



УДК 591.526:51

© 2020 г. **О.Л. Жданова**¹, д-р физ.-мат. наук,

В.С. Жданов²,

А.Е. Кузин³, канд. биол. наук,

Е.Я. Фрисман⁴, чл.-корр. РАН

(¹Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток,

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток,

³Тихоокеанский филиал "ВНИРО" ("ТИНРО"), Владивосток,

⁴Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
Биробиджан)

ОЦЕНКА ВЫЖИВАЕМОСТИ САМЦОВ СЕВЕРНОГО МОРСКОГО КОТИКА С УЧЕТОМ ЕЖЕГОДНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ*

Предложен метод оценки выживаемости основных возрастных групп самцов северного морского котика по имеющимся данным наблюдений, учитывающий влияние ежегодных изменений окружающей среды. Результаты расчетов показывают, что изменения окружающей среды в большей степени влияют на выживаемость ювенильной группы.

Ключевые слова: математическое моделирование, динамика численности, оценка параметров, выживаемость, северный морской котик.

DOI: 10.22250/isu.2020.64.57-67

Введение

Проблема сохранения и оптимального использования популяций промысловых видов имеет длительную историю. Активно развивалась теория оптимального промысла, обеспечивающая максимально возможный равновесный урожай при гарантированном сохранении популяции [1 – 7]; тем не менее, находясь под воздействием даже оптимальной эксплуатации, многие

* Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект 18-04-00073).

популяции начинали деградировать, вплоть до полного исчезновения. При этом простая отмена промысла зачастую не приводит к восстановлению исходной популяции.

В частности, история коммерческого промысла северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*) демонстрирует значительно изменяющуюся тактику эксплуатации, начиная от охоты без половой избирательности (промысел как самцов, так и самок) [8 – 10] и до экстренных мер по восстановлению катастрофически сокращающихся запасов. Более щадящим и близким к оптимальному режиму эксплуатации оказалось изъятие самцов-холостяков этого вида [11 – 13].

При таком характере промысла для рационального использования запасов котиков важное значение имеют оценка и прогнозирование численности основных возрастных групп самцов. Данные непосредственных наблюдений позволяют оценить лишь величину приплода (количество новорожденных щенков) и суммарную численность секачей [14], а, следовательно, для прогнозирования по этим данным необходимо уметь вычислять коэффициенты выживаемости отдельных возрастных групп самцов котиков. Попытки определить эти коэффициенты предпринимались неоднократно, и по рассматриваемому вопросу имеется большой объем литературы [15 – 22]. Наибольшее внимание уделялось выживаемости самцов на ранней стадии жизненного цикла (от рождения до двух-трех лет), поскольку для популяций крупных млекопитающих, таких как ластоногие, ювенильная выживаемость является ключевым параметром, определяющим популяционную динамику, а также важным индикатором популяционного статуса [23].

Основные подходы к оценке выживаемости самцов северного морского котика обсуждаются в работе [22]. Не останавливаясь на деталях разработанных методик, отметим что во время интенсивной эксплуатации этого вида достаточно адекватные оценки ювенильной выживаемости позволяли получить методы, в значительной мере базирующиеся на объеме промысла самцов-холостяков [15 – 18]; а позже, когда изъятие стало более щадящим, проблема адаптации имеющихся методов встала более остро, так как оценки в большей степени коррелировали с объемом промысла, чем с реальной выживаемостью этой возрастной группы [19 – 21]. В работе [22] для улучшения качества оценки ювенильной выживаемости предложено использовать дополнительную информацию, а именно – расчетные выживаемости самцов на последующих стадиях жизненного цикла; метод базируется на данных наблюдений, учитывает особенности жизненного цикла рассматриваемого вида и не требует выполнения каких-либо предположений о характере про-

мысла. Полученные оценки коэффициентов, характеризующих основные этапы жизненного цикла самцов котиков, оказались хорошо совместимы с данными наблюдений.

