



Таким образом, территория памятника природы «Буркинский лес» характеризуется высокой насыщенностью охраняемыми видами сосудистых растений. Сильное влияние антропогенных факторов на территорию памятника позволяет использовать его в качестве полигона для выявления степени антропогенной устойчивости видов растений, занесенных в «Красную книгу Саратовской области».

#### Список литературы

1. Юрцев Б. А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 3. С. 305–313.
2. Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1697–1713.
3. Камелин Р. В. Принципы отбора редких видов растений для Красной книги // Растительный мир охраняемых территорий. Рига, 1978. С. 60–67.
4. Особо охраняемые природные территории Саратовской области. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2007. 300 с.
5. Красная книга Саратовской области : Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов : Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.
6. Шляхтин Г. В., Захаров В. М., Аникин В. В., Беляченко А. В., Березуцкий М. А., Волков Ю. В., Дмитриев С. В., Завьялов Е. В., Кириллова И. М., Костецкий О. В., Кузнецов В. А., Макаров В. З., Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г., Чумаченко А. Н., Филиппов О. А., Хучраев С. О., Якушев Н. Н. Биоразнообразие и охрана природы в Саратовской области : эколого-просветительская серия для населения. Кн. 2. Особо охраняемые природные территории – рефугиумы для сохранения биологического разнообразия. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2010. 156 с.
7. Березуцкий М. А., Макаров В. З. Буркинский лес // Особо охраняемые природные территории Саратовской области. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2007. С. 221–222.
8. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Тов. науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

УДК 599.745.1

## КОПУЛЯТОРНОЕ ПОВЕДЕНИЕ САМОК СИВУЧА (*EUMETOPIAS JUBATUS* SHREBER 1776) НА ЛЕЖБИЩЕ МЫСА КОЗЛОВА (п-ов КАМЧАТКА)

Ю. С. Годящева<sup>1</sup>, А. В. Алтухов<sup>2</sup>, А. В. Беляченко<sup>1</sup>, В. Н. Бурканов<sup>2,3</sup>

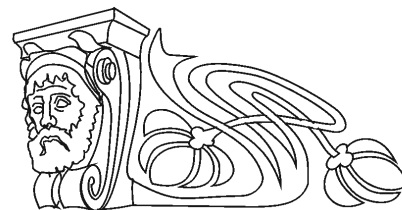
<sup>1</sup>Саратовский государственный университет  
E-mail: yugodyasheva@yandex.ru

<sup>2</sup>Камчатский филиал Тихоокеанского института географии  
Дальневосточного отделения Российской академии наук

<sup>3</sup>Национальная лаборатория по изучению морских млекопитающих  
Аляскинского научно-исследовательского рыболовного центра  
Национальной службы морского рыболовства, NOAA

Для каждого из наблюдавшихся спариваний были выявлены причинно-следственные связи. Было описано несколько фаз поведения, предшествующего копуляции и последующего за ней. Наиболее важным фактором, способствующим инициации форм прекопуляторного поведения у самцов, является активное, как правило, агонистическое поведение самок, которое, видимо, служит индикатором наступившего поведенческого эструса. Установлено, что высокий уровень активности самок на лежбище после спаривания может спровоцировать повторные копуляции с другими самцами. На основании анализа периода каждой из фаз активности самок перед спариванием и после него мы оценили продолжительность поведенческого эструса. У самок сивуча подтверждается возможность влиять на формирование репродуктивных связей даже во время наступившей рецептивности.

**Ключевые слова:** сивуч, копуляторное поведение, репродуктивное поведение, репродуктивные стратегии, размножение.



### Steller Sea Lion (*Eumetopias Jubatus* Shreder 1776) Female Mating Behavior on Kozlova Cape Rookery (Kamchatka Peninsula)

Yu. S. Godyasheva, A. V. Altukhov,  
A. V. Belyachenko, V. N. Burkanov

Cause-effect relationship has been identified for each of the observed mating event. There are a numbers of behavioral phases that occurring before and after a mating process. The most important factor that initializes precopulation behavior for males is an active aggressive behavior of females, indicating the behavioral manifestations of estrus. It was estimated that a high level of activity of females on a rookery after mating can cause other mating with another males. The duration of behavioral estrus was assessed based on the analysis of the duration of each activity event of females before and after mating. It has been confirmed that females of Steller sea lion can choose a partner even during the ensuing receptivity.



