



## Критические факторы, определяющие воспроизводство гренландского тюленя

<https://doi.org/10.36038/0131-6184-2025-5-47-58>  
EDN: UTBDJA

Научная статья  
УДК 599.745.3

**Болтнев Александр Иванович** – доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела морских рыб Дальнего Востока, Москва, Россия  
*E-mail:* [aboltnev@vniro.ru](mailto:aboltnev@vniro.ru)

**Беляев Владимир Алексеевич** – доктор биологических наук, советник директора, Москва, Россия  
*E-mail:* [belyaev@vniro.ru](mailto:belyaev@vniro.ru)

**Антонов Николай Парамонович** – доктор биологических наук, директор Департамента морских и пресноводных рыб России, Москва, Россия  
*E-mail:* [antonov@vniro.ru](mailto:antonov@vniro.ru)

### Адрес:

Государственный научный центр Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ГНЦ ФГБНУ «ВНИРО») – 105187, г. Москва, Окружной проезд, 19

**Фото 1.** Авиачет гренландского тюленя на Белом море с использованием беспилотного летательного аппарата, март 2018 года. Подготовка старта БПЛА

**Photo 1.** Aerial survey of the Greenland seal in the White Sea using an unmanned aerial vehicle, March 2018. Preparation of the UAV launch

**Аннотация.** С 2009 года в России прекращен промысел гренландского тюленя (ГТ), однако продукция щенков в беломорской популяции продолжает оставаться низкой. Рассмотрены опубликованные сведения о питании ГТ, энергетических затратах на размножение, состоянии кормовой базы для выяснения причин низкой продукции детенышей. Показано, что самки ГТ, как и все представители отряда ластоногих, имеют высокие затраты на потомство. Для успеха следующего размножения самкам необходимо набрать более 85% массы тела. Критическим фактором для самок ГТ, обеспечивающим успешную продукцию детенышей, является высокочисленные поколения нерестовой мойвы. Напряженная пищевая конкуренция за мойву с высокочисленными поколениями атлантической трески снижает возможность самок ГТ успешно подготовиться к размножению. Показано также, что прекращение промысла ГТ вызвало изменение внутривидовой структуры, постарение популяции, увеличение доли К-стратегов, что также снижает репродуктивный потенциал популяции.

**Ключевые слова:** гренландский тюлень, продукция щенков, кормовая база, треска, мойва, внутривидовая структура, *r-K*-отбор

**Для цитирования:** Болтнев А.И., Беляев В.А., Антонов Н.П. Критические факторы, определяющие воспроизводство гренландского тюленя // Рыбное хозяйство. 2025. № 5. С. 47-58. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2025-5-47-58>

## CRITICAL FACTORS DETERMINING HARP SEAL REPRODUCTION

**Alexander I. Boltnev** – Doctor of Biological Sciences, Chief Researcher, Department of Marine Fisheries of the Far East, Moscow, Russia

**Vladimir A. Belyaev** – Doctor of Biological Sciences, Advisor to the Director, Moscow, Russia

**Nikolai P. Antonov** – Doctor of Biological Sciences, Director of the Department of Marine Fisheries of Russia, Moscow, Russia

### Address:

**The State Scientific Center of the Russian Federation Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO)** – Russia, 105187, Moscow, Okruzhnoy Proezd, 19

**Annotation.** Since 2009, the harp seal (HS) trade in Russia has ceased; however, pup production in the White Sea population remains low. Published data on HS nutrition, the energy expenditure on reproduction, and the state of the food supply are reviewed to identify the causes of low pup production. It has been shown that GT females, like all representatives of the pinniped order, have high costs for offspring. To successfully reproduce, females must gain over 85% of their body weight. The high costs of HS reproduction place high demands on the provision of food resources for breeding females. A critical factor for HS females, ensuring successful pup production, is the abundant generations of spawning capelin. Intense food competition for capelin with abundant generations of Atlantic cod reduces the ability of HS females to successfully prepare for reproduction. It was also shown that the cessation of the GT fishery caused a change in the intrapopulation structure, population aging, and an increase in the proportion of K-strategists, which also reduces the population's reproductive potential.

**Keywords:** harp seal, pup production, food supply, cod, capelin, intrapopulation structure, *r-K* selection

**For citation:** Boltnev A.I., Belyaev V.A., Antonov N.P. (2025). Critical factors determining harp seal reproduction // Fisheries. No. 5. Pp. 47-58. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2025-5-47-58>

*Рисунки – авторские / The drawings were made by the author*

## ВВЕДЕНИЕ

Продуктивность и устойчивость морских экосистем обеспечивается разнообразием составляющих экосистему элементов, стремящихся к установлению динамического равновесия на основе трофических взаимоотношений. Важную роль в установлении динамического равновесия экосистемы играют морские млекопитающие, и, в частности, гренландский тюлень (ГТ) – наиболее массовый хищник экосистемы Белого и Баренцева морей.

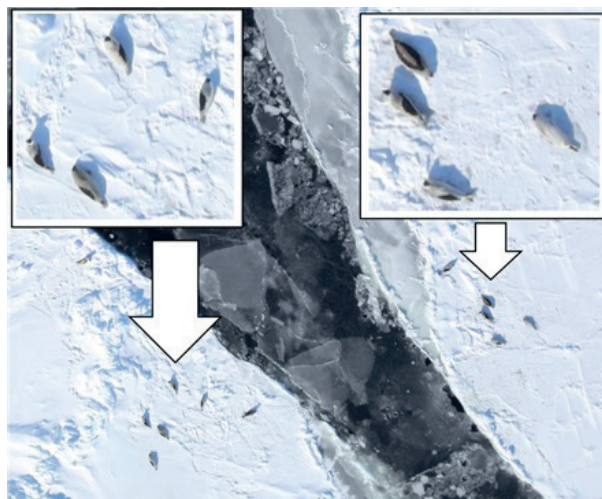
Беломорская популяция ГТ длительное время подвергалась интенсивному промысловому воздействию, а продукция промысла (жир, мясо, шкуры) широко использовалась в народном хозяйстве России и Норвегии. К концу 20-го века промысел ГТ в России постепенно угасал из-за экономических проблем с переработкой продукции промысла и по причине разрушения экономических связей, последовавших за разрушением СССР. С 2009 г. в России он был полностью прекращен после законодательного запрета добычи белька.

Логически можно было бы предположить, что численность популяции ГТ будет расти и быстро достигнет высокого «допромыслового» уровня. Однако в действительности этого не наблюдается. Более того, уже в 2003-2005 гг. резко, почти в 3 раза, сократилась рождаемость ГТ в Белом море. Что же происходит? Почему популяция не растет? В чем же причины этого? В данной статье мы постараемся ответить на эти вопросы.

## ЧИСЛЕННОСТЬ ГТ: ПРОБЛЕМЫ АВИАУЧЕТА И ОЦЕНКИ ОБЩЕЙ ЧИСЛЕННОСТИ

До первой половины прошлого века о состоянии популяций ГТ можно судить лишь по статистическим данным о численности добытых животных. Надо отметить, что добычу вели промышленники лишь двух стран – России и Норвегии. Однако, несмотря на это, промысел ГТ был чрезвычайно интенсивный. Это особенно касается периода 1920-1930-х годов, когда добыча ГТ достигала 200 тыс. особей ежегодно, а часто и превышала эту величину (рис. 1). Высокий уровень промысла используется для доказательства высокой «допромысловой» численности популяции, хотя это неверно и ниже мы обоснуем нашу точку зрения.

