

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ ИМ. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукописи

Вишнякова Карина Александровна

УДК 599.536:591.4:591.5

**МОРСКАЯ СВИНЬЯ (*RHOSOENA RHOSOENA*) В АЗОВСКОМ МОРЕ И
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ:
ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ И ДЕМОГРАФИЯ**

03.00.08 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
кандидат биологических наук, доцент
Гольдин Павел Евгеньевич

Киев – 2017

СОДЕРЖАНИЕ	2
ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	8
1.1. Биология морских свиней: образ жизни, размножение и демография	8
1.2. Распространение и биология морской свиньи в Азовском и Черном морях	19
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	24
2.1. Учет выбросов останков на побережье	24
2.2. Определение биологических показателей и методы морфологического исследования	29
2.3. Демография популяции и оценка динамики численности	35
ГЛАВА 3. ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ МОРСКОЙ СВИНЬИ В АЗОВСКОМ МОРЕ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ	41
3.1. Размеры тела	41
3.2. Размеры и пропорции черепа	43
3.3. Форма черепа	56
ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МОРСКОЙ СВИНЬИ АЗОВСКОГО МОРЯ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ	62
4.1. Возрастная структура	62
4.2. Демография популяций	67
4.3. Сезонная динамика демографических процессов	79
ГЛАВА 5. ФАКТОРЫ СМЕРТНОСТИ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ АЗОВСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ МОРСКОЙ СВИНЬИ	91
5.1. Оценка численности в 2001 году	91
5.2. Многолетняя динамика смертности по данным выбросов на	

побережье	92
5.3. Динамика демографических показателей	100
5.4. Влияние гибели в орудиях рыболовства на демографические показатели	110
5.5. Динамика численности в 2001-2013 годах	113
5.6. Практические рекомендации по охране	114
ВЫВОДЫ	116
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	118

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Обыкновенная морская свинья (*Phocoena phocoena*) во всех частях своего ареала подвержена негативному антропогенному влиянию, которое проявляется в изъятии существенной доли животных, случайно гибнущих в орудиях рыболовства. Для планирования мер охраны необходимо располагать сведениями о состоянии популяций, рассматриваемых в качестве единиц управления и охраны. С помощью мониторинга состояния популяций и исследования биологии морской свиньи можно получить данные об ареалах популяций, а также оценить демографические показатели, например, смертность и выживаемость, рождаемость и плодовитость, на основании которых прогнозировать тенденции в динамике численности.

Черное море населяет географически изолированный подвид морской свиньи *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905, который отличается морфологически и генетически от подвидов, обитающих в северных частях Атлантического и Тихого океанов [28; 193]. Черноморская морская свинья занесена в Красную книгу Украины [34] и по классификации МСОП относится к категории Endangered – вид, находящийся под угрозой исчезновения (по оценке [56]). Из-за крайней уязвимости к антропогенному воздействию морская свинья в Черном море, вероятно, требует разработки специальных мер охраны.

Черноморская морская свинья является не только самым мелким китообразным, населяющим мировой океан, но и самым короткоживущим китообразным, что делает ее удобным объектом для изучения многих биологических особенностей этой группы, а также для моделирования микроэволюционных процессов, действующих в популяциях других китообразных.

Цель и задачи исследования. Цель исследования: выявить основные тенденции морфологической изменчивости и особенности демографии морских свиней в географически близких регионах – Азовском море и северо-восточной части Черного моря.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Определить популяционный статус группировок морских свиней в исследуемых акваториях.
2. Сравнить особенности морфологии морской свиньи в Азовском и Черном морях. Установить связь размеров тела, размеров и формы черепа с биологическими особенностями.
3. Выявить и сравнить возрастную-половую структуру и демографию группировок морских свиней в Азовском и Черном морях, оценить тенденции в динамике численности морской свиньи в Азовском море.
4. Оценить значение фактора случайной гибели морских свиней в орудиях рыболовства, его влияние на динамику численности.

Объект исследования – черноморская морская свинья *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905.

Предмет исследования – биология и демография популяций морской свиньи в Азовском и Черном морях.

Методы исследования – традиционная морфометрия, геометрическая морфометрия, определение возраста по ростовым слоям в дентине, статистический анализ, анализ временных рядов, моделирование демографических процессов и построение демографических таблиц.

Научная новизна работы. Впервые в пределах Азово-Черноморского бассейна проведено комплексное сравнение двух популяций китообразных по морфологическим и демографическим показателям. Установлены достоверные, не связанные с онтогенетической изменчивостью, морфологические различия общих размеров, пропорций тела и черепа у морских свиней из Азовского и Черного морей. В результате сравнительного исследования геометрической морфометрии черепа двух соседних популяций

морской свиньи высказано предположение об адаптивности различий формы черепа. Показано, что в результате различных условий обитания и репродуктивной изоляции происходит дивергенция вида, по меньшей мере, на две популяции, отстоящие друг от друга на относительно небольшом расстоянии. Впервые проведено исследование демографии популяций морской свиньи в восточном полушарии. Оценена динамика численности азовской популяции морской свиньи за тринадцатилетний период.

Связь работы с научными программами, планами, темами. Диссертационное исследование выполнено в рамках плановой темы № III-22-11 отдела популяционной экологии Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины «Разнообразие жизненных форм позвоночных: эволюционно-морфологический, онтогенетический и функционально-адаптивный аспекты исследования» (государственный регистрационный номер 0111U000086) 2016-2020 и темы № III-39-16 «Эволюционные механизмы адаптаций позвоночных животных различных экологических и таксономических групп» (государственный регистрационный номер 0116U003024).

Практическое значение работы. Полученные результаты работы могут быть использованы при оценке охранного статуса популяций морской свиньи в категориях МСОП и Красной книги Украины и в ходе планирования мер охраны с учетом географического региона. Собранный материал пополнил коллекцию Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины.

Личный вклад соискателя. Все материалы и полевые данные за 2006-2013 годы получены автором в ходе собственных полевых исследований и в коллективных экспедициях. В обработке материала автором самостоятельно проведено определение возраста 254 особей, получены данные по традиционной и геометрической морфометрии черепа. Проанализирована возрастная структура популяций. Проведен анализ временных рядов в

динамике смертности. Созданы демографические модели, и проведена оценка демографических параметров.

Апробация результатов диссертации. Результаты диссертационной работы доложены автором на научных конференциях: Ежегодных конференциях Европейского китового общества (Штральзунд, 2010; Сетубал, 2013; Сан-Гильян, 2015), Юбилейных зоологических чтениях, посвященных 100-летию со дня рождения С. Л. Делямуре (Симферополь, 2013), конференции молодых ученых Института зоологии (Киев, 2014) и изложены в 5 статьях в международных и специализированных изданиях, рекомендованных Министерством образования и науки Украины.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти разделов, выводов, списка использованных литературных источников (включающего 202 наименования). Объем диссертации составляет 143 страницы, 118 из которых – основной текст. Диссертация содержит 15 таблиц и 38 рисунков.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность П. Е. Гольдину и Е. В. Гладилиной за всестороннюю помощь при полевых и камеральных исследованиях и благодарит А. А. Кондакова, Е. П. Олейникова, Д. В. Маркова, В. Н. Сохина, Е. А. Кушнира, Д. В. Смирнова, В. В. Сербина, Н. В. Назаревского, В. В. Черницына, М. А. Ковалеву, А. А. Надольного, С. Н. Олейника, С. Н. Кистину, С. С. Тыназова за помощь при сборе материала, А. А. Непрокина за помощь в составлении карт.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Биология морских свиней: образ жизни, размножение и демография.

Морские свиньи Phocoenidae – небольшое семейство мелких зубатых китов, родственное дельфиновым (Delphinidae) и нарваловым (Monodontidae) [140]. Они характеризуются специфическими особенностями строения черепа (продолговатыми носовыми костями и вздутиями межчелюстных костей впереди костных ноздрей), уникальной анатомией зубов с расширенными округлыми коронками [49; 146] и способностью эхолоцировать на сверхвысоких частотах (125–140 кГц) [101]. Морские свиньи возникли в позднем миоцене и почти на всем протяжении своей эволюционной истории населяли прибрежные воды Тихого океана [49; 146], однако в плейстоцене стали расселяться в тропические, затем в антарктические воды, и, наконец, один вид - обыкновенная морская свинья - заселил все северное полушарие [74].

В наше время выделяют 6 видов морских свиней, объединенных в три рода [164]:

- *Neophocaena*
 - Беспёрая морская свинья (*Neophocaena phocaenoides*)
- *Phocoena*
 - Обыкновенная морская свинья (*Phocoena phocoena*)
 - Калифорнийская морская свинья (*Phocoena sinus*)
 - Морская свинья Бурмейстера (*Phocoena spinipinnis*)
 - Очковая морская свинья (*Phocoena dioptrica*)
- *Phocoenoides*
 - Белокрылая морская свинья (*Phocoenoides dalli*)

Обыкновенная морская свинья *Phocoena phocoena* населяет прибрежные воды от тропических до бореальных широт северного полушария, встречается в северных районах бассейнов Тихого и Атлантического океанов, где образует различные подвиды: атлантическая морская свинья (*Phocoena phocoena phocoena* (L., 1758); тихоокеанская морская свинья (*Phocoena phocoena vomerina* Gill, 1865) и черноморская морская свинья (*Phocoena phocoena relictata* Abel, 1905) [28; 143; 202; 43; 162]. Различия между животными в этих трех регионах кроме репродуктивной изоляции и отличий в морфологии черепа [28; 193; 85] подтверждаются также генетическими различиями в исследованиях митохондриальной ДНК [168; 198; 193]. Исследования последних лет предполагают наличие четвертого подвида морской свиньи в водах северо-западной Африки и Пиренейского полуострова, который филогенетически ближе к черноморскому подвиду, чем к североатлантическому [78; 79].

Одной из характерных черт эволюции морских свиней является педоморфоз, что проявляется в уменьшении размеров тела взрослых особей, сокращением общей продолжительности жизни и раннем достижении половозрелости [49; 141; 84].

Морские свиньи – это мелкие китообразные, длина которых не превышает 250 см [164]. При этом обыкновенная морская свинья, наряду с калифорнийской, является самым мелким представителем семейства [92]: размеры взрослых особей находятся в пределах 115-200 см; особи длиной более 200 см встречаются в субтропических и тропических атлантических водах юго-западной Европы и северо-западной Африки [177; 122], а самые мелкие представители, относящиеся к подвиду *Phocoena phocoena relictata*, населяют черноморский бассейн.

Череп морских свиней отличается относительно укороченным, но широким рострумом, увеличенной мозговой коробкой округлой формы и поздно зарастающими швами черепных костей, что свидетельствует о замедленных онтогенетических процессах [49; 120]. Позднее по сравнению с

дельфинами срастание эпифизов позвонков также отражает тенденции педоморфоза [82]. Кроме этого, у обыкновенной морской свиньи, в отличие от других зубатых китов, половой диморфизм таков, что самки в среднем крупнее самцов. Это верно также и для общих размеров черепа [49; 84; 85].

В работе К. Кинзе [117] в результате исследования метрических и неметрических признаков черепов морских свиней из Балтийского и Северного морей (воды Дании и Нидерландов) выявлены достоверные географические различия. Кроме того, в работе П. Бёссона и П. Берггена [63] на краниологическом материале из Балтийского моря и проливов Каттегат и Скагеррак показано, что достоверные различия линейных размеров черепов выявляются только у самок, а у самцов отсутствуют, что, вероятно, связано с сезонными миграциями: морские свиньи на зиму покидают Балтийское море; при этом, в этих районах у самок предположительно сильнее, чем у самцов, выражен хоминг, то есть приуроченность к месту рождения [144]. Последующие исследования показали наличие трех субпопуляций: в Северном море, в пограничной акватории Балтийского моря (проливы Каттегат, Скагеррак, Большой Бельт) и в центральной части Балтийского моря, достоверно различающихся по размерам [104] и форме черепа [87]. При сравнении краниологического материала из Калифорнии, западной Гренландии, внутренних вод Дании и из Азовского моря также показаны достоверные различия в общих размерах черепов животных из этих регионов, а хиатус по признакам формы черепа между выборками из Атлантического бассейна, Тихого океана и Азовского моря подтверждает существование трех подвидов морской свиньи [85]. Однако этот анализ не включал в себя животных из вод Африки и Пиренейского полуострова.

Обыкновенные морские свиньи достигают половой зрелости раньше дельфинид. Например, самки морской свиньи могут созревать уже к 3-4 годам, первый раз рожая в возрасте 4-5 лет [131; 160]. При этом физическая зрелость достигается на несколько лет позже и у многих черноморских животных не достигается в течение жизни [82; 85]. Считается, что морские

свиньи живут относительно недолго: средняя продолжительность жизни в разных регионах составляет около 8-10 лет [61], но известны единичные находки особей возрастом более 20 лет. Существуют некоторые расхождения в оценках максимальной продолжительности жизни: в тихоокеанском бассейне, у берегов восточной Канады (в частности, залив Фанди) не было отмечено животных возрастом старше 17 лет [159; 160], в то же время в водах Калифорнии была обнаружена морская свинья возрастом 24 года [103], и самому старому животному из Атлантики, найденному в акваториях Великобритании, также было 24 года [130]. Зачастую в атлантических и черноморских водах половозрелые самки морских свиней рожают каждый год по одному детенышу, беременность длится около 10-11 месяцев. Размеры новорожденных особей составляют около 65-75 см, однако, морские свиньи отличаются высокой скоростью роста в первые годы жизни, и сеголетки могут достигать длины 118 см [131].

Населяя как прибрежные мелководные районы, так и открытые участки акваторий, морские свиньи являются оппортунистическими хищниками, не специализирующимися на одном виде добычи [138; 180], но, в целом, проявляют приуроченность к местам обитания, обладающим высоким уровнем первичной продукции [76; 85]. Так, морская свинья не встречается в Средиземном море, которое известно своей олиготрофностью [76; 79]. Питание морских свиней в различных частях ареала не ограничивается мелководьями: они также охотятся на рыбу, обитающую в пелагиали, на средних глубинах и у дна, предпочитая кормовые объекты, отличающиеся высоким индексом обилия. В северной части Атлантического океана в рационе морской свиньи преобладают рыбы, принадлежащие к семействам сельдевые (Clupeidae) и тресковые (Gadidae) [40; 132], образующие плотные скопления. Кроме этого в спектре питания морской свиньи в различных частях ареала важными объектами становятся песчанковые (Ammodytidae), бычковые (Gobiidae), камбаловые (Pleuronectidae), отмечают также мойву (*Mallotus villosus*) [28; 40]. Обычно размер кормовых объектов не превышает

30 см. Питаясь у дна, морские свиньи способны погружаться на глубины до 200 м [60]. Неоднократно отмечена важность придонного питания у морских свиней: она проявляется в присутствии в рационе песчанковых или, например, каракатиц, эхолокации на относительно высоких частотах [101] и том факте, что морские свиньи часто гибнут в донных жаберных сетях [171].

Отмечено, что существует некоторая разница в питании в зависимости от возраста и пола. В частности, рацион молодых особей ограничен размерами добычи и глубинами, на которые способны погружаться морские свиньи, поскольку это связано с общими размерами тела [40]. Таким образом, молодые животные кормятся в основном демерсальной мелкой рыбой в акваториях, которые расположены ближе к берегу. Самки морских свиней, в отличие от самцов, берут добычу более высокого трофического уровня, кормясь у берега на крупных скоплениях бычков, что делает их пищевое поведение похожим на поведение ювенильных особей [106]. В целом, лактирующие самки предпочитают более крупную и легкую добычу [72]. Например, показано, что в рационе самок морских свиней, обитающих в датских водах, европейская миксина (*Myxine glutinosa*) встречается чаще, чем в рационе самцов, это, вероятно, связано с тем, что миксины являются более легкой добычей для самок с детенышами, пока они вынуждены перемещаться на относительно небольшие расстояния.

Охотятся морские свиньи в основном поодиночке или небольшими группами, образуя крупные скопления лишь во время миграций [144]. Однако такие скопления являются временными и не существуют постоянно, к наиболее устойчивым социальным связям можно отнести кооперацию «мать-детеныш», поскольку новорожденный полностью зависит от матери в первый год жизни, когда находится на молочном питании.

Несмотря на то, что поведение морских свиней изучено недостаточно, по многим аспектам ясно, что они сильно отличаются от дельфинид. К примеру, они не образуют обильных скоплений: даже группы по 6-8 животных довольно редки [144]. Морские свиньи являются

репродуктивными стратегами – кроме короткой продолжительности жизни и ранних сроков созревания, у них промискуитетная система спаривания. Самцы морских свиней во время периода размножения практически не проявляют агрессивного поведения, но вырабатывают большое количество спермы, что объясняется конкуренцией сперматозоидов в результате спаривания одной самки с несколькими самцами [75; 161]. Семенники самцов увеличиваются с 200 г до 800 г в период размножения [131].

В северной части Атлантики на основании различных исследований, в том числе генетики митохондриальной ДНК, предполагают наличие двух изолированных популяций морской свиньи: западной североатлантической и восточной североатлантической [44; 90]. Кроме того, различают географически изолированные субпопуляции в акваториях следующих регионов [45]:

1. Залив Мэн и бухта Фанди
2. Залив Святого Лаврентия
3. Ньюфаундленд и Лабрадор
4. Западная Гренландия
5. Исландия
6. Фарерские острова
7. Норвегия и Баренцево море
8. Северное море
9. Пролив Каттегат и прилегающие районы
10. Балтийское море
11. Ирландия и западные акватории Британских островов
12. Пиренейский полуостров и Бискайский залив
13. Северо-западная Африка

Однако из-за неполноты или отсутствия данных демография морской свиньи остается практически неизученной. В том числе, для большинства популяций неизвестны смертность и плодовитость, численность и скорость роста популяции, что затрудняет планирование мер охраны. Для всех

перечисленных выше субпопуляций (которые могут быть рассмотрены с точки зрения отдельных единиц управления) морской свиньи в Атлантике демографические исследования проведены только в заливах Мэн и Фанди с использованием данных, полученных от животных, погибших в орудиях рыболовства по естественным причинам [145; 160; 163]. В работе Дж. Мура и Э. Рида [145], выполненной с применением байесовского оценивания, содержатся первые эмпирические оценки многих демографических параметров: таких, как динамика смертности в различных возрастных классах, а также естественная скорость роста популяции в условиях отсутствия фактора гибели в орудиях рыболовства. Кроме этого, проведены расчеты удельной смертности по годам и скорости роста популяции с учетом изъятия в виде прилова.

Факторы смертности морской свиньи можно разделить на факторы гибели от естественных причин и на комплекс факторов смертности, связанных с антропогенным воздействием. К первой группе относятся болезни, эпизоотии, вызванные инфекциями [190], заражением гельминтами [13], отравление токсичными продуктами жизнедеятельности морских организмов – в частности, микроводорослей [197].

Основными причинами смерти морских свиней в северной Атлантике по естественным причинам являются истощение, гельминтозы и бронхопневмония. Кроме того, все эти три фактора зачастую находятся в комплексе: истощение животных может быть связано с голоданием из-за невозможности принимать пищу ввиду различных заболеваний, например, язвенного поражения желудочно-кишечного тракта. Описаны случаи гибели морских свиней, вызванные отеком легких в результате острой бронхопневмонии. Как правило, с этим заболеванием ассоциировано заражение дыхательных путей паразитами, в частности, нематодами *Torynurus convolutes* и *Pseudalius inflexus*; кроме того, этот комплекс может приводить к вторичному инфицированию различными стрептококковыми бактериями [107; 175; 176]. Бронхопневмония в ассоциации с истощением и

заражением гельминтами стоит на втором месте после гибели в сетях в водах Британии [48;112], Дании [100], Германии [51; 174; 175; 176], Бельгии и Франции [107]. Повреждения пищеварительной системы также часто ассоциированы с заражением гельминтами. У животных с язвенными поражениями желудка во многих случаях обнаружены нематоды *Anisakis simplex*, а патологии печени и поджелудочной железы нередко ассоциированы с трематодами *Campanula oblonga* [107; 175; 176]. Для морских свиней описано несколько случаев бруцеллеза, вызванного бактерией *Brucella ceti*, – заболевания, опасного для человека в том числе [71; 80; 108]. Кроме того, у морских свиней в двух случаях был обнаружен токсоплазмоз, вызванный паразитическим простейшим *Toxoplasma gondii* [66; 102].

Морская свинья подвержена заражению морбилливирусом китообразных (CeMV) (семейство парамиксовирусы) особого штамма (PMV), который генетически отличается от таковых у гринд (PWMV) и дельфинид (DMV) [192]. Впервые эта инфекция была обнаружена у морских свиней, выброшенных на берег северной Ирландии в 1988 г [139]. Симптомы болезни похожи на чуму плотоядных: часто проявляются в ассоциации пневмонии, энцефалита и общего поражения иммунной системы, и это приводит к тому, что животные теряют способность ориентироваться в пространстве и находиться на плаву [192]. Эта инфекция может вызывать эпизоотии, связанные с массовой гибелью в различных популяциях китообразных [95; 192]. Однако, после обнаружения морбилливируса у морских свиней в северной Атлантике, дальнейшие серологические исследования в 1988-1999 гг. показали, что позитивная реакция к этому вирусу падает с течением времени: к 1997-1999 гг. была обнаружена только у взрослых морских свиней. Таким образом, морбилливирус не сохраняется в качестве эндемичной инфекции для этих популяций [189; 191]. Кроме этого, в 1990-2000 гг. не было обнаружено систематического поражения морбилливирусом у морских свиней, выброшенных на берега Бельгии, северной Франции, Англии и Германии [107; 112; 115; 175].

Зафиксированы случаи гибели морских свиней в результате агрессивного поведения других, более крупных хищников: афалины (*Tursiops truncatus*) [50; 170] и серого тюленя (*Halichoerus grypus*) [70; 96; 109; 127].

На популяции морской свиньи колоссальное воздействие оказывает деятельность человека. Традиционная загонная охота на морских свиней ради мяса и жира, который использовался в качестве лампового масла до изобретения электричества, существовала до запрета промысла китообразных в разных частях ареала (воды бухты Фанди, Лабрадора, Фарерских островов, Дании, Гренландии). Одним из самых ярких примеров является промысел в водах Дании, в проливе Малый Бельт, где со времен Средневековья до конца XIX в. китобой ежегодно забивали до нескольких тысяч голов морских свиней за сезон [134; 144]. Кроме этого, в наши дни существует аборигенный промысел морских свиней в водах Гренландии, где мясо китообразных традиционно употребляется в пищу. Уловы за год составляют порядка нескольких тысяч особей [135].

Китообразные, в том числе и морские свиньи, как хищники занимают верхние трофические уровни и могут быть рассмотрены в качестве индикаторов изменения окружающей среды. В частности, морские свиньи крайне чувствительны к загрязнению акваторий тяжелыми металлами и хлорорганическими соединениями [52; 72]. В ряде исследований [52; 72; 111; 137; 174] в северной Атлантике отмечен высокий уровень загрязнителей в организме морской свиньи. Высокие концентрации металлов могут негативно сказываться на общем состоянии животных, угнетая иммунную систему. Показано, что у морских свиней, погибших в результате инфекционных болезней, уровень ртути, кремния, цинка, кадмия и висмута в печени выше, чем у животных, гибель которых была связана с травматизмом, например, приловом в сети [52; 137]. Таким образом, само по себе загрязнение металлами не приводит к гибели животных, но рассматривается как один из факторов смертности морской свиньи, поскольку негативно влияет на состояние иммунной системы, снижая сопротивляемость болезням.

Описано негативное влияние шума от ветровых электростанций и сейсмической разведки на перемещения морских свиней [147; 153; 187].

Проблема случайной гибели в орудиях рыболовства представляет одну из основных угроз для морской свиньи в северо-западной Атлантике [73; 105; 152; 188; 195] и остро стоит во всех частях ее ареала [158]. В северной Европе из всех китообразных морская свинья наиболее часто становится жертвой попадания в различные орудия рыболовства, в основном, в донные жаберные сети, используемые для промысла, например, камбалы, а также в дрефтерные лососевые сети, ставные сельдевые и лососевые невода и разноглубинные тралы [118; 129; 188; 195]. В настоящее время трудно оценить уровень воздействия прилова на популяции морской свиньи, но ясно, что уровень его может увеличиваться со временем, поэтому требует постоянных исследований [67; 200]. Так, в северной Пацифике в камбальных сетях ежегодно гибнет, по меньшей мере, 200-300 особей морской свиньи, кроме того, существенная часть животных попадает в орудия рыболовства во время дрефтерного промысла у берегов Аляски [110]. В водах восточной Канады в донных жаберных сетях погибает более 1350 особей морской свиньи в год [159]. В северной Атлантике наибольшее количество морских свиней прилавливается в дрефтерные сети во время промысла лосося у берегов Гренландии: в 1972 г. здесь было изъято более 2500 особей морской свиньи [113; 114].

