

Алтухов А.В.¹, Андрус Р.Д.², Желатт Т.С.³, Бурканов В.Н.^{1,4}

Объясняет ли вес щенков сивуча (*Eumetopias jubatus*) различия в выживаемости в первый год их жизни в популяциях с разным трендом численности?

1. Камчатский филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Петропавловск-Камчатский, Россия
 2. Университет Аляски, Фербенск, США
 3. «Телеметрия и исследование морской экологии», Сибек, США
 4. Лаборатория морских млекопитающих, Аляскинский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, НОАА, Сиэтл, США
-

Altukhov A.V.¹, Andrews R.D.², Gelatt T.S.³, Burkanov V.N.^{1,4}

Does Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) pup weight explain differences in first-year survival rate in populations with different abundance trends?

1. Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia
2. University of Alaska, Fairbanks, USA
3. Marine Ecology and Telemetry Research, Seabeck, USA
4. Marine Mammal Laboratory, Alaska Fisheries Science Center, NOAA, Seattle, USA

DOI: 10.35267/978-5-9904294-7-5-2020-1-33-41

Связи между жизненными стратегиями и изменениями окружающей среды определяют демографические показатели на всех этапах жизни (Stearns, 1992). Например, условия на раннем этапе жизни, вероятно, являются важным фактором, определяющим выживаемость и будущий репродуктивный успех (Elo, Preston, 1992, Lindström, 1999, Hamel et al., 2009). Условия раннего развития могут влиять на состав популяции, главным образом влияя на выживаемость молодых особей – наиболее уязвимого возрастного класса с самыми высокими показателями смертности (Gaillard et al., 1998, Eberhardt, 2002). В меняющихся условиях среды половозрелые самки могут прямо или косвенно (через аборт) определять судьбу своего потомства путем изменения интервалов между последовательными родами (McNamara, Houston, 1996, Einum, Fleming, 2000). Более длительные интервалы между родами могут позволить самкам больше инвестировать в каждого из ее щенков и пожизненный репродуктивный успех, в случае если условия окружающей среды подвержены значительным изменениям в короткие промежутки времени. В этом случае пожизненный репродуктивный успех будет максимальным для тех особей, которые могут инвестировать значительные ресурсы в потомство

Relationships between life history strategies and environmental fluctuations can affect vital rates at all life stages (Stearns, 1992). For example, environmental conditions early in life are likely an important determinant of survival and future reproductive success (Elo, Preston, 1992; Lindström, 1999; Hamel et al., 2009). These early-life conditions may influence recruitment rates primarily by affecting the survival of juveniles, the most vulnerable age class with the highest mortality rates (Gaillard et al., 1998; Eberhardt, 2002). In fluctuating environments, adult females can also directly or indirectly (through abortions) influence their offspring's fate through variation in inter-birth intervals (McNamara, Houston, 1996; Einum, Fleming, 2000). Longer inter-birth intervals may allow females to invest more in each of her pups, as well as lifetime reproductive success, if environmental conditions are a subject to significant variations within short time periods. In this case, lifetime reproductive success will likely to be maximized for those individuals who are able to invest significant resources in offspring during favorable conditions without compromising own future survival when environmental conditions deteriorate.

при наступлении благоприятных условий, не ставя под угрозу собственное выживание, в то время когда общие условия окружающей среды хуже.

Изучая демографию меченых сивучей (*Eumetopias jubatus*) мы обнаружили, что выживаемость щенков оказалась выше в популяциях со снижающейся численностью. При этом частота размножения самок и выживаемость рожавших самок в таких популяциях, по результатам наших исследований, также была снижена (Altukhov et al., 2018). Схожая картина выживания щенков наблюдалась на острове Мармот (залив Аляска) во время снижения численности (Pendleton, et al., 2006), а недавно была обнаружена в западной (Fritz et al., 2014) и восточной части (Maniscalco, 2014) Залива Аляска, где популяция северного морского льва стабильна или растет. Fritz et al. (2014) предположил, что высокий уровень выживания щенков может быть результатом более продолжительного периода материнской заботы (более поздний возраст отлучения), более низких уровней хищничества или комбинации этих и других факторов. Выживание молодых в первый год также зависит от общего физического состояния матери, с которым также может быть связан вес щенка при рождении или в конце перинатального периода (Milette and Trites, 2003).

Мы предположили, что самки тратят больше ресурсов на воспроизводство в районах, где наблюдается депрессия численности, и это сказывается на их репродукции. Высокая же выживаемость щенков может быть обусловлена лучшей подготовленностью самок к беременности после годовичного перерыва, и, в результате, они рожают более развитых и крупных щенков, которые быстрее растут в постнатальный период. Для проверки гипотезы сравнили массу тела щенков между лежбищами, где обнаружили разные уровни выживания щенков.