Первая попытка оценить численность популяции предпринята в 1928 г. С.В. Дорофеевым и С.Ю. Фрейманом [1] по материалам аэрофотосъемок линных залежек. Однако общую численность популяции по этим данным оценить сложно – для использования этого метода необходимо хорошо знать общее распределение животных в ареале в этот период, оценить

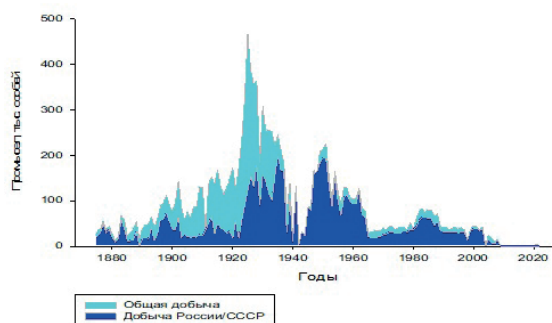


**Фото 2.** Авиачет гренландского тюленя на Белом море с использованием беспилотного летательного аппарата, март 2018 года. Самки гренландского тюленя с высоты 180 метров

**Photo 2.** Aerial survey of a Greenland seal in the White Sea using an unmanned aerial vehicle, March 2018. Female Greenland seals from a height of 180 meters

долю залегающих животных на линных залежках, возрастную структуру залежки ГТ и другие вопросы их биологии.

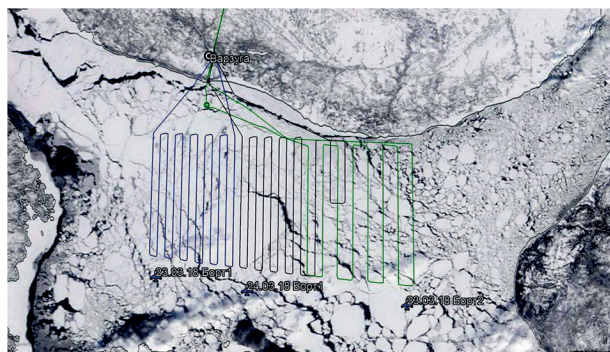
Поэтому еще в то время Н.А. Смирнов предложил метод подсчета численности лисы на по количеству рожденного приплода. При этом он подчеркивал, что лишь многолетние учеты могут дать полноценный материал для оценки численности популяции ГТ и ее структуры. Но уже первая аэрофотосъемка детных залежек в 1959 г., в течение которой удалось подсчитать 117 тыс. самок и 13 тыс. детенышей, показала,



**Рисунок 1.** Добыча гренландского тюленя Россией и Норвегией в 19-21 века

**Figure 1.** Harp seal hunting by Russia and Norway in the 19<sup>th</sup>-21<sup>st</sup> centuries

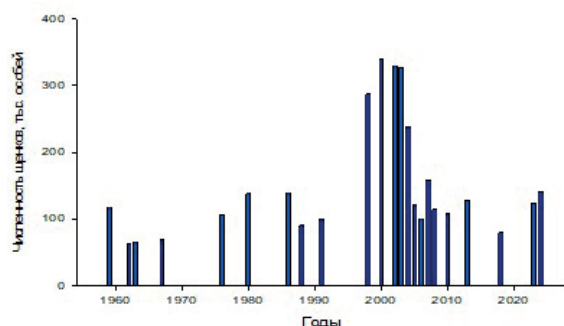




**Фото 3.** Маршруты полетов БПЛА над залежками гренландского тюленя в марте 2018 года  
**Photo 3.** UAV flight routes over Greenland seal deposits in March 2018

что «...трудно, а может быть и невозможно учесть весь приплод», поскольку на снегу плохо виден белек, а в разводьях наблюдалось большое число самок, которые не видны на фотографии [2]. Тем не менее, этот метод использовался исследователями длительное время для оценки тенденций многолетних изменений рождаемости в беломорской популяции ГТ.

Более качественные данные по численности приплода и рожавших самок исследователи стали получать, когда разработали метод мультиспектрального учета ГТ с борта самолета-лаборатории, оборудованного фото-, видео- и ИК-аппаратурой [3]. Комплексная фотосъем-



**Рисунок 2.** Численность приплода ГТ по результатам аэрофотосъемки и мультиспектральной съемки с применением ИК-камеры (с 1998 г.)  
**Figure 2.** The number of GT offspring according to the results of aerial photography and multispectral photography using an IR camera (since 1998)

ка по всему маршруту полета позволяла увидеть не только всех самок на льду, но и новорожденных бельков. Численность подсчитанных щенков оказалась в три раза выше, чем при использовании предыдущего метода учета. При этом ошибка учета бельков этим методом была значительно ниже – около 20%, что позволило проводить межгодовые сравнения рождаемости у ГТ (рис. 2).

Авиаучет щенков ГТ в течение нескольких лет подряд давал близкие результаты – в 1998-2003 годах рождаемость у ГТ держалась на уровне примерно 330 тыс. детенышей. Затем она резко снизилась – примерно трехкратно в 2005 году и продолжает оставаться на этом уровне практически до настоящего времени [4-5].

Понятно, что общая численность популяции вряд ли менялась также резко, как рождаемость, поскольку высокой смертности среди взрослых животных в эти годы не отмечалось. Для оценки общей численности популяции в настоящее время используется, принятая в ИКЕС, математическая модель, источниками данных для которой служат периодические оценки численности рожденных щенков, возрастная структура популяции, доля беременных и яловых самок. Согласно этой модели, беломорская популяция гренландского тюленя сокращалась с 1980-х годов примерно до 2007 г., после чего предполагался медленный рост численности популяции по настоящее время. Однако сейчас эта модель вызывает большие сомнения из-за нехватки данных о показателях рождаемости за последнее десятилетие. В соответствии с этой моделью, численность популяции гренландского тюленя оценена в 1,5 млн (95% ДИ 1,3–1,7 млн) тюленей [6].

Эта достаточно общая оценка больше затуманивает, чем объясняет ответ популяции на краткосрочные изменения в экосистеме Белого и Баренцева морей. Но, прежде чем переходить к обсуждению влияния экосистемных изменений на воспроизводство популяции, рассмотрим вопрос об энергетических потребностях размножающихся самок ГТ.

## ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ РАЗМНОЖАЮЩИХСЯ САМОК ГТ

Затраты ластоногих на размножение не у всех видов легко поддаются изучению из-за сложностей в наблюдениях за ними, их отлове для получения соответствующих измерений.

У северного морского котика (СМК) изучать эти вопросы проще, в силу особенностей их биологии, и, прежде всего – по причине образования постоянных береговых лежищ в период размножения. Материнские затраты на потомка у самок

СМК мы оценивали как затраты на эмбриональное развитие, определяемые по длине и массе новорожденного щенка, и затраты на молочное вскармливание, которые оценивались по длине и массе сеголетков в конце лактации. Оказалось, что северным морским котикам характерны наивысшие материнские затраты в пренатальный период – они рожают щенка, массой от 10 до 20% от собственной массы тела, и за 3-4-х-месячный период лактации масса щенка увеличивается втроекратно [7-11].

