

УДК: 574.24:574.32

Внутривидовой r/K -отбор у северного морского котика

А. И. Болтнев

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва
E-mail: aboltnev@vniro.ru

Мы тестировали гипотезу о внутривидовых экологических жизненных стратегиях у животных, которые выражаются в комплексе эколого-физиологических адаптаций к окружающей среде, связанном с особенностями получения энергии из среды и её утилизации на поддержание жизни и воспроизводство потомков. Для этой цели мы использовали архивные материалы по биологии северных морских котиков, собранные нами на Северном лежбище о. Беринга в 1982–1998 гг. Нами была проанализирована индивидуальная изменчивость размерно-весовых параметров новорождённых морских котиков; связь размерно-весовых параметров новорождённых котиков с материнской массой, возрастом и датой рождения; оценена стоимость воспроизводства у самок как отношение массы щенка к массе матери. По результатам анализа высказана гипотеза внутривидового r/K -отбора у животных. Как и при межвидовом сравнении, внутривидовые r -стратегии раньше созревают в половом отношении, мельче, чем K -стратегии; они имеют более высокий вклад в потомков, но короткую продолжительность жизни по сравнению с K -стратегиями. Все признаки r -стратегов направлены на более высокую продуктивность, в то время как у K -стратегов все признаки направлены на более эффективное использование ресурсов. Поскольку K -стратегия эффективна в конкурентной среде при сниженной кормовой базе, а r -стратегия — в условиях хорошей кормовой базы при низкой плотности популяции, многолетние колебания среды обитания по этому признаку (кормовая база) будут вызывать циклические изменения популяционной структуры вида, представленной соотношением особей с теми или иными жизненными стратегиями.

Ключевые слова: северный морской котик, индивидуальная изменчивость массы и длины тела, материнский вклад в потомков, стоимость воспроизводства, индивидуальные жизненные стратегии, r/K -отбор, структура популяции.

ВВЕДЕНИЕ

Отбор в популяциях идёт на уровне индивида. Именно индивидуальные особенности организма позволяют ему выжить в условиях жёсткой конкуренции с другими индивидами того же или других видов за энергетические ресурсы и достичь репродуктивного успеха. Однако в научной литературе имеется дефицит работ, рассматривающих экологические зако-

номерности взаимоотношений организм-среда на внутривидовом уровне, в первую очередь по причине больших сложностей с получением репрезентативного материала. Индивидуальные различия организмов по тем или иным параметрам часто весьма незначительны, и получить фактический материал о том, как эти различия сказываются на выживаемости и репродуктивном успехе индивидов в условиях изменчивой

среды весьма затруднительно. Поэтому большинство исследований экологических стратегий ограничивались межвидовыми сравнениями организмов. Именно таким образом на основе широких межвидовых сравнений получены данные об экологических r/K -стратегиях, присущих не только объектам животного, но и растительного мира.

Так, в соответствии с концепцией r/K -отбора Мак-Артура и Уилсона [MacArthur, Wilson, 1967], r -стратегии быстрее развиваются, у них быстрее наступает половозрелость, при этом имеют мелкие размеры, высокую плодовитость и короткую продолжительность жизни. K -стратегии медленнее развиваются и позднее созревают, представлены крупными особями, имеют низкую плодовитость и дольше живут. То есть все признаки r -стратегов направлены на более высокую продуктивность и выгодны при освоении незаполненных биотопов, при низкой плотности популяции и обильной кормовой базе. Все признаки K -стратегов направлены на более эффективное использование ресурсов и наиболее эффективны в конкурентной среде. Пианка [Pianka, 1970] показал, что кроме этих двух крайних стратегий есть ещё промежуточные состояния, характеризующихся определёнными соотношениями между размерами и численностью потомков. Дальнейшее изучение родительского вклада в потомков и особенностей жизненного цикла животных привело к гипотезе «жить быстро — умереть рано, против жить медленно — умереть в старости» [Chen, Watanabe, 1989; Promislow, Harvey, 1990; Roff, 1992]. Однако все эти теоретические послышки касались преимущественно межтаксономических сравнений больших групп животных или растений, редко опускаясь до сравнения близких видов. Многолетние исследования материнского вклада в потомков у северных морских котиков (*Callorhinus ursinus* (L. 1758)) позволили нам постулировать возможность распространения концепции r/K -отбора на внутривидовые (индивидуальные) стратегии животных. Ниже мы приводим некоторые факты, которые позволяют нам сделать такое заключение.