**Key words:** Steller sea lion, mating behavior, reproductive behavior, reproductive strategies, reproduction.

Численность сивуча (*Eumetopias jubatus* Shreder 1776) за последние 30–40 лет претерпела значительное сокращение по всему ареалу. В настоящее время сивуч занесен в «Красную книгу Российской Федерации», а в США – в список видов, которым грозит вымирание. Несмотря на огромное количество опубликованных работ, до сих пор нет четкого понимания причин, приведших к сокращению популяции [1–3], как нет и представлений о возможных сценариях будущего этого вида. У сивучей, распространенных в разных регионах, наблюдаются различные популяционные тенденции. Если численность сивучей, распространенных на Курильских островах и на лежбищах в заливе Аляска, сейчас растет, то на лежбищах западных Алеутских островов, острова Медный и мыса Козлова она остается на минимальном уровне или падает [4–6]. Поэтому сейчас важно всесторонне изучить вопросы демографии и воспроизводства вида. Копуляторное поведение в первую очередь определяет стратегии размножения вида. Многими авторами уже было отмечено, что у некоторых видов ушастых тюленей роль самцов в организации размножения завышена [7–9]. Поэтому особый интерес представляет выяснение роли самок сивуча в формировании репродуктивных отношений [10]. Для сивуча было установлено, что самки более активно используют пространство лежбища и способны передвигаться в его пределах во время всех фаз репродуктивного цикла. В частности, было установлено, что большинство самок не спариваются с самцами, на территории которых прошли роды. Это обусловлено в основном тем, что самки постепенно перемещаются со щенком от места родов. Подобное пространственное поведение уже указывает на то, что самки могут опосредованно влиять на выбор полового партнера [10]. Однако пока остается неясным, могут ли самки влиять на этот выбор, непосредственно взаимодействуя с самцами во время наступившего эструса (то есть активно влиять на выбор полового партнера). Также непонятно, что является пусковым механизмом начала спариваний. Наблюдения за сивучами проводили на лежбище на камне Козлова (акватория Кроноцкого заповедника, восточное побережье Камчатки) в 2010 г. Особенность расположения лежбища сивучей на мысе Козлова заключается в относительной труднодоступности его для наблюдателей и исключает возможность проведения ежедневных прямых визуальных наблюдений. По этой причине на протяжении последних лет для

наблюдений используется система удаленного видео- и фото-мониторинга [11]. С помощью этого метода наблюдений мы смогли детально описать поведение и перемещение животных на лежбище. Результаты наблюдений заносились в специально разработанную базу данных в формате Аксесс [12].

Мы проанализировали 28 случаев спаривания сивучей. Для каждого из спариваний было детально описано поведение самца и самки, предшествующее непосредственно копуляции и последующее за ней. В дальнейшем все эти события объединили в составное понятие – событие спаривания, которое разделили на 4 сменяющие друг друга фазы: 1 – фаза начала активности самки (переход из состояния покоя), привлечшей внимание самца (самцов), либо момент, когда самец проявил внимание к самке до спаривания; 2 – фаза спаривания (от покрытия самцом до завершения копуляции); 3 – последующая фаза подвижности, когда самка активна на лежбище после спаривания; эта фаза заканчивается тем, что самка либо уходит в воду, либо переходит в состояние покоя; 4 – фаза покоя до следующей активности, включающая две составляющие: небольшую активность на месте (комфортное поведение, взаимодействие со щенком) и непосредственный отдых.

Поведение самок до копуляции описано с помощью ряда поведенческих паттернов, характеризующих активность самки. Это может быть отдых, взаимодействие со своим щенком или соседними животными, вокализация, агрессивное взаимодействие и пр. [13]. Анализ данных осуществляли в вычислительной среде R (R Development Core, 2010) с применением дисперсионного анализа для обобщенных моделей линейной регрессии. Для нормализации данных использовали ряд функций (логистическую, Гаусса). Оценку статистической значимости различий полученных параметров проводили с помощью критерия Вилкоксона (W).