У ГТ оценить величину материнских затрат на потомство оказалось сложнее, поскольку данных о соотношении массы тела щенка к массе тела его матери в литературе найти не удалось. Поэтому расчет делается на средних показателях массы тела новорожденных тюленей и средней массы самок. Такие данные имеются в работах В.Н. и О.Н. Светочевых [12-13]. Так, они сообщают, что средняя длина половозрелых самок колеблется год от года – в 1996 г. она составила  $168,2 \pm 1,06$  см при массе тела  $113,5 \pm 2,38$  кг; в 1997 г. –  $169,8 \pm 1,31$  см при массе тела  $120,1 \pm 3,03$  кг; в 2000 г. –  $169,4 \pm 1,15$  см при массе тела  $118,1 \pm 2,47$  кг и в 2005 г. снизилась до  $164,5 \pm 1,86$  см при низкой массе тела в  $102,7 \pm 3,33$  кг.

Масса новорожденных щенков в 2001, 2002 и 2003 годах составляла  $11,2 \pm 0,29$  ( $n = 31$ ),  $10,4 \pm 0,32$  ( $n = 25$ ) и  $11,2 \pm 0,28$  ( $n = 32$ ) кг; а после – лактации  $34,6 \pm 1,49$  ( $n = 13$ ),  $29,3 \pm 0,81$  ( $n = 22$ ) и  $32,5 \pm 1,01$  ( $n = 77$ ) кг, соответственно [13].

Таким образом, при средней массе половозрелых самок в 1996-2005 гг. в  $102,7$ - $120,1$  кг соотношение средней массы новорожденного щенка к средней массе половозрелых самок составит примерно 8,7-10,9%. Лактация у ГТ

длится примерно 3-4 недели, к концу лактации масса щенков увеличивается практически втроекратно – до 29,3-34,6 кг, отношение веса щенка к весу матери уже будет 24,4-33,7%. То есть, почти 35% материнской массы ассимилирует щенок в период своего внутриутробного развития и молочного вскармливания.

К.Т. Nilssen с соавторами [14] изучали сезонную изменчивость массы и кондиции тела гренландского тюленя. Для сравнения они брали только животных, с длиной тела 165 см. Они показали, что минимальная масса тюленей была в июне в среднем 79,8 кг, к октябрю их масса увеличивалась на 81,5% и составляла уже 144,8 кг. В дальнейшем масса тела практически не изменялась вплоть до репродуктивного периода в конце февраля-марте. Эти же данные [14] можно прочитать и в обратном порядке: самки ГТ при средней массе 144,8 кг на рождение щенка и его молочное вскармливание затрачивают огромное количество энергии, теряя при этом в среднем около 81,5% своей массы, которая к июню составляет в среднем 79,8 кг. Очевидно, что для повторного участия в размножении самке гренландского тюленя нужно практически удвоить свою массу в период нагула с июня по октябрь.

Таким образом, имеющиеся данные свидетельствуют о высоких материнских затратах гренландского тюленя на воспроизводство. Хотя относительная масса новорожденного гренландского тюленя несколько меньше, чем у морского котика – всего лишь составляет 8,7-10,9% от материнской массы тела, однако лактация у ГТ длится всего лишь около 3-х недель, в течение которой масса щенка также увеличивается втроекратно. При таких высоких затра-

**Фото 4.** Самцы гренландского тюленя на окраине репродуктивной залежки

**Photo 4.** Male Greenland seals on the outskirts of a reproductive deposit



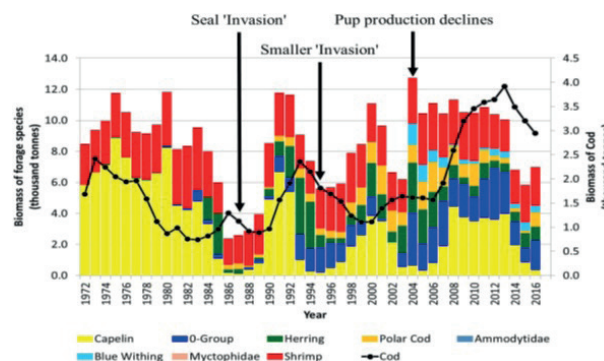
тах на размножение самки ГТ, также, как и самки СМК, становятся весьма чувствительными к факторам внешней среды, и, в первую очередь, к состоянию кормовой базы.

Впрочем, высокие материнские затраты на воспроизводство наблюдаются не только у СМК и ГТ, но и у всех ластоногих [15].

Очевидно, что высокие материнские затраты ластоногих предъявляют высокие требования к обеспечению кормовыми ресурсами размножающихся самок. Последствия недостатка кормовых ресурсов можно оценить благодаря жесткому «эксперименту» по сокращению популяции морских котиков на Прибыловских островах (США). К середине прошлого века численность СМК котиков там была наивысшей за весь прошлый век – около 2 млн особей. Для снижения конкуренции с рыболовством было решено сократить численность размножающихся самок, которых забивали в течение 9 лет [16-18]. Этот эксперимент позволил получить уникальные материалы по репродуктивной биологии самок СМК. Было показано, что самкам характерны многочисленные нарушения репродуктивной функции – от неприкрепления оплодотворенной зиготы к стенке матки после диапаузы до серьезных нарушений в виде замирания плода, рассасывания его и даже окостенения плода на разных стадиях развития [19].

Следует отметить, что нарушения репродуктивной функции отмечается не только у СМК. Так, у балтийской нерпы частота наступления беременности среди овулировавших самок составляла в среднем 28,2%, то есть почти в 2 раза ниже, чем в канадской Арктике; в среднем 25,5% половозрелых самок страдали окклюзией (непроходимостью) одного рога и 16,5% – обоих рогов. Доля самок с непроходимостью матки увеличивалась с возрастом, превышая 57% у самок старше 20 лет. Кроме того, были обнаружены также другие нарушения репродуктивной функции у самок нерпы – аборт или резорбция плода, замедленное развитие плода [20-21].

Таким образом, высокие затраты на воспроизводство предъявляют высокие требования к обеспечению кормовыми ресурсами размножающихся самок ластоногих. Недостаток кормовых ресурсов приводит к нарушению репродуктивной функции у самок, которая вызывает их прохолостание и пропуск размножения на 1-2 года или даже больший срок, что было показано нами для СМК [22-24]. Пропуск размножения самками, соответственно, приводит к снижению общей продукции детенышей в популяции.



**Рисунок 3.** Оценка биомассы кормовых видов ГТ и атлантической трески в Баренцевом море. Указаны сроки «вторжения» тюленей к норвежскому побережью и резкого снижения производства детенышей (по Stensen et al. [25]).

**Figure 3.** Estimation of biomass of feed species of GT and Atlantic cod in the Barents Sea. The dates of the «invasion» of seals to the Norwegian coast and a sharp decrease in the production of cubs are indicated (according to Stensen et al. [25]).