Целью данной статьи является тестирование гипотезы о том, что высокая индивидуальная изменчивость северных морских котиков является основой их внутривидовых жизнен-

ных экологических стратегий, которые выражаются в комплексе эколого-физиологических адаптаций к окружающей среде, связанном с особенностями получения энергии из среды и её утилизации на поддержание жизни и воспроизводство потомков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для данной работы был собран автором в период с 1982 по 1998 гг. на Северном лежбище о. Беринга (Командорские о-ва). За этот период с помощью передвижного наблюдательного пункта (ПНП) нами были отловлены более 8000 новорождённых котиков. Детёныша отлавливали сачком на 3-метровом шесте, помещали внутрь ПНП и взвешивали на 20-килограммовом пружинном динамометре с точностью до 0,2 кг. Затем его клали животом вниз на мерную доску и измеряли с точностью до 1,0 см от кончика носа до кончика хвоста. Если мать новорождённого имела металлическую метку, то у неё определялся возраст и место мечения.

В 1992 и 1994 гг. мы отловили и взвесили 242 меченых самок и их новорождённых щенков. Взрослых самок взвешивали на 100-килограммовом пружинном динамометре с точностью 1,0 кг, измеряли длину тела с точностью до 1,0 см и отпускали на лежбище.

Для изучения темпов роста мы проводили отлов меченых при рождении детёнышей. Взвешивали и измеряли детёнышей во время учёта приплода и массового мечения щенков, по возможности, на всех лежбищах котиков на Командорских о-вах. Взвешивание и измерение меченых самцов котиков и случайно забитых самок проводились также во время их промысловых отгонов в октябре-ноябре (добыча серых котиков), а также в июне-июле (добыча холостяков).

В течение репродуктивного периода мы контролировали выживаемость меченых детёнышей, при обнаружении павшего меченого детёныша фиксировали серию и номер метки, дату и место обнаружения.

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Очевидно, что для понимания места и роли животного в экосистеме чрезвычайно важным будет анализ потока энергии, проходящего че-

рез данное животное. Животные потребляют пищу, превращая ее в энергию (E), которая расходуется на поддержание жизни, воспроизводство потомков и другие потребности. Схематично энергетический баланс индивида можно было бы представить следующим образом:

$$E = \frac{dW}{dL} \times dt + V + S + R + T,$$

где $(dW/dL) \times dt$ — прирост удельной массы; V — затраты на движение, включая погоню за пищей; S — затраты на выживание, включая передвижение в оптимальные места ареала и избегание хищников; R — затраты на воспроизводство (инвестирование) потомков; T — затраты на терморегуляцию.

Учитывая, что существует значительная индивидуальная изменчивость у животных по многим параметрам (морфо-физиологические, генетические и др. характеристики), можно ожидать существование индивидуальной изменчивости в поведении животных, миграциях и других экологических параметрах, оптимизирующих энергетический баланс животного. Очевидно, что прямое исследование энергетического обмена у животных могло бы нам дать более глубокое понимание механизмов адаптации животных к меняющимся условиям среды с учётом затрат на воспроизводство вида. К сожалению, прямые методы исследования энергетики животных в полевых условиях чрезвычайно трудоёмки и вряд ли могут быть массовыми. В то же время изучение особен-

ностей биологии и поведения животных могут нам позволить косвенно оценить тот или иной параметр данного уравнения.

Рассмотрим примеры индивидуальной изменчивости у морских котиков. Общеизвестно, что отбор идёт по определённым признакам (параметрам). Высокая индивидуальная изменчивость морфологических, физиологических, поведенческих и других параметров животных является базой (материалом) для естественного отбора. Так, детёныши котиков рождаются разными по весу и длине тела (рис. 1), при этом самцы достоверно длиннее и тяжелее самок.

Рождение крупного детёныша повышает вероятность его выживания в первые дни жизни. Наши наблюдения показали, что вероятность гибели мелких при рождении детёнышей выше, чем более крупных. Так, средняя масса погибших в первые недели жизни самок и самцов была на 0,4 кг меньше (в обоих случаях $p < 0,001$), а длина тела на 1,1 см короче у самок ($p < 0,001$) и на 0,8 см у самцов ($p < 0,01$). Эта тенденция сохранялась и при сравнении средней массы и длины тела всех новорождённых детёнышей и выживших среди них до взрослого состояния — выжившие особи были крупнее при рождении [Болтнев, 2011].