В большинстве случаев (в 25 из 28) у самок перед спариванием наблюдалось заметное повышение общей активности, необусловленное какими-либо явными причинами, но характеризующееся некоторой степенью агонистического поведения. Например, были отмечены взаимодействия с другими самками (16 раз), переходы по лежбищу с места на место или сходы в воду и выходы на берег (5 раз), взаимодействия с другими самцами (2 раза) или проявления защитного поведения, когда самка, издавая агрессивные сигналы, стремилась обеспечить безопасность своему щенку (2 раза). Такое поведение самки



привлекало внимание самцов. С приближением самца она часто проявляла характерное поведение избегания, пытаясь отклониться в сторону. Те случаи, когда самка демонстрировала готовность к копуляции, что проявлялось в ряде ритуализованных взаимодействий, выраженных во взаимном покусывании в области шеи, назо-назальном контакте, потирании мордой о шею партнера, вокализации [14], мы относили к ненасильственным спариваниям. В противоположность этому, начало некоторых копуляций выглядело насильственным. В этом случае поведение самки было более экспрессивным, с ярко выраженной тенденцией вырваться из-под самца. Попытки самки освободиться от него могут продолжаться на протяжении всего спаривания. Поведение же самцов, напротив, направлено на удержание самок (путем ограничения движений самки, придавливания и покрытия сверху всем своим телом, включая шейный отдел и голову). Насильственные спаривания мы отмечали редко (в 4 из 28 случаях). Как правило, самец не ограничивал свободу движения самки. Сигналом о нежелании самки спариваться с данным самцом или к прекращению копуляции являлось характерное поведение: угрожающее рычание, злобные укусы самкой секача и настойчивые попытки освобождения от внимания самца [15]. Несмотря на то что поведение самки в пространстве может во

многом определять встречу с половым партнером [10], как правило, самец являлся непосредственным инициатором спаривания. Секачи всегда пытались активно взаимодействовать с самками в эструсе и стремились задержать их на своей территории [16]. Несмотря на это, самки могут избегать спариваний с первыми самцами, проявившими к ним внимание. Нередко (в 14% случаев) за 8–15 мин до коитуса самка находилась на участке другого секача или сменяла несколько участков, взаимодействуя с другими самцами. Это говорит о том, что не всегда первый самец, начавший взаимодействия с самкой, окажется ее половым партнером.

Продолжительность подвижности самки после завершения копуляции определяет вероятность взаимодействия с другими самцами после спаривания ( $Df = 26, F = 17.678, p < 0.05$ ). В 29% случаев, если самка после завершившегося спаривания повторно контактировала с другими самцами, это взаимодействие также заканчивалось спариванием. Таким образом, можно предположить, что самки сохраняют рецептивность некоторое время после первого спаривания.

В 29% случаев самки (обычно не имеющие щенков) после спаривания немедленно покидали лежбище. Подвижность после спаривания самок, оставшихся на лежбище, незначительна, составляла в среднем 9.3 мин (таблица).

**Временная продолжительность действий самок сивуча до и после спаривания**

Продолжительность, мин	Среднее	Ошибка среднего	Квантиль				
			0%	25%	50%	75%	100%
Активность перед спариванием	12.56	1.14	4.07	8.02	12.00	14.68	30.12
Копуляция	16.31	1.33	1.92	13.17	16.73	20.22	38.83
Перемещение после спаривания	9.30	1.80	0.00	3.14	6.13	10.93	37.22
Активность на месте	16.92	2.52	0.00	2.66	17.65	27.36	44.82
Отдых	213.96	51.11	0.00	13.35	149.00	304.11	898.85
Всего	269.22	50.93	29.27	63.29	208.39	365.06	940.50

Это свидетельствует о том, что самки достаточно быстро переходят в состояние относительного покоя, при котором животные мало подвижны в пространстве. Продолжительность такого покоя в среднем 214 мин (~3.5 ч).

Исходя из предположения, что поведенческий эструс – это продолжительность периода, когда поведение самки или ее состояние изменяется (в результате самка привлекает самцов, находящихся рядом с ней, и взаимодействие животных заканчивается спариванием), мы оценили продолжительность периода, когда самка может привлекать самца, приравняв это время к пове-

денческому эструсу. Начало его соответствует началу подвижности самки, в результате которой самец проявил внимание к ней, или время начала внимания самца к самке, если она была неподвижна. Вероятнее всего, готовность самки к спариванию самец определяет либо по запаху, либо по поведению самки во время контактного взаимодействия. Очевидно, что если самка после всех взаимодействий спарилась, то она была в состоянии поведенческого эструса. С одной стороны, если самка активна после спаривания длительное время, перемещается по лежбищу, она все еще привлекает самцов. Третья часть из



таких самок спаривается повторно. Большинство же самок, не считая тех, кто ушел в воду, как можно быстрее переходят в состояние покоя, не перемещаясь по лежбищу, и, следовательно, не привлекает внимание самцов. Вероятно, в течение этого покоя самки выходят из состояния эструса, так как уже последующая активность самок не привлекает внимание самцов.