Однако предложенные ранее методы [15 – 22] не учитывают возможного влияния изменяющихся условий окружающей среды. В частности, полагают, что выживаемость самцов (холостяков) одного поколения от года до 7 лет постоянна. В то время как изменения окружающей среды (череда благоприятных и неблагоприятных условий) могут приводить к ежегодным изменениям выживаемости холостяков даже одного поколения. Биологически обоснованное предположение о том, что максимальной должна быть выживаемость у холостяков, ниже – у секачей и наименьшей – ювенильная (от рождения до года), естественно было бы учитывать, полагая равными выживаемости всех холостяков в течение одного конкретного года, вне зависимости от их года рождения и, соответственно, возраста. При этом год от года выживаемость холостяков может меняться из-за изменений в окружающей среде, но для каждого года остается неизменным соотношение выживаемостей: максимальная у холостяков, ниже – у секачей и наименьшая – ювенильная (от рождения до года).

Данная работа продолжает серию работ, посвященных получению адекватных оценок выживаемости самцов северного морского котика по имеющимся данным длительного мониторинга (более 50 лет) промысловой популяции о. Тюлений. Здесь мы откажемся от предположения о постоянстве выживаемости холостяков в течение длительного периода, тем самым учитывая эффект изменений окружающей среды, и получим динамику выживаемости основных возрастных групп самцов: ювенильной, холостяков и секачей. Сравнение новых оценок и предыдущих позволит увидеть, насколько сопоставимо влияние внешних условий на различные возрастные группы.

Уравнения динамики самцовой части популяции

Обозначим через M_0 – численность новорожденных самцов (принято считать, что имеет место равенство численностей новорожденных самцов и самок: $M_0 = P/2$, где P – общее число новорожденных щенков); M_i – численность самцов в возрасте i лет ($i = 1, 6$); M – численность секачей – половозрелых самцов семи лет и старше. Все численности меняются год от года, т.е. играют роль переменных модели. За временной шаг моделирования естественно принять 1 год, так как за это время численности особей успевают измениться вследствие появления нового поколения щенков, перехода особей из младших возрастов в старшие (с учетом выживания и естественной

смертности особей) и промыслового изъятия.

$$2M_0(n) = P(n), \quad (1)$$

$$M_{i+1}(n) = w_{i,i+1}(n-1)M_i(n-1), \quad i = 0, 1, \quad (2)$$

$$M_{i+1}(n) = w_{i,i+1}(n-1)(M_i(n-1) - R_i(n-1)), \quad i = \overline{2, 5}; \quad (3)$$

$$M(n) = w_{67}(n-1)(M_6(n-1) - R_6(n-1)) + w(n-1)(M(n-1) - R(n-1)), \quad (4)$$

где $w_{i,i+1}$ – коэффициенты выживаемости от i до $(i+1)$ лет холостяков; w – выживаемость секачей; R_i – величина промыслового изъятия из i -й группы холостяков, $i = \overline{2, 6}$; R – величина промыслового изъятия секачей.

Далее рассмотрим методики определения коэффициентов модели (1) – (4) по имеющимся данным наблюдений, учитывая предположение о равенстве выживаемости холостяков разного возраста в течение конкретного года, при этом год от года она может меняться из-за колебаний качества окружающей среды.

Расчет допустимых границ выживаемости каждого возрастного класса по уравнениям динамики

Введем следующие обозначения: $w_s(n)$ – выживаемость холостяков (sub-adults, самцов возраста от 1 до 7 лет); $w_j(n)$ – ювенильная выживаемость самцов (от рождения до года); $w(n)$ – выживаемость секачей; все выживаемости относятся к n -му году.

