



Промысловые виды и их биология

Изменчивость показателей рождаемости у самок котиков из разных поколений

А.И. Болтнев¹, Е.А. Болтнев¹, С.И. Корнев²

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187

² Камчатский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»), ул. Набережная 18, г. Петропавловск-Камчатский, 683000

E-mail: aboltnev@vniro.ru; aboltnev@mail.ru

Цель: оценка индивидуальной и многолетней изменчивости показателей рождаемости у самок морских котиков и их влияние на популяционную численность.

Метод: анализ материалов многолетнего чтения меток на самках морских котиков, помеченных металлическими метками в 1964–1997 гг.

Новизна: впервые рассчитаны показатели рождаемости у самок из поколений 1964–1997 гг. в течение всего их жизненного цикла.

Результаты: оценена рождаемость в течение жизненного цикла у самок из поколений 1964–1997 гг., которая изменялась от 0,5 до 3,3 щенка на 1 самку (включая нерожавших самок). Установлена значительная индивидуальная изменчивость показателей рождаемости: наряду с нерожавшими самками в поколениях встречались самки, родившие в течение жизни от 1-го до 11-ти щенков. Анализ данных показал, что примерно четверть самок не участвует в воспроизводстве; треть самок рождает по 1 щенку в жизненном цикле; ещё примерно треть самок рождает по 2–4 щенка. Лишь 8,6% самок рождает по 5 и более щенков, и эти самки дают более трети щенков (34,1%) от их общего числа. Вклад в воспроизводство популяции у самок, рожавших по 1–3 щенку, примерно равный – они рожают по 18–20% щенков; он несколько снижается у самок, родивших 4 щенка (14,5%). Среднепопуляционные показатели рождаемости по годам, рассчитанные как средняя арифметическая показателей поколений самок, размножающихся в соответствующие годы, достоверно коррелировали с общей численностью рождённых в эти годы щенков ($r = 0,64$; $p < 0,001$).

Ключевые слова: северный морской котик *Callorhinus ursinus*, показатели рождаемости, вклад в воспроизводство, численность.

Variability of birth rates of fur seal females from different generations

Alexander I. Boltnev¹, Evgeny A. Boltnev¹, Sergej I. Kornev²

¹ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okružnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

² Kamchatka branch of VNIRO («KamchatNIRO»), 18, Nabereznaya, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

Purpose: assessment of individual and long-term variability of birth rates in female fur seals and their impact on the population size.

Method: analysis of materials of long-term reading of tags on female fur seals tagged with metal tags in 1964–1997.

Novelty: for the first time, birth rates in females from the generations of 1964–1997 were calculated throughout their entire life cycle.

Results: birth rate during the life cycle in females from generations 1964–1997 was estimated, which varied from 0.5 to 3.3 pups per 1 female (including nulliparous females). Significant individual variability of birth rates was established: along with nulliparous females, there were females in generations who gave birth during their lifetime from 1 to 11 puppies. Analysis of the data showed that about a quarter of the females do not participate in reproduction; a third of females give birth to 1 puppy in the life cycle; about a third of the females give birth to 2–4 puppies. Only 8.6% of females give birth to 5 puppies or more, however, these multiparous females give birth to more than a third of puppies (34.1%) of the total number of puppies. The contribution to the reproduction of the population in females who gave birth to 1–3 puppies is approximately equal – they give birth to 18–20% of puppies; it slightly decreases in females who have given birth to 4 puppies (14.5%). Average population birth rates by years, calculated as the arithmetic mean of generations of females breeding in the corresponding years, significantly correlated with the total number of puppies born in these years ($r = 0.64$; $p < 0.001$).

Keywords: northern fur seal *Callorhinus ursinus*, birth rates, contribution to reproduction, abundance.

ВВЕДЕНИЕ

Данная работа является продолжением серии наших публикаций, в которых мы анализируем базу данных по возврату меток у северных морских котиков *Callorhinus ursinus* (L., 1758), полученных методом чтения меток на живых животных с помощью оптических приборов. В первой публикации [Болтнев и др., 2022 а] мы разработали новые подходы к анализу параметров жизненного цикла на основе долговременного прослеживания размножающихся меченых самок котиков. Было показано, что вероятность встречи наблюдателем меченой самки и вероятность регистрации её метки в течение гаремного периода оказалась близка к 1, что позволяет судить об участии самки в размножении в текущем году или пропуске размножения. Были также рассчитаны коэффициенты мечения котиков на Командорских островах в 1980–2011 гг. и разработана математическая модель ежегодной потери меток самками в возрастном интервале от 2 до 14 лет. В соответствии с этой моделью ежегодная потеря меток составила 4% на 95%-ном уровне достоверности. Было также отмечено, что новые подходы к анализу базы данных по возврату меток позволяют получить достоверный материал для анализа жизненного цикла самок.

