



Промысловые виды и их биология / Commercial species and their biology

Возраст полового созревания, продолжительность жизненного цикла и репродуктивный вклад у самок морских котиков

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

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), проезд Окружной, 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 возраста полового созревания, продолжительности жизненного цикла и репродуктивного вклада у самок морских котиков в течение жизненного цикла.

Метод: анализ материалов по возврату меток от котиков из поколений 1979–1997 гг., полученных в течение многолетних наблюдений в 1982–2014 гг. на Центральном участке Северного лежбища (о. Беринга).

Новизна: впервые полностью прослежены жизненные циклы самок котиков из поколений 1979–1997 гг. Представлены сведения о продолжительности жизненного цикла самок морских котиков, возрасте вступления в размножение, репродуктивном вкладе самок в жизненном цикле. Показана индивидуальная изменчивость параметров жизненного цикла у самок морских котиков.

Результаты: возраст первого выхода самок на лежбище колебался от 2-х до 17-ти лет. За период исследований самки провели на лежбище от 1 до 17 сезонов размножения. Продолжительность жизненного цикла подвержена значительной индивидуальной вариации: лишь менее 5% самок провели на лежбище более 10 сезонов размножения, примерно треть самок выходила на лежбище более 6 раз, около половины – более 4 раз и примерно треть самок выходила на лежбище 2–3 раза. Почти половина (44,2%) щенков рождается в течение 2-го – 3-го репродуктивного сезона, более 95% щенков рождается в течение 2-го – 9-го репродуктивных сезонов и лишь около 5% щенков самки рожают в течение 10–17 репродуктивных сезонов. В трехлетнем возрасте самками рождено лишь 0,4% щенков; в возрасте 4-х – 8-ми лет – 57,6% щенков; в возрасте 9-ти – 13-ти лет – 30,8%; в возрасте 14-ти – 19-ти лет – 10,3% и в возрасте 20-ти – 22-х лет – 0,9% щенков. Пропуск сезонов размножения является адаптацией самок к высоким материнским затратам на потомство.

Ключевые слова: северный морской котик, возврат меток, жизненный цикл, возраст первого размножения, количество репродуктивных сезонов, показатели воспроизводства, индивидуальная изменчивость, пропуск размножения.

Age of puberty, life cycle length, and reproductive investment in female fur seals

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

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

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

Purpose: assessment of age at puberty, life cycle length, and reproductive contribution in female fur seals over the life cycle.

Method: analysis of materials on the return of tags from fur seals from the generations of 1979–1997, obtained during the harem period at the Central site of the Northern rookery (Bering Island) in 1982–2014.

Novelty: For the first time, the life cycles of female fur seals from the generations of 1979–1997 have been completely traced. Information is presented on the duration of the life cycle of female fur seals, the age of entry into reproduction, and the reproductive contribution of females during the life cycle. The individual variability of life cycle parameters in female fur seals is shown.

Results: The age of the first exit of females to the rookery ranged from 2 to 17 years. During the study period, females spent from 1 to 17 breeding seasons on the haulout. The duration of the life cycle is subject to significant individual variation: only less than 5% of the females spent more than 10 breeding seasons on the rookery, about a third of the females went to the rookery more than 6 times, about half – more than 4 times, and about a third of the females went to the rookery 2–3 times. Almost half (44.2%) of puppies are born during the 2nd – 3rd reproductive season, more than 95% of puppies are born during the 2nd – 9th reproductive seasons, and only about 5% of female puppies are born during the 10th–17th reproductive seasons. At the age of three, only 0.4% of puppies were born by females; at the age of 4–8 years – 57.6% of puppies; at the age of 9–13 years – 30.8%; at the age of 14–19 years – 10.3% and at the age of 20–22 years – 0.9% of puppies. Skipping breeding seasons is an adaptation of females to high maternal costs for offspring.

Keywords: northern fur seal, tag return, life cycle, age of first breeding, number of reproductive seasons, reproduction rates, individual variability, breeding omission.

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, возраст полового созревания, продолжительность жизненного цикла и репродуктивный вклад в течение жизненного цикла являются важными характеристиками животных, определяющими популяционную динамику вида, и могут значительно изменяться в изменчивой среде обитания [Stearns, 1976, 1992, 2000; Volland, 2013; Kaplan, Gangestad, 2005; Ellis et al., 2009; Hammerl, 2017; Braendle et al., 2011].

Параметры жизненного цикла животных можно определить косвенно, на основе достаточно большой выборки из популяции, определения возраста и репродуктивных характеристик животных. Этот метод широко применяется для определения продолжительности жизненного цикла морских млекопитающих, в том числе применялся и для северных морских котиков — богатый материал на эту тему можно найти в монографии А.Е. Кузина [2014], проанализировавшего результаты многолетней добычи котиков в северо-западной части Тихого океана, и в работах Р. Ландера [Lander, 1979; 1980; 1981] по северо-восточной части Тихого океана.

Другим методом может быть прослеживание животных в течение всего жизненного цикла от рождения до их естественной гибели. Этот метод, кроме средне-популяционных характеристик, позволяет изучить индивидуальную изменчивость параметров жизненного цикла и её эволюционное значение. В естественных условиях для прослеживания жизненного цикла необходима организация массового мечения животных, желательно в первый год их жизни, а также организация многолетнего наблюдения за животными в течение всего жизненного цикла. Северный морской котик даёт возможность проводить такие наблюдения. Благодаря созданной Россией, США, Японией и Канадой в середине прошлого века четырехсторонней Комиссии по сохранению котиков Северной части Тихого океана (1957–1984) были организованы широкомасштабные работы по мечению котиков металлическими метками, которые устанавливались на детёнышей котиков в раннем возрасте (от нескольких дней до 1,5-месячного возраста). Методика чтения меток на живых котиках с помощью оптических приборов, разработанная Ф.Г. Челноковым в 60-х гг. прошлого века на лежбищах о. Медный, позволила без вмешательства в жизнь популяции котиков на лежбище ежегодно в течение гаремного периода регистрировать меченых животных. С помощью методики группа исследователей под руководством В.А. Владимирова в течение 5-ти лет проводила интенсивные наблюдения за размножающимися самками на Урильем лежбище о. Медный. Им удалось получить важные сведения

