



## Промысловые виды и их биология

# Репродуктивный вклад самок морских котиков в связи с возрастом полового созревания

А.И. Болтнев<sup>1</sup>, Е.А. Болтнев<sup>1</sup>, С.И. Корнев<sup>2</sup>

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

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

E-mail: aboltnev@vniro.ru

**Цель:** выяснить основные параметры жизненного цикла и репродуктивный вклад самок в зависимости от возраста их полового созревания.

**Метод:** анализ мечения металлическими метками детёнышей морских котиков и возврата меток, полученного методом чтения меток на живых котиках с помощью оптических приборов. Чтение меток проводилось в 1982–2014 гг. в течение гаремного периода на Центральном участке Северного лежбища (о. Беринга).

**Новизна:** впервые получены данные по репродуктивному вкладу самок морских котиков в течение жизненного цикла в связи с их возрастом полового созревания.

**Результаты:** рождение щенков у раносозревающих (в 2–3 года) 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. Раносозревающие самки рожают в течение жизненного цикла около 40% от общего числа рождённых мечеными самками щенков, причём, большую часть из них (31%) – в возрасте до 8 лет. Среднесозревающие (в 4–5 лет) самки рожают практически столько же щенков (39,7%), однако доля рождённых щенков у этих самок распределена более равномерно в течение жизненного цикла. У поздносозревающих (в 6–7 лет) самок и самок, выходящих на лежбище в возрасте 8+ лет, репродуктивный вклад ниже – они рожают 13,4% и 6,3% щенков, соответственно, а возраст, в котором происходит рождение щенков, выше – преимущественно 11 лет и старше.

**Ключевые слова:** северный морской котик, мечение и чтение металлических меток, жизненный цикл; возраст полового созревания, репродуктивный вклад в популяцию рано-, средне- и поздносозревающих самок.

## Reproductive investment in female fur seals in relation with age of puberty

Alexander I. Boltnev<sup>1</sup>, Evgeny A. Boltnev<sup>1</sup>, Sergej I. Kornev<sup>2</sup>

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

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

**Purpose:** To find out the main parameters of the life cycle and the reproductive contribution of females depending on the age of their puberty.

**Method:** Analysis of metal tagging in fur seal pups and tag return obtained by reading tags on live fur seals using optical instruments. Reading marks was carried out in 1982–2014 during the harem period on the Central site of the Northern rookery (Bering Island).

**Novelty:** For the first time, data have been obtained on the reproductive contribution of female fur seals during the life cycle in relation to their age of puberty.

**Results:** The birth of puppies in early maturing (at 2–3 years old) females is shifted to an earlier age, their life cycle is shorter, natural loss after the first fertilization is higher, they miss more breeding seasons during the life cycle. During the life cycle, early maturing females give birth to about 40% of the total number of puppies born by tagged females, and most of them (31%) are under the age of 8 years. Medium maturing (at 4–5 years old) females give birth to almost the same number of puppies (39.7%), however, the proportion of puppies born in these females is distributed more evenly over the life cycle. In late-maturing (at 6–7 years old) females and females entering the rookery at the age of 8+ years, the reproductive contribution is lower – they give birth to 13.4% and 6.3% of puppies, respectively, and the age at which puppies are born is higher – mostly 11 years and older.

**Keywords:** northern fur seal, tagging and tag's reading, life cycle, age of puberty, reproductive contribution to the population of early, medium and late maturing females.

## ВВЕДЕНИЕ

Воспроизводство – одна из основополагающих функций живых организмов. Траты на воспроизводство – наиболее значительные траты организма после завершения постнатального роста и достижения по-

ловой зрелости. Поэтому особи обычно накапливают необходимое для воспроизводства количество энергии в течение иногда длительного времени. Очевидно, что естественный отбор будет благоприятствовать максимально приспособленным организмам, относи-

тельный вклад которых в будущее популяции наиболее высок. Этот вклад определяется особенностями жизненного цикла, оказывающими непосредственное влияние на плодовитость и выживаемость особей. Иными словами, в животном мире в популяциях множества видов встречаются особи с разнообразными жизненными циклами, естественный отбор будет благоприятствовать тем из них, которые имеют самую высокую суммарную репродуктивную ценность, которую можно выразить в количестве потомков, произведённых за весь жизненный цикл. Текущее размножение часто подавляет выживаемость, рост или будущее размножение, поскольку организм располагает ограниченными ресурсами [Fisher, 1958].

Основные потребности животного — это сохранение и формирование собственной жизни от рождения до успешного воспроизводства, то есть питание, самозащита, обитание в группе, накопление ресурсов и статуса для успешности выбора партнёра, поиска и лояльности партнёра, и, как конечная цель, успешное выращивание потомства. Поэтому важно изучить весь жизненный цикл индивида — от его рождения до смерти, описывая возрастные или стадийные модели созревания, воспроизводства, выживания и смерти с целью понимания как естественный отбор формирует организмы для достижения репродуктивного успеха [Kenrick et al., 2010].

С процессом накопления репродуктивной энергии связаны такие параметры животных как возраст полового созревания и вступления в воспроизводство, степень развития родительской заботы о потомстве, пропуск воспроизводства в целях собственного выживания и др. Подробные исследования жизненного цикла и его сравнение у разных видов животных позволили Мак-Артуру и Уилсону [MacArthur, Wilson, 1967] высказать гипотезу о *K*- и *r*-стратегиях, первая из которых характерна организмам в устойчивых популяциях с предельной плотностью, вторая — быстро-размножающимся организмам во флуктуирующих популяциях.

Дальнейшее развитие гипотезы *K*- и *r*-отбора выразилось в развитии теории стратегий жизненного цикла (*Life History traits/strategies*, или *LHS*), которая предполагает, что в течение жизни особей энергия и ресурсы распределяются либо на соматический рост и поддержание функций тела, либо на воспроизводство. На протяжении всей жизни особи постоянно возникают моменты, когда благотворное изменение одного из этих признаков влечёт за собой вредное изменение другого [Stearns, 1976, 1992, 1989, 2000]. Компромиссы между этими параметрами формируют набор стратегий жизненного цикла — от стратегии

«быстрой жизни», связанной с такими параметрами как быстрый рост и раннее созревание, интенсивное размножение и короткая продолжительность жизни, до стратегии «медленной жизни», характеризующейся замедленным ростом, поздним созреванием и поздним вступлением в размножение, «медленным» размножением и большей продолжительностью жизни [Stearns 1983; Stearns et al., 2008]. Все организмы как бы распределяются вдоль этого «быстро-медленного континуума» [Sæther, Bakke 2000; Sæther et al., 2004; Salguero-Gómez et al., 2016]. Фактически теория *LHS* с надвидового уровня перевела исследование жизненного цикла животных на внутривидовой уровень, когда исследователи рассматривают индивидуальные особенности жизненного цикла животных одного вида.

В настоящее время, для многих исследователей целью изучения жизненного цикла стало стремление понять, может ли выбор индивидом той или иной стратегии оптимизировать набор характеристик жизненного цикла, чтобы увеличить свой репродуктивный успех [Braendle et al., 2011]. Исследования теории *LHS* и многообразных вариаций компромиссов между параметрами жизненного цикла в попытках выяснить, как все живые существа решают одни и те же проблемы, широко проводились с конца прошлого века [Volland, 2013; Kaplan, Gangestad, 2005; Ellis et al., 2009 и др.].

