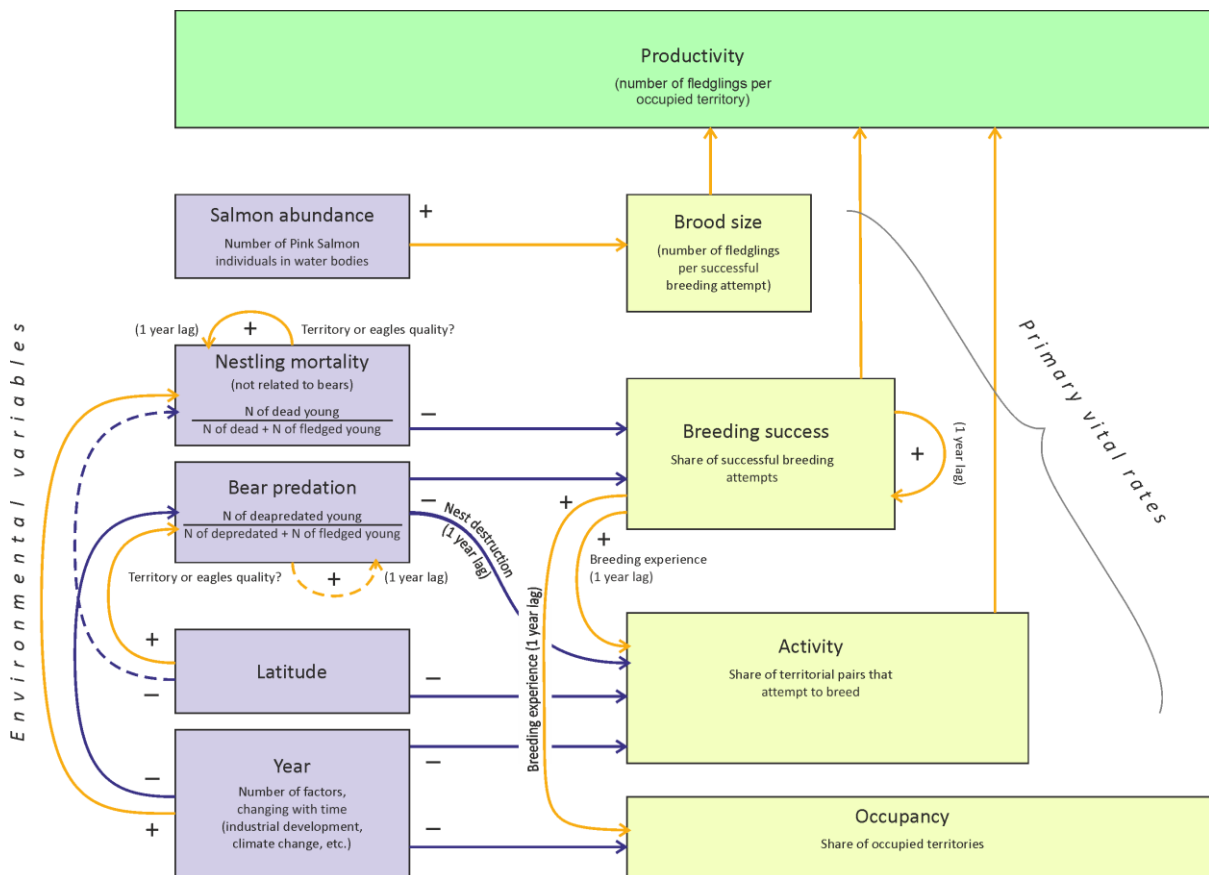


Рис. 1. Связи между экологическими факторами и показателями воспроизводства белоплечих орланов. Оранжевые стрелки — положительные связи, синие стрелки — отрицательные связи.

Моделирование показало, что численность горбуши положительно влияет на размер выводка орланов, но не на занятость и гнездовую активность территорий. Это подтверждает ранее высказанную гипотезу, что в начале сезона гнездования, когда орланы принимают решение о занятии территорий и начале размножения, они не способны предвидеть кормовые условия будущего сезона. В результате, в «нерыбные» годы нередко бывают ситуации, когда загнездившихся пар орланов много, но у них практически нет потомства из-за недостатка корма.

3.4. Опыт предыдущего размножения

Показано, что после успешного гнездования выше занятость территорий, успех размножения и, возможно, гнездовая активность. С одной стороны, это доказывает, что орланы, как и другие хищные птицы, помнят результаты предыдущих попыток размножения и после неудачи более склонны покидать территории [13], либо оставаться на территории и пропускать попытку размножения. С другой стороны, такая связь может свидетельствовать о различном качестве как птиц-хозяев территории, так и самих территорий.