В следующей публикации [Болтнев и др., 2022 б] мы представили матрицы, характеризующие жизненный цикл самок, в том числе возраст первого выхода самок на лежбище, периодичность их размножения, продолжительность жизненного цикла, а также отдельно представлены матрицы рождения щенков в течение жизненного цикла самок. Было показано, что возраст первого выхода самок на лежбище колебался от 2-х до 17-ти лет. Возраст участвующих в размножении самок из обследованных поколений 1979–1997 гг. колебался от 2-х до 22 лет. Максимальное количество репродуктивных сезонов, в которых участвовали самки, составило 17. Однако лишь менее 5% самок провели на лежбище более 10 сезонов размножения, около трети самок выходили на лежбище всего лишь 2–3 раза. Самки рожают почти половину (44,2%) щенков в течение двух (2-го и 3-го) репродуктивных сезонов. Основную долю щенков (более 95%) самки рожают в течение своих 2-го – 9-го репродуктивных сезонов. Было также показано, что более половины щенков самки рожают в возрасте до 8 лет (58%), а к 13-ти годам – почти 90% щенков. Самки из поколений 1979–1997 гг. после 22-х лет на лежбище не встречались. Было также отмечено, что самки часто пропускают сезоны размножения, не появляясь на лежбище.

Третья публикация посвящена оценке параметров жизненного цикла и репродуктивного вклада у рано-

средне- и поздносозревающих в половом отношении самок. Было показано, что рождение щенков у раносозревающих самок смещено к более раннему возрасту, жизненный цикл у них короче, выше естественная убыль после первого оплодотворения, большее количество сезонов размножения они пропускают в течение жизненного цикла. В целом, рано- и среднесозревающие самки рожают в течение жизненного цикла поровну щенков (примерно по 40%), однако доля рождённых щенков у среднесозревающих самок распределена более равномерно в течение жизненного цикла, в то время как у раносозревающих три четверти щенков рождается самками до 8-летнего возраста и почти 90% щенков рождается до 10-летнего возраста. Поздносозревающие самки рожают еще 13,4% щенков, и 6,3% щенков рожают самки, впервые выходящие на лежбище в возрасте 8+ лет, причём, рождение щенков у самок этих категорий смещено к старшему возрасту [Болтнев и др., 2023].

Целью данной работы является анализ изменчивости показателей рождаемости в поколениях котиков 1964–1997 гг. и оценка влияния этого параметра на популяционную численность.

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ

Методика анализа и объём материала подробно описаны в первой работе из этой серии [Болтнев и др., 2022 а] и частично во второй [Болтнев и др., 2022 б]. Оценка рождаемости в поколениях самок котиков 1979–1997 гг. проводилась в соответствии с описанными в данных работах методами с использованием в расчётах коэффициентов мечения и потери меток, которые выравнивают данные наблюдений и позволяют проводить сравнение репродуктивного усилия котиков в каждом поколении с учётом возраста животных.

В связи с привлечением для анализа данных по поколениям 1964–1978 гг. объём материала вырос. В настоящей работе используются данные по 2229 меченым самкам, которые повторно выходили на репродуктивное лежбище 8330 раз (каждая встреча – участие в очередном репродуктивном сезоне).

Для расчёта показателей рождаемости у самок из поколений 1964–1978 гг., у которых мы не смогли проследить весь жизненный цикл полностью, мы использовали поправочный коэффициент, учитывающий среднюю долю рождения щенков в соответствующем возрасте, которая была рассчитана ранее [см. табл. 2, Болтнев и др., 2022 б]. Так, начиная наши наблюдения в 1982 г., мы не могли видеть на лежбище впервые выходящих для спаривания трёхлеток из поколения 1978 г.; 3–4-леток из поколения 1977 г.; 3–5-леток из

поколения 1976 г. и т. д. Поэтому показатели рождаемости самок из поколения 1978 г. увеличены на долю рождённых щенков трёхлетними самками (0,4%); для поколения 1977 г. – на долю рождённых щенков 3-х и 4-летними самками (0,4+11,4%); для поколения 1976 г. – на долю рождённых щенков 3-х, 4-х и 5-летними самками (0,4+11,4+11,3%) и т. д. Результаты расчётов приведены в табл. 1.

Для анализа влияния показателей рождаемости у самок из разных поколений на общее количество рождённых щенков в каждом конкретном году мы использовали среднепопуляционные показатели рождаемости.

Поскольку на лежбище одновременно размножаются самки нескольких поколений, среднепопуляционные показатели рождаемости мы рассчитывали как среднюю арифметическую показателей рождаемости этих поколений самок. При этом мы учитывали тот факт, что размножение у самок начинается с 3-х лет и заканчивается в 22 года [Болтнев и др., 2022 б]. Так, для 1970 г. мы оценили показатели рождаемости как среднюю арифметическую показателей рождаемости самок, поколений 1964–1967 гг.; для 1980 г. – как среднюю арифметическую показателей рождаемости поколений самок 1964–1977 гг. и т. д. (см. табл. 1).