о возрастно-половой структуре размножающихся котиков, их привале на лежбище после зимовки в море, продолжительности репродуктивного сезона и отвале котиков в море после периода молочного вскармливания потомства [Владимиров и др., 1982; Владимирова, Лыскин, 1984; Владимирова, 1998]. Однако полностью проследить жизненный цикл самок они не смогли, поэтому их оценки продолжительности жизненного цикла и периодичности участия самок в размножении практически представляют собой, по сути, такой же «популяционный срез», как и по результатам добычи котиков в море.

Таким образом, до настоящего времени долгосрочных исследований жизненного цикла котиков никто не проводил. С 1982 года нами была организована большая работа по изучению особенностей размножения морских котиков на Северном лежбище о. Беринга. Были проведены работы по изучению материнского вклада у котиков, влияния на его величину возраста, массы и размеров тела матери, изучался рост и выживаемость детёнышей в зависимости от материнских параметров и другие вопросы [Boltnev et al., 1998; Boltnev, York, 2001; Болтнев, 2011]. По результатам этих работ мы высказали предположение о существовании у морских котиков индивидуальных жизненных репродуктивных стратегий, обусловленных *r-K*-отбором на внутривидовом уровне [Болтнев, 2011, 2016, 2017]. Однако собранная нами параллельно с проведением выше указанных работ база по многолетнему чтению меток на самках котиков до сих пор не была проанализирована. Поэтому целью данной работы является анализ этой базы данных с целью изучения основных параметров жизненной стратегии самок котиков, таких как продолжительность жизни, возраст полового созревания, репродуктивный вклад и периодичность размножения самок котиков. Особое внимание мы планируем уделить проблеме индивидуальной изменчивости параметров жизненного цикла, которые «обеспечивают материалом» внутривидовой *r-K*-отбор у северных морских котиков.

Следует подчеркнуть, что проследить весь жизненный цикл меченых котиков, от первого размножения до полного исчезновения с лежбища, позволяют сильно развитый хоминг — возврат на место рождения, и аллопатрия — возврат самок на место первых родов [Kenyon, Wilke, 1953; Kenyon, 1960].

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ

Методика сбора и обработки материала, включая вопросы верификации и достоверности получаемых результатов, подробно описана в отдельной работе [Болтнев и др., 2022]. Здесь лишь кратко подчеркнём

некоторые особенности обработки материала, необходимые для понимания результатов анализа.

Чтение меток на котиках проводилось в течение гаремного периода с конца июня до начала августа в 1982–2014 гг. на Северном лежбище о. Беринга. Метки читали с помощью зрительных труб – ЗРТ-457М с 30-ти и 60-кратным увеличением, а также с помощью полевых биноклей из передвижного наблюдательного пункта (ПНП). В отдельные годы чтение меток продолжалось в течение всего августа и первой недели сентября.

В работе использовались метки, прочитанные два раза и более – вторая встреча самки, независимо произошла она в течение ли текущего репродуктивного периода или следующего, считалась подтверждением правильности чтения номера и серии метки. Поскольку наблюдения за мечеными самками были начаты в 1982 году, то в данной работе использовались только меченые самки из поколений 1979 года и младше (до 1997 г.). Конечно, самок из поколения 1979 года мы не могли видеть на лежбище в 2-летнем возрасте, однако, если они были покрыты в 2 года, то обязательно выходили на лежбище в 3-летнем возрасте и были зарегистрированы наблюдателем. В 1990-х гг. мечение детенышей котиков проводилось в ограниченном количестве, пока в 1997 г. не приостановилось совсем по причине отсутствия меток.

Всего из поколений 1979–1997 гг. на Центральном участке Северного лежбища были встречены 676 меченых самок, которые за период наблюдений с 1982 по 2014 гг. регистрировались 2849 раз и при этом родили 1068 щенков. Подчеркнём, что в данной работе каждая встреча эквивалентна одному репродуктивному периоду (репродуктивному циклу), многократные

выходы самки в течение одного гаремного сезона в данной работе регистрировались как одна встреча.

При анализе материала первая встреча самки на гаремном лежбище без щенка считалась возрастом вступления её в размножение, или первым спариванием самки. Надо отметить, что часть самок первое спаривание может осуществлять в других местах и другое время [Владимиров и др., 1982; Владимиров, Лыскин, 1984], в т. ч. в море [Baker, 1989]. Поэтому, если при первой встрече самки она имела щенка, то возраст первого выхода на лежбище или первого спаривания такой самки относился нами к предыдущему году.

По материалам чтения меток нами были составлены первичные матрицы в виде таблиц, где по горизонтали указан возраст, в котором меченая самка выходила на гаремное лежбище, по вертикали – порядковый номер репродуктивного сезона для каждой самки (см. табл. 1). В табл. 2 те же обозначения возраста самок (по горизонтали) и номера сезона размножения (по вертикали), в которых у самки рождался щенок.

В обобщенном виде алгоритм подготовки матрицы (см. табл. 1) представлен на рис. 1. Первая встреча самки в том или ином возрасте (t_1) заносилась в первую графу таблицы в тот или иной столбец в соответствии с возрастом первой встречи (t_1). Повторюсь, если самка при первом обнаружении её наблюдателем уже имела щенка, то это считалось второй встречей (t_2), и она заносилась во вторую графу в столбец с возрастом (t_2), а первая встреча этой самки заносилась в первую графу в столбец, соответствующий возрасту ($t_2 - 1$).