3.5. Хищничество медведей

После случаев хищничества орланы в большей степени склонны покидать территории, чем после неудачи по другим причинам. В целом хищничество медведей оказывает более негативное влияние на размножение орланов. Помимо прямого действия через поведение орланов, этот фактор действует также опосредованно через разрушение гнездового фонда [14].

3. Заключение

Выявленные закономерности образуют сложную систему взаимосвязей с положительными и отрицательными петлями и временными лагами (рис. 1). Это может объяснять большую амплитуду колебаний показателей размножения, большинство из которых варьируют с почти 3-кратным размахом, а также нерегулярный характер этой динамики [15].

4. Список литературы

1. Masterov V.B., Romanov M.S., Sale R.G. 2018. *Steller's Sea Eagle*. Coberley, UK: Snowfinch Publishing, 384 p.
2. Potapov E., Utekhina I., McGrady M., Rimlinger D. Low breeding success of Steller's sea eagles in Magadan district (Russia) in 2009: start of decline? *Raptors Conservation*. 2010. V. 18. P. 163–166.
3. Potapov E., Utekhina I., McGrady M., Rimlinger D. 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. *Ornis Mongolica*. 2012. V. 2012. P. 20–25.
4. Potapov E., McGrady M., Utekhina I. Steller's Sea Eagle in the Magadan District and in the North of the Khabarovsk District. In: *First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia*. Eds. Ueta M., McGrady M.J. Tokyo: Wild Bird Society of Japan, 2000. P. 29–44.
5. Romanov M.S., Masterov V.B. Low breeding performance in 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)
6. Rabe-Hesketh S., Skrondal A. Generalized linear mixed models. In: *International Encyclopedia of Education (Third Edition)*. Eds. Peterson P., Baker E., McGaw B. Oxford: Elsevier, 2010. V. 7. P. 171–177.
7. Tryjanowski P., Sparks T.H., Biaduń W., Brauze T., Hetmański T., Martyka R., et al. Winter Bird Assemblages in Rural and Urban Environments: A National Survey. *PLoS One* 2015. V. 10. No. 6. Article No. e0130299. doi: [10.1371/journal.pone.0130299](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130299)
8. Hobson K.A., Kardynal K. Long-term responses of birds to the creation of a community fuel break in the western boreal forest of Canada: implications for management within protected areas. *Avian Conservation and Ecology*. 2019. V. 14. No. 2. doi: [10.5751/ACE-01407-140205](https://doi.org/10.5751/ACE-01407-140205)
9. Vall-Ilosera M., Sol D. A global risk assessment for the success of bird introductions. *Journal of Applied Ecology*. 2009. V. 46. P. 787–795. doi: [10.1111/j.1365-2664.2009.01674.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01674.x)
10. Лобков Е.Г. Негативные изменения в популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Юго-Восточной Камчатке в связи с неумеренным промыслом рыбы в Авачинском заливе. В: *Биология и охрана птиц Камчатки*. Вып. 4. М.: изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. С. 86–92.
11. Kaev A.M. Influence of Extreme Environmental Factors on the Dynamics of Abundance of the Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha*. *Journal of Ichthyology*. 2018. V. 58. No. 2. P. 204–216.
12. Мастеров В.Б., Романов М.С. *Тихоокеанский орлан Haliaeetus pelagicus: экология, эволюция, охрана*. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 384 с.
13. León-Ortega M., Jiménez-Franco M.V., Martínez J.E., Calvo J.F. Factors influencing territorial occupancy and reproductive success in a Eurasian eagle-owl (*Bubo bubo*) population. *PLoS One*. 2017. doi: [10.1371/journal.pone.0175597](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175597)
14. Романов М.С., Мастеров В.Б. Непрямое воздействие хищничества бурых медведей на воспроизводство популяции белоплечих орланов. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2020. V. 5. No. 4. doi: [10.21685/2500-0578-2020-4-2](https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-4-2)
15. Masterov V.B., Romanov M.S. Reproduction efficiency of the Steller's Sea Eagle on Sakhalin Island and the Lower Amur (Russia). *Nature*

Conservation Research. 2022. V. 7. doi:
[10.24189/ncr.2022.002](https://doi.org/10.24189/ncr.2022.002)