

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

Вишнякова Каріна Олександрівна

УДК 599.536: 591.4: 591.5

**МОРСЬКА СВИНЯ (*PHOCOENA PHOCOENA*) В АЗОВСЬКОМУ МОРІ ТА
ПІВНІЧНО-СХІДНІЙ ЧАСТИНІ ЧОРНОГО МОРЯ: ПОПУЛЯЦІЙНА
МОРФОЛОГІЯ ТА ДЕМОГРАФІЯ**

03.00.08 - зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук**

Київ – 2017

Дисертацією є рукопис

Робота виконана в відділі еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, м. Київ

науковий керівник: кандидат біологічних наук, доцент
Гольдін Павло Євгенович
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,
в. о. провідного наукового співробітника
відділу еволюційної морфології

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Михальов Юрій Олексійович
Інститут морської біології НАН України
старший науковий співробітник
відділу якості водного середовища

кандидат біологічних наук, доцент
Дикий Ігор Васильович,
Львівський національний університет ім. І. Франка,
доцент кафедри зоології

Захист дисертації відбудеться «28» лютого 2017 року о 13-00 на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 при Інституті зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий «27» січня 2017 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук

Ю. К. Куцоконь

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Морська свиня (*Phocoena phocoena*) у всіх частинах свого ареалу зазнає негативного антропогенного впливу, який проявляється у вилученні істотної частки тварин, що випадково гинуть в знаряддях рибальства. Для планування заходів охорони необхідно мати дані про стан популяцій, що розглядаються як одиниці управління і охорони. За допомогою моніторингу стану популяцій і дослідження біології морської свині можна отримати дані про ареали популяцій, а також оцінити демографічні показники, наприклад, смертність і виживаність, народжуваність і плодючість, на підставі яких прогнозувати тенденції в динаміці чисельності.

Чорне море населяє географічно ізольований підвид морської свині *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905, який відрізняється морфологічно і генетично від підвидів, що мешкають в північних частинах Атлантичного і Тихого океанів (Томилин, 1957; Viaud-Martinez *et al.*, 2007). Чорноморська морська свиня занесена в Червону книгу України (Червона книга України, 2009) і за класифікацією МСОП відноситься до категорії Endangered – вид, що знаходиться під загрозою зникнення. Через надзвичайну вразливість до антропогенного впливу морська свиня в Чорному морі, ймовірно, вимагає розробки спеціальних заходів охорони.

Чорноморська морська свиня є не лише самим дрібним китоподібним, що населяє світовий океан, але і самим короткоживучим китоподібним, що робить її зручним об'єктом для вивчення багатьох біологічних особливостей цієї групи, а також для моделювання мікроеволюційних процесів, що діють в популяціях інших китоподібних.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційне дослідження виконано в рамках планової теми № III-22-11 відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України «Різноманітність життєвих форм хребетних: еволюційно-морфологічний, онтогенетичний і функціонально-адаптивний аспекти дослідження» (державний реєстраційний номер 0111U000086) і теми № III-39-16 «Еволюційні механізми адаптацій хребетних тварин різних екологічних і таксономічних груп» (державний реєстраційний номер 0116U003024).

Мета і завдання дослідження. Мета дослідження: виявити основні тенденції морфологічної мінливості і особливості демографії морських свиней в географічно близьких регіонах – Азовському морі і північно-східній частині Чорного моря.

Для досягнення мети були поставлені такі **завдання**:

1. Визначити популяційний статус угруповань морських свиней в досліджуваних акваторіях.
2. Порівняти особливості морфології морської свині в Азовському і Чорному морях. Встановити зв'язок розмірів тіла, розмірів і форми черепа з біологічними особливостями.

3. Виявити та порівняти віково-статеву структуру та демографію угруповань морських свиней в Азовському і Чорному морях, оцінити тенденції в динаміці чисельності морської свині в Азовському морі.
4. Оцінити значення фактору випадкової загибелі морських свиней в знаряддях рибальства, його вплив на динаміку чисельності.

Об'єкт дослідження - чорноморська морська свиня *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905.

Предмет дослідження - біологія і демографія популяцій морської свині в Азовському і Чорному морях.

Методи дослідження - традиційна морфометрія, геометрична морфометрія, визначення віку за ростовими шарами в дентині, статистичний аналіз, аналіз часових рядів, моделювання демографічних процесів і побудова демографічних таблиць.

Наукова новизна роботи. Вперше в межах Азово-Чорноморського басейну проведено комплексне порівняння двох популяцій китоподібних за морфологічними і демографічними показниками. Встановлено вірогідні, не пов'язані з онтогенетичною мінливістю, морфологічні відмінності загальних розмірів, пропорцій тіла і черепа у морських свиней з Азовського і Чорного морів. В результаті порівняльного дослідження геометричної морфометрії черепа двох сусідніх популяцій морської свині висловлено припущення про адаптивність відмінностей форми черепа. Показано, що в результаті різних умов проживання та репродуктивної ізоляції відбувається дивергенція виду, щонайменше, на дві популяції, віддалені одна від одної на відносно невелику відстань. Вперше проведено дослідження демографії популяцій морської свині у східній півкулі.

Практичне значення роботи. Отримані результати роботи можуть бути використані при оцінці охоронного статусу популяцій морської свині в категоріях МСОП та Червоної книги України та в ході планування заходів охорони з урахуванням географічного регіону. Зібраний матеріал поповнив колекцію Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.

Особистий внесок здобувача. Всі матеріали і польові дані за 2006-2013 роки отримані автором в ході власних польових досліджень і в колективних експедиціях. В обробці матеріалу автором самостійно проведено визначення віку 254 особин, отримані дані з традиційної і геометричної морфометрії черепа. Проаналізовано вікову структуру популяцій. Проведено аналіз часових рядів в динаміці смертності. Створено демографічні моделі, і проведена оцінка демографічних параметрів.

Апробація результатів дисертації. Результати дисертаційної роботи були докладені автором на наукових конференціях: щорічних конференціях Європейського китового товариства (Штральзунд, Німеччина, 2010 р.; Сетубал, Португалія, 2013 р.; Сан-Гільяно, Мальта, 2015 р.), Ювілейних зоологічних читаннях, присвячених 100-річчю від дня народження С. Л. Делямуре (Сімферополь, Україна, 2013 р.), Конференції молодих вчених Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (Київ, Україна, 2014 р.).

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 17 робіт, з них 5 – наукові статті у провідних міжнародних та фахових виданнях, рекомендованих

Міністерством освіти і науки України, 1 – в інших виданнях, 10 – в тезах доповідей на наукових конференціях.

Структура і обсяг роботи. Дисертація складається зі вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних літературних джерел. Обсяг дисертації становить 142 сторінки, 118 з яких – основний текст. Дисертація містить 15 таблиць та 38 рисунків. Список використаних джерел налічує 202 джерела, з них 162 латиницею.

Подяки. Автор висловлює глибоку подяку П. Є. Гольдіну і О. В. Гладілінній за всебічну допомогу при польових і камеральних дослідженнях і дякує А. А. Кондакову, Є. П. Олейникову, Д. В. Маркову, В. М. Сохину, Є. О. Кушніру, Д. В. Смирнову, В. В. Сербіну, М. В. Назаревському, В. В. Черніцину, М. О. Ковальовій, А. О. Надольному, С. М. Олійнику, С. М. Кистіній, С. С. Тиназову за допомогу при зборі матеріалу, О. О. Непрокіну за допомогу в складанні карт.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

В даному розділі наведені стислі відомості з історії вивчення морської свині (*Phocoena phocoena*) у всіх частинах її ареалу та, зокрема, в Азово-Чорноморському басейні. Розглянуто основні напрямки досліджень біології морських свиней: систематичне положення й поширення (Barnes, 1985; Rosel *et al.*, 1995; Wang *et al.*, 1996; Fajardo-Mellor *et al.*, 2006; Read, 2009; McGowen *et al.* 2009 ; Murakami, 2012; Fontaine 2016), деякі особливості морфології тіла і черепа (Kinze, 1985; Smeenk *et al.*, 1992; Borjesson & Berggren, 1997; Huggenberger *et al.*, 2002; Galatius & Kinze 2003; Kompanje 2009; Mellor *et al.*, 2009; Galatius, 2010; Galatius *et al.*, 2012), тривалість життя (Hohn & Brownell, 1990; Lockyer, 1995), спосіб життя, живлення, розмноження (Mohl-Hansen, 1954; Aarefjord & Bjørge, 1996; Lockyer, 1995; Martin, 1996; Teilmann & Dietz, 1998; Bjørge, 2003; Das *et al.*, 2004; Fontaine *et al.*, 2007; Jansen *et al.*, 2012), популяційна біологія, включно з демографією (Gaskin 1984; Andersen, 1995; Read & Hohn, 1995; Andersen, 2003; Moore and Read, 2008) і причини смертності (Baker & Martin, 1992; Van Bresseem *et al.*, 1998; 1999; 2001; 2014; Jepson *et al.*, 2000; Siebert *et al.*, 2001; 2006; Foster *et al.*, 2002; Jauniaux *et al.* 2002; 2010; 2014; Vos *et al.*, 2003; Barnett *et al.*, 2009; Herder *et al.* 2015), а також фактори смертності, пов'язані з антропогенним впливом (Read & Gaskin, 1988; Kinze, 1990; Woodley & Read, 1991; Jefferson, 1994; Donovan & Bjørge, 1995; Tregenza *et al.*, 1997; Caswell *et al.*, 1998; Siebert *et al.*, 1999; Vinther, 1999; Bennett *et al.*, 2001; Lockyer *et al.* 2003; Mahfouz *et al.* 2014).