Однако размеры детёнышей при рождении ограничиваются ещё и возможностями их матерей — крупный детёныш может вызвать гибель матери при родах, при внутриутробном развитии (поскольку требует больше энергии на своё развитие).

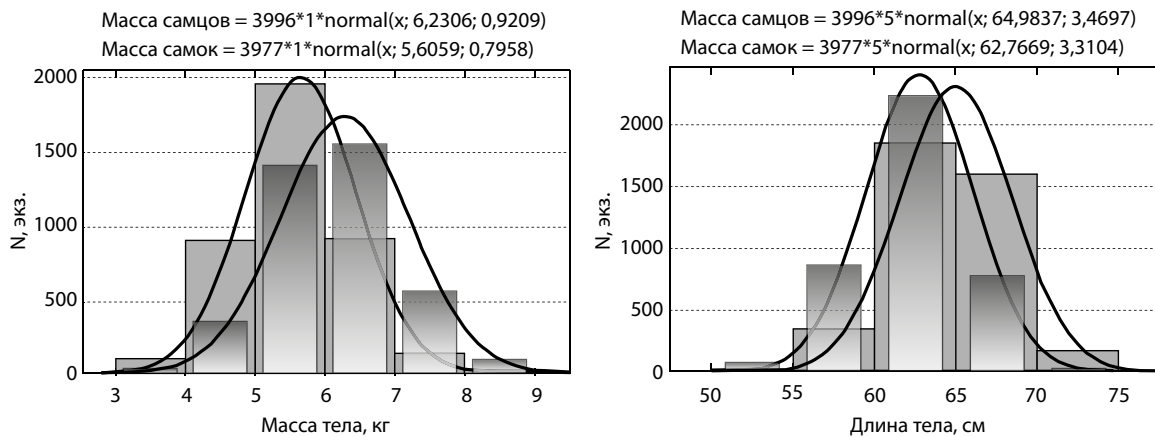


Рис. 1. Изменчивость массы новорождённых котиков на Северном лежбище о. Беринга в 1982–1998 гг.

Рост и развитие индивидов. Известно, что скорость роста и развития у разных особей может значительно различаться, что проявляется в изменчивости размерно-весовых параметров животных в соответствующем возрасте. В качестве примера можно привести данные о весовом и линейном росте морских котиков [Кузин 1999; Болтнев, 2011].

Очевидно, что на скорость роста животного влияют как экзогенные, так и эндогенные факторы. Считается, что факторы среды в большей степени влияют на весовой рост, в то время как линейный рост в большей степени определяется со стороны эндогенных (наследственных) факторов.

При изучении популяционных характеристик роста животных надо принимать во внимание соотношение индивидуального и популяционного роста. В идеальных условиях индивидуальный рост будет иметь асимптотический характер. Если же рассматривать рост особей как популяционный параметр, то весовой (в меньшей степени и линейный рост) можно представить как усреднённую кривую (параболу), которая после достижения максимальных показателей у средневозрастных особей будет иметь тенденцию к снижению у животных старшего возраста. Результаты полевых исследований свидетельствуют, что материнская масса у котиков увеличивается до 18-летнего возраста, затем достоверно снижается. Причиной этого явления могут быть не столько физиологические процессы старения,

сколько селективная смертность более крупных животных. То есть набор индивидуальных кривых роста, каждая из которых имеет асимптотический вид, при суммировании превращается в параболу (рис. 2).

Наблюдаются также различия и в скорости полового созревания молодых котиков. Начало сперматогенеза у самцов наблюдается в 3–4-летнем возрасте, в 5 лет самцы уже все половозрелые, однако к участию в гаремной жизни они допускаются после физического созревания примерно в возрасте 8 лет и старше и достижения определённых размеров тела. Самки становятся половозрелыми в возрасте 2–7 лет, в возрасте 3 лет и старше могут рожать детёнышей. При этом отмечено, что у самок наблюдается высокая частота нарушений репродуктивного цикла в зависимости от своего физического состояния [Craig, 1964].