Этот осреднённый для каждого года показатель рождаемости мы сравнивали с общей численностью приплода котиков в соответствующем году. Численность приплода определялась на Северном лежбище методом прогона или рассчитывалась по максимальной численности самок в середине гаремного периода (методика Г.А. Нестерова в доработке С.И. Корнева).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием пакета программ Statistica, Excel, SigmaPlot.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменчивость показателей рождаемости в разных поколениях самок

Таким образом, на основе многолетних наблюдений за мечеными котиками нами рассчитаны показатели рождаемости у самок из поколений 1964–1997 гг., которые изменялись от 0,5 щенков на 1 самку (включая нерожавших) в поколении 1964 г. до 3,3 щенка на 1 самку в поколении 1975 г. (табл. 1). Тем не менее, имеется определённая инерционность в многолетнем изменении этих показателей, что хорошо видно на рис. 1, где многолетние изменения показана

Таблица 1. Демографические параметры самок котиков на Северном лежбище о. Беринга в 1964–2003 гг.

Table 1. Demographic parameters of female fur seals at the Northern rookery of the Bering Island in 1964–2003

Годы	Рождаемость по поколениям	Рождаемость по годам	Численность приплода, голов	Годы	Рождаемость по поколениям	Рождаемость по годам	Численность приплода, голов
1964	0,49		28019	1984	1,35	1,98	24700
1965	0,80*		24828	1985	1,24	1,99	31800
1966	1,07		26303	1986	1,19	2,05	30060
1967	1,52	0,49	23300	1987	1,05	2,08	30500
1968	1,22	0,65	22285	1988	1,72	2,09	32660
1969	1,26	0,79	19090	1989	1,68	2,07	31400
1970	2,16	0,97	21600	1990	1,73	2,06	30900
1971	2,06	1,02	22802	1991	1,15	2,09	29400
1972	2,06	1,06	17373	1992	1,41	2,06	29405
1973	2,85	1,22	14264	1993	0,90	2,05	29400
1974	3,30	1,32	20729	1994	1,08	2,00	29600
1975	3,29	1,40	19666	1995	2,0	1,92	29210
1976	2,48	1,55	23336	1996	1,71	1,80	29800
1977	2,1	1,71	20870	1997	1,0	1,68	29800
1978	2,22	1,84	25655	1998		1,65	26890
1979	2,65	1,89	23280	1999		1,63	26130
1980	1,71	1,90	21760	2000		1,57	24402
1981	2,49	1,93	24460	2001		1,51	22036
1982	2,0	1,97	23060	2002		1,50	28745
1983	1,76	1,96	26610	2003		1,44	25439

Примечание: * – среднее значение между 1964 и 1966 гг.

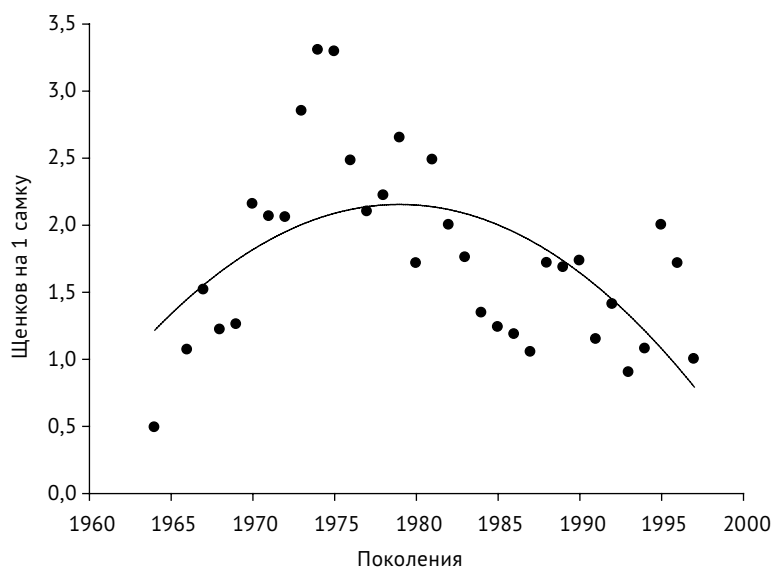


Рис. 1. Рождаемость в поколениях котиков 1964–1997 годов как отношение числа рождённых в жизненном цикле щенков к общему числу самок в поколении

Fig. 1. Birth rate in generations of seals 1964–1997 as the ratio of the number of puppies born in the life cycle to the total number of females in the generation

телей рождаемости мы аппроксимировали с применением квадратической модели ($p < 0,002$).

Индивидуальная изменчивость показателей рождаемости

Для анализа индивидуальной изменчивости показателей рождаемости у самок котиков мы использовали только фактические данные, поскольку использование коэффициентов мечения и потери меток здесь не имеет смысла. Оказалось, что в каждом поколении присутствовали самки, которые не были замечены со щенками в течение их жизненного цикла, в то время как другие самки рожали от 1-го до 11 щенков. Для большей наглядности мы объединили эти данные по группам поколений самок (табл. 2). Однако при анализе этой таблицы необходимо понимать, что данные об индивидуальной изменчивости для самых ранних поколений самок (1964–1975 гг.) несколько занижены, а для поколений 1991–1997 гг., возможно, несколько искажены недостаточным объёмом мечения в этот период.