Популяции морской свиньи Северного моря, Балтийского моря, западной части северной Атлантики, Черного моря и северо-западной Африки включены в Приложение II Конвенции по сохранению мигрирующих видов диких животных (CMS или Боннская конвенция). При этом двум балтийским субпопуляциям присвоен статус уязвимых видов и на грани исчезновения, соответственно. Кроме этого, морская свинья находится под защитой в рамках Соглашения по сохранению малых китообразных Балтийского моря, северо-восточной Атлантики, Ирландского и Северного

морей ASCOBANS (Agreement on the Conservation of Small Cetaceans of the Baltic, North East Atlantic, Irish and North Seas) и Соглашения по Сохранению Китообразных в Чёрном и Средиземном морях ACCOBAMS (Agreement on the Conservation of Cetaceans in the Black Sea, Mediterranean Sea).

Поскольку наибольшую угрозу для морских свиной представляет запутывание в донных жаберных сетях, то одним из способов уменьшения влияния прилова является установка активных отпугивающих акустических устройств на такие сети, например, так называемых пингеров [81; 123; 125; 126; 165]. Пингеры – это электронные устройства с различной степенью автономности, которые издают ультразвук от средних до высоких частот, который отпугивает морских млекопитающих, и они обходят сети. Однако у таких устройств существует ряд недостатков, например, потенциальная возможность отпугивать не только китообразных, но и целевые виды промысла, на которые устанавливаются сети, кроме этого, животные способны привыкать к постоянно установленным пингерам и прекращать избегать их вплоть до обратного эффекта: издаваемый звук сигнализирует морским млекопитающим о наличии корма и привлекает к орудиям лова [69; 91].

В виду того, что действие фактора прилова изменяется по сезонам, для минимизации случайной гибели в орудиях рыболовства создаются временно закрытые для промысла акватории. Пример реализации такого метода – это залив Мэн в Северной Америке [165]. Существенным недостатком сезонных ограничений рыболовства является прямой конфликт с рыбаками, которые терпят убытки в связи с невозможностью вылавливать ресурсы в традиционных местах промысла [126].

1.2. Распространение и биология морской свиньи в Азовском и Черном морях

В Средиземном море морская свинья не встречается, а в Черном, Эгейском и Мраморном морях обитает ее географически изолированный подвид *Phocoena phocoena relicta* (Abel, 1905), который в то же время является самым мелким из всех китообразных в целом. Существование отдельного подвида подтверждено исследованиями в области морфологии и генетики [28; 29; 85; 92; 193].

На основании авиаучетов и судовых наблюдений 1970-1990-х годов Ю. А. Михалев [26] отмечает приуроченность морских свиней к одним и тем же районам Черного моря в летне-осеннее время (то есть, в период размножения) и предполагает наличие в этом регионе четырех обособленных групп морских свиней с невыясненным популяционным статусом: крымско-кавказской, юго-восточной, северо-западной и юго-западной. В частности, крымско-кавказское стадо занимает воды южного и юго-восточного Крыма и северо-западного Кавказа, по крайней мере, приблизительно между Севастополем и Сочи. Аргументом в пользу такой гипотезы является распространение одного из основных кормовых объектов морской свиньи – хамсы; ее расы (крымско-кавказская, анатолийская и западная) имеют сходные ареалы и пути миграций [29; 31; 39]. В работе Ю. А. Михалева [26] показано, что морские свиньи в черноморском регионе не являются сугубо прибрежными, часты их регистрации и в открытом море. Отмечена круглогодичная встречаемость морской свиньи в северо-западной части Черного моря, включая Каркинитский и Каламитский заливы. В дополнение к этому, А. А. Биркун [3] предполагает, что морские свиньи появляются в северо-западной части Черного моря с февраля у берегов Болгарии и далее мигрируют в румынские воды, а затем к берегам Украины, где к июню встречаются в наиболее северных районах. Обратный ход миграций осуществляется в том же порядке, то есть в июле уже не регистрируют морских свиней в южных болгарских водах, в сентябре они исчезают из

прибрежных акваторий Румынии, в октябре их уже не отмечают на Лебяжьих островах и так далее. Однако этой идее противоречат, например, исследования при траловом промысле у берегов Болгарии, которые показывают присутствие морских свиней в этих водах на протяжении практически всего года [157]. Кроме того, ни одно генетическое исследование не выявило популяционных различий у морских свиней из вод южного Крыма, Грузии, Болгарии и северо-западной Турции [76; 77; 78; 183; 193], что указывает на необходимость более полных исследований в этих районах. Помимо этого, П. Е. Гольдин [92] по морфологическим и биологическим признакам обосновал наличие локальной популяции в Азовском море: азовские морские свињи крупнее черноморских, а пик их размножения отстоит на месяц позже. Кроме того, А. Тонай и др. [183; 186] на основании генетических исследований выдвинули гипотезу о существовании обособленной популяции в Мраморном море. Что касается Эгейского моря, то, судя по генетическим данным, по всей видимости, морские свињи в нем представлены недавними мигрантами из Азово-Черноморского бассейна [76; 169; 186]. Таким образом, можно предполагать наличие в регионе от трех до шести группировок популяционного ранга (или локальных популяций), каким-то образом связанных друг с другом.

Морские свињи из Азовского моря совершают ежегодные осенние миграции через Керченский пролив в Черное море вслед за важным кормовым объектом – азовской хамсой, в весенний период возвращаясь таким же образом обратно [18; 29; 30].

Морские свињи Азово-Черноморского бассейна необычайно мелки. Длина тела взрослых самцов и самок в Азовском море в среднем составляет соответственно 132–135 и 143–145 см, в Черном море — 122–124 и 132–134 см. То есть, взрослые азовские особи крупнее черноморских на 10–12 см. Средняя длина тела новорожденных морских свиней в Азовском и Черном морях – 72,5 см [92], период рождений растянут не менее чем с апреля по август. Максимальная продолжительность жизни — не менее 20 лет, возраст

достижения половой зрелости — 3–4 года, физической зрелости — 6–12 лет. Однако до возраста 12 лет доживает менее 5% популяции [92].

Наиболее полная работа по питанию морской свиньи в Черном море проведена В. И. Цалкиным, который исследовал содержание 4000 желудков [30]. В изученном спектре питания преобладали придонные рыбы: бычки (*Gobius rotan*, *G. melanostomus*, *G. syrman*, *Mesogobius batrachocephalus*), камбала (*Pleuronectes flesus flesus*), черноморский морской язык (*Solea nasuta*); черноморский мерланг (*Merlangius merlangus euxinus*). В Азовском море морская свинья во время нагула в теплое время года практически полностью переходит на придонное питание бычками, но в течение ежегодных миграций через Керченский пролив в Черное море в рационе на первом месте оказываются азовская хамса (*Engraulis encrasicolus maeoticus*), совершающая сезонные перемещения к местам зимовки и обратно, и атерина (*Atherina boyeri*) [30]. Для вод Турции и южного Крыма первостепенное значение в питании приобретает шпрот (*Sprattus sprattus*) [22; 182].

К естественным причинам гибели морских свиней в черноморском регионе относятся болезни, гельминтозы, неблагоприятные гидрометеорологические условия среды обитания [13; 18].

Сводка по естественным причинам гибели китообразных в Черном море дана в работе А. А. Биркуна [54]: отмечены несколько случаев (1989, 1990) массовой гибели морских свиней у берегов Украины, Болгарии и России, вызванных, предположительно, инфекциями от условно патогенной микрофлоры (например, *Escherichia* spp., *Staphylococcus*, *Streptococcus* spp. и др.). Вероятно, эти события стали последствиями бескормицы, вызванной истощением запасов хамсы из-за инвазии гребневика *Mnemiopsis leidyi* [4]. У обнаруженных на крымском побережье морских свиней регистрировались случаи острой бронхопневмонии в ассоциации с легочным нематодозом, осложненные бактериальной инфекцией. С кожи морских свиней выделены грибки рода *Candida*, вызывающие дерматиты различной степени. Гельминтозы могут вызывать различной степени заболевания и приводить к

смертельному исходу. Тремадода, поражающие желудочно-кишечный тракт, *Pholeter gastrophilus*, вызывают некротические поражения, прободение стенок желудка и внутренние кровотечения. Заражение цестодами рода *Diphyllobothrium* может приводить к непроходимости кишечника. Инвазии легочными нематодами *Halocercus taurica* and *H. invaginatus* в комплексе с бронхопневмонией и вторичными инфекциями могут вызывать гибель морских свиней. Нематоды рода *Crassicauda* локализуются в птеригоидных синусах и внутреннем ухе, вызывая разрушение костной ткани черепа и менингит [54].

Описаны несколько случаев массовой гибели морских свиней в Азовском море из-за быстрого образования ледового покрова, в результате которого животные оказывались в ловушке и не могли продолжать миграцию в Черное море [2; 18; 53].

В XX веке в Черном море велся интенсивный промысел китообразных. В некоторые годы существенную долю в нем составляла добыча морской свиньи. В частности, морскую свинью в больших количествах добывали в СССР в 1930-е годы. Масштабы промысла точно не установлены, но, по-видимому, в некоторые годы могло быть добыто до нескольких десятков тысяч голов [18; 30]. В период 1940-1960 годов морская свинья уже не играла существенной роли в добыче черноморских китообразных, в основном, били только белобочку (*Delphinus delphis*) [18]. Последний период промысла – это турецкий промысел 1966-1983 годов, ориентированный на добычу морской свиньи [54; 56]. С 1983 года промысел в Черном море полностью запрещен, а в 1990-1994 годах в причерноморских странах была запрещена и утилизация приловленных китообразных, что положило конец браконьерскому промыслу.

Случайное попадание и летальный исход в результате запутывания и асфиксии в орудия рыболовства представляет наибольшую угрозу для морской свиньи в Черном море, где она составляет абсолютное большинство китообразных, погибших в результате прилова. Орудия промысла, в которые

попадает морская свинья, – это, в основном, донные жаберные сети для лова камбалы-калкана (*Psetta maeutica*), осетровых (Acipenseridae) и катрана (*Squalus acanthias*), которые используются в различных частях бассейна всеми причерноморскими странами [47; 58; 157; 183].

Морская свинья занесена в Красные книги ряда причерноморских стран; по классификации МСОП ей присвоена категория Endangered – то есть, вид, находящийся под угрозой исчезновения (оценка произведена в: [56]).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал и данные для исследования были собраны на побережье Азовского и Черного морей (рис. 2.1). Собственные исследования автора проведены в 2006–2014 годах. Данные за предыдущие годы предоставлены П. Е. Гольдиным.

2.1. Учет выбросов останков на побережье

Регулярный учет выбросов мертвых китообразных с интервалом 3-5 недель за исключением зимнего периода проводился на контрольном участке (рис. 2.1) южного побережья Азовского моря к западу от мыса Фонарь общей протяженностью около 35 км, 1999–2014 гг. (собственные наблюдения автора – с 2006 года). С азовского побережья были учтены находки 652 особей, в том числе с 2006 года – 440 особей. Для анализа количественных показателей в пределах этого региона была выделена выборка летних находок из района мыса Тархан (протяженность береговой линии 15 км), поскольку это малопосещаемая местность с господствующими абразионными и абразионно-аккумулятивными берегами, т.е. факторами, способствующими сохранности останков: из этой местности были учтены находки 345 особей, в том числе с 2006 года – 235 особей.

Кроме того, учет выбросов, сбор данных и материала произведен на участках черноморского побережья (рис. 2.1) Крыма и Кавказа, в частности, на южном берегу Керченского полуострова, на побережьях Каркинитского, Каламитского, Феодосийского заливов, в районах мыса Железный Рог, Анапы и Большого Утриша, а также на берегах Керченского пролива в 2008–2014 гг. Были учтены находки 340 особей. Помимо этого, в работе использованы исходные данные о возрасте, поле и размерах особей, полученные П. Е. Гольдиным в 1999–2005 гг. [8; 92; 94], сообщения Е. В. Гладилиной и К. Г. Кирух, литературные данные о размерах тела и черепа в

период промысла 1930-х – 1940-х годов [18], сравнительные краниометрические данные и фотографии из коллекций музеев Одесского национального университета им. И. И. Мечникова и Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (предоставлены П. Е. Гольдиным), статистические данные о промысле хамсы в Азовском и Черном морях, 1999-2012 годы [33]. Все совместно полученные результаты опубликованы в соавторстве.



Рис. 2.1. Карта района исследований:

1. Южное побережье Керченского полуострова.
2. Побережье Каркинитского залива.
3. Побережье Каламитского залива.
4. Побережье Феодосийского залива.
5. Мыс Железный Рог.
6. Район Анапы.
7. Район Большого Утриша.
8. Побережье Керченского пролива.
9. Южное побережье Азовского моря.

При регистрациях погибших животных учитывали дату, географические координаты, характер и экспозицию берега, погодные условия, стадию разложения трупа, линейные размеры и морфометрические

показатели, пол, состояние половой зрелости, состояние беременности или лактации, возраст или возрастную категорию, возможную причину смерти. Учитывали все останки морских свиней независимо от их полноты; для предотвращения повторного учета использовали маркировку механическими средствами. Стадию разложения определяли по 5-балльной шкале (1 – выброс живого животного, 2 – свежий труп без признаков разложения, 3 – умеренное разложение, 4 – сильное разложение, 5 – мумифицированные останки, скелет или его фрагменты) [124].

Гибель в орудиях рыболовства фиксировали по наличию признаков прилова (сети и следы от сетей на поверхности тела и на передних краях грудных и спинного плавников, ампутированный хвост, хвостовые лопасти или грудные плавники, продольные разрезы на брюхе, а также наличие острой асфиксии при общей нормальной упитанности). Долю приловленных особей рассчитывали для недавно погибших животных, у которых можно было выявить явные признаки прилова, то есть, без учета сильно разложившихся особей.

Факторы смертности, включая сезонность, были оценены на примере азовской выборки. Для этой цели исследованы выборка в целом и выборки, сформированные по возрастному или половому принципу (новорожденные, сеголетки, годовики, взрослые самки). Для этого исследования применен многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) по 10 параметрам (табл.2.1); по всем параметрам рассчитаны ранговые корреляции Спирмена. Эти параметры были определены для двухмесячных периодов (май-июнь, июль-август, сентябрь-октябрь) – то есть, для теплого времени года, когда морские свиньи постоянно присутствовали в районе исследования. Значения рангов были присвоены в соответствии со средними значениями в выборке: например, если средняя частота выбросов за двухмесячный интервал составляла 9,5, то ранг 1 присваивался показателям <10 , а ранг 2 – показателям ≥ 10 . Ранг 2 для параметра «Многочисленные выбросы взрослых

самок» определен как превышающий ожидаемый максимальный процент взрослых самок в популяции (37 % в 2002; рассчитано по: [10]).

Таблица.2.1

Классификация параметров в исследовании сезонных факторов смертности

Параметр	Значение	
	Ранг 1 (низкий)	Ранг 2 (высокий)
Интенсивность выбросов	<10	≥10
Сезон: июль/август или другой сезон	май, июнь, сентябрь, октябрь	июль/август
Количество ветреных дней (СЗ, С, СВ и В направления ветра)	<38	≥38
Доля приловленных животных	<28%	≥28%
Выбросы новорожденных	нет	да
Выбросы взрослых самок	<14%	≥14%
Многочисленные выбросы взрослых самок	<4	≥4
Выбросы сеголеток	<7,5%	≥7,5%
Выбросы ювенильных животных (2-3 года)	да	нет
Выбросы взрослых самцов	<12,5%	≥12,5%

Для оценки полноты получаемых данных было проведено специальное тафономическое исследование скорости разложения останков. Данные для него были получены на участках побережья Азовского и Черного морей в 2000 – 2013 гг. (рис. 2.2). Для изучения особенностей разложения обследованы 380 трупов морских свиней: 205 (включая 40 новорожденных) из Азовского моря и 175 (включая 9 новорожденных) для Черного моря.

Возраст животных в выборке составил 0-20 лет, длина тела – 50-160 см, масса тела – от 2 до 70 кг. Таким образом, в состав выборки включены все размерные и возрастные классы.

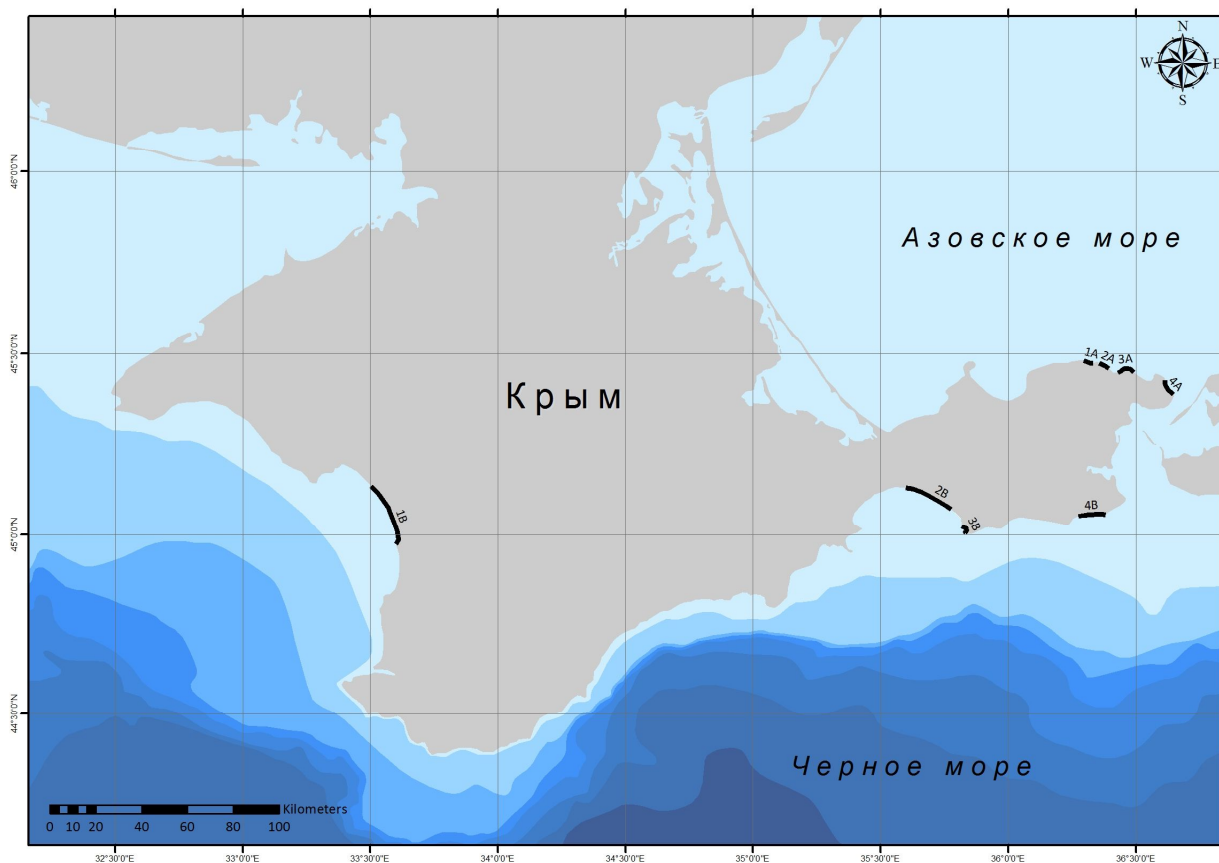


Рис. 2.2. Карта района тафономического исследования.

1. Берег Азовского моря.

1(А) Пересыпь озера Чокрак, смешанные абразионные и аккумулятивные берега, песчаные и ракушечные пляжи, ширина 30-50 м, ориентация на север

2(А) Бухта Рифов, аккумулятивные берега, песчаный пляж, ширина 10 – 40 м, ориентация на северо-восток

(3А) мыс Тархан, абразионные берега, каменистые и галечные пляжи, ширина 0 – 25 м, ориентация на север и северо-восток;

(4А) Барзовка, абразионные и аккумулятивные берега, песчаные и галечные пляжи, ширина 5 – 30 м, ориентация на север и северо-восток

Нерегулярные наблюдения проведены в бухте Булганак, абразионные и аккумулятивные берега, песчаные и галечные пляжи, ширина 0-25 м, ориентация на север и северо-запад.

2. Берег Черного моря.

1(В) Побережье Каламитского залива между п. Новофедоровка и п. Николаевка: абразионные и аккумулятивные берега (Зенкович 1958, Шуйский 1974, Горячкин 2011) песчаные и галечные пляжи, ширина 0 – 50 м, ориентация на запад

2(В) Побережье Феодосийского залива, центральная часть: абразионные и аккумулятивные берега, песчаные и галечные пляжи, ширина 0 – 40 м, ориентация на юг

3(В) Мыс Чауда: абразионный берег, галечный пляж, ширина 0 – 10 м, ориентация на запад

4(В) Побережье Керченского полуострова в районе п. Яковенково: абразионные и аккумулятивные берега, песчаный пляж, ширина 10 – 50 м, ориентация на юг.

Типы пляжей определены по Зенковичу [15]. Данные собраны в теплое время года, при максимальной дневной температуре воздуха от 10 до 36°C.

Статистическое сравнение средних величин выполнено с помощью теста χ^2 . Уровень сохранности оценен исходя из линейной регрессии.

2.2. Определение биологических показателей и методы морфологического исследования

Для данной работы учтены сведения о поле 483 особей: из Азовского моря – 275 особей (136 – самцы, 139 – самки), из северо-восточной части Черного моря – 210 особей (136 – самцы, 74 – самки), из Керченского пролива – 11 особей (9 – самцы, 2 – самки). Пол определяли визуально, в отдельных случаях по форме и размерам тазовых костей [9] или по промерам лицевого черепа [94]. Состояние половой зрелости определяли по наличию

(*corpora lutea*) или белых тел (*corpora albicantia*) яичника, по диаметру семявыводящих протоков или по общим размерам гонад, в отдельных случаях по размерам тазовых костей [9; 46]. Состояние недавних родов определяли по наличию лактации и состоянию половых путей.

Возраст определен у 567 особей, в том числе, из Азовского моря – 370 особей, из северо-восточной части Черного моря – 190 особей, из Керченского пролива – 7 особей. Данные о возрасте еще 153 особей из Азовского моря предоставлены П. Е. Гольдиным. Возраст определяли по числу комплексов ростовых слоев в дентине зубов [19; 20; 42; 59]. Для этой цели изготавливали препараты срезов зуба: зуб декальцинировали азотной кислотой (HNO_3); на санном микротоме со столиком водного охлаждения получали срезы толщиной 25-35 мкм, окрашивали их гематоксилином Майера или гематоксилином Эрлиха и заключали в глицерин. Помимо этого, для оценки возрастной категории использовали показатели внешнего вида и степени развития скелета (по методикам: [9]; [94]). В частности, новорожденными считали животных с неспавшимися легкими, незаросшим пупком, непрорезавшимися зубами, отсутствующей неонатальной линией в дентине или меконием в кишечнике. Сеголетками считали животных с заросшим пупком, прорезавшимися зубами, неонатальной линией в дентине, частично сросшимися костями черепа. Возрастную категорию (1-2 года, 2-3 года, больше 3 лет) в отдельных случаях оценивали по совокупности степеней срастания швов черепа и посткраниального скелета, а именно: височно-теменного, лобно-теменного, височно-верхнезатылочного, височно-боковозатылочного швов на черепе, дистального и проксимального эпифизов плечевой, локтевой, лучевой костей, второй и третьей пястной костей, первой, второй фаланг второго и третьего пальцев, а также эпифизов тел позвонков и по общим размерам черепа, лопатки, грудины [82; 84; 85, 92].

Традиционная морфометрия. Общую длину тела измеряли по проекции горизонтальной оси тела [149]. Пропорции тела были оценены по трем основным промерам: от конца рострума до переднего края спинного

плавника, от конца роострума до переднего края грудного плавника и от конца роострума до анального отверстия [93]. Длина тела была измерена у 363 особей, в том числе, из Азовского моря – у 186 особей, из Черного моря – у 167 особей, из Керченского пролива – у 10 особей. Пропорции тела были измерены у 93 особей из Азовского моря и 84 особей из Черного моря. Достоверность различий между средними значениями промеров по выборкам оценивали посредством теста Стьюдента (t -критерий) и теста Манна-Уитни в зависимости от типа распределения.