Не вызывает сомнений, что и продолжительность жизни у морских котиков будет различаться, что можно видеть на основе данных возрастного распределения котиков [Фрисман и др., 1985]. Очевидно также, что вероятность гибели животного в том или ином возрасте связана, с одной стороны, со случайными факторами, включая и катастрофические изменения среды, с другой стороны, с наследственными характеристиками особи. В частности, согласно гипотезе Фишера [Fisher, 1930], животные имеют ограниченное количество репродуктивной энергии, которую расходуют тем или иным способом в течение жизни. Соответственно

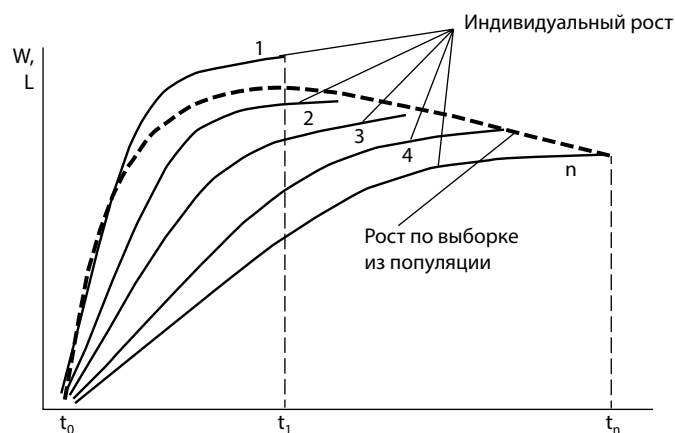


Рис. 2. Соотношение кривых индивидуального весового/линейного роста и усреднённого «популяционного» роста животных

одни особи могут эту энергию израсходовать быстро в раннем возрасте, с последующей элиминацией, другие — медленно, с пропуском размножения в последующие годы, увеличивая тем самым продолжительность жизни.

Стоимость размножения у котиков. Здесь хотелось бы подробнее остановиться на проблеме материнского инвестирования в потомство, изменчивости этого параметра и оценке его значения для будущего выживания потомка. Для оценки этого параметра мы принимаем, что материнское инвестирование в потомка пропорционально размерам (масса и длина тела) новорождённого потомка. Понятно, что кондиция матерей (возраст, масса и размеры тела, наличие жировых резервов и т.п.) будет иметь большое значение для нормального развития плода и дальнейшего роста потомка в период молочного кормления. Мы провели анализ связи материнского возраста и массы тела с размерно-весовыми параметрами потомка при рождении.

По нашим данным зависимость между материнским вкладом в потомков и материнским размером асимптотическая, а между материнским вкладом и возрастом — квадратическая. То есть, материнский вклад в потомков растёт с увеличением материнской массы до 40–42 кг и остаётся на достигнутом уровне у более крупных самок. Но материнский вклад в потомков увеличивается с возрастом у матерей до 13 лет, затем снижается. Снижение материнского вклада у старых самок может

объясняться меньшей выживаемостью животных с максимальным вкладом в потомков. То есть, квадратическая зависимость может быть следствием «осреднения» индивидуальных материнских стратегий (см. рис. 2). Этот график позволяет нам понять асимптотическую зависимость материнского вклада (оцениваемого как масса новорождённых потомков) от материнской массы и квадратическую зависимость этого параметра от материнского возраста.

Котики имеют наивысший среди млекопитающих уровень материнского инвестирования в потомков. Это можно видеть по относительной массе потомков (масса детёнышей / материнская масса), которая составила в среднем 13,9% для дочерей и 15,4% для сыновей (рис. 3). При этом она отрицательно коррелирует с возрастом матери ($r = -0,54$; $\rho < 0,001$) и её массой ($r = -0,73$; $\rho < 0,001$). Можно предположить, что величина материнского вклада у котиков определяет выживаемость и будущий репродуктивный успех потомков.

Вместе с тем материнский возраст и масса тела объяснили лишь треть изменчивости размеров новорождённых потомков — две трети изменчивости материнского вклада в потомка относятся к неопределённой (индивидуальной) изменчивости [Boltnev, York, 2001]. То есть материнский вклад в потомство на две трети определяется наследственными особенностями самки. Другими словами, количество ресурсов, направляемых самкой в потомка, на две трети зависит не от возраста и размера самки, а от