В окремий підрозділ винесено огляд, присвячений чорноморському підвиду морської свині *Phocoena phocoena relicta* (Abel, 1905). Обговорюються відомості про його систематику, поширення, можливе ділення на популяції (Цалкин, 1938; Томилин, 1957; Гольдин, 2004; Михалев, 2005; Биркун, 2006; Viaud-Martinez *et al.*, 2007; Fontaine *et al.*, 2007, 2010, 2014; Galatius & Gol'din, 2011; Raykov & Panayotova 2012; Tonay *et al.*, 2012; 2016). Показані результати попередніх досліджень біології та морфології (Цалкин, 1940; Кривохижин 2009; Gol'din, 2004; Tonay *et al.*, 2007),

надано зведення причин загибелі морських свиней (Делямуре, 1955; Клейненберг 1956; Биркун, Кривохижин, 1997; Биркун, 2002; 2014; Birkun & Frantzis, 2008; Anton *et al.* 2010).

Однак багато питань популяційної біології та демографії морських свиней в Азово-Чорноморському басейні залишаються невивченими. Також невідомі чисельність і динаміка чисельності популяцій, що ускладнює з'ясування природоохоронного статусу і планування заходів охорони для збереження виду.

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ

Матеріал. Дослідження виконано на матеріалі, отриманому від морських свиней, знайдених під час польових екскурсій у 1999-2014 рр. (власні збори автора з 2006 р) на різних ділянках узбереж Чорного та Азовського морів. Для різних завдань дослідження проаналізовані рештки 992 особин морської свині.

Визначення віку за ростовими шарами в дентині виконано шляхом підрахунку шарів на фарбованих гістологічних препаратах поздовжніх зрізів зубів. Вік визначено у 567 особин, в тому числі, з Азовського моря – 370 особин, з північно-східної частини Чорного моря – 190 особин, з Керченської протоки – 7 особин. Дані про вік ще 153 особин з Азовського моря надані П. Є. Гольдіним.

Традиційна морфометрія. Загальну довжину тіла вимірювали за проекцією горизонтальної осі тіла. Пропорції тіла були оцінені за трьома основними промірами: від кінця рострума до переднього краю грудного плавця, до переднього краю спинного плавця і до анального отвору. Довжина тіла виміряна у 363 особин, в тому числі, у 186 особин з Азовського моря, у 167 особин з Чорного моря, у 10 особин з Керченської протоки. Пропорції тіла виміряні у 93 особин з Азовського моря і 84 особин з Чорного моря. Для краніометричного дослідження були взяті 12 промірів черепа статевозрілих тварин ($n = 68$).

Геометрична морфометрія черепа. Досліджено 179 черепів (119 з Азовського моря, 60 з Чорного моря). Аналіз форми черепа в двовимірному просторі проведено по 12 точкам на фотографіях черепів, сфотографованих з лівого боку. Координати точок розраховані за допомогою програми tpsDig2 (Rohlf 2015). Дані статистично оброблені в середовищі програми MorphoJ (Klingenberg 2011) з урахуванням статі, вікової категорії та географічного району.

Статистичний аналіз. Достовірність відмінностей між середніми значеннями параметричних показників по вибірках оцінювали за допомогою тесту Стьюдента (t -критерій) і тесту Манна-Уїтні в залежності від типу розподілу, для непараметричних показників застосовували метод χ^2 . Для порівняльного аналізу вибірок залежно від завдання застосовували багатовимірний дисперсійний аналіз, дискримінантний аналіз, аналіз канонічних змінних, аналіз головних компонент. Обчислення були проведені за допомогою програм PAST (Hammer *et al.*, 2001) і MorphoJ. Багаторічну динаміку смертності описували за допомогою аналізу часових рядів; для опису коливань використовували регресійний аналіз із застосуванням функцій косинусу.

Моделювання демографічних процесів і побудова демографічних таблиць. Демографічні показники (плодючість, виживаність, смертність і похідні параметри),

а також тривалість покоління, були визначені за процедурою Г. Колі (1977) на основі відомостей про вікову структуру вибірок. Оцінка демографічних параметрів з урахуванням фактору загибелі в знаряддях рибальства (прилову) була проведена відповідно до моделі Сайлера за допомогою байєсівського оцінювання за алгоритмом, розробленим Дж. Муром і Е. Рідом (Moore & Read, 2008) для популяції морської свині в затоці Мен за даними про знахідки на березі, з урахуванням явної неповноти вихідних даних і з поправкою на вплив прилову на викид на берег. Ризик загибелі в рибальських сітях розглядався як фактор, відокремлений від ювенільної і сеньільної смертності. Розрахунки виконані в програмі WinBUGS 1.4.3 (Spiegelhalter *et al.*).

ПОПУЛЯЦІЙНА МОРФОЛОГІЯ МОРСЬКОЇ СВИНІ В АЗОВСЬКОМУ МОРІ ТА ПІВНІЧНО-СХІДНІЙ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ

Розміри і пропорції тіла. Морські свині з Азовського моря крупніші за особин з усіх регіонів Чорного моря, включаючи його північно-східну частину (табл. 1). Відмінності загальних розмірів і пропорцій тіла у тварин з сусідніх регіонів пов'язані з мінливістю онтогенетичних процесів. Примітно, що в період досліджень були виявлені статевозрілі тварини надзвичайно дрібних розмірів (110 см завдовжки).

Таблиця 1

Довжина тіла статевозрілих морських свиней з Азовського і Чорного морів: обсяг вибірки (n), граничні значення (lim), середні значення (av) і їх середні квадратичні відхилення (s_x)

	Самці				Самки			
	n	lim , см	av , см	s_x , см	n	lim , см	av , см	s_x , см
Азовське море, 2006-2014	42	110-150	129,2	9,9	65	123-158	142,0	8,1
Північно-східна частина Чорного моря, 2011-2012	53	110-139	125,7	5,7	19	113-148	135,2	9,4
Чорне море, південний Крим	25	118-131	122,9	3,7	24	121-146	131,7	5,9
Керченська протока 2007-2012	7	120-138	129,9	7,3	3	130-141	137,7	6,7

Розміри і пропорції черепа. У азовських морських свиней черепа за всіма промірами крупніше чорноморських ($p < 0,05$); найсильніше це проявляється в максимальній довжині черепа. Значні статистичні відмінності пропорцій черепа виявлено в промірах виличної ширини, ширини рострума біля основи і посередині: ці проміри в азовській вибірці були пропорційно більше відносно конділобазальної довжини (рис. 1). Таким чином, черепа азовських тварин більше і пропорційно ширше чорноморських і відрізняються надзвичайно широким ростромом, а черепа з північно-західної частини Чорного моря за деякими ознаками займають проміжне

положення між черепами з азовської вибірки і з північно-східної частини Чорного моря.

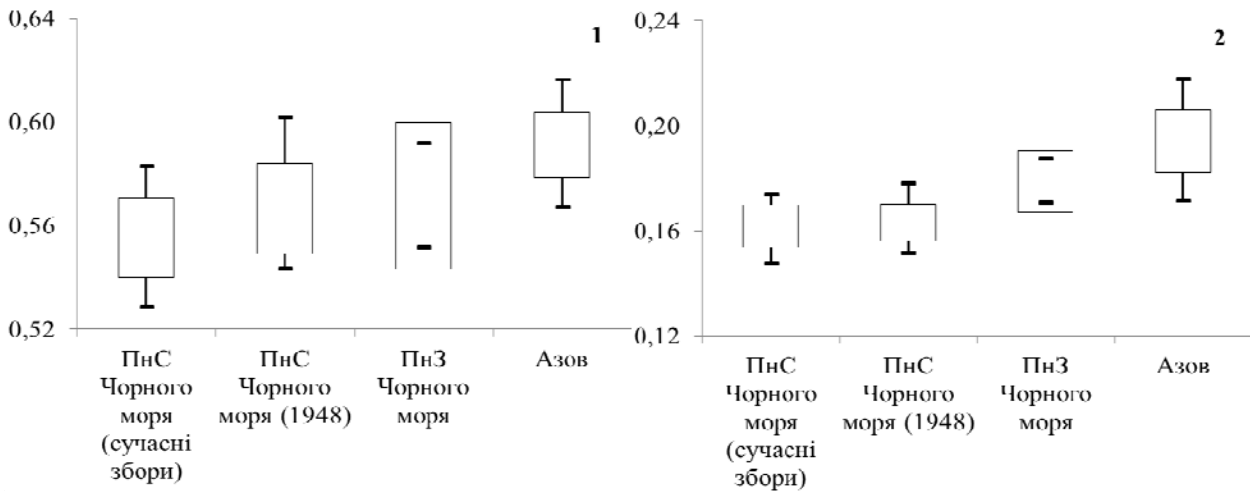


Рис. 1. Пропорції черепа статевозрілих морських свиней з Азовського і Чорного морів (середнє \pm стандартне відхилення показано в прямокутнику, граничні значення – лініями): 1 – вилічна ширина у вигляді частки конділобазальної довжини; 2 – ширина рострума на середині у вигляді частки конділобазальної довжини.

Крім цього, азовські і чорноморські звірі відрізняються за проявом статевого диморфізму розмірів черепа: у азовських морських свиней статевий диморфізм виражений сильно, і черепа самок більше ($p < 0,05$), у чорноморських – практично не виражений.