При всём многообразии жизненных стратегий исследователи подчёркивают, что по всем таксонам затраты на размножение приводят к снижению выживаемости [Boonekamp et al., 2014; Dijkstra et al., 1990; Koivula et al., 2003; Maklakov et al., 2017]; что стратегия «медленного жизненного цикла» (*K*-стратегия) снижает зависимость видов от колебаний окружающей среды, уменьшая ежегодные колебания выживаемости взрослых животных [Gaillard and Yoccoz, 2003]; что пропуск размножения позволяет особям использовать в течение жизненного цикла несколько случаев размножения, что снижает риск нарушения репродуктивной функции, когда условия окружающей среды неблагоприятны в течение нескольких лет [Bulmer, 1985; Tuljapurkar et al., 2009; Tuljapurkar 2013]. Было также показано, что механизмы, лежащие в основе пластичности репродуктивного усилия, могут быть поведенческими или физиологическими — индивиды могут «решить» не размножаться в неблагоприятные годы и пропустить возможности для размножения [Bull, Shine 1979; Pilastro et al., 2003; Skj Skraasen et al., 2012]. Отдельные особи могут также «регулировать» размер выводка [Boyce, Perrins, 1987; Baker et

al., 2015] или резорбировать ооциты [Moore, Attisano, 2011; Attisano et al., 2013].

На сегодняшний день большинство исследований, в которых изучалось влияние окружающей среды на изменение жизненного цикла, сосредоточили своё внимание на межвидовом уровне [Bielby et al., 2007; Forcada et al., 2008; Morris et al., 2008], и очень немногие исследования проверили выше указанные теоретические предсказания на внутривидовом уровне [Semlitsch et al., 1990; Nevoux et al., 2010].

Изучение репродуктивных параметров в жизненном цикле проводилось также у ластоногих. Так, роль возраста вступления в размножение в эволюции жизненных стратегий у морских слонов изучали Крис Остхейзен с соавторами [Oosthuizen et al., 2019]. Они показали, что репродуктивные издержки зависят от возраста вступления в размножение, но эта зависимость может перекрываться индивидуальными различиями. У перворожавших всегда была более низкая вероятность выживания, чем у половозрелых нерожавших и многорожавших самок того же возраста, что и перворожавшие. Однако модели, учитывающие устойчивую демографическую неоднородность самок, показали, что компромисс между первым размножением и выживанием проявлялся только у «низкокачественных» особей, составляющих 35% популяции. Представленная авторами модель показывает, что индивидуальная изменчивость является определяющим фактором при выборе типа компромисса между возрастом вступления в размножение у морских слонов и другими жизненными параметрами – выживаемость, рост и развитие, будущее размножение [Oosthuizen et al., 2019].

Деспрез с соавторами [Desprez et al., 2017] и МакМахон с соавторами [McMahon et al., 2017] также подтвердили более высокую роль индивидуальной изменчивости репродуктивных стратегий в популяции южных морских слонов на о. Маккуори. Для самок «более низкого качества» характерен частый пропуск размножения, в то время как «высококачественные» самки дают основную массу потомства, которое пополняет размножающуюся популяцию. По их данным, самки морского слона на о. Маккуори использовали пропуск размножения в качестве тактики для компенсации высоких репродуктивных затрат в интересах выживания и повышения общего репродуктивного вклада в течение жизненного цикла.

Аналогично, на о. Амстердам «высококачественные» самки субантарктических морских котиков составляют лишь одну треть изученной популяции, но производят более двух третей жизнеспособного потомства [Beauplet, Guinet, 2007].

В России аналогичные исследования проводились на Командорских о-вах на северном морском котике *Callorhinus ursinus* (L., 1758), для которого подробно была описана высокая индивидуальная вариация размерно-весовых параметров, которая отмечалась при рождении и сохранялась в течение всей жизни. Было показано, что котики имеют наивысший среди млекопитающих уровень материнского инвестирования в потомков в пренатальный период – масса новорождённых котиков составляет в среднем 14–15% от материнской массы при вариации от 10 до 20% [Boltnev et al., 1998; Boltnev, York, 2001; Болтнев, 2011]. Высокий уровень материнских затрат заставляет самок котиков оптимизировать траты энергии на другие функции. Так, для снижения затрат на теплообогрев беременные самки уходят на зимовку в южные воды Северной Пацифики, распределяясь преимущественно по изотерме +15°C. Возвращение на лежбище самки для размножения зависит от её физического состояния – самки вынуждены соотносить выгоду раннего доступа к высокопродуктивным районам, в которых располагаются их лежбища, с возможностями направлять часть энергии на терморегуляцию. Поэтому более крупные и старые самки, имея больше резервов и больше возможностей по терморегуляции, выходят на лежбище раньше и, соответственно, раньше получают доступ к кормовым ресурсам. Более высокая изменчивость в сроках выхода на лежбище молодых самок по сравнению со старыми самками свидетельствует о том, что и среди молодых самок часть особей размножается раньше и раньше получает доступ к кормовым ресурсам [Болтнев, 2008, 2017; Boltnev, 2017].

Другим примером оптимизации репродуктивных затрат является пропуск самками размножения в последующие годы в случае, если они не успевают восстановиться после текущего размножения. Это было отмечено не только для морских котиков [Болтнев, 2011], но и для гренландского тюленя [Черноок, Болтнев, 2008].

Кроме того, было установлено, что зависимость между материнским вкладом в потомков у котиков и материнским размером имеет асимптотический вид, а между материнским вкладом и возрастом – квадратический вид. Другими словами, материнский вклад в потомков увеличивается с увеличением материнской массы до 40–42 кг и остаётся на достигнутом уровне у более крупных самок. Вклад в потомков увеличивается у матерей до 13-летнего возраста, затем снижается. Снижение материнского вклада у старых самок объясняется меньшей выживаемостью животных с максимальным вкладом в потомков. При этом

материнский возраст и размеры объяснили лишь около трети изменчивости размеров новорождённых потомков. Две трети изменчивости материнского вклада в потомка относятся к неопределённой (индивидуальной) изменчивости. То есть количество ресурсов, направляемых самкой в потомка, на две трети зависит не от возраста и размера самки, а от её индивидуальных способностей направлять то или иное количество энергии потомку и от способности потомка принять то или иное количество материнских ресурсов [Boltnev & York, 2001; Болтнев, 2011, 2017].

Северный морской котик является удобным объектом исследования индивидуальной изменчивости параметров жизненного цикла, поскольку в период размножения большая часть популяции находится на береговых лежбищах. Большие возможности по изучению различных сторон биологии котиков предоставило многолетнее мечение детёнышей котиков, проводимое с середины прошлого века по решению четырёхсторонней Комиссии по сохранению котиков северной части Тихого океана (1957–1984). Благодаря многолетнему мечению и возврату меток были получены уникальные данные по районам зимовки котиков, путям их миграций [Чугунков, 1966; Wada, 1969; Кузин, Панина, 1977; Kajimura, 1980<sup>1</sup>; Челноков, 1982; Болтнев, 1989; Bigg, 1990 и др.]. Предложенная Ф.Г. Челноковым методика чтения меток с помощью оптических приборов позволила выяснить возрастную структуру размножающихся животных, возрастные особенности привала котиков на лежбище, продолжительность нахождения их на гаремном лежбище и периодичность перемещений между берегом и морем, а также возрастные особенности материнского инвестирования в потомство [Владимиров, Лыскин, 1984; Владимиров, 1998; Болтнев, 2011 и др.].

Вместе с тем до настоящего времени не предпринимались попытки прослеживания полного жизненного цикла самок морских котиков и изучения особенностей их воспроизводства. База данных по возврату меток с помощью метода чтения меток на живых котиках, собранная нами в 1982–2014 гг. на Северном лежбище острова Беринга, позволила нам проследить полный жизненный цикл самок котиков из поколений 1979–1997 гг. и оценить некоторые их репродуктивные показатели. По материалам исследования нами были построены матрицы жизненного цикла, содержащих сведения о возрасте самок котиков, коли-

честве их выходов на лежбище в гаремный период и количестве рождённых ими детёнышей. Показана индивидуальная изменчивость по возрасту первого выхода самок на лежбище, количеству выходов самок на лежбище в жизненном цикле и количеству рождённых ими детёнышей [Болтнев и др., 2022 а, б].