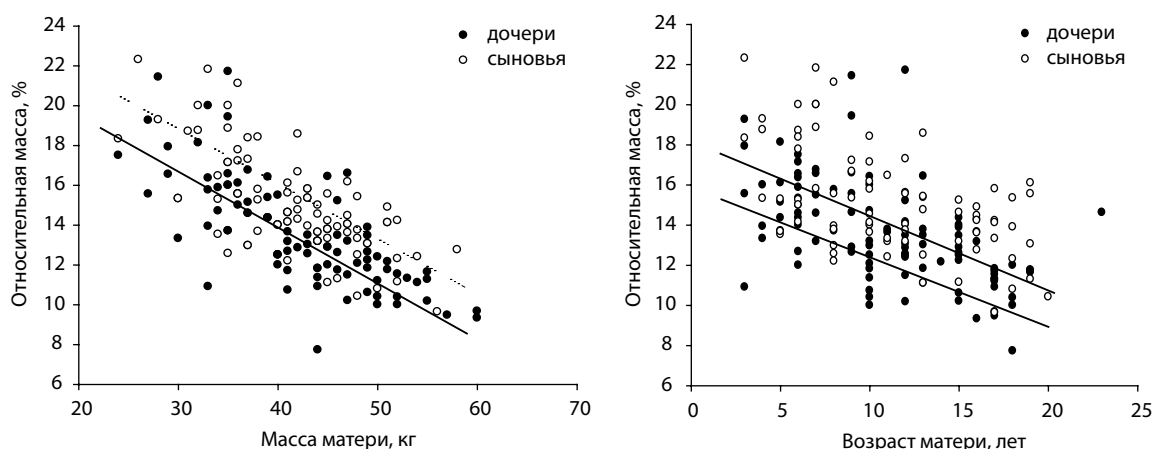


Рис. 3. Отношение массы потомка к массе и возрасту матери у морских котиков, Северное лежбище о. Беринга 1992–1994 гг.

её индивидуальных способностей направлять то или иное количество энергии потомку и от способности потомка принять то или иное количество материнских ресурсов.

Учитывая высокую величину материнского инвестирования в потомков у котиков можно предполагать, что самки будут тем или иным способом (поведение, сроки размножения и т.п.) оптимизировать траты энергии на другие нужды.

Районы и сроки размножения. Выбор мест размножения котиков связан с обилием и доступностью кормовых объектов. Существующие лежбища котиков находятся в высокопродуктивных бореальных районах Тихого океана, в которых наблюдаются значительные сезонные колебания температуры среды. В этих условиях теплозащита является важной функцией для животного. Задачу сбережения тепла животные могут решать разными методами: за счёт более густого меха, за счёт отложения подкожного жира, за счёт поведенческих и других эколого-физиологических адаптаций, в том числе за счёт их комплексного использования.

В частности, сроки размножения котиков и уход их на зимовку связаны с оптимизацией трат на теплозащиту и зависят от физиологического состояния индивидов — пола, возраста, размеров тела. Эта проблема освещалась многими исследователями [Бычков, 1969; Владимиров, Лыскин, 1984; Boltnev, 2008; Болтнев, 2011]. В частности было показано, что к лежбищам первыми подходят самцы и более

крупные старые самки, молодые и мелкие животные подходят позже. На зимовку беременные и молодые самки уходят на юг в открытые воды океана с изотермой $+15\text{ }^{\circ}\text{C}$. Холостяки и небеременные взрослые самки держатся севернее в более холодных водах, а секачи остаются в холодных водах Берингова моря, богатых кормовыми ресурсами. Вместе с тем, у молодых самок изменчивость в дате привала на лежбище выше, чем у старых самок [Boltnev, 2008; Болтнев, 2011].

Высокая стоимость размножения для молодых самок (см. рис. 3) вынуждает их «экономить» в тратах энергии на обогрев и выходить для размножения как можно позднее, когда температура воздуха и воды в районе лежбищ будет выше. В то же время возможность «управлять» датой размножения, оптимизируя энергозатраты между размножением и теплообогревом, достаточно низка, о чем свидетельствует высокая изменчивость в дате выхода для деторождения молодых самок. Видимо, наследственно обусловленные параметры материнского инвестирования имеют решающее значение для определения даты деторождения. Высокая стоимость размножения для молодых самок вызывает повышенную их смертность либо нарушения репродуктивного цикла, связанные с последующим выбыванием из размножения на определённый период.

Мы проанализировали также изменение материнского вклада в потомков у 8-летних самок в течение периода деторождения (рис. 4).

