

На правах рукописи



АЛТУХОВ Алексей Викторович

РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ СИВУЧА
(*Eumetopias jubatus* Shreb. 1776)

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2012

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и в Камчатском филиале Учреждения российской академии наук Тихоокеанский институт географии ДВО РАН.

Научный руководитель:

кандидат биологических наук
Гольцман Михаил Ефимович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Чабовский Андрей Всеволодович,
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцов (ИПЭЭ РАН),
заведующий лабораторией
популяционной экологии

доктор биологических наук
Попов Сергей Владиленович
Московский зоопарк, первый
заместитель ген. директора

Ведущая организация:

Всероссийский научно-
исследовательский институт охраны
природы

Защита диссертации состоится 09 апреля 2012 г. в 15:30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете им. М.В.Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет, ауд. М-1.
Факс: 8 (495) 939-43-09; эл. почта: irbeme@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Автореферат диссертации разослан « » марта 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



И.Р. Бёме

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Общие представления о системе репродуктивных связей и об организации и функционировании репродуктивных лежбищ у ушастых тюленей сложились давно (Gentry, 1970; Gisiner, 1985; Gentry 1998; Sandegren, 1970; Крушинская и Лисицына 1983; Мамаев, 1999 и др.). Исследования последних десятилетий пересмотрели и уточнили многие важные аспекты биологии этой группы животных. Тем не менее, ряд ключевых вопросов об организации репродукции ушастых тюленей до сих пор остаются без ответа. Лежбища из года в год образуются на одних и тех же местах и, по многим данным, и самцам и самкам свойственна нательная филопатрия и пространственный консерватизм (Gentry, 1970; Gisiner, 1985; Мамаев, 1999). Однако изменчивость этих важнейшие характеристики и их роль в организации и функционировании репродуктивных лежбищ пока мало изучены. Насколько стабилен и изменчив пространственный консерватизм? Не препятствует ли он поддержанию генетического полиморфизма популяции? Почему так медленно и с трудом образуются новые лежбища? Почему идет очень жесткая конкуренция за место размножения, хотя рядом часто имеются свободные и не отличающиеся по рельефу участки? Чтобы ответить на эти вопросы, надо понять какие факторы и каким образом определяют выбор места для размножения и организуют скопление размножающихся животных.

Понятно, что, прежде всего социальные механизмы, а не физические факторы управляют формированием лежбища, но как действуют эти социальные механизмы пока неясно.

Компактность лежбищ, крупные размеры зверей позволяют наблюдателю легко фиксировать основные поведенческие акты, режим активности. Но, никаких точных измерений использования ушастыми тюленями пространства, пока не проводится.

Использование точных количественных измерений пространственно-временной динамики перемещения индивидуально-распознаваемых особей может не только прояснить частные вопросы биологии данного вида животных, но и изменить наши общие представления о системе репродуктивных связей. Мы продемонстрируем это в исследовании сивуча – животного, репродуктивной биологии которого посвящены многие десятки работ, но без использования точного количественного измерения перемещений животных.

Сивуч, как и все представители семейства ушастых тюленей, обладает ярко выраженным половым диморфизмом. Сивуч широко распространен вдоль азиатского побережья от северной Японии до Берингова пролива и далее на восток по всей Алеутской гряде и побережью северной Америки до Калифорнии (Burkanov & Laughlin, 2007).

В годовом цикле сивучей, как и других видов семейства ушастых тюленей, четко выражено чередование двух периодов – репродуктивного (лежбищного), когда животные формируют огромные репродуктивные скопления и кочующего, когда животные совершают локальные миграции в море и выходят на берег или лед только для отдыха (Крушинская и Лисицына, 1983). Ежегодная схема образования репродуктивного скопления животных хорошо известна. Первыми весной на лежбищах появляются половозрелые самцы-секачи. Самцы занимают определенное место и защищают его от других самцов. Затем подходят самки. На берегу они занимают места на участках секачей, образуя «гаремы» до нескольких десятков животных. Совокупность таких «гаремов» составляет репродуктивную или маточ-

ную часть скопления, на его периферии располагаются не участвующие в размножении самцы (Gentry, 1970; Sandegreen, 1970; Мамаев, 1999).

Подобная схема образования и функционирования скоплений на берегу (лежбищ) ластоногих и сивуча в частности, является классической и приводится в основных сводках по поведенческой экологии (см. например Крушинская и Лисицына, 1983). То, как животные располагаются на берегу, частично зависит от рельефа, но основная структура определяется социальными и репродуктивными связями, тактиками репродуктивного поведения. Для описания организации системы размножения у ластоногих обычно применяют понятие гаремной полигинии (female defense polygyny), указывая на то, что самец контролирует доступ к группе самок (Emlen and Oring, 1977; Davies, 1991), или ресурсно-зависимой полигинии (resource-defense polygyny) предполагая, что самец контролирует участок, на котором собираются самки (Emlen and Oring, 1977). Обе концепции подразумевают, что самец осуществляет контроль над самками либо непосредственно, либо опосредованно через владение территорией. Ведущая роль самца в организации репродуктивных связей выглядит особенно убедительно, учитывая разницу в размерах тела - секачи сивуча более чем вдвое крупнее самок (Fiscus, 1961). Поэтому внимание исследователей, прежде всего, привлекало поведение репродуктивно активных самцов-секачей, формирующих сеть территорий на репродуктивной части лежбища (Sandegreen, 1970; Gisiner, 1985; Мамаев, 1999). Однако в последнее время возрос интерес к значению роли самок в формировании репродуктивных отношений. Для некоторых видов ушастых тюленей, показано, что поведение самок и выбор ими партнера (Harcourt et al., 2007) во многом может определять существование альтернативных стратегий самцов (Hoffman et al., 2003), и что роль самцов в организации размножения ластоногих, возможно, завышена (Amos et al., 2003; Hoffman et al., 2007). Разработанная нами новая методика сканирующей фото и видео регистрации событий, позволяет получить точное и полное описание положения и поведения, как самцов, так и самок в пространстве и времени. А анализ этих данных предоставляет возможность проверить справедливость и дополнить классические представления об организации репродуктивного поведения сивуча и провести детальное исследование социальных и репродуктивных связей животных.

Цель и задачи. Цель работы - на основании точных количественных описаний поведения сивучей и использования пространства лежбища на протяжении многих сезонов размножения определить основные стратегии репродуктивного поведения самцов и самок.

Задачи:

Разработать и применить для сбора данных о репродуктивных процессах на лежбище новый метод сканирующей фото- и видео регистрации поведения сивучей с высокой точностью и частотой регистрации событий

Описать пространственно-временную динамику использования сивучами лежбища Скала Долгая и сравнить ее характеристики с аналогичными на других репродуктивных лежбищах

Определить важнейшие факторы выбора места родов, места спаривания и основные стратегии репродуктивного поведения самцов и самок

Использовать данные сканирующего метода фото- и видеорегистрации поведения сивучей для оценки классических представлений о системе репродуктивных связей у этого вида.

Научная новизна. Впервые при помощи нового метода, сканирующего фото- и видеорегистрации событий и мест положения животных на лежбище, удалось детально количественно описать и показать, как организованы репродуктивные процессы на лежбище, как совместно действуют система репродуктивных связей между самцами и самками и система связей между матерью и детенышем, а также как самка использует репродуктивные стратегии самцов, чтобы добиться не только спаривания в данном сезоне, но и успешного рождения и выкармливания детеныша, зачатого в прошлом году. Впервые проведены точные пространственно-временные измерения дистанций и направлений перемещения самок по лежбищу, размеров и расположения территорий самцов позволили выявить механизмы защиты детенышей и проанализировать стратегии самок в выборе половых партнеров, способствующие увеличению генетического разнообразия потомства. Хотя представления о полигинной системе репродуктивных связей у сивуча сложились очень давно и стали классическими, проведенное нами количественное исследование репродуктивной активности показало, что в реальности мы имеем дело с гораздо более сложной, чем казалось ранее, многокомпонентной системой репродуктивных связей. Эта система не укладывается в рамки ни одного из принятых типов полигиний и включает в себя компоненты трех разных систем.

Научное и практическое значение работы. Результаты исследования существенно расширяют наши знания об организации размножения сивучей и вносят вклад в развитие теории эволюции репродуктивных отношений. Разработанная методика сбора, хранения и первичного анализа данных благодаря высокой эффективности при низкой себестоимости уже успешно применяется для мониторинга береговых лежбищ сивучей как в России, так и США. На основании многолетних данных количественно испытана применимость и репрезентативность ряда косвенных индикаторов состояния локальных популяций, которые сейчас широко используются другими исследователями. Важный вклад этой работы – точные количественные данные, описывающие пространственно-временную организацию репродуктивных процессов, протекающих на лежбище сивучей. Эти данные могут быть использованы для эволюционно-экологических и популяционно-генетических исследований ушастых тюленей.

Апробация работы. Основные результаты исследования доложены на международных симпозиумах и конференциях: «Биенниале по биологии морских млекопитающих» (Сан-Диего, Калифорния, США 2005; Кейп-Таун, Южная Африка, 2007; Квебек, Канада 2009, Тампа, Флорида, США 2011), «Морские млекопитающие Голарктики» (Санкт-Петербург, Россия, 2006; Одесса, Украина, 2008; Калининград, Россия, 2010), «Ежегодная конференция Европейского общества по китообразным» (Сан-Себастьян, Доностия, Испания, 2007; Эгмонд ан Зе, Нидерланды, 2008; Стамбул, Турция, 2009; Штральзунд, Германия, 2010; Кадиз, Испания, 2011; Голуэй, Ирландия, 2012), «Симпозиум Европейской ассоциации по водным млекопитающим» (Антибы, Франция, 2006), «Alaska Marine Science Symposium» (Анкоридж, Аляска, 2008) и др. Результаты работы обсуждались на лабораторных семинарах кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова, основные результаты работы были доложены на заседании ученого совета КФ ТИГ ДВО РАН.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 30 научных работ, в том числе 2 статьи из списка ВАК, из них 1 в иностранном издании.