В данной работе мы анализируем выше указанную базу данных по возврату меток на предмет зависимости репродуктивного вклада самок морских котиков в течение жизненного цикла от возраста их полового созревания и первого выхода на лежбище для спаривания

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика сбора и обработки материала подробно описана в отдельной работе [Болтнев и др., 2022], в которой мы показали, что, несмотря на достаточно высокую степень неопределённости при чтении меток на котиках с помощью оптических приборов, материал возврата меток является репрезентативным и позволяет получать достоверные оценки репродуктивных параметров в их жизненном цикле.

Кратко повторим те моменты, которые относятся к данной статье.

Чтение меток на котиках проводилось в течение гаремного периода с конца июня до начала августа в 1982–2014 гг. на Северном лежбище о. Беринга. Самки, встреченные на лежбище 1 раз, в расчёт не принимались. Всего было прочитано 676 меток на самках котиков из поколений 1979–1997 гг., которые были встречены на лежбище 2 и более раз. Всего за период наблюдений эти самки были встречены 2849 раз, при этом каждая встреча эквивалентна одному репродуктивному периоду, в котором принимала участие меченая самка. Многократные выходы самки в течение одного гаремного сезона регистрировались как одна встреча (участие в одном репродуктивном периоде).

В данной статье материал для анализа группировался по возрасту первой встречи самок на лежбище. При этом первая встреча самки на гаремном лежбище считалась возрастом её полового созревания или возрастом вступления её в размножение (первым спариванием). Надо отметить, что часть самок может впервые покрываться в осенний период и иногда в море [Владимиров, 1998; Baker, 1989]. Поэтому, если при первой встрече самки наблюдателем она имела щенка, то возраст первого выхода на лежбище или первого спаривания такой самки относился нами к предыдущему году. Для удобства возраст первой регистрации на лежбище 2-х — 8-летних самок мы будем считать возрастом её полового созревания.

<sup>1</sup> Kajimura H. 1980. Distribution and migration of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) in the eastern Pacific // H. Kajimura, R. A. Lander, M. A. Perez, and A. E. York (eds). Further analysis of pelagic fur seal data collected by the United States and Canada during 1958–74 (Unpubl. rep.). P. 4–19.

При анализе материала мы создавали по две матрицы для каждого возраста полового созревания самок (первой их регистрации) отдельно – матрицу повторного выхода самок на лежбище и матрицу рождения щенков, методика подготовки этих матриц подробно описана ранее [Болтнев и др., 2022 а]. В матрицах по вертикали указывался возраст повторного появления самки на лежбище или рождения щенка, по горизонтали – порядковый номер репродуктивного сезона. Окончательные показатели, характеризующие продолжительность жизненного цикла, периодичность выхода самок на лежбище, периодичность размножения и количество рождённых детёнышей, рассчитывались с учётом коэффициентов мечения и потери меток [Болтнев и др., 2022 б].

Долю пропущенных сезонов размножения рассчитывали по доле самок различных групп (по скорости полового созревания), вышедших на лежбище во втором репродуктивном периоде, с разницей от 1 года до  $t$  лет:

$$P = \frac{\sum_{t=1}^{15} N_t}{\sum_{t=1}^{15} N_t + N_0} \times 100\%,$$

где:  $P$  – доля пропущенных сезонов, в %;  $t$  – количество пропущенных сезонов размножения,  $1 \leq t \leq 15$ ;  $N_t$  – доля самок, пропустивших  $t$  сезонов;  $N_0$  – доля самок, не пропускающих размножение на следующий год после первого спаривания.

В дальнейшем материал группировался по скорости полового созревания самок: к раносозревающим самкам относили самок, впервые выходящих на лежбище в 2–3 года. Средняя масса и длина тела у этих самок немногим превышает таковые показатели се-голеток в конце периода молочного вскармливания

[Болтнев, 2011], поэтому считать их физически зрелыми животными нет оснований. К среднесозревающим относили самок, впервые вышедших на лежбище в возрасте 4-х – 5-ти лет. Средняя масса и длина тела самок этих возрастов уже ближе к таковым взрослых животных, однако, рост котиков в этом возрасте ещё продолжается и заканчивается примерно к 7-ми – 8-ми годам [Болтнев, 2011; Кузин, 2014]. По этой причине к поздносозревающим относили самок, впервые зарегистрированных на лежбище в возрасте 6–7 лет. Самки, впервые зарегистрированные в возрасте 8 лет и старше, сгруппированы в отдельную категорию.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Как мы уже упоминали выше, для каждой группы самок были построены матрицы жизненного цикла и матрицы рождения детёнышей по принципам, описанным в предыдущей статье [Болтнев и др., 2022 б]. На основе анализа этих матриц были построены табл. 1–2 и рис. 1–2, которые характеризуют связь некоторых параметров жизненного цикла с возрастом полового созревания самок.

### *Возраст полового созревания самок и доля рождённых ими щенков*

Наибольший репродуктивный успех в жизненном цикле имели раносозревающие и среднесозревающие самки, которые родили соответственно 40,6% и 39,7% щенков от общего числа щенков, рождённых мечеными самками (табл. 1). Вклад поздносозревающих самок в воспроизводство популяции составил 13,4% щенков за весь жизненный цикл. И, наконец, вклад в общее воспроизводство популяции самок, впервые зарегистрированных на лежбище в возрасте 8 лет и старше, составил 6,3% щенков в течение их жизненного цикла (табл. 1).

**Таблица 1.** Доля (%) рождённых щенков самками в течение жизненного цикла в связи с возрастом их полового созревания по материалам 1979–1997 гг.

**Table 1.** The proportion (%) of puppies born by females during the life cycle in connection with the age of their puberty based on the materials of 1979–1997

Возраст первого выхода самок на гаремное лежбище	Возраст самок, в котором были рождены щенки					Всего рождено щенков
	3–4 года	5–6 лет	7–8 лет	9–10 лет	11 лет и старше	
2–3 года	11,8	10,4	8,7	4,6	4,9	40,4
4–5 лет		13,9	8,2	6,8	10,8	39,7
6–7 лет			4,9	2,2	6,5	13,6
8 лет и старше				1,2	5,1	6,3
Всего	11,8	24,3	21,8	14,8	27,3	100,0

### Возрастное изменение рождаемости для разных групп самок

Графически вклад самок в общее воспроизводство популяции для каждой из выше указанных групп самок представлен на рис. 1.

На рис. 1 можно видеть, что раносозревающие самки имели сильно выраженную тенденцию рожать щенков в более раннем возрасте (3-х – 8-ми лет), в течение которых они рождали более трёх четвертей рождённых ими детёнышей.

Среднесозревающие самки также рожали чуть больше половины щенков (суммарно 22,1% от всех рождённых щенков) в возрасте 5-ти – 8-ми лет и в первые несколько репродуктивных циклов после созревания, после чего доля рождённых щенков этими самками в каждом возрасте постепенно снижалась, но была выше таковой для других групп самок вплоть до 16-летнего возраста.

Позднесозревающие самки рожали примерно треть щенков в возрасте 7-ми – 8-ми лет (или 4,9% от общего числа щенков, рождённых всеми самками). После 7-ми – 8-ми лет доля рождённых щенков снижалась, однако позднесозревающие самки размножались дольше всех других групп самок – до 22-летнего возраста.