Вторая встреча самки в возрасте t_n заносилась во вторую графу первичной табл. 1 в столбец с воз-

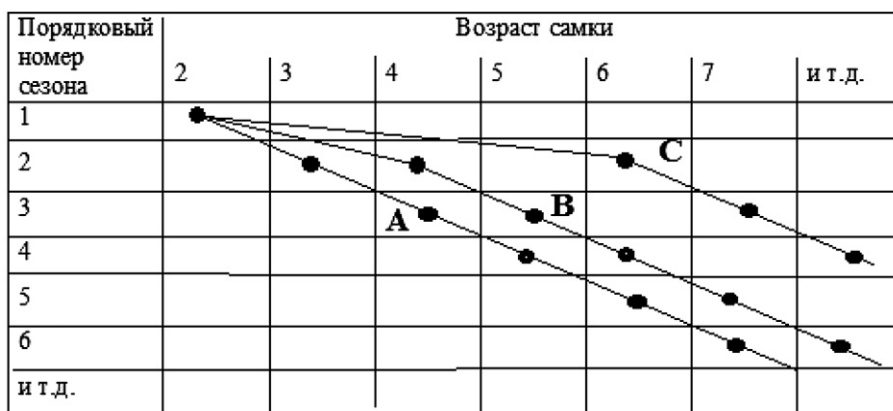


Рис. 1. Алгоритм занесения данных в матрицы: А – ежегодное размножение, В – пропуск 1-го сезона размножения, С – пропуск 4-х сезонов размножения

Fig. 1. Algorithm for entering data into matrices: A – annual breeding, B – skipping the 1st breeding season, C – skipping four breeding seasons

растом самки, равным t_n . При этом возраст самки может отличаться от возраста первой встречи (t_1) как на 1 год, так и на несколько лет. В первом случае самка не пропускает сезон размножения, в то время как во втором случае пропускает один или несколько сезонов размножения (см. рис. 1). Понятно, что вторая встреча у самки, пропустившей один или несколько сезонов размножения, будет без щенка — выход такой самки на лежбище объясняется готовностью её к следующему спариванию.

Аналогично заполнялись другие графы и столбцы первичной табл. 1 в соответствии с порядковым номером сезона размножения и возрастом, в котором самки выходили на лежбище.

Ячейки табл. 2 заполнялись в соответствии с возрастом и порядковым номером репродуктивного сезона, в котором рождены щенки у меченых самок.

Первичные матрицы были откорректированы с учетом коэффициентов мечения и коэффициентов потери меток в соответствие с разработанной нами ранее методикой [Болтнев и др., 2022]:

$$N = n \times K_m / K_{pm},$$

где n — фактическое число меченых самок; K_m — коэффициент мечения; K_{pm} — коэффициент потери меток.

В результате были подготовлены финальные матрицы, характеризующие выход самок на лежбище в течение жизненного цикла (табл. 1) и долю рожденных самками щенков в течение каждого их выхода на лежбище (табл. 2). Значения в табл. 1 даны в процентах к общей численности всех меченых самок, в табл. 2 — в процентах к общей численности рожденных щенков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Построение матрицы жизненного цикла

Все меченые самки были разнесены по ячейкам матрицы (табл. 1), где по горизонтали указан возраст от 2-х до 22 лет, по вертикали — порядковый номер репродуктивного сезона от 1-й встречи самки на гаремное лежбище, когда все они выходили для спаривания до 17-го сезона, до которого дожили лишь единицы самок. В таблице все значения даны в процентах к общей численности меченых самок. В первой графе таблицы показана первая встреча самок в том или ином возрасте — сумма долей этих самок равна 100% ($n_{\text{факт}} = 676$). В ячейках второй и последующих граф таблицы показаны повторные встречи этих самок на лежбище, характеризующие повторные репродуктивные сезоны для этих самок. Сумма значений по каждой графе, приведённая в последнем столбце та-

блицы, показывает убыль меченых самок с каждым последующим репродуктивным сезоном.

Аналогично построена матрица, показывающая рождение щенков, — все родившиеся щенки были разнесены по ячейкам в зависимости от возраста самки (матери) и порядкового номера репродуктивного сезона для этой самки, в котором она родила данного щенка (табл. 2). Понятно, что в первом для самок сезоне никто из них не рожал щенков. В каждой ячейке следующих граф табл. 2 дана доля рожденных щенков в процентах от общей численности щенков, рожденных самками в течение жизненного цикла ($n_{\text{факт}} = 1068$).

Число повторных репродуктивных сезонов у меченых самок

На рис. 2, построенном по материалам табл. 1–2, показано распределение меченых самок по количеству проведенных на лежбище репродуктивных сезонов, а также доля рожденных ими щенков от их общего числа.

Можно видеть, что доля самок, повторно выходящих на лежбище для размножения, быстро снижается с каждым последующим репродуктивным сезоном. Первые потери наблюдаются уже ко 2-му сезону — более 5% самок видимо погибли после первого оплодотворения (напомним, что потеря меток учтена применением соответствующих коэффициентов). К 5-му репродуктивному сезону среди меченых самок осталось менее половины (40,4%), к 10-му репродуктивному сезону в среднем из каждого поколения остаётся менее 10% самок, а к 14-му сезону — менее 1% (табл. 1; рис. 2).

Наибольшее количество щенков было рождено самками во время их второго репродуктивного сезона — 28%. К 5-му сезону доля рожденных щенков составила более двух третей (68,6%) от их общей численности. К 10-му сезону самки рожают 96,9% щенков, а к 14-му — 99,4% от их общего числа (табл. 2, рис. 2).