В табл. 2 можно видеть, что доля нерожавших самок варьировала от 24,5 до 44,4% и в среднем для поколений 1971–1990 гг. составила 25,7%. Доля самок, которые родили по 1 щенку в жизненном цикле, колебалась от 24,5 до 42,9% и составила в среднем 33,2%, а доля рождённых ими щенков составила 17,9%. Соответственно, 17% самок родили по 2 щенка в жизненном цикле, а доля рождённых ими щенков составила 20,1%. Трёх щенков родили 11,1% самок, и доля рождённых ими щенков составила 20%. Четырёх щенков

в жизненном цикле родили 6,0% самок, а доля рождённых ими щенков составила 14,5%. И, наконец, 5 щенков и более отмечено у 8,6% самок, доля рождённых ими щенков составила 34,1% (табл. 2).

Показатели рождаемости и численность приплода

Рассчитав среднепопуляционный показатель рождаемости у самок в каждом календарном году как среднюю арифметическую аналогичных показателей для самок из поколений, размножающихся в соответствующем календарном году, мы получили возможность оценить влияние этого показателя на численность приплода котиков в соответствующем году (рис. 2).

Статистический анализ показал, что положительная корреляция между численностью приплода и осреднёнными показателями рождаемости у самок была достоверна на высоком уровне значимости ($r = 0,64$; $p < 0,001$).

Таким образом, можно констатировать, что высокие показатели рождаемости у самок из поколений 1970-х гг. оказали непосредственное влияние на численность приплода котиков, которая значительно выросла во второй половине 1980-х гг., когда кумулятивный эффект от вступивших в размножения поколений самок с высокими репродуктивными показателями достиг максимума.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, рождаемость у самок котиков, как число рождённых щенков в течение жизненно-

Таблица 2. Вариация репродуктивных показателей самок разных поколений в их жизненном цикле
Table 2. Variation of reproductive parameters of females of different generations in their life cycle

Поколения самок	Количество рождённых щенков самками в жизненном цикле											N _{факт.}	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		11
<i>Доля самок, родивших от 0 до 11 щенков</i>													
1964–1970	44,4	36,8	13,9	2,1	2,8								144
1971–1975	25,6	37,2	15,9	11,2	3,7	2,3	1,4	2,3	0,4				215
1976–1980	24,6	24,5	18,9	13,7	8,8	4,2	2,0	1,3	0,7	1,0		0,3	306
1981–1985	24,5	36,8	16,3	8,6	6,1	2,9	1,2	2,4	0,8			0,4	245
1986–1990	28,1	34,2	16,7	10,8	5,4	4,2		0,6					167
1991–1997	30,8	42,9	12,7	9,0	2,6	1,0	1,0						189
Среднее за 1971–1990 гг.	25,7	33,2	17,0	11,1	6,0	3,4	1,5	1,7	0,6	1,0		0,4	1266
<i>Доля щенков, рождённых самками соответствующей группы</i>													
1964–1970		45,3	34,5	7,3	12,9								118
1971–1975		19,3	18,9	20,9	10,2	8	4,6	13,2	4,9				338
1976–1980		11,5	19,1	20	17,2	11,2	5,7	5,8	3,3	4		2,2	608
1981–1985		21	19,1	15,6	14	8,3	4,4	10,8	4,3			2,5	415
1986–1990		19,7	23,2	23,3	16,5	15		2,3					245
1991–1997		38,8	21,8	23,1	7,8	4,1	4,4						222
Среднее за 1971–1990 гг.		17,9	20,1	20,0	14,5	10,6	4,9	8,0	4,2	4,0		2,4	1946

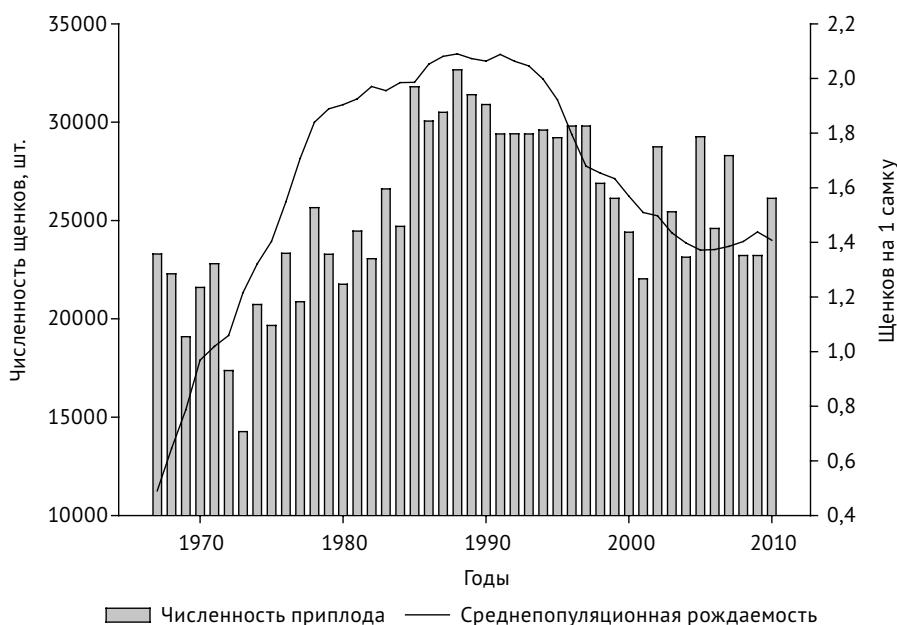


Рис. 2. Динамика численности приплода и средне популяционная рождаемость у самок морских котиков, определённая для поколений 1964–1997 гг. по результатам мечения и чтения меток на Северном лежбище острова Беринга