Щенков взвешивали в конце июня-июле в 1995–2011 гг. (n=5277). Щенки были взвешены во время мечения в начале июля, когда возраст основной массы щенков составлял один месяц. В Таблице 1 представлена информация о годах мечения и количестве взвешенных щенков.

Сезонность протекания родов может сильно различаться между лежбищами (Pitcher et al., 2001, Kuhn et al., 2017), и, поскольку масса щенка зависит от возраста, а взвешивание в разные годы на разных лежбищах происходило в разные даты, мы стандартизировали вес щенков между лежбищами/сезонами. Для каждого лежбища и года с помощью уравнения логистического роста количества щенков мы определили среднюю

In our previous Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) vital rates study, we found that survival rate of pups was higher on Medny Island and Kozlov Cape, areas where sea lion abundance had a lack of recovery. We also found that females reproduce there less frequently, and female that nursed their pups had lower survival rate as well (Altukhov et al., 2018). A similar pattern of pup survival rate was observed on Marmot Island (Gulf of Alaska) during the population decline (Pendleton et al., 2006), and recently was found in the Western (Fritz et al., 2014) and Eastern (Maniscalco, 2014) Gulf of Alaska, where Steller sea lion populations are stable or growing. Fritz et al. (2014) suggested that the high pup survival rate could be the result of longer average periods of maternal care (later age of weaning), lower predation rates, or a combination of these and other factors. Pup survival rate in the first year also depends on the mother's condition, to which pup's weight at birth or at the end of the perinatal period can also be related (Milette, Trites, 2003).

We suggested that females need to allocate more resources to breeding in areas with decline in abundance and this affects their reproduction. The high pup survival rate in the first year may be explained by a better mother's condition: since females had two years before births, they may gather enough resources to produce larger and more developed pups, which grow faster in the postnatal period. To evaluate our hypothesis, we compared pup weight between rookeries that display different pup survival rates.

Pups were weighed in late June and July in 1995–2011 (n = 5277). Pups were weighed at the time of branding in early July, at approximately one month of age. Table 1 provides information on the branding years and the number of pups weighed.

Pup birth phenology may be different between sites (Pitcher et al., 2001; Kuhn et al., 2017). Since pup weight depends on pup age, and at different rookeries they were weighed on different dates in different years, we standardized pup weight across all rookeries and years. We estimated an average pupping date (pupping peak) by the equation of logistic growth of pup number for each site/year. We then used a linear mixed effect model to estimate the relationship between the pup weight and the duration of the period between branding date and an average pupping date. Then, with this growth curve, we standardized the weight that should be at all rookeries on the 25th day since the average date of births. Thus, the effect of weighing date on results was removed.

	Пол/ Sex	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
о. Медный	F	52	46	11	49	55		56	46	26
Medny I.	M	48	54	14	38	45		39	39	28
м. Козлова	F	24	24	20	28	26	27		22	
Kozlov C.	M	26	24	30	22	24	23		28	
о. Анциферова	F		42	54		22		50		39
Antsiferov I.	M		58	46		28		50		61
о-ва Ловушки	F	22	57	51		45		45		37
Lovushki I.	M	35	43	49		55		55		40
о. Райкоке	F	23	48	40		48		37		48
Raykoke I.	M	27	52	60		52		43		52
о. Б. Чирпоев	F		56	47		57		32		36
B. Chirpoev I.	M		44	53		42		44		64
Всего/Total		257	548	475	137	499	50	451	135	431

продолжение таблицы	Пол/ Sex	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	Всего/ Total
о. Медный	F	55		44		53		52		41	586
Medny I.	M	45		56		47		48		59	560
м. Козлова	F	26		20		25				26	268
Kozlov C.	M	24		30		19				24	274
о. Анциферова	F		38		46		45		54		390
Antsiferov I.	M		62		54		55		46		460
о-ва Ловушки	F		50		52		50		53		462
Lovushki I.	M		50		48		50		47		472
о. Райкоке	F		49		41		47		46		427
Raykoke I.	M		51		59		53		54		503
о. Б. Чирпоев	F		45		53		46		47		419
B. Chirpoev I.	M		55		47		54		53		456
Всего/Total		150	400	150	400	144	400	100	400	150	5277

Таблица 1. Общие сведения о выборке взвешиваний щенков, использованных в анализе.

Table 1. Summary information on weight measurements used in the analysis.

дату родов (пик родов). Затем с помощью смешанных линейных моделей оценили зависимость веса щенков от длительности периода между датой пика родов и датой взвешивания. Используя эту оценку, стандартизировали вес щенков на всех лежбищах/сезонах к 25 дню от средней даты родов. Таким образом, влияние даты взвешивания на результаты было исключено.