## ПИТАНИЕ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ ГТ

Питание ГТ в Баренцевом и Белом морях широко исследовалось российскими и норвежскими учеными. Прекрасный анализ многолетних исследований дан в работе G.B. Stensen с соавторами [25]. Они показали, что рацион ГТ изменяется в зависимости от сезона и географического положения, но в основном состоит из относительно небольшого количества видов, в частности, – мойвы, сайки, атлантической сельди, криля (*Thysanoessa spp.*) и пелагического амфипода *P. libellula*. Особое значение сайка и ракообразные приобретают в период летнего и осеннего нагула в северной части Баренцева моря (май-октябрь). Осенью, с увеличением ледового покрова моря, тюлени мигрируют на юг, их рацион меняется с преимущественно ракообразных на преимущественно рыбу, особенно мойву и сайку. Зимой и ранней весной в южных районах Баренцева моря важной добычей тюленей является сельдь, а также – некоторые другие виды рыб. При низкой биомассе мойвы тюлени переходят на питание другими видами рыб (рис. 3), в частности – на сайку, молодь других тресковых и сельдь [25].

Далее G.B. Stensen с соавторами [25] подчеркивают, что динамика запасов основных кормовых объектов ГТ связана как с климатическими и океанологическими условиями, так и с запасами самого ГТ и его пищевого конкурента – трески. Они отмечают, что увеличение притока теплых вод Атлантического океана привело к сдвигу в структуре сообществ и со-



кращению площади Баренцева моря, занятой арктическими видами.

На изменение структуры морских сообществ повлияло также увеличение в 2000-е годы запаса атлантической трески в Баренцевом море, явившееся следствием, принятой в тот период, стратегии управления запасами трески, и достижение ее самого высокого уровня биомассы к 2014 году [26-28]. Увеличение запаса трески привело к значительным нарушениям структуры экосистемы Баренцева моря, и, прежде всего – к снижению двух основных видов добычи гренландского тюленя: мойвы и сайки.

Конечно, экосистема имеет сложную структуру связей между ее элементами, в которой часто негативное влияние одних факторов, хотя бы частично, перекрывается позитивным влиянием других. Так, высокая численность трески приводит к снижению запасов одних объектов питания ГТ (мойвы, сайки), но при этом увеличиваются запасы других (креветки, молодь трески), что способствует выживанию ГТ в изменчивой морской среде. Поэтому, лишь глубокий анализ особенностей биологии и питания ГТ, с одной стороны, и детальная информация о динамических изменениях в экосистеме северных морей позволит выявить критические факторы, определяющие популяционную динамику ГТ.

Таким критическим фактором для ГТ являются, по нашему мнению, состояние запасов мойвы в экосистеме Баренцева моря. Как известно, баренцевоморская мойва нерестится во фьордах Норвегии. После нереста она теряет подвижность, медленно отходит от побережья и засыпает в понижениях дна Баренцева моря. Малоподвижная мойва, при ее высокой численности, является важным кормовым объектом ГТ, позволяющим восстановить энергетику самок после размножения и лактации, в течение которых они потеряли более чем 80% собственной массы. Важность мойвы для питания самок ГТ после размножения и лактации была документирована, благодаря мультиспектральному учету тюленей в начале нашего века [29].

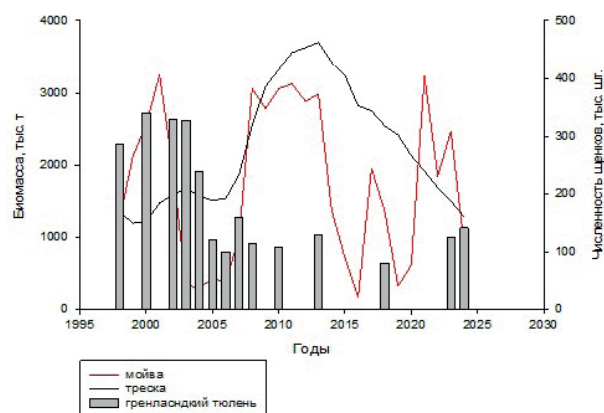
Интересно, что при низких запасах мойвы наблюдается массовый подход гренландских тюленей к берегам Норвегии непосредственно к местам нереста мойвы и сельди. Такие явления наблюдались в 1987 и 1994 годах, когда запасы мойвы были минимальны и недоступны для ГТ в открытых водах [30]. G.B. Stensen, с соавторами [25] подчеркивают, что среди подошедших к берегам Норвегии тюленей в эти годы наблюдалась высокая смертность, а также, что при низких запасах мойвы резко снизилась продукция детенышей в популяции ГТ (см. рис. 3).

## РЫБОЛОВСТВО КАК ФАКТОР, ВЛИЯЮЩИЙ НА ВОСПРОИЗВОДСТВО ГТ

Современный рыболовный флот имеет мощности по вылову водных биоресурсов, значительно превышающие уровень их естественного воспроизводства. Бесконтрольное его использование может привести к существенным нарушениям в морских экосистемах. Разумеется, современное рыболовство жестко регулируется через установление общего допустимого улова (ОДУ), которое разрабатывается специалистами отраслевой науки и обсуждается с участием международного сообщества. Но иногда и очевидные, направленные на сохранение водных биоресурсов, управленческие решения могут иметь отдаленные негативные последствия.

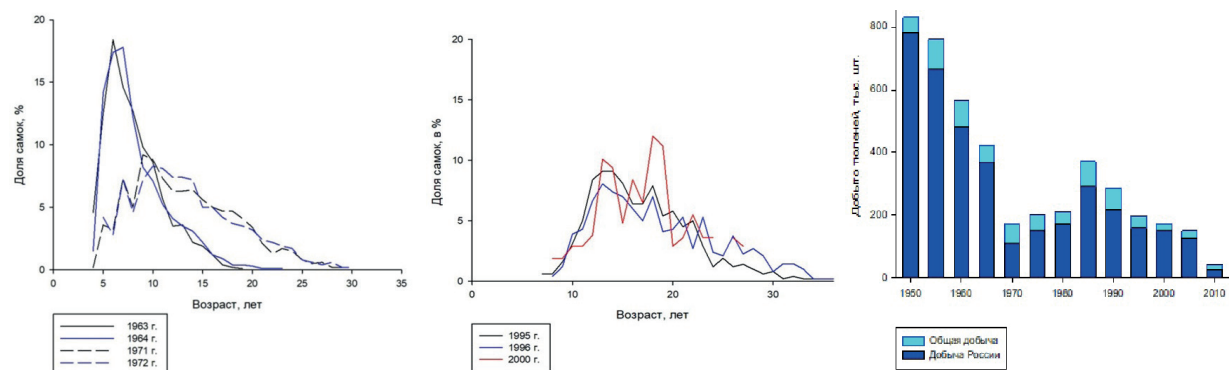
Так, именно принятая в начале 2000-х годов на международном уровне стратегия управления промыслом атлантической трески, постулировавшая увеличение или уменьшение ОДУ трески не более чем на 15% к уровню предыдущего года, привела к значительному росту её запасов. И это, положительное для трески решение, отрицательно повлияло на состоянии кормовой базы ГТ, что привело в итоге к снижению продукции детенышей в популяции ГТ в настоящее время (рис. 4)