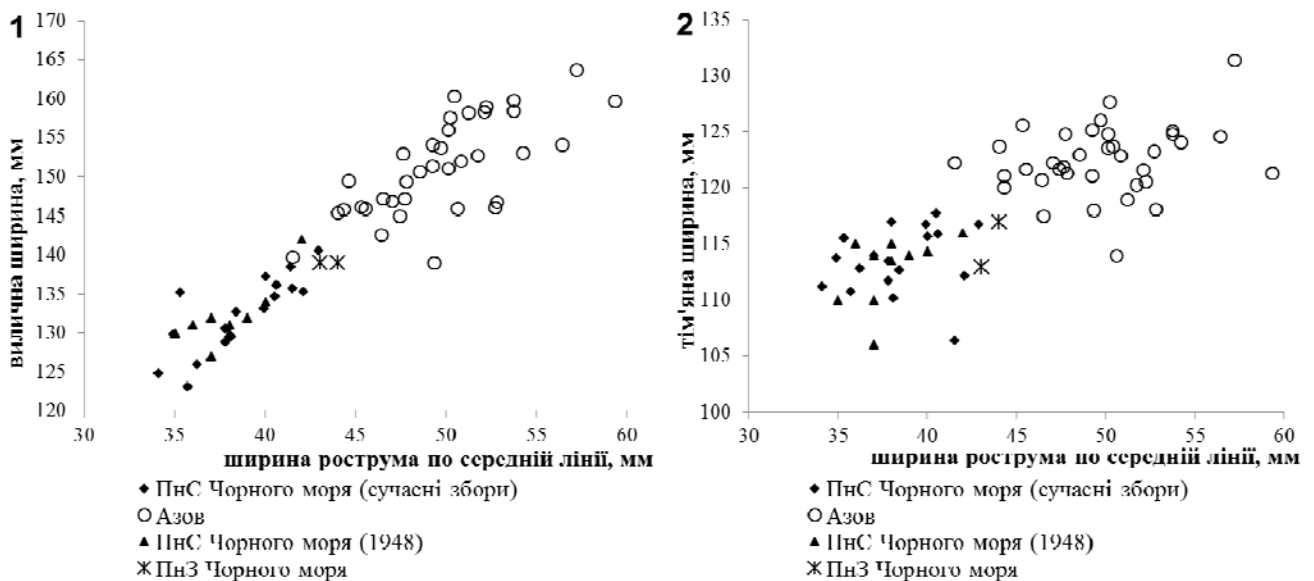


Рис. 2. Проміри черепа статевозрілих морських свиней з Азовського і Чорного морів: 1 - вилічна ширина і ширина рострума по середній лінії; 2 - тім'яна ширина і ширина рострума посередині.

Показано, що дискримінантний аналіз лише за чотирма промірами черепа визначає приналежність тварин до азовської або чорноморської популяції з 100% ймовірністю. При цьому, більшість особин успішно класифікується лише за двома параметрами дискримінантної функції: наприклад, ширина роstrума посередині і вилична або тім'яна ширина (рис. 2).

Черепи азовських морських свиней настільки сильно відрізняються від чорноморських, що ці відмінності виявляються візуально. Черепи тварин з різних районів північної частини Чорного моря, навпроти, характеризуються слабкими просторовими і хронологічними відмінностями, за винятком деяких «азовських» рис у черепках особин північно-західній частині Чорного моря. Цікаво, що така географічна мінливість відповідає популяційній структурі хамси *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), яка в Азовському і Чорному морях утворює дві різні генетичні форми, а в північно-західній частині Чорного моря генетично схожа з азовською (Калнина, Калнин, 1984).

Форма черепа. З'ясовано, що морські свині з Чорного і Азовського морів достовірно ($P < 0,0001$) розрізняються за формою черепа, а саме: у азовських тварин роstrум пропорційно коротше і сильніше спрямований до низу, лицьовий відділ подовжений, його поверхня сильніше увігнута, верхівка черепа знаходиться вище щодо роstrума, великий потиличний отвір розташований нижче і більш вертикально (рис. 3).

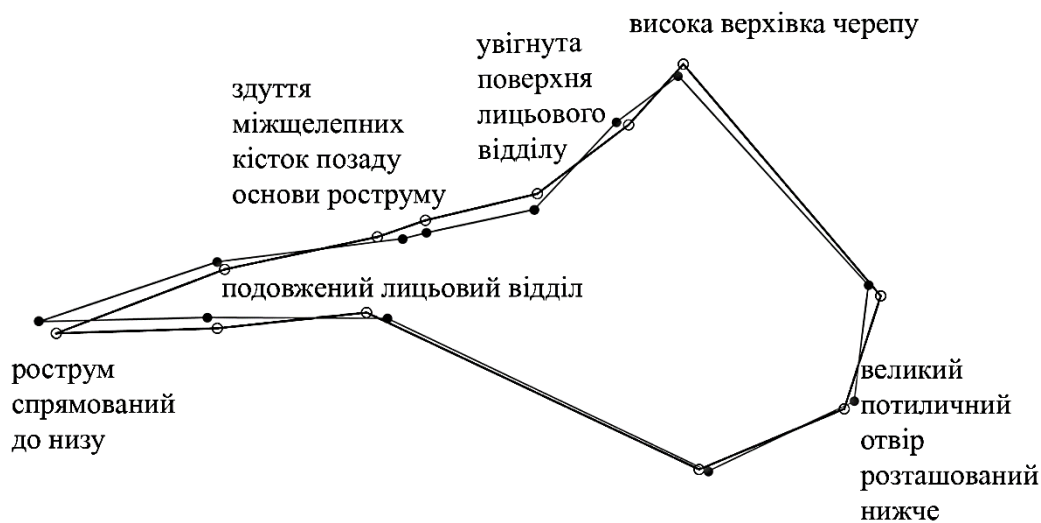


Рис.3. Відмінності в формі черепа у морських свиней з Чорного і Азовського моря, виявлені в ході дискримінантного аналізу (ступінь відмінностей збільшена в 3 рази). Чорним показаний контур, відповідний контурам черепа азовських тварин, сірим – чорноморських. Відзначено специфічні ознаки, характерні для черепів з азовської вибірки.

При цьому географічні відмінності в формі черепа не відповідають алометричній залежності, на відміну від вікових і статевих.

Розширення рострума і його нахил вниз – це адаптації, що сприяють всмоктувальному живленню. Ймовірно, посилення цих адаптацій у азовських тварин відбулося через живлення більш великою рибою (азовські бички – перш за все, бичок-кругляк) в теплу пору року, в період нагулу в Азовському морі. Великими розмірами харчових об'єктів добре пояснюється і збільшення черепа і загальних розмірів тіла у азовських морських свиней. Навпаки, у тварин північно-східної частини Чорного моря у живленні переважають відносно дрібні об'єкти (хамса, шпрот, молодь мерланга), що сприяє оптимізації дрібніших розмірів тіла, сильніше спрямованого вгору і вузького рострума.

Таким чином, морські свині Азовського моря істотно відрізняються від чорноморських як за загальними розмірами тіла, так і за формою і розмірами черепа. Ці відмінності видно і у зборах першої половини ХХ століття. Існування стійких морфологічних відмінностей свідчить про те, що в Азовському морі сформувалася окрема популяція морської свині.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ МОРСЬКОЇ СВИНІ АЗОВСЬКОГО МОРЯ І ПІВНІЧНО-СХІДНОЇ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ

Вікова структура. Показано, що віковий розподіл в структурі обох популяцій має класичну ковшоподібну форму, де перший пік смертності припадає на молодші вікові класи, а другий - на дорослі. Однак в Азові максимум зустрічальності доводиться на новонароджених, а в Чорному морі - на особин віком 1 рік.

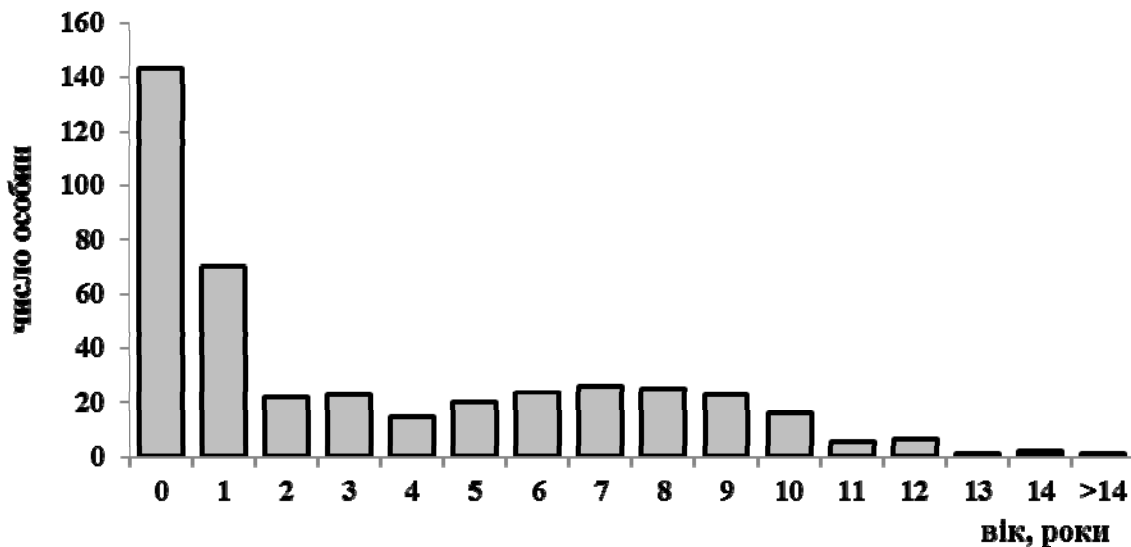


Рис. 4. Вікова структура смертності азовської морської свині.

Середній вік дорослих особин на момент смерті в Азовському морі (медіана) - 7 років, а в Чорному морі - 8,5 року. Піки народження старших вікових класів також різняться: в Азовському морі модальне значення припадає на віковий клас 7 років, а в Чорному морі - на 9 років (рис. 4, 5).