Мы не могли напрямую описать динамику рождения щенков, поскольку период наблюдения на лежбищах

We were not able to evaluate birth phenology directly because our observation period on the rookeries began after the first birth event. We estimated the differences in birth phenology between study sites using the pup count data. Pup counts were performed at each rookery on a daily basis except for Kozlov Cape where counts were conducted every 1-2 weeks. Pup counts, used in the analysis, included live pups and the cumulative number of dead pups for a specific day. We assumed

часто начинался позже начала родов. По этой причине мы оценили динамику рождения, используя данные подсчета щенков. Подсчеты щенков на каждом лежбище проводили ежедневно, за исключением мыса Козлова, где подсчеты проводились каждые 1-2 недели. Число щенков, используемых в анализе, включало живых щенков и кумулятивное число павших щенков до текущего дня. Мы предположили, что число щенков, насчитываемых на лежбище, тесно связано с интенсивностью родов. Мы также приняли, что увеличение числа щенков характеризуется кривой логистического роста, и параметрически описали наблюдаемый рост числа щенков на лежбищах как:

$$\frac{A}{1+e^{\left(\frac{4\mu(\lambda-t)}{A}\right)}}$$

где A – максимум кривой, μ – максимальный наклон (скорость роста), λ – фаза запаздывания, t – время (день с нового года в нашем случае). Чтобы подогнать эту модель к нашим данным, мы использовали пакет *grofit* (Kahm et al., 2010) для вычислительной среды R (R Core Team, 2016). Фаза запаздывания в нашем случае соответствует дню, когда половина общего количества щенков уже присутствует на лежбище. Мы использовали эту дату в качестве показателя пика щенения или средней даты щенения.

Использование смешанных линейных моделей позволило нам исправить различия в сезонных эффектах между лежбищами и различия в возрастах щенков между годами на одном лежбище при различиях в датах мечения.

На острове Медный и мысе Козлова роды проходили в более ранние сроки, чем на Курильских островах (Рис. 1). Используя число щенков на каждую дату, мы оценили параметры кривой логистического роста (Рис. 2). Средняя дата щенения на острове Медный и мысе Козлова была между 5 и 8 июня в разные годы (или между 156–159 днем с начала года). Наша оценка средней даты щенения для острова Медного и мыса Козлова оказалась на 3 дня раньше, чем сообщалось в предыдущем исследовании (Pitcher et al., 2001). Поскольку на мысе Козлова информация о динамике числа щенков была получена спорадически, оценки имели значительно большую дисперсию. На острове Анциферова средний день щенения был примерно на неделю позже – в период с 11 по 13 июня (или между 162 и 164 днем с начала года), со средневзвешенной оценкой на 12 июня. На островах Ловушки средний день щенения в разные годы был между 11 и 15 июня, со средневзвешенной оценкой на 13 июня. Аналогичная картина наблюдалась

that the number of pups counted on rookeries is closely related with pup birth intensity. Then we assumed also that pup counts followed a logistic growth curve and parametrically described the observed growth of pup number on rookeries as:

$$\frac{A}{1+e^{\left(\frac{4\mu(\lambda-t)}{A}\right)}}$$

where A is the maximum of the curve, μ is the maximum of the slope (growth rate), λ is the lag phase, t is the time points (day since new year in our case). To fit this model to our data, we used the *grofit* computer package (Kahm et al., 2010) available in the R compute environment (R Core Team, 2016). Lag phase in our case corresponds to the day when a half of the total pup count is already present on the rookery. We used this date as an indicator of pupping peak or an average pupping date.

We used a linear mixed effect model to correct the differences in seasonal phenology effects between the rookeries and the differences in pup age between years at one rookery with different branding dates.

At Medny Island and Kozlov Cape, births began on earlier dates than in the Kuril Islands (Fig. 1). We estimated parameters of logistic growth for each year of data collected (Fig. 2). The mean pupping date at Medny Island and Kozlov Cape was between June 5 and 8 (or between 156–159 Julian day). The mean pupping date for Medny Island and Kozlov Cape was 3 days earlier than reported earlier (Pitcher et al., 2001). However, at Kozlov Cape information on pup dynamics was obtained sporadically and, therefore, estimates contained greater variance. At Antsiferov Island, the mean day of pupping was almost one week later (between June 11 and 13, or 162 and 164 Julian day) with a weighted average date of June 12. In the Lovushki Islands, the mean pupping day ranged between June 11 and 15, with a weighted average estimate of June 13. A similar pattern was observed at Raykoke Island, where the mean pupping day ranged between June 11 and 15 with a weighted average of June 13 (164 Julian day). The latest mean pupping date in our study was found at Brat Chirpoev Island. There the mean pupping date ranged between June 12 and 18, with a weighted average estimate between June 15 and 16 (166–167 Julian day).