Структура и объем диссертации. Текст диссертации изложен на 147 страницах и

включает: введение, обзор литературы, материалы и методы, результаты исследования и их обсуждение, выводы и список литературы. Работа иллюстрирована 48 рисунками и 16 таблицами. Список литературы включает 213 источников, в том числе 188 – на иностранных языках.

Благодарности. Работа была выполнена в рамках проекта по изучению причин катастрофического снижения численности сивуча при поддержке Национальной Лаборатории США по изучению морских млекопитающих (National Marine Mammal Laboratory Alaska Fisheries Science Center/NOAA), а также AlaskaSeaLife Center, North Pacific Wildlife Consulting и Камчатского филиала Тихоокеанского Института географии (КФ ТИГ) ДВО РАН. Я благодарен Гольцману М. Е. за научное руководство и терпение, проявленное на всех этапах подготовки данной работы. Особую признательность выражаю руководителю проекта Бурканову В. Н. Без его помощи в организации наблюдений и непосредственного участия, данная работа не могла быть выполнена. Я признателен Мамаеву Е. Г. за помощь и дельные советы при проведении наблюдений. Я благодарен всем, кто в разные годы помогал в сборе материала и кто участвовал в первичной обработке данных: Артемьевой С.М., Белоброву Р.В., Белонович О. А., Долговой Е.С., Дульченко Н.А., Кондратьеву А.Г., Нановой О.Г., Никулину С.В., Пермякову П.А., Риваненковой М.Л., Сергееву С.Н., Савенко О.В. Я благодарен Др. Элиезеру Гурарию за помощь в статистической обработке, Ивлеву Ю.Ф. и Базыкину Г.А. за идею корректировки пространственных данных, полученных с фотоизображений. Особо благодарен Лисицыной Т.Ю. за ценные рекомендации и полезные замечания. Я выражаю благодарность «Совету по морским млекопитающим», «Европейскому обществу по изучению китообразных» (European Cetacean Society), «Обществу изучения морских млекопитающих» (MMS), «Российскому фонду фундаментальных исследований», за предоставленные возможности для апробации результатов данной диссертации на международных конференциях.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы, поставлены цели и задачи исследования.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

Биология и годовой цикл. Приводятся общие сведения о систематике сивуча: размерах тела (Мараков, 1966; Попов, 1982), численности и ареале обитания (Loughlin et al. 1992; Burkanov and Loughlin, 2005), о чередовании репродуктивного и кочующего периодов в годовом цикле (Крушинская, Лисицына, 1983). Приводятся сведения о начале репродуктивного периода в различных частях ареала (Мамаев, 1999; Gentry, 1970; Sandegren, 1970). Даются основные представления о процессе формирования репродуктивных скоплений на лежбищах (Orr & Poulter, 1967, Мамаев, 1999, Gisiner, 1985). Описаны наблюдения относительно пространственного консерватизма у самцов (Мамаев, 1999; Gisiner, 1985) и самок (Edie, 1977) сивучей. Дается общее представление о репродуктивном поведении самцов и самок (Крушинская и Лисицына, 1983, Мамаев, 1999; Gentry, 1970; Sandegren, 1970; Gisiner, 1985). В заключении приводится информация о процессе распада репродуктивного скопления животных по завершению лежбищного периода (Лисицына и Крушинская, 1983; Мамаев, 1999, Лисицына, 1975)

Полигиния у сивучей. Рассмотрены основные предпосылки к формированию и признаки полигинии у тюленей, рожающих и спаривающихся на суше (Bartholomew, 1970; Stirling, 1983; Boness, 1991).

Территориальность сивучей. Рассматривается территориальность самцов и ее особенности в связи с водным образом жизни и использовании суши преимущественно для размножения. Приводятся данные о функции территориальности в репродуктивной организации животных (Bones, 1991; Clutton-Brock, 1989; Clutton-Brock & Hiraiwa-Hasegawa, 1988; Cassini, 1999). Рассматриваются возможности существования у самцов морских млекопитающих токоподобных или кластерных территорий (Clutton-Brock, 1989; Fay et al., 1984; Bonness, 1991) и предпосылки для их формирования (Bradbury & Gibson, 1983; Bradbury, 1983; Ligon, 1999; Clutton-Brock et al., 1992; Stilmann et al., 1993). Рассматривается значение территории лежбища для самок (Gentry, 1998; Miller, 1975).

Репродуктивный успех самцов и самок. Описаны предпосылки к различиям в стратегиях репродуктивного поведения между самцами и самками (Maynard Smith, 1993; Willson and Pianka, 1963; Orrians, 1969). Оцениваются возможности репродуктивного успеха для самок и самцов при полигинии (Orrians, 1969). Рассмотрены возможности выбора партнера самками и влияние этого выбора на генетическое разнообразие потомства при высокой natalной филопатрии и пространственном консерватизме (Trail, 1990; Amos et al., 2001; Hoffman et al., 2001, 2007).

Территориальность вне репродуктивных скоплений. Даются представления о проявлении у сивучей паттернов территориального поведения (Мамаев, 1999; Gentry, 1970; Gisiner, 1985; Peterson, 1968; Miller, 1991; Gentry, 1998) в различном возрасте (Gentry, 1974). Кратко приводятся представления о развитии территориального поведения у самцов. Обсуждается проявление форм территориального поведения вне репродуктивных скоплений (Miller, 1991, 2002; Harestad & Fisher, 1975). Рассматривается возможность применения понятия иерархии доминирования (Allee, 1951) для описания пространственных отношений на нерепродуктивных скоплениях (Peterson & Bartholomew, 1967; Le Boeuf, Peterson, 1968, Harestad & Fisher, 1975).

Режим использования репродуктивного лежбища самками. Приводится общая информация о режиме присутствия самок на лежбище и уходах на кормление в репродуктивный период. Подчеркивается возможность использования различных показателей (продолжительность периода после родов до первого ухода, продолжительность нахождения на берегу, продолжительность нахождения в море) для косвенной оценки доступности пищевых ресурсов (Sandegren, 1970; Merrick, Loughlin, 1997; Milette, 1999; Milette, Trites, 2003; Алтухов и др. 2008; Burkanov et al. 2011). Приводится информация об изменении режима присутствия самок у многих видов ластоногих в связи с изменениями продуктивности мирового океана (Costa et al., 1989; Boyd et al., 1994; Costa et al., 1985; Ono et al., 1987; Heath et al., 1991; Trillmich and Dellinger, 1991; Hood and Ono, 1997). Приводятся данные о работах по изучению режима присутствия самок сивуча на лежбищах Дальнего Востока России (Kruchenkova et al., 2001; Кузин, 2005).

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследования

Исследования проводили в период с 2000 по 2010 гг. В 2000, 2001 и 2005 гг. наблюдения проводили на Юго-Восточном лежбище острова Медный (Командорские о-ва, 54°29', 168°07'). С 2003 г. мы начали многолетние наблюдения за размножающейся группировкой сивучей на лежбище острова Скала Долгая (о-ва Каменные Ловушки, Курильские о-ва, 48°33', 153°51'). На лежбище выбрали модельный участок, на котором размножается приблизительно ¼ часть репродуктивного населения лежбища. На нем проводились детальные наблюдения за ре-

продуктивным поведением животных и измерения перемещений фокальных самцов и самок на протяжении всего сезона размножения. Мы наблюдали и за остальной частью лежбища, отмечая репродуктивное поведение (роды, спаривания, удержание территории и т.п.) и следили за изменением численности зверей.

Идентификация и регистрация меченых и приметных животных для определения популяционных характеристик и наблюдения за поведением животных. Мы идентифицировали сивучей по тавро (мечение проводится регулярно с 1989 г. (Burkanov, 2009), благодаря чему мы точно знаем возраст и происхождение зверей), каким-либо травмам (свежим или зажившим) или уникальным отметинам, а также инородным предметам (ошейники, обрывки сетей, упаковочные ленты и др.) на теле. Для уверенной идентификации при первом обнаружении животного на лежбище или в воде около лежбища делали фотографии тавро и (или) дополнительных примет (Табл. 1). При встрече меченого или приметного сивуча на лежбище после фотографирования и внесения номера его тавро в журнал регистрации мы визуально определяли его пол, возраст и его репродуктивный статус. Для самок определяли наличие у нее годовалого детеныша, устанавливали факт кормления, определяли дату и время родов с максимальной точностью (до 1/3 дня), а также фотографировали место родов на лежбище с положением в центре кадра. Фотографировали место спаривания на лежбище с животными, расположенными в центре кадра. Для каждого из самцов на модельном участке делали подробное описание внешнего вида, отмечая положение естественных маркеров на теле на схемах и делая фотографии отметин. Для каждого из самцов отмечали дату, время начала и конца спаривания, делали фотографии самки и фотографировали место спаривания на лежбище с животными, расположенными в центре кадра. За каждым идентифицированным зверем следили ежедневно, описывая его репродуктивное поведение.

Методы сбора пространственных данных. Данные по распределению в пространстве животных и событий собирали с панорамных фотографий модельных участков. Реконструкцию координат событий проводили на базе предварительно проведенной топографической (плановой) съемки лежбищ. Для этого с помощью опорных реперных точек (хорошо заметные скалы или камни) «привязывали» фотографии к лежбищу, в последующем проводя корректировку условных координат. Методика обработки протокола фотомониторинга делится на два этапа. Первый этап - отметка положения животного или события на фотопанораме, а также отметка всех реперных точек на данной фотографии. Для обработки фотографических панорам в разработанной нами базе данных (БД) по регистрации сивучей (Altukhov & Burkanov, 2008; см. также http://rfemmr.org/ssl_bdb.htm) включен модуль, позволяющий отмечать положение каждого зверя. Положение животного определяли по крайней передней точке места соприкосновения тела с субстратом. В большинстве случаев все события отмечались непосредственно на лежбище во время наблюдений. В случае,

Таблица 1. Количество индивидуально опознаваемых животных

Год	По тавро	По травмам	По маркерам
2003	131	11	109
2004	118 (117)*	19	108
2005	129	14	79
2006	146	17	90
2007	134	9	73
2008	130	5	28
2009	137	25	3
2010	128	1	5

*Одно тавро прочесть не удалось

когда это было невозможно, положение или событие наносили на бумажные схемы, либо подробно фотографировали, либо снимали на видео, чтобы потом восстановить на фотопанораме за определенное время. Второй этап обработки – пересчет относительных планарных координат. Положение каждого зверя или события на плане модельного участка рассчитывали с использованием алгоритма линейной интерполяции по реальным промерам лежбища. Математические преобразования координат осуществляли с помощью программного скрипта, написанного в среде R (R Development Core, 2010).