Рассмотрим далее отдельное поколение; количество семилетних самцов ($M_7(n)$) в n -м году можно представить как выживших годовалых самцов ($M_1(n-6)$), учитывая ежегодные коэффициенты выживаемости $w_s(n-6), \dots, w_s(n-1)$ и промысловое изъятие из этого поколения ($R_2(n-5), \dots, R_6(n-1)$). Будем рассматривать только те поколения, для которых имеются данные наблюдений вплоть до семилетнего возраста.

$$M_7(n) = ((((((M_0(n-7)w_j(n-7)w_s(n-6) - R_2(n-5))w_s(n-5) - R_3(n-4))w_s(n-4) - R_4(n-3))w_s(n-3) - R_5(n-2))w_s(n-2) - R_6(n-1))w_s(n-1)). \quad (5)$$

С другой стороны, достигнув семилетнего возраста, молодые самцы пополняют группу секачей, т.е. для n -го года (год рождения рассматриваемого поколения: $n-7$) численность семилетних самцов можно выразить через наблюдаемую численность секачей текущего года ($M(n)$), их коэффициент ежегодной выживаемости ($w(n-1)$) и количество секачей предыдущего года, избежавших промысла ($M(n-1) - R(n-1)$):

$$M_7(n) = M(n) - w(n-1)(M(n-1) - R(n-1)). \quad (6)$$

Таким образом, пополнение секачей n -го года ($M_7(n)$) является функ-

цией одной переменной – выживаемости секачей ($w(n-1)$), и, изменяя коэффициент w от 0 до $w_{\max}(n-1) = \min\{(M(n) - R_{7+}(n))/(M(n-1) - R(n-1)), 1\}$, мы получим только корректные значения M_7 . Здесь $R_{7+}(n)$ – суммарное количество самцов, изъятых в возрасте семи лет и старше из поколения, достигшего семи лет в n -м году.

Другое выражение для M_7 (5) можно использовать для получения расчетной формулы ювенильной выживаемости:

$$M_0(n-7)w_j(n-7) = (((((M_7(n)/w_s(n-1) + R_6(n-1))/w_s(n-2) + R_5(n-2))/w_s(n-3) + R_4(n-3))/w_s(n-4) + R_3(n-4))/w_s(n-5) + R_2(n-5))/w_s(n-6),$$

откуда

$$w_j(n-7) = (((((M_7(n)/w_s(n-1) + R_6(n-1))/w_s(n-2) + R_5(n-2))/w_s(n-3) + R_4(n-3))/w_s(n-4) + R_3(n-4))/w_s(n-5) + R_2(n-5))/w_s(n-6)/M_0(n-7). \quad (7)$$

Расчетное значение w_j зависит от значений w_s (за шесть лет они могут быть разными) и M_7 , т.е. является функцией нескольких переменных. На этапе расчета нужно контролировать выполнение условий:

$$0 \leq w_j(n) \leq w(n) \leq w_s(n) \leq 1.$$

Процедура расчета

Шаг 1. Для каждого года определяем максимально возможные выживаемости:

секачей (пока завышенные, позже они будут скорректированы) как $w_U(n-1) = \min\{(M(n) - R_{7+}(n))/(M(n-1) - R(n-1)), 1\}$, $n = 2, \dots, 56$, т.е. получаем оценки $w_U(1), \dots, w_U(55)$;

холостяков $w_{sU}(n) = 1$, $n = 2, \dots, 55$,

им соответствуют минимально возможные ювенильные выживаемости (заниженные из-за завышенной выживаемости секачей) $w_{jL}(k)$, находим их по формуле (7), $n = 8, \dots, 56$;

получаем оценки $w_{jL}(1), \dots, w_{jL}(49)$.

В результате оказалось, что все $w_{jL} > 0$, т.е. предположение о том, что верхняя граница выживаемости холостяков равна 1.0 ($w_{sU} = 1$), не противоречит данным наблюдений (по всем годам выборки).

Шаг 2. Уменьшаем w_s и w для отыскания верхней границы ювенильной выживаемости (w_{jU}) и нижних границ w_{sL} и w_L . При этом нужно учитывать, что каждый коэффициент $w_s(n)$ характеризует выживаемость холостяков всех возрастов (от 1 до 6 лет включительно) в n -м году и при его вариации нужно пересчитывать ювенильные выживаемости (w_j) всех шести поколе-

ний, которые в n -м году достигли возраста холостяка, проверяя выполнение условия ранжирования приспособленностей.