Для краниометрического исследования использовались черепа половозрелых морских свиней из различных частей ареала: южное и юго-восточное побережье Крымского полуострова ($n=29$: 10 самок и 19 самцов), Одесский залив ($n=2$: 1 самка и 1 самец) и азовское побережье Крыма ($n=37$: 23 самки и 14 самцов). В выборке с южного побережья Крыма присутствуют как современные сборы, так и материалы, добытые в 1948 г. и описанные Клейненбергом [18].

При помощи штангенциркуля произведены 12 промеров (рис. 2.3):

- (1) кондилобазальная длина;
- (2) длина роострума (перпендикуляр от конца роострума до линии измерения промера б);
- (3) скуловая ширина;
- (4) межглазничная ширина;
- (5) наибольшая ширина мозговой коробки;
- (6) ширина роострума у основания;
- (7) ширина роострума на середине;
- (8) длина основной затылочной кости (расстояние от затылочных мышцелков до крайней точки на границе с сошником);
- (9) кондиллярная ширина;
- (10) кондиллярная высота (левая);
- (11) длина задней части лицевого отдела;
- (12) предглазничная ширина.

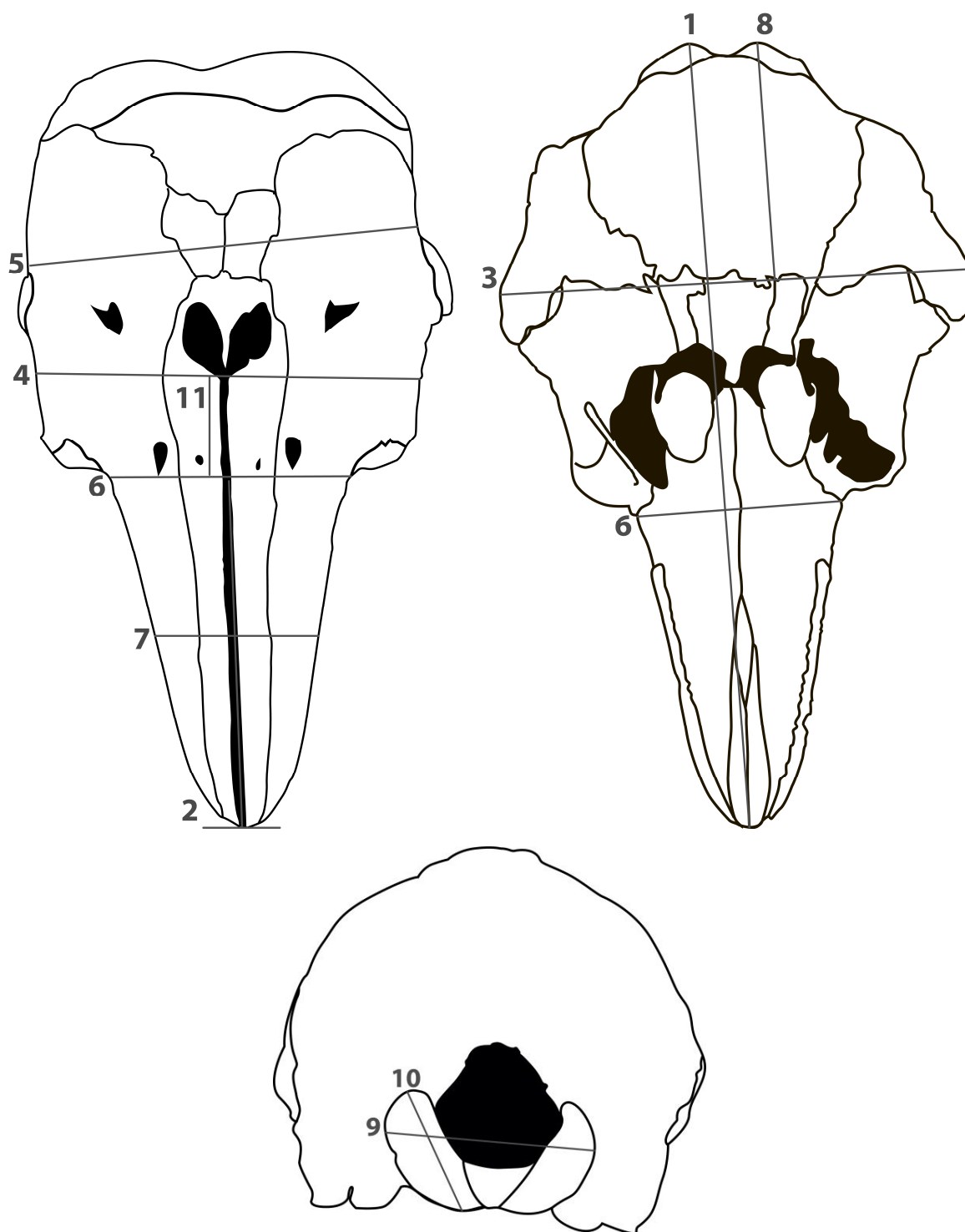


Рис. 2.3. Промеры черепа морских свиней (обозначения – см. в тексте).

Промеры производились по кратчайшему расстоянию между точками, продольные промеры – по левой стороне, в соответствии с протоколом С. Е. Клейненберга [18] с поправками У. Перрина [151] и П. Е. Гольдина [94]. Выбор этих промеров был обусловлен тем, что они наиболее полно характеризуют череп, и при них сводится к минимуму возможность

субъективной ошибки измерения из-за неверного выбора точек: по последней причине в анализ не были включены такие промеры, как высота черепа и длина глазницы.

Различия по промерам черепа между выборками выявляли с помощью многомерного дисперсионного анализа (MANOVA) по полу (самки, самцы), региону (Черное, Азовское море) и месту и времени сбора (северо-восточная часть Черного моря, современность; Азов, современность; северо-восточная часть Черного моря, 1948 г.; северо-западная часть Черного моря, современность); для ретроспективного анализа всех промеров использовался тест Тьюки. Достоверность половых различий определяли с помощью теста Манна-Уитни. Для характеристики различий был проведен дискриминантный анализ; групповую принадлежность дополнительно проверяли методом «складного ножа» (jackknifing). Вычисления были проведены посредством программы PAST [98].

Геометрическая морфометрия черепа. В исследованной выборке 179 особей, выброшенных на побережье Украины, из них 60 (16 самцов, 12 самок, 32 – пол не определен) найдены на северо-восточном побережье Черного моря, и 119 (39 самцов, 45 самок, 32 – пол не определен) – на южном побережье Азовского моря. Анализ формы черепа в двумерном пространстве проведен по фотографиям черепа в левой латеральной проекции. Выбор в пользу двумерных (а не трехмерных) объектов был сделан в виду того, что основные элементы географической изменчивости черепов китообразных хорошо заметны именно в саггитальной плоскости [85]. Все фотографии сделаны из одной точки, перпендикулярно продольной оси черепа; черепа были помещены на горизонтальную поверхность по прямой линии, проведенной таким образом, чтобы она проходила через окончание роострума и нижний край большого затылочного отверстия. С помощью программы tpsDig2 [167], были получены координаты 12 точек («ландмарок») с каждой фотографии (рис. 2.4).

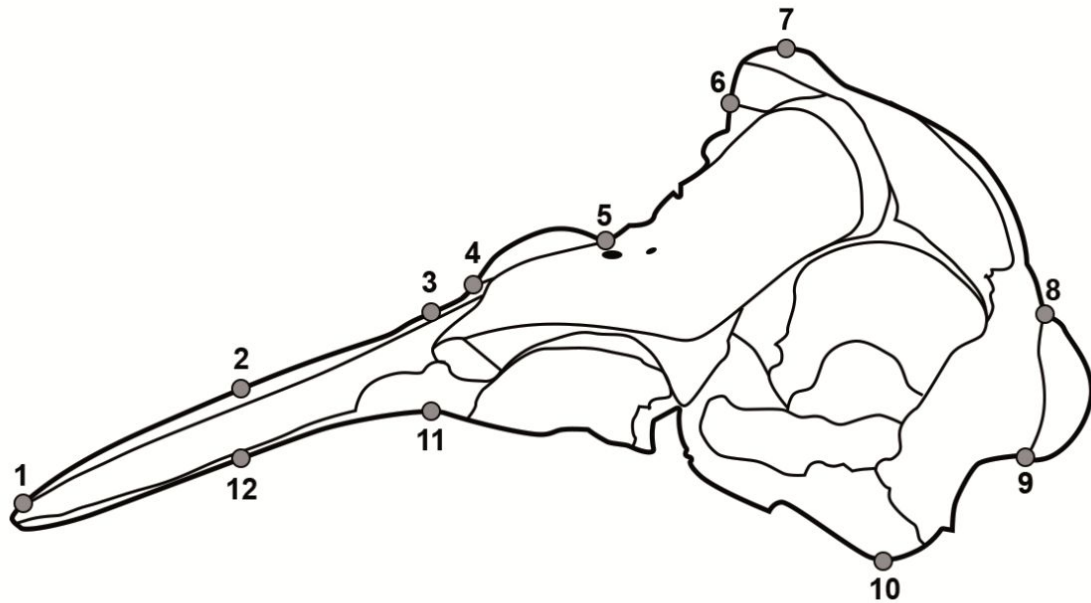


Рис. 2.4. Точки для двумерного морфометрического анализа черепа морской свиньи: 1 - окончание рострума, 2 - середина рострума (дорсально), 3 - основание рострума (дорсально), 4 - передний край бугра верхней челюсти, 5 - задний край бугра верхней челюсти, 6 - задневнутренний край носовых костей, 7 - крайняя верхняя точка затылочной кости, 8 - верхний край большого затылочного отверстия, 9 - нижний край затылочного мыщелка, 10 – крайняя нижняя точка, 11 - основание рострума (вентрально), 12 - середина рострума (вентрально).

Для исследования выбраны точки, ближайшие к саггитальной плоскости и видимые сбоку, кроме точки 10, выявляемой по постоянному положению черепа на горизонтальной поверхности.

Данные обработаны в среде программы MorphoJ [121] с применением предварительной процедуры прокрустового преобразования [166]. Разделение выборки по категориям «географический район», «возраст» и «пол» было проведено следующим образом: две возрастные категории («молодые», 0-1 год, и «старше 1 года»), две половые категории (самцы и самки) и две географические категории (Азовское и Черное море). В черноморской выборке было 6 «молодых», 22 животных «старше 1 года» и

32 – неопределенной возрастной категории, в азовской – 47 «молодых», 59 животных «старше 1 года» и 13 – неопределенной возрастной категории. Было произведено три независимых анализа по географическому, половому и возрастному критериям, то есть при каждом анализе общая выборка исследовалась только по одному признаку. Сравнение категорий произведено путем дискриминантного анализа и анализа канонических переменных: два разных метода использованы для того, чтобы охватить все возможные направления изменчивости. Онтогенетические траектории оценены по процедуре Ф. Миттерокера [142]. В качестве критерия размера черепа использована величина центроида. Размер центроида при этом определяется как квадратный корень суммы квадратов расстояний от всех анализируемых точек («ландмарок») до центра фигуры, то есть, точки с наименьшей суммой расстояний до всех ландмарок. Основная тенденция в онтогенезе формы черепа описана в виде регрессионной зависимости общей аллометрической компоненты (САС), которая описывается остатками многомерной регрессии прокрустовых координат: при этом, в качестве независимой переменной использован размер центроида.

2.3 Демография популяции и оценка динамики численности

Оценка соотношения полов от равенства определялась методом χ^2 .

Демографические показатели были определены в соответствии с матрицей Лесли в модификации Г. Коли [21; 128], в которой выживаемость в возрасте 0 составляет

$$l(0)=1$$

выживаемость для всех остальных возрастных классов

$$l(x)=f(x)/f(0),$$

где $f(x)$ – число особей, доживших до возраста x , а $f(0)$ – число особей в возрасте 0;

смертность (доля особей, погибающих в возрасте x)

$$d(x)=l(x)-l(x+1),$$

а удельная смертность (доля животных в возрасте x , погибающих до достижения возраста $x+1$)

$$q(x) = d(x)/l(x),$$

и удельная выживаемость, соответственно

$$p(x) = 1 - q(x).$$

Для связи демографических параметров естественной смертности было использовано уравнение Эйлера-Лотки [21; 136]:

$$\sum l_{nat}(x) e^{-r_{nat}x} m(x) = 1,$$

Где x – возраст, $l_{nat}(x)$ – выживаемость, $m(x)$ – плодовитость, а r_{nat} – скорость роста популяции.

Расчет демографических параметров с учетом фактора гибели в орудиях рыболовства был произведен в соответствии с моделью Сайлера [145], в которой удельная смертность рассчитана как функция риска смертности:

$$q(x) = \mu(x) / (1 + \mu(x))$$

По Сайлеру риск смертности разделяется на три составляющие: риск ювенильной смертности, который уменьшается с возрастом, постоянный риск смертности половозрелых животных и риск сенильной смертности, увеличивающийся с возрастом. То есть, общий риск смертности представляет собой сумму этих трех компонентов:

$$\mu(x) = \mu(j, x) + \mu(a, x) + \mu(s, x)$$

Каждый из этих компонентов может быть рассчитан следующим образом:

$$\mu_1(j, x) = a_1 e^{-b_1 x}$$

$$\mu_2(a, x) = a_2$$

$$\mu_3(s, x) = a_3 e^{b_3 x},$$

где a и b – коэффициенты.

Выбор модели Сайлера был обусловлен тем, что она широко применима для популяций животных с высокой продолжительностью жизни, кроме того, позволяет вводить дополнительные факторы смертности,

действующие в определенные промежутки времени, в том числе эта модель была применена ранее в исследованиях демографии китообразных [172; 179].

Расчет демографических параметров был выполнен посредством байесовского оценивания по процедуре, предложенной Дж. Муром и Э.Ридом [145] для популяции морской свиньи, подвергающейся риску смертности в виде случайной гибели в орудиях рыболовства. В этом случае гибель в орудиях рыболовства может быть описана, как риск $\mu_2(a,x)$.

Для расчета демографических параметров были использованы выборки животных, погибших в 2011-2013 годах в южной части Азовского моря и в 2011-2012 годах в северо-восточной части Черного моря. Такой выбор исходных данных был обусловлен тем, что эти данные включали в себя животных, погибших во время событий массовой гибели в течение относительно короткого промежутка времени. Кроме того, для сравнительного анализа демографии в среднесрочной перспективе проведены исследования выборок животных, погибших в 2000-2002 годах и 2006-2008 годах в Азовском море.

Байесовское оценивание в целом и предназначенная для него модель Дж. Мура и Э. Рида основаны на заведомой неполноте данных и позволяют анализировать выборки с учетом того, что среди животных, выбрасываемых на берег, есть особи, погибшие в сетях, но не имеющие признаков прилова, которые, таким образом, не учитываются в соответствующих выборках.

В модели Дж. Мура и Э. Рида риск гибели в орудиях рыболовства равен:

$$\mu_2(a,x) = D e^{-E[\ln(x) - \ln(F)]^2},$$

где D , E и F – коэффициенты. Коэффициент D пропорционален риску прилова, F указывает на возраст, в котором риск прилова максимален, E показывает интенсивность возрастания риска прилова по направлению к возрасту F .

В каждом возрасте удельная смертность разлагается на составляющие:

$$q_{tot}(x) = q_{nat}(x) + q_{byc}(x),$$

где q_{nat} – естественная удельная смертность, q_{byc} – удельная смертность от прилова.

Общая скорость роста популяции r в этой модели равна

$$r=r_{nat}+eps,$$

где r_{nat} – естественная скорость роста популяции, а eps – доля животных, погибающих в орудиях рыболовства

Одним из источников ошибок является то, что животных, погибших в результате попадания в рыболовные сети, с большей долей вероятности выносит на берег [68]. Это связано с тем, что такие особи лучше упитаны и обладают большей плавучестью, в отличие от тех, что погибли в результате голода и истощения. Для учета этого несоответствия введен коэффициент γ , который рассчитывается из уравнения:

$$p'(x) = \frac{\alpha\gamma}{\alpha\gamma+(1-\alpha)}p(x) + \frac{1-\alpha}{\alpha\gamma+(1-\alpha)},$$

где α – это доля особей, погибших в результате естественных причин, а $p(x)$ – удельная выживаемость.

Другой возможный источник ошибок – это недоучет новорожденных особей вследствие низкой сохранности трупов. Поэтому была введена поправка, предусматривающая, что гибели каждой из половозрелых самок возрастом 5 лет и более соответствует гибель новорожденного. Таким образом, число найденных новорожденных в некоторые годы приравнивалось к числу обнаруженных половозрелых самок.

Байесовский анализ был проведен с использованием функции максимального правдоподобия, описанной в работе Дж.Мура и Э.Рида [145]. Анализ был проведен с использованием двух цепей Маркова; для северо-восточной части Черного моря было проведено 500 000 итераций с отбросом первых 100 000, для Азовского моря было проведено 220 000 итераций с отбросом первых 20 000. В результатах представлены данные только по цепи 1. В качестве параметров модели были введены коэффициенты $a_2, a_3, b_1, b_3, D, E, F, \gamma$. Кроме этого, в модели определялись значения показателей t_0, r, r_{nat} .

$m(4)$, $m(5+)$. r и r_{nat} рассчитаны независимо: из модели Сайлера и уравнения Эйлера-Лотки, соответственно, и показывают скорость роста популяции с учетом и без учета прилова. Показатель плодовитости $m(4)$, т.е. плодовитость в возрасте 4-х лет, меньше, чем плодовитость самок более старшего возраста, а плодовитость более младших возрастных классов столь низка, что ей можно пренебречь. t_0 – это возраст, начиная с которого рассчитывается риск прилова. В качестве исходных данных в модель были введены сведения о двух выборках: погибшие животные в целом и погибшие от попадания в орудия лова. Для того, чтобы исключить ошибки, связанные с определением соотношения полов в отдельных возрастных классах, доля самок в выборке введена в качестве общего параметра, рассчитанного как доля самок из общего числа животных возрастом 2 года и старше: для Азова 0,537, для Черного моря 0,316.

Расчеты выполнены в программе WinBUGS 1.4.3 [178]. На основе полученных значений параметров были рассчитаны общие демографические показатели и составлены демографические таблицы.

Продолжительность поколения T рассчитана по формуле Г. Коли [21]:

$$T = \frac{\sum l_x e^{-rx} m_{xx}}{\sum l_x e^{-rx} m_x},$$

Анализ многолетней динамики смертности и ее связи с внешними факторами был произведен посредством анализа временных рядов. Данные о промысловой статистике в виде годового улова азовской хамсы в водах Украины и России взяты из работы А. К. Чащина [33]. Анализ временных рядов проведен для общей выборки в целом, а также отдельно для подвыборки из района мыса Тархан и для уловов хамсы за 1999–2012 годы. Данные по смертности за 2004 (год, в котором наблюдения не проводились) рассчитаны как среднее за 2003–2005 годы. Тренды, описывающие общую тенденцию роста или сокращения популяции, рассчитаны отдельно для морской свиньи и для хамсы как функция линейной регрессии интенсивности выбросов и улова хамсы (в десятках тонн) в зависимости от времени.

Ожидаемые значения интенсивности выбросов предполагались, исходя из гипотезы о ее однородном линейном тренде в течение периода наблюдений. Аномалии определены как ежегодные отклонения от ожидаемых значений, предсказанных линейным трендом (см. также [150]). Такого рода колебания рассматриваются как индикаторы краткосрочного действия на фоне общей тенденции. С учетом коротких жизненных циклов и у хамсы, и у морской свиньи, нулевая гипотеза заключается в связанности краткосрочных флуктуаций с циклическими событиями в их популяционной динамике.

Анализ аномалий проводился после удаления тренда с использованием регрессии посредством косинусоиды. Для динамики уловов хамсы использована регрессия посредством одной косинусоиды:

$$\text{Anomaly} = A_1 \cos(b_1 t + c_1)$$

где Anomaly = Наблюдаемое значение – Ожидаемое значение (данные по линейному тренду); t год; A , b и c – коэффициенты.

Для выбросов морской свиньи была применена функция с множественными периодами в следующей форме:

$$\text{Anomaly} = A_1 \cos(b_1 t + c_1) + A_2 \cos(b_2 t + c_2) + d$$

где Anomaly = Наблюдаемое значение – Ожидаемое значение (данные по линейному тренду); t год; A , b , c и d – коэффициенты; $b_2 = 2b_1$

Самый продолжительный период (выраженный в виде $b_1 = 2\pi/T_1$) был задан как равный рассчитанному из уравнения для уловов хамсы ($T_1 = 11.81$ года), а следующий по продолжительности – как равный его половине.

ГЛАВА 3. ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ МОРСКОЙ СВИНЬИ В АЗОВСКОМ МОРЕ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЕЯ

3.1 Размеры и пропорции тела

Морские свиньи в Азовском море, как самцы, так и самки, по показателям предельных и средних значений общей длины тела – самые крупные представители вида во всем Азово-Черноморском бассейне [92], в том числе они крупнее животных из северо-восточной части Черного моря (табл. 3.1).

Таблица 3.1

Длина тела половозрелых морских свиней из Азовского и Черного морей:
объем выборки (n), предельные значения (lim), средние значения (av) и их
средние квадратичные отклонения (s_x)

	Самцы				Самки			
	n	lim , см	av , см	s_x , см	n	lim , см	av , см	s_x , см
Азовское море, 2006-2014 (данные этого исследования)	42	110- 150	129,2	9,9	65	123- 158	142,0	8,1
Северо- восточная часть Черного моря, 2011-2012 (данные этого исследования)	53	110- 139	125,7	5,7	19	113- 148	135,2	9,4
Черное море, южный Крым [8]	25	118- 131	122,9	3,7	24	121- 146	131,7	5,9
Керченский пролив 2007- 2012 (данные этого исследования)	7	120- 138	129,9	7,3	3	130- 141	137,7	6,7

Различия в средних размерах животных. Самки из северо-восточной части Черного моря не отличаются по длине тела от самок из вод южного Крыма [92] при этом и те, и другие имеют достоверные отличия от более крупных азовских животных (t-критерий; $p=0,001$). Самцы из Азовского моря также достоверно отличаются большей длиной тела от самцов и из северо-восточной части Черного моря ($p=0,01$), и из вод южного Крыма [92].

Самцы из вод северо-восточной части Черного моря проявляют тенденцию к увеличению средних и максимальных размеров тела по сравнению с особями из других черноморских выборок, что, возможно, объясняется примесью азовских морских свиней в весенних выборках [7] или близким родством морских свиней в этих регионах [26]. Однако это может свидетельствовать и о клинальной изменчивости размеров самцов: тогда различия в размерах зверей из разных районов Азово-Черноморского бассейна будут обусловлены особенностями хоминга самок и самцов.

Небольшая выборка самцов морских свиней из Керченского пролива по показателям средних размеров тела близка к азовским животным, однако по критерию Манна-Уитни ни самцы, ни самки достоверно не отличаются ни от азовской, ни от черноморской выборки.

Примечательно, что и в азовской, и в черноморской выборке были найдены очень мелкие половозрелые животные длиной 110 см, которых не отмечали исследователи в прошлые годы. Таким образом, нами найдены самые мелкие взрослые китообразные современности.

Пропорции тела. Различия в пропорциях тела между морскими свиньями из Азовского моря и северо-восточной части Черного моря проявляются в размерах грудного отдела – расстоянии между передним краем грудного плавника и передним краем спинного плавника. У азовских животных грудной отдел относительно длиннее: его доля составляет $24,5 \pm 2,46\%$ от общей длины тела, варьируя в пределах 19,2-31,7%, в отличие от животных, найденных на черноморском побережье, у которых этот

показатель составляет $21,5 \pm 3,5\%$ и варьирует в пределах 14,75-28%. Эти различия вполне ожидаемы. Известно, что размеры грудного отдела определяют общую длину тела. Кроме того, в предыдущих исследованиях [92; 93] показано, что морские свиньи из Азовского моря растут дольше. Таким образом, различия в общих размерах и пропорциях тела у животных из соседних регионов связаны с изменчивостью онтогенетических процессов.

3.2. Размеры и пропорции черепа

Описательная статистика для четырех выборок (северо-восточная часть Черного моря – современные материалы, северо-восточная часть Черного моря – материалы 1948 г., северо-западная часть Черного моря, Азовское море) приведена в таблицах 3.2-3.5.