И, наконец, самки, впервые вышедшие на лежбище в возрасте 8 лет и старше, имели в целом наиболее низкий вклад в общее воспроизводство популяции – он несколько возрастал к 12-ти – 13-летнему возрасту, затем вновь снижался на уровень менее 1% (рис. 1).

### Продолжительность жизненного цикла у рано-, средне- и позднесозревающих самок

Максимальная продолжительность жизненного цикла наблюдалась у позднесозревающих самок – последняя встреча впервые вышедшей на лежбище в 6 лет самки была в течение её 17-го репродуктивного сезона в 22-летнем возрасте. На втором месте по максимальной продолжительности жизненного цикла были раносозревающие самки и самки, впервые вышедшие на лежбище в 8+ лет, – представитель этих двух групп самок последний раз встречали в 19-летнем возрасте – в их 15-й и 9-й репродуктивные сезоны соответственно. И, наконец, среднесозревающие самки последний раз встречались со щенками в 17-летнем возрасте в их 13-м репродуктивном сезоне (табл. 2).

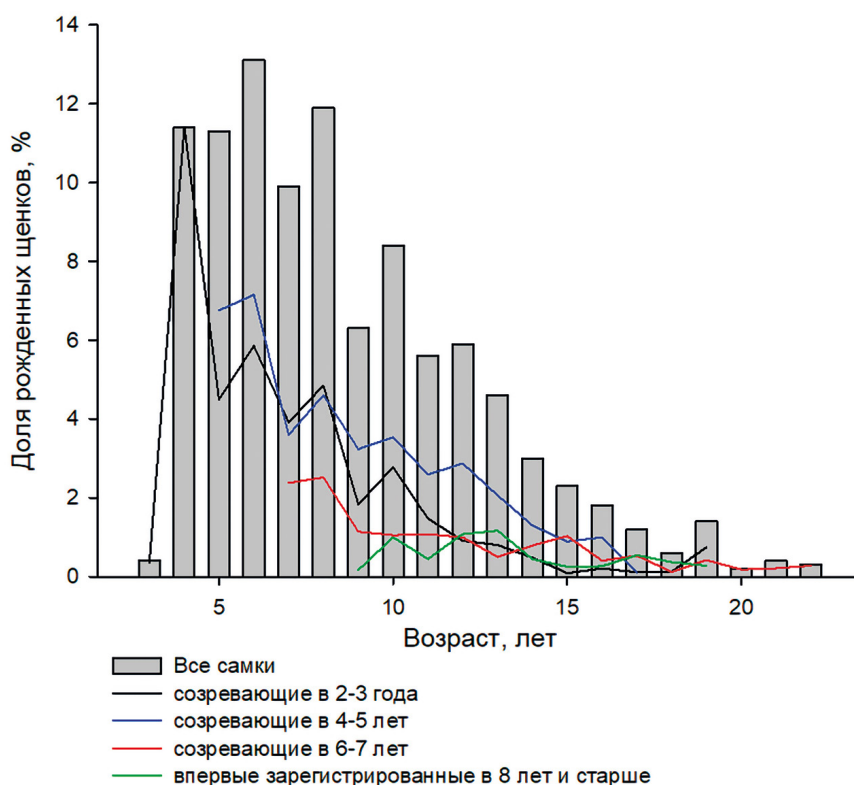


Рис. 1. Вклад в общее воспроизводство популяции рано-, средне- и позднесозревающих самок в течение их жизненного цикла

Fig. 1. Contribution to the total reproduction of the population of early, medium and late maturing females during their life cycle

**Таблица 2.** Некоторые параметры жизненного цикла самок в связи с возрастом их полового созревания (первого выхода на лежбище)

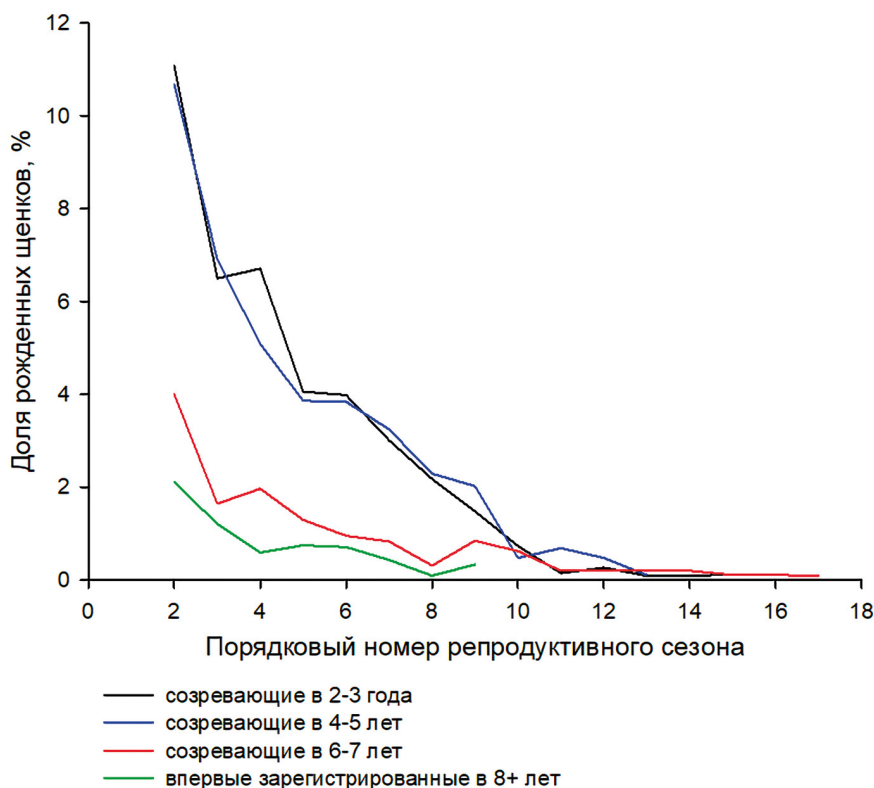
**Table 2.** Some parameters of the life cycle of females in connection with the age of their puberty (the first visit to the rookery)

Возраст полового созревания (первого выхода на лежбище)	Доля ежегодно выходящих на лежбище самок		Максимальное количество проведённых самками сезонов размножения		Средняя убыль самок после 1-го спаривания, %	Возраст последней встречи самки со щенком, лет
	В % от общего числа самок	Доля рождённых щенков* в %	Без пропуска	Кол-во пропущенных сезонов, в %		
2–3 года	0,52	57	14	42,2	33,2	19
3–4 года	0,64	74	12	32,9	17,3	17
6–7 лет	0,73	73	16	25,2	24,8	22
8+ лет	0,73	73	5	25,7	33,6	19

Примечание: \* – в % от общего числа щенков, рождённых самками, созревающими в данном возрасте.

На рис. 2 показана доля рождённых самками детёнышей в каждом последующем после первого спаривания сезоне размножения. Можно видеть, что алгоритм рождения щенков по сезонам примерно одинаков для всех групп самок. Во втором и третьем репродуктивном сезоне рано-, средне- и поздносозревающие самки рожают чуть менее половины щенков (41–44%) от числа рождённых каждой группой самок в их жизненном цикле; лишь самки, вышедшие впервые для спаривания в 8 лет и старше, рожают более

половины всех щенков (53%). В 4-м и 5-м репродуктивном сезоне самки рожают также примерно равные доли щенков (21,5–26,7%). Но к 10-му репродуктивному сезону рано- и среднесозревающие самки рожают соответственно 96,5% и 95,6% щенков от рождённых ими в жизненном цикле, в то время как поздносозревающие самки – лишь 86,9% щенков. Самки, впервые спаривавшиеся в 8 лет и старше, после 9-го репродуктивного сезона прекратили размножаться (рис. 2).



