

Моделирование межгодовой динамики численности гренландского тюленя беломорской популяции

В.А. Коржев – лаборатория математического обеспечения оценки запасов гидробионтов ПИНРО

Гренландский тюлень беломорской популяции (*Phoca groenlandica oceanica* Lerechin, 1778) – беломорский лысун (*Pagophilus groenlandicus*) – является важным компонентом экосистемы Баренцева и Белого морей и традиционным объектом промысла. Интенсивная эксплуатация этой популяции началась в конце XIX в. Нерациональное, нерегулируемое ведение промысла тюленя двумя странами – Россией и Норвегией (в 1926 – 1928 гг. добыча составляла более 350 тыс. животных ежегодно) привела в 60-е годы XX в. практически к коллапсу популяции. Численность популяции, которая в 1928 г. насчитывала до 3–3,5 млн животных, значительно снизилась (по некоторым оценкам, до 300 тыс. экз.). Введение сначала запрета на промысел, а затем ограничения добычи привели к росту популяции, которая в 2003 г. оценивалась примерно в 2 млн особей.

Изменение численности тюленей обусловлено едва ли не исключительно влиянием человека, его промысловым воздействием. Основным способом оценки численности гренландского тюленя – аэрофотосъемки на линных и ценных залежках. Первая математическая модель для оценки численности и расчета общей допустимой добычи (ОДД) была разработана в 2000 г. Она включала две группы животных: «щенки» (возраст 0) и «не щенки» (1+). Дальнейшим развитием модели была структуризация группы «не щенки» по возрастам.

Входные данные. Для моделирования динамики численности гренландского тюленя использованы данные промысла за 1946 – 2003 гг. по двум группам («щенки» и «не щенки») и доля половозрелых животных по возрастам (использовались материалы совместной Рабочей группы ИКЕС/НАФО за 2003 г.); индексы численности пополнения (щенки), по данным аэрофотосъемок за 1998, 2000 и 2002 гг.; возрастной состав самок на ценных залежках за 1959 – 2000 гг.; средняя масса и длина животных, рассчитанные по данным биологических проб и заимствованные из литературных источников.

Динамическая модель популяции. Предполагается, что популяция тюленей до начала периода моделирования находилась в равновесном состоянии, ее общая численность определялась вместимостью среды и составляла K животных. Тогда, предполагая, что убыль численности поколений от естественной смертности происходит по экспоненциальному закону, численность тюленей по возрастам t N_{t,i_0} в начальный период i_0 определяется следующим образом:

$$N_{t,i_0} = Ke^{-\sum_1^{t-1} M_t} (1 - e^{-M_t}), \quad t = 1, \dots, A-1 \quad (1)$$

$$N_{T,i_0} = Ke^{-\sum_1^{A-1} M_t}, \quad (2)$$

где M_t – естественная смертность животных возраста t ; A – максимальный возраст животных, включенных в модель. Возраст $A = 30$ лет является «плюс группой», т.е. объединяет всех животных возрастов A и старше.

Из-за недостатка информации о возрастном составе добытых взрослых животных ($C_{i,t}$) используется правило пропорциональности:

$$C_{t,i} = C_{1+i,t} \frac{N_{t,i}}{N_{1+i,t}}, \quad t = 1, \dots, A, \quad (3)$$

где i – индекс года.

Предполагая, что промысел осуществляется в короткое время, до наступления естественной смертности, численность на начало следующего года рассчитывается по следующим уравнениям:

$$N_{1,i} = (N_{0,i-1} - C_{0,i-1})e^{-M_0} \quad (4)$$

$$N_{t,i} = (N_{t-1,i-1} - C_{t-1,i-1})e^{-M_t}, \quad t = 2, \dots, A-1 \quad (5)$$

$$N_{A,i} = (N_{A-1,i-1} - C_{A-1,i-1})e^{-M_{A-1}} + (N_{A,i-1} - C_{A,i-1})e^{-M_A} \quad (6)$$