При этом вместе с уменьшением коэффициента $w_s(n)$ для одного года необходимо изменять

$$w(n) \leq w_s(n) \{ w_U(n-1) = \min\{(M(n) - R_{7+}) / (M(n-1) - R(n-1)), w_{sU}(n-1)\} \}$$

и пересчитывать:

$M_7(n+1)$, так как данное значение зависит от $w_s(n)$ (6) и влияет на $w_j(n-6)$;

$$w_j(n-6), \dots, w_j(n-1),$$

а также проверять выполнение семи условий:

$$0 \leq w_j(n-i) \leq w(n-i) \leq w_s(n-i) \leq 1, i = 0, \dots, 6.$$

Если хотя бы одно из этих условий нарушено, то уменьшение $w_s(n)$ (вместе с $w(n)$) считается невозможным и им возвращаются исходные значения. В начале ($n = 2, \dots, 7$) и конце ($n = 51, \dots, 55$) выборки количество условий для проверки уменьшается из-за недостатка данных.

Уменьшение $w_s(n)$ (вместе с $w(n)$) производилось последовательно для всех лет ($n = 2, \dots, 55$) с шагом 0.001 до стабилизации значений $w_s(n)$ по всей выборке. Так как порядок перебора w_s может влиять на результат, процедура уменьшения $w_s(n)$ (вместе с $w(n)$) была выполнена из тех же начальных условий и с тем же шагом, но перебором n в случайном порядке.

Для этого на каждом шаге из последовательности (2, ..., 55) формировалась случайная выборка без возвратов размера 54, т.е. числа от 2 до 55 следовали в ней друг за другом в случайном порядке, далее перебор n был организован в соответствии с полученной таким образом последовательностью.

Границы, полученные двумя разными методами, практически везде совпадают и только в отдельные годы отличаются в третьем знаке после запятой. На рис. 1 представлена динамика границ приспособленностей (а) и их средних значений (б).

Шаг 3. Полученные результаты нельзя считать окончательными, так как верхняя граница выживаемости секачей совпадает с верхней границей выживаемости холостяков ($w_U = w_{sU}$) для многих лет, что биологически неверно.

Сейчас, имея некоторую оценку нижней границы выживаемости холостяков (w_{sL}), можно это скорректировать: положив ($w_U = w_{sL}$), пересчитать нижнюю границу выживаемости ювенильных самцов (w_{jL}).

Повторяем шаг 1, полагая $w_U = \min(w_{sL}, w_{max})$. Результаты представлены на рис. 2. Нижняя границы ювенильной выживаемости для некоторых лет

несколько поднялась. Коррекция $w_U = \min(w_{sL}, w_{max})$ привела к слиянию верхней и нижней границ выживаемости секачей.