Промеры черепа морских свиней *Phocoena phocoena relicta* из северо-восточной части Черного моря (современные сборы)

Промер	Самцы				Самки			
	<i>n</i>	<i>lim</i>	\bar{x}	s_x	<i>n</i>	<i>lim</i>	\bar{x}	s_x
1	11	228-244	235.7	5.8	8	231-258	240.6	9.4
2	11	98-112	103.5	4.7	8	97-114	103.9	5.2
3	10	126-138	131.6	3.8	8	123-141	133.2	6.1
4	11	98-116.0	107.7	5.0	8	103-120	111.5	5.2
5	10	106-118	113.0	3.2	8	111-117	114.4	2.5
6	11	61-73	65.3	3.7	8	60-68	64.0	3.0
7	11	35-41	38.3	2.1	8	34-43	38.8	3.3
8	11	54-71	66.3	4.7	8	57-75	66.4	4.5
9	11	49-58	55.3	2.8	8	53-59	55.4	1.7
10	11	31-37	34.0	1.9	8	31-36	33.7	1.8
11	11	29-36	31.8	2.5	8	27-35	32.4	2.5
12	11	95-109	101.5	4.6	8	94-113	105.0	6.7

Промеры черепа морских свиней *Phocoena phocoena relicta* из северо-восточной части Черного моря (1948 год)

Промер	Самцы				Самки			
	<i>n</i>	<i>lim</i>	\bar{x}	s_x	<i>n</i>	<i>lim</i>	\bar{x}	s_x
1	8	223-239	230.9	4.9	2	233-243	238.0	7.1
2	8	96-107	102.5	3.4	2	102-108	105.0	4.2
3	8	127-142	131.6	4.8	2	131-132	131.5	0.7
4	8	104-119	109.5	4.6	2	110	110.0	0
5	8	106-116	112.6	3.5	2	113-114	113.8	0.4
6	8	61-69	64.6	2.5	2	66-70	68.0	2.8
7	8	35-42	37.8	2.3	2	38-39	38.5	0.7
8	8	56-62	57.9	2.3	2	56-61	58.5	3.5
9	8	50-54	51.8	1.6	2	51-55	53.0	2.8
10	8	32-34	33.4	0.7	2	33-34	33.5	0.7
11	8	24-35	28.5	3.3	2	29-35	32.0	4.2
12	8	96-114	103.3	5.4	2	107	107.0	n/a

Промеры черепа морских свиней *Phocoena phocoena relicta* из северо-западной части Черного моря

Промер	Самцы				Самки			
	<i>n</i>	<i>lim</i>	\bar{x}	s_x	<i>n</i>	<i>lim</i>	\bar{x}	s_x
1	1	235	235.0	n/a	1	252	252.0	n/a
2	1	104	104.0	n/a	1	111	111.0	n/a
3	1	139	139.0	n/a	1	139	139.0	n/a
4	1	114	114.0	n/a	1	114	114.0	n/a
5	1	117	117.0	n/a	1	113	113.0	n/a
6	1	69	69.0	n/a	1	67	67.0	n/a
7	1	44	44.0	n/a	1	43	43.0	n/a
8	1	66	66.0	n/a	1	67	67.0	n/a
9	1	52	52.0	n/a	1	61	61.0	n/a
10	1	32	32.0	n/a	1	38	38.0	n/a
11	1	26	26.0	n/a	1	33	33.0	n/a
12	1	108	108.0	n/a	1	107	107.0	n/a

Промеры черепа морских свиней *Phocoena phocoena relicta* из Азовского моря

Промер	Самцы				Самки			
	<i>n</i>	<i>lim</i>	\bar{x}	s_x	<i>n</i>	<i>lim</i>	\bar{x}	s_x
1	14	236-258	246.6	5.8	23	251-274	261.3	5.8
2	14	101-115	107.2	3.8	23	106-124	116.0	4.2
3	13	139-149	145.3	3.2	23	146-164	154.7	4.7
4	14	111-123	119.0	3.3	23	122-135	127.4	3.9
5	13	117-126	121.7	2.4	23	114-131	122.9	3.5
6	13	66-74	70.5	2.6	22	71-84	77.9	3.8
7	14	41-53	46.2	2.7	23	47-59	51.6	3.0
8	12	65-74	69.5	2.6	23	66-78	73.4	2.2
9	14	52-63	57.2	3.1	23	58-65	61.0	1.9
10	14	32-38	35.0	1.7	23	35-41	37.7	1.5
11	14	21-37	31.4	4.3	23	25-40	33.3	4.2
12	12	101-110	106.3	2.9	20	108-122	115.6	4.1

Предельные размеры черепа (кондилобазальная длина) – 223-274 мм; в выборках половозрелых животных не было обнаружено возрастных различий в длине черепа (что согласуется с более ранними данными по Азовскому морю – [94]). Все изученные факторы (регион, пол, конкретное место и время сбора), а также комбинации факторов, в которые входил «регион» (Черное или Азовское море) с высокой значимостью играли роль в определении промеров черепа ($p < 0.05$ для следа Пиллаи и лямбды Уилкса).

Половой диморфизм. Черепа самок в среднем были либо крупнее черепов самцов, либо, как минимум, сходны с ними по всем промерам во всех выборках, за исключением кондиллярной высоты в выборке из северо-восточной части Черного моря. Однако степень полового диморфизма в Черном и Азовском морях различна. В выборках из северо-восточной части Черного моря, как в современных, так и более ранних (1948 г.), половой диморфизм выражен слабо: например, роstrум у самок в среднем длиннее, чем у самцов, всего на 0,4 мм. В промерах не выявлено статистически значимых половых различий. В то же время, в выборке из Азовского моря в 10 из 12 промеров черепа (во всех промерах, кроме максимальной ширины мозговой коробки и длины задней части лицевого отдела) выявлен статистически значимый ($p < 0,05$) половой диморфизм (см. также: [94]): к примеру, роstrум у самок в среднем длиннее на 7,8 мм. В азовской выборке черепа самок в среднем на 6% длиннее, чем у самцов, а большинство промеров, определяющих общие размеры черепа, пропорционально больше, к тому же, роstrумы этих животных особо удлинены (табл. 3.5).

Различия между черноморскими выборками.

Череп морских свиней из современных выборок северо-восточной части Черного моря достоверно ($p < 0,05$) крупнее черепов из выборки Клейненберга (1948 г.) по промерам длины основной затылочной кости, кондиллярной ширины и кондилобазальной длины. Тем не менее, даже в этих случаях различия в абсолютных размерах черепа незначительны: к примеру, кондилобазальная длина в среднем больше на 5,5 мм (2,4%). По остальным девяти промерам, включая большинство промеров ширины, отличий не выявлено. Оба черепа из северо-западной части Черного моря в целом соответствовали промерам животных из северо-восточной части Черного моря, хотя ширина роstrума по средней линии у самца 44 мм соответствует максимуму для северо-восточной выборки, а у самки кондиллярная ширина и

высота (61 и 38 мм, соответственно) превосходят предельные значения для северо-восточных вод Черного моря.

Различия между азовской и черноморскими выборками.

По всем параметрам, кроме длины задней части лицевого отдела, черепа азовских животных достоверно ($p < 0,05$) крупнее, чем у черноморских, независимо от времени сбора и от деления черноморских животных по выборкам. Например, кондилобазальная длина и скуловая ширина азовских морских свинок в среднем на 19 мм больше, чем у черноморских в целом; похожие различия наблюдаются и при сравнении азовских выборок с выборками из Черного моря (табл. 3.2-3.5).

Значимые статистические различия пропорций черепа обнаружены в промерах скуловой ширины, ширины роострума у основания и по средней линии: все эти промеры в азовской выборке были пропорционально больше (по отношению к кондилобазальной длине) (рис. 3.1)

Например, ширина роострума по средней линии составляла у азовских животных 17-22% кондилобазальной длины, а в выборке северо-восточной части Черного моря – лишь 15-18%. Таким образом, черепа азовских животных относительно шире черноморских, а черепа из северо-западной части Черного моря занимают промежуточное положение между черепами из азовской выборки и из северо-восточной части Черного моря (рис.3.1)

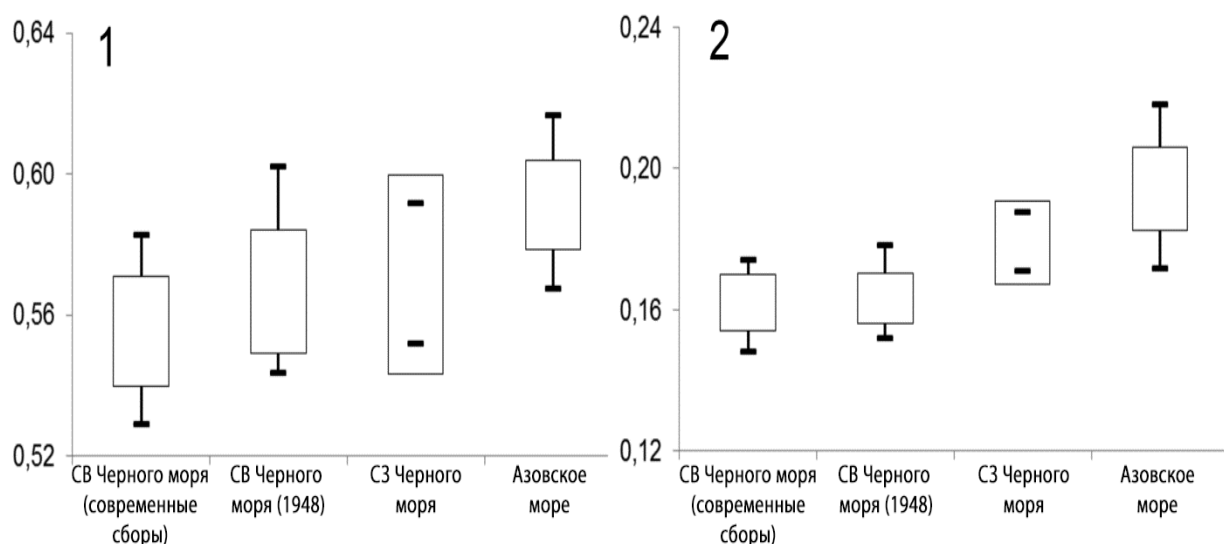


Рис. 3.1. Пропорции черепа половозрелых морских свиней из Азовского и Чёрного морей (среднее \pm стандартное отклонение показано в прямоугольнике, предельные значения – линиями): 1 – скуловая ширина в виде доли кондилобазальной длины; 2 – ширина роострума на середине в виде доли кондилобазальной длины.

Дискриминантный анализ.

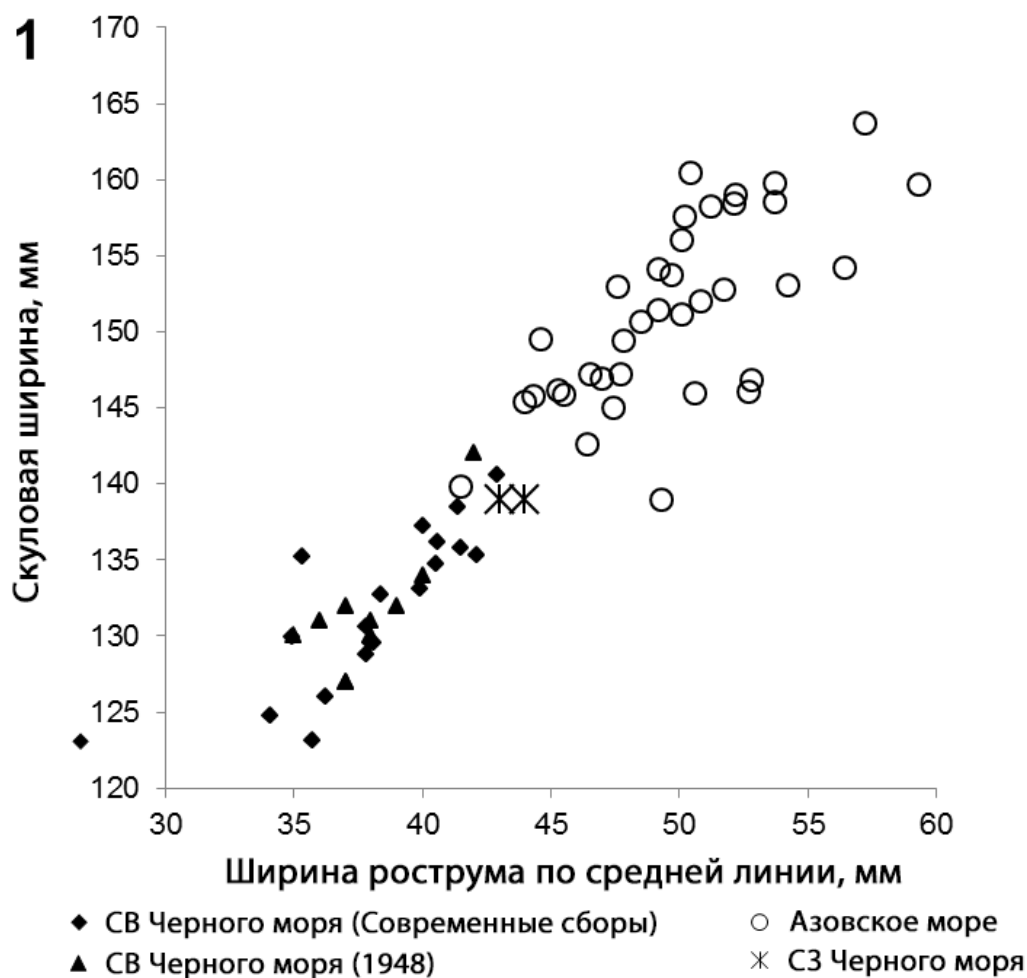
Дискриминантный анализ определяет принадлежность черепов морских свиней к азовскому или черноморскому регионам со 100% точностью. Для этого достаточно четырех переменных: скуловой ширины, наибольшей ширины мозговой коробки, ширины роострума по средней линии и предглазничной ширины. Дискриминантная функция выражается следующим уравнением:

$$DF = 0,140ZW + 0,117PAR + 0,245RWM - 0,188PRO - 24,260,$$

где DF – дискриминантная функция, ZW – скуловая ширина, PAR – наибольшая ширина мозговой коробки, RWM – ширина роострума по средней линии, PRO – предглазничная ширина

Границей между группами азовских и черноморских животных служит значение дискриминантной функции $DF = 0$: у всех азовских особей DF имеет положительное значение, а у черноморских – отрицательное. При этом

большинство особей успешно классифицируется всего по двум параметрам дискриминантной функции: к примеру, различия между азовскими и черноморскими особями отчетливо видны, если сопоставить ширину роострума по средней линии со скуловой шириной или наибольшей шириной мозговой коробки (рис. 3.2).



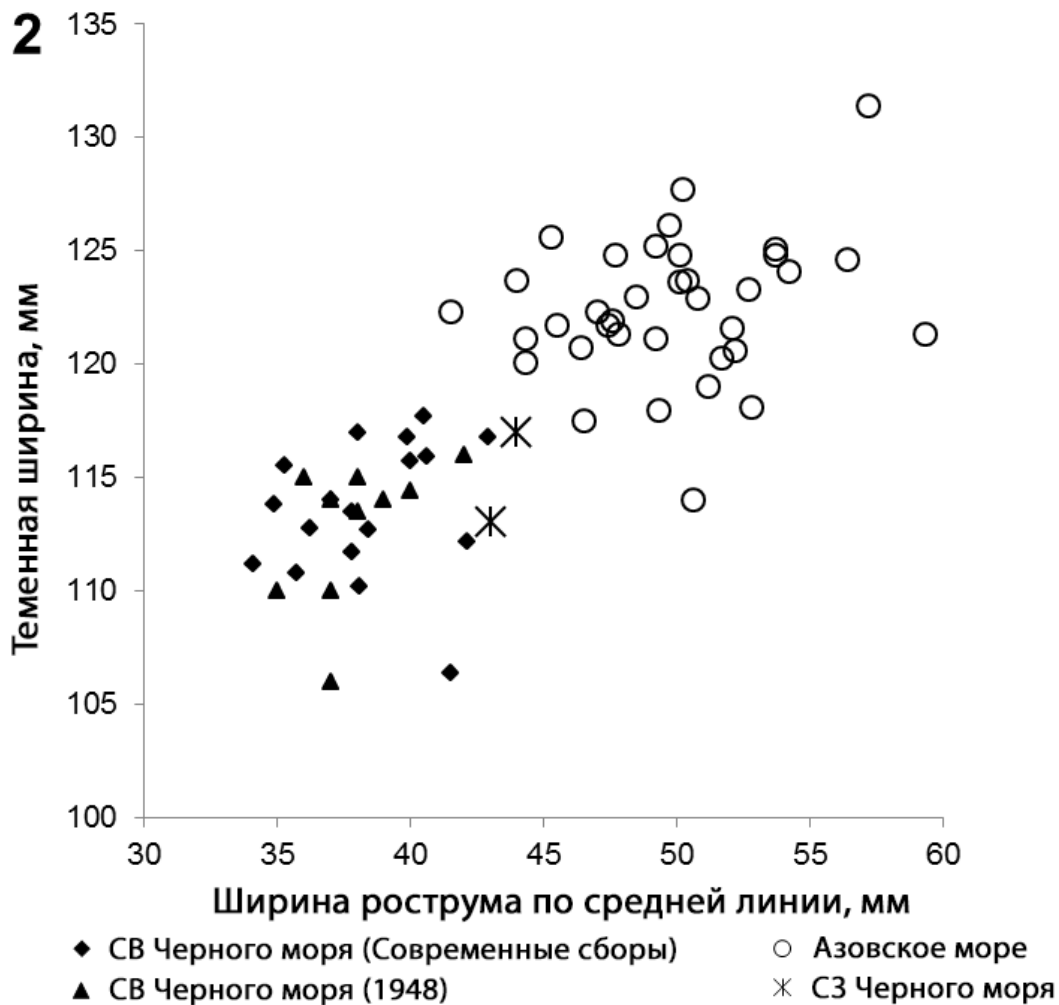


Рис.3.2. Промеры черепа половозрелых морских свиней из Азовского и Чёрного морей: 1 – скуловая ширина и ширина роострума по средней линии; 2 – теменная ширина и ширина роострума по средней линии.

Обе же черноморские выборки, современная и 1948 г., полностью перекрываются, то есть различия между ними отсутствуют. Особи из северо-западной части Черного моря занимают пограничное положение по отношению к черноморским животным.

Данные об общих размерах черепа совпадают с описанными ранее Барабаш-Никифоровым [1] для Черного моря (например, кондилобазальная длина 216-257 мм) и Цалкиным [29] для Азовского моря (кондилобазальная длина 238-293 мм у половозрелых животных). Эти черепа значительно

мельче, чем у морских свиней из Северной Атлантики и Тихого океана, что является типичным для черноморского подвида *Phocoena phocoena relicta* [8; 28; 193]. Таким образом, черноморские морские свињи являются не только самыми мелкими современными китообразными [92], но также обладают самыми короткими черепами, практически такими же, как у калифорнийской морской свињи, *Phocoena sinus*, 210–243 мм [54], в то время, как у лаплатского дельфина *Pontoporia* – самый узкий череп [156]. В большинстве популяций морских свиней [43; 83] половой диморфизм инвертирован по сравнению с большинством дельфинов (*Delphinidae*): самки в среднем крупнее самцов [89]. Однако географические различия между исследуемыми выборками (и тем более, отличия от более удаленных североатлантических популяций) выражены сильнее, чем половой диморфизм. Более того, выражена географическая изменчивость полового диморфизма: черепа самок и самцов, обитающих в Азовском море, хорошо отличаются даже визуально (рис. 3.3), в то время, как в Черном море, как и в североатлантических популяциях, половой диморфизм не столь заметен [63; 88; 148;].

Географические различия.

Череп взрослых азовских морских свиней настолько сильно отличаются от черноморских, что эти различия легко выявляются визуально (рис. 3.3). В частности, черепа азовских животных больше, пропорционально шире и отличаются необычайно широким рострумом.

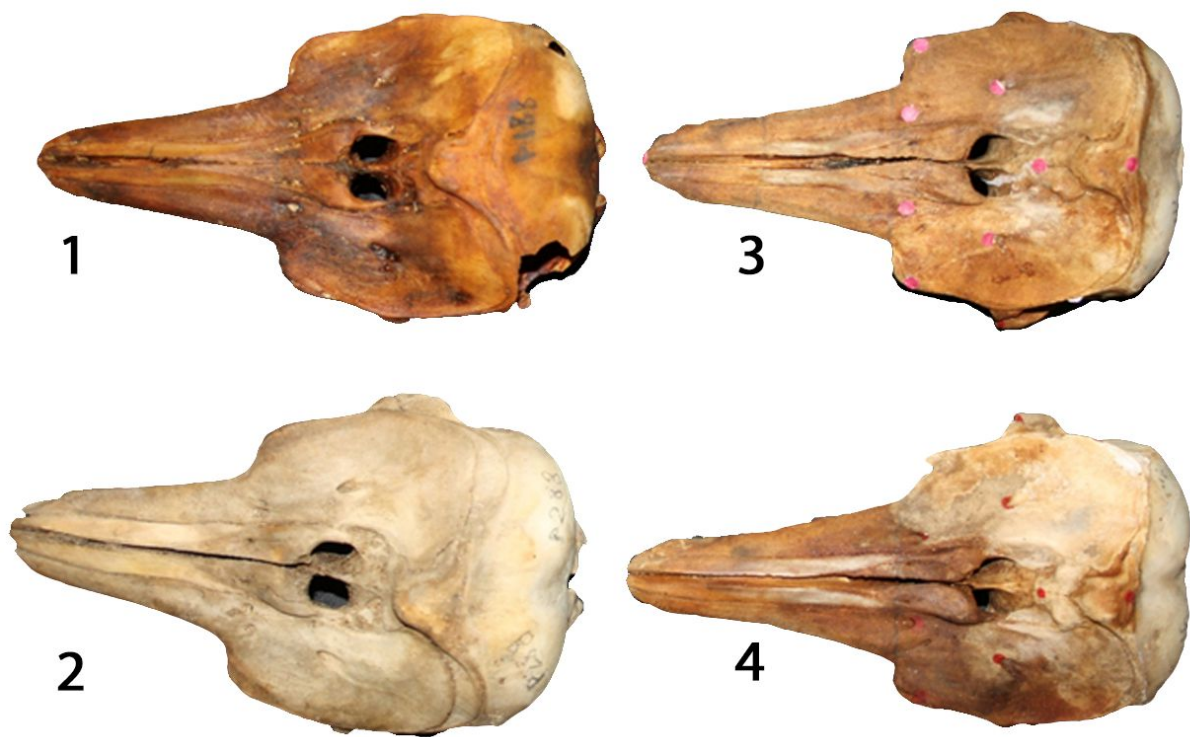


Рис. 3.3. Черепа половозрелых морских свиней из Азовского и Черного морей, вид сверху: 1 – Азовское море, самец; 2 – Азовское море, самка; 3 – Черное море, самец; 4 – Черное море, самка. Фото М. П. Чоповди.

Черепа животных из северной части Черного моря, напротив, характеризуются слабыми пространственными и хронологическими различиями, за исключением разве что некоторых «азовских» черт в черепах особей северо-западной части Черного моря. Примечательно, что различия между азовскими и черноморскими животными, скорее всего, существовали еще 60-80 лет назад, что объясняет разницу в оценках в предыдущих исследованиях: Барабаш-Никифоров [1] и Клейненберг [18] исследовали выборки из Черного моря, в то время, как Цалкин [29] и Томилин [28] – из Азовского.

Различия между морскими свиньями Азовского и Черного морей примечательны в нескольких аспектах. Во-первых, эти различия необычайно велики, хотя обычно соседние популяции схожи между собой, и их достаточно сложно различить. Как пример можно привести популяционную

структуру морских свиней из Балтийского и Северного морей, у которых есть незначительные, однако статистически важные различия в размерах черепов [63; 87; 104]. Есть мнение, что широкий рострум является неоспоримым преимуществом особей, питающихся в основном придонными объектами [85], например, морские свиньи из Азовского моря и северо-западной части Черного моря [30], в отличие от морских свиней, питающихся в пелагиали и обладающих более узким рострумом [85].

Во-вторых, примечательна низкая изменчивость особей из северо-восточных черноморских выборок и их схожесть с особями из северо-западного района. Эта схожесть подтверждается недавними генетическими исследованиями, которые не обнаружили никаких значимых различий среди животных из разных районов Черного моря [76; 183; 193]. Таким образом, все современные морские свиньи Черного моря предположительно обладают генетическим единством, в то время, как морских свиней Азовского и Мраморного морей (о генетических особенностях зверей из Мраморного моря – см. [183]) следует и дальше изучать на предмет генетической уникальности. Возможным исключением, касающимся Черного моря, могут оказаться животные из северо-западного района: несколько черепов из этого региона демонстрируют некоторую схожесть с черепами азовских особей, и это требует дальнейшего детального морфометрического и генетического исследования. На особое положение морских свиней северо-западного района Черного моря по данным их летнего распространения указывает Ю. А. Михалев [26]. Интересно, что такая географическая изменчивость соответствует популяционной структуре хамсы *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), которая в Азовском и Черном морях образует две различные генетические формы, хотя хамса северо-западной части Черного моря генетически сходна с азовской [17].