Возраст полового созревания самок

Возрастное распределение самок в первом и последующих выходах на лежбище дано на рис. 3, также построенном по данным в табл. 1–2. Напомним, возрастное распределение самок в первом их выходе на лежбище, соответствует возрастному распределению всех меченых самок, использованных в данной работе. Доля повторно выходящих на лежбище самок того или иного возраста суммирована в каждом повторном репродуктивном сезоне и графически изображена на рис. 3. На этом же рисунке показана доля щен-

Таблица 1. Расчётная матрица по результатам чтения меток на самках котиков из поколений 1979–1997 гг. на Центральном участке Северного лежбища (в % от общей численности меченых самок (n = 676))**Table 1.** Calculation matrix based on the results of reading tags on female fur seals from generations 1979–1997 in the Central section of the Northern rookery (in % of the total number of tagged females (n = 676))

Номер репродуктивного сезона (Ri).	Возраст самок, лет (t)																						Всего самок
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22		
1 (первое спаривание)	7,5	27,8	21,9	16,5	10,3	4,6	3,3	2,3	1	1,1	0,9	0,5	0,2	0,5	0,3	1,3							100 (n=676)
2 (первое деторождение)		4,2	22,8	21,2	14,8	11,3	5,9	3,5	3,2	1,1	1,9	1,1	0,3	0,4	1,3	0,2	1,4						94,6
3			2,5	12	15,5	11,4	9,8	4,3	3,8	2,5	1,2	1,6	0,6	0,5		1,4	0,5						67,6
4				2,6	8,7	11,1	8,7	8	3,9	3,1	2,5	0,6	1,3	0,4	0,7		0,7						52,3
5					1,5	6,8	8,2	6,3	6,6	2,7	3,2	1,8	0,8	0,5		0,6	0,6	0,8					40,4
6						1,3	4,4	6,6	6,7	5,7	2,9	3,3	1,7	1,5	0,4	0,2	0,2		0,3				35,2
7							1	3,3	3,7	6,1	4,6	2,2	1,5	2,1	1,8	0,2		0,6		0,3			27,4
8								0,2	3	3,1	4,3	3,1	2,2	1,4	1	0,7	0,9						19,9
9										2,1	2,4	2,9	2,7	2,1	1,2	1,1	0,4	1					15,9
10											1,1	1,2	2,4	1,6	0,6	1,1		1,1	0,3				9,4
11												0,4	1,2	1,2	0,9	0,2	0,2						4,1
12													0,5	0,5	0,8	0,6	0,2						2,6
13														0,2	0,4	0,2	0,5						1,3
14															0,2			0,3		0,3			0,8
15																0,2			0,3				0,5
16																				0,3			0,3
17																					0,3		0,3

Таблица 2. Число рождённых щенков (в % от их общей численности) в зависимости от возраста самки и порядкового номера сезона размножения**Table 2.** The number of puppies born (in % of their total number) depending on the age of the female and the ordinal number of the breeding season

Номер репродук- тивного сезона (<i>Ri</i>).	Возраст самок, лет (<i>t</i>)																						Рожде- но щен- ков в %
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22		
1																							
2		0,4	10,7	6,8	3,9	2,4	1,6	0,2	0,5	0,1	0,5	0,3			0,2		0,4					28,0	
3			0,7	3,6	4,2	2,7	2,3	0,7	0,9	0,3	0,1	0,2	0,2		0,2	0,1						16,2	
4				0,9	4,4	2,4	2,6	1,6	0,9	0,5	0,4	0,2	0,5	0,1								14,5	
5					0,5	1,9	2,9	1	1,3	0,4	0,9	0,5				0,2		0,4				10,0	
6						0,5	2,4	1,9	1,6	1,2	0,5	0,9	0,2	0,3								9,5	
7							0,2	1	1,8	2,3	0,8	0,2	0,2	0,3	0,4			0,2		0,2		7,6	
8									1,3	0,5	1,7	0,8	0,2	0,2	0,1		0,1					4,9	
9									0,1	0,3	0,7	0,9	0,7	0,5	0,3	0,4		0,7				4,6	
10											0,2	0,5	0,4	0,4		0,1			0,2			1,8	
11												0,1	0,3	0,3	0,2	0,1						1,0	
12													0,2	0,2	0,3	0,3	0,1					1,1	
13														0,1	0,2							0,3	
14															0,1			0,1				0,2	
15																0,1						0,1	
16																				0,1		0,1	
17																					0,1	0,1	
Рождено щенков		0,4	11,4	11,3	13	9,9	12	6,4	8,4	5,6	5,8	4,6	2,9	2,4	2	1,3	0,6	1,4	0,2	0,3	0,1	100 (n = 1068)	