**Рис. 2.** Доля рождённых щенков рано-, средне- и поздносозревающими самками в течение их жизненного цикла (по сезонам размножения)

**Fig. 2.** Proportion of puppies born to early, medium and late maturing females during their life cycle (by breeding season)

### *Пропуск размножения самками*

В течение жизненного цикла без пропусков сезонов размножались лишь 52% раносозревающих самок и рожали при этом 57% щенков от числа всех щенков, рождённых раносозревающими самками. Доля ежегодно размножающихся самок росла у среднесозревающих (64%), и поздносозревающих самок (73%), доля рождённых ими щенков также была выше (73 и 74%, соответственно), по сравнению с раносозревающими самками. У самок, впервые спаривающихся в 8+ лет, эти показатели были такие же, как у поздносозревающих самок (табл. 2).

Суммарная доля пропущенных сезонов размножения была максимальна (42,2%) у раносозревающих самок и снижалась с увеличением возраста полового созревания (табл. 2). Самки, впервые зарегистрированные на лежбище в 8 лет и старше, проводили меньше репродуктивных сезонов на лежбище, но доля пропущенных сезонов у них была также минимальна, как и у поздносозревающих самок (табл. 2).

### *Ежегодная смертность самок*

Средняя убыль после первого спаривания максимальна у раносозревающих самок и самок, впервые спаривавшихся в 8 лет и старше, она составила 33,2–33,6% соответственно. У среднесозревающих она минимальная (17, 3%) и несколько повышается (до 24,8%) у поздносозревающих самок (табл. 2). В дальнейшем темп убыли самок по сезонам размножения остаётся примерно одинаковым у самок всех групп, так что к 10 репродуктивному сезону самки группы 8+ лет прекращают появляться на лежбище, раносозревающих самок остаётся менее 2%, среднесозревающих 3% и чуть больше поздносозревающих – 3,6%.

## **ОБСУЖДЕНИЕ**

Таким образом, было установлено, что роль раносозревающих и среднесозревающих самок в воспроизводстве популяции максимальна – они дают в течение жизненного цикла до 80% потомков (табл. 1), причём, у первых проявляется тенденция более раннего рождения щенков по сравнению со всеми другими самками (рис. 1). Однако высокое репродуктивное усилие имеет свою стоимость, которая наиболее высока для раносозревающих самок, которые ещё не завершили своё физическое развитие. По этой причине жизненный цикл у большинства раносозревающих самок заканчивался рано – к 12–13 годам или к 10-му репродуктивному сезону, лишь единицы из них доживают до 19 лет (рис. 1–2). Кроме того, раносозревающие самки чаще других пропускают размножение,

а также смертность среди этих самок после первого спаривания выше, чем среди самок других категорий (табл. 2).

Среднесозревающие самки тоже чаще пропускают размножение, чем поздносозревающие, однако смертность после первого спаривания среди них ниже, чем среди всех других самок (табл. 2).

Вклад в общее воспроизводство популяции у поздносозревающих самок примерно в 3 раза ниже, чем в каждой из первых двух групп отдельно. То есть, преобладание в популяции рано- и среднесозревающих особей резко повышает репродуктивный потенциал популяции, который обеспечивает её быстрый рост в соответствующих условиях (низкая плотность популяции при благоприятном состоянии кормовой базы).

Особый интерес вызывают самки, впервые зарегистрированные в возрасте 8 лет и старше. Ранее мы предположили, что эта группа самок сформирована из группы раносозревающих самок, не замеченных нами на лежбище по той или иной причине, но, в результате физической незрелости, первое их спаривание в раннем возрасте привело к длительному нарушению репродуктивной функции и выбыванию из размножения на длительный срок [Болтнев и др., 2022 б].

Действительно, на основе построенных матриц для каждой по скорости полового созревания группы по описанной в данной статье методике, мы обнаружили, что среди раносозревающих самок второй выход на лежбище наблюдался в 10 лет для двухлеток и в 18 лет для трёхлеток. Однако разрыв между первым появлением на лежбище и вторым выходом наблюдался также и для части самок, созревающих в 4 года (второй выход в 8 лет), созревающих в 5 лет (второй выход в 15 лет), созревающих в 6 лет (второй выход в 12 лет), для созревающих в 7 лет (второй выход в 14 лет).

В этой связи можно предположить, что группа самок, впервые зарегистрированных нами на гаремном лежбище в возрасте 8 лет и старше, формировалась животными всех возрастных (по скорости созревания) групп, у которых происходили долговременные нарушения репродуктивной функции после первого спаривания. Причинами репродуктивных нарушений могут быть не только физическая неготовность молодых самок к высоким затратам на пренатальное развитие плода у котиков, о чём мы сообщали ранее [Boltnev, York, 2001; Болтнев, 2011]. Эти факты соответствуют также имеющимся в литературе сведениям о меньшем репродуктивном успехе перворожавших самок [Reiter, Le Boeuf, 1991; Pistorius et al., 2004, 2008; Oosthuizen et al., 2019].



Предположение, что мы могли не зарегистрировать первое появление этих самок по причине позднего их выхода на лежбище (в конце августа-сентябре), не противоречит имеющимся в литературе сведениям. Так, В.А. Владимиров [1998] сообщает, о выходе для первого спаривания 5–6-летних самок в конце августа, а 3-х – 4-летние самки даже в середине сентября. По его данным таких самок было до 30–35% среди 3-леток и около 20% – среди 4-леток. Надо отметить, что позднее оплодотворение не оказывает негативного влияния на размножение, поскольку из-за паузы у котиков имплантация оплодотворённой зиготы происходит в октябре-ноябре и регулируется температурой среды и длиной дня [York, Scheffer, 1997].

Таким образом, индивидуальная изменчивость по скорости созревания самок морских котиков является основой для «выбора» особями той или иной жизненной стратегии из континуума «быстрое – медленное» размножение [Stearns, 1983; Sæther, Bakke 2000; Sæther et al., 2004; Salguero-Gómez et al., 2016]. И хотя общие закономерности теории *LHS* на основе нашего материала у самок котиков проявляются, но отдельные характеристики жизненного цикла морских котиков несколько отличаются от теоретических предположений. Так, несмотря на то, что у подавляющего большинства раносозревающих самок жизненный цикл заканчивается к 12–13 годам, часть раносозревающих самок продолжает размножаться до 19 лет. С другой стороны, «быстро размножающиеся» раносозревающие самки пропускают больше репродуктивных сезонов, чем средне- и поздносозревающие самки.

По-видимому, роль индивидуальной изменчивости репродуктивных стратегий у животных выше, чем предполагает теория *LHS* как частный случай *r-K*-отбора на внутривидовом уровне. Возможно, стоит согласиться с предположениями ряда исследователей о существовании в популяции «высококачественных» самок, которые дают основную массу потомства, и самок «более низкого качества», которым характерен частый пропуск размножения [Desprez et al., 2017; McMahon et al., 2017]. Причём, эти «высококачественные» и «низкокачественные» самки, видимо, существуют внутри каждой из групп рано-, средне- и поздносозревающих самок. Однако эти вопросы требуют дополнительного исследования.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, массовое мечение детёнышей морских котиков на островных лежбищах позволило проследить воспроизводство самок в течение их жиз-

ненного цикла. Ранее мы показали, что, несмотря на высокий уровень неопределённости при организации возврата меток на лежбищах, полученный материал имеет достаточный уровень достоверности для характеристики размножения самок в течение их жизненного цикла [Болтнев и др., 2022а]. В следующей работе мы дали общую усреднённую характеристику жизненного цикла самок, включая возрастное изменение их первого выхода на лежбище для спаривания (возраст полового созревания), продолжительность жизненного цикла (возраст последней встречи на лежбище), периодичность размножения в течение жизненного цикла и общее количество рождённых детёнышей [Болтнев и др., 2022б].