Fig. 2. The dynamics of the number of offspring and the average population birth rate in female fur seals, determined for the generations of 1964–1997 according to the results of tagging and reading tags at the Northern rookery of Bering Island

го цикла колебалась в разных поколениях от 0,5 до 3,3 щенка на одну самку (включая нерожавших меченых самок). Надо отметить, что эти показатели нельзя сравнивать с данными о беременности самок разного возраста, полученными в результате многолетней до-

бычи котиков в море, проводимой с научными целями по решению четырёхсторонней (СССР, США, Канада, Япония) Комиссии по сохранению котиков Северной части Тихого океана (1957–1984 гг.). Результаты этих исследований хорошо описаны в монографии А.Е. Ку-

зина [2014], согласно его обобщённым данным доля беременных самок может значительно колебаться в зависимости от их возраста и год от года, но в среднем уровень беременности составляет примерно 70–80% у взрослых самок. Это очень высокие показатели беременности самок. Если предположить, что каждая беременная самка может успешно родить щенка, то при таких показателях беременности численность популяции увеличивалась бы в геометрической прогрессии. Поэтому к этим показателям беременности самок тоже нужно относиться с осторожностью, учитывая специфику исследований морского периода в жизни котиков.

Во-первых, распределение самок в море может быть селективным – А.Е. Кузин и Г.К. Панина [1975] на это прямо указывают, сообщая, что молодняк и беременные самки распределяются в море в районе изотермы +15°C, оптимизируя тем самым энергетические траты на терморегуляцию. Можно предполагать, что половозрелые яловые самки могут оставаться на зимовку в более холодных северных районах ареала. Поскольку морские исследования северных котиков проводились преимущественно в южных районах их обитания, то оценка показателей беременности самок может быть несколько завышенная.

С другой стороны, беременность у самок может прерываться из-за различных нарушений, которые часто наблюдаются у морских котиков [Craig, 1964]. Причиной этих нарушений являются наивысшие затраты у самок в период беременности (масса новорождённых щенков может достигать 15–20% от массы самки) и в период лактации, когда масса новорождённых щенков за 3–3,5 месяца увеличивается более чем в 3 раза [Boltnev et al., 1998; Boltnev & York, 2001; Болтнев, 2011].

Поэтому, как ни парадоксально выглядят наши результаты, видимо, они всё же точнее характеризуют репродуктивный вклад самок в популяцию в течение их жизненного цикла, чем показатели беременности самок, полученные по результатам морских исследований котиков.

Интересно, что расчётные данные для байкальской нерпы по количеству потомков, которое самки могут произвести в среднем за всю жизнь (1,68), оказываются близки к нашим данным по морским котикам [Ткачев и др., 2016].

С чем связана изменчивость рождаемости в поколениях котиков? Очевидно, что факторы среды оказывали непосредственное влияние на состояние здоровья и репродуктивный потенциал самок. Так, о циклических изменениях гидрологических и климатических условий в Северной Пацифике, существенно

отразившихся на рыбохозяйственной продуктивности этого региона во второй половине прошлого века существует достаточно много публикаций [см., например, Шунтов, 1986; Шунтов, Васильев, 1982; Науменко и др., 1990; Кляшторин, Сидоренко, 1996; Кляшторин, Любушин, 2005 и др.]. В том числе есть сообщения о непосредственном влиянии климатических изменений на рост и воспроизводство морских млекопитающих [Trilmich, Ono, 1991; Trites, Antonelis, 1994; York, 1995; Владимиров, 2002 и др.].

Достаточно мощное влияние на запасы морских млекопитающих в Северной Пацифике оказывает и современное интенсивное рыболовство [см., например, Alverson, 1991; Trites, 1992], а также промысел морских млекопитающих, который проводился иногда со значительным антропогенным воздействием на репродуктивные лежбища и приводил к росту миграционных процессов [Boltnev, 1996].

Все эти вопросы требуют своего отдельного исследования. Но здесь мы хотели бы коснуться роли самцов для оплодотворения впервые вступающих в размножение самок. Как известно, значительная часть молодых самок выходит для первого спаривания после распада гаремов, в конце августа – сентябре [Владимиров, 1998; Болтнев, 2011]. Покрытие самок в этот период осуществляют не участвующие в размножении секачи (так называемые, резервные секачи) и даже молодые половозрелые самцы (полусекачи, холостяки).