С другой стороны, продолжительность покоя может быть связана и с необходимостью кормления щенка, так как большинство самок после спариваний воссоединяются со щенками (84%). Однако продолжительность отдыха после спариваний не различается между самками со щенками и самками без щенков ( $W = 47, p = 0.1168$ ).

Таким образом, общую продолжительность рецептивности (эструса) самки можно оценить как промежуток времени от начала активности, приведшей к спариванию, до окончания периода относительного спокойствия. Время этого периода составляет в среднем 269 мин (см. таблицу). Второй вывод заключается в том, что не всегда самец, первым начавший взаимодействия с самкой, оказывается ее половым партнером. Это подтверждает существование возможности активного влияния на формирование репродуктивных связей даже во время наступившей рецептивности.

### Список литературы

1. Соколов В. Е., Бурканов В. Н., Вишневецкая Т. Ю. Красная книга Российской Федерации (животные). М. : АСТ, Астрель, 2001. С. 656–658.
2. Merrick R. L., Loughlin T. R., Calkins D. G. Decline in abundance of the northern sea lion, *Eumetopias jubatus*, in Alaska, 1956–1986 // *Fishery Bulletin*. 1987. Vol. 85, № 2. P. 351–365.
3. Loughlin T., Perlov A., Vladimirov V. Rangewide survey and estimation of total number of Steller sea lions in 1989 // *Marine Mammal Science*. 1992. Vol. 8. P. 220–239.
4. Burkanov V. N., Loughlin T. R. Distribution and abundance of Steller sea lions on the Asian Coast, 1720's-2005 // *Marine Fisheries Rev.* 2005. Vol. 67(2). P. 1–62.
5. Burkanov N. V., Altukhov A. V., Andrews R., Blokhin I. A., Calkins D., Generalov A. A., Grachev A. I., Kuzin A. E., Mamaev E. G., Nikulin V. S., Panteleeva O. I., Permyakov P. A., Trukhin A. M., Vertyankin V. V., Waite J. N., Zagrebelny S. V., Zakharchenko L. D. Brief results of Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) survey in Russian waters, 2006–2007 // *Proc. of the Fifth Inter. Conf. of the Marine Mammals of the Holarctic*. Odessa, 2008. P. 116–122.
6. National Marine Fisheries Service : Endangered Species Act, Section 7 Consultation Biological Opinion on Authorization of groundfish fisheries under the Fishery Management Plan for Groundfish of the Bering Sea and Aleutian Islands Management Area, 2010. P. 74–84.
7. Amos W., Wilmer J. W., Kokko H. Do female grey seals select genetically diverse mates? (*Halichoerus grypus*) // *Animal Behaviour*. 2001. Vol. 62(1). P. 157–164.
8. Hoffman J., Boyd I., Amos W., Ashley M. Male reproductive strategy and the importance of maternal status in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* // *Evolution*. 2003. Vol. 57(8). P. 1917–1930.
9. Hoffman J. I., Forcada J., Trathan P. N., Amos W. Female fur seals show active choice for males that are heterozygous and unrelated // *Nature*. 2007. Vol. 445(7130). P. 912–914.
10. Алтухов А. В. Репродуктивное поведение сивуча (*Eumetopias jubatus*, Shreber 1776) : дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. С. 111–130.
11. Altukhov A., Burkanov V. 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. Cádiz, Spain, 2011. P. 99.
12. Altukhov A., Burkanov V. Steller Sea Lion Brand Resight Database Using MS Access // *Alaska Marine Science Symposium*. Anchorage, Alaska, USA, 2008. P. 35.
13. Sandegren F. Breeding and maternal behavior of the Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) in Alaska // M. S. Thesis. University of Alaska. Anchorage, 1970. P. 138.
14. Крушинская Н. Л., Лисицына Т. Ю. Поведение морских млекопитающих. М. : Наука, 1983. С. 176–186.
15. Лисицына Т. Ю. Звуковая сигнализация в поведении самок и молодых сивучей *Eumetopias jubatus* на лежбищах // *Зоол. журн.* 1980. Т. 59(1). С. 120–129.
16. Лисицына Т. Ю. Территориальное поведение сивучей *Eumetopias jubatus* (Otariidae) // *Зоол. журн.* 1976. Т. 55(3). С. 408–420.