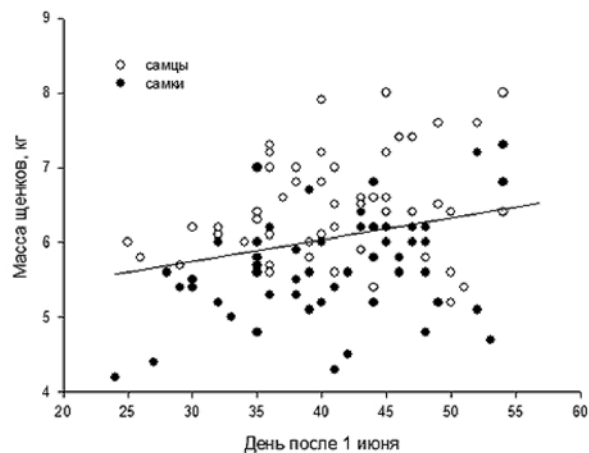


Рис. 4. Масса потомков у 8-летних самок котиков в течение репродуктивного сезона, Северное лежбище о. Беринга, данные 1982–1998 гг.

Оказалось, что в начале сезона 8-летние самки рожают мелких щенков, а в конце сезона — более крупных. То есть у рано приходящих 8-летних самок есть необходимость направлять больше энергии на терморегуляцию в ущерб размножению. Поздно размножающиеся 8-летние самки имеют возможность меньше тратить энергии на терморегуляцию, увеличивая траты на потомка.

Таким образом, на основе данных о материнском инвестировании в потомков у морских котиков мы считаем возможным распространить теорию *r/K*-отбора на внутривидовой уровень. Действительно, основой для выработки различных репродуктивных стратегий у морских котиков является индивидуальная вариация морфофизиологических, генетических и иных признаков. Животные различаются по возрасту полового созревания, скорости роста и продолжительности жизни. Мы полагаем, что в соответствии с теорией *r/K*-отбора быстро растущие особи рано созревают, рано начинают размножаться, больше вкладывают в потомков, расплачиваясь короткой продолжительностью жизни. В то время как медленно растущие особи созревают позже, меньше инвестируют в потомков и дольше живут.

Имея максимальный среди млекопитающих вклад в размножение, самки котиков, размножаясь, часто используют резервы будущих потомков. Это приводит к пропуску размножения в следующем году, иногда даже в несколько следующих лет. Пропуск размножения снижает репродуктивный вклад на данный момент времени, но позволяет самкам восстановить собственные ресурсы и продолжить

размножение в будущем. Данные наблюдений в 1985–1998 гг. на о. Беринга за мечеными самками котиков из поколений 1978–1982 гг. свидетельствуют, что 30% самок размножались на лежбище лишь 1 раз за этот период, ещё 26,4% — всего два раза, 26% самок размножались 1 раз в 3–4 года, 13,7% — 1 раз в 2–3 года; остальные самки (3,9%) лишь изредка пропускали размножение [Болтнев, 2011].

Характерные особенности *K*- и *r*-стратегий у морских котиков представлены в табл. 1.

Как подчёркивает Пианка [Pianka, 1970], между крайними вариантами *r*- и *K*-стратегий есть множество промежуточных. Это же утверждение можно отнести и к внутривидовым сравнениям животных. Реализация этих стратегий в условиях меняющейся среды будет приводить к репродуктивному успеху тех или иных особей. Так, изменение кормовых ресурсов отразится на соотношении *r*- и *K*-стратегов в популяции, что хорошо иллюстрирует рис. 5. При плохом состоянии кормовых ресурсов *r*-стратеги не будут размножаться, доля *K*-стратегов в популяции вырастет. При хорошем состоянии ресурсов *r*-стратеги начнут быстро размножаться, вырастет их доля в популяции, и сама популяция будет быстро увеличиваться. Иными словами, *K*-стратеги будут сохранять популяцию в бедные ресурсами годы, *r*-стратеги будут обеспечивать бурный рост популяции в годы хорошего состояния ресурсов.

Эти циклические изменения имеют адаптационный характер и вряд ли их можно рассматривать как эволюционный процесс. С точки зрения внутривидовых индивидуальных стра-

Таблица 1. Характеристика внутривидовых *K*- и *r*-стратегий у морских котиков

<i>r</i> -стратегия	<i>K</i> -стратегия
Раннее половое созревание	Позднее половое созревание
Высокий вклад в потомков	Низкий вклад в потомков
Мелкие размеры особей	Крупные размеры особей
Короткая продолжительность жизни	Значительная продолжительность жизни
Все признаки направлены на более высокую продуктивность	Все признаки направлены на более эффективное использование ресурсов
Эффективна в условиях хорошей кормовой базы при низкой плотности популяции, при заселении незаполненных биотопов	Наиболее эффективна в конкурентной среде, при сниженной кормовой базе