Как мы уже упоминали, запасы мойвы важны для быстрого восстановления энергетики рожавших самок ГТ [29]. На рисунке 4 можно видеть, что, при снижении запасов мойвы в 2003 г., рождаемость у ГТ упала в три раза. Существенную роль в снижении запасов мойвы сыграли, введенные в эксплуатацию российскими рыбопромышленниками, наливные



**Рисунок 4.** Общий запас трески, мойвы и рождаемость гренландского тюленя

**Figure 4.** Total stock of cod, capelin and the birth rate of the harp seal



**Рисунок 5.** Возрастная структура в период интенсивного промысла ГТ и в период его затухания (по: Ю.И. Назаренко [37]; В.Н. Светочев, О.Н. Светочева [13]) и промысел суммарно по пятилетиям

**Figure 5.** The age structure during the period of intensive fishing of GT and during its attenuation (according to: Yu.I. Nazarenko, [37]; V.N. Svetochev, O.N. Svetочева, [13]) and fishing in total over five years

рыболовные суда, которые позволили значительно увеличить эффективность вылова мойвы и привели к истощению её запасов. Принятие мер по ограничению вылова мойвы привело к росту ее запасов к 2008 году. Однако к этому времени резко выросли запасы трески, которая активно питалась мойвой, необходимой для восполнения энергетических затрат рожавших самок ГТ.

После 2015 г. запасы трески стали постепенно снижаться, и наоборот, проявилась тенденция к росту запасов мойвы. Можно было бы ожидать роста продукции щенков в популяции ГТ. Однако здесь включаются другие внутривидовые факторы, влияющие на репродуктивную функцию популяции, а именно – изменения внутривидовой структуры ГТ, наблюдающейся после прекращения промысла.

### ИЗМЕНЕНИЕ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ГТ ПОСЛЕ ПРЕКРАЩЕНИЯ ПРОМЫСЛА

Как мы указывали выше, многовековой промысел ГТ не приводил к истощению популяции (см. рис. 1). Наоборот, на его высокий уровень популяция отвечала усиленным размножением, которое обеспечивало пополнение популяции, в результате чего её общая численность длительное время оставалась стабильной. Не оказал катастрофического влияния на воспроизводство популяции и период 1920-1930-х годов, когда промысел ГТ часто превышал 200-250 тыс. особей, а в отдельные годы достигал около 450 тыс. особей.

С чем это связано? Конечно, быстрому пополнению популяции способствовало хорошее состояние кормовой базы в этот момент. Рыболовство в этом регионе еще не достигло пика

своего развития, и ресурсы морских экосистем казались неисчерпаемы.

Но здесь мы хотели бы обратить внимание на выводы, которые появились благодаря детальным исследованиям внутривидовых процессов у СМК. В результате массового мечения котиков при рождении и прослеживания их жизненного цикла, анализа материнских затрат на потомство, в зависимости от возраста и физических параметров самок, была высказана гипотеза об индивидуальных внутривидовых стратегиях самок, которые образуются в популяции под воздействием  $r$ - $K$ -отбора. В популяции СМК были выделены особи с двумя крайними стратегиями. Самки- $r$ -стратеги быстро созревают, часто размножаются, но имеют меньшую продолжительность жизни, в то время как  $K$ -стратеги позже созревают, не каждый год размножаются, но дольше живут [7-9; 31-32].

В результате популяционная структура вида представляется как континуум индивидов, ограниченный особями с крайними  $r$ - и  $K$ -стратегиями. Такой набор стратегий позволяет популяции активно адаптироваться в стохастической среде обитания, в том числе – реагировать соответствующим образом на интенсивный промысел. То есть, при интенсивном неселективном промысле снижается плотность животных в популяции, снижается внутривидовая пищевая конкуренция и преимущество получают быстроразмножающиеся  $r$ -стратеги. Если промысел останавливается, увеличивается численность популяции, растет популяционная плотность, возрастает пищевая конкуренция, в результате – преимущество получают  $K$ -стратеги. Такая флуктуация популяционной структуры вида, как набора (соотношения)



особей с *r*- и *K*-стратегиями, присуща, видимо, всем живым объектам [22-24; 33-36].

Очевидно, что *r*-*K*-отбор обеспечивает эффективное использование водных биоресурсов. Так, пока объект не востребован человеком и его промысел отсутствует, его запасы в океане невелики; в популяции преобладают *K*-стратеги. После начала промысла, снижается плотность вида в среде обитания, растет скорость его воспроизводства и в популяции начинают преобладать *r*-стратеги. Изменение интенсивности промысла будет непосредственно отражаться на соотношении *r*- и *K*-стратегов. Эти процессы будут четко отслеживаться на разных этапах развития популяции по изменению в ее возрастной структуре, о чем мы сообщали ранее [22-24; 33-36].

Активный мониторинг популяции ГТ с середины прошлого века позволил получить сведения о возрастной структуре популяции при различной интенсивности его промысла. После периода интенсивного промысла ГТ в конце 1940-1950-х гг. возрастная структура популяции была смещена в сторону молодых самок. Однако суммарная добыча ГТ Россией и Норвегией в этот период была, видимо, близка к уровню пополнения популяции или даже превышала его, что потребовало принятия ограничительных мер. В 1955 г., в связи с низкой численностью тюленя, было введено лимитирование добычи для судового промысла – в размере 100 тыс. особей, а в 1963 г. – 60 тыс. особей. В 1965 г. Советский Союз прекратил судовую добычу ГТ сроком на 5 лет и ограничил прибрежный промысел ГТ населением до 20 тыс. приплода (белька, серки) при полном запрете добычи самок. Ограничение промысла привело к «постарению популяции» уже к началу 1970-х годов. В конце 1970-х квоты на добычу ГТ вновь увеличились до максимума в 82 тыс. особей в 1983 г., что опять вызвало омоложение популяции (рис. 5).

В дальнейшем, с конца 1980-х годов, промысел ГТ постепенно угасал, в связи с экономическими проблемами СССР, квоты постепенно сокращались, снизившись до 35 тыс. особей, пока с 2009 г. добыча белька в стране не была прекращена законодательно. В итоге популяция постарела – значительно увеличилась доля самок-долгожителей (рис. 5).

Таким образом, изменившаяся к началу 21 в. структура популяции ГТ привела к постарению популяции (преобладанию *K*-стратегов) и снижению репродуктивного потенциала. Период жесткой пищевой конкуренции ГТ с многочисленной треской в 2010-2020-х годах также способствовал преобладанию *K*-стратегов среди размножающихся самок. Поэтому рост запасов

мойвы в Баренцевом море в 2022-2024 годах пока не привел к взрывному увеличению продукции щенков ГТ.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение отметим, что на популяцию ГТ воздействуют как внешние факторы (климатические, океанологические, современное рыболовство, промысел тюленя), приводящие к изменению кормовой базы и, соответственно, энергетической обеспеченности размножающихся самок, так и внутренние факторы (популяционная структура вида, как результат *r*-*K*-отбора), позволяющие с той или иной эффективностью использовать ресурсы кормовой базы для воспроизводства.