Численность щенков (пополнение) определяется численностью самок, которые будут непосредственно участвовать в воспроизводстве, с учетом количества предполагаемых яловых самок и рассчитывается по формуле:

$$N_{0,i} = 0,5 F \sum_{t=1}^A p_{t,i} N_{t,i}, \quad (7)$$

где F – коэффициент «рождаемости», обозначающий долю самок, непосредственно участвующих в воспроизводстве (не яловых); $p_{t,i}$ – доля половозрелых животных возраста t в году i . Коэффициент 0,5 обозначает, что соотношение полов в половозрелой части популяции принимается равным 1:1. Коэффициент F принимается постоянным. Это допущение вызвано отсутствием данных о количестве животных, пропускающих роды.

Оценка параметров модели. Естественная смертность.

О величине естественной смертности гренландского тюленя известно немного. К.К. Чапский (по М.Я. Яковенко, 1967) определил следующие значения естественной смертности беломорского лысуна: на первом году жизни она составляет 20 %; на втором – 9; на третьем – 6; на четвертом и пятом – 5; для всех остальных возрастов – 7,5 %.

Рабочая группа по гренландскому тюленю и хохлачу (WGHPARP) принимает естественную смертность взрослых тюленей постоянной по возрастам и равной 0,1.

Мы предлагаем использовать модель изменения коэффициентов естественной смертности с возрастом, разработанную в ПИНРО (В.Л. Третьяк, 2000) для северо-восточной арктичес-



Таблица 1
Параметры аллометрического роста и уравнения роста Бергаланфи гренландского тюленя беломорской популяции

Аллометрический рост ($\eta^2 = 0,97$)		Уравнение Бергаланфи ($\eta^2 = 0,95$)		
a_3	b_1	t_0	K_b	L_∞ (см)
0,0000706	2,19	-4,20	0,22	205

кой трески. Изменение коэффициентов естественной смертности с возрастом определяется функцией:

$$M(t) = \frac{a_1}{t_s} \{ (1 - k_1 t_s) t - (t_e + 1) [\ln(t) + k_1 t_s \ln(t_e + 1 - t)] \} + b, \quad (8)$$

где t_s – возраст 50%-ного созревания; t_e – теоретически предельный возраст жизни; a_1 , k_1 и b – параметры. Модель в явном виде учитывает концептуальную связь естественной смертности с возрастом полового созревания t_s и теоретическим предельным возрастом t_e , а в неявном виде – с линейным и весовым ростом. Для оценки параметров модели смертности используется предпосылка: биомасса поколения имеет максимум в некоторой точке t_c , т.е. $P'(t_c) = 0$. Биомасса поколения в возрасте t ($P(t)$) рассчитывается с учетом параметров аллометрического роста и уравнения роста Бергаланфи:

$$P(t) = N_t a_3 L_\infty^{b_1} (1 - e^{-K_b(t-t_0)})^{b_1}, \quad (9)$$

где a_3 и b_1 – параметры аллометрического роста, L_∞ , K_b , t_0 – параметры уравнения роста Бергаланфи.

Используя доступные данные, были рассчитаны параметры аллометрического роста и уравнения роста Бергаланфи (табл. 1, рис. 1). Измерение связи нелинейной зависимости между признаками осуществлено с помощью показателя, предложенного К. Пирсоном и названного корреляционным отношением (η).

Значение параметра t_s (возраст 50%-ного созревания) определяли по данным наблюдений над возрастным составом самок на ценных залежках. Теоретический предельный возраст