Оценка ошибки метода преобразования координат событий. Для оценки ошибки метода в центральной части лежбища были нанесены маркеры, отмечающие 7 отрезков известной длины (1, 3, 5, 9, 10, 15 и 20 метров). Данные отрезки также были измерены с помощью нашего метода по фотографиям. Расхождения между измерениями по фотографиям и истинными значениями длин составило в среднем 0.32 метра ($sd=0.3$, $Q_{25\%-75\%}=0.08-0.49$, $N=700$). Для дополнительной оценки погрешности метода по всему модельному участку, мы провели измерения длины тела всех фокальных секачей на каждой из обработанных фотографий. Согласно Уиншип (Winship et al, 2001), средняя длина секачей репродуктивного возраста составляет 3.04 метра. Средняя длина тела территориальных самцов по панорамным фотографиям составила 2.71 ($sd=1.13$ $N=22868$) метра. Сравнив наши измерения с данными Уиншип (Winship et al, 2001), мы оценили ошибку нашего метода в среднем равной 0.36 метра ($sd=0.80$ м, $Q_{25\%-75\%}=-0.18-0.90$ м).

Объем пространственных данных. В анализ включены данные, собранные в 2001 г. на острове Медный. Было обработано 170 фотографий модельного участка и столько же сопровождающих расшифровывающих схем, иллюстрирующих распределение животных. Фотографии перед обработкой были оцифрованы. Всего получено 3870 локаций зверей разных половозрастных групп (щенки, молодые, самки, самцы 4-5 лет, самцы 6-7 лет, самцы 8 и старше), из них 315 релокаций индивидуально опознаваемых животных. Для регистрации положения животных на модельном участке лежбища на Скале Долгой использовались цифровые панорамные фотографии. Интервал съемки составил 1 раз в полчаса с 7:00 до 23:00. За каждый год проанализировано разное число фотографических срезов (Табл. 2).

Использование пространства репродуктивного лежбища самками и секачами. В анализ по этому разделу включены данные, полученные на модельном участке лежбища острова Скала Долгая в период с 2004 по 2006 гг. (Табл. 3).

Репродуктивные события на лежбище. Было проанализировано положение в пространстве 580 событий спариваний и родов для фокальных животных (Табл. 4).

Обработка пространственных данных. Для расчета параметров использования пространства лежбища мы использовали библиотеку функций *ADEHabitat*

Таблица 2. Количество фотографий, использованных для описания

	2003	2004	2005	2006
Начало	5/25	5/27	5/26	5/28
Конец	7/13	7/19	7/20	7/22
Кол-во дней	49	53	55	55
Кол-во фотографий (срезов)	49	610	1066	2973

(Calenge, 2006) для среды R (R Development Core Team, 2010). Для описания использования пространства мы основывались на оценке распределения вероятностных полей (*Utilization Distribution*), далее UD. Расчет распределения осуществляли с помощью классического метода

Таблица 3. Общие сведения о материале, использованном для описания пространственного распределения животных

Год	2004	2005	2006
Количество фокальных самок	57	62	70
Количество релокаций фокальных самок	1229	5950	32441
Количество релокаций анонимных самок	30827	8992	0
Количество фокальных самцов	28	38	38
Количество релокаций фокальных самцов	7416	5280	17121

Таблица 4. Количество зафиксированных событий родов и спариваний

	2003	2004	2005	2006
Места родов	36	36	37	24
Спаривания	114	133	103	97

оценки по кернелу, подробно описанного в работе Вортона (Worton, 1989; см. также Капитонов, 1988) и реализованного в функции *kernelUD()* библиотеки *ADEHabitat*. Для расчета величины перекрытия инди-

видуальных территорий, определенных с помощью оценки UD, мы использовали "PHR" индекс (Fieberg & Kochanny, 2005). Расчет индекса проводили с помощью функции *kerneloverlap()* библиотеки *ADEHabitat*. Статистическую оценку параметров выполняли, используя дисперсионный анализ для обобщенных моделей линейной регрессии, для нормализации данных использовали ряд функций (гамма, обратную Гаусса и др.).

Визуальные учеты. Оценку продолжительности использования репродуктивного лежбища самками и секачами сивуча в течение репродуктивного сезона, мы провели на основании учетных данных, полученных на острове Скала Долгая (Табл. 5). Учет всех категорий животных по установленным участкам на всем лежбище проводили в период с 13 до 16 часов. Учеты выполнялись по стандартной схеме, разработанной еще в начале 90-х годов (Бурканов В. Н., неопубликованные данные). Сначала просчитывали поголовно всех животных, затем выделяли крупных самцов, деля по категориям (*территориальные – секачи, имеющие свои территории, активно их защищают от вторжения других секачей и молодых самцов; территориальные самцы с самками («гаремные») – территориальные секачи, имеющие самок на своей территории; другие секачи – секачи, залегающие на нерепродуктивных участках или отдельных камнях, скалах в одной группе, не имеют территорий и не защищают их*). Далее просчитывали полусекачей (*неполовозрелые самцы в возрасте 4-7 лет, явно отличающиеся по размерам и поведению от самок и молодых животных*), затем учитывали молодых (*неполовозрелые самцы и самки в возрасте от 1 до 3 лет*) Во избежание пересчета, самок как самую многочисленную группу находили как разность между общей

численностью и остальными категориями. Категория «другие» использовалась крайне редко – в условиях отсутствия видимости или при учете в воде.

Таблица 5. Объем учетных данных

Год	Первый учет	Последний учет	Учетных дней
2003	Май 24, 2003	Июль 13, 2003	51
2004	Май 26, 2004	Июль 19, 2004	55
2005	Май 26, 2005	Июль 20, 2005	54
2006	Май 25, 2006	Июль 22, 2006	59

Обработка данных визуального учета. Для сравнения данных учетов, использовали параметризованные модели, основанные на логистической кривой роста (Birch, 1999). Расчеты проводили в среде R с использованием библиотеки функций grofit (Kahm et al., 2010). Расчет стандартных отклонений и доверительных интервалов для каждого из рассчитанных параметров проводили на основании непараметрического метода бутстрапа (Efron & Tibshirani, 1993). Оценку статистической значимости различий полученных параметров проводили с помощью Tukey's HSD - теста с применением коррективы Бонферони для множественных сравнений.

Оценка продолжительности использования лежбища секачами. Для того чтобы оценить продолжительность удержания территории самцами в течение жизни, в 2003 г на модельном участке лежбища Скала Долгая был описан 31 территориальный самец. В последующем для анализа было отобрано 24 секача, обладающие наиболее заметными маркерами, которые могут сохраняться на протяжении многих лет. В каждый последующий год мы снова отмечали обнаруженных в первый год самцов, до времени последней регистрации секачей на лежбище. Реконструкцию проводили, опираясь на понятия дискретного равномерного распределения и распределение Пуассона. Сопоставив математическое ожидание, которое мы определили для нашего дискретного наблюдаемого распределения с математическим ожиданием для распределения Пуассона, которое описывает распределение реальных значений, мы получаем оценочные значения пожизненной продолжительности использования репродуктивного лежбища секачами.

Исследование режима присутствия самок. Исследования проводили на двух репродуктивных лежбищах сивучей в Дальневосточном регионе России: в 2001, 2004 и 2005 гг. на Юго-Восточном лежбище о. Медный. В 2004 и 2005 гг. работу выполняли на лежбище о. Скала Долгая. Наблюдения вели за самками сивуча с новорожденными щенками из укрытий. Наблюдатели с частотой один раз в час осматривали лежбище и регистрировали присутствие и положение самок, поэтапно сканируя лежбище. Осмотр проводился в последовательности, выбранной в начале наблюдений. Продолжительность поиска животных охватывала период 10-20 минут. Кроме того, наблюдатели постоянно следили за акваторией и фиксировали все случаи ухода и прихода самок на лежбище. Для анализа режима присутствия самок взят период с 10-го по 30-й день после родов. Нижняя граница была выбрана на основании того, что примерно 10 дней после родов самки не покидают лежбище и остаются со щенками (Sandegren, 1970; Merrick, 1987; Лобачева, 1998; Milette, 1999; Алтухов и др., 2008; Burkanov et al. 2011.). Верхняя граница была выбрана, исходя из того, что у щенков и их матерей в месячном возрасте резко повышается подвижность, и пары начинают широко перемещаться по лежбищу, поэтому вероятность ошибки регистрации самки резко возрастает. При сравнении данных с двух островов мы определяли относительную частоту присутствия самки на берегу:

$$p = \frac{Y}{Y + N}$$

, где Y – количество отметок наблюдателя о присутствии, а N – об отсутствии данного животного. Для краткости этот показатель мы будем называть вероятностью нахождения самки на лежбище. Для анализа данных мы использовали обобщенные линейные модели (Generalized Linear Models (Firth, 1991)). Поскольку характер наших данных двоичный (1 – присутствие, 0 – отсут-

ствие самки), мы использовали функцию Logit для нормализации биномиального распределения.

ГЛАВА 3. Результаты

Временные характеристики формирования и распада репродуктивных скоплений. Самцы начинают выходить на лежбище к концу апреля - началу мая, и, согласно оценке параметров кривых роста численности, уже к 20 числам мая (Рис. 1) на лежбище присутствует половина территориальных самцов. Общий вид кривых довольно схож между годами, тем не менее, наблюдаются небольшие различия в скорости роста численности и максимальных значениях. Статистическая оценка параметра, описывающего день, к которому на лежбище присутствует половина животных от максимального значения λ , не показала различий на этапе формирования репродуктивного скопления (см. Рис.1 и Рис.2, вертикальные линии). Однако обнаружены достоверные различия этого параметра на этапе снижения численности. Значения, полученные для 2003 и 2006 гг, различаются как между собой, так и со значениями для 2004 и 2005 годов (Tukey's HSD тест, $p < 0.05$). Подобная синхронность прихода животных между годами наблюдается и для самок, несмотря на то, что максимальная оценка числа самок на скале Долгой из года в год становится достоверно выше (Tukey's HSD тест, $p < 0.05$). Сроки прихода на лежбище оказываются удивительно схожими между годами, и достоверных различий не наблюдается. Самки появляются на лежбище в конце мая - начале июня, а к концу июня рост прекращается и происходит насыщение лежбища (Рис. 2).