В целом, морские свиньи, как из Черного, так и из Азовского морей имеют такие пропорции и размеры черепа, которые в полной мере характеризуют их как представителей подвида *Phocoena phocoena relicta*:

относительно длинный и очень широкий рострум (длина: 42-47% от кондилобазальной длины; ширина: 27-31% от кондилобазальной длины и 46-55% от скуловой ширины) и малая кондиллярная ширина (21-25% от кондилобазальной длины) [см. также 8; 28; 41; 193].

3.3. Форма черепа

Во всех сравниваемых выборках (Азовское и Черное моря, самцы и самки, молодые и старше одного года) наблюдаются различия, которые подтверждаются как дискриминантным анализом, так и анализом канонических переменных. Существенные различия обнаружены в форме черепа морских свиней из Черного и Азовского морей ($p < 0,0001$), самцов и самок ($p = 0,0003$) и между возрастными классами «молодые» и «старше 1 года» ($p < 0,0001$). Первая каноническая переменная в каждом из анализов категорий попарно описывает 100% изменчивости между черноморской и азовской выборкой, 72% изменчивости между самцами и самками и 67% изменчивости между «молодыми» и «старше 1 года».

В результате дискриминантного анализа с перекрестной проверкой идентифицируется 89% азовских и 78% черноморских животных. Различия между морскими свиньями из Черного и Азовского морей выражаются в следующих признаках: у азовских животных рострум короче и сильнее направлен вниз, вздутая межчелюстных костей располагаются позади основания рострума, которое в свою очередь смещено назад, т.е. лицевой отдел удлинен, сильнее вогнута поверхность лицевого отдела, и верхушка черепа находится выше относительно рострума, большое затылочное отверстие расположено ниже и более вертикально (рис. 3.4)

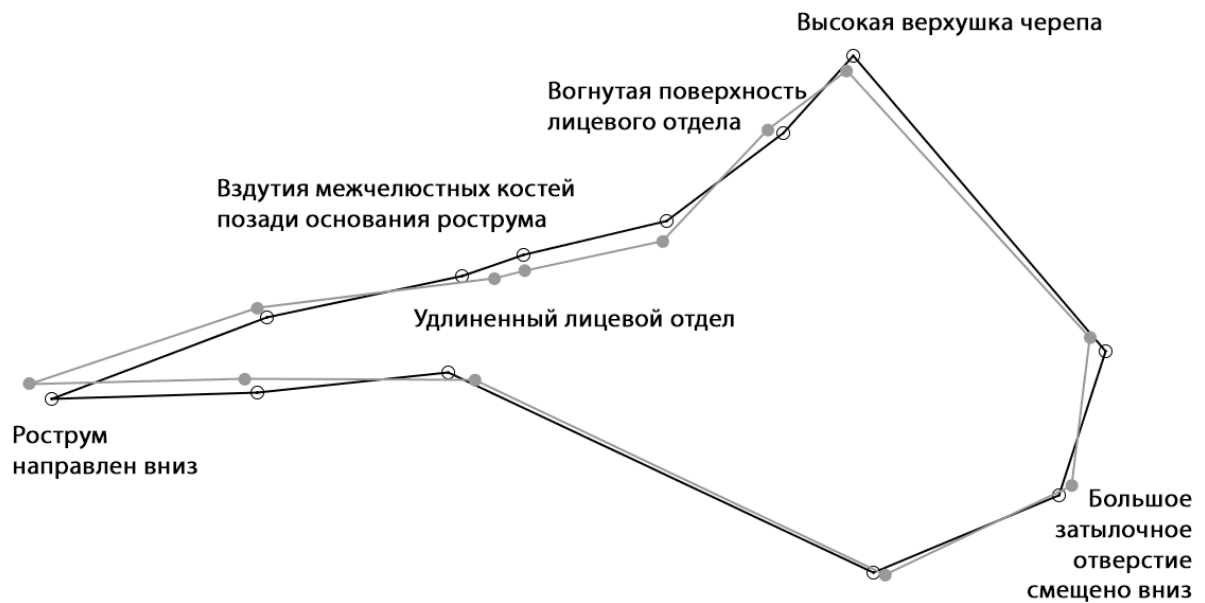


Рис.3.4. Различия в форме черепа у морских свинок из Черного и Азовского моря, выявленные в ходе дискриминантного анализа (степень различий увеличена в 3 раза). Черным показан контур, соответствующий очертаниям черепа азовских животных, серым – черноморских. Отмечены специфические признаки, характерные для черепов из азовской выборки.

Регрессия общей аллометрической компоненты по отношению к размеру центроида дает приблизительно параллельные тренды для морских свинок из Черного и Азовского морей (рис. 3.5). То есть, траектории изменений формы черепа, объясняющиеся аллометрическим ростом (как для возрастных различий, так и для различий в размерах), неодинаковы для двух регионов: наоборот, каждая из них имеет свою онтогенетическую траекторию, и общая аллометрическая компонента для черноморских животных оказывается выше при одинаковых значениях размера центроида. При этом хиатус между двумя выборками отсутствует: в обоих морях отмечены особи, которые лучше соответствуют траектории другого региона.

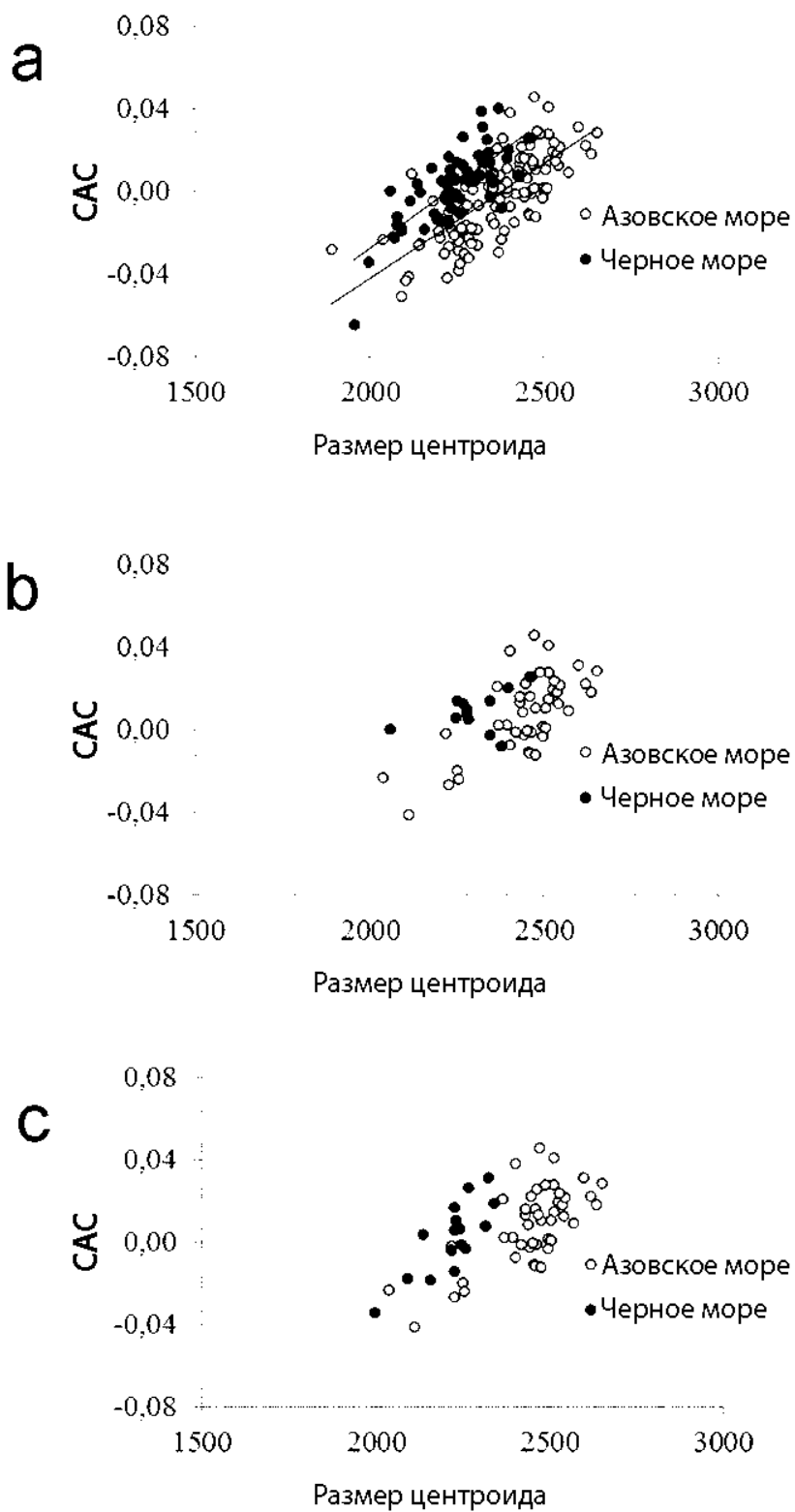


Рис. 3.5. Онтогенетические траектории, демонстрирующие регрессию общей аллометрической компоненты (CAC) по отношению к размеру центроида для черепов морских свиней Черного и Азовского морей: а – общая выборка, б – самки, с – самцы.

При разделении на категории «пол» и «возраст» и половые, и возрастные различия морских свиней из азовской выборки (дискриминантный анализ: $p = 0.005$, верно классифицированные 64% самок и 64% самцов после перекрестной проверки) подчиняются одной и той же закономерности, при этом самцы выглядят «моложе» (рис. 3.6). Таким образом оба тренда, возрастная и половая изменчивость, могут описываться аллометрией (как и для других морских свиней, см. также: [85; 86]). В черноморской выборке из-за малого объема данных не удалось оценить эти тренды, тем не менее, из имеющихся данных четких половых различий в форме черепа не выявлено.

Различия между географической и аллометрической изменчивостью формы черепа показаны в сравнении канонических переменных. Признаки, характерные для самок, и признаки, которые усиливаются с возрастом: удлиненный роstrум (который, однако, вытянут в том же направлении), маленькая черепная коробка (во всех направлениях), увеличенный лицевой отдел с выраженной впадиной в задней части, вздутия межчелюстных костей обращены вверх или вверх и назад (а не вверх и вперед), большое затылочное отверстие направлено вниз (а не назад). Однако географическая изменчивость выражается иначе: черепа, по форме соответствующие азовскому типу, – это черепа с затылочным отверстием, обращенным назад (как у самцов и ювенильных особей), и с вогнутым лицевым отделом и направленным вниз роstrумом (как у самок и взрослых особей), то есть, они не соответствуют общему тренду аллометрической изменчивости.

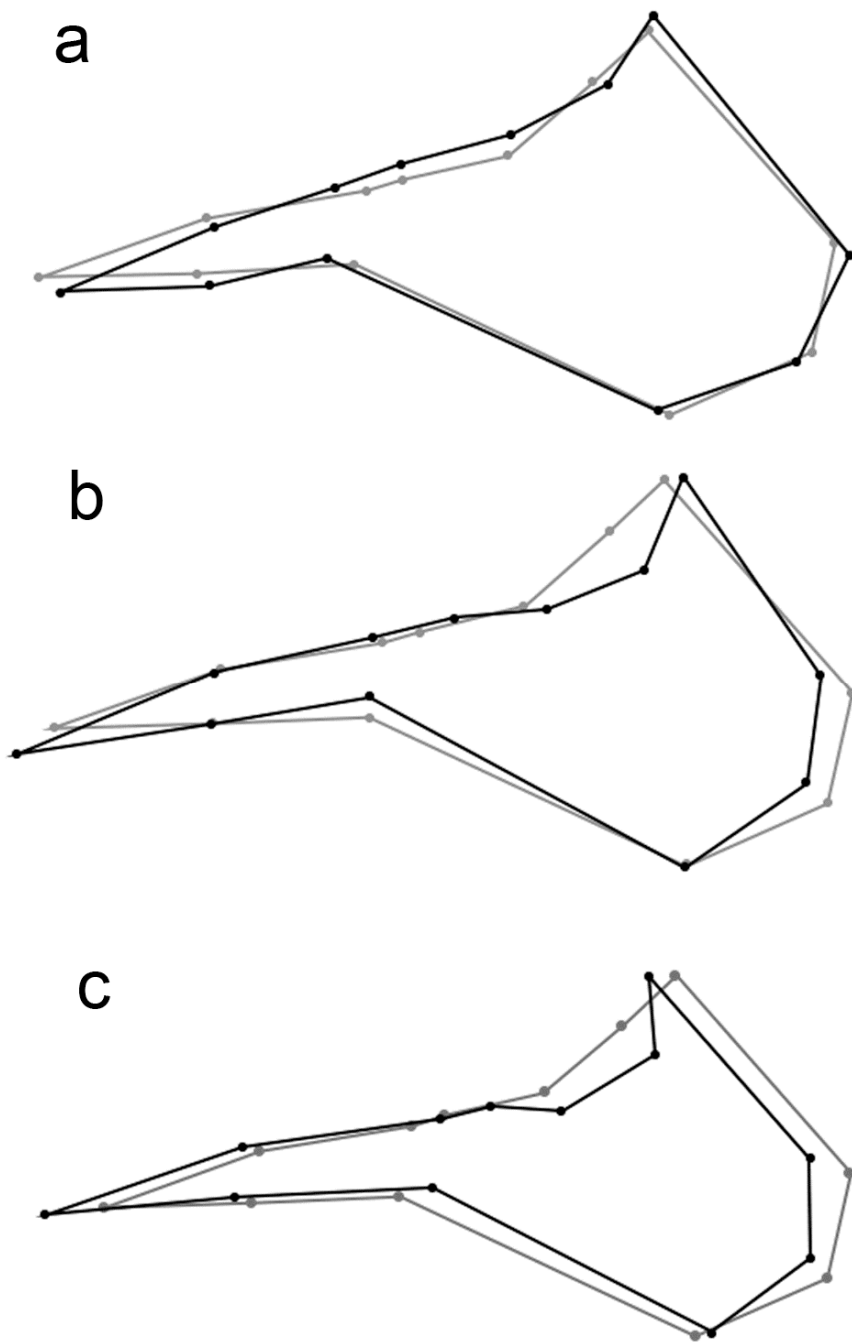


Рис. 3.6. Очертания черепов, полученные в результате анализа канонических переменных: а, географический район (серым – Черное море, черным – Азовское); б, пол (серым – самцы, черным - самки); с, возрастной класс (серым – молодые, черным - взрослые).

Укорочение и расширение рострума – адаптации, способствующие всасывательному питанию [199]; это же объяснение можно предложить для функции наклоненного вниз рострума. Можно предположить, что усиление этих адаптаций, то есть, больший наклон рострума и его укорочение у азовских животных произошло из-за питания более крупной рыбой (азовские бычки – прежде всего, бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814)) в теплое время года, в период нагула в Азовском море [30]. Крупными размерами пищевых объектов хорошо объясняется и увеличение черепа и общих размеров тела у азовских морских свиней. Напротив, у животных северо-восточной части Черного моря в питании преобладают относительно мелкие объекты (хамса, шпрот, молодь мерланга), что способствует оптимизации более мелких размеров тела, сильнее направленного вверх и узкого рострума.

Таким образом, морские свињи Азовского моря существенно отличаются от черноморских как по общим размерам тела, так и по форме и размерам черепа. Эти тенденции обнаруживают хронологическую перспективу, поскольку данные прошлых лет [18; 29] подтверждают наличие крупных черепов с широкими рострумами у животных из Азовского моря. В то же время, черноморский морфотип тоже сохраняется в неизменном виде на протяжении десятков поколений. Существование таких устойчивых морфологических различий свидетельствует о том, что в Азовском море сформировалась отдельная популяция морской свињи.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МОРСКОЙ СВИНЬИ АЗОВСКОГО МОРЯ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

4.1 Возрастная структура

Возрастная структура популяций морской свиньи по данным встречаемости мертвых особей на побережье приведена на рисунках 4.1, 4.2, 4.3, 4.4. Черноморская выборка – это животные, обнаруженные вследствие явления массовой смертности в 2012 году, а в азовской выборке отдельно рассмотрены находки 2011-2013 годов, соответствующие явлениям высокой смертности (а в 2013 году – массовой смертности). В частности, на северо-восточном побережье Черного моря в течение двух недель были зарегистрированы находки 270 мертвых особей, а в 2013 году на побережье Азовского моря в течение четырех недель – находки 101 мертвой особи. Возрастное распределение в структуре популяций морской свиньи Азовского и Черного морей имеет классическую ковшеобразную форму, где первый пик смертности приходится на младшие возрастные классы, а второй – на взрослые. Однако обнаружены и различия в возрастной структуре между регионами: максимум встречаемости на побережье Азовского моря приходится на новорожденных, на черноморском – на годовиков. Пики встречаемости старших возрастных классов также различаются: в Азовском море модальное значение приходится на возрастной класс 7 лет, а в Черном море – на 9 лет (рис. 4.1, 4.2). Средний возраст взрослых особей на момент смерти в Азовском море (медиана) – 7 лет, в том числе в период 2011-2013 годов – 6,5 года. Средний возраст взрослых особей на момент смерти в северо-восточной части Черного моря (медиана) – 8,5 года.

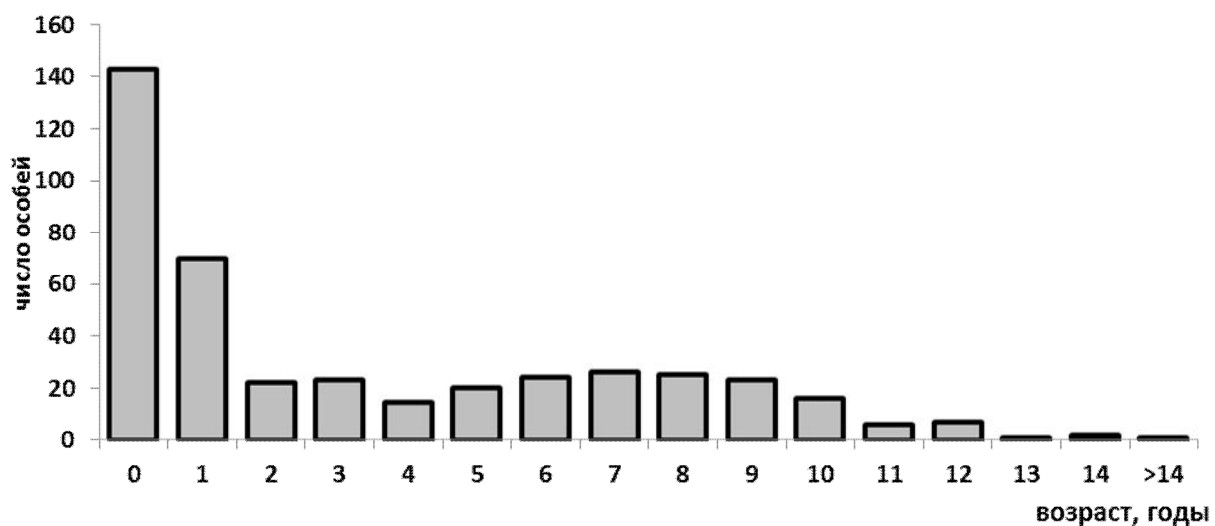


Рис. 4.1. Возрастная структура смертности азовской популяции морской свиньи

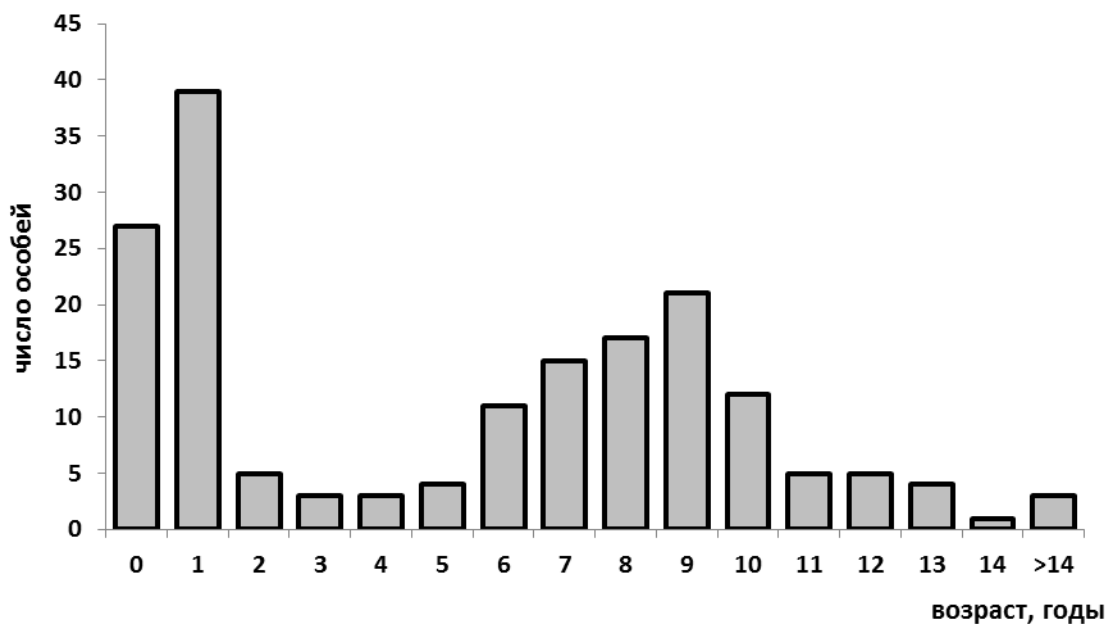


Рис. 4.2. Возрастная структура смертности черноморской популяции морской свиньи

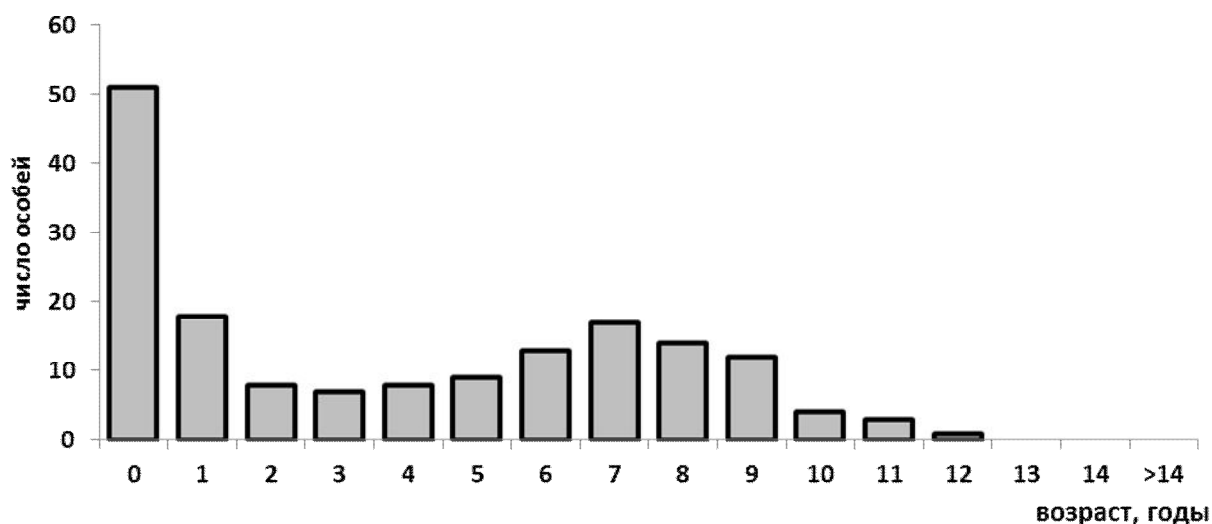


Рис. 4.3. Возрастная структура смертности азовской популяции морской свиньи, 2011-2013 годы.

Возрастная структура животных, найденных на берегу с признаками гибели в орудиях рыболовства, не имеет существенных отличий от общей возрастной структуры, с той разницей, что в отдельных возрастных классах (2, 4, 8 лет) имеются провалы, из-за которых невозможно точно установить вид возрастного распределения. Как и в общей выборке, средний возраст взрослых особей на момент смерти (медиана) – 7 лет.