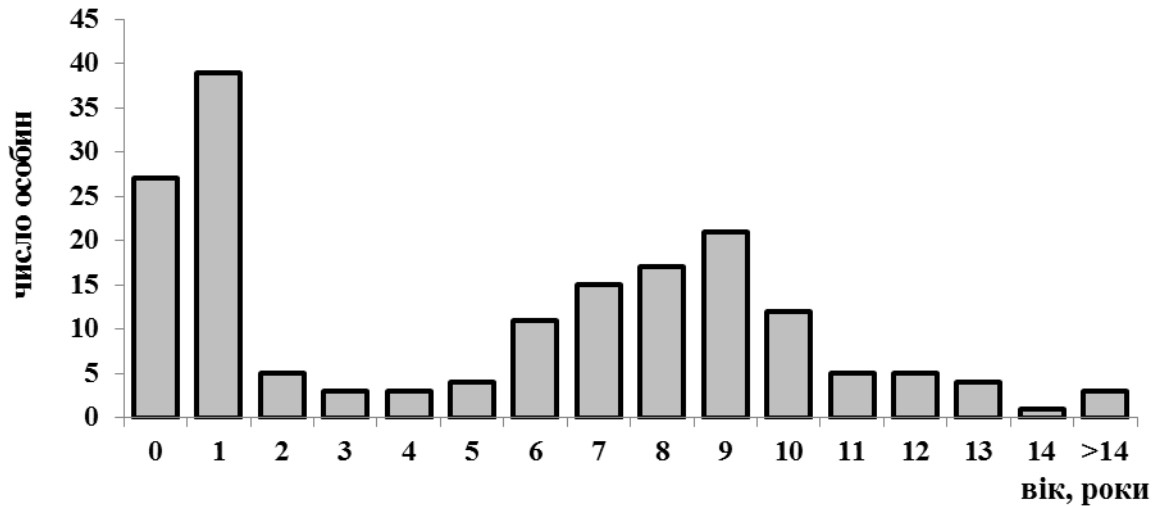


Рис. 5. Вікова структура смертності чорноморської популяції морської свині.

Віковий розподіл смертності з урахуванням статі в азовській популяції морської свині виглядає наступним чином: в молодших вікових класах число самців вище, ніж число самок (рис. 6). До 4 років співвідношення статей вирівнюється, а в старших вікових класах переважають самки. Співвідношення статей серед дорослих тварин достовірно відрізняється від рівності на користь самок ($p < 0,01$). Середній вік дорослих особин на момент смерті (медіана) у самок – 8 років, у самців – 7 років.

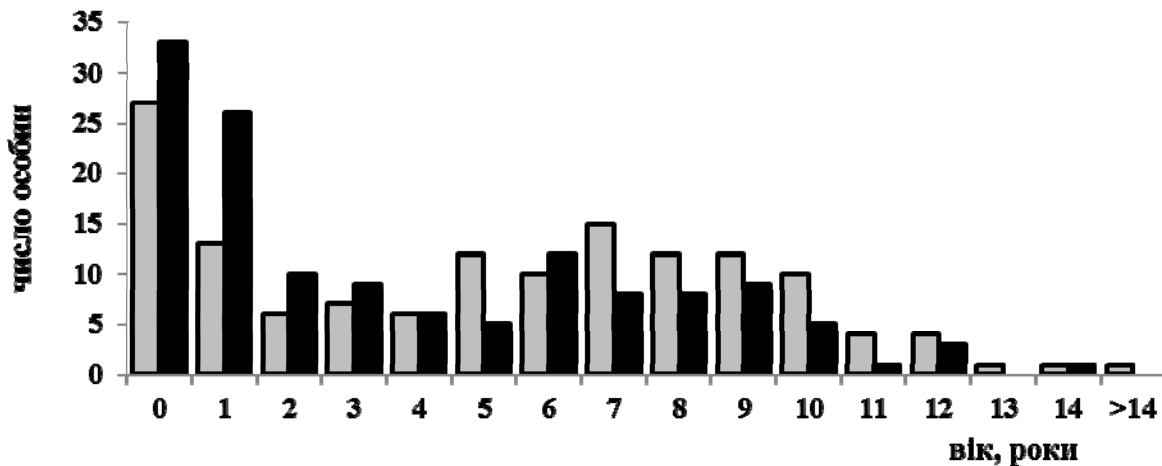


Рис. 6. Статеві-вікова структура смертності азовської популяції морської свині (самки сірим кольором, самці – чорним).

Тривалість життя. Максимальна тривалість життя морської свині в північно-східній частині Чорного моря висока: найстаріший зі знайдених тварин було 23 роки (при світовому максимумі 24 роки), і були виявлені тварини віком 15 та 18 років. В азовській популяції тривалість життя низька, не більше 14 років, і падає протягом періоду спостережень – особливо у самців.

Демографія популяцій. Вперше в східній півкулі проведено дослідження демографії популяцій морської свині. В результаті дослідження встановлено, що незважаючи на близькі до граничних показники плодючості дорослих самок (95% самок народжує щороку), чисельність популяції в Азовському морі падає, а в Чорному морі приблизно постійна. Це відбувається через те, що дія фактору загибелі в знаряддях рибальства дуже висока: щорічно прилов призводить до вилучення відповідно 15,5% і 2% азовської і чорноморської популяцій. При цьому, природна швидкість росту популяції низька: 2% в Азовському і 1,5% – в Чорному морі. Таким чином, різниця в загальній швидкості росту популяцій в сусідніх басейнах майже повністю обумовлена дією фактору прилова. У північно-східній частині Чорного моря дія цього фактору незначна, і популяція в цілому стабільна, а в Азовському морі його дія висока: згідно демографічної моделі, за 2011-2013 роки популяція азовської морської свині скоротилася на третину. Прилов вилучає таку значну частину молодих особин, що число дорослих самок в популяції виявляється вкрай низьким, і, попри високу плодючість, вони не можуть забезпечити істотне зростання чисельності. **Тривалість покоління**, тобто інтервал між двома послідовними поколіннями, для тварин з Азовського моря склала 6,6 року, для чорноморської популяції – 7,5 року.

Сезонна динаміка демографічних процесів. Необхідна передумова оцінки динаміки демографічних процесів за даними аналізу рештків мертвих тварин на узбережжі – вивчення тафономії рештків мертвих тварин.

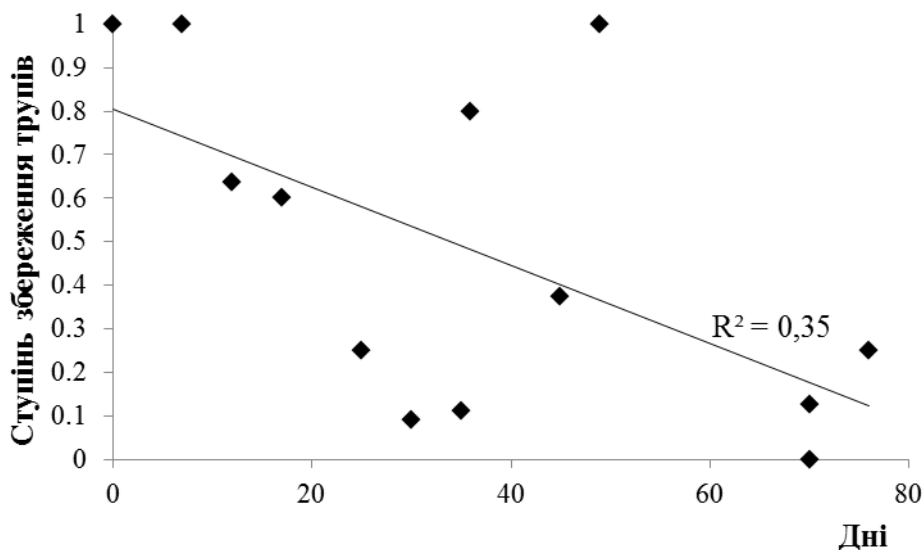


Рис. 7. Ступінь збереження трупів морської свині на узбережжі мису Тархан, Азовське море. Зображено графік функції лінійної регресії

Найбільш повні дані про збереження рештків отримані для багаторічних спостережень, проведених на ненаселеному і мало відвідуваному узбережжі мису Тархан (рис. 7), де досліджено тафономію 90 трупів. На мисі Тархан спостерігається високе збереження рештків: 50% трупів розкладається протягом 34 днів. На

абразійних берегах збереження рештків вище, ніж на акумулятивних, і на них краще проводити облік викидів для популяційного аналізу.

Сезонність викидів. Перші новонароджені з'являються на початку квітня, що відповідає початку сезону розмноження. Піки викидів цьоголіток і дорослих самок припадають на серпень. Загальна кількість дорослих самок близька до загальної кількості новонароджених і цьоголіток, що відповідає низькій вірогідності виживання дитинчати внаслідок загибелі матері. Максимум реєстрацій годовиків припадає на липень (рис. 8).