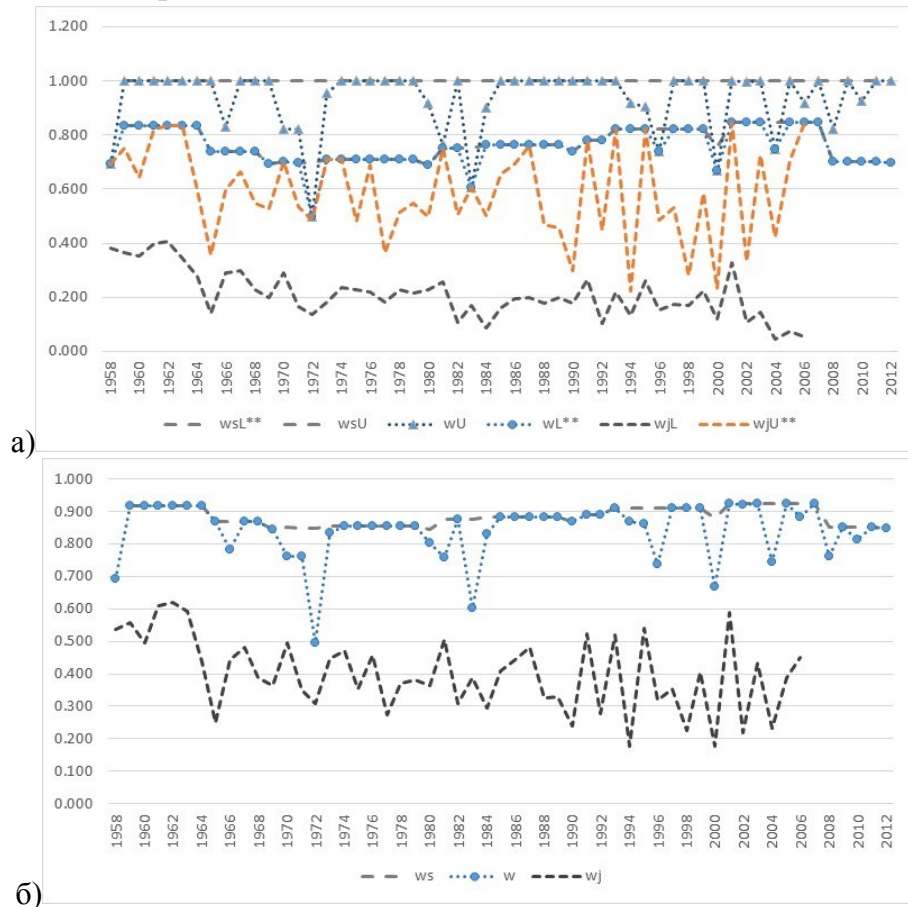


Рис. 1. Расчетные границы выживаемости холостяков (w_{sL} , w_{sU}), секачей (w_L , w_U) и ювенильных самцов (w_{jL} , w_{jU}) (а); средние значения выживаемостей после 2-го шага вычислений (б).

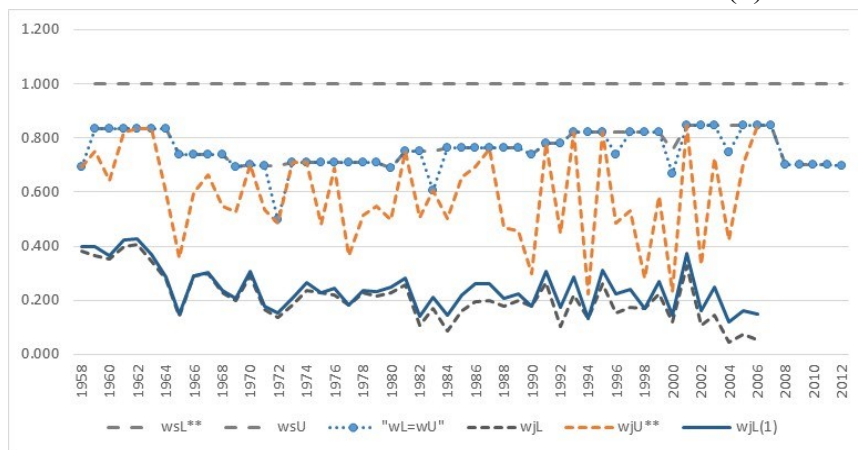


Рис. 2. Расчетные границы выживаемости холостяков (w_{sL} , w_{sU}), секачей (w_L , w_U) и ювенильных самцов (w_{jL} , w_{jU}) после 3-го шага вычислений. Верхняя и нижняя границы выживаемости секачей совпадают, $w_{jL(1)}$ – уточненная нижняя граница ювенильной выживаемости.

Шаг 4. Очевидно, что границы выживаемости холостяков окончательные, т.е. «сдвиг нижней» границы вниз невозможен, так как при расчетах меньшие значения w_{sL} и w_L приводили к нарушению условий ранжирования

приспособленностей. Но сдвиг вниз только выживаемости секачей (w_L) еще не производился, поэтому на этом шаге попробуем «сдвинуть» вниз нижнюю границу выживаемости секачей по направлению к верхней границе ювенильной выживаемости (w_{jU}).