В первой половине 1970-х гг. сложилась ситуация, когда на фоне быстрого роста командорской популяции котиков за счёт животных-иммигрантов из других популяций [Boltnev, 1996] промысел холостяков на Командорских островах достиг максимальных величин (до 10 тыс. голов ежегодно). По этой причине к началу 1970-х годов численность самцов в популяции резко сократилась – не осталось ни резервных секачей, ни самцов – холостяков, так, что пришлось приостановить промысел на 5 лет с 1973 по 1978 гг.

Очевидно, что при недостатке самцов большая часть впервые выходящих в осенний период молодых половозрелых, но физически не готовых к размножению, самок (*r*-стратегов) не спаривалась, и тем самым получила ещё дополнительный год для своего физического созревания и более качественной подготовки к последующему воспроизводству. Видимо, получив дополнительный год для подготовки к воспроизводству, эти самки оказались наиболее плодовитыми, а поколения 1970-х годов имели наибольшие показатели рождаемости (см. табл. 1 и рис. 1).

Очевидно также, что среди потомства этих самок (из поколений 1970-х годов) преобладали быстро-созревающие самки (*r*-стратеги), которые в условиях

возросшей в 1980-х гг. конкуренции за кормовую базу на фоне роста численности популяции и возрастания современного рыболовства, пенальтировались из размножения (нарушения беременности и пропуск размножения), что непосредственно отразилось на общей численности приплода (рис. 2).

Таким образом, ещё одной причиной изменчивости показателей рождаемости у самок котиков следует считать изменение соотношения животных с различной жизненной стратегией в популяции [Болтнев, 2017]. То есть, теория *r-K*-отбора позволяет понять основные принципы формирования популяционной структуры вида, как суммы (континуума) особей с различными жизненными стратегиями.

Визуально на рис. 2 можно оценить, что между изменениями условий существования и ростом популяции за счёт повышенного размножения *r*-стратегов у морских котиков проходит примерно 10–15 лет и длится этот эффект примерно 10 лет. Этот же вывод о продолжительности «инерционного» разрыва между изменением соотношения *r-K*-стратегов в популяции и изменением численности приплода можно сделать на основе наших выводов о продолжительности размножения у самок от 3-х до 22 лет и о том, что к 11-летнему возрасту самки рожают около 90% щенков [Болтнев и др., 2022б]. Этот инерционный период между изменениями условий обитания животных и ответом популяции на эти изменения затрудняет прогнозирование ожидаемого состояния популяции, что необходимо учитывать при подготовке ОДУ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основе многолетних наблюдений за мечеными котиками нами рассчитаны показатели рождаемости у самок из поколений 1964–1997 гг., которые изменялись от 0,5 щенков на 1 самку (включая нерожавших) в поколении 1964 г. до 3,3 щенка на 1 самку в поколении 1975 г. Наблюдалась значительная индивидуальная изменчивость показателей рождаемости у самок – наряду с нерожавшими самками в поколениях встречались самки, родившие в течение жизни до 11 щенков. Мы установили, что примерно четверть самок не участвует в воспроизводстве; треть самок рождает по 1 щенку в жизненном цикле; ещё примерно треть самок рождает по 2–4 щенка. И лишь 8,6% самок рождает по 5 щенков и более, однако, эти «многорожавшие» самки дают более трети щенков (34,1%) от их общего числа (табл. 2). Вклад в общее воспроизводство популяции у самок, рожавших по 1–3 щенкам примерно равный – 18–20% и несколько снижается у самок, родивших 4 щенка (14,5%).

На основе показателей рождаемости у самок из разных поколений были рассчитаны среднепопуляционные показатели рождаемости по годам, которые достоверно коррелировали с общей численностью рождённых в эти годы щенков ($r = 0,64$; $p < 0,001$). Этот вывод позволяет нам предполагать, что поколения самок с высокими показателями воспроизводства (выше 2-х щенков на 1 самку в течение жизненного цикла) оказывают непосредственное влияние на популяционную численность.

С этой точки зрения интересно рассмотреть вопрос о причинах долговременного снижения численности ряда популяций. Прежде всего, это популяция котиков Прибыловских островов (США), где 2-миллионная в середине прошлого века популяция сократилась примерно в 7 раз. В 2016 г. здесь родилось менее 100 тыс. детёнышей¹, и ежегодная рождаемость здесь, скорее всего, меньше ежегодной естественной смертности. Причиной этого может быть не только и не столько ухудшение кормовой базы, но и изменение соотношения *r-K*-стратегов в популяции, которое постепенно смещалось в сторону преобладания *K*-стратегов после прекращения активного промысла котиков. Мы считаем, что эта гипотеза должна учитываться исследователями при выяснении причин снижения численности прибыловской популяции морских котиков.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

В процессе исследований все этические нормы были соблюдены.