Очевидно, что прекращение промысла ГТ ведет к увеличению пищевой конкуренции с треской и снижению ее запасов, с одной стороны, и к постарению популяции, увеличению доли *K*-стратегов и снижению уровня продукции детенышей, с другой стороны. Очевидно также, что возобновление промысла ГТ снизит пищевую конкуренцию с треской, что положительно отразится на росте ее запасов в Баренцевом море. Кроме того, учитывая высокую роль мойвы, как основной пищи ГТ, необходимо этот фактор учитывать при прогнозировании ОДУ мойвы.

Надо отметить, что промысел ГТ в течение нескольких столетий обеспечивал существование ряда прибрежных поселений архангельских поморов. Остановка промысла ГТ, под мощным влиянием «зеленого движения», потребовала структурных изменений в социально-экономической деятельности прибрежных поселков, что в конечном счете привело к увеличению интенсивности рыболовства, тем самым увеличивая дисбаланс в экосистеме Белого и Баренцева морей.

Эффективное управление запасами водных биоресурсов в настоящее время невозможно без знаний тонких взаимодействий в морских экосистемах. Очевидно, что наиболее эффективным будет комплексное использование водных биоресурсов, когда промысел морских рыб будет сопровождаться регулированием численности морских хищников более высокого трофического уровня – морских млекопитающих. Возобновление промысла морских млекопитающих снижает пресс современного рыболовства на запасы морских рыб, снижает пищевую конкуренцию между ними, обеспечивая быстрое восстановление их запасов. Внутривидовой *r*-*K*-отбор позволяет человечеству эксплуатировать популяции морских млекопитающих и рыб при сохранении их численности на высоком уровне.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Вклад в работу авторов: **А.И. Болтнев** – идея статьи, анализ данных по численности ГТ, подготовка статьи; **В.А. Беляев** – подготовка материалов по питанию ГТ, обзор литературы и редактирование статьи; **Н.П. Антонов** – подготовка и анализ материалов по динамике запасов мойвы и трески, редактирование и окончательная проверка статьи.

The authors declare that there is no conflict of interest. Contribution to the work of the authors: **A.I. Boltnev** – the idea of the article, analysis of data on the number of capelin, preparation of the article; **V.A. Belyaev** – preparation of materials on the nutrition of capelin, literature review and editing of the article; **N.P. Antonov** – preparation and analysis of materials on the dynamics of capelin and cod stocks, editing and final verification of the article.

## ЛИТЕРАТУРА И ИСТОЧНИКИ

- Дорофеев С. В., Фрейман С. Ю. Опыт количественного учета беломорского стада гренландского тюленя методом аэрофотографирования // Труды института рыбного хозяйства. 1928. Т. 2. Вып. 4. С. 12-23.
- Сурков С.С. К вопросу о методике определения численности и нормах вылова беломорского лиссуна // Труды ТИНРО. 1963. Вып. 15. С. 271-279.
- Черноок В.И., Кузнецов Н.В., Яковенко М.Я. Мульти-спектральная авиасъемка залежек тюленей // Мурманск: ПИНРО. 1999. 73 с.
- Черноок В.И. Результаты инструментального авиамониторинга беломорской популяции гренландского тюленя в 1998-2008 гг. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII Международной конференции 5-8 октября 2009 г. г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2009 С. 601-604.
- Сидоров Л.К., Бизиков В.А., Забавников В.Б., Егоров С.А. Оценка воспроизводства беломорской популяции гренландского тюленя в 2023 и 2024 гг. // Труды ВНИРО. 2025. Т. 199. С. 64-85.
- International Council for the Exploration of the Sea [ICES] (2019b). ICES/NAFO/NAMMCO Working Group on Harp and Hooded Seals (WGHARP). Copenhagen: ICES. 193. doi: 10.17895/ices.pub.5617 ICES Scientific Reports 1:72.
- Болтнев А.И. Некоторые сведения о постнатальном развитии северных китиков. В кн.: «Исслед. биол. и динамики числен. промысл. рыб Камчатского шельфа» – Петропавловск-Камчатский. Изд. КО-ТИНРО. 1991. в.1. ч.2. С. 137-149.
- Болтнев А.И. Материнский вклад в потомство в пренатальный период у северных морских китиков *Callorhinus ursinus* (Otariidae, Pinnipedia) // Зоологический журнал. 1994. Т.73. Вып.3. С. 126-135.
- Болтнев А.И. Северный морской котик Командорских островов. М. – ВНИРО. 2011. 264 с.
- Boltnev A.I. and York A.E. Maternal investment in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*): interrelationships among mothers' age, size, parturition date, offspring size, and sex-ratios. // J. Zool. (Lond.). 2001. 254. Pp. 219-228
- Boltnev A.I., York A.E. and Antonelis G.A. Northern fur seal young: interrelationships among birth size, growth, and survival. Can. J. Zool. 1998. 76. Pp. 843-854.
- Светочев В.Н. Биология и экология гренландского тюленя (*phoca groenlandica* erxleben, 1777) беломорской популяции на первом году жизни // Автореферат канд. дисс. – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. 2013. 31 с.
- Светочев В.Н., Светочева О.Н. Гренландский тюлень: биология, экология, промысел / В.Н. Светочева, О.Н. Светочева; [отв. ред. Н.Н. Кавцевич]; Мурман. мор. биол. ин-т Кольского науч. центра РАН. – Апатиты: Изд. КНЦ РАН. 2018. 174 с.
- Nilssen K.T., Grotnes P.E., Haug T. & Potelov V. Seasonal variation in body condition of adult Barents Sea harp seals (*Phoca groenlandica*). // Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science 1997. 22. Pp. 17-25.
- Kovacs K.M., Lavigne D.M. Maternal investment in Otariid seals and walruses // Canadian Journal of Zoology 2011. 70(10). Pp. 1953-1964
- Chapman D. G. Population dynamics of the Alaska fur seal herd // Trans. North. Am. Wildl. Nat. Res. Conf. 1961.V. 26. Pp. 356-369.
- Chapman D. G. A critical study of Pribilof fur seal population estimates // U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull. 1964. V. 63. Pp. 657-669.
- York A. E., Hartley J. R. Pup production following harvest of female northern fur seals // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981.V. 38. N 1. Pp. 84-90.
- Craig A.M. Histology of reproduction and the estrus cycle in the female fur seal. // *Callorhinus ursinus*. J. Fish. Res. Board Can. 21(4). 1964. Pp. 773-811.
- Helle E. Lowered reproductive capacity in female ringed seals (*Pusa hispida*) in the Bothnian Bay northern Baltic Sea with special reference to uterine occlusions. // Ann. Zool. Fennici 17. 1980. Pp. 147-158.
- Ferguson S.H., Yurkowski D.J., Young B.G., Willing C. Do intraspecific life history patterns follow interspecific predictions? A test using latitudinal variation in ringed seals. // Popul. Ecol. 2019. Pp. 1-12. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12008>
- Болтнев А.И., Болтнев Е.А., Корнев С.И. Возраст полового созревания, продолжительность жизненного цикла и репродуктивный вклад у самок морских китиков // Труды ВНИРО. 2022. Т. 190. С.95-104. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-190-95-104>
- Болтнев А.И., Болтнев Е.А., Корнев С.И. Репродуктивный вклад у самок морских китиков в связи с возрастом полового созревания // Труды ВНИРО. 2023. т. 191. С.53-65.
- Болтнев А.И., Болтнев Е.А., Корнев С.И. Изменчивость показателей рождаемости у самок китиков из разных поколений // Труды ВНИРО. 2023. Т. 192. С. 17-25. ISSN: 2307-3497. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-192-85-112>
- Stensen G.B., Haug T., Hammill M. Harp Seals: Monitors of Change in Differing Ecosystems//Frontiers in Marine Science, September 2020. V.7:569258 Pp. 1-20. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.569258>
- Греков А. А., Древетняк К. В., Русских А. А., Шамрай Е. А., Ярагина Н. А. Международный промысел и состояние запасов донных рыб Баренцева моря