Подобная параметризация была проведена для учетных данных на этапе распада репродуктивной залежки. К 21 июля (202-й день года) на лежбище остается половина территориальных секачей. Максимальная скорость, с которой секачи покидают лежбище, составляет 5 секачей в день, что аналогично скорости заселения лежбища. Самки начинают покидать гаремные территории на 7 дней раньше секачей. Сдвиг параметра λ статистически достоверен (Tukey's HSD тест, $p < 0.05$). Скорость, с которой самки переходят с репродуктивных участков на другие (10 самок в день), не покидая лежбища в целом, заметно отличается от скорости, с которой они выходят на лежбище (34 самки в день) (Tukey's HSD тест, $p < 0.05$).

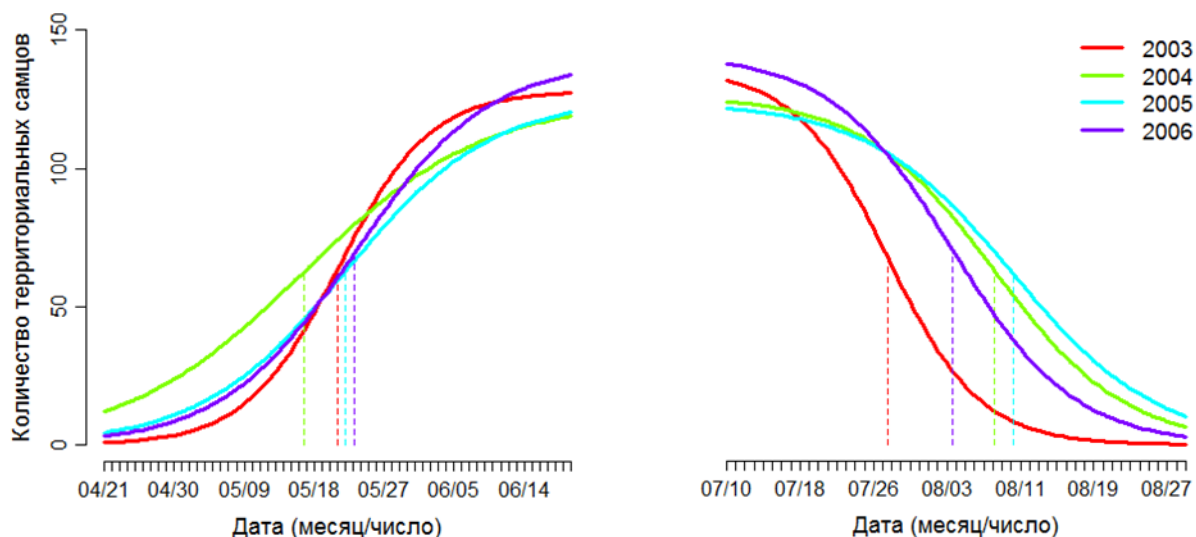


Рисунок 1. Параметрические кривые роста и падения численности территориальных самцов на лежбище острова Скала Долгая.

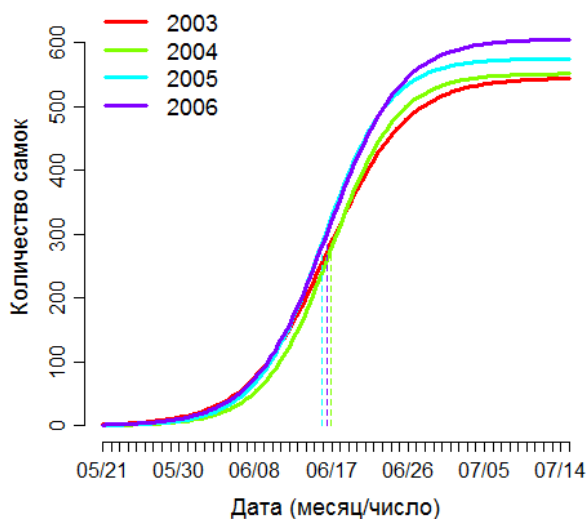


Рисунок 2. Параметрические кривы роста количества самок на лежбище

Временные характеристики спариваний и родов. Наиболее интенсивно щенка протекает в период с конца мая по 20 июня, а к концу июня случаи родов становятся единичными. С 2003 по 2010 гг. среднее значение распределения дат родов во времени не испытывает достоверных изменений и находится на уровне 9-11 июня (день года: $\bar{x} = 162.8$, $\sigma = 6.6$, $q_{0.25} = 158$, $q_{0.5} = 162$, $q_{0.75} = 167$). Спаривания у родивших самок проходят на 10-12 день после родов. Средняя продолжительность периода после родов до спаривания на лежбище Скала Долгая составляет 11.4 ($\sigma = 3.6$, $n=102$) дней. Частотное распределение спариваний (данные по регистрации

всех спариваний у самцов) у сивучей схоже с распределением родов с запозданием на 10 дней (день года: $\bar{x}=173.5$, $\sigma = 7.6$, $q_{0.25}=169$, $q_{0.5}=174$, $q_{0.75}=178$). Основная масса спариваний у сивучей отмечается в 20-х числах июня.

Суточная динамика вероятности присутствия. Вероятность присутствия самки на лежбище зависела от времени суток как на лежбище о-ва Медный (ANOVA: $\chi^2 = 80.7$, $df = 17$, $p < 0.001$), так и о-ва Скала Долгая (ANOVA: $\chi^2 = 69.1$, $df = 17$, $p < 0.001$). Вероятность присутствия самки на лежбище в середине дня была близка к 100%, что подтверждает выраженность суточных ритмов на обоих лежбищах. Вероятность присутствия самок на лежбище о-ва Медный утром растет. В 7 утра 0.87 ± 0.11 ($X \pm SD$), а в девять 0.92 ± 0.10 ($p = 0.006$, $N=70$) и достигает своего максимума в 10-13 часов. Затем следует продолжительный период, когда вероятность присутствия самки в среднем выше 0.9. И, начиная с 20 часов, она начинает падать. Таким образом, продолжительность периода, когда вероятность присутствия самки наиболее высока, составляет около 10 часов (Рис. 3). На о-ве Скала Долгая ситуация иная. Вероятность присутствия самки утром не увеличивается. В 7 часов - ($X \pm SD$) 0.96 ± 0.09 , как и в 9 ч. 0.96 ± 0.08 ($p = 0.823$, $N = 48$) она выше 0.9 (Рис. 4). Период, когда вероятность присутствия самки на лежбище максимально высока, длится не менее 14 часов. Она снижается после 19-20 часов (Рис. 3 и Рис. 4). Вечером снижение вероятности присутствия происходит приблизительно в одно и то же время на обоих островах. Частотные распределения длительностей непрерыв-

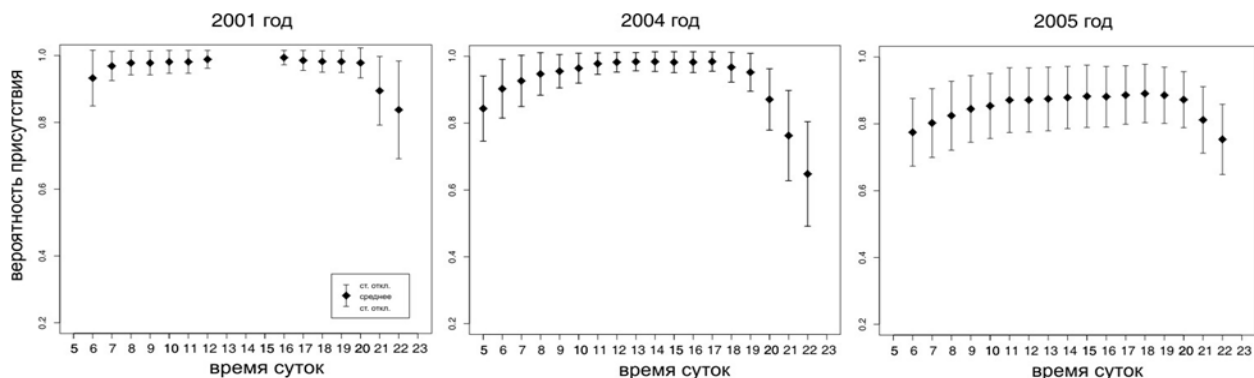


Рисунок 3. Вероятность присутствия лактирующих самок на лежбище о-ва Медный в зависимости от времени суток

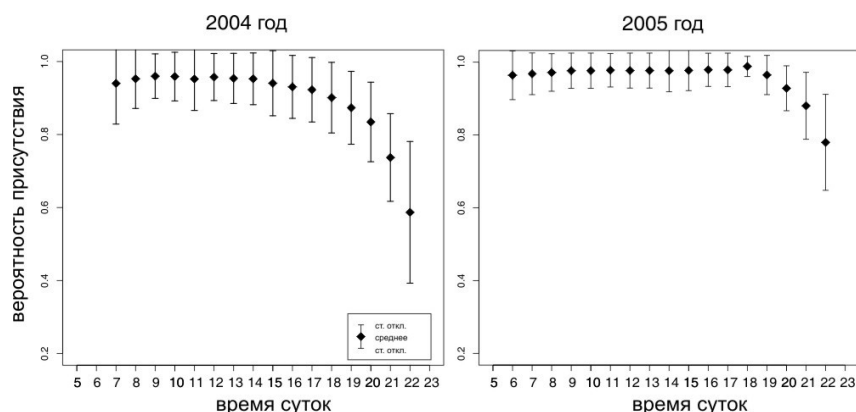


Рисунок 4. Вероятность присутствия лактирующих самок на лежбище о-ва Скала Долгая в зависимости от времени суток

ного присутствия самок после первого ухода на обоих лежбищах очень схожи. Большинство самок непрерывно находились на лежбище не более одних суток. И, как правило, продолжительность присутствия самки не превышает 16 часов. Длительность отсут-

ствия самок, то есть походов на кормление, на обоих островах в большинстве случаев составляла менее 10 часов. И на Медном, и на Скале Долгая были случаи отсутствия самок в течение 2 или 3 суток, но их частота очень низка.