Финансирование

Сбор материала выполнен в рамках Госзадания Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» в период с 1982 по 2014 гг. Анализ материала и подготовка рукописи выполнены по личной инициативе без привлечения дополнительного финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Болтнев А.И. 2011. Северный морской котик Командорских островов. М.: ВНИРО. 264 с.
- Болтнев А.И. 2017. Внутривидовой *r/K*-отбор у северного морского котика // Труды ВНИРО. Т. 168. С. 4–13.
- Болтнев А.И., Михайлов А.И., Болтнев Е.А., Корнев С.И. 2022 а. Новые подходы к анализу результатов мечения и чтения

¹ <https://www.fisheries.noaa.gov/science-blog/pribilof-pup-count-land-air-post-5>

- меток на морских котиках в целях изучения их жизненного цикла // Труды ВНИРО. Т. 188. С. 78–86.
- Болтнев А.И., Болтнев Е.А., Корнев С.И. 2022 б. Возраст полового созревания, продолжительность жизненного цикла и репродуктивный вклад у самок морских котиков // Труды ВНИРО. Т. 190. С. 95–104.
- Болтнев А.И., Болтнев Е.А., Корнев С.И. 2023. Репродуктивный вклад самок морских котиков в связи с возрастом полового созревания // Труды ВНИРО. Т. 191. С. 53–65.
- Владимиров В.А. 1998. Структура популяций и поведение северных морских котиков // Северный морской котик: систематика, морфология, экология, поведение. / Соколов В.Е., Лисицына Т.Ю., Аристов А.А. (ред.). В 2-х частях. М.: Наука. С. 555–722.
- Владимиров В.А. 2002. К проблеме климатической детерминированности долгопериодной динамики популяций северотихоокеанских ластоногих // Морские млекопитающие (результаты исследований за 1995–1998 гг.). М.: Из-во Катран. С. 143–176.
- Кляшторин Л.Б., Любышкин А.А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности // М.: Изд. ВНИРО. 235 с.
- Кляшторин Л.Б., Сидоренко Н.С. 1996. Долгопериодные климатические изменения и флуктуация запасов пелагических рыб в Пацифике // Известия ТИНРО. Т. 119. С. 33–54.
- Кузин А.Е. 2014. Северный морской котик. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. 492 с.
- Кузин А.Е., Панина Г.К. 1977. Миграции и особенности распределения самок морских котиков в северо-западной части Тихого океана в зависимости от их физиологического состояния // Морские млекопитающие Тихого океана. Владивосток. Вып. 1. С. 3–17.
- Науменко Н.И., Балькин П.А., Науменко Е.А., Шагинян Э.Р. 1990. Многолетние изменения в пелагическом иктиоценозе западной части Берингова моря // Известия ТИНРО. Т. 111. С. 49–57.
- Качев В.В., Варнавский А.В., Бобков А.И., Тугарин А.И. 2016. Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 3. № 1 (9). С. 53–63.
- Шунтов В.П. 1986. Состояние изученности многолетних циклических изменений численности рыб дальневосточных морей // Рыбное хоз-во. № 9. С. 27–30.
- Шунтов В.П., Васильев В.П. 1982. Эпоха атмосферной циркуляции и цикличность динамики дальневосточной и калифорнийской сардин // Вопросы ихтиологии. Т. 22. № 1. С. 187–199.
- Alverson D.L. 1991. A Review of Commercial Fisheries and the Steller Sea Lion (*Eumetopias jubatus*): The Conflict Arena // Reviews in Aquatic Sciences. V. 6. No. 3–4. P. 204–256
- Boltnev A.I. 1996. Status of the Northern Fur Seal (*Callorhinus ursinus*) Population on the Commander Islands // Ecology of the Bering Sea: A Review of Russian Literature / O.A. Matisen, K.O. Coyle ed. Alaska Sea Grant Report No. 96–01. P. 277–288.
- Boltnev A.I., York A.E., Antonelis G. 1998. Northern fur seal young: interrelationships among birth size, growth, and survival // Canadian J. of Zoology V. 76. P. 843–854.
- Boltnev A.I., York A.E. 2001. Maternal investment in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*): interrelationships among mothers' age, size, parturition date, offspring size, and sex ratios // J. of Zoology (London). V. 254. P. 219–228.
- Craig A.M. 1964. Histology of reproduction and the estrus cycle in the female fur seal. *Callorhinus ursinus* // J. Fisheries Research Board of Canada. V. 21. No 4. P. 773–811.
- Trilmich F., Ono K.A. 1991. Pinnipeds and El Nino: Responses to Environmental Stress // Series Ecological Studies. 88. Berlin: Springer-Verlag. 369 p.
- Trites A.W. 1992. Northern fur seals: Why have they declined? // Agyat. Mamm. V. 18. P. 3–18.
- Trites A.W., Antonelis G.A. 1994. The influence of climatic seasonality on the life cycle of the Pribilof northern fur seal // Marine Mammal Science. V.10. No 3. P. 311–324.
- York A.E. 1995. The relationship of several environmental indices to the survival of juvenile male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) from the Pribilof Islands // Canadian Special Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 21. P. 317–327.