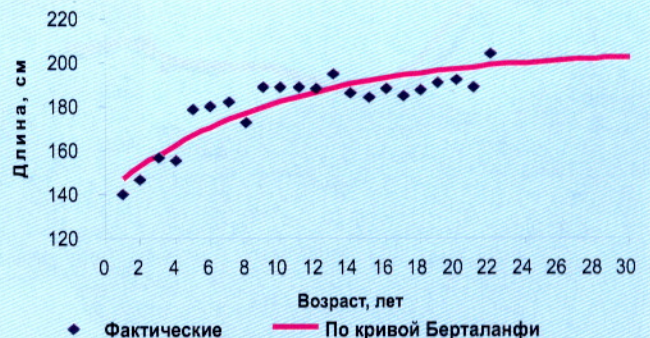
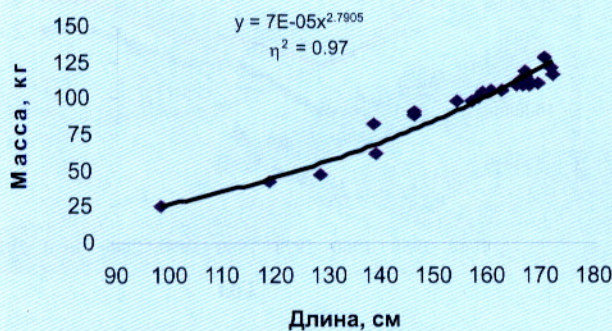


Рис. 1. Аппроксимация зависимости «масса – длина» гренландского тюленя кривой аллометрического роста и зависимости «возраст – длина» кривой роста Бергаланфи

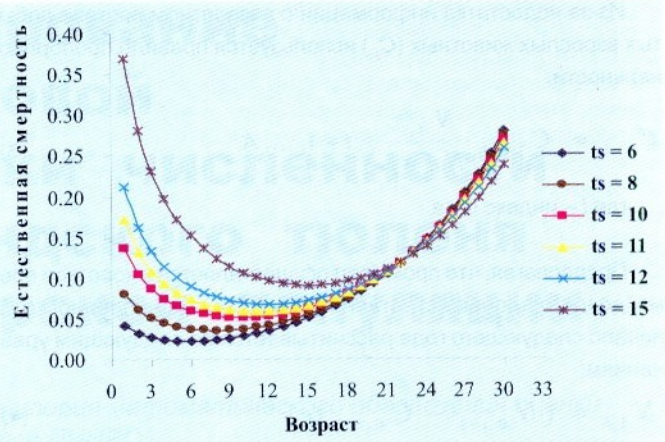
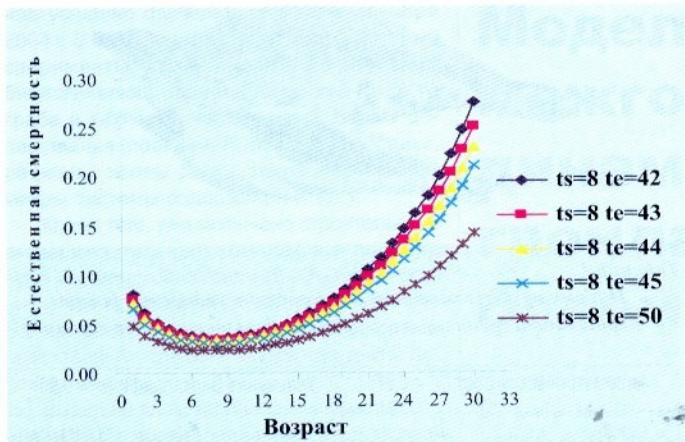


Рис. 2. Изменение коэффициентов естественной смертности гренландского тюленя при изменении максимальной продолжительности жизни t_e с 42 до 50 лет и возраста 50%-ного полового созревания t_s – с 6 до 15 лет

(t_e) приняли равным 45 годам. Зависимость естественной смертности от значений параметров t_s и t_e показана на рис. 2.

Моделирование возраста созревания. По исследованиям российских ученых, у самок гренландского тюленя период созревания растянут на несколько лет. В беломорской популяции отдельные самки впервые овулируют уже в 3 года. Процент таких рано созревающих самок указывается разный – от 5 до 30 %. В 4-летнем возрасте впервые созревают, по тем же данным, приблизительно 36–50 % самок. Остальные созревают в 5, 6, и даже 7 лет. Средний возраст наступления половой зрелости для начала второй половины 60-х годов у самок беломорской популяции устанавливался приблизительно в 4,5 года (данные Р.Ш. Хузина).