Процедура расчета организована следующим образом: изменяем $k = 7, \dots, 55$; если $\{w_L(k) - w_{jU}(k)\} \geq \delta$, то $w_L(k)$ уменьшаем на δ ($\delta = 0.001$), пересчитываем $M_7(k + 1)$ и $w_{jU}(k - 6)$, проверяем условие $w_L(k - 6) \geq w_{jU}(k - 6)$ – выполнение которого говорит о том, что такое понижение $w_L(k)$ с закономерным увеличением $w_{jU}(k - 6)$ возможно, иначе возвращаем исходные значения переменным $w_L(k)$, $M_7(k + 1)$ и $w_{jU}(k - 6)$.

Поскольку порядок перебора $k = 7, \dots, 55$ может влиять на результат, на каждой итерации производится случайное перемешивание последовательности чисел $\{7, \dots, 55\}$, задающий порядок перебора k . Весь цикл повторяется до стабилизации значений.

Результаты и обсуждение

На рис. 3 приведены окончательные границы выживаемостей всех возрастных групп (верх), полученные новым методом, учитывающим ежегодные изменения окружающей среды. На рис. 4 – их средние значения, а также для сравнения приведены средние значения выживаемости каждой возрастной группы, полученные в результате предыдущей работы (без учета возможности ежегодного изменения выживаемости холостяков) [22].

Стоит отметить, что корректным будет сравнение средних значений оценок, полученных новым методом, и предыдущих только для секачей и ювенильных самцов, так как это оценки одних и тех же групп котиков за один год. Сравнить же выживаемости холостяков некорректно, поскольку предыдущая оценка w_{17} характеризует среднюю выживаемость поколения в течение 6 лет (когда они были в возрасте от 1 до 6 лет включительно), рожденного в соответствующем году; новая же оценка w_s характеризует выживаемость всей разновозрастной группы самцов-холостяков в текущем году. Значительных изменений в динамике выживаемости рассматриваемых возрастных групп результаты расчетов, приведенных на рис. 4, не демонстрируют. Хотя можно отметить некоторое снижение (относительно результатов предыдущего метода) выживаемости в ювенильной группе и увеличение выживаемости секачей. Присутствуют выраженные ежегодные колебания у ювенильных самцов и секачей, а динамика выживаемости холостяков, наоборот, стала значительно более гладкой.

Остановимся подробнее на особенностях динамики оценок ювениль-

ной выживаемости. В целом тенденция выживаемости данной возрастной группы похожа для обоих методов, причем их значения практически идентичны для раннего (вплоть до 1971 г.) и позднего периодов.

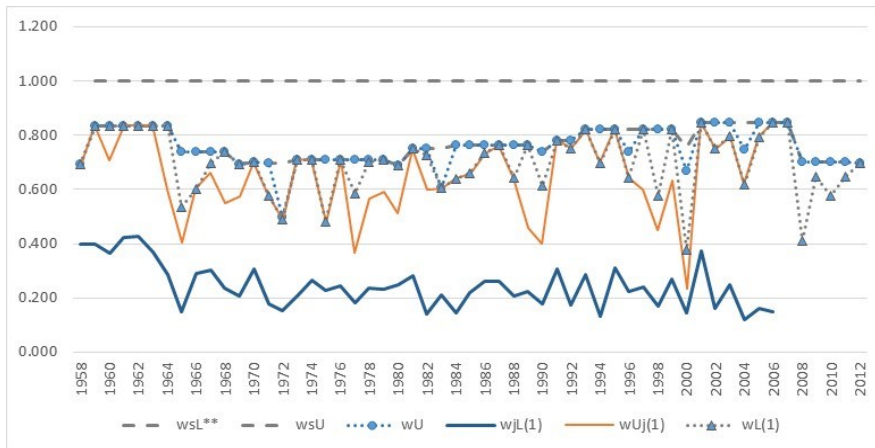


Рис. 3. Расчетные границы выживаемости холостяков (w_{sL} , w_{sU}), секачей (w_L , w_U) и ювенильных самцов (w_{jL} , w_{jU}).