В данной работе мы проанализировали репродуктивный вклад самок в популяцию в течение жизненного цикла в связи с их возрастом полового созревания. Мы показали, что раносозревающие (в 2–3 года) самки имеют меньшую продолжительность жизни, но их репродуктивный вклад в популяцию выше – они рожают в течение жизненного цикла более 40% от общего числа рождённых мечеными самками щенков, причём, три четверти из них в возрасте до 8 лет. Среднесозревающие (в 4–5 лет) самки рожают практически столько же щенков (39,7%), однако доля рождённых щенков у этих самок распределена более равномерно в течение жизненного цикла. Вклад в популяцию поздносозревающих (в 6–7 лет) самок и самок, выходящих на лежбище в возрасте 8+ лет, значительно ниже – они рожают 13,4% и 6,3%.

Очевидно, что возрастная структура вида будет определять текущее состояние популяции – преобладание среди размножающихся молодых самок (*r*-стратегов) приведёт к росту популяции, и наоборот, преобладание самок старшего возраста (*K*-стратегов) – к снижению воспроизводства. Роль *r-K*-отбора необходимо учитывать при анализе популяционной динамики. Так, было бы целесообразно проанализировать причины долговременного снижения численности популяции котиков на Прибыловских о-вах (США) с точки зрения нарушения соотношения *r-K*-стратегов среди размножающихся самок. Однако это вопрос дальнейших исследований.

## 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 г. Анализ материала и подготовка рукописи выполнена по личной инициативе без привлечения дополнительного финансирования.

## ЛИТЕРАТУРА

- Болтнев А.И. 1989. Смешиваемость и количественное распределение северных морских котиков по районам зимовки // Экология. № 5. С. 25–29.
- 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 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.
- 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., Лыскин Н.Н. 1984. Новые данные по размножению и структуре популяций северных морских котиков (*Callorhinus ursinus* L.) // Зоологический журнал Т. 63. № 12. С. 1883–1890.
- 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: Изд-во ТИНРО-центр. Вып. 1. С. 3–17.
- Кузин А.Е. 2014. Северный морской котик (2-е издание испр. и доп.). Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. 492 с.
- Челноков Ф.Г. 1982. Хоминг и распределение котиков на гаремных территориях Юго-Восточного лежбища о. Медный // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. Тез. докл. 8-го Всес. совещания. Астрахань. С. 401–403.
- Челноков Ф.Г. 1990. К оценке смешивания северных морских котиков на лежбищах Командорских островов // Морские млекопитающие. Тез. докл. X Всес. совещания по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих. М. С. 334–335.
- Чугунков Д.И. 1966. О локальности стад морских котиков, обитающих на островах Беринга и Медный // Известия ТИНРО. Т. 58. С. 15–21.
- Attisano, A. T. Tregenza, A. J. Moore, P. J. Moore. 2013. Oosorption and migratory strategy of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* // Anim. Behav. V. 86. P. 651–657.
- Baker J.D. 1989. Aquatic copulation in the northern fur seal, *Callorhinus ursinus* // Northwest. Nat. V. 70. No 2. P. 238–240.
- Baker J.A. Heins D.C., King R.W., Reyes M.L., Foster S. 2015. Life-history plasticity in female threespine stickleback // Heredity. V.115. P. 322.
- Beauplet G., Guinet C. 2007. Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: Larger is better // Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences. V.274. P. 1877–1883.
- Bielby J.G. M., Mace O.R. Bininda-Emonds P., Cardillo M., Gittleman J.L., Jones K.E., Orme C.D.L., Purvis A. 2007. The fast–slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation // American Nature. V.169. P. 748–757.
- Bigg M.A. 1990. Migration of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) off western North America. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. V. 1764. 64 pp.
- Boltnev A.I. 2008. The arrival of northern fur seal females in the rookery and duration of lactation// Marine mammals of the Holarctic: Coll. papers V Intern. Conf. Odessa, Ukraine. October 14–18. P. 95–100.
- Boltnev A.I. 2017. Marine mammals in the ecosystem: population structure of species resulted from r/K-selection // Marine mammals of the Holarctic: Coll. Papers IX Intern. Conf. Astrakhan, Russia, 31 October – 05 November, 2016. P. 76–84.
- 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. 1Maternal 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.
- Boonekamp J.J., Mulder G.A., Salomons H.M., Dijkstra C., Verhulst S. 2014. Nestling telomere shortening, but not telomere length, reflects developmental stress and predicts survival in wild birds // Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences. 281. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.3287>
- Boyce M.S., Perrins C.M. 1987. Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment // Ecology. V. 68. P. 142–153.
- Braendle C. Heyland A. Flatt T. 2011. Integrating mechanistic and evolutionary analysis of life history variation // Mechanisms of Life History Evolution. / T. Flatt, A. Heyland (ed.). The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs. Oxford: Oxford University Press. P. 3–10.
- Bull J.J., Shine R. 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction // American Nature. V. 141. P. 296–316.
- Bulmer M.G. 1985. Selection for iteroparity in a variable environment // American Nature. V. 126. P. 63–71.
- 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: Coll. papers V Intern. Conf. Odessa, Ukraine. October 14–18, 2008. P. 100–104.
- Desprez M., Gimenez O., McMahon C.R., Hindel M.A., Harcourt R.G. 2017. Optimizing lifetime reproductive output: Intermittent breeding as a tactic for females in a long-lived, multiparous mammal // J. Anim. Ecol. V. 87. P. 199–211.
- Dijkstra, C., Bult A., Bijlsma S., Daan S., Meijer T., Zijlstra M. 1990. Brood size manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parent survival // J. Anim. Ecol. V.59. P. 269–285.
- 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. No 2. P. 204–268.
- Fisher R.A. 1958. The Genetical Theory of Natural Selection. Dover, New York. 291 pp.