Заселение пространства репродуктивного участка самками сивуча. Распределение плотности 95% вероятности обнаружения самок на модельном участке в период с начала по конец июня оказывается схожим в 2004, 2005 и 2006 году (Рис. 5). Индекс ("PHR") перекрывания области 95% вероятности обнаружения самок между годами составил 0.91. Также относительно стабильно положение геометрического центра области (далее центра) пространства, используемого самками. Этот центр смещался между годами в среднем не более чем на 3.5 метра. Эту область, где протекает подавляющее число репродуктивных событий, мы обозначили как «репродуктивное ядро» модельного участка. Оно простирается на расстояние 25-30 м от геометрического центра. Первые самки в конце мая - начале июня залегают в основном в пределах 5-10 м от геометрического центра. По мере увеличения численности самок, они располагаются все дальше и дальше от центра (Рис. 6). Распределение дистанций самок до центра имеет строгую зависимость от дня года (ANOVA: $Df=1$, $F=3607.9$, $p < 0.05$). Вместе с тем самки довольно плотно располагаются на территории лежбища. Минимальная дистанция между животными находится в пределах от 0 до 4.5 м (95% доверительный интервал), составляя в среднем 1.95 м ($\sigma = 1.06$, квантили: $q_0=0$, $q_{0.25}=1$, $q_{0.5}=2$, $q_{0.75}=2.24$, $q_1=9.89$; $N=31369$). Поддержание дистанции между самками зависит от репродуктивной фазы животного. По выходу на лежбище самки в течение нескольких дней рожают одного щенка. В первые 5 дней после родов средняя дистанция до ближайшей самки достоверно выше (3.39 м), чем в период после спариваний (2.15 м) (Wilcoxon signed rank test with continuity correction: $V = 1146$, $N = 57$, $p < 0.05$). Эта увеличенная дистанция поддерживается повышенной агрессивностью и взаимной алертностью самок. Величина участка, используемого самкой, широко варьирует, составляя в среднем 580 кв.м ($\sigma = 550$; квантили: $q_0=8.3$, $q_{0.25}=175.3$, $q_{0.50}=451.3$, $q_{0.75}=750.4$, $q_1=3231.7$; $N=121$). Она достигает приблизительно 1/3 от общей площади (1892 ± 75 кв.м), где самки могут быть обнаружены с 95% вероятностью. Таким образом, самки используют пространство лежбища, которое включает территории нескольких самцов-секачей (Рис. 7). Огромный размер индивидуальных участков самок указывает и на значительное перекрывание используемого пространства между самками.

Заселение пространства лежбища территориальными самцами. Область залегания самцов на лежбище несколько шире области залегания самок

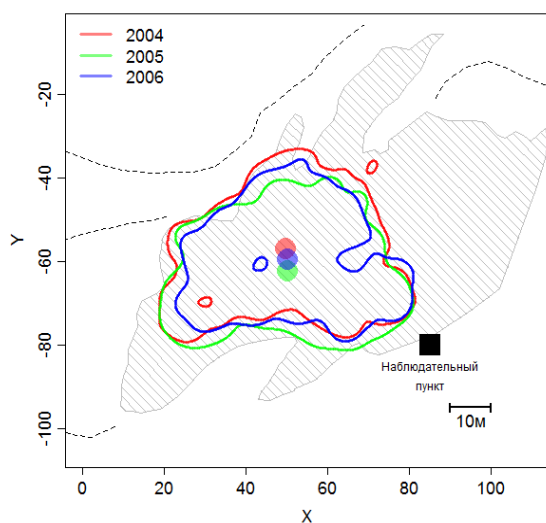


Рисунок 5. Оценка вероятностных полей для самок на модельном участке

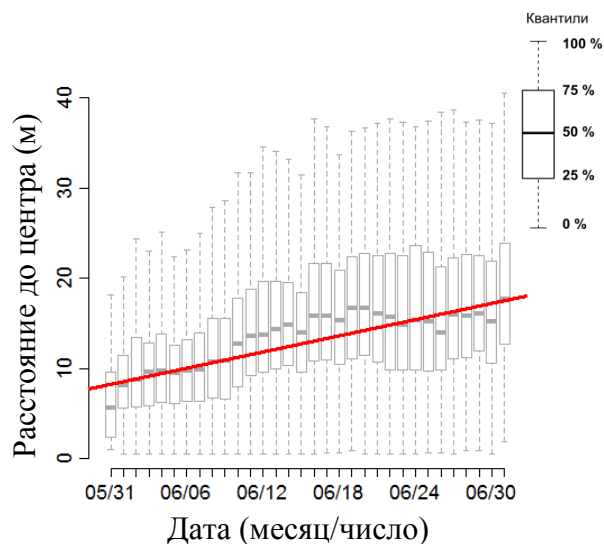


Рисунок 6. Распределение расстояний самок от центра за каждый день года. Красная линия иллюстрирует значение коэффициентов линейной регрессионной модели

(репродуктивного ядра). Выделяются две группы самцов по размеру участков и положению относительно центра (внутри и вне репродуктивного ядра). Площадь участков, используемая территориальными самцами внутри репродуктивного ядра в большинстве случаев не превышает 100 квадратных метров. Размер области, где вероятность обнаружения секача составляет 0.95, для 75% секачей находится в пределах от 8.5 до 105.7 кв.м. Размер участка, используемого секачами, увеличивается по мере удаления от геометрического центра репродуктивного участка, определенного как геометрический центр всех регистраций самок (Pearson's product-moment correlation: $t = 7.2721$, $df = 80$, $p < 0.05$, $\rho = 0.697$). Площадь используемой территории значительно возрастает у животных, удаленных от центра на расстояние, превышающее 25-30 метров (Рис. 8). Меньшие размеры участков у самцов в центре залежки, по сравнению с периферией, отражается и в значениях минимальных дистанций между ними. Чем дальше животное находится от центра, тем больше расстояние до ближайшего секача. Для большинства секачей эта дистанция находится в пределах от 2.2 до 15 метров, составляя в среднем 6.79 метра ($\sigma = 3.26$, $\bar{x} = 6.08$, $N = 18052$).

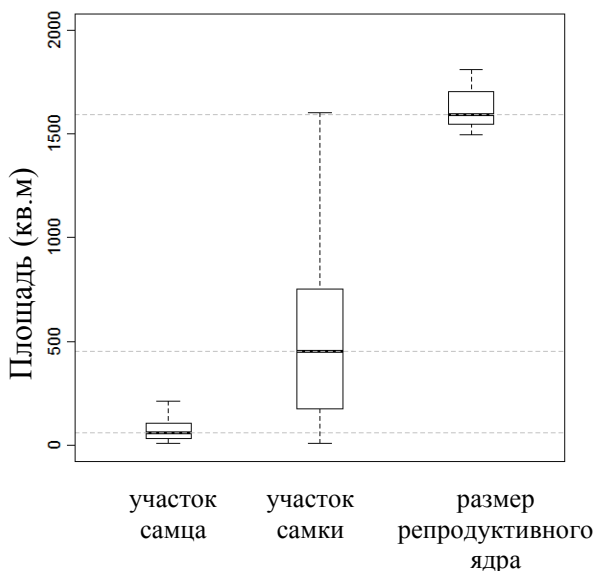


Рисунок 7. Размеры индивидуальных участков самцов самок и общий размер репродуктивного ядра

Копуляторный успех самцов. Анализ линейной регрессионной модели показывает, что комбинация двух параметров: размер территории и удаленность от центра - лучшим образом описывает вероятность присутствия самок на территории самца. Пространственные характеристики индивидуального участка самца определяют вероятность его встреч с самками (Рис. 9). Если территория самца находится в пределах 25 м от центра (т.е. в пределах репродуктивного

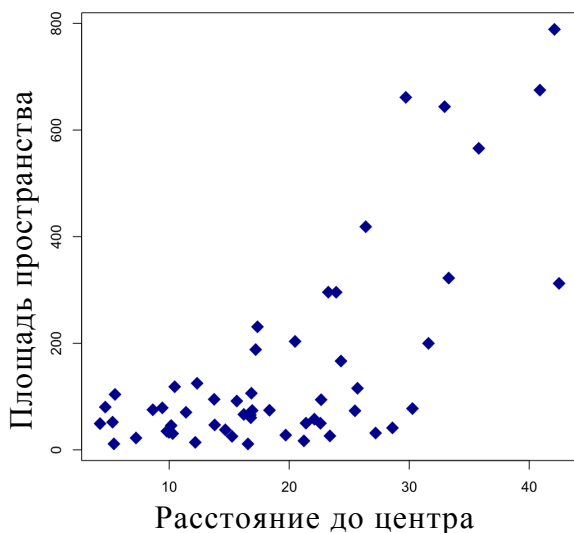


Рисунок 8. Зависимость площади участков используемых самцами от расстояния до геометрического центра активности самок

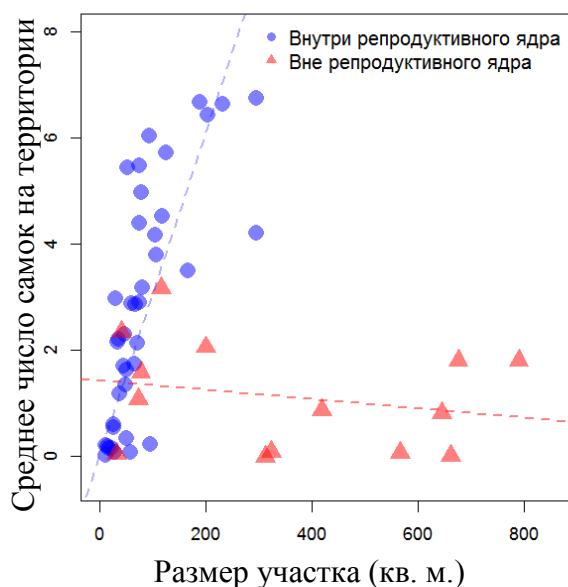


Рисунок 9. Положение самца, размер территории и количество самок на территории

лежбища. Высокая плотность событий родов и спариваний наблюдается в центре репродуктивного ядра. Однако область 50% оценки по kernel для событий родов в 1.4 раза меньше, чем для случаев спариваний (Рис. 11). Это говорит о том, что места родов распределены в пространстве с гораздо большей плотностью, чем

ядра), то размер участка в первую очередь влияет на вероятность встречи с самкой. Положение же участка внутри ядра не имеет значения. Так как размер участка определяет меру подвижности самца, то можно сказать, что у этих самцов копуляторный успех определяется их активностью. У самцов-аутсайдеров, территории которых примыкают к репродуктивному ядру, размер участка не влияет на копуляторный успех (Табл. 6), несмотря на то, что они поддерживают огромные территории. Большинство из этих самцов уже к 3-му году нахождения на лежбище перемещаются внутрь репродуктивного ядра (Рис. 10).