Однако возрастной состав самок на ценных залежках за последние 30–40 лет претерпел значительные изменения. По данным СевПИНРО, процент молодых самок на ценных залежках от 1969 к 1993 г. значительно уменьшился, и наоборот, процент самок старше 20 лет значительно увеличился. По-видимому, средний возраст самок, впервые достигающих половозрелости, – величина в известных пределах переменная, находящаяся в зависимости от промыслового воздействия на популяцию.

Используя данные наблюдений над возрастным составом самок на ценных залежках, мы определяли возраст t_{si} , аппроксимируя полученные в результате наблюдений значения логистической кривой. Затем использовали следующий подход: в период 1946 – 1960 гг. $t_{si} = 4,5$ (i – индекс года); в период 1990 –

2013 гг. $t_{si} = 7,8$, а в период 1961 – 1989 гг. изменение возраста t_{si} имеет вид линейной функции, возрастающей от 4,4 до 7,8 лет.

По литературным данным, затухание репродуктивной способности наблюдается у самок после 23–25 лет, поэтому в 30-возрастной модели необходимо учитывать снижение репродуктивной способности самок с возрастом. В этом случае доля половозрелых животных, которые участвуют в воспроизводстве, рассчитывается как:

$$p_{t,i} = \frac{\exp(t - (t_{si} + 1)) \exp(-0,5(t - b_i))}{(\exp(t - (t_{si} + 1)) + 1)(\exp(-0,5(t - b_i)) + 1)}, \quad (10)$$

где b_i – возраст 50%-ного снижения репродуктивной способности самок ($t_{si} + 1$) – означает, что самки участвуют в воспроизводстве на следующий год после наступления возраста полового созревания.

Настройка модели. В модели используется один настраиваемый параметр K – численность тюленей в стартовый год. Настройка параметра производится минимизацией суммы квадратов отклонений, рассчитанной по аэрофотосъемкам численности щенков за 1988 – 2002 гг. и моделируемой за тот же период численностью щенков, что соответствует решению задачи в смысле максимального правдоподобия при нормальном законе распределения ошибок:

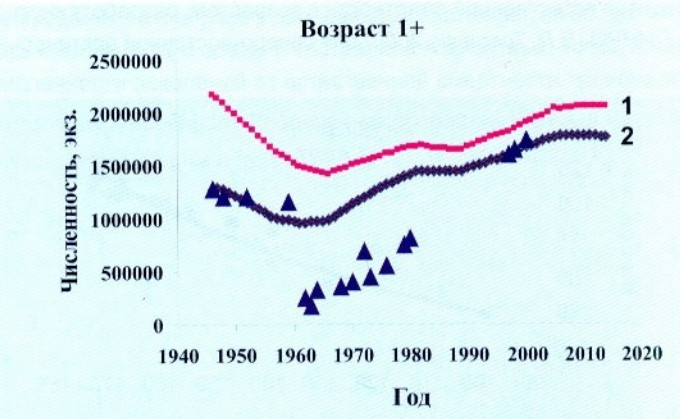
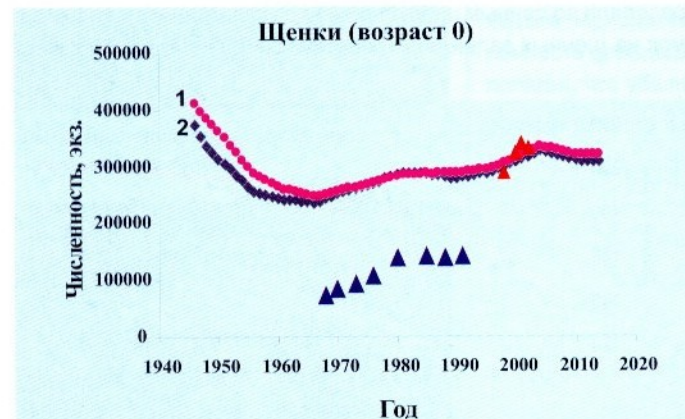


Рис. 3. Динамика численности гренландского тюленя по различным вариантам моделирования (▲ – индексы численности – по съемкам и литературным данным): 1 – результаты расчетов на WGHARP, 2003; 2 – расчеты с переменной по возрастам естественной смертностью и моделируемой кривой созревания