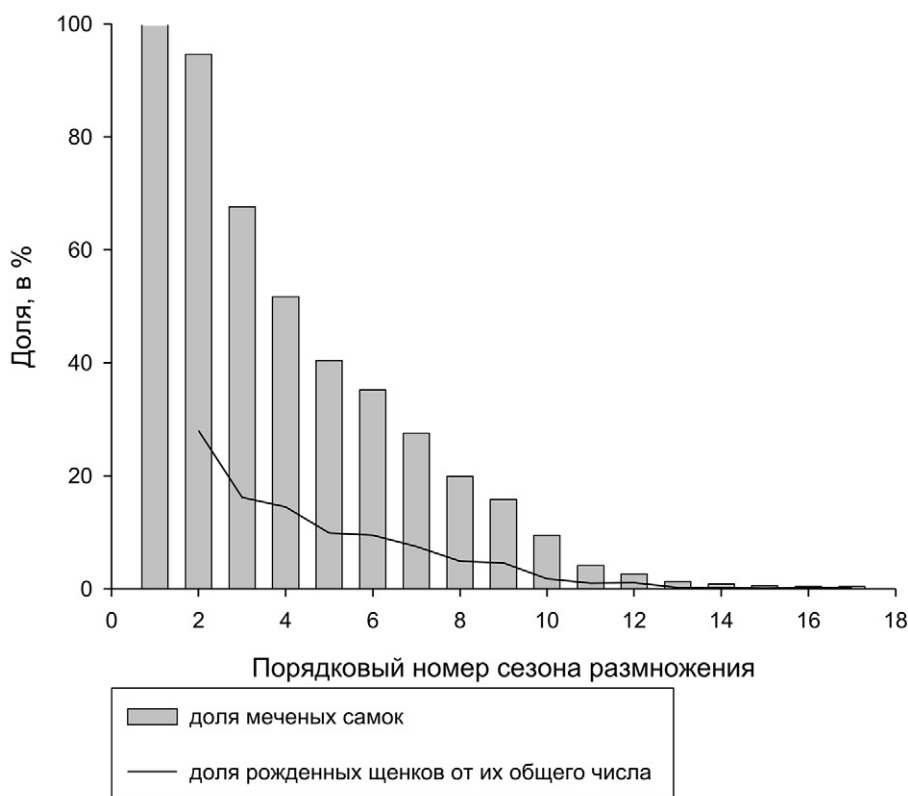


Рис. 2. Естественная убыль меченых самок ($n = 676$; повторных встреч = 2849) в течение жизненного цикла, а также доля рождённых щенков от их общего числа ($n = 1068$)

Fig. 2. Natural loss of tagged females ($n = 676$; repeated encounters = 2849) during the life cycle, as well as the proportion of born puppies from their total number ($n = 1068$)

ков (от их общего числа), рождённых самками в каждом возрасте.

В первой графе табл. 1 и на рис. 3 можно видеть долю впервые зарегистрированных на гаремном лежбище самок того или иного возраста. Напомним, что первая встреча самки рассматривается нами как возраст её вступления в размножение (первое спаривание), что свидетельствует о готовности самок к размножению в физиологическом отношении.

Именно готовность в физиологическом отношении заставляет 2-леток выходить на лежбище, которые впервые появляются обычно уже в конце гаремного периода и покрываются секачами в это время. Численность их невысокая (около 7,5% от числа меченых самок), доля рождённых ими щенков ещё меньше (0,4%) по причине их физической незрелости.

Массовое половое созревание характерно для самок 3-х-4-х лет, доля которых среди впервые выходящих на лежбище составляет 27,8 и 21,9%, соответственно. Достаточно высока доля созревающих самок в возрасте 5-ти – 6-ти лет (26,8% суммарно), но доля впервые вышедших на лежбище для первого спаривания 7–8-летних самок суммарно достигает 7,9%.

О половом созревании самок морских котиков в возрасте 2-х – 8-ми лет известно достаточно давно [см. Кузин, 2014; Craig, 1964]. Однако первое появление на лежбище наблюдалось и для самок 9–17-летнего возраста, доля которых составила в сумме 8,1% от общего числа меченых животных.

Наиболее продуктивный возраст самок

На рис. 3 повторные выходы меченых самок суммированы для каждого возраста отдельно; здесь также дана доля рождённых самками щенков по каждому возрасту отдельно. По высоте столбцов можно судить о роли самок того или иного возраста в общем воспроизводстве популяции. Доля 3-х – 4-летних самок на лежбище ещё невелика, поскольку не все из них являются половозрелыми. Но уже доля 5- – 6-летних самок на лежбище достигает максимальных величин, затем постепенно снижается к 15–19 годам (рис. 3). Самок из поколений 1979–1997 гг. старше 22-х лет на лежбище мы не наблюдали.

Вклад в размножение у 3-летних самок, покрытых в 2-летнем возрасте, незначителен – за период

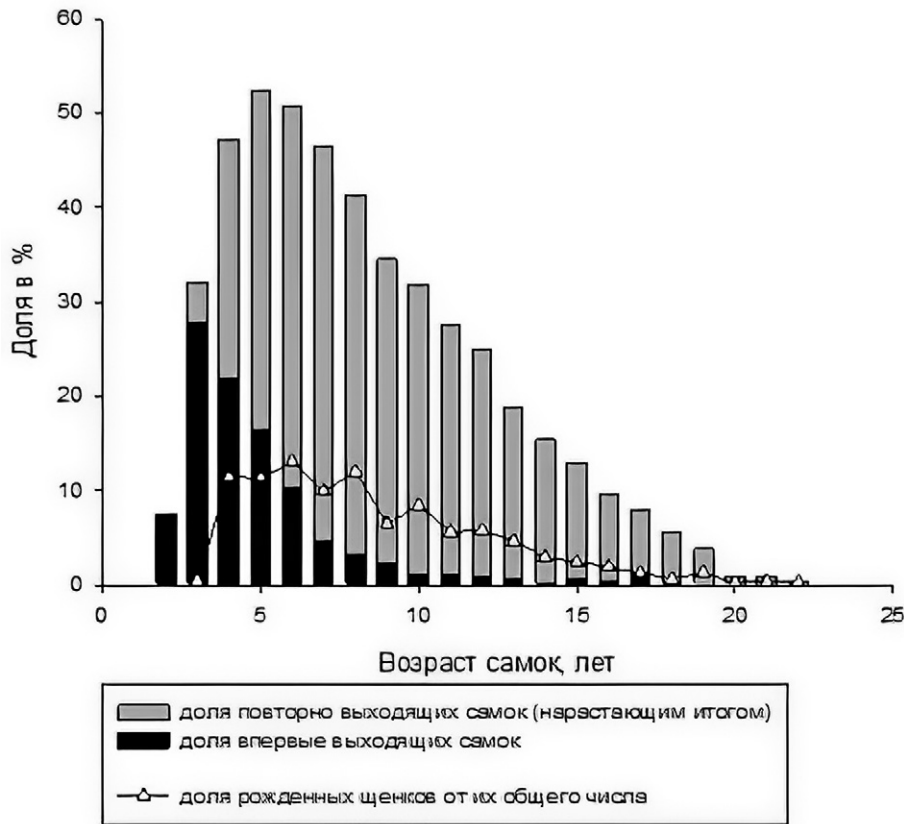


Рис. 3. Возрастное распределение самок в первом ($n = 676$) и последующих их выходах на лежбище (нарастающим итогом, $n = 2849$), а также доля рожденных щенков самками разного возраста ($n = 1068$)