The best model for each site predicted a weight for a specific date (25th day since pupping peak) that was used as a standard day. Using this approach, we were

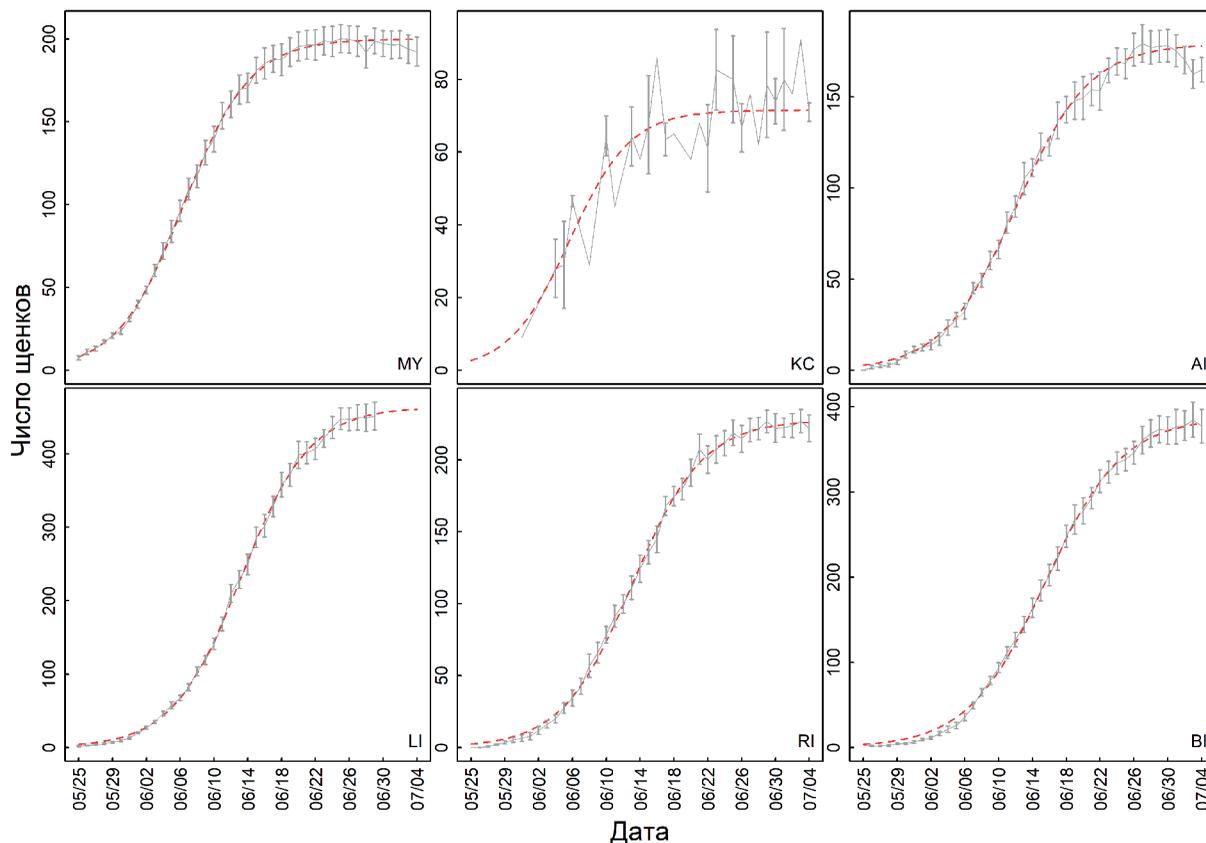


Рис. 1. Среднее число щенков на определенную дату за период 2002-2012. МУ – Остров Медный; КС – Мыс Козлова; АИ – Остров Анциферова; ЛИ – Острова Ловушки; РИ – Остров Райкоке; ВИ – Остров Брат Чирповев.

Fig.1 Average pup number for specific day of year in 2002–2012. Y-axis: number of pups; X-axis: date. MY, Medny Island; KC, Kozlov Cape; AI, Antsiferov Island; LI, Lovushki Island; RI, Raykoke Island; BI, Brat Chirpoev Island.

Key: Дата → Date

Число щенков → Number of pups

на острове Райкоке, где средний день щенения колебался между 11 и 15 июня, в среднем по годам приходился на 13 июня (164 день года). Самый поздний период щенения в нашем исследовании был на острове Брат Чирповев. Там средняя дата щенения изменялась между годами с 12 по 18 июня, со среднегодовой оценкой между 15 и 16 июня (166-167 днем года).