Таблица 2

Значения коэффициентов корреляции (R) и критерия Фишера (F), вычисленных по данным моделируемого и наблюдаемого возрастного состава самок гренландского тюленя для двух вариантов расчетов*

	1959	1960	1961	1963	1964	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
R_1	-0,42	-0,38	-0,47	-0,10	-0,11	0,72	0,67	0,78	0,81	0,89	0,84	0,51
R_2	0,74	0,75	0,61	0,89	0,86	0,88	0,96	0,94	0,92	0,87	0,89	0,72
F_1	15,2	16,1	17,5	5,2	5,4	2,6	2,4	1,3	1,3	1,7	1,4	1,9
F_2	18,3	18,0	19,4	7,1	7,9	3,2	2,9	1,7	1,6	2,1	1,8	2,3
	1976	1980	1984	1986	1987	1988	1989	1993	1995	1996	2000	
R_1	0,80	0,90	0,64	0,81	0,58	0,93	0,67	0,87	0,85	0,80	0,62	
R_2	0,82	0,92	0,77	0,84	0,59	0,96	0,69	0,87	0,86	0,82	0,64	
F_1	1,1	1,0	1,9	1,1	4,8	1,7	3,5	2,04	1,8	1,2	2,0	
F_2	1,4	1,3	2,5	1,5	6,1	2,2	4,5	2,6	2,2	1,6	2,8	

* Индекс 1 – расчеты WGHARP, индекс 2 – расчеты по предлагаемой модели

$$\sum \frac{(N_{0,i} - n_{0,i})^2}{2\sigma_i^2} \rightarrow \min, \quad (11)$$

где $N_{0,i}$ и $n_{0,i}$ – соответственно моделируемая и фактическая численности щенков в году i .

Результаты. Как было указано выше, расчеты на WGHARP проводятся с постоянными значениями естественной смертности и постоянной для всего периода моделирования долей половозрелых животных по возрастам. При этих условиях численность взрослой части популяции в стартовый 1946 г. оценена WGHARP в 2169 тыс. животных, а пополнение составило 410100 щенков. Численность щенков незначительно отличается от значений, полученных нами по модели с переменной естественной смертностью и долей половозрелости (рис. 3). Это объясняется тем, что обе модели настраивались на численность щенков, полученную по данным аэрофотосъемок 1998–2002 гг. (эти данные официально приняты WGHARP как абсолютные оценки, на рис. 3 – ▲).

Численность взрослых животных (возраст 1+) отличается более значительно. Мы полагаем, что результаты, полученные Рабочей группой, несколько завышены, а кривая 2 показывает более близкие к реальным оценки. Косвенными доказательства-

ми этого могут служить оценка численности популяции в 1959 г. С.С. Сурковым (численность 1,2–1,3 млн животных), а также оценочные показатели 1998–2002 гг., полученные по методике, используемой С.С. Сурковым и др. (см. рис. 3: ▲ – на правой панели рисунка).

Использование информации о возрастном составе самок на ценных залежах позволяет установить дополнительный критерий адекватности модели – соответствие моделируемых данных фактическим. Если рассматривать возрастную структуру популяции, то расчеты по предлагаемому нами варианту имеют более высокие коэффициенты корреляции – R_2 против R_1 (табл. 2) – между наблюдаемыми и моделируемыми данными возрастного состава самок. При этом различия между наблюдаемыми и моделируемыми значениями, статистически не значимые (по F -критерию Фишера), отличаются по величине дисперсии (см. значения F_1 и F_2 в табл. 2). Это подтверждается и отсутствием тренда в остатках между моделируемыми и значениями, полученными в результате наблюдений.

Дальнейшим развитием модели динамики численности гренландского тюленя должны стать вероятностная оценка параметров роста, полового созревания, количества самок, пропускающих роды, коэффициентов смертности, с привлечением дополнительной доступной промысловой и биологической информации и оценка неопределенности в получаемых результатах, связанная с вероятностной оценкой параметров модели.