- Forcada J., Trathan P.N., Murphy E.J. 2008. Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation // *Global Change Biol.* V. 14. P. 2473–2488.
- Gaillard J.M., Yoccoz N.G. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? // *Ecology* V. 84. P. 3294–3306.
- 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.
- Kenrick D.T., Griskevicius V., Neuberg S.L., Schaller M. 2010: Renovating the Pyramid of Needs: Contemporary Extensions Built Upon Ancient Foundations// *Perspectives on Psychological Science.* V. 5. No 3. P. 292–314.
- Koivula M., Koskela E., Mappes T., Oksanen T.A. 2003. Cost of reproduction in the wild: Manipulation of reproductive effort in the bank vole // *Ecology* V. 84. P. 398–405.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography.* Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 203 p.
- Maklakov A.A., Carlsson H., Denbaum P., Lind M.I., Mautz B., Hinas A., Immler S. 2017. Antagonistically pleiotropic allele increases lifespan and late-life reproduction at the cost of early-life reproduction and individual fitness // *Proc. Royal Society B.* 284 (1856). 20170376.
- McMahon C.R., Harcourt R.G., Burton H.R., Daniel O., Hindell M.A. 2017. Seal mothers expend more on offspring under favourable conditions and less when resources are limited // *J. Anim. Ecol.* V. 86. P. 359–370.
- Moore P.J., Attisano A. 2011. Oosorption in response to poor food: complexity in the tradeoff between reproduction and survival // *Ecol. Evol.* V. 1. P. 37–45.
- Morris W.F., Pfister C.A., Tuljapurkar S., Haridas C.V., Boggs C.L., Boyce M.S., Bruna E.M., Church D.R., Coulson T., Doak D.F., Forsyth S., Gaillard J.-M., Horvitz C.C., Kalisz S., Kendall B.E., Knight T.M., Lee C.T., Menges E.S. 2008. Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability // *Ecology* V. 89. P. 19–25.
- Nevoux M., Forcada J., Barbraud C., Croxall J., Weimerskirch H. 2010. Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison // *Ecology* V.91. P. 2416–2427.
- Oosthuizen W.C., Postma M., Altwegg R., Nevoux M., Pradel R., Bester M.N., Nico de Bruyn P.J. 2019. Individual heterogeneity in life-history trade-offs with age at first reproduction in capital breeding elephant seals // *Popul. Ecol.* V. 61. No 4. P. 421–435.
- Pilastro A., Tavecchia G., Marin G. 2003. Long living and reproductive skipping in the fat dormouse // *Ecology* V.84. P. 1784–1792.
- Pistorius P.A., Bester M.N., Hofmeyr G.J.G., Kirkman S.P., Taylor F.E. 2008. Seasonal survival and the relative cost of first reproduction in adult female southern elephant seals // *Journal of Mammal.* V. 89. No. 3. P. 567–574.
- Pistorius P.A., Bester M.N., Lewis M.N., Taylor F.E., Campagna C., Kirkman S.P. 2004. Adult female survival, population trend, and the implications of early primiparity in a capital breeder, the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) // *J. Zool. (London).* V. 263. P. 107–119.
- Reiter J., Le Boeuf B.J. 1991. Life history consequences of variation in age at primiparity in Northern elephant seals // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 28. P. 153–160.
- Sæther B.E., Bakke Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate // *Ecology* V. 81. P. 642–653.
- Sæther B.E., Engen S., Moller A.P., Weimerskirch H., Visser M.E., Fiedler W., Matthysen E. 2004. Life-history variation predicts the effects of demographic stochasticity on avian population dynamics // *American Nature.* V. 164. No 6. P. 793–802.
- Salguero-Gómez R. Jones O.R., Jongejans E., Blomberg S.P., Hodgson D.J., Mbeau-Ache C., Zuidema P.A., de Kroon H., Buckley Y.M. 2016. Fast–slow continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 113. P. 230–235.
- Semlitsch R.D., Harris R.N., Wilbur H.M. 1990. Pedomorphosis in *Ambystoma talpoideum*: maintenance of population variation and alternative life history pathways // *Evolution.* V. 44 No 6. P. 1604–1613.
- Skjæraasen J.E., Nash R.D.M., Korsbrekke K., Fonn M., Nilsen T., Kennedy J., Nedreaas K.H., Thorsen A., Witthames P.R., Geffen A.J., Høie H., Kjesbu O.S. 2012. Frequent skipped spawning in the world's largest cod population // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 109. P. 8995–8999.
- Stearns S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas // *The Quarterly Review of Biology.* V.51. P. 3–47.
- Stearns S.C. 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals // *Oikos.* V. 41. P. 173–187.
- Stearns S.C. 1989. Tradeoffs in life-history evolution // *Funct. Ecol.* V. 3. P. 259–268.
- Stearns S.C. 1992. *The evolution of life histories.* Oxford Univ. Press. 262 pp.
- Stearns S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations and prospects // *Naturwissenschaften.* V. 87. P. 476–486.
- Stearns S.C., Allal N., Mace R. 2008. Life history theory and human development // *Foundations of evolutionary psychology.* / Crawford C., Krebs D. (Eds.). Psychology Press. P. 47–69.
- Tuljapurkar S. 2013. *Population dynamics in variable environments.* Springer-Verlag. 154 pp.
- Tuljapurkar S., Gaillard J.-M., Coulson T. 2009. From stochastic environments to life histories and back // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 364. P. 1499–1509.
- Voland E. 2013. *Soziobiologie. Die Evolution von Kooperation und Konkurrenz* // Heidelberg: Springer Spektrum. 268 pp.
- Wada K. 1969. Migration of the northern fur seals along the coast of Sanriku // *Bull. Tokai Reg. Fish. Lab.* No 59. P. 19–82.
- York A.E., Scheffer V.B. 1997. The timing of implantation in the northern fur seal // *J. Mammal.* V. 78. P. 674–683.

## REFERENCES

- Boltnev A.I. 1989. Mixing and quantitative distribution of northern fur seals by wintering areas // *Ecology.* No 5. P. 25–29. (in Russ.)
- 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 the northern fur seal // *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. Life cycle and reproduction rates of female fur seals based on the results of reading tags // *Trudy VNIRO.* V. 190. P. 95–104. (in Russ.)
- Vladimirov V.A. 1998. Structure of populations and behavior of northern fur seals // *Northern fur seal: systematics, morphology, ecology, behavior.* / Sokolov V.E., Litsitsina T.