Мы использовали лучшую модель для стандартизации веса щенков на 25-й день со дня пика родов. Используя этот подход, мы смогли сократить разброс в весе между годами, что, вероятно, было следствием разного возраста щенков на дату взвешивания. В целом вес самцов был выше, чем вес самок. Это может быть следствием более быстрого темпа роста у самцов, более ранней даты рождения или большего веса при рождении по сравнению с самками. Наша модель также показывает, что самцы растут быстрее, чем самки.

able to narrow dispersion in weights between years which was likely a consequence of different pup ages on the weighing date. In general, male pups were heavier than females. This could be a consequence of a faster growth rate for males, an earlier birth date, or a greater birth weight as compared to females. Our model also indicates that male pups grow faster than females.

Birth date and date of weighing (average age on the weighing date) had a clear effect on pup weight measured. Ignoring these parameters and using weight data directly as a covariate may increase bias, overdispersion, and hide true relationship between weight and other covariates. Using estimated parameters of our model, we standardized pup weights to certain age. We did not find that standardized weights were different between all rookeries studied.

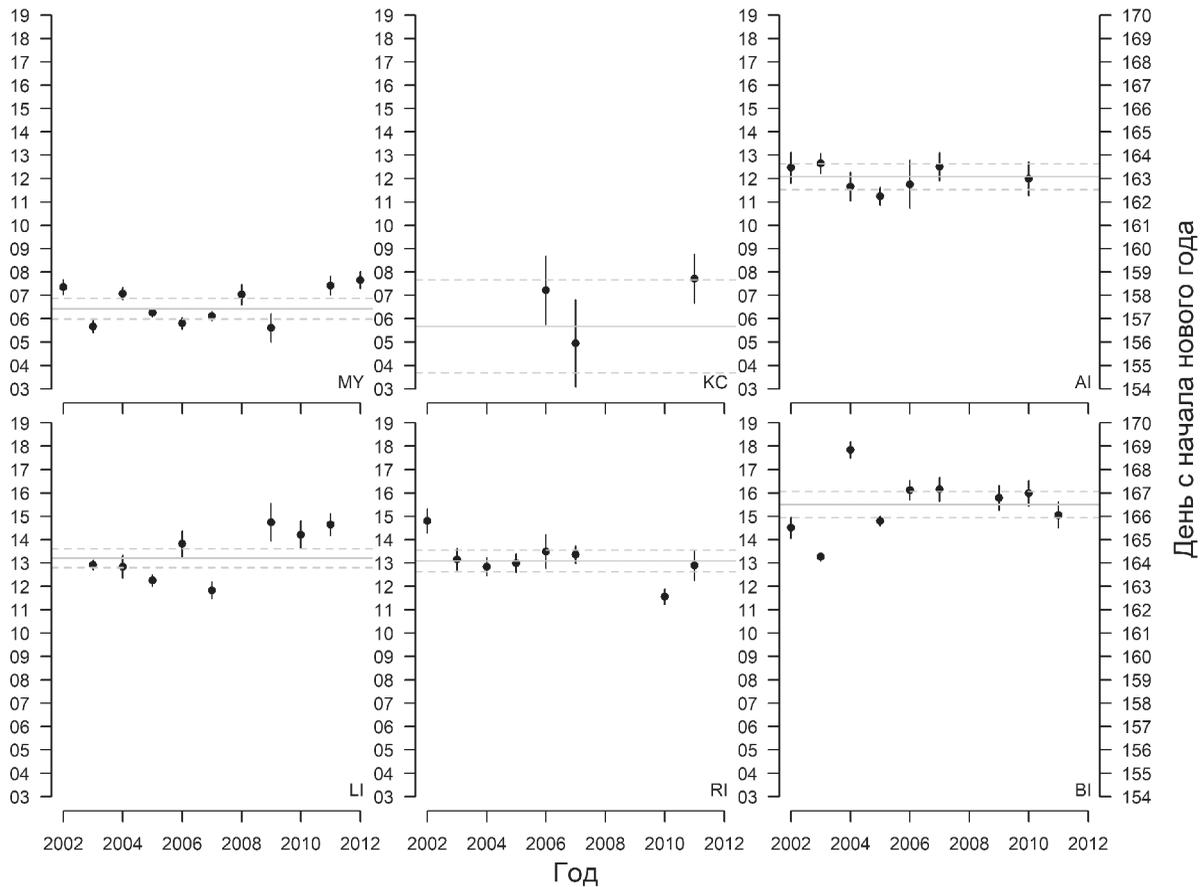


Рис. 2. Оценка ожидания дня пика размножения (средний день щенения). МУ – Остров Медный; КС – Мыс Козлова; АИ – Остров Андиферова; ЛИ – Острова Ловушки; РИ – Остров Райкоке; БИ – Остров Брат Чирпоев.
 Fig. 2 Estimation of an average pupping day. Left Y-axis: date in June; right Y-axis: day since new year (Julian day); X-axis: year. MY, Medny Island; KC, Kozlov Cape; AI, Antsiferov Island; LI, Lovushki Island; RI, Raykoke Island; BI, Brat Chirpoev Island.