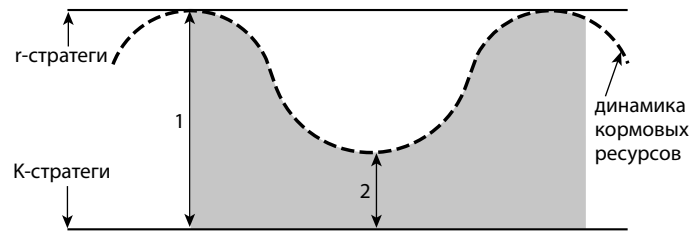


Рис. 5. Популяционная структура вида с преобладанием r -стратегов (1) при обилии ресурсов и с преобладанием K -стратегов (2) при ухудшении кормовых ресурсов

тегий эволюционные преобразования вида возможны лишь в случае воздействия глобальных направленных факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Надо отметить, что механизм циклических внутрипопуляционных флуктуаций постоянно реализуется в природе и во многом определяет динамику демографических параметров популяций. Именно этим можно объяснить, например, трёхкратное снижение рождаемости в беломорской популяции гренландского тюленя в ответ на резкое снижение кормовой базы. Как было показано в нашей работе [Chernook, Boltnev, 2008], снижение запасов мойвы, которая является важнейшим объектом питания самок после сезона размножения, приводит к тому, что самки тюленя (преимущественно, r -стратегии!) не успевают восстановиться после родов и вскармливания потомка. В результате они пропускают размножение в последующие несколько лет. Массовый пропуск размножения r -стратегами приводит к изменению структуры популяции в пользу K -стратегов. Увеличение доли последних в популяции приводит к снижению общего уровня воспроизводства в последующие годы, что в целом полезно для восстановления запасов мойвы экосистемы Баренцева моря.

С помощью этого же механизма можно объяснить, например, измельчание рыб в результате промысла, которое свойственно практически всем опромышляемым видам [см. например, Антонов, 2011]. Даже если не принимать во внимание селективность тралового промысла в сторону изъятия более крупных рыб, r -стратегии среди рыб восстанавливаться будут быстрее, чем K -стратегии. В результате их доля в популяции увеличится, а более круп-

ных K -стратегов, соответственно, уменьшится по причине менее интенсивного их воспроизводства.

Каковы же могут быть следствия из этой гипотезы?

Во-первых, понимание, что дальнейший прогресс в исследованиях экологии животных лежит в области изучения биоэнергетики видов в среде их обитания, включая индивидуальные возможности животных по перераспределению потоков энергии на те или иные нужды.

Во-вторых, понимание механизмов формирования популяционной структуры вида, механизмов популяционной динамики под воздействием различных факторов среды, а также антропогенных, позволит скорректировать методические подходы к обеспечению репрезентативности выборок для популяционных генетических исследований.

В-третьих, появляются аргументы для обоснования увеличения нагрузки на промысловые популяции. В непромысловых популяциях существует внутривидовая конкуренция за кормовые ресурсы. Промысел снижает давление популяции на среду обитания, обилие кормовых ресурсов вызывает увеличение воспроизводства популяции, при этом доля r -стратегов в популяции будет увеличиваться значительно быстрее. Следовательно, появится возможность увеличить долю изъятия животных из популяции.

Ну и наконец, необходимо будет пересмотреть некоторые экологические теории. Так, появится возможность понять причины медленного восстановления популяций и видов после резкого сокращения генофонда (эффект бутылочного горлышка), в основе которого лежит медленное размножение K -стратегов, вероятность выживания которых выше при