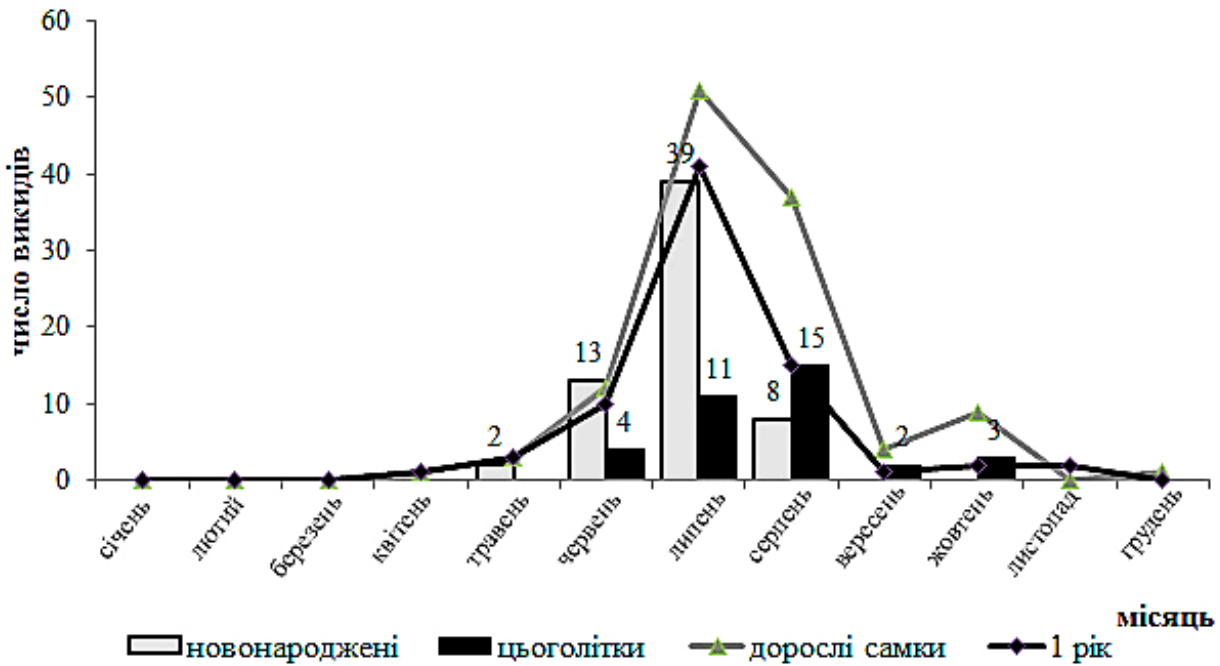


Рис. 8. Сезонність викидів представників різних вікових груп в Азовському морі

Сезонність народження особин, які загинули в знаряддях рибальства, близька до сезонного розподілу в загальній вибірці, і її пік також припадає на липень. При цьому максимум зустрічальності мертвих морських свиней не збігається з сезоном інтенсивного лову, як офіційного, так і браконьєрського, жодного з промислових видів риб в Азовському морі: камбали-калкан, катрана, ската, оселедця і осетрових (рис. 9). Відомо, що осетрових в Азовському морі добувають в основному навесні і восени під час їх локальних міграцій і на місцях нагулу, найбільші улови піленгаса і оселедця припадають на період з листопада по травень, а пік вилову камбали - на березень-травень.

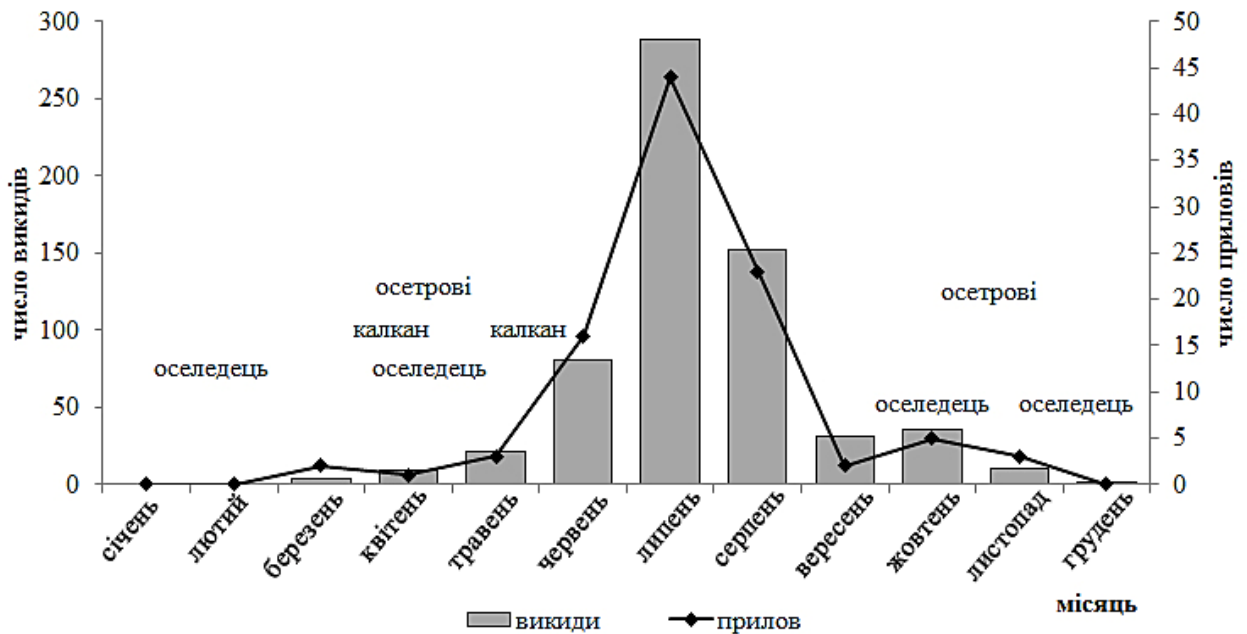


Рис. 9 Сезонність викидів морської свині із зазначенням числа особин, які загинули в знаряддях рибальства, а також сезони вилову деяких промислових об'єктів

У той же час, є прямий зв'язок між піками викидів і сезоном розмноження. Це добре видно з порівняння сезонних показників в Азовському і Чорному морях. В Азовському морі і максимум появи новонароджених, і пік викидів відбуваються на місяць пізніше, ніж в Чорному морі. Досі існувала єдина думка (Tonay *et al.*, 2012; Radu & Anton, 2014), що загибель морських свиней в сітках визначається виключно розміром зусилля в сезон вилову камбали-калкана, який в Чорному морі доводиться на весняні місяці, а браконьєрським способом триває до червня. Однак на прикладі Азовського моря добре видно, що це не так, оскільки максимум викидів морської свині відбувається набагато пізніше, ніж закінчується інтенсивний вилов калкана.

Таким чином, сезонний річний пік смертності морських свиней пояснюється сезонністю біології розмноження. Можливо, він пов'язаний із сезонними особливостями харчової поведінки. З одного боку, сезон появи новонароджених відповідає переходу годовиків до самостійного способу життя. Не маючи достатнього досвіду самостійного живлення поблизу знарядь рибальства, молоді морські свині піддаються більшому ризику загибелі. З іншого боку, активна харчова поведінка властива лактуючим самкам через великі енергетичні витрати на лактацію (Yasui & Gaskin, 1986), що призводить до втрати обережності при живленні поблизу рибальських сіток. Крім того, самки, що годують, частіше живляться відносно великою донною рибою (наприклад, дорослими бичками), оскільки таке живлення ефективно з точки зору витрат зусиль (Das *et al.*, 2004).

ФАКТОРИ СМЕРТНОСТІ І ДИНАМІКА ЧИСЕЛЬНОСТІ АЗОВСЬКОЇ ПОПУЛЯЦІЇ МОРСЬКОЇ СВИНІ

Оцінка чисельності в 2001 році. У роботі представлена оцінка чисельності морської свині в Азовському морі, розрахована за опублікованими результатами авіаобліку, проведеного російсько-українською експедицією в 2001 році (Birkin *et al.*, 2002), з урахуванням показника $g(0)$ зі значенням 0,216 (за оцінкою Hammond *et al.*, 2013). Таким чином, оцінка чисельності морської свині в Азовському морі в середині літа 2001 року прийнята рівною 13528 особин.

Багаторічна динаміка смертності за даними викидів на узбережжі. Виявлено, що частота викидів на південному азовському узбережжі дуже висока: з поправкою на новонароджених становить 1,31 особини на кілометр на рік (в 3-23 рази вище, ніж в різних районах північної Атлантики (Peltier *et al.* 2013)), а на модельній ділянці «мис Тархан» – 1,73 особини на кілометр на рік, що в півтора рази вище середнього по узбережжю. Настільки висока частота викидів пояснюється режимом вітрів і течій в мілководному замкнутому водному басейні (Lomakin *et al.* 2010; Ivanov *et al.* 2010) і високим рівнем загибелі в знаряддях рибальства. Таким чином, в південній частині Азовського моря частота викидів морської свині відображає смертність в популяції.

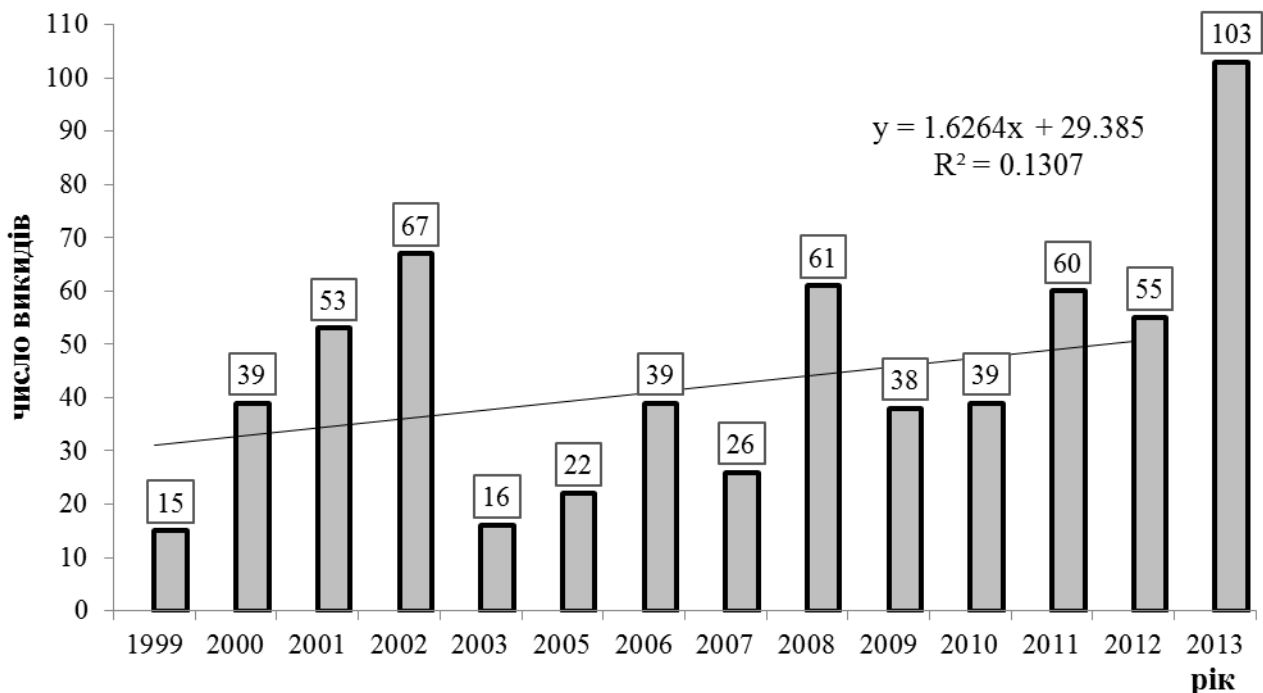


Рис. 10. Динаміка викидів морської свині в Азовському морі із зазначенням лінійного тренду, 1999-2013 роки.