Key: Дата в июне → Date in June
 День с начала нового года → Day since new year
 Год → Year

Дата рождения и дата взвешивания (средний возраст на дату взвешивания) оказывали явное влияние на измеряемый вес щенков. Игнорирование этих закономерностей и использование данных взвешивания напрямую может приводить к смещению оценки и увеличивать дисперсию и, как следствие, скрывать истинную связь между весом и другими исследуемыми характеристиками. Используя параметры нашей модели, мы стандартизировали вес щенков до определенного возраста. Мы не обнаружили значимых различий в стандартизированной массе щенков между всеми изученными лежбищами. Только на острове Брат Чирпоев вес щенков был ниже, но находился в пределах 95% доверительного интервала (Рис. 3)

Only Brat Chirpoev Island had a slightly lower pup weight, but within 95% confidence interval (Fig. 3).

Comparison of the growth rate of pups of branded females (whose parturition dates are known) suggests that smaller pups were born later than large pups. Pups on Medny Island were born earlier than in the Kuril Islands possibly due to oceanographic conditions. For example, data of Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) mission (NASA, 2017) show that the sea surface temperature around (within 30 nautical miles) the Steller sea lion rookeries began increasing a week earlier in the Commander Islands and at Kozlov Cape than in the Kuril Islands, which

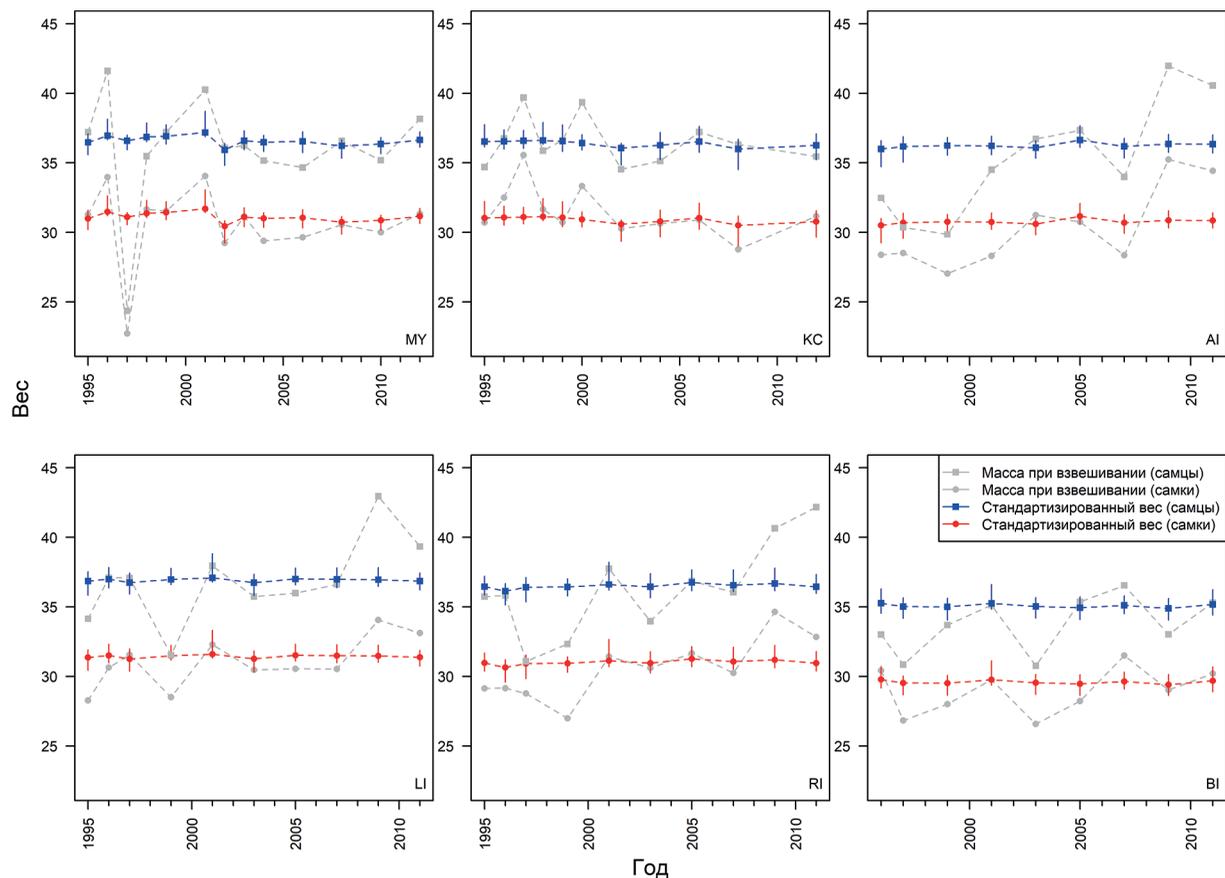


Рис. 3 Сравнение массы тела щенков при взвешивании и масса стандартизированная к 25 дню от средней даты щенения. MY – Остров Медный; KC – Мыс Козлова; AI – Остров Анциферова; LI – Острова Ловушки; RI – Остров Райкоке; BI – Остров Брат Чирпоев.

Fig. 3. Weight of pups at capture and standardized weight on 25th day since an average pupping date. Y-axis: weight of pups, X-axis: year. MY, Medny Island; KC, Kozlov Cape; AI, Antsiferov Island; LI, Lovushki Island; RI, Raykoke Island; BI, Brat Chirpoev Island.

Key:

Вес → Weight

Год → Year

Масса при взвешивании → Measured weight

Стандартизированный вес → Standardized weight

самцы → males

самки → females

Сравнение темпов роста щенков, рожденных от меченых самок (тех, для кого известны даты родов), указывает, что более мелкие щенки на дату мечения родились позже крупных щенков. Щенки на острове Медный появляются на свет значительно раньше, чем на Курильских островах, что, вероятно, связано с различиями в океанографических условиях. К примеру, данные спектрорадиометра миссии MODIS (NASA,