REFERENCES

- Boltnev A.I. 2011. Northern fur seal of the Commander Islands. Moscow: VNIRO Publishing. 264 p. (in Russ.).
- Boltnev A.I. 2017. Intraspecific r/K-selection in northern fur seals // Trudy VNIRO. V. 168. P. 4–13. (in Russ.).
- Boltnev A.I., Mikhailov A.I., Boltnev E.A., Kornev S.I. 2022 a. New approaches to the analysis of the results of tagging and reading tags on fur seals in order to study their life cycle // Trudy VNIRO. V. 188. P. 78–86. (in Russ.).
- Boltnev A.I., Boltnev E.A., Kornev S.I. 2022 b. Age of puberty, life cycle duration and reproductive contribution in female fur seals // Trudy VNIRO. V. 190. P. 95–104. (in Russ.).
- Boltnev A.I., Boltnev E.A., Kornev S.I. 2023. Reproductive contribution of female fur seals in connection with the age of puberty // Trudy VNIRO. V. 191. P. 53–65. (in Russ.).
- Vladimirov V.A. 1998. Population structure and behavior of northern fur seals // Northern fur seal: systematics, morphology, ecology, behavior. / Sokolov V.E., Lisitsyna T.Yu., Aristov A.A. (ed.). In 2 parts. Moscow: Nauka. P. 555–722. (in Russ.).
- Vladimirov V.A. 2002. On the problem of climatic determinism of the long-term dynamics of populations of the North Pacific pinnipeds // Marine Mammals (Research Results for 1995–1998). Moscow: Publishing House «Katran». P. 143–176. (in Russ.).
- Klyashtorin L.V., Lyubyskin A.A. 2005. Cyclic climate change and fish productivity. Moscow: VNIRO Publishing. 235 p. (in Russ.).
- Klyashtorin L.V., Sidorenko N.S. 1996. Long-term climatic changes and fluctuations in pelagic fish stocks in the Pacific // Izvestiya TINRO. V. 119. P. 33–54. (in Russ.).
- Kuzin A.E. 2014. Northern fur seal: monograph. Vladivostok. TINRO-center Publish. 492 p. (in Russ.).
- Kuzin A.E., Panina G.K. 1977. Migrations and features of the distribution of female fur seals in the northwestern part of the Pacific Ocean depending on their physiological state // Marine mammals of the Pacific Ocean. Vladivostok. Iss. 1. P. 3–17. (in Russ.).

- Naumenko N.I., Balykin P.A., Naumenko E.A., Shaginyan E.R.* 1990. Long-term changes in the pelagic ichthyocene of the western part of the Bering Sea // *Izvestiya TINRO*. V. 111. P. 49–57. (in Russ.).
- Tkachev V.V., Varnavsky A.V., Bobkov A.I., Tugarin A.I.* 2016. The current state of the population of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) // *Vestnik rybokhozyaystvennoy nauki*. V. 3. No 1 (9). P. 53–63. (in Russ.).
- Shuntov V.P.* 1986. The state of knowledge of long-term cyclic changes in the abundance of fish in the Far Eastern seas // *Fisheries*. No 9. P. 27–30. (in Russ.).
- Shuntov V.P., Vasiliev V.P.* 1982. The epoch of atmospheric circulation and the cyclical dynamics of the Far Eastern and Californian sardines // *J. of Ichthyology*. V. 22. Issue. 1. P. 187–199. (in Russ.).
- Alverson D.L.* 1991. A Review of Commercial Fisheries and the Steller Sea Lion (*Eumetopias jubatus*): The Conflict Arena // *Reviews in Aquatic Sciences*. V. 6. No. 3–4. P. 204–256
- Boltnev A.I.* 1996. Status of the Northern Fur Seal (*Callorhinus ursinus*) Population on the Commander Islands // *Ecology of the Bering Sea: A Review of Russian Literature* / O.A. Matisen, K.O. Coyle ed. Alaska Sea Grant Report No. 96–01. P. 277–288.
- Boltnev A.I., York A.E., Antonelis G.* 1998. Northern fur seal young: interrelationships among birth size, growth, and survival // *Canadian J. of Zoology* V. 76. P. 843–854.
- Boltnev A.I., York A.E.* 2001. Maternal investment in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*): interrelationships among mothers' age, size, parturition date, offspring size, and sex ratios // *J. of Zoology (London)*. V. 254. P. 219–228.
- Craig A.M.* 1964. Histology of reproduction and the estrus cycle in the female fur seal. *Callorhinus ursinus* // *J. Fisheries Research Board of Canada*. V. 21. No 4. P. 773–811.
- Trilmich F., Ono K.A.* 1991. Pinnipeds and El Nino: Responses to Environmental Stress // *Series Ecological Studies*. 88. Berlin: Springer-Verlag. 369 p.
- Trites A.W.* 1992. Northern fur seals: Why have they declined? // *Agyat. Mamm.* V. 18. P. 3–18.
- Trites A.W., Antonelis G.A.* 1994. The influence of climatic seasonality on the life cycle of the Pribilof northern fur seal // *Marine Mammal Science*. V.10. No 3. P. 311–324.
- York A.E.* 1995. The relationship of several environmental indices to the survival of juvenile male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) from the Pribilof Islands // *Canadian Special Publ. Fish. Aquat. Sci.* V. 21. P. 317–327.

Поступила в редакцию 14.02.2023 г.
Принята после рецензии 06.04.2023 г.