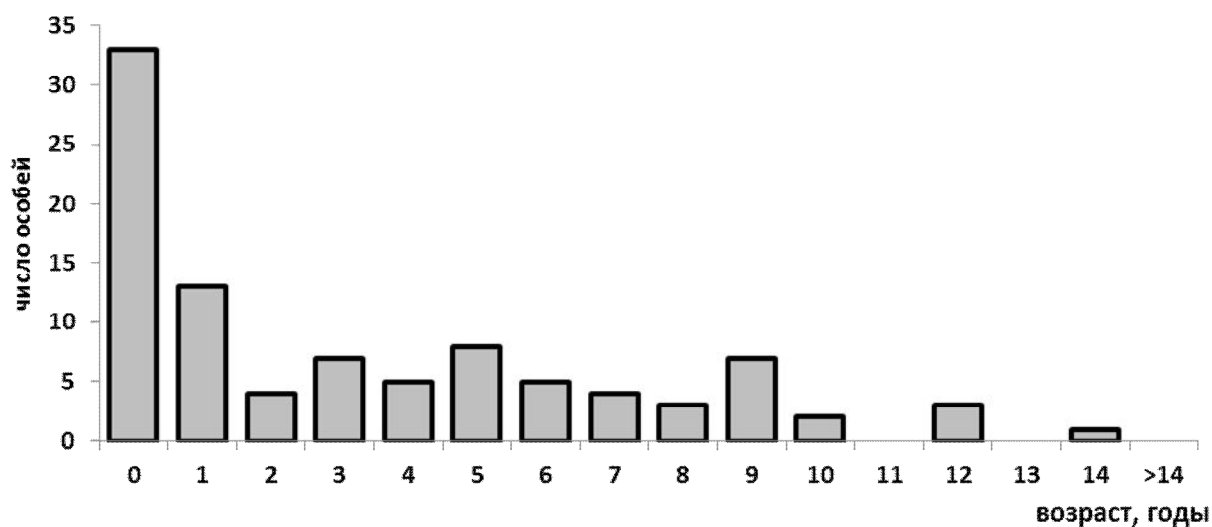


Рис. 4.4. Возрастная структура смертности азовской популяции морской свиньи, животные, погибшие в орудиях рыболовства

При разделении по полу возрастное распределение смертности в азовской популяции морской свиньи выглядит следующим образом: в младших возрастных классах число самцов выше, чем число самок, сильнее всего это выражено в возрастных классах 1 и 2 года. К 4 годам соотношение полов выравнивается, а во всех старших возрастных классах (за исключением шестилеток) преобладают самки. Соотношение полов среди взрослых животных достоверно отличается от равенства в пользу самок ($p < 0,01$). Средний возраст взрослых особей на момент смерти (медиана) у самок 8 лет, у самцов – 7 лет.

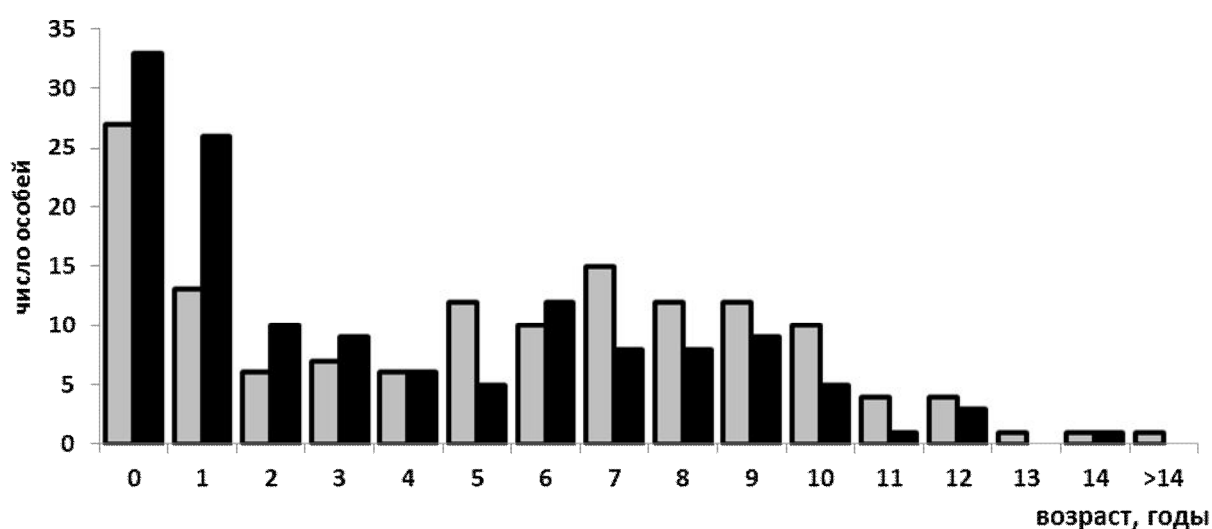


Рис. 4.5. Возрастно-половая структура смертности азовской популяции морской свиньи (самки обозначены серым цветом, самцы – черным)

В выборке 2011-2013 годов средний возраст взрослых особей на момент смерти обоих полов составляет 8 лет, то есть несколько выше, чем в общей выборке, что объясняется присутствием большого количества животных, пол которых не был определен.

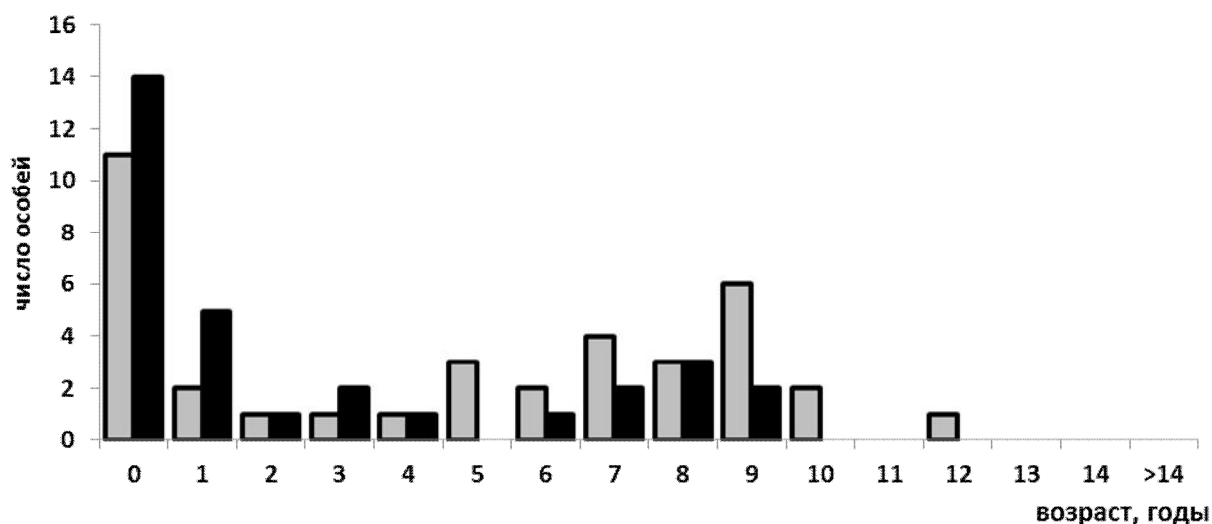


Рис. 4.6. Возрастно-половая структура смертности азовской популяции морской свиньи, 2011-2013 годы (самки обозначены серым цветом, самцы – черным)

В возрастной структуре смертности в популяции черноморских морских свиней при разделении по полам в классе годовиков значительно преобладают самки, а в остальных возрастных классах не выявлено никаких тенденций. Средний возраст взрослых особей на момент смерти (медиана) у самцов и самок – 8 лет. Достоверных отклонений от равенства в соотношении полов среди взрослых особей нет.

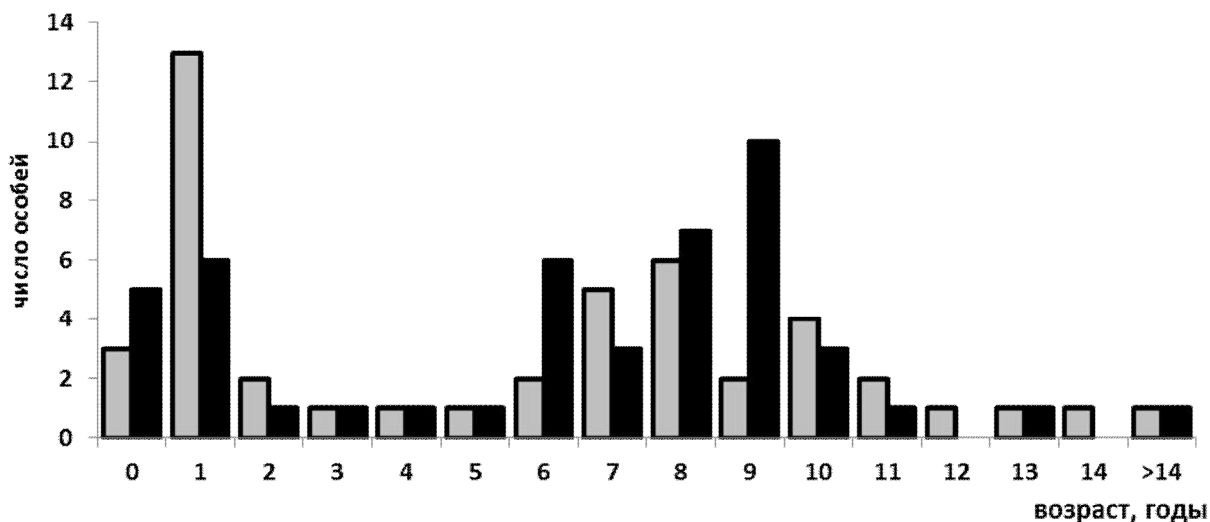


Рис. 4.7. Возрастно-половая структура смертности черноморской популяции морской свиньи, 2011-2013 годы (самки обозначены серым цветом, самцы – черным).

Продолжительность жизни

Максимальная продолжительность жизни морской свиньи в северо-восточной части Черного моря очень высока: самое старое из найденных животных было возрастом 23 года, что всего на 1 год меньше максимальной зарегистрированной продолжительности жизни морской свиньи в природе (24 года, британские воды, [130] и Калифорния, [103]). В том числе, этот возраст больше рекордных значений, выявленных в водах Дании (22 года, [134]) и Германии (22 года, [51]). Помимо этого, в черноморской выборке были обнаружены животные возрастом 15 и 18 лет. В Азовском море, напротив, максимальная продолжительность жизни низка: с 2006 г. возраст найденных животных не превышал 14 лет.

4.2 Демография популяций

Параметры демографической модели на основе модели Сайлера с учетом гибели в орудиях рыболовства как дополнительного фактора

смертности, осуществленных на основе байесовского анализа, приведены в таблице 4.1.

Таблица 4.1

Основные параметры демографической модели

Параметр	Азовское море	Черное море
a_1	0.7041	0.1619
a_2	0.01926	0.01158
a_3	0.01284	0.02922
b_1	2.572	1.212
b_3	0.4211	0.2313
D	0.1488	0.04571
E	0.03954	0.07011
F	3.889	1.1158
t_0	0.6022	0.5751
r_{nat}	0.02164	0.01482
r	-0.1339	-0.0067
eps	-0.1555	-0.02147
m(4)	0.6191	0.619
m(5+)	0.9502	0.9501
γ	0.3116	0.346

Примечание. a , b – коэффициенты модели Сайлера, D, E, F, t_0 – дополнительные параметры гибели в орудиях рыболовства, r_{nat} – естественная скорость роста популяции, eps – доля животных, гибнущих в орудиях рыболовства, m – плодовитость, γ – вероятность выброса животного, погибшего от естественных причин, по отношению к выбросу животного, погибшего в сетях.

Плодовитость взрослых самок $m(5+)$ практически не отличается в азовской и черноморской популяциях морских свиней; 95% взрослых самок рожают каждый год – то есть, эти значения близки к предельно возможным.

Значения естественной скорости роста популяции r_{nat} низки: в частности, они вдвое ниже естественной скорости роста популяции морской свиньи в заливе Мэн [145; 160]. При этом, показатели естественной скорости роста популяций в Азовском и Черном морях весьма схожи. Ежегодно фактор смертности от попадания в рыболовные сети (eps) приводит к изъятию 15,5% и 2% азовской и черноморской популяций, а при естественном воспроизводстве r_{nat} равна 2% в Азовском и 1,5% – в Черном море. Таким образом, разница в общей скорости роста популяций в соседних бассейнах почти полностью обусловлена действием фактора гибели в орудиях рыболовства. В северо-восточной части Черного моря действие этого фактора незначительно, и популяция в целом стабильна, а в Азовском море действие фактора прилова крайне высоко: согласно демографической модели, за 2011-2013 годы популяция азовской морской свиньи сократилась на треть. Прилов изымает столь значительную часть молодых особей, что число взрослых самок в популяции оказывается крайне низким, и, несмотря на очень высокую плодовитость, они не могут обеспечить существенный рост численности.

Низкие показатели естественной скорости роста популяции, вероятно, в значительной мере объясняются действием фактора гибели в орудиях рыболовства.

Параметр F описывает возраст максимального риска гибели в орудиях рыболовства. В азовской популяции морской свиньи наиболее подвержены риску прилова особи возрастом 4 года, а среди черноморских животных – 1 год. Вероятно, это связано с тем, что в Азовском море от попадания в донные сети особенно часто погибают взрослые самки (см. также раздел 4.3), которые в Черном море питаются в пелагиали более мелкой стайной рыбой [22; 181]

Показатель γ в Азовском и Черном морях примерно одинаков для морских свиней: животных, погибших вследствие прилова, выбрасывает в 3,3 раза чаще погибших от естественных причин. Само по себе повышение вероятности выброса на берег приловленных животных вполне ожидаемо [68]. Однако примечательно, что в заливе Мэн этот показатель вдвое ниже – то есть, морских свиней, погибших в орудиях рыболовства, выбрасывает на берег в 6 раз чаще, чем погибших от других причин [145; 160]

Приведенные ниже демографические таблицы включают в себя параметры выживаемости и смертности, производные по отношению к параметрам демографической модели. Из этих таблиц видно, что максимальные значения общей $d(x)$ и естественной смертности d_{nat} приходится на первый год жизни, до возраста одного года доживает, соответственно, 46% и 79% морских свиней в Азовском и северо-восточной части Черного моря. В более старших возрастных классах уровень общей смертности $d(x)$ постепенно падает. Естественная же смертность d_{nat} , достигнув минимума в 2 года, впоследствии возрастает и в Азовском море достигает максимума к 8 годам, а в северо-восточных водах Черного моря – к 8-9 годам. Показатели удельной смертности $q(x)$ и q_{nat} подчиняются сходной закономерности и достигают минимума в 2 года, но в отличие от показателей общей смертности их значения непрерывно растут, причем в Азовском море существенно интенсивнее, чем в Черном (рис. 4.8).

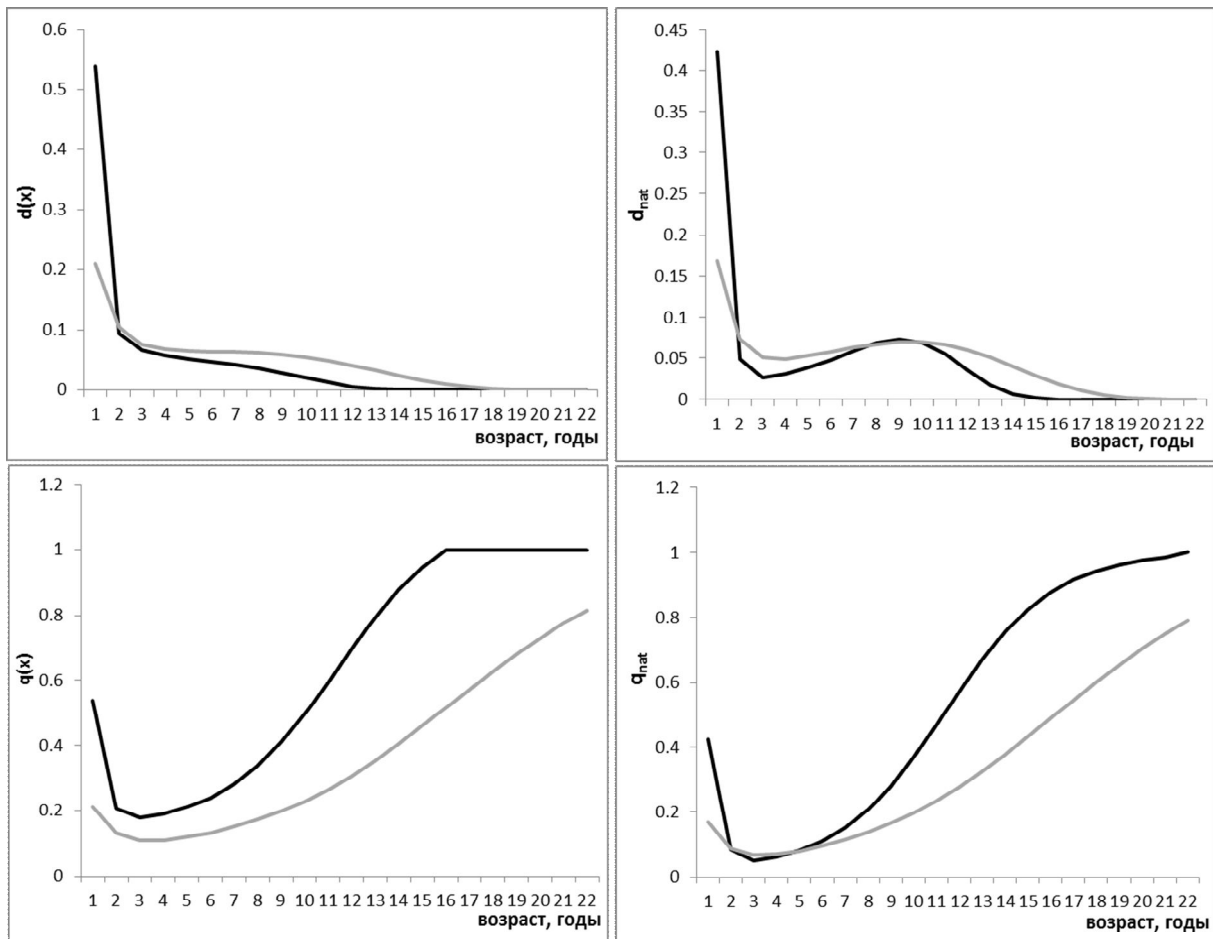


Рис. 4.8. Кривые общей смертности $d(x)$ и естественной смертности d_{nat} , удельной смертности $q(x)$ и естественной удельной смертности q_{nat} в Азовском (черным) и Черном (серым) морях.

Таблица 4.2

Демографическая таблица для азовской популяции морской свиньи (2011-2013 годы)

Возраст, годы	$l(x)$	l_{nat}	$d(x)$	d_{nat}	$q(x)$	q_{nat}
0	1	1	0.5388	0.424	0.5388	0.424
1	0.4612	0.576	0.0952	0.0488	0.2063	0.0848
2	0.366	0.5272	0.0651	0.0267	0.1781	0.0505
3	0.3009	0.5005	0.0573	0.0305	0.1902	0.061
4	0.2436	0.47	0.0513	0.0382	0.2108	0.0813
5	0.1923	0.4318	0.0462	0.0478	0.2401	0.1109
6	0.1461	0.384	0.0411	0.0586	0.2812	0.1525
7	0.105	0.3254	0.0354	0.068	0.3369	0.2089
8	0.0696	0.2574	0.0284	0.0724	0.4089	0.2817
9	0.04117	0.185	0.0205	0.0685	0.4965	0.3701
10	0.0207	0.1165	0.0123	0.0547	0.5951	0.4695
11	0.0084	0.0618	0.0059	0.0354	0.6971	0.5723
12	0.0025	0.0264	0.002	0.0177	0.7938	0.6699
13	0.0005	0.0087	0.0004	0.0066	0.8782	0.755
14	0.0001	0.0021	0.0001	0.0017	0.9465	0.8241
15	0	0.0004	0	0.0004	0.9986	0.877
16	0	0	0	0	1	0.9156
17	0	0	0	0	1	0.9429
18	0	0	0	0	1	0.9618
19	0	0	0	0	1	0.9746
20	0	0	0	0	1	0.9832
21	0	0	0	0	1	1

Примечание. Основные демографические параметры: $l(x)$ – общая выживаемость, l_{nat} – естественная выживаемость, $d(x)$ – общая смертность, d_{nat} – естественная смертность, $q(x)$ – удельная выживаемость, q_{nat} – естественная удельная выживаемость

Демографическая таблица северо-восточной черноморской популяции
морской свиньи (2011-2012 годы)

Возраст, годы	$l(x)$	l_{nat}	$d(x)$	d_{nat}	$q(x)$	q_{nat}
0	1	1	0.21	0.1685	0.211	0.1685
1	0.79	0.8315	0.1049	0.0733	0.1318	0.0881
2	0.6851	0.7582	0.0755	0.0511	0.1102	0.0674
3	0.6096	0.7071	0.0671	0.0489	0.1101	0.0692
4	0.5425	0.6582	0.0645	0.0525	0.1188	0.0797
5	0.478	0.6057	0.0633	0.0574	0.1325	0.0949
6	0.4147	0.5483	0.0623	0.0626	0.1502	0.1141
7	0.3524	0.4857	0.0607	0.0667	0.1721	0.1373
8	0.2917	0.419	0.0577	0.069	0.1986	0.1649
9	0.234	0.35	0.0539	0.069	0.2299	0.1973
10	0.1801	0.281	0.048	0.0661	0.2664	0.2348
11	0.1321	0.2149	0.0407	0.0596	0.308	0.2773
12	0.0914	0.1553	0.0324	0.0504	0.3544	0.3246
13	0.059	0.1049	0.0239	0.0394	0.4051	0.376
14	0.0351	0.0655	0.0161	0.0282	0.459	0.4306
15	0.019	0.0373	0.0098	0.0182	0.5149	0.4872
16	0.0092	0.0191	0.0052	0.0104	0.5713	0.5443
17	0.004	0.0087	0.0025	0.0052	0.6268	0.6004
18	0.0015	0.0035	0.001	0.0023	0.6799	0.654
19	0.0005	0.0012	0.0004	0.0008	0.7294	0.7041
20	0.0001	0.0004	0.0001	0.0004	0.7745	0.7497
21	0	0	0	0	0.8148	0.7904

Примечание. Основные демографические параметры: $l(x)$ – общая выживаемость, l_{nat} – естественная выживаемость, $d(x)$ – общая смертность, d_{nat} – естественная смертность, $q(x)$ – удельная выживаемость, q_{nat} – естественная удельная выживаемость

Кривые выживаемости для популяции азовской морской свиньи описывают резкое падение показателей, как общей выживаемости, так и естественной, примерно к двум годам, а затем эти показатели продолжают снижаться относительно плавно. Во взрослом возрасте, начиная с двух лет, фактор прилова изымает существенную часть популяции (рис. 4.9).

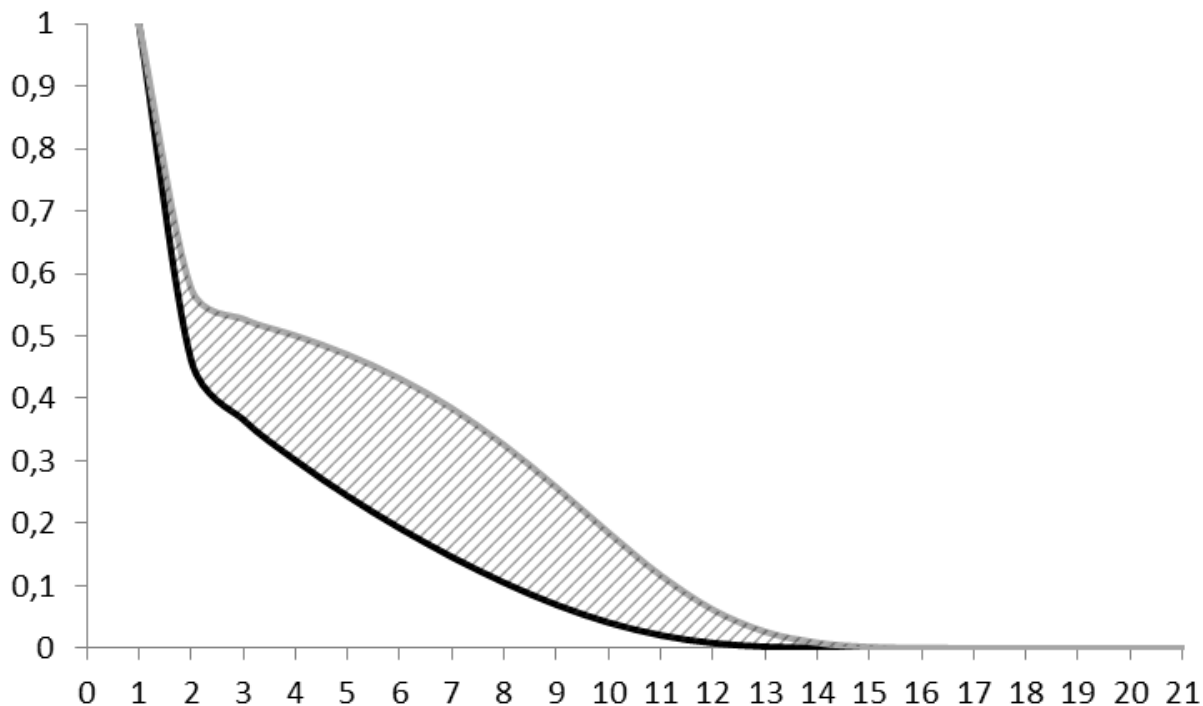


Рис. 4.9. Кривые общей выживаемости $l(x)$ (черным) и естественной выживаемости l_{nat} (серым) для азовской популяции морских свиней. Заштрихованная область соответствует доле популяции, изымаемой вследствие прилова.