Динаміка викидів в 1999-2013 рр. відрізняється позитивним трендом (рис. 10), а її коливання (виражаються у вигляді аномалії - відхилення від тренду) можна описати косінусоїдною функцією з двома періодами (рис. 11). Таким чином,

динаміка викидів відображає, як мінімум, два циклу – 5-6 річний і 11-12 річний. При цьому 12-річний цикл більш виразний і відповідає динаміці вилову азовської хамси - важливого об'єкту живлення азовських тварин, що лімітує їх чисельність при міграції. 5-6 річний цикл виявляється слабше і не відповідає динаміці рибних запасів.

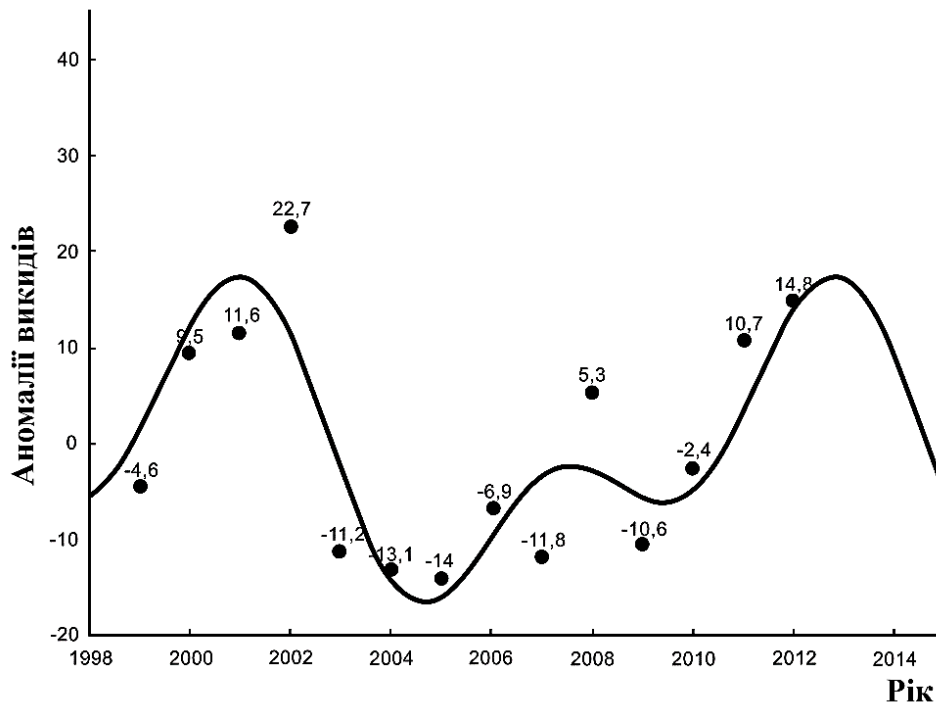


Рис. 11. Косінусоїдна функція з періодами 12 і 6 років, що описує щорічні коливання частоти викидів морської свині («підвибірка Тархан»)

Динаміка демографічних показників. В цьому дослідженні показано, що тривалість життя морських свиней в азовській популяції послідовно знижується: найстарішу тварину (20 років) було знайдено в 2001 році (Gol'din, 2004), в 2008 році була знайдена тварина віком 14 років, а з того часу вік азовських особин не перевищував 12 років. Особливо виразне зниження тривалості життя самців азовської популяції: самці 12 років і старше не зустрічались з 2003 року, останній самець 11 років був знайдений в 2008 році, 10 років – в 2010 році. У 2011-2013 роках статевозрілі самці склали лише 5% знайдених тварин.

При порівнянні демографічних показників виявлено, що популяція морської свині в Азовському морі вже на початку 2000-х рр. перебувала під тиском інтенсивної експлуатації у вигляді випадкової загибелі в знаряддях рибальства. У 2006-2008 рр. дія фактору прилову знизилася, виживаність у дорослому віці збільшилася, і популяція стабілізувалася: крива виживаності l_x в ці роки за формою ближче до відносно благополучної популяції північно-східної частини Чорного моря, ніж до азовської популяції в періоди 2000-2002 і 2011-2013 рр. (рис. 12).

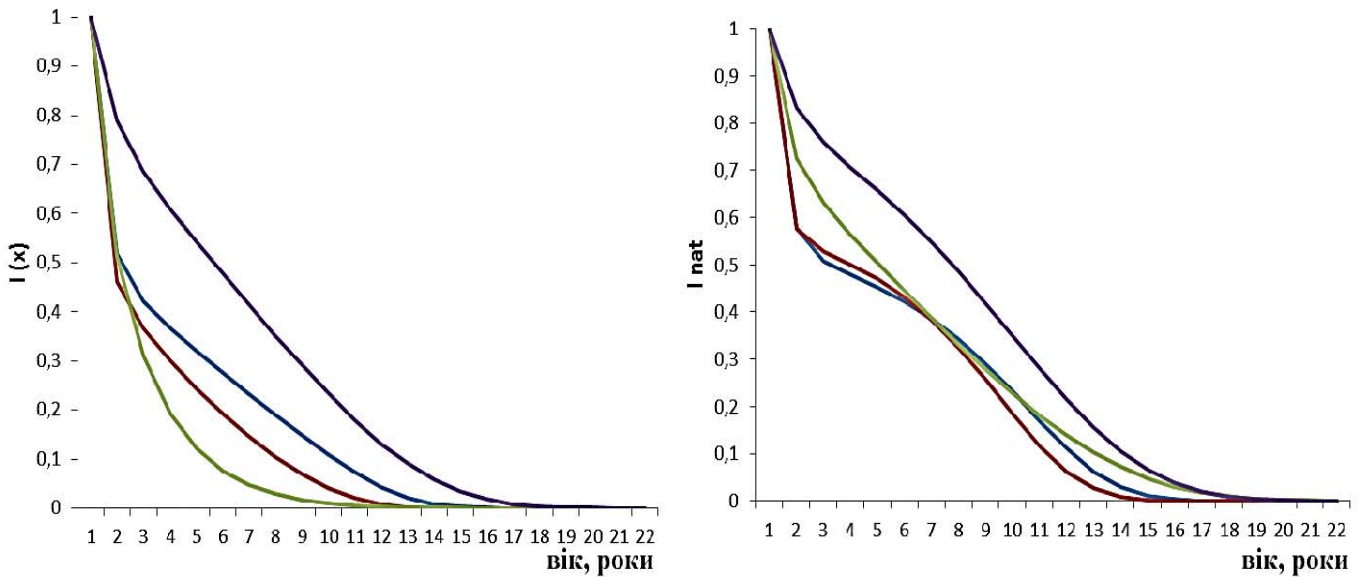


Рис. 12. Криві загальної l_x і природної l^{nat} виживаності для азовської популяції 2000-2002 років (зелена лінія), 2006-2008 років (синя лінія), 2011-2013 років (червона лінія) і чорноморської популяції 2011-2012 років (фіолетова лінія).

Однак криві природної виживаності l^{nat} і питомої смертності q_x за формою майже ідентичні кривим 2011-2013 років, що відображає неблагополучний стан популяції після дії чинника загибелі в знаряддях рибальства у попередні роки (рис. 13).