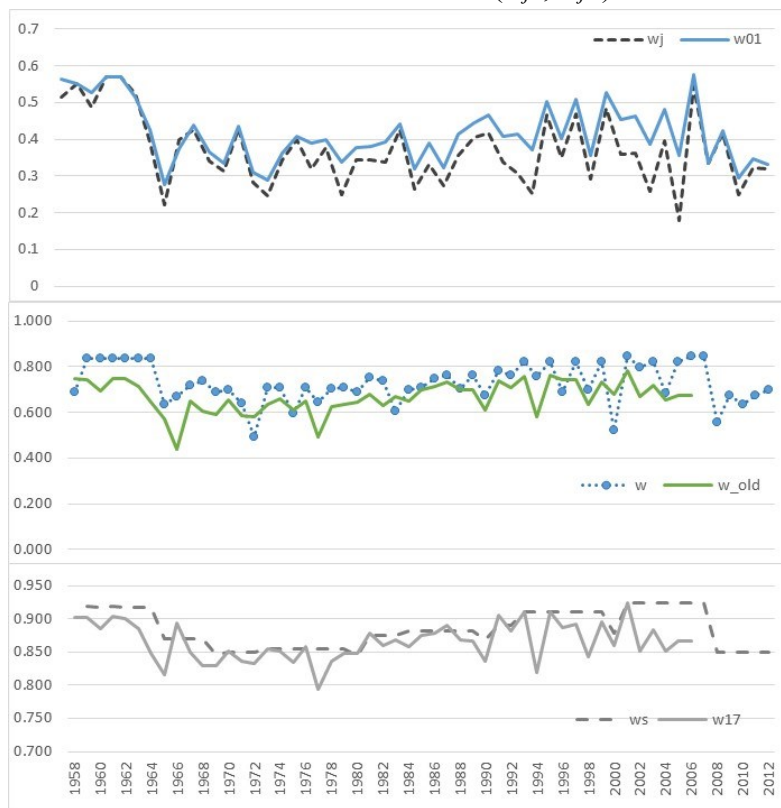


Рис. 4. Средние значения выживаемости самцов, рассчитанные новым и старым методами, соответственно: ювенильных (w_j и w_{01}), секачей (w и w_{old}) и холостяков (w_s и w_{17}).

Значительные провалы в выживаемости ювенильной группы характерны для среднего периода, который характеризуется значительными изменениями окружающей среды: период активного промысла, истощение ресурсов и последовавшее снижение промыслового давления. Вполне вероятно, что такие изменения окружающей среды в большей степени сказались на выжи-

ваемости именно этой группы, самой уязвимой. Холостяки же, обладая наибольшей приспособленностью, демонстрируют значительно более гладкую динамику выживаемости.

Таким образом, результаты расчетов, учитывающих ежегодное изменение выживаемости холостяков (что в большей степени связано с изменением внешних условий) и не учитывающих этого (в предположении, что средняя приспособленность холостяков определяется только их годом рождения, т.е. генетический фактор в большей степени определяет приспособленность, чем влияние изменений окружающей среды), показывают: именно динамика выживаемости холостяков стала более гладкой, а у секачей и ювенильных самцов – значительно менее стабильной.

В заключение следует отметить, что предложенный в работе метод оценки выживаемости основных возрастных групп самцов северного морского котика, учитывающий ежегодные изменения окружающей среды, позволил получить адекватные оценки динамики выживаемости.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Clark C.W.* Mathematical bio-economics: the optimal management of renewable resources. – New York: 2nd Edition, Wiley, 1990.
2. *Horan R.D., Bulte E.H.* Optimal and open access harvesting and multi-use species in a second best world. // *Environmental and Resource Economics*. – 2004. – Vol. 28, №3. – P. 251-272.
3. *Frisman E.Ya., Zhdanova O.L., Kolbina E.A.* Effect of harvesting on the genetic diversity and dynamic behavior of a limited mendelian population // *Russian Journal of Genetics*. – 2010. – Vol. 46, № 2. – P. 239-248.
4. *Skonhofs A., Vestergaard N., Quaas M.* Optimal harvest in an age structured model with different fishing selectivity // *Environ Resource Economics*. – 2012. – Vol. 51 – P. 525-544. DOI: 10.1007/s10640-011-9510-x.
5. *Abakumov A.I., Kucher A.I.* Optimal exploitation of a fish population // *Hydrobiological Journal*. – 1996. – Vol. 32, № 7. – P. 38-46.
6. *Abakumov A.I., Il'in O.I., Ivanko N.S.* Game problems of harvesting in a biological community // *Automation and Remote Control*. – 2016. – Vol. 77, № 4. – P. 697-707. DOI: 10.1134/S0005117916040135.
7. *Tahvonen O.* Harvesting an age-structured population as biomass: does it work? // *Natural Resource Modeling*. – 2008. – Vol. 21. – №. 4. – P. 525-550.
8. *Корнев С.И., Блохин И.А., Генералов А.А., Семеринов А.П.* Исторический тренд командорской популяции северного морского котика за 50 лет (1958–2007 гг.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2008 – № 11. – С. 105-120.
9. *Trites A.W., Larkin P.A.* The decline and fall of the Pribilof fur seal (*Callorhinus-Ursinus*) – a simulation study. // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* –1989. – Vol. 46. – P. 1437-1445.
10. *Lee O.A., Burkanov V., Neill W.H.* Population trends of northern fur seals (*Callorhinus ursi-*