Оценка уровня дисперсии самцов и самок. Оценочный уровень дисперсии для самцов старше 7 лет находится на очень низком уровне. Средняя вероятность того, что самец будет обнаружен на родном лежбище, составляет около 76% (sd=20%) случаев. Для самок этот уровень выше и составляет 85% случаев (sd=17%). Для каждого конкретного возраста уровень вероятности обнаружения на родном лежбище достоверно выше для самок (Wilcoxon signed rank test with continuity correction: $V = 25$, $p < 0.05$).

Роды и спаривания. Самки, рожденные на острове Скала Долгая, в 84% случаев рожают и выкармливают потомство на родном лежбище, но только 37% самок размножаются внутри репродуктивного ядра, где были рождены; остальные 63%, распределяются по другим частям

места спариваний. Сразу после родов положение самок ограничено и приурочено к месту, где прошли роды, так как там находится щенок. С течением времени подвиж-

Таблица 6. Анализ таблицы дисперсии для линейной модели, использованной для описания копуляторного успеха самца

Response: кол-во спариваний					
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
вне 30 м	1	78.61	78.61	8.3513	0.005687 **
кол-во самок	1	487.10	487.10	51.7486	2.988e-09 ***
усилие	1	12.89	12.89	1.3696	0.247435
кол-во самок:усилие	1	81.67	81.67	8.6768	0.004882 **
Residuals	50	470.64		9.41	

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1					

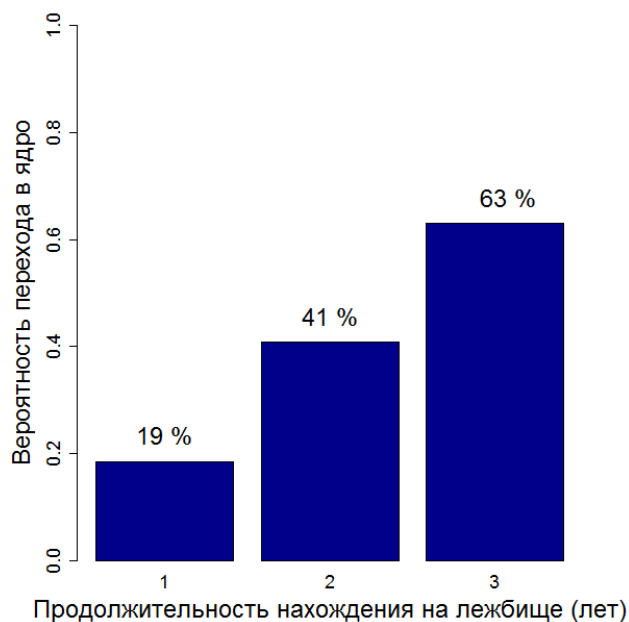


Рисунок 10 Вероятность перехода внутрь репродуктивного ядра, в зависимости от продолжительности нахождения на лежбище. Данные по животным, использовавшимся в первый сезон участки площадью более 100 кв.м.

вающихся на территории самца, где прошли роды, заметно ниже, чем спаривающихся на других территориях (Табл. 7). Анализ таблицы пространственной сопряженности мест спаривания и родов по критерию Хи квадрат указывает на то, что между годами, нет статистически значимых различий в пропорциях ($\chi^2=0.77$, $df=2$, $p=0.68$). Дистанция сдвига мест родов между смежными годами варьирует в широких пределах (от 0 до 31 метра). В среднем она составляет 10.5 м ($q_0=0$, $q_{0.25}=4.87$, $q_{0.5}=8.33$, $q_{0.75}=14.53$, $q_1=30.06$). Этот параметр совместно со смещением мест спариваний относительно места родов определяет межгодовое смещение мест спариваний, которое составляет в среднем 15.4 м, то есть превышает линейные размеры участка самца (Рис. 12). Для 32 самок, спаривания которых отмеча-

ность самки увеличивается. Она меняет свое положение на лежбище, удаляясь от места родов. Фактор «продолжительность периода после родов» достоверно (ANOVA: $\chi^2=22.498$, $df=1$, $p<0.05$) влияет на величину расстояния местонахождения самки от места родов, с коэффициентом линейной регрессии 0.56. К 10-13 дню самки уже находятся в среднем на расстоянии 10 метров от места родов. Это согласуется с распределением дистанций между местами родов и местами спариваний самок, которые в большинстве случаев разделены ($\bar{x}=10.04$, $\tilde{x}=8.03$; квантили: $q_0=0$, $q_{0.25}=3.27$, $q_{0.5}=8.03$, $q_{0.75}=14.00$, $q_1=46$; $N=62$)

По результатам наблюдений в период с 2004 по 2006 гг., доля самок, спари-

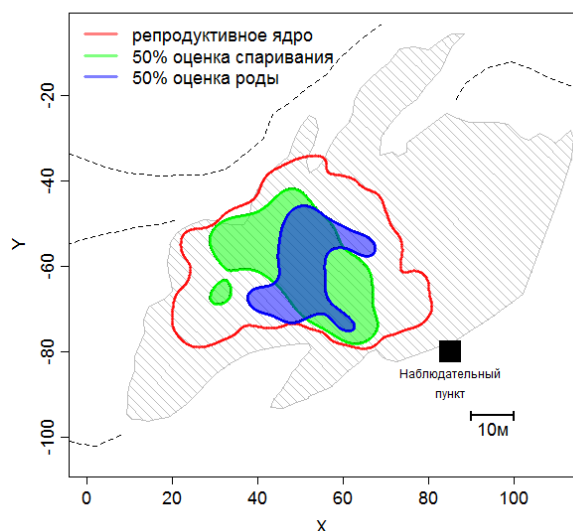


Рисунок 11. Совмещение области 95% вероятности встреч самок, областей 50% плотности вероятности для спариваний и родов

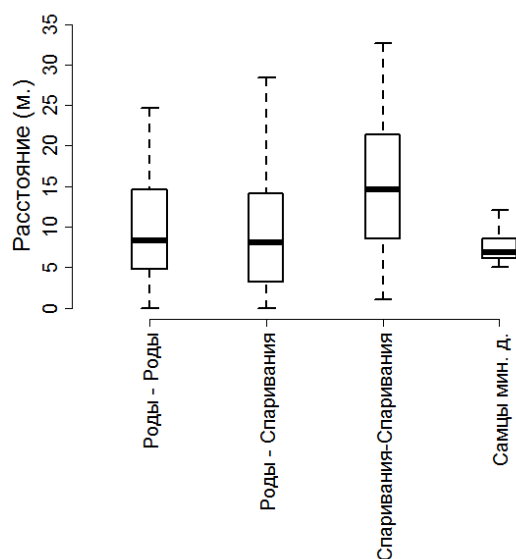


Рисунок 12. Сдвиг мест родов и спариваний и минимальные дистанции самцов

Таблица 7. Пространственная сопряженность мест спаривания и родов

	2004	2005	2006	Всего
Спарились там, где родили	6	5	3	14
Спарились в другом месте	13	7	9	29
Сумма	19	12	12	33
Доля спариваний с самцом, на территории которого прошли роды	0.32	0.42	0.25	0.33

лись несколько лет подряд, было зарегистрировано 84 события спариваний. Только 17.9% происходили с одними и тем же секачами в разные годы: 6 случаев спаривания 2 года подряд (12 событий), и 1 случай спаривания 3 года подряд (3 события). В течение од-

ного репродуктивного сезона большинство самок также спаривались только один раз - 91.9% случаев, 2 раза - 7.5% случаев, 3 раза - 0.6% случаев спаривания (N=161).

ГЛАВА 4. Обсуждение

Сезонность в размножении свойственна практически всем крупным млекопитающим, обитающим в высоких широтах. Она сопряжена с наступлением благоприятных условий окружающей среды и доступностью пищевых ресурсов. Оптимальное использование этих возможностей среди прочего определяет репродуктивный успех особей (Bronson, 1985). Как самцы, так и самки появляются на лежбище в одно и то же время из года в год. Начало репродуктивного периода характеризуется высокой степенью синхронности. Это наблюдение может указывать определенную стабильность этапа предшествующего репродуктивному периоду (Hood & Ono, 1997; Pitcher et al., 2001). Анализ режима присутствия самок на лежбищах Скала Долгая и Медный показал, что вероятность присутствия самки на лежбище во время выкармливания новорожденных, также характеризовался высокой синхронностью и выраженностью суточных ритмов. Этот показатель оставался стабильным на протяжении ряда лет. Это очень важные индикаторы состояния лежбищ и доступности пищевых ресурсов вблизи них (Алтухов и др. 2008; Burkanov et al., 2011). На многих других лежбищах, например, на в заливе Аляска: на о-вах Чизвелл (Chiswell) (Гольцман, Крученкова, Бурдин, Maniscalco, неопубликованные данные), Шугарлоф (Sugarloaf) и Ловри (Lowrie) (Milette, 1999), характеристики режима присутствия самок иные: суточные циклы не выражены, так же не выражена синхронность приходов и уходов самок. Все это указывает на то, что самки на исследуемых нами лежбищах в репродуктивный период обеспечены очень стабильными, высоко предсказуемыми и близко расположенными кормовыми ресурсами. В методическом отношении эта ситуация облегчает нам анализ пространственного поведения самок, так как подавляющее большинство животных в дневное время всегда находится на лежбище. Высокостабильной является и пространственная макроструктура лежбища. Распределение самок по участку из года в год изменяется незначительно, а положение и размер индивидуальных участков самцов внутри репродуктивного ядра также стабильны из года в год, эти данные согласуются с данными других исследователей (напр., Gentry, 1970; Gisiner, 1985; Мамаев, 1999). Область залегания самцов на лежбище шире, области залегания самок, а пространственные характеристики индивидуального участка самца в первую очередь определяют вероятность его встреч с самками. Четко выделяются две группы самцов по размеру участков и положению относительно центра (внутри и вне репродуктивного ядра). Самцы внутри ядра имеют компактные территории и размер участка определяет вероятность встречи с самкой. Положение же участка не оказывает влияние на вероятность встречи с самкой. У самцов-аутсайдеров,

территории которых примыкают к репродуктивному ядру, несмотря на то, что они поддерживают огромные территории, размер участка не влияет на вероятность встречи с самками, а, следовательно, и на копуляторный успех. Это проясняет тенденцию к центростремительной смене участков периферическими самцами от сезона к сезону. Большинство из них уже к 3-му году наблюдений перемещаются внутрь репродуктивного ядра.