В случае черноморской популяции кривые выживаемости выглядят более пологими, чем для азовской популяции, резких падений показателей нет. Фактор прилова изымает относительно меньшую часть популяции (рис. 4.10).

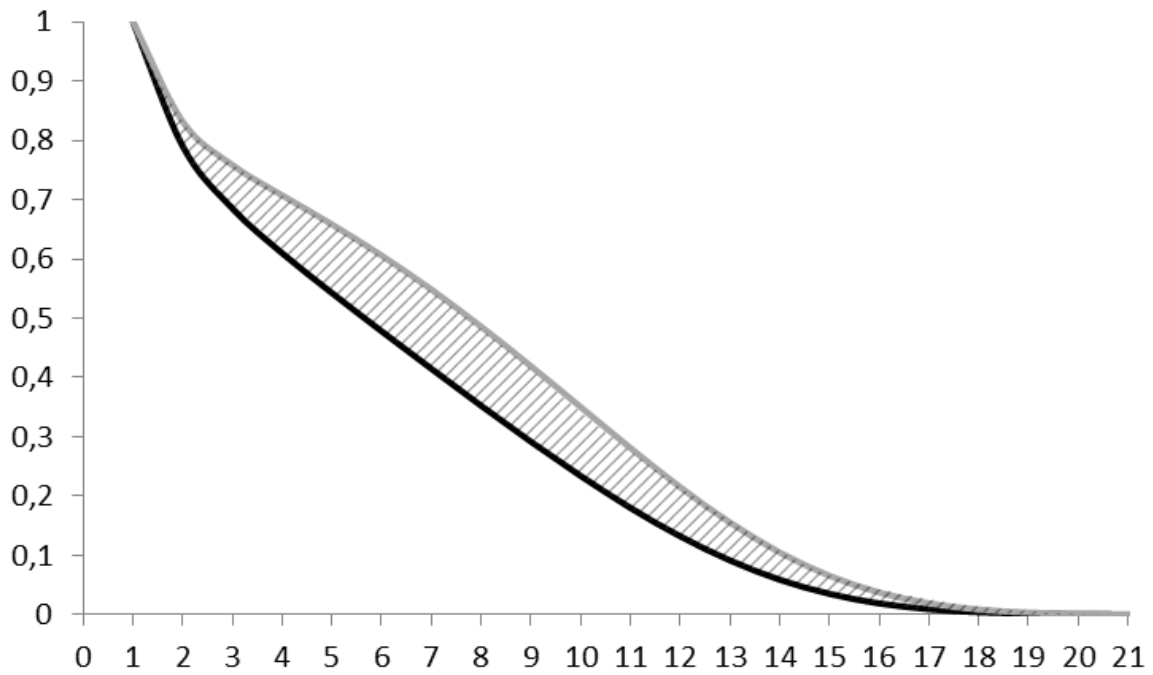


Рис. 4.10 Кривые общей выживаемости $l(x)$ (черным) и естественной выживаемости l_{nat} (серым) для черноморской популяции морских свиней. Заштрихованная область соответствует доле популяции, изымаемой вследствие прилова.

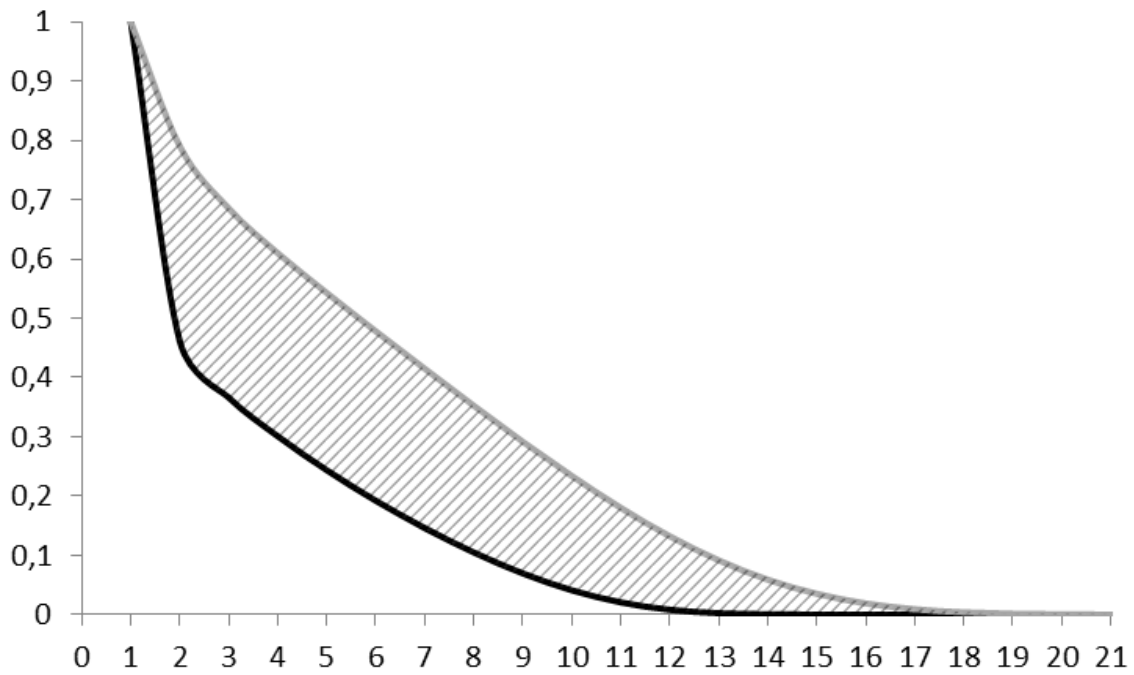


Рис. 4.11. Кривые общей выживаемости $l(x)$ для азовской (черным) и черноморской (серым) популяции.

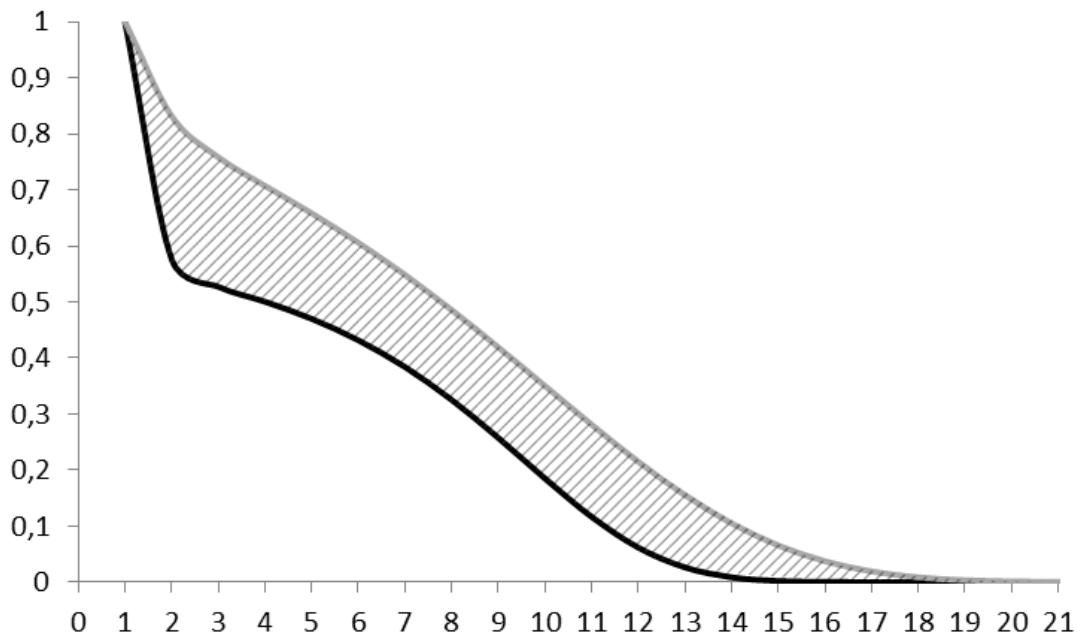


Рис. 4.12. Кривые естественной выживаемости l_{nat} для азовской (черным) и черноморской (серым) популяции.

Из всех когорт демографическая таблица составлена по единственной наиболее представительной когорте 2002 года рождения (37 особей). Максимальная продолжительность жизни в этой когорте составила 11 лет. Средний возраст взрослых особей на момент смерти (медиана) – 6,5 лет, как и в выборке 2011-2013 годов. Кривая выживаемости для этой когорты по форме практически полностью соответствует кривой естественной выживаемости для азовской популяции в целом, то есть когорта 2002 года рождения довольно точно отражает общие для всей популяции тенденции. Можно предположить, что влияние фактора прилова на эту когорту было невелико.

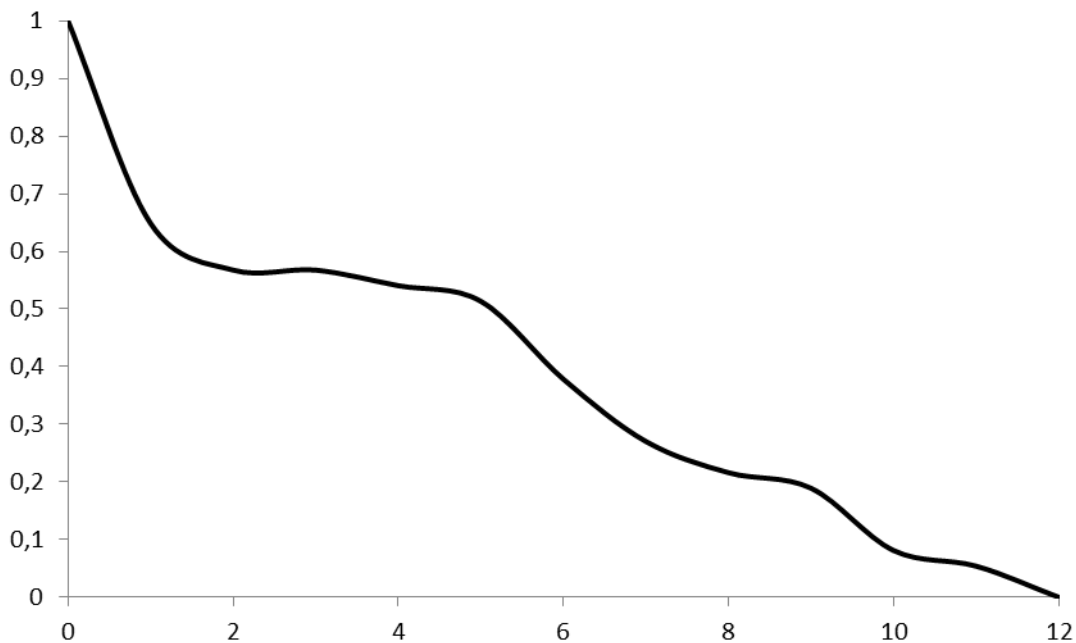


Рис. 4.13. Выживаемость в когорте популяции азовских морских свиней, рожденных в 2002 году (n=37).

Одним из показателей продолжительности жизни служит LD_{90} – возраст, на момент достижения которого погибает 90% особей. Данные по этому показателю для различных выборок приведены в таблице 4.4. Как и в отношении других показателей хорошо видно, что продолжительность жизни морской свиньи в северо-восточной черноморской популяции существенно выше, чем в азовской, а показатели для отдельных когорт азовской популяции близки к расчетным показателям естественной смертности в демографической модели. Это показывает, что давление прилова на эти когорты было существенно ниже, чем в 2011-2013 годах.

Показатели продолжительности жизни для морских свиней из разных регионов и когорт

Модель/когорта	LD ₉₀ , возраст, годы
Азовское море. Демографическая модель, общие показатели	6,9
Азовское море. Демографическая модель, показатели естественной смертности	10,3
Северо-восточная часть Черного моря. Демографическая модель, общие показатели	11,8
Северо-восточная часть Черного моря. Демографическая модель, показатели естественной смертности	13,1
Азовское море. Когорта 1999 года рождения	9,5
Азовское море. Когорта 2000 года рождения	8,9
Азовское море. Когорта 2002 года рождения	9,8

Продолжительность поколения

Для морской свињи был рассчитан показатель продолжительности поколения T , то есть интервал между двумя последовательными поколениями. Без учета влияния прилова для животных из Азовского моря $T=6,6$ года, для черноморской популяции $T=7,49$ года. Таким образом, действие фактора прилова сокращает продолжительность поколения не

более, чем на полгода и сильнее выражено для азовской популяции морской свиньи.

4.3 Сезонная динамика демографических процессов

Необходимая предпосылка оценки динамики демографических процессов по данным анализа останков мертвых животных на побережье – изучение тафономии останков мертвых животных на берегу.

На азовском побережье максимальный период сохранности – 102 дня – зафиксирован в Булганакской бухте в 2011 г. Также зарегистрированы интервалы сохранности 76 и 70 дней, однако большая часть трупов полностью разлагается в течение 50 дней (табл. 4.5). Трупы новорожденных не сохраняются дольше 7 дней. Период разложения новорожденного от стадии 2 до стадии 4 составляет 36 часов, за это время многие останки вымываются в море или поедаются падальщиками. При этом трупы сеголеток в возрасте двух месяцев и более, в отличие от новорожденных, разлагаются с той же скоростью, что и более взрослые животные. На сохранность не влияют возрастные (за исключением новорожденных) или половые различия. Останки морских свиней, найденные на побережье в летний период в 4 или 5 стадии разложения, в октябре уже не обнаруживаются. Однако данные 2011 года отличаются от остальных лет: длительная сохранность зафиксирована на всех пляжах, независимо от их типа и ориентации по сторонам света.

Наиболее полные данные о сохранности останков получены для многолетних наблюдений, проведенных на побережье мыса Тархан (рис. 4.14), где исследована тафономия 90 трупов (за исключением новорожденных) на протяжении 2000-2011 гг. Этот район выбран в качестве модельного, поскольку представляет собой ненаселенный и практически не посещаемый участок побережья. На мысе Тархан наблюдается высокая

сохранность останков: 50% трупов разлагается в течение 34 дней, как показывает функция линейной регрессии ($p=0,03$).

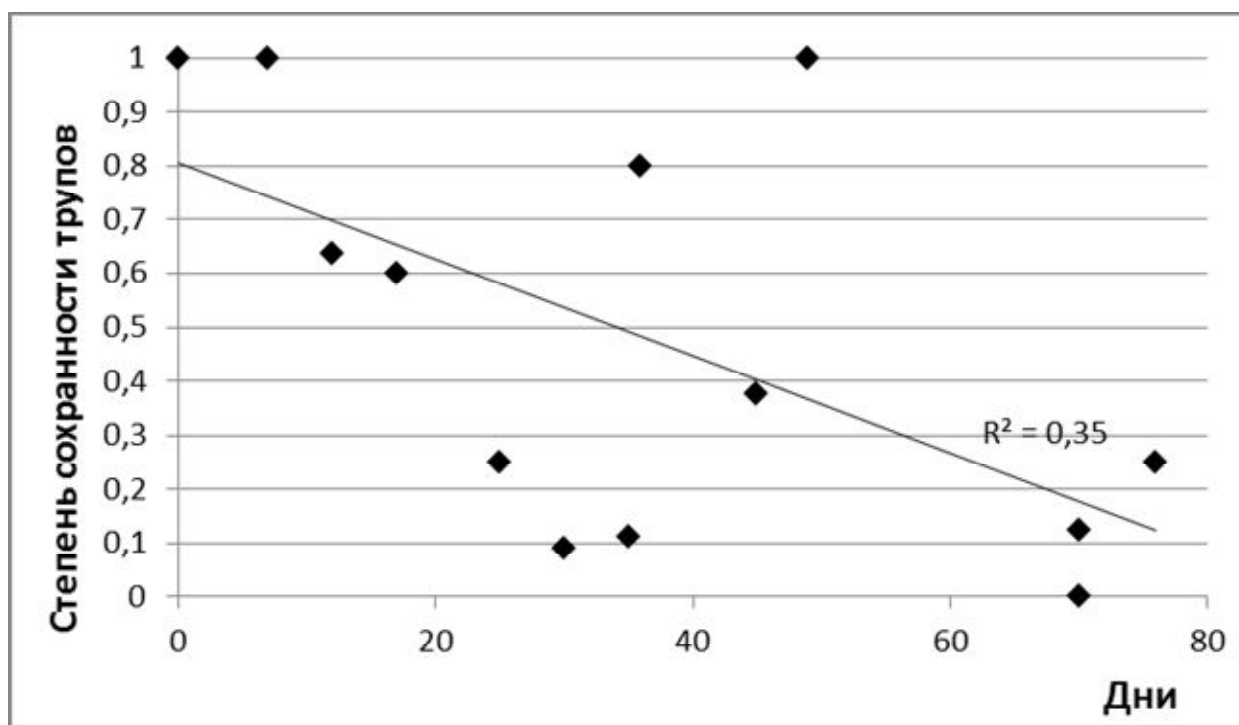


Рис. 4.14. Степень сохранности трупов морской свиньи на побережье мыса Тархан, Азовское море. Изображен график функции линейной регрессии.

Для районов с преобладанием аккумулятивных процессов, бухты Рифов и пересыпи озера Чокрак, характерно быстрое разложение трупов выброшенных животных: большинство из них зафиксировано однократно. Максимальный зарегистрированный период сохранности – 36 дней. Исключением является выборка морских свиней, выброшенных на берег в 2011 г., с необычайно высокой степенью сохранности (0,82), регистрировавшаяся на протяжении 49 дней в бухте Рифов.

В летний период для частично погруженных или плавающих в воде (температура 25°C) трупов переход от 2 к 3 стадии разложения составляет 24-48 часов. За это время в условиях Азовского моря теряется около 40%

массы тела животного (масса тела живых морских свиней рассчитана из линейных промеров выброшенных трупов [133]. В случае, когда труп находится на открытом воздухе, этот процесс проходит менее чем за сутки. Таким образом, по степени сохранности трупов на начальных стадиях разложения морская свинья в целом схожа с человеком [12].

Примечательно, что тафономия трупов китообразных идеально соответствует ранее исследованным темпам сохранности морского мусора на побережье Керченского полуострова [24], что отражает основные закономерности переноса вещества.

Таблица 4.5

Степень сохранности трупов морской свиньи (без учета новорожденных) на пляжах различного происхождения

Регион	Тип побережья	Количество исследованных трупов	Интервал сохранности 50%, дни	Интервал сохранности 10%, дни	Максимальный интервал сохранности, дни
Азовское море (3А): мыс Тархан	Абразионный	90	34	78	76
Азовское море (1А, 2А, 4А): пересыпь оз.Чокрак, Бухта Рифов, Барзовка	Аккумулятивный и абразионный	75	17	37	50
Черное море (1В): Каламитский залив	Аккумулятивный и абразионный	41	16	42	53
Черное море (2В): Феодосийский залив	Аккумулятивный и абразионный	78	39	70	57
Черное море (3В): мыс Чауда	Абразионный	27	44	80	80
Черное море (4В): Яковенково (только 2011)	Аккумулятивный и абразионный	20	58	102	93

На северо-восточном и северном побережьях Черного моря максимальный период сохранности трупов составил 93 дня (Яковенково, 2011 год): как и на азовском побережье, для 2011 года были характерны очень длительные периоды сохранности; в другие годы период естественного разложения не превышал 60 дней (табл. 4.5). Короткие периоды разложения отмечены на побережье Каламитского залива, для которого характерны интенсивные процессы аккумуляции и переноса песка и детрита [11; 15; 38], как и для аккумулятивных пляжей Азовского моря. Абразионные побережья мысов Чауда и Кыз-Аул отличаются более длительными периодами сохранности останков, незначительно превышая таковые на мысе Тархан.

Как и на Азовском море, на черноморском побережье трупы не сохраняются позже, чем до сентября: ни одна из летних находок не обнаружена в октябре.

Главными физическими факторами, влияющими на тафономию захоронений, являются тип побережья и сезон. Трупы морских свиней лучше сохраняются на побережьях с преобладанием абразионных процессов и быстрее исчезают с аккумулятивных пляжей. Наилучшими в регионе местами для популяционного исследования путем анализа остатков мертвых особей признаны районы мысов Тархан, Чауда, Кыз-Аул.

Весной и летом трупы хорошо сохраняются, в отличие от осени и зимы, когда высока вероятность штормовых явлений. В данном исследовании не выявлено связей процессов тафономии останков с ориентацией побережья, а также с ветровой активностью или с доминирующим направлением ветра, в отличие от более ранних работ по изучению небольшой части общей выборки.

В 2011 году отмечена тафономическая аномалия: сохранность трупов на всех типах побережий была очень высокой независимо от других факторов. Это объясняется большим количеством выбросов в мае и июне в совокупности с погодными условиями, способствующими мумификации: высокой температурой воздуха и низкой влажности. Таким образом, трупы

быстро переходят в фазу мумификации путем обезвоживания мягких тканей независимо от вида, размера тела или возраста (рис. 4.14)

Вследствие тафономических процессов встречаемость выбросов и сохранность останков выше на пляжах абразионного происхождения.

Сезонность выбросов

Выбросы морской свиньи на побережье Азовского моря наблюдались в марте-декабре, что согласуется с ходом ежегодных миграций. Весной доля обнаруженных на берегу особей низка (март – май, 5,4%), возрастает к лету и достигает пика в июле-августе (69,7%), а затем снова падает к осени (сентябрь-ноябрь, 12,2%). Медиана встречаемости трупов приходится на 21 июля (рис. 4.15). В целом, медианные даты встречаемости по всем годам находятся в пределах июля-августа, что верно и для встречаемости особей, погибших в орудиях рыболовства (рис. 4.16).

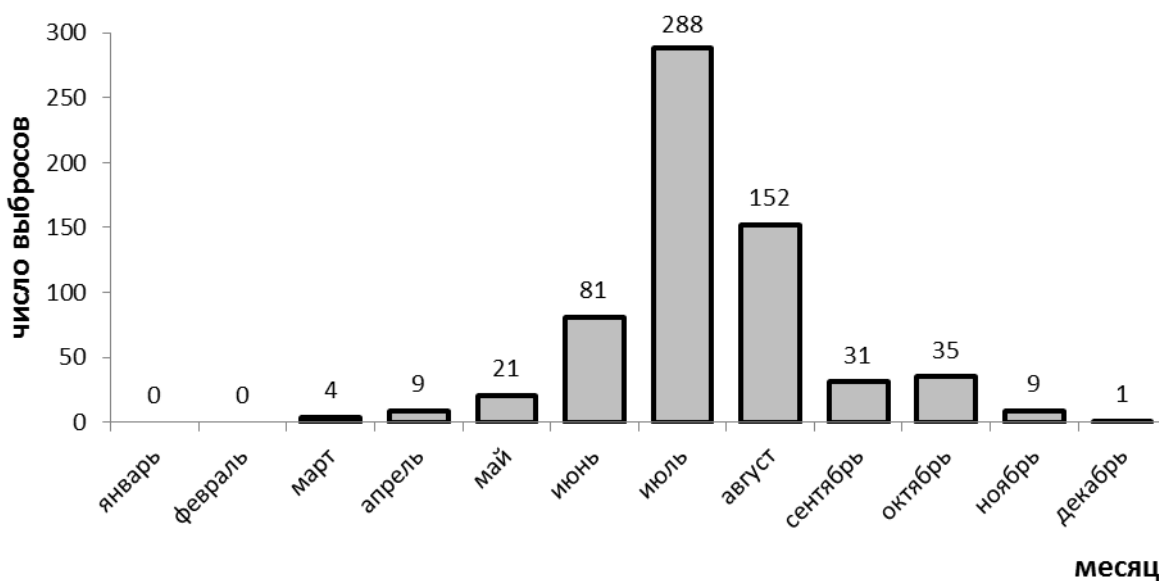


Рис. 4.15. Сезонность встречаемости морских свиней, найденных на побережье Азовского моря 1999-2013 годы.