Fig. 3. Age distribution of females in the first ($n = 676$) and subsequent visits to the rookery (cumulative total, $n = 2849$), as well as the proportion of puppies born to females of different ages ($n = 1068$)

наблюдений трёхлетки родили лишь 0,4% щенков. 4-х – 8-летние самки, преимущественно в течение 2-го – 7-го репродуктивных сезонов, рожают от 9,9 до 13% щенков, что в сумме составляет 57,6% щенков. 9-ти – 13-летние самки, преимущественно в течение 2-го – 11-го репродуктивных сезонов, рожают от 4,5 до 8,4% или суммарно 30,8% щенков. Самки старшего возраста (14-ти – 19-летки) размножаются в течение 2-го – 15-го сезонов и рожают от 0,6 до 3,0% щенков или суммарно – 10,3%. И, наконец, 20-ти – 22-летки в течение 7-го – 17-го сезонов рожают суммарно 0,9%.

Таким образом, наиболее продуктивным возрастом самок морских котиков следует считать возраст от 4-х до 13-ти лет – самки в этом возрасте рожают 88,4% щенков, спариваясь и размножаясь в течение 11 репродуктивных сезонов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализируя матрицу выхода самок на лежбище в гаремный период в течение всего жизненного цикла, мы получили информацию по следующим биологическим параметрам – возрасту полового созревания

самок, продолжительности жизненного цикла, возрастной характеристике воспроизводства, в том числе по пропускам репродуктивных сезонов самками.

Возраст полового созревания самок

Наши данные о вступлении самок в размножение в возрасте 2-х – 8-ми лет (табл. 1; рис. 3) в целом соответствуют сложившимся у исследователей представлениям о возрасте полового созревания котиков [Craig, 1964; York, 1983; Владимиров, 1998; Кузин, 2014 и др.].

Первое же появление на лежбище самок в возрасте 9–17 лет пока объяснить трудно. Вероятнее всего этот результат следует считать артефактом, связанным с организационными особенностями исследований. Обычно мы проводили чтение меток в течение гаремного периода, который заканчивается в начале августа. Изредка чтение меток проводилось до конца августа или начала сентября. Согласно нашим наблюдениям и имеющимся в литературе сведениям, молодые, впервые вступающие в размножение, самки выходят на лежбище как раз в конце гаремного периода

и даже после распада гаремов в конце августа – сентябре и могут в это время покрываться секачами [Владимиров, Лыскин, 1984; Владимиров, 1998].

Как мы указывали ранее северный морской котик имеет один из самых высоких уровней материнских затрат – самки рожают детёнышей по массе, достигающих 14–15% от массы матери, причём, у молодых мелких самок это соотношение достигает 20% [Boltnev et al., 1998; Boltnev & York, 2001; Болтнев, 2011].

Можно предположить, что часть самок не были зарегистрированы нами по той или иной причине при их первом появлении на лежбище в молодом (2-х – 3-х-летнем) возрасте. Если они были покрыты секачами в этом возрасте, то вероятность нарушения беременности у них весьма высока из-за их физической незрелости. Причём, если нарушение беременности происходит на поздних стадиях беременности, то это может привести к остановке развития плода, его кальцинации в матке и выбыванию самки из размножения на длительный период [Craig, 1964].

Не исключено также, что нарушения репродуктивной функции могут быть связаны не только с ранним вступлением самок в размножение, но и с воздействием негативных условий среды обитания. Однако фактов для таких выводов у нас пока не имеется.

Продолжительность жизненного цикла и воспроизводство

В поколениях 1979–1997 гг. более 88% щенков были рождены самками 3–13 лет; к 19 годам, когда рождается 99,1% щенков, деторождение практически заканчивается. Максимальный возраст для самок этих поколений определен в 22 года. Мы не можем быть уверены в их гибели после этого возраста, но в старшем возрасте меченые самки этих поколений на лежбище не регистрировались.

Об окончании воспроизводства у котиков после 22-х-летнего возраста сообщают и другие исследователи [Владимиров, 1998; Кузин, 2014]. Однако единично мы встречали самок с детенышами и в возрасте 23–27 лет, относящихся, правда, к более ранним поколениям 1960-х – 1970-х годов.

Исследователи чаще всего пользуются лишь одной характеристикой жизненного цикла – его максимальной продолжительностью, при этом из поля зрения упускают такую важную его черту, как индивидуальная изменчивость. Индивидуальная изменчивость продолжительности жизненного цикла проявляется в быстром «исчезновении» меченых самок в каждом последующем репродуктивном сезоне, что хорошо показывает рис. 2 и табл. 1: менее 5% самок провели на лежбище более 10 сезонов размножения,

примерно треть самок выходили на лежбище более 6 раз, около половины – более 4 раз и примерно треть самок выходила на лежбище 2–3 раза, после чего больше никогда не появлялась на лежбище в гаремный период. При этом, почти половина (44,2%) щенков рождается в течение 2-го – 3-го выходов самки на лежбище, более 95% щенков рождается в течение 2-го – 9-го выходов и лишь около 5% щенков самки рожают в течение 10–17 выходов на лежбище.

На основании этих данных можно заключить, что часть меченых самок имела значительно меньшую продолжительность жизненного цикла, чем максимальная, установленная нами в данной работе.

Пропуск сезона размножения

Надо отметить, что понимание пропуска сезонов размножения у морских котиков можно было бы логически обосновать из известных данных о доле беременных и яловых самок по результатам научно-экспериментальной добычи животных в море, проводимых странами-участницами четырехсторонней Конвенции по сохранению морских котиков Северной части Тихого океана. Результаты этих исследований широко публиковались, в том числе в монографиях [см., например, Кузин, 2014].