- nus) from a metapopulation perspective. // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2014. – Vol. 451. – P. 25–34.
11. *Roppel A.Y., Davey S.P.* Evolution of fur seal management on the Pribilof Islands. // *J. Wildl. Manage.* – 1965. – Vol. 29. – P. 448-463.
 12. *Osgood W.H., Preble E.A., Parker G.H.* The fur seals and other life of the Pribilof Islands, Alaska, in 1914. – US: Govt. print. off., 1915.
 13. *Дорофеев С.В.* Северные морские котики (*Callorhinus ursinus* L.) // Труды ВНИРО. – 1964. – Т. 51. – С. 23-50.
 14. *Кузин А.Е.* Анализ промысла северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) на о. Тюленьем // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). – 2015. – Т. 183. – С. 71–80.
 15. *Chapman D.G.* A critical study of Pribilof fur seal population estimates // *Fish. Bull.* – 1964. – Vol. 63, № 3. – P. 657-669.
 16. *Lander R.H.* Method of determining natural mortality in the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) from known pups and kill by age and sex // *Journal of the Fisheries Board of Canada.* – 1975. – Vol. 32, № 12. – P. 2447-2452.
 17. *Smith T.D., Polachek T.* The population dynamics of the Alaska fur seal: what do we really know? // *NWAFSC Processed Report.* – 1984. – Vol. 84, № 15. – P. 1–122.
 18. *Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И., Кузин А.Е.* Математическое моделирование динамики численности северного морского котика и оптимальное управление котиковым хозяйством. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985.
 19. *Trites A.W.* Estimating the juvenile survival rate of male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* – 1989. – Vol. 46, № 8. – P. 1428-1436.
 20. *Bradshaw C.J., Barker R.J., Harcourt R.G., Davis L.S.* Estimating survival and capture probability of fur seal pups using multistate mark-recapture models // *Journal of Mammalogy.* – 2003. – Vol. 84, № 1. – P. 65-80.
 21. *Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я.* Динамика выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) острова Тюлений (Охотское море) по данным многолетних наблюдений // *Зоологический журнал.* – 2017. – Т. 96, № 6. – С. 720-739.
 22. *Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я.* Оценка ювенильной выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*): математическое моделирование и анализ данных // *Математическая биология и биоинформатика.* – 2018. – Т. 13, № 2. – С. 360-375. DOI: 10.17537/2018.13.360.
 23. *Eberhardt L.L.* Population dynamics of the Pribilof fur seals // *Dynamics of Large Mammal Populations.* – 1981. – P. 197-220.

Статья представлена к публикации членом редколлегии Чье Ен Уном.

E-mail:

Жданова Оксана Леонидовна – axanka@iacp.dvo.ru;

Жданов Вячеслав Сергеевич – zhdanov.vs@students.dvfu.ru;

Кузин Алексей Егорович – mormlek@tinro-center.ru;

Фрисман Ефим Яковлевич – frisman@mail.ru.