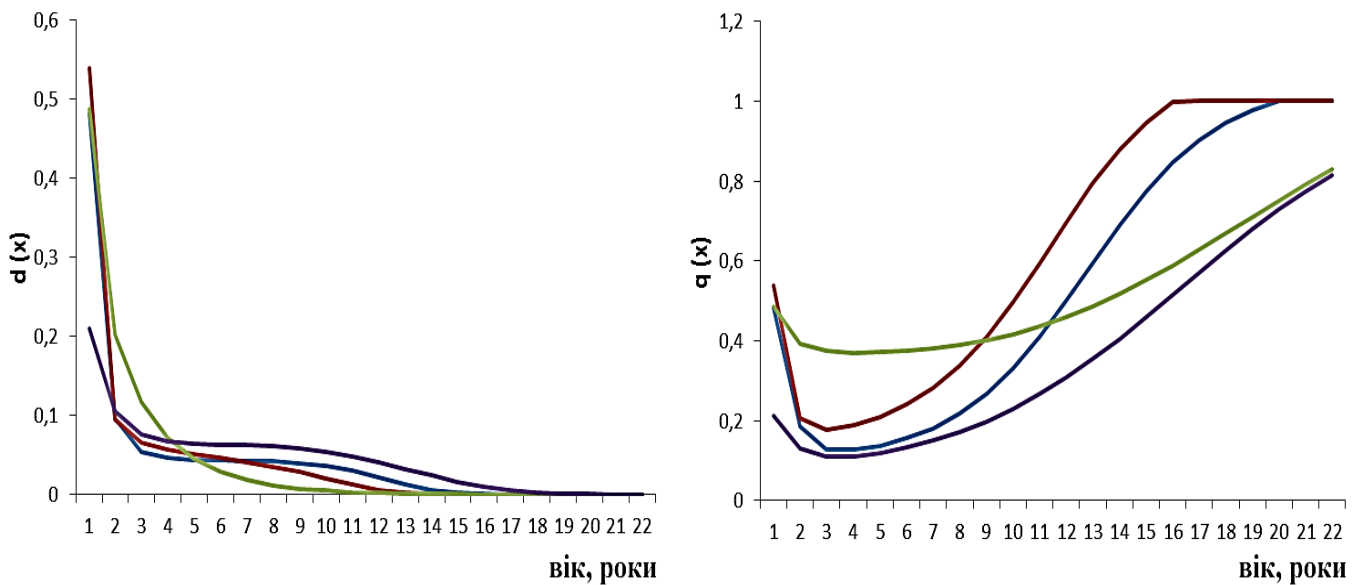


Рис. 13. Криві загальної d_x і питомої q_x смертності для азовської популяції 2000-2002 років (зелена лінія), 2006-2008 років (синя лінія), 2011-2013 років (червона лінія) і чорноморської популяції 2011-2012 років (фіолетова лінія).

Показано, що в 2011-2013 рр. популяція була виснажена істотно сильніше, ніж десятиріччям раніше: тривалість життя впала (особливо у самців), а смертність досягла дуже високих показників.

Примітна зміна загальних показників народжуваності і смертності за даними демографічних моделей. Загальна природна народжуваність в умовах відсутності прилову в 2000-2002 рр. становила 17,7% загальної чисельності, а в 2011-2013 рр. – 20,5%, а ізольована природна смертність, відповідно, – 13,7 і 18,3%. Таким чином, протягом десятиріччя відбулися незначне зростання народжуваності і невелике збільшення природної смертності. Однак безпосередньо в періоди, для яких розраховані моделі, динаміка популяції не відповідала природним демографічним процесам, оскільки перебувала під сильним впливом фактору загибелі в знаряддях рибальства.

Вплив загибелі в знаряддях рибальства на демографічні показники. Показано, що загальний внесок випадкової загибелі в знаряддях рибальства в зміну чисельності азовської популяції в 2000-2002 рр. становив 26,8%. Таким чином, з урахуванням природного приросту щорічне падіння чисельності популяції склало 22,8%. Воно було обумовлено не тільки зростанням смертності, а й 10-кратним падінням народжуваності за рахунок вилучення молодих і статевозрілих самок. У період з 2003 по 2010 рр. дія фактору прилову не була настільки значною, а в 2011-2013 рр. фактор прилову знову посилювався, що призвело до загального зниження чисельності на 13,3% в рік – перш за все, через падіння народжуваності.

Вплив прилову на азовську популяцію є довготривалим і в деякі роки дуже сильним, але в довгостроковій перспективі він нерівномірний. Проте, нестабільність популяційної динаміки, з урахуванням можливих подій масової загибелі з різних причин, ставить подібні популяції під загрозу вимирання.

Динаміка чисельності в 2001-2013 роках оцінена за даними народжуваності і смертності, отриманими в демографічних моделях. В результаті дії факторів смертності, в тому числі високої частки прилову (15,5%), чисельність популяції в 2011-2012 рр. знижувалася на 13,4% в рік, при цьому, природний приріст становив 2,1%. У підсумку, протягом 12 років в 2001-2012 роках чисельність азовської популяції впала в 2,2 рази (рис. 14) - за оціночними даними, з 13528 до 6105 особин.

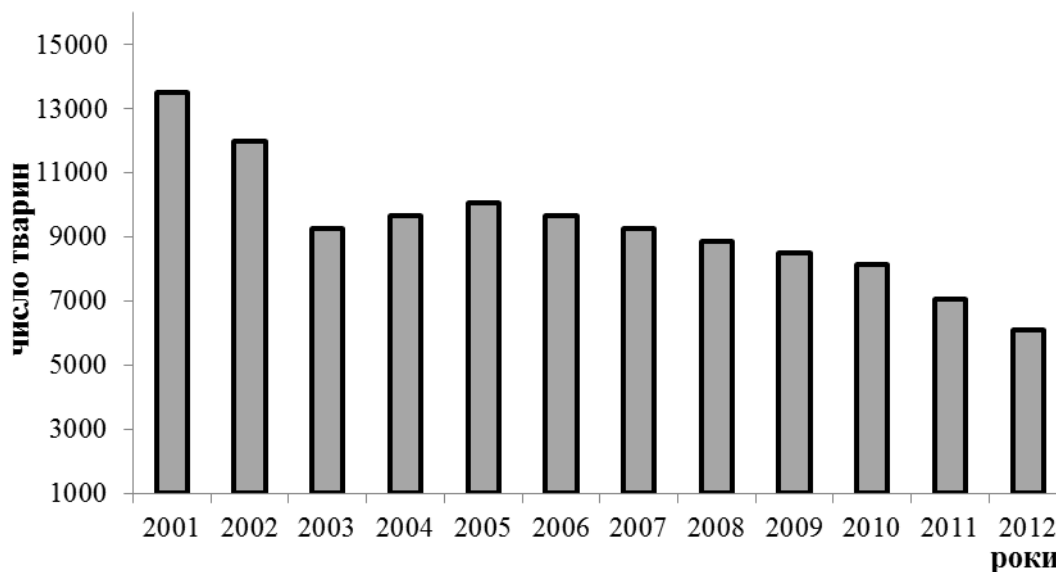


Рис. 14. Динаміка чисельності азовської популяції морської свині за 2001-2012 роки.

Практичні рекомендації з охорони. Оскільки смертності морської свині в азовській популяції притаманним є виражений сезонний пік, то найбільш ефективним заходом охорони є створення тимчасово закритих морських територій (морських охоронюваних районів). Заборона промислу донними зябровими знаряддями, як мінімум, в прибережній зоні на літні місяці (липень і серпень) не викличе і конфлікту з рибальством, оскільки не припадає на час максимального вилову основних промислових об'єктів. Виняток становлять бички, проте для їх промислу застосовують інші знаряддя лову.

ВИСНОВКИ

1. За результатами морфологічного дослідження і аналізу структури і демографії популяцій показано, що в північно-східній частині Азово-Чорноморського басейну трапляються дві популяції морської свині – азовська та кримсько-кавказька.

2. Морські свині азовської популяції відрізняються великими розмірами тіла і черепа, а також пропорціонально ширшим черепом. Популяції також різняться за рівнем статевого диморфізму черепа: у кримсько-кавказькій популяції диморфізм менш виражений, ніж в азовській популяції.

3. Морфологічна мінливість форми черепа пояснюється відмінностями в літньому спектрі кормових об'єктів і в способах їх видобутку: азовські морські свині адаптовані до живлення на мілководді і більш великою рибою, а тварини з кримсько-кавказьких вод – дрібної пелагічною рибою.

4. Обидві досліджені популяції характеризуються низькою виживаністю молодих особин, високою плодючістю і швидкими темпами природного відтворення.

5. Сезонність смертності морської свині пов'язана з сезонністю розмноження і поведінки під час живлення. Літній пік загибелі різниться за строками в Азовському і Чорному морях і відповідає періоду розмноження, переходу годувиків до самостійного способу життя і активної поведінки лактуючих самок під час живлення.

6. Протягом 12-річного періоду чисельність азовської популяції скоротилася не менше ніж в два рази, а максимальна тривалість життя знизилася з 20 до 12 років. Для кримсько-кавказької популяції характерні висока тривалість життя (до 23 років) і стабільна динаміка чисельності.

7. Найважливішим фактором смертності морських свиней азовської популяції є випадкова загибель в знаряддях рибальства. Внесок прилову в падіння чисельності в деякі роки становив 25% чисельності азовської популяції. Це – головна причина зниження чисельності морських свиней в регіоні.