Причины пропуска размножения самками кроются, на наш взгляд, в высоких затратах на размножение, которые у самок морских котиков, по нашей оценке, являются самыми высокими среди млекопитающих [Boltnev et al., 1998; Boltnev, York, 2001; Болтнев, 2011]. Восполнение энергетических затрат на воспроизводство будет в сильной степени зависеть от доступности кормовых ресурсов, которые подвержены не только естественной флуктуации вслед за изменениями условий окружающей среды, но и находятся под мощным давлением со стороны современного высокоэффективного рыболовства.

Таким образом, в данной работе мы привели сведения о возрасте вступления у северных морских котиков, продолжительности их жизненного цикла, количестве рожденных щенков в жизненном цикле и индивидуальной изменчивости этих параметров. Мы также обратили внимание на частые пропуски размножения самками котиков, причиной чего являются их высокие затраты на размножение [Boltnev, York, 2001; Болтнев, 2011].

В заключение необходимо отметить, что приведенные в статье показатели рождаемости и индивидуального репродуктивного успеха самок являются конкретной характеристикой рассматриваемых поколений котиков, которая зависит не только от внутрипопуляционных факторов, но и от факторов внешней

среды, включающих и условия промыслового использования вида. Изменчивость репродуктивного вклада самок котиков разных поколений мы постараемся рассмотреть в следующих работах.

Кроме того, определённая вариация в результатах оценки рассмотренных параметров жизненного цикла котиков наблюдается и в зависимости от методики их расчётов (в частности, по фактическому материалу или с учётом коэффициентов мечения и потери меток). Однако эта вариация не скрывает общие тенденции в изменении этих параметров, которые представлены в данной работе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность за активную помощь в сборе материала сотрудникам Камчатского филиала ВНИРО — Г.А. Нестерову, К.Н. Плоскову, А.И. Стусу, О.В. Болтневой, И.А. Блохину, Н.Ю. Шпигальской, С.Н. Шпигальскому, А.А. Генералову, С.В. Фомину, О. Белонович, В.С. Никулину, Е.Г. Мамаеву, а также многим студентам российских университетов и временным лаборантам, участвовавшим в полевых работах на лежбищах морских котиков о. Беринга.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках Госзадания ФГБНУ «ВНИРО».

ЛИТЕРАТУРА

- Болтнев А.И. 2011. Северный морской котик командорских островов. М.: ВНИРО. 264 с.
- Болтнев А.И. 2016. Морские млекопитающие в экосистеме: популяционная структура вида как следствие г/К-отбора // Тез. докл. 9-й Межд. конф. «Морские млекопитающие Голарктики», г. Астрахань, 31.10–5.11. 2016. С. 14–15 (рус., англ.).
- Болтнев А.И. 2017. Внутривидовой г/К-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. Новые подходы к анализу результатов мечения и чтения меток на морских котиках в целях изучения их жизненного цикла // Труды ВНИРО. Т. 188. С. 78–86.
- Владимиров В.А. 1998. Структура популяций и поведение северных морских котиков // Северный морской котик: систематика, морфология, экология, поведение. В 2-х частях / Соколов В.Е., Лисицына Т.Ю., Аристов А.А. (ред.). М.: Наука. С. 555–722.
- Владимиров В.А., Лыскин Н.Н. 1984. Новые данные по размножению и структуре популяций северных морских котиков (*Callorhinus ursinus* L.) // Зоологический журнал. Т. 63. Вып. 12. С. 1883–1890.
- Владимиров В.А., Лыскин Н.Н., Садовов В.Н. 1982. Некоторые результаты исследований биологии морских котиков на Урьлем лежбище о. Медного в 1978–1981 гг. М.: ВНИРО. 76 с.
- Кузин А.Е. 2014. Северный морской котик. Владивосток. Изд-во ТИНРО-Центр. 492 с.
- Baker J.D. 1989. Aquatic copulation in the northern fur seal, *Callorhinus ursinus* // Northwest. Nat. V. 70. N 2. P. 238–240.
- 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.
- Braendle, C.A. Heyland, T. Flatt. 2011. Integrating mechanistic and evolutionary analysis of life history variation // Mechanisms of Life History Evolution. The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs. Oxford: Oxford University Press. P. 3–10.
- Craig, A. M. 1964. Histology of reproduction and the estrus cycle in the female fur seal *Callorhinus ursinus* // J. of the Fisheries Board of Canada. V. 21. № 4. P. 773–811.
- Ellis B.J., Figueredo A.J., Brumbach B.H., Schlomer G.L. 2009. Fundamental Dimensions of Environmental Risk. The Impact of Harsh versus Unpredictable Environments on the Evolution and Development of Life History Strategies // Human Nature. V. 20. № 2. P. 204–268.
- Hammerl M. 2017. Life History Strategy. Eine relevante Variable soziologischer Forschung // ResearchGate: <https://www.researchgate.net/publication/320134518>
- Kaplan, H.S., Gangestad, S.W. 2005: Life History Theory and Evolutionary Psychology // The Handbook of Evolutionary Psychology / D.M. Buss (ed.). John Wiley & Sons, Inc. P. 68–95.
- Kenyon K.W. 1960. Territorial behavior and homing in the Alaska fur seal // Mammalia. V. 24, № 3. P. 431–444.
- Kenyon K.W., Wilke F. 1953. Migration of the northern fur seal, *Callorhinus ursinus* // J. of Mammalogy. V. 34. № 1. P. 86–98.
- Stearns S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas // Quart. Rev. Biol. V. 51. P. 3–47.
- Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford Univ. Press, London XII. 249 pp.
- Stearns S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations and prospectes // Naturwissenschaften. V. 87. P. 476–486.
- Voland, E. 2013: Soziobiologie. Die Evolution von Kooperation und Konkurrenz. Heidelberg // Springer Spektrum. Springer Hirzel Verlag. 236 pp.
- Lander R.H. 1979. Fur seal growth // Preliminary analysis of pelagic fur seal data collected by the United States and Canada during 1958–1974. NOAA Tech. Mem. NMFS F/NWR-37, Alaska Fisheries Research Center, Seattle. 247 p.
- Lander R.H. 1981. A life table and biomass estimate for Alaskan fur seals // J. Fish. Res. V. 1. P. 55–70.