катастрофических изменениях среды. Также о роли полигамии в популяциях животных — полигамия может иметь решающее значение для сохранения (стабилизации) популяционной структуры вида как соотношения r/K -стратегов.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: Изд-во ВНИРО. 244 с.
- Болтнев А.И. 2011. Северный морской котик Командорских островов. М.: Изд-во ВНИРО. 264 с.
- Бычков В.А. 1969. Состав и размещение самок морских котиков на гаремном лежбище острова Тюлений // Морские млекопитающие. М.: Наука. С. 75–82.
- Владимиров В.А., Лыскин Н.Н. 1984. Новые данные по размножению и структуре популяций северных морских котиков (*Callorhinus ursinus* L) // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 12. С. 1883–1890.
- Кузин А.Е. 1999. Северный морской котик. М. 395 с.
- Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И., Кузин А.Е. 1985. Математическое моделирование динамики численности северного морского котика и оптимальное управление котиковым хозяйством. Владивосток: ДВНЦ. 156 с.
- 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. Zool. (Lond.). V. 254. P. 219–228.
- Boltnev A.I. 2008. The arrival of northern fur seal females in the rookery and duration of lactation // Marine mammals of the Holarctic: Collection of scientific papers after the fifth International Conference. Odessa, Ukraine. October 14–18, 2008. P. 95–100.
- Chen S.B., Watanabe S. 1989. Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 55. P. 205–208.
- Chernook V.I., Boltnev A.I. 2008. Regular instrumental aerial surveys detect a sharp drop in the birthrates of the harp seal in the White Sea // Marine mammals of the Holarctic: Collection of scientific papers after the fifth International Conference. Odessa, Ukraine. October 14–18, 2008. P. 100–104.
- Craig A.M. 1964. Histology of reproduction and the estrus cycle in the female fur seal *Callorhinus ursinus*. // J. Fish. Res. Board Can. V. 21 (4). P. 773–811.
- Fisher R.A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press. 272 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton. 224 p.
- Pianka E.R. 1970. On r - and K -selection // American Naturalist. V. 104. P. 592–597.
- Promislow D.E.L., Harvey P.H. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals // J. Zool. (Lond.). V. 220. P. 417–437.
- Roff D.A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New York. 535p.

REFERENCES

- Antonov N.P. 2011. Promyslovye ryby Kamchatskogo kraja: biologiya, zapasy, promysel [Commercially harvested species of fish of the Kamchatka region: biology, stocks and fisheries]. M.: Izd-vo VNIRO. 244 p.
- Boltnev A.I. 2011. Severnyj morskoy kotik Komandorskikh ostrovov [Northern fur seal of commander Islands]. M.: Izd-vo VNIRO. 264 p.
- Bychkov V.A. 1969. Sostav i razmeschenie samok morskikh kotikov na garemnom lezhbische ostrova tyulenego [Composition and distribution of fur seals on the harem rookery on Robben Island] // Marine mammals. M: Nauka. P. 75–82.
- Vladimirov V.A., Lyskin N.N. 1984. Novye dannye po razmnozheniyu i strukture populyatsij severnykh morskikh kotikov (*Callorhinus ursinus* L) [New data on reproduction and structure of populations of northern fur seals (*Callorhinus ursinus* L)] // Zool. журн. — V. 63. N. 12. P. 1883–1890.
- Kuzin A.E. 1999. Severnyj morskoy kotik [Northern fur seal] // Marine mammals council. M. 395 p.
- Frisman E.Y., Skaletskaya E.I., Kuzin A.E. 1985. Matematicheskoe modelirovanie dinamiki chislennosti severnogo morskogo kotika i optimalnoe upravlenie kotikovym khozyajstvom [Mathematical modeling of the dynamics of the numbers of the northern fur seal and optimal management of the fur farm] // Vladivostok: DVNTs. 156 p.

Поступила в редакцию 30.05.2017 г.

Принята к печати 12.07.2017 г.

Intraspecific r/K -selection into the northern fur seal

A. I. Boltnev

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow

We tested the hypothesis of intraspecific ecological life strategies in animals, which are expressed in a complex of ecological and physiological adaptations to the environment, related to the features of obtaining energy from the environment and its utilization for the maintenance of life and the reproduction of descendants. For this purpose, we used archival materials on the biology of northern fur seals collected by us at the Northern rookery of Bering Island in 1982–1998. We analyzed the individual variability of the dimensions and weight parameters of newborn seals, the connection of the size and weight parameters of newborn seals with maternal weight and maternal age and birthdate and also with the cost of reproduction in females which were estimated as the ratio of the puppy's weight to the mother's mass. Based on the results of the analysis, a hypothesis of intraspecific r/K -selection in animals was expressed. As with interspecies comparison, intraspecific r -strategists mature earlier, they are smaller than K -strategists, also they have a higher contribution to descendants, but a short life expectancy compared to K -strategists. All the signs of r -strategists are aimed at higher productivity, while for K -strategists all the signs are aimed at more efficient use of resources. Since the K -strategy is effective in a competitive environment with a reduced feed base, and the r -strategy — in conditions of a good fodder base at a low population density, long-term fluctuations of the habitat (fodder base) will cause cyclic dynamic of population structure of the species which will be presented by the ratio of animals with different life strategies.

Key words: northern fur seal *Callorhinus ursinus*, individual variability of mass and body length, maternal investment into offspring, cost of reproduction, individual life strategies, r/K -selection, population structure.