8. В якості головного заходу охорони для азовської популяції пропонується введення сезонного обмеження на промисел: заборона промислу донними зябровими сітками в липні і серпні.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Gol'din, P. Habitat shapes skull profile of small cetaceans: evidence from geographical variation in Black Sea harbour porpoises (*Phocoena phocoena relicta*) / Gol'din, P., **Vishnyakova, K.** // *Zoomorphology*, 2016. - 135, 3. - P. 387-393 (особистий внесок здобувача - збір частини матеріалу, участь в обробці даних, написання частини тексту)
2. Gol'din P. E. Differences in skull size of harbour porpoises, *Phocoena phocoena* (Cetacea), in the Sea of Azov and the Black Sea: evidence for different morphotypes and populations / Gol'din, PE, **Vishnyakova, KA** // *Vestnik zoologii*. - 2015. - 49, 2. - P. 171-180 (особистий внесок здобувача - збір частини матеріалу, участь в обробці даних, написання частини тексту)
3. **Vishnyakova, K.** Seasonality of strandings and bycatch of harbour porpoises in the Sea of Azov: the effects of fisheries, weather conditions and life history / **Vishnyakova, K.**, Gol'din, P. // *ICES Journal of Marine Science*. - 2015. - 72, 3. - P. 981-991 (особистий внесок здобувача - збір частини матеріалу, обробка даних, написання частини тексту)
4. **Vishnyakova, K.** Cetacean stranding rate correlates with fish stock dynamics: Research of harbour porpoises in the Sea of Azov / Vishnyakova, K., Gol'din, P. // *Marine Biology*. - 2015. - 162. - P. 359-366 (особистий внесок здобувача - збір частини матеріалу, обробка даних, написання тексту)
5. Gol'din PE Taphonomy of stranded small cetaceans: general aspects and impact of the coast / Gol'din PE, **Vishnyakova KA**, Gladilina EV // *Scientific Notes of Taurida VI Vernadsky National University: Series "Biology, chemistry"*. - 2013. - 26 (65), 3. - P. 45-53 (особистий внесок здобувача - збір частини матеріалу, участь в обробці даних, написання частини тексту)
6. **Вишнякова К. А.** Смещение сроков весенней миграции морских свиней в Керченском проливе и в северо-восточной части Черного моря в 2011-2012 гг. / **Вишнякова К. А.**, Савенко О.В., Олейников Е.П., Гладиллина Е. В., Горохова В. Р., Гольдин П. Е. // *Труды ЮгНИРО. – Керчь. – 2013. – 51. – С.32-35.*
7. **Vishnyakova K. A.** Annual dynamics of strandings of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) and anchovy catches in the Sea of Azov / Vishnyakova, KA, Goldin, PE // *29th Conference of the European Cetacean Society: Abstract book*. - St Julian's Bay, Malta. - 2015. - P. 206.
8. Goldin, PE Life tables of harbour porpoises in the Sea of Azov and the Black Sea: regional aspects and annual trends / Goldin, PE, Vishnyakova, KA // *29th Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*. - St Julian's Bay, Malta. - 2015. - P. 146.
9. **Vishnyakova K.** Multi-year dynamics and seasonality of cetacean strandings in the southern Sea of Azov / Vishnyakova K., Gol'din P. // *27th Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*. - Setúbal, Portugal. - 2013. - P. 390.
10. **Вишнякова К.** Некоторые аспекты демографии морской свињи в Азовском море. / **Вишнякова К.**, Гольдин П. // *XLII Всеукраинская научная конференция профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов: Секция "Зоология"*. – Симферополь. – 2013. - С. 9.
11. Гольдин П.Е. Массовая гибель китообразных в северной части Черного моря в 2012 году: предварительные сведения / Гольдин П.Е., **Вишнякова К.А.**, Гладиллина Е.В. // *Тезисы докладов II международной научно-практической конференции. – Симферополь, 12-16 сентября 2012 г. – 2012. – С. 356.*
12. Гольдин, П. Е. Связь между индексами динамики численности морской свињи и хамсы в Азовском море / Гольдин, П. Е., **Вишнякова, К. А.** // *Юбилейные зоологические чтения: Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию юбилею со дня рождения С.Л. Делямура и 90-летию со дня рождения А.С. Скрябина. – Симферополь. – 2013. – С. 7.*
13. Goldin P. Unusual mass mortality of cetaceans in the northern Black Sea in 2011 / Goldin P., Gladilina L., Serbin V., Stalingradsky E., Kondakov A., Pankova S., Oleinikov E., Smirnov D., Gorokhova V., Chopovdya M., Savenko O., **Vishnyakova K.** // *26rd Annual Conf. European Cetacean Society : Abstract Book*. – Galway, Ireland. – 2012. – P. 330.

14. Гольдин П. Е. Морские млекопитающие Черного моря в трансформированной экосистеме / Гольдин П. Е., Гладылина Е. В., **Вишнякова К. А.** // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе: Материалы VI Международной научно-практической конференции. – Симферополь. – 2011. – С. 273-274.

15. **Vishnyakova, K.** Factors affecting strandings of cetacean carcasses at the coast of the Sea of Azov / **Vishnyakova, K.**, Gol'din, P. // 24rd Annual Conf. European Cetacean Society : Abstract Book. – Stralsund, Germany. – 2010. – P. 286.

16. **Vishnyakova, K. A.** Mass mortality of harbour porpoises in the Sea of Azov in 2008 / **Vishnyakova, K. A.**, Gol'din, P. E. // 23rd Annual Conf. European Cetacean Society : Abstract Book. – Istanbul, Turkey. – 2009. – P. 90-91.

17. Гольдин П. Е. Находки морской свиньи (*Phocoena phocoena relicta*) в южной части Азовского моря в 2006-2007 годах / Гольдин П. Е., **Вишнякова К. А.** // Заповедники Крыма: Материалы IV международной научно-практической конференции. – Симферополь. – 2007. – С. 45–47.

АНОТАЦІЯ

Вишнякова К. А. Морська свиня (*Phocoena phocoena*) в Азовському морі і північно-східній частині Чорного моря: популяційна морфологія і демографія. - Рукопис. Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 - зоологія. Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. - Київ 2017.

Дисертація являє собою перше комплексне порівняння двох популяцій китоподібних за морфологічними і демографічними показниками в Азово-Черноморському басейні. Показано, що в силу різних умов проживання та репродуктивної ізоляції відбувається дивергенція виду, щонайменше, на дві популяції, віддалені один від одного на невелику відстань. Морські свині з Азовського моря крупніші за чорноморських за загальними розмірами тіла і відрізняються від них за пропорціями; виявлені вірогідні відмінності в розмірах і формі черепів морських свиней із сусідніх регіонів. Висловлено припущення про адаптивне значення форми черепа. Тривалість життя морської свині в Чорному морі висока, в азовській популяції, - навпаки, низька і продовжує скорочуватися. Виявлено зв'язок між сезонним піком загибелі і сезоном розмноження. Вперше в східній півкулі проведено дослідження демографії популяцій морської свині. За 12 років чисельність азовської популяції морської свині впала більш ніж в два рази. Найважливішим фактором смертності і головною причиною зменшення чисельності азовської популяції є випадкова загибель в знаряддях рибальства. Дано рекомендації з охорони.

Ключові слова: Морська свиня, Азовське море, морфологія, популяційна біологія, демографія популяції, динаміка чисельності.

АННОТАЦИЯ

Вишнякова К. А. Морская свинья (*Phocoena phocoena*) в Азовском море и северо-восточной части Черного моря: популяционная морфология и демография. – Рукопись. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. – Киев, 2017.

Диссертация представляет собой первое комплексное сравнение двух популяций китообразных по морфологическим и демографическим показателям в Азово-Черноморском бассейне. Показано, что в силу различных условий обитания и репродуктивной изоляции происходит дивергенция вида, по меньшей мере, на две популяции, отстоящие друг от друга на небольшом расстоянии. Морские свиньи из Азовского моря крупнее черноморских по общим размерам тела и отличаются от них по

пропорциям; выявлены достоверные различия в размерах и форме черепов морских свиней из соседних регионов. Высказано предположение об адаптивном значении формы черепа. Продолжительность жизни морской свиньи в Черном море высока, в азовской популяции, - наоборот, низка и продолжает сокращаться. Выявлена связь между сезонным пиком выбросов и сезоном размножения. Впервые в восточном полушарии проведено исследование демографии популяций морской свиньи. За 12 лет численность азовской популяции морской свиньи упала более чем в два раза. Важнейшим фактором смертности и главной причиной падения численности азовской популяции является случайная гибель в орудиях рыболовства. Даны рекомендации по охране.

Ключевые слова: морская свинья, Азовское море, морфология, популяционная биология, демография популяции, динамика численности.

SUMMARY

Vishnyakova K. O. The harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) in the Sea of Azov and the north-eastern Black Sea: population morphology and demography. - Manuscript.

Dissertation submitted for the completion of the degree of Candidate of Sciences in Biology, qualification 03.00.08 – zoology. – Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine. Kiev, 2017.

The dissertation is the first complex comparison of two cetacean populations in the Black Sea region by morphological and demographic criteria. Due to different habitat conditions and reproductive isolation, porpoises diverge at least into two populations which are separated by little distance. Azov porpoises are larger than those from the north-eastern Black Sea in overall body size, and they are also distinct in their body proportions. Notably, extremely small animals were observed during the period of study. Also, Azov and Black Sea porpoises significantly differ in skull size and proportions, and they can be discriminated with 100% success just by four skull measurements. It is suggested that the skull shape is an adaptation to different habitat conditions. Life span in the north-eastern Black Sea is very long, up to 23 years which is close to maximum, whereas in the Sea of Azov it is short and declining. Generation time varies between 6.5 and 7.5 years, also being greater in the Black Sea. For the first time comparative demography of two porpoise population was studied in the eastern hemisphere. Life tables with bycatch estimates were obtained based on Siler models, using Bayesian interference (Moore and Read, 2008). It was found that despite extremely high fecundity (95%), incidental bycatch eliminates so big portion of juvenile and sub-adult animals that the definite number of adult females is too small for enabling sustainable population growth. However, seasonal maximum of porpoise mortality does not coincide with season of intensive fish catches in the Sea of Azov. On the contrary, stranding peaks follow reproductive seasonality, and in the sea of Azov they occur a month later than in the Black Sea. The stranding rate in the Sea of Azov is extremely high in comparison with other world region due to physical conditions in the shallow sea and high bycatch rate. It is shown that the Azov population was already affected by burden of bycatch in early 2000s, and despite bycatch reduction during 2003-10, it became exhausted. Population dynamics was reconstructed, based on survival and mortality rates obtained from three demographic models for 2000-02, 2006-08 and 2011-13. Therefore, in 2001-13 the abundance of the Azov population declined more than twice. The greatest factor of mortality was incidental bycatch. In some years, its contribution into population decline reached 25%. Bycatch is the main cause of decline of porpoise populations in the whole region. Time-area closure measures were proposed as the main recommendation for conservation of the endangered population.

Key words: harbor porpoise, the Sea of Azov, morphology, population biology, demography, population dynamics.