- и сопредельных вод// Труды ВНИРО. 2018. Т. 174. С. 39-47.
27. Греков А.А., Долгов А.В., Ковалёв Ю.А., Мухин В.А., Прозоркевич Д.В., Соколов К.М., Ярагина Н.А. Состояние отечественного рыболовства на Северном рыбохозяйственном бассейне в начале XXI века // Труды ВНИРО. 2024. Т. 195. С. 12-23.
  28. International Council for the Exploration of the Sea [ICES] (2019a). "Barents Sea Ecoregion – Ecosystem overview," in Report of the ICES Advisory Committee, 2019, (Copenhagen: ICES). <https://doi.org/10.17895/ices.advice.5747> ICES Advice 2019, Section 5.1.
  29. Черноок В.И., Болтнев А.И. Регулярный инструментальный авиамониторинг зафиксировал резкое снижение рождаемости беломорской популяции гренландского тюленя, Морские млекопитающие Голарктики: материалы Пятой Международной конф., г. Одесса, 14-18 октября 2008 г., – Одесса. 2008. С. 100-104. (russ./eng.)
  30. Haug, T., Krøyer, A. B., Nilssen, K. T., Ugland, K. I., and Aspholm, P. E. Harp seal (*Phoca groenlandica*) invasions in Norwegian coastal waters: age composition and feeding habits. ICES J. 1991. Mar. Sci. 48. Pp. 363-371. <https://doi.org/10.1093/icesjms/48.3.363>
  31. Болтнев А.И. Внутривидовой r/K-отбор у северного морского котика// Труды ВНИРО. 2017. Т. 168. С. 4-13.
  32. Болтнев А.И. Морские млекопитающие в экосистеме: популяционная структура вида как следствие r/K-отбора // В сб. «Морские млекопитающие Голарктики: материалы 9-й Международной конф., г. Астрахань, 31.10-5.11. – Астрахань. 2018. С. 76-84.
  33. Болтнев А.И., Антонов Н.П., Болтнев Е.А. Научные основы морского зверобойного промысла// В сб. «Актуальные вопросы природопользования, ветеринарии и охотоведения: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 100-летию Анны Ивановны Колеватовой». - Редколлегия: Е. С. Симбирских (гл. ред.), М. С. Шевнина, В. Н. Сулейманова [и др.]. – Киров: 2023. С. 126-133.
  34. Болтнев А.И., Антонов Н.П., Болтнев Е.А. Промысел как фактор повышения продуктивности водных биоресурсов// В сб.: «Рыбохозяйственный комплекс России: проблемы и перспективы развития». Материалы I Международной научно-практической конференции (28-29 марта 2023 г., г. Москва) –М.: Изд-во ВНИРО. 2023. С.52 - 60.
  35. Антонов Н.П., Болтнев А.И., Болтнев Е.А. Изменение скорости воспроизводства вида и его популяционной структуры как ответ на масштабный промысел// Труды XIII Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2024)» Том I (IV): [сборник]. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС». 2025. С.500-507: ISBN 978-5-6053295-4-1 (т. 1)
  36. Болтнев А.И., Антонов Н.П., Болтнев Е.А. r-K-отбор и ответ популяции на промысел// В сб. «Современные методы оценки и рационального использования водных биологических ресурсов». Материалы II Международной научно-практической конференции, Москва, ФГБНУ «ВНИРО», 18-22 ноября 2024 г. /Авторы-составители: Д.А. Васильев, А.Е. Бобырев, А.И. Михайлов, Н.Г. Западаева, В.Р. Соколовский. М.: Изд-во ВНИРО. 2025. С. 35-40. ISBN 978-5-85382-561-1
  37. Назаренко Ю.И. Биология и промысел беломорской популяции гренландского тюленя// В кн.: Морские млекопитающие. – М.: Наука. 1984. С. 109-117.

## LITERATURE AND SOURCES

1. Dorofeev S.V., Freiman S. Yu. (1928). The experience of quantitative accounting of the White Sea herd of Greenland seals by aerial photography // Proceedings of the Institute of Fisheries. Vol. 2. Issue 4. Pp. 12-23. (In Russ.)
2. Surkov S.S. (1963). On the issue of the methodology for determining the number and standards of selection of the White Sea bald// Proceedings of TINRO. Issue 15. Pp. 271-279. (In Russ.)
3. Chernook V.I., Kuznetsov N.V., Yakovenko M.Ya. (1999). Multispectral aerial photography of seal deposits // Murmansk: PINRO. 73 p. (In Russ.)
4. Chernook V.I. (2009) Results of instrumental aerial monitoring of the White Sea population of the Greenland seal in 1998-2008 // Biological resources of the White Sea and inland waters of the European North. Proceedings of the XXVIII International Conference on October 5-8, 2009, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia. – Petrozavodsk: KarSC RAS. Pp. 601-604. (In Russ.)
5. Sidorov L.K., Bizikov V.A., Zabavnikov V.B., Egorov S.A. (2025). Assessment of reproduction of the White Sea population of the Greenland seal in 2023 and 2024 // Proceedings of VNIRO. Vol. 199. Pp. 64-85. (In Russ.)
6. International Council for the Exploration of the Sea [ICES] (2019b). ICES/NAFO/NAMMCO Working Group on Harp and Hooded Seals (WGHARP). Copenhagen: ICES. 193. doi: 10.17895/ices.pub.5617 ICES Scientific Reports 1. 72.
7. Boltnev A.I. (1991). Some information about the post-natal development of northern seals. In the book: "Research. biol. and the dynamics of numbers. fishing of the Kamchatka shelf" – Petropavlovsk-Kamchatsky, KOTINRO Publishing House. v.1. part 2. Pp. 137-149. (In Russ.)
8. Boltnev A.I. (2011). Maternal contribution to offspring during the prenatal period in the northern fur seals *Callorhinus ursinus* (Otariidae, Pinnipedia) // Zoological Journal. 1994. Vol.73. Issue 3. Pp. 126-135. (In Russ.)
9. Boltnev A.I. (2011). The Northern fur seal of the Commander Islands. Moscow – VNIRO. 264 p. (In Russ.)
10. 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.). 254. Pp. 219-228. 11. Boltnev A.I., York A.E. and Antonelis G.A. (1998). Northern fur seal young: interrelationships among birth size, growth, and survival. Can. J. Zool. 76. Pp. 843-854.
12. Svetochev V.N. (2013). Biology and ecology of the Greenland seal (*phoca groenlandica* *erxleben*, 1777) of the White Sea population in the first year of life // Abstract of the candidate. Dissertation. – Murmansk: MMBI KSC RAS. 31 p. (In Russ.)
13. Svetochev V.N., Svetocheva O.N. (2018). Greenland seal: biology, ecology, fishing / V.N. Svetocheva, O.N. Svetocheva; [ed. by N.N. Kavtsevich]; Murmansk Sea. biol. Institute of the Kola Scientific Center of the