- Lander, R. H. 1980. Summary of Northern Fur Seal Data and Collection Procedures. Vol. 1: Lund Data of the United States and Soviet Union (Excluding Tug and Recovery Records). NOAA Tech. Mem. nmfs 1-/NWC-3. Alaska Fisheries Research Center. Seattle. V. 2: Eastern Pacific Pelagic Data of the United States and Canada (Excluding Fur Seals Sighted). NOAA Tech. Mem. nmfs F/Nwr-4, Alaska Fisheries Research Center, Seattle.
- York A.E. 1983. Average age at first reproduction of the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 40, N 2. P. 121–127.

REFERENCES

- Boltnev A.I. 2011. Northern fur seal of the Commander Islands. Moscow: VNIRO Publish. 264 p.
- Boltnev A.I. 2016. Marine mammals in the ecosystem: population structure of species resulted from r/K-selection // Collect. Scientific Papers the 9th Inter. Conf. «Marine mammals of the Holarctic» Astrakhan, Russia 31 October – 05 November, 2016. P. 76–84.
- Boltnev A.I. 2017. Intraspecific r/K-selection in the northern fur seal // Trudy VNIRO. T. 168. P. 4–13.
- Boltnev A.I., Mikhailov A.I., Boltnev E.A., Kornev S.I. 2022. New approaches to the analysis of the results of tagging and tag reading on fur seals in order to study their life cycle // Trudy VNIRO. V. 188. P. 78–86.
- Vladimirov V.A. 1998. Population structure and behavior of northern fur seals // Northern fur seal: systematics, morphology, ecology, behavior. In 2 parts. / Sokolov V.E., Litsitsina T. Yu., Aristov A.A. (ed.). Moscow: Nauka. P. 555–722.
- Vladimirov V.A., Lyskin N.N. 1984. New data on reproduction and population structure of northern fur seals (*Callorhinus ursinus* L.) // Zoologicheskij zhurnal. T. 63. Iss. 12. P. 1883–1890.
- Vladimirov V.A., Lyskin N.N., Sadov V.N. 1982. Some results of studies of the biology of fur seals at the Urili rookery on Medny Island in 1978–1981. Moscow: VNIRO Publish. 76 p.
- Kuzin A.E. 2014. Northern fur seal. Vladivostok: TINRO-center Publish. 492 p.
- Baker J.D. 1989. Aquatic copulation in the northern fur seal, *Callorhinus ursinus* // Northwest. Nat. V. 70. N 2. P. 238–240.
- 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.
- Braendle, C.A. Heyland, T. Flatt. 2011. Integrating mechanistic and evolutionary analysis of life history variation // Mechanisms of Life History Evolution. The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs. Oxford: Oxford University Press. P. 3–10.
- Craig, A. M. 1964. Histology of reproduction and the estrus cycle in the female fur seal *Callorhinus ursinus* // J. of the Fisheries Board of Canada. V. 21. № 4. P. 773–811.
- Ellis B.J., Figueredo A.J., Brumbach B.H., Schlomer G.L. 2009. Fundamental Dimensions of Environmental Risk. The Impact of Harsh versus Unpredictable Environments on the Evolution and Development of Life History Strategies// Human Nature. V. 20. № 2. P. 204–268.
- Hammerl M. 2017. Life History Strategy. Eine relevante Variable soziologischer Forschung//ResearchGate: <https://www.researchgate.net/publication/320134518>
- Kaplan, H.S., Gangestad, S.W. 2005: Life History Theory and Evolutionary Psychology // The Handbook of Evolutionary Psychology /D.M. Buss (ed.). John Wiley & Sons, Inc. P. 68–95.
- Kenyon K.W. 1960. Territorial behavior and homing in the Alaska fur seal // Mammalia. V. 24, № 3. P. 431–444.
- Kenyon K.W., Wilke F. 1953. Migration of the northern fur seal, *Callorhinus ursinus* // J. of Mammalogy. V. 34. № 1. P. 86–98.
- Stearns S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas // Quart. Rev. Biol. V. 51. P. 3–47.
- Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford Univ. Press, London XII. 249 pp.
- Stearns S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations and prospectes // Naturwissenschaften. V. 87. P. 476–486.
- Voland, E. 2013: Soziobiologie. Die Evolution von Kooperation und Konkurrenz. Heidelberg// Springer Spektrum. Springer Hirzel Verlag. 236 pp.
- Lander R.H. 1979. Fur seal growth // Preliminary analysis of pelagic fur seal data collected by the United States and Canada during 1958–1974. NOAA Tech. Mem. NMFS F/NWR-37, Alaska Fisheries Research Center, Seattle. 247 p.
- Lander R.H. 1981. A life table and biomass estimate for Alaskan fur seals // J. Fish. Res. V. 1. P. 55–70.
- Lander, R. H. 1980. Summary of Northern Fur Seal Data and Collection Procedures. Vol. 1: Lund Data of the United States and Soviet Union (Excluding Tug and Recovery Records). NOAA Tech. Mem. nmfs 1-/NWC-3. Alaska Fisheries Research Center. Seattle. V. 2: Eastern Pacific Pelagic Data of the United States and Canada (Excluding Fur Seals Sighted). NOAA Tech. Mem. nmfs F/Nwr-4, Alaska Fisheries Research Center, Seattle.
- York A.E. 1983. Average age at first reproduction of the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 40, N 2. P. 121–127.

*Поступила в редакцию 26.08.2022 г.
Принята после рецензии 17.11.2022 г.*