indirectly indicates differences in the seasonal pattern of the environmental fluctuations between the Kuril Islands and the Commander Islands. Favorable environmental conditions at the time of pupping may be an important factor explaining the higher survival rate of pups on the Commander Islands and Kozlov Cape. However, survival rate of adult females that nursed pups on Medny Island was lower than that

2017) показывают, что температура поверхности моря вокруг (в пределах 30 морских миль) лежбищ сивуча начинает расти на неделю раньше на Командорских островах и мысе Козлова, чем на Курильских островах, что косвенно указывает на различия в сезонности окружающей среды между Курильскими и Командорскими островами. Условия окружающей среды во время щенения в то же время также могут быть важным фактором, объясняющим более высокую выживаемость щенков на Командорских островах и мысе Козлова. Тем не менее, выживание взрослых самок, которые выкармливают щенков на острове Медный, было ниже, чем выживание самок, которые не рожали щенков, в то время как на Курильских островах выживаемость самок, у которых были щенки, была выше или схожа с выживанием тех, кто пропускает роды (Altukhov et al., 2018, Altukhov et al., 2019). Это может свидетельствовать о том, что уход за щенком несет более высокую стоимость для самок с острова Медный, чем для самок на Курильских островах. Высокое выживание щенков на Командорских островах, вероятно, в основном объясняется более высоким материнским вкладом в первый год жизни щенков (Altukhov et al., 2018, Altukhov et al., 2019), но не во время перинатального периода и в течение их первого месяца жизни, так как мы не обнаружили существенных различий в весе щенков между разными лежбищами.

of females that did not produce a pup, while in the Kuril Island the survival rate of females that had pup was higher or similar with those who skipped births (Altukhov et al., 2018; Altukhov et al., 2019). This suggests that nursing a pup incurs a higher cost for females on Medny Island than in the Kuril Islands, and the increased pup survival rate in the Commander Islands may be explained by increased maternal investment in the first year of pup's life (Altukhov et al., 2018; Altukhov et al., 2019) but does not correlate with the perinatal period and pup growth during their first month of life, as we could not find any substantial differences in pup weight between the rookeries.