Агрегация самок на лежбище представляет собой, вероятно, эволюционное приспособление, регулирующее вероятность контактов с самцами (Francis, 1987; Chilvers et al., 2005; Kiyota & Okamura, 2005). Самки и самцы сивуча, как и остальные тюлени, спаривающиеся на суше, испытывают постоянное беспокойство со стороны молодых самцов и самцов претендентов (см например, Мамаев, 1999; Wolf et al., 2005), привлекаемых самками, которые находятся в эструсе. Совместная концентрация репродуктивных самцов и самок на ограниченной защищаемой наиболее сильными самцами территории, – дает самкам защиту от беспокойства, а самцам – лучше контролировать перемещение самок (Bones, 1991). Данный фактор некоторые авторы выделяют в качестве основного, приводящего к агрегации самок в ограниченных областях, в сфере влияния доминантных самцов (напр., Cassini, 1999). Наши наблюдения подтверждают, что для родов самки проникают в наиболее жестко защищаемую самцами часть лежбища, с самой стабильной и плотной структурой на протяжении всего репродуктивного периода. Увеличенная дистанция между самками в период родов и их повышенная настороженность друг к другу объясняются тем, что основным фактором риска для детенышей являются чужие самки. Сразу после родов самки находятся в возбужденном состоянии (Sandegren, 1970; см. также Schusterman, 1981). Они ведут себя агрессивно по отношению к чужим щенкам (см. например, Gentry 1970; Sandegren, 1970; Крушинская и Лисицына, 1983). Нередко они отбрасывают чужих щенков далеко в сторону, что грозит обрывом едва установившейся или только начавшей устанавливаться связи щенка с матерью. Чтобы избежать этого, самки поддерживают увеличенную дистанцию друг от друга. Такое поведение самок, возможно, провоцируется и действиями самцов, вторгающихся на чужую, или защищающих свою территорию (наши данные, см. также Le Voeuf & Briggs, 1977). Поэтому, чем более защищен участок лежбища от вторжения других самцов, тем более защищены и детеныши от контактов с чужими самками. При этом резко уменьшается для щенков и шанс быть раздавленными секачами во время драки. В центре репродуктивного ядра самка защищена плотной сетью территорий самцов, и вероятность ее вовлечения в территориальный конфликт здесь ниже. Самки предпочитают выбирать для родов центральные участки лежбища, наиболее защищенные сетью территорий самцов от беспокойства. Таким образом, центральные части репродуктивного ядра являются ресурсом, так как дают укрытие, которое необходимо самкам, и этот ресурс ограничен из-за большой дистанции между самками сразу после родов. Если территориальный самец получает исключительный доступ к самкам, то будет подтверждена ресурсно-зависимая полигиния. Однако область спаривания (50% вероятности) по площади почти в полтора раза больше области, где совершаются роды. Это может обуславливаться двумя причинами: – во-первых, есть определенное число самок, которые спариваются, но не рожают, а поэтому реже проникают в центральные участки. Но в основном тем, что места родов и спариваний оказываются разделенными не только во времени, но и в пространстве.

По мере взросления щенка и увеличения его подвижности самка перемещается дальше от места родов, снижая тем самым вероятность контактов подрастающего щенка с агрессивными только что родившими или собирающимися рожать самками. Так как дистанция перемещения самки от мест родов до места спаривания сопоставима с размерами территории секача, то это смещение приводит к тому, что самка оказывается за пределами индивидуальной территории самца, на которой она родила щенка, и в результате она спаривается с владельцем другой территории.

Сопоставление данных о подвижности самцов и самок и размерах участков приводит к выводу - самки на лежбище значительно подвижнее самцов, значительно шире и свободнее используют пространство лежбища. Размеры участков, используемых самками, семикратно превосходят размеры участков самцов. Так что каждая самка в течение репродуктивного периода посещает территории многих самцов. В итоге, наблюдаемые результаты не полностью укладываются в схему ресурс-зависимой полигинии. Картина, создающая впечатление гаремной полигинии – самец, окруженный гаремом самок (Emlen and Oring, 1977; Davies, 1991), на самом деле скрывает под собой совсем иную. Самки используют территорию самца как относительно надежное убежище для щенков, обеспечивая хозяину территории повышенную вероятность спаривания. Однако в 70% случаев, спаривание происходит на территории другого секача. Хотя множественные спаривания бывают, но они относительно редки (около 8%), так как период эструса относительно короткий (вероятно всего несколько часов). Следовательно, система репродуктивных связей у сивучей – это особый тип полигинии не укладывающийся в общепринятую типологию. Определенные преимущества получают обладатели ресурса – территориальные самцы на чьих территориях прошли роды. Но самки, имея способность свободно перемещаться по лежбищу, могут находиться в любой его части, посещая территории многих самцов. И поведение самки определяет, на участке какого из самцов она будет находиться в момент эструса. Такие репродуктивные связи похожи на «полигинию с прямой конкуренцией» (*scramble competition polygyny*) (Schwagmeyer, 1988), описанную, например, у наземных беличьих (см. например, Васильева, 2011; Schwagmeyer and Woontner, 1986). Основная стратегия самца в этой ситуации – не пропустить оказавшуюся на его территории самку в состоянии поведенческого эструса. Однако у беличьих пространственная организация совсем иная, участки самцов значительно больше участков самок, и успех самца зависит от его подвижности и числа самок, участки которых он может инспектировать. У сивучей же обратная ситуация - самки посещают территории многих самцов, и самец должен контролировать как можно большее число проходящих через его территорию самок, чтобы не пропустить рецептивную. В то же время, интенсивные демонстрации сивучей, удержание самцами территории, не имеющей никакого ресурсного значения кроме социального, напоминают особенности организации токовой полигинии. Несколько авторов уже обращали внимание на сходство репродуктивной структуры у сивучей (Gisiner, 1993) или в целом у ушастых тюленей (Boness, 1991) с токовой. Е.Г.Мамаев (1999) предположил, что этот компонент образует систему наравне с другими.

У млекопитающих с размножением по типу полигинии обычно выражены половые различия в дисперсии, что уменьшает вероятность инбридинга (Greenwood, 1980; Keane et al., 1996). Для сивучей, размножающихся на острове Скала Долгая, как и для других ушастых тюленей (Gentry, 1998; Baker et al., 1995), обоим полам

свойственен высокий уровень филопатрии. Сочетание филопатрии с другими особенностями биологии сивуча, в том числе, с ярко выраженным пространственным консерватизмом и высокой синхронизацией репродуктивной активности создает повышенную опасность инбридинга. Поэтому можно предположить, что у сивучей существуют определенные механизмы, способные это компенсировать. Самки для родов перемещаются на другие участкиnatalного лежбища, где в последующем рожают из года в год. А ежегодное смещение места родов самки и переход для спаривания на дистанцию, сопоставимую с минимальными дистанциями между самцами, видимо, обеспечивает увеличение вероятности встречи с разными партнерами и, в конечном счете, генетическое разнообразие детенышей. Именно в период перехода, а не во время первого выхода на лежбище, осуществляется выбор партнера. Действия, определяющие смещение положения спариваний у сивучей принадлежат самкам, так как они, в отличие от самцов, способны активно перемещаться по лежбищу. Следовательно, у сивуча именно поведение самки в первую очередь определяет выбор полового партнера.

Таким образом, при исключительном пространственном консерватизме использования мест залегания и небольших геометрических размерах используемого пространства, даже небольшие перемещения обеспечивают ежегодную смену половых партнеров и определенную рандомизацию репродуктивных связей. Изменения половых связей происходят как из-за ежегодных смещений мест родов самок, так и благодаря высокой подвижности самок в течение одного репродуктивного сезона. Это, видимо, обеспечивает увеличение генетического разнообразия потомства.