- Yu., Aristov A.A. (ed.). In 2 parts. Moscow: Nauka. P. 555–722. (in Russ.)
- Vladimirov V.A., Lyskin N.N. 1984. New data on reproduction and population structure of northern fur seals (*Callorhinus ursinus* L.) // Zoologicheskij zhurnal. V. 63. Iss. 12. P. 1883–1890. (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: TINRO Publish. V. 1. P. 3–17. (in Russ.)
- Kuzin A.E. 2014. Northern fur seal: monograph. Vladivostok: TINRO-center Publish. 492 p. (in Russ.)
- Kuznetsov V.V. 2017. The impact of fishing on the structure of the population of the Caspian seal in a historical retrospective // Trudy VNIRO. V. 168. P. 14–25. (in Russ.)
- Chelnokov F.G. 1982. Homing and distribution of fur seals in the harem territories of the South-Eastern rookery of Copper Island // Study, protection and rac. use of marine mammals. Abstr. 8th All-Union. meeting Astrakhan. pp. 401–403. (in Russ.)
- Chelnokov F.G. 1990. Evaluation of mixing of northern fur seals on rookeries of the Commander Islands. // Marine mammals. Rep. All-Union meeting for the study, protection and rac. use of marine mammals, 10th. M., P. 334–335. (in Russ.)
- Chugunkov D.I. 1966. On the locality of herds of fur seals living on the islands of Bering and Medny // Izvestiya TINRO. V. 58. S. 15–21. (in Russ.)
- Attisano, A.T. Tregenza, A.J. Moore, P.J. Moore. 2013. Oosorption and migratory strategy of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* // Anim. Behav. V. 86. P. 651–657.
- Baker J.D. 1989. Aquatic copulation in the northern fur seal, *Callorhinus ursinus* // Northwest. Nat. V. 70. No 2. P. 238–240.
- Baker J.A. Heins D.C., King R.W., Reyes M.L., Foster S. 2015. Life-history plasticity in female threespine stickleback // Heredity. V.115. P. 322.
- Beauplet G., Guinet C. 2007. Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: Larger is better // Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences. V.274. P. 1877–1883.
- Bielby J.G. M., Mace O.R. Bininda-Emonds P., Cardillo M., Gittleman J.L., Jones K.E., Orme C.D.L., Purvis A. 2007. The fast–slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation // American Nature. V.169. P. 748–757.
- Bigg M.A. 1990. Migration of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) off western North America. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. V.1764. 64 pp.
- Boltnev A.I. 2008. The arrival of northern fur seal females in the rookery and duration of lactation// Marine mammals of the Holarctic: Coll. papers V Intern. Conf. Odessa, Ukraine. October 14–18. P. 95–100.
- Boltnev A.I. 2017. Marine mammals in the ecosystem: population structure of species resulted from r/K-selection // Marine mammals of the Holarctic: Coll. Papers IX Intern. Conf. Astrakhan, Russia, 31 October – 05 November, 2016. P. 76–84.
- 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. Zool. (Lond.). V. 254. P. 219–228
- Boonekamp J.J., Mulder G.A., Salomons H.M., Dijkstra C., Verhulst S. 2014. Nestling telomere shortening, but not telomere length, reflects developmental stress and predicts survival in wild birds // Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences. 281. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.3287>
- Boyce M.S., Perrins C.M. 1987. Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment // Ecology. V. 68. P. 142–153.
- Braendle C. Heyland A. Flatt T. 2011. Integrating mechanistic and evolutionary analysis of life history variation // Mechanisms of Life History Evolution. / T. Flatt, A. Heyland (ed.). The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs. Oxford: Oxford University Press. P. 3–10.
- Bull J.J., Shine R. 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction // American Nature. V. 141. P. 296–316.
- Bulmer M.G. 1985. Selection for iteroparity in a variable environment // American Nature. V. 126. P. 63–71.
- 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: Coll. papers V Intern. Conf. Odessa, Ukraine. October 14–18, 2008. P. 100–104.
- Desprez M., Gimenez O., McMahon C.R., Hindel M.A., Harcourt R.G. 2017. Optimizing lifetime reproductive output: Intermittent breeding as a tactic for females in a long-lived, multiparous mammal // J. Anim. Ecol. V. 87. P. 199–211.
- Dijkstra, C., Bult A., Bijlsma S., Daan S., Meijer T., Zijlstra M. 1990. Brood size manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parent survival // J. Anim. Ecol. V.59. P. 269–285.
- 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. No 2. P. 204–268.
- Fisher R.A. 1958. The Genetical Theory of Natural Selection. Dover, New York. 291 pp.
- Forcada J., Trathan P.N., Murphy E.J. 2008. Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation // Global Change Biol. V. 14. P. 2473–2488.
- Gaillard J.M., Yoccoz N.G. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? // Ecology V. 84. P. 3294–3306.
- 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.
- Kenrick D.T., Griskevicius V., Neuberg S.L., Schaller M. 2010: Renovating the Pyramid of Needs: Contemporary Extensions Built Upon Ancient Foundations// Perspectives on Psychological Science. V. 5. No 3. P. 292–314.
- Koivula M., Koskela E., Mappes T., Oksanen T.A. 2003. Cost of reproduction in the wild: Manipulation of reproductive effort in the bank vole // Ecology. V. 84. P. 398–405.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 203 p.
- Maklakov A.A., Carlsson H., Denbaum P., Lind M.I., Mautz B., Hinas A., Immler S. 2017. Antagonistically pleiotropic allele increases lifespan and late-life reproduction at the cost of early-life reproduction and individual fitness // Proc. Royal Society B. 284 (1856). 20170376.

- McMahon C.R., Harcourt R.G., Burton H.R., Daniel O., Hindell M.A. 2017. Seal mothers expend more on offspring under favourable conditions and less when resources are limited // *J. Anim. Ecol.* V. 86. P. 359–370.
- Moore P.J., Attisano A. 2011. Oosorption in response to poor food: complexity in the tradeoff between reproduction and survival // *Ecol. Evol.* V. 1. P. 37–45.
- Morris W.F., Pfister C.A., Tuljapurkar S., Haridas C.V., Boggs C.L., Boyce M.S., Bruna E.M., Church D.R., Coulson T., Doak D.F., Forsyth S., Gaillard J.-M., Horvitz C.C., Kalisz S., Kendall B.E., Knight T.M., Lee C.T., Menges E.S. 2008. Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability // *Ecology.* V. 89. P. 19–25.
- Nevoux M., Forcada J., Barbraud C., Croxall J., Weimerskirch H. 2010. Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison // *Ecology.* V. 91. P. 2416–2427.
- Oosthuizen W.C., Postma M., Altwegg R., Nevoux M., Pradel R., Bester M.N., Nico de Bruyn P.J. 2019. Individual heterogeneity in life-history trade-offs with age at first reproduction in capital breeding elephant seals // *Popul. Ecol.* V. 61. No 4. P. 421–435
- Pilastro A., Tavecchia G., Marin G. 2003. Long living and reproductive skipping in the fat dormouse // *Ecology.* V. 84. P. 1784–1792.
- Pistorius P.A., Bester M.N., Hofmeyr G.J.G., Kirkman S.P., Taylor F.E. 2008. Seasonal survival and the relative cost of first reproduction in adult female southern elephant seals // *Journal of Mammal.* V. 89. No. 3. P. 567–574.
- Pistorius P.A., Bester M.N., Lewis M.N., Taylor F.E., Campagna C., Kirkman S.P. 2004. Adult female survival, population trend, and the implications of early primiparity in a capital breeder, the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) // *J. Zool. (London).* V. 263. P. 107–119.
- Reiter J., Le Boeuf B.J. 1991. Life history consequences of variation in age at primiparity in Northern elephant seals // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 28. P. 153–160.
- Sæther B.E., Bakke Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate // *Ecology.* V. 81. P. 642–653.
- Sæther B.E., Engen S., Moller A.P., Weimerskirch H., Visser M.E., Fiedler W., Matthysen E. 2004. Life-history variation predicts the effects of demographic stochasticity on avian population dynamics // *American Nature.* V. 164. No 6. P. 793–802.
- Salguero-Gómez R., Jones O.R., Jongejans E., Blomberg S.P., Hodgson D.J., Mbeau-Ache C., Zuidema P.A., de Kroon H., Buckley Y.M. 2016. Fast–slow continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 113. P. 230–235.
- Semlitsch R.D., Harris R.N., Wilbur H.M. 1990. Paedomorphosis in *Ambystoma talpoideum*: maintenance of population variation and alternative life history pathways // *Evolution.* V. 44 No 6. P. 1604–1613.
- Skjæraasen J.E., Nash R.D.M., Korsbrekke K., Fonn M., Nilsen T., Kennedy J., Nedreaas K.H., Thorsen A., Witthames P.R., Geffen A.J., Høie H., Kjesbu O.S. 2012. Frequent skipped spawning in the world's largest cod population // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 109. P. 8995–8999.
- Stearns S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas // *The Quarterly Review of Biology.* V. 51. P. 3–47.
- Stearns S.C. 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals // *Oikos.* V. 41. P. 173–187.
- Stearns S.C. 1989. Tradeoffs in life-history evolution // *Funct. Ecol.* V. 3. P. 259–268.
- Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford Univ. Press. 262 pp.
- Stearns S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations and prospects // *Naturwissenschaften.* V. 87. P. 476–486.
- Stearns S.C., Allal N., Mace R. 2008. Life history theory and human development // *Foundations of evolutionary psychology.* / Crawford C., Krebs D. (Eds.). Psychology Press. P. 47–69.
- Tuljapurkar S. 2013. Population dynamics in variable environments. Springer-Verlag. 154 pp.
- Tuljapurkar S., Gaillard J.-M., Coulson T. 2009. From stochastic environments to life histories and back // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 364. P. 1499–1509.
- Voland E. 2013. Soziobiologie. Die Evolution von Kooperation und Konkurrenz // Heidelberg: Springer Spektrum. 268 pp.
- Wada K. 1969. Migration of the northern fur seals along the coast of Sanriku // *Bull. Tokai Reg. Fish. Lab.* No 59. P. 19–82.
- York A.E., Scheffer V.B. 1997. The timing of implantation in the northern fur seal // *J. Mammal.* V. 78. P. 674–683.

Поступила в редакцию 19.12.2022 г.  
Принята после рецензии 12.01.2023 г.