- Russian Academy of Sciences – Apatity: Ed. KSC RAS. 174 p. (In Russ.)
14. Nilssen K.T., Grotne P.E., Haug T. & Potelov V. (1997). Seasonal variation in body condition of adult Barents Sea harp seals (*Phoca groenlandica*). // Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science. 22. Pp. 17-25.
15. Kovacs K.M., Lavigne D.M. (2011). Maternal investment in Otariid seals and walruses // Canadian Journal of Zoology. 70(10). Pp. 1953-1964
16. Chapman D.G. (1961). Population dynamics of the Alaska fur seal herd // Trans. North. Am. Wildl. Nat. Res. Conf. V. 26. Pp. 356-369.
17. Chapman D.G. (1964). A critical study of Pribilof fur seal population estimates // U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull. V. 63. Pp. 657-669.
18. York A.E., Hartley J.R. (1981). Pup production following harvest of female northern fur seals // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. N 1. Pp. 84-90.
19. Craig A.M. (1964). Histology of reproduction and the estrus cycle in the female fur seal. // Callorhinus ursinus. J. Fish. Res. Board Can. 21(4). Pp. 773-811.
20. Helle E. (1980). Lowered reproductive capacity in female ringed seals (*Pusa hispida*) in the Bothnian Bay northern Baltic Sea with special reference to uterine occlusions. // Ann. Zool. Fennici 17. Pp. 147-158.
21. Ferguson S.H., Yurkowski D.J., Young B.G., Willing C. (2019). Do intraspecific life history patterns follow interspecific predictions? A test using latitudinal variation in ringed seals. // Popul. Ecol. Pp. 1-12. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12008>
22. Boltnev A.I., Boltnev E.A., Kornev S.I. (2022). Age of puberty, life cycle duration and reproductive contribution in female fur seals // Proceedings of VNIRO. Vol. 190. Pp.95-104. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-190-95-104>. (In Russ.)
23. Boltnev A.I., Boltnev E.A., Kornev S.I. (2023). Reproductive contribution in female fur seals due to the age of puberty // Proceedings of VNIRO. vol. 191. Pp.53-65. (In Russ.)
24. Boltnev A.I., Boltnev E.A., Kornev S.I. (2023). Variability of fertility rates in female seals from different generations // Proceedings of VNIRO. Vol. 192. Pp. 17-25. ISSN: 2307-3497. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-192-85-112>. (In Russ.)
25. Stensen, G.B. Haug T., Hammill M. (2020). Harp Seals: Monitors of Change in Differing Ecosystems// Frontiers in Marine Science, September V.7:569258 Pp.1-20.<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.569258>
26. Grekov A.A., Drevetnyak K.V., Russkich A.A., Shamray E.A., Yaragina N.A. (2018). International fishing and the state of bottom fish stocks in the Barents Sea and adjacent waters// Proceedings of VNIRO. Vol. 174. Pp. 39-47. (In Russ.)
27. Grekov A.A., Dolgov A.V., Kovalev Yu.A., Mukhin V.A., Prozorkevich D.V., Sokolov K.M., Yaragina N.A. (2024). The state of domestic fisheries in the Northern fisheries basin at the beginning of the XXI century // Proceedings of VNIRO. Vol. 195. Pp. 12-23. (In Russ.)
28. International Council for the Exploration of the Sea [ICES] (2019a). “Barents Sea Ecoregion – Ecosystem overview,” in Report of the ICES Advisory Committee, 2019, (Copenhagen: ICES). <https://doi.org/10.17895/ices.advice.5747> ICES Advice 2019. Section 5.1.
29. Chernook V.I., Boltnev A.I. (2008). Regular instrumental aviation monitoring recorded a sharp decrease in the birth rate of the White Sea population of the Greenland seal, Marine mammals of the Holarctic: proceedings of the Fifth International Conference, Odessa, October 14-18, 2008 – Odessa: Pp. 100-104. (russ./eng.)
30. Haug T., Krøyer A.B., Nilssen K.T., Ugland K.I., and Aspholm P.E. (1991). Harp seal (*Phoca groenlandica*) invasions in Norwegian coastal waters: age composition and feeding habits. ICES J. Mar. Sci. 48. Pp. 363-371. <https://doi.org/10.1093/icesjms/48.3.363>
31. Boltnev A.I. (2017). Intraspecific *r/K* selection in the northern fur seal// Proceedings of VNIRO. Vol. 168. Pp. 4-13. (In Russ.)
32. Boltnev A.I. (2018). Marine mammals in an ecosystem: the population structure of a species as a consequence of *r/K* selection // In the collection “Marine mammals of the Holarctic: proceedings of the 9<sup>th</sup> International Conference, Astrakhan, 31.10-5.11. – Astrakhan. Pp. 76-84. (In Russ.)
33. Boltnev A.I., Antonov N.P., Boltnev E.A. (2023). Scientific foundations of the marine St. John's wort fishery// In the collection “Topical issues of nature management, veterinary medicine and hunting: a collection of materials of the All-Russian scientific and practical conference with international participation dedicated to the 100<sup>th</sup> anniversary of Anna Ivanovna Kolevatova”. Editorial board: E. S. Simbirskikh (chief editors), M. S. Shevnina, V. N. Suleymanova [and others]. – Kirov: Pp. 126-133. (In Russ.)
34. Boltnev A.I., Antonov N.P., Boltnev E.A. (2023). Fishing as a factor in increasing the productivity of aquatic biological resources//In collection: “The Russian fisheries complex: problems and prospects of development.” Proceedings of the I International Scientific and Practical Conference (March 28-29, 2023, Moscow) – Moscow: VNIRO Publishing House. Pp.52-60. (In Russ.)
35. Antonov N.P., Boltnev A.I., Boltnev E.A. (2025). Changing the reproduction rate of a species and its population structure as a response to large-scale fishing// Proceedings of the XIII International Scientific and Practical Conference “Marine Research and Education (MARESEDU-2024)” Volume I (IV): [collection]. Tver: LLC “PoliPRESS”. Pp.500-507: ISBN 978-5-6053295-4-1. (In Russ.)
36. Boltnev A.I., N.P. Antonov, E.A. Boltnev (2025). *r-K*-population selection and response to fishing. “Modern methods of assessment and rational use of aquatic biological resources”. Materials of the II International Scientific and Practical Conference, Moscow, VNIRO Federal State Budgetary Budgetary Institution, November 18-22, 2024 /Compiled by D.A. Vasiliev, A.E. Bobyrev, A.I. Mikhailov, N.G. Zapadaeva, V.R. Sokolovsky. Moscow:/ VNIRO Publishing House. Pp. 35-40. ISBN 978-5-85382-561-1. (In Russ.)
37. Nazarenko Yu.I. (1984). Biology and fishery of the White Sea population of the Greenland seal // In: Marine Mammals, Moscow: Nauka. Pp. 109-117. (In Russ.)

Материал поступил в редакцию/ Received 02.10.2025  
Принят к публикации / Accepted for publication 06.10.2025