Выводы

1. Разработанный метод фото- и видео- мониторинга высокоэффективен для регистрации динамики использования сивучем репродуктивного лежбища. Получаемые данные существенно расширяют возможности анализа механизмов репродуктивных связей.
2. Режим использования лежбища острова Скала Долгая исключительно стабилен и у самцов и у самок. Это указывает не только на высокую предсказуемость и доступность кормовых ресурсов, но и на высокий уровень пространственного консерватизма.
3. Роды и спаривания у сивучей разнесены не только во времени, но и в пространстве. Именно в период ухода самки с места родов, а не перед родами, осуществляется выбор полового партнера.
4. Секач сивуча в большинстве случаев не спаривается с самками, рожающими на его территории. Рожающие самки формируют не гарем секача, а скорее, «детские ясли» на защищаемой им территории.
5. Самки предпочитают выбирать для родов центральную часть залежки, наиболее защищенные сетью территорий самцов. Перемещение самки от места родов, по мере взросления щенка, обуславливается в основном тенденцией защитить щенка от агрессивных рожающих самок.
6. Ежегодное смещение места спариваний самок на дистанцию превосходящую размеры участков самцов, обеспечивает смену половых партнеров и поддержание генетического разнообразия популяции.
7. Репродуктивная система сивучей – это особый сложный тип полигинии. Эта

структура сходна как с гаремной, так и со «scramble» полигинией - прямой конкуренцией за самок в эструсе, оказавшихся на участке самца. Высокая демонстрационная активность самцов и свобода передвижения самок говорят и о сходстве системы с «токовой» полигинией.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. **Алтухов, А.**, Бурканов, В. 2004. *Сезонная динамика численности сивуча (*Eumetopias jubatus*) на скале Долгая о-ва Ловушки.* // Морские Млекопитающие Голарктики, сборник научных трудов по материалам третьей международной конференции. Коктебель, Украина, 11-17 октября 2004 г. С. 25-27.
2. **Алтухов, А.В.**, Бурканов, В.Н. 2005. // *Пространственно-возрастная структура взаимоотношений сивуча (*Eumetopias jubatus* Shreb.) на нерепродуктивном участке лежбища.* // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы научной конференции, 4-8 октября 2005 г., Черногоровка. Москва, КМК.
3. **Алтухов, А.**, Бурканов, В. 2006. *Пространственная структура распределения сивуча (*Eumetopias jubatus*) и северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) на совместном лежбище на скале Долгой (о-ва Каменные Ловушки)* // Морские Млекопитающие Голарктики, сборник научных трудов по материалам четвертой международной конференции. Санкт-Петербург, Россия, 10-14 сентября 2006 г. С. 33-36.
4. **Алтухов, А.**, Бурканов, В. 2006. *Пространственная характеристика размножения сивуча (*Eumetopias jubatus*) на скале Долгая, о-ва Каменные Ловушки.* // Морские Млекопитающие Голарктики, сборник научных трудов по материалам четвертой международной конференции. Санкт-Петербург, Россия, 10-14 сентября 2006 г. С. 28-32
5. Бурканов, В., **Алтухов, А.**, Белобров, Р.В., Б.И., Вертянкин, В., Вэйт, Д.Н., Калкинс, Д., Кузин, А., Лафлин, Т., Мамаев, Е., Никулин, В., Пермяков, П., Пуртов, С., Трухин, А., Фомин, В., Загребельный, С., 2006. *Краткие результаты учетов сивуча (*Eumetopias jubatus*) в водах России в 2004-2005 гг.* // Морские Млекопитающие Голарктики, сборник научных трудов по материалам четвертой международной конференции. Санкт-Петербург, Россия, 10-14 сентября 2006 г. С. 111-116
6. Гурарий, Э., Бурканов, В., **Алтухов, А.**, Мамаев, Е., Пуртов, С., Пермяков, П., 2006. *Сравнительная характеристика продолжительности пребывания в море и на берегу самок сивуча (*Eumetopias jubatus*) на репродуктивных лежбищах в России.* // Морские Млекопитающие Голарктики, сборник научных трудов по материалам четвертой международной конференции. Санкт-Петербург, Россия, 10-14 сентября 2006 г. С. 167-172.
7. **Алтухов, А.**, Бурканов, В. *Репродуктивный успех самок сивуча (*Eumetopias jubatus*) на лежбищах Курильских островов* // Морские млекопитающие Голарктики: Сборник научных трудов по материалам пятой международной конференции, Одесса, Украина, 14-19 Октября 2008 г. С. 41-45
8. Савенко, О., **Алтухов, А.**, Пермяков, П., 2008. *Опыт предварительной маркировки щенков сивучей (*Eumetopias jubatus*) краской перед таврением* // Морские млекопитающие Голарктики: Сборник научных трудов по материалам пятой международной конференции, Одесса, Украина, 14-19 Октября 2008 г. С. 423-425.

9. **Алтухов, А.**, Бурканов, В., Крученкова, Е., Гольцман, М., Дульченко, Н., Мамаев, Е., Риваненкова, М. 2008. *Режим присутствия кормящих самок сивуча (Eumetopias jubatus) на лежбищах острова Медный (Командорские острова) и острова Скала Долгая (Курильские острова)* // Зоологический журнал, Академиздатцентр "Наука" РАН, Т. 87 №7. С. 876-884
10. **Алтухов, А.**, Бурканов В., Рязанов, С., 2011. *Автономная фотосистема для мониторинга лежбищ сивуча* // Дистанционные методы исследования в зоологии. Материалы научной конференции. 28-29 ноября 2011 г. Москва, ИПЭЭ РАН. С. 4.
11. **Алтухов, А.**, Рязанов, С., Бурканов В., 2011. *Пролонгирование связи с потомством у сивучей (Eumetopias jubatus)* // XII международная научная конференция «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», 14-15 декабря 2011 г., г. Петропавловск-Камчатский, Россия. С. 203-206.
12. **Altukhov, A.V.**, Burkanov, V.N. 2005. *Spatial distribution of Steller sea lion (Eumetopias jubatus) males on non-reproductive section of rookery* // 16th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. San Diego, California, USA, 12 - 16 December, 2005. P. 115.
13. **Altukhov, A.**, Burkanov, V. 2006. *Steller sea lion (Eumetopias jubatus) breeding patterns on Dolgaya Rock (Kuril Islands, Russia), 2003-2005.* // 34th Annual Symposium of European Association for Aquatic Mammals. 17-20 March 2006, Riccione, Italy, Conference Proceedings.
14. **Altukhov, A.V.**, Burkanov, V.N. 2007. *Spatial use by Steller sea lions on Dolgaya Rock rookery in the Kuril Islands, Russia* // 17th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. November 29. – December 3 2007, Cape Town, South Africa. eBook Conference Proceedings.
15. **Altukhov, A.**, Burkanov, V. 2007. *Spatial use by female Steller sea lions (Eumetopias jubatus) on Dolgaya Rock rookery in the Kuril Islands, Russia* // 35th Annual Symposium of European Association for Aquatic Mammals. 16-19 march, Antibes, France. P. 18.
16. **Altukhov, A.** Burkanov, V., 2007. *Consistency of steller sea lion breeding behaviors on dolgaya rock at lovushki islands, Russia* // 21st Conference of the European Cetacean Society. 22-25 April, 2007. Donostia – San Sebastian, Spain. P. 114-115
17. Dolgova, E. **Altukhov, A.** Burkanov, V. Kruchenkova, E. 2007. *The influence of presence yearling on maternal behavior of Steller sea lions on Dolgaya rock at Lovushki islands, Russia* // 21st Conference of the European Cetacean Society. 22-25 April, 2007. Donostia – San Sebastian, Spain. P.115.
18. **Altukhov, A.**, Burkanov, V. 2008. *Steller Sea Lion Brand Resight Database Using MS Access* // Alaska Marine Science Symposium 2008, Anchorage, Alaska, USA. P. 35.
19. **Altukhov, A.V.**, Burkanov, V.N. 2008. *Abnormal mating behavior of steller sea lion bulls* // 22th annual conference of European Cetacean Society. Marine Mammals in Time: Past, Present and Future. 10-12 March, Egmond Aan Zee, The Netherlands. P. 98.
20. Dolgova E., **Altukhov A.**, Burkanov V., Kruchenkova E. 2008. *Long-term connection between steller sea lion offspring and mother* // 22th annual conference of European Cetacean Society. Marine Mammals in Time: Past, Present and Future. 10-12

- March, Egmond Aan Zee, The Netherlands. P. 104-105.
21. **Altukhov**, A., Burkanov, V. 2009. *Survival and emigration rate estimations of Steller sea lions (Eumetopias jubatus) on the Dolgaya Rock rookery (Kuril Islands, Russia)* // 18th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, October 12 -16, Quebec, Canada., P. 13
 22. **Altukhov**, A., Gurarie, E., Burkanov, V. 2009. *An interannual comparison of seasonal steller sea lion (Eumetopias jubatus) dynamics on reproductive rookeries in the Kuril Islands.* // Climate Change and Marine Mammals: 23rd Annual Conference of the European Cetacean Society. 2-4 March, Istanbul, Turkey. P. 114-115
 23. Burkanov, V., **Altukhov**, A., Andrews, R., Gelatt, T., Mamaev, E. 2009. *Birth rates and dispersal of marked female Steller sea lions in Russia* // 18th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Quebec City, Quebec, Canada, 12 – 16 October., P. 44
 24. **Altukhov**, A., Burkanov, V. 2010. *Survival rate estimations for the Steller sea lion (Eumetopias jubatus) on the Kuril Islands, Russia.* Marine Mammal Populations: Challenges for Conservation in the Next Decade: 24th Annual Conference of the European Cetacean Society, Stralsund, Germany 22-24 March. P. 86.
 25. 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, Vol. 92(2). P. 352-366
 26. **Altukhov**, A., Burkanov, V. **2011.** *Adapted photo and video surveillance methods on steller sea lion rookeries for long term monitoring program* // 25th Conference Of The European Cetacean Society Long-Term Datasets On Marine Mammals: Learning From The Past To Manage The Future 21st – 23rd March 2011, Cádiz/Spain. P. 99.
 27. Permyakov, P., **Altukhov**, A. Burkanov, V., Gelatt, T. 2011. *Sources of mortality for non-pup Steller sea lions (Eumetopias jubatus) in Russia* // 19th Biennial Conference of the Biology of Marine Mammals, Tampa, Florida, 2011. P. 235.
 28. Burkanov, V., **Altukhov**, A., Andrews, R., Calkins, D., Gelatt, T. *Long-term demographic studies of Steller sea lions* // 19th Biennial Conference of the Biology of Marine Mammals, Tampa, Florida, 2011. P. 47-48.
 29. **Altukhov**, A. Burkanov, V., Andrews, R., Calkins, D., Gelatt, T. 2011. *Sex differences in Steller sea lion vital rates (Eumetopias jubatus) in the Kuril Islands, Russia.* // 19th Biennial Conference of the Biology of Marine Mammals, Tampa, Florida, 2011. P. 11-12.
 30. **Altukhov** A., Permyakov P., Burkanov V., Trukhin A., Andrews R., Calkins D., Gelatt T. 2012. *Non-pup Steller sea lion annual mortality rate on rookeries in Russian Far East* // 26th annual conference of the European Cetacean Society. 24-28 March, 2012. Galway, Ireland. eBook Conference Proceedings.