Список использованных источников / References

- Altukhov A., Andrews R., Gelatt T., Burkanov V. 2018. Associations between Steller sea lion survival and reproduction and local commercial fishery activity. In: Alaska Marine Science Symposium, Jan 22-26, 2018, Hotel Captain Cook & Egan Center, Anchorage, Alaska: NOAA: 200.
- Altukhov A., Andrews R., Gelatt T., Burkanov V. 2019. Effects of maternal care on Steller sea lion pup and juvenile survival. In: Alaska Marine Science Symposium, Jan 28-Feb 1, 2019, Hotel Captain Cook & Anchorage Hilton, Anchorage, Alaska: NOAA: 236.
- Burkanov V., Gurarie E., Altukhov A., Mamaev E., Permyakov P., Trukhin A., Waite J., Gelatt T. 2011. Environmental and biological factors influencing maternal attendance patterns of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Russia. *Journal of Mammalogy*, 92: 352-366.
- Eberhardt L.L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology*, 83: 2841-2854.
- Einum S., Fleming I.A. 2000. Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximize fitness. *Nature*, 405: 565-567.
- Elo I.T., Preston S.H. 1992. Effects of early-life conditions on adult mortality: a review. *Population Index*, 186-212.
- Fritz L., Towell R., Gelatt T., Johnson D., Loughlin T. 2014. Recent increases in survival of western Steller sea lions in Alaska and implications for recovery. *Endangered Species Research* (in print).
- Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 58-63.
- Hamel S., Cote S.D., Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M. 2009. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology*, 78: 143-151.

- Kahm M., Hasenbrink G., Lichtenberg-Frat'e H., Ludwig J., Kschischo M. 2010. grofit: Fitting Biological Growth Curves with R. Journal of Statistical Software, 33: 1-21. <http://www.jstatsoft.org/v33/i07/>.
- Kuhn C.E., Chumbley K., Johnson D., Fritz L. 2017. A re-examination of the timing of pupping for Steller sea lions *Eumetopias jubatus* breeding on two islands in Alaska. Endangered Species Research, 32: 213-222.
- Lindström J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. Trends in Ecology & Evolution, 14: 343-348.
- Maniscalco J.M. 2014. The effects of birth weight and maternal care on survival of juvenile Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). PloS one, 9: e96328. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096328>
- NASA. 2017. NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group. Moderate-resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) Aqua Chlorophyll Data; 2014 Reprocessing. OB.DAAC, Greenbelt, MD: NASA.
- McNamara J.M., Houston A.I. 1996. State-dependent life histories. Nature, 380: 215.
- Millette L.L., Trites A.W. 2003. Maternal attendance patterns of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) from stable and declining populations in Alaska. Canadian Journal of Zoology, 81: 340-348.
- Pendleton G., Pitcher K., Fritz L., York A., Raum-Suryan K., Loughlin T., Calkins D., Hastings K., Gelatt T. 2006. Survival of Steller sea lions in Alaska: a comparison of increasing and decreasing populations. Canadian Journal of Zoology, 84: 1163-1172.
- Pitcher K.W., Burkanov V.N., Calkins D.G., Le Boeuf B.J., Mamaev E.G., Merrick R.L., Pendleton G.W. 2001. Spatial and temporal variation in the timing of births of Steller sea lions. Journal of Mammalogy, 82: 1047-1053.
- R Core Team. 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing, Vienna.
- Stearns S.C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford University Press, vol. 249.
- Clarke, J., Stafford, K., Moore, S.E., Rone, B., Aerts, L., Crance, J. 2013. Subarctic cetaceans in the southern Chukchi Sea: evidence of recovery or response to a changing ecosystem. Oceanography, 26. Pp. 136-149.
- Derocher, A.E., Lunn, N.J. and I. Stirling. 2004. Polar bears in a warming climate. Integrative and Comparative Biology, 44. Pp.163-176.
- Kingslay, M.C.S. 1986. Distribution and abundance of seals in the Beaufort Sea, Amundsen Gulf, and Prince Albert Sound. Arctic Management Research Department of Fisheries and Oceans. Winnipeg, Manitoba. Report No. 025. 16 pp.
- Large marine ecosystems of the World. URL: <http://lme.edc.uri.edu/index.php/lme-introduction> (08.09.2018).
- Meehan, R.H., Belikov, S., Desportes, G., Ferguson, S.H., Kovacs, K.M., Laidre, K.L., Stenson, G.B., Thomas, P.O., Ugarte, F., Vongraven D. 2017. Marine Mammals CAFF. State of the Arctic Marine Biodiversity Report. Pp. 149-174.
- Ray, G.C., Overland, J.E., Hufford, G.L. 2010. Seascape as an organizing principle for evaluating walrus and seal sea ice habitat in Beringia. Geophysical Research Letters, 37(20). Pp. 1-6.
- Sherman, K, Sissenwine, M, Christensen, V, Duda, A, Hempel, G, Ibe, C, Levin, S, LluchBelda, D, Matishov, G, McGlade, J, O'Toole, M, Seitzinger, S, Serra, R, Skjoldall, H-R, Tang, Q, Thulin, J, Vandeweerd, V, Zwanenburg, K. 2005. A global movement toward an ecosystem approach to management of marine resources. Marine Ecology Progress Series, 300. Pp. 275-279.