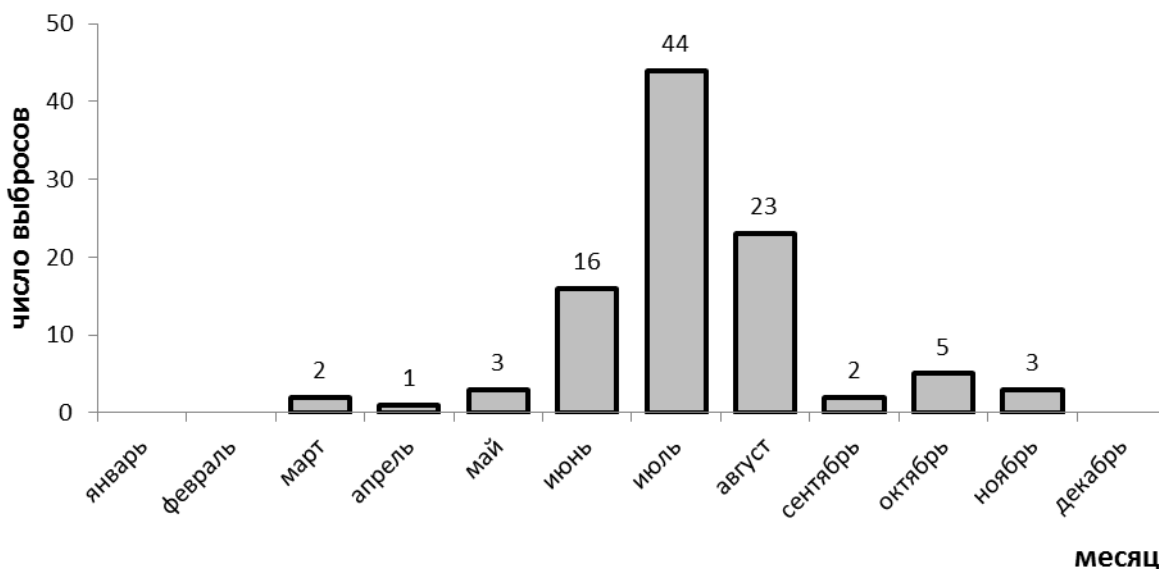


Рис. 4.16. Сезонность встречаемости морских свиней, найденных на побережье Азовского моря со следами гибели в орудиях рыболовства 1999-2013 годы.

Выбросы новорожденных регистрировались на протяжении четырехмесячного промежутка (30 мая-27 августа), причем, максимум находок приходится на июль (39 особей), с медианой 9 июля. Самые ранние находки сеголеток возрастом около двух месяцев были 1 июня. Таким образом, первые новорожденные появляются в начале апреля (см. также [92]), что соответствует началу сезона размножения. Пик выбросов сеголеток приходится на август (15 особей), с медианой 11 августа, через 33 дня после медианы выбросов новорожденных. Пик встречаемости находок взрослых самок выпадает на август (51 особь), а медиана на 26 июля – в промежутке между медианными значениями встречаемости новорожденных и сеголеток. Общее число взрослых самок (118) близко к общему числу новорожденных и сеголеток (100), что соответствует предположению о крайне низкой вероятности выживания детеныша вследствие гибели матери [145; 200; см. также Материалы и методы]. Максимум регистраций годовиков приходится на июль (41 особей), медиана – 13 июля (рис. 4.17).

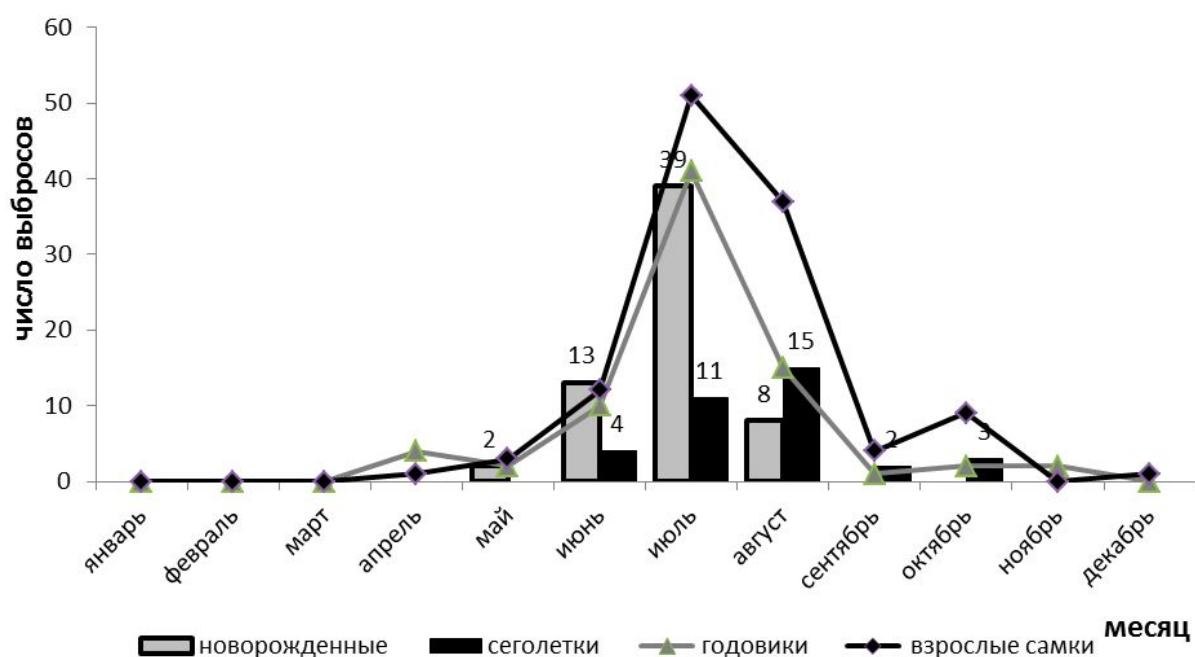


Рис. 4.17. Сезонность выбросов представителей различных возрастных групп в Азовском море.

Сезонность встречаемости особей, погибших в орудиях рыболовства, близка к сезонному распределению в общей выборке, и ее пик также выпадает на июль (38 особей), с медианой 17 июля. Примечательно, что максимум встречаемости мертвых морских свиней не совпадает с сезоном интенсивного лова, как официального, так и браконьерского, ни одного из промысловых видов рыб в Азовском море: камбалы-калкан *Psetta taeotica* (Pallas, 1814) катрана *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758, ската *Raja clavata* Linnaeus, 1758, сельди *Alosa taeotica* (Grimm, 1901) и осетровых (Acipenseridae). При этом, рыбный промысел в Азовском море отличается от черноморского: добыча калкана не является основным видом лова в донные жаберные сети. Судя по признакам прилова, морские свињи часто гибнут от попадания в сети из мононити; в наши дни Азовском море такие орудия лова используются при промысле осетровых, калкана, пиленгаса *Liza haematocheilus* (Temminck et Schlegel, 1845), сельди (*Alosa* sp.) и судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) наряду с традиционными, так называемыми «аханами» (самодельные плетеные крупноячеистые донные

сети). Известно, что осетровых в Азовском море добывают в основном весной и осенью во время их локальных миграций и на местах нагула [14; 27], наибольшие уловы пиленгаса и сельди приходятся на период с ноября по май [173], а пик лова камбалы – на март-май [27] (рис. 4.18).

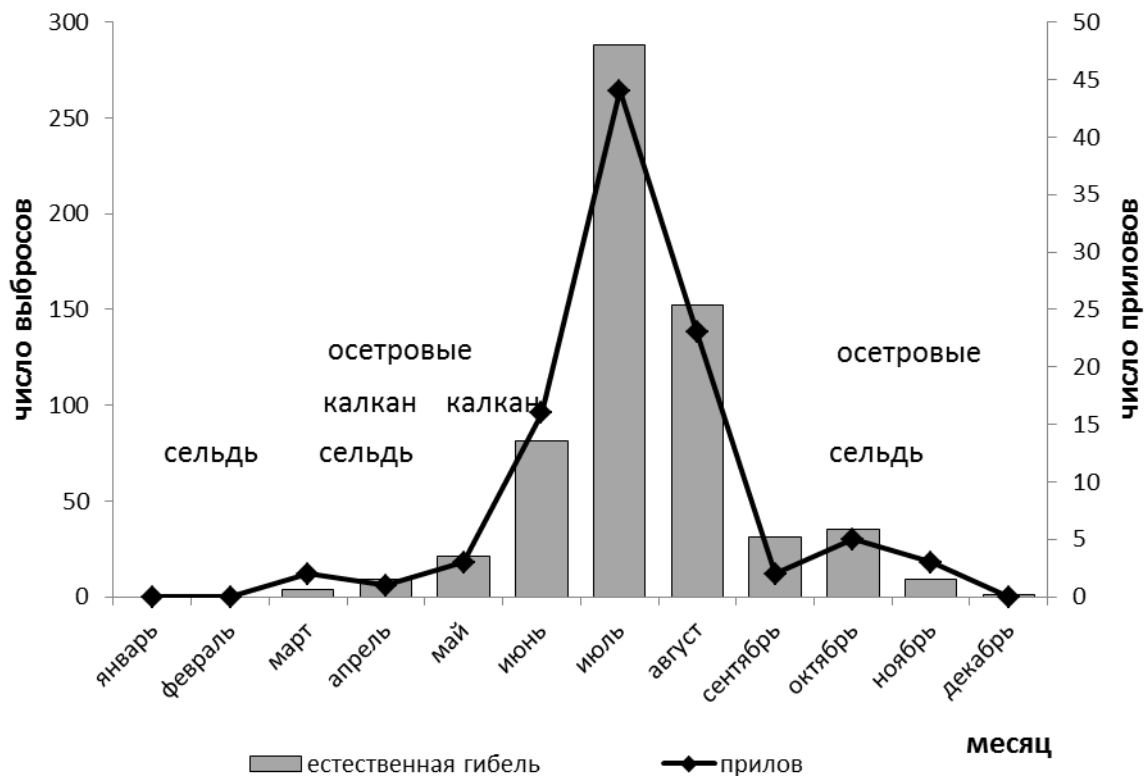


Рис. 4.18. Сезонность выбросов морской свиньи с указанием числа особей, погибших в орудиях рыболовства, а также сезоны вылова некоторых промысловых объектов.

В то же время, имеется прямая связь между пиками выбросов и сезоном размножения. Это хорошо видно из сравнения сезонных показателей в Азовском и Черном морях. В Азовском море и максимум появления новорожденных, и пик выбросов происходят на месяц позже, чем в Черном море. До сих пор существовало единое мнение [155; 184], что гибель морских свиней в сетях определяется исключительно величиной усилия в сезон лова камбалы-калкана, который в Черном море приходится на весенние месяцы, а браконьерским способом продолжается до июня. Однако на примере

Азовского моря хорошо видно, что это не так, поскольку максимум выбросов морской свиньи происходит намного позже, чем заканчивается интенсивный лов калкана.

Связь выбросов морских свиней с сезоном размножения в различных географических районах

Географический район, годы	Медианная дата пика выбросов	Медианная дата пика выбросов сеголеток/новорожденных	Источник
Азовское море, 1999–2013	21 июля	9 июля	Данное исследование
Азовское море, 1999–2003	13 июля	2 июля	[8]
Северная часть Черного моря, Каламитский залив, 2008–2013	27 июня	28 июня	Данное исследование
Северная часть Черного моря (воды Южного Крыма), 1997–1999	17 июня	17 июня	[62], [8]
Западная часть Черного моря, 2002–2011	конец июня; <i>май и июль</i>	–	[155]
Южная часть Черного моря, западное побережье Турции, 2003–2012	<i>июнь; 11-13 июня; конец июля</i>	<i>июнь или июль</i>	[182], [183], [185]

Таким образом, сезонный летний пик смертности морских свиней объясняется сезонностью биологии размножения. Возможно, он связан с сезонными особенностями пищевого поведения. С одной стороны, сезон

появления новорожденных соответствует переходу годовиков к самостоятельному образу жизни. Не имея достаточного опыта самостоятельного питания вблизи сетей, молодые морские свиньи подвергаются большему риску гибели. С другой стороны, чрезвычайно активное пищевое поведение свойственно лактирующим самкам из-за больших энергетических затрат на лактацию [201], что приводит к потере осторожности при питании у сетей. Кроме того, лактирующие самки чаще питаются относительно крупной донной рыбой (например, взрослыми бычками), поскольку такое питание более эффективно с точки зрения затрат усилий [72].

ГЛАВА 5. ФАКТОРЫ СМЕРТНОСТИ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ АЗОВСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ МОРСКОЙ СВИНЬИ

5.1. Оценка численности в 2001 году

Единственный авиационный учет численности морской свиньи в Азовском море был проведен 24-29 июля 2001 года украинско-российской экспедицией под руководством А. А. Биркуна и Д. М. Глазова [55]: вся акватория моря была обследована по стандартной методике линейно-трансектного учета [65] с помощью самолета, летевшего на высоте 200 м со средней скоростью 148 км/час. Вследствие этого учета была получена оценка численности, равная 2922 особи без учета поправки на $g(0)$, то есть, вероятность обнаружения животного на трансекте [156]. Значение этой поправки зависит от условий наблюдения высоты наблюдателя, волнения моря, глубины и прозрачности воды, видоспецифичного поведения животного. Однако впоследствии Ф. Хаммонд и др. [99] экспериментальным путем определили величину $g(0)$ для учетов морской свиньи в Северном море, которая составила 0,216. Принимая во внимание сильное сходство гидрологических условий Северного и Азовского морей и гидрометеорологических условий летнего периода, мы считаем допустимым применить это значение показателя $g(0)$ к Азовскому морю.

Таким образом, мы принимаем оценку численности морской свиньи в Азовском море в середине лета 2001 года равной

$$2922 / 0,216 = 13528 \text{ особей}$$

Эта оценка может быть использована как отправная точка для дальнейших расчетов.

5.2. Многолетняя динамика смертности по данным выбросов на побережье

На исследованном участке азовского побережья в 1999–2014 годах были зарегистрированы находки 652 особей (с учетом поправки на не найденных новорожденных – 690 особей). Таким образом, частота встречаемости выбросов с поправкой на новорожденных составила 1,31 особи на километр в год. Почти две трети из них (416 случаев) приходится на мыс Тархан. В этой выборке частота летних находок составляет 1,73 особи на километр в год.

Многолетняя динамика выбросов морской свиньи на побережье Азовского моря имеет положительный линейный тренд ($b = 2,17$ для 1999–2012 годов) (рис. 5.1). Максимум встречаемости погибших особей приходится на 2013 год. Сходная ситуация наблюдается для «подвыборки Тархан», где линия тренда имеет более пологий вид ($b = 0,89$) (рис. 5.2).

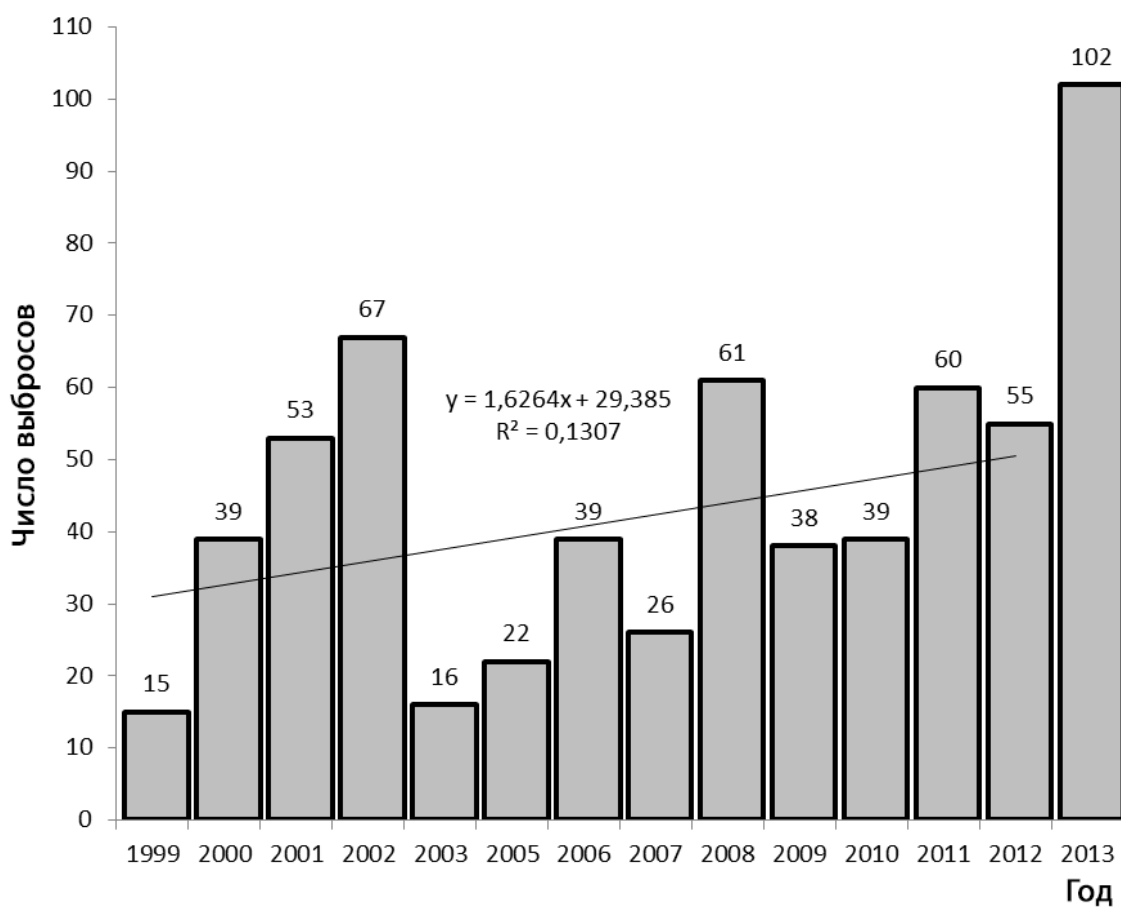


Рис. 5.1. Динамика выбросов морской свиньи в Азовском море с указанием линейного тренда, 1999-2013 годы.

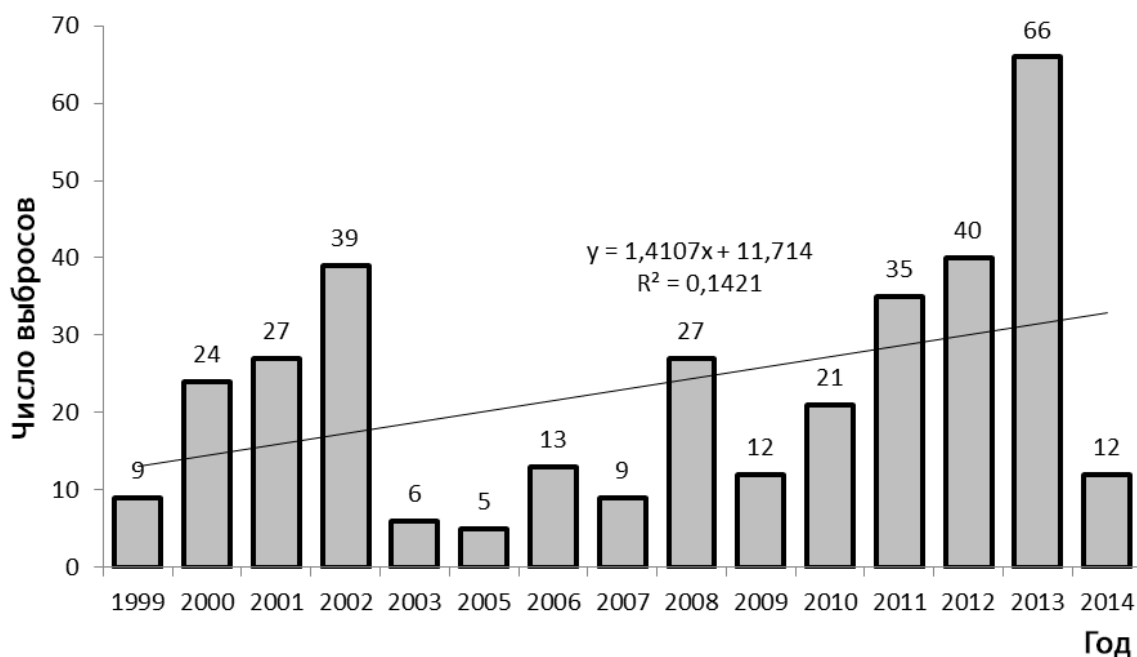


Рис. 5.2. Динамика выбросов морской свиньи в Азовском море («подвыборка Тархан») с указанием тренда, 1999-2013 годы.

В качестве сравнительного объекта для изучения динамики численности рассмотрена азовская хамса. Азовская хамса, наряду с атериной, является важным кормовым объектом морской свиньи в период ежегодных миграций через Керченский пролив и составляет подавляющее большинство в содержимом желудков морских свиней в эти сезоны [30].

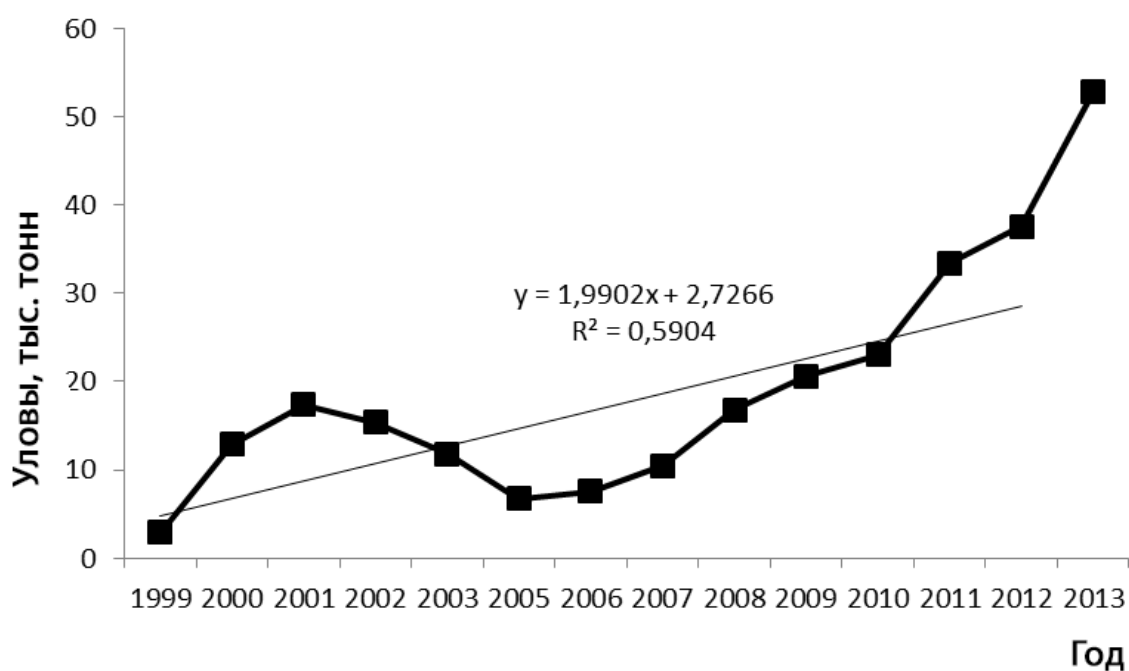


Рис.5.3. Динамика вылова хамсы с указанием тренда, 1999-2013 годы.

Ежегодная динамика выбросов и вылова хамсы («подвыборка Тархан») демонстрируют высокий показатель корреляции Спирмана между собой ($r = 0,78$, $p = 0,001$) (рис. 5.3), значения которого возрастают при удалении тренда ($r = 0,81$, $p = 0,000$). Для промежутков 2000-2002 годов и 2011-2013 годов характерен период увеличения уловов хамсы и числа выбросов морских свиней, в то время как в 1999 году и 2003-2010 годах зафиксирован спад этих показателей. В 1999-2005 годах отмечено отставание зависимости числа выбросов морских свиней от улова хамсы на 1 год. Например, максимум вылова хамсы за этот временной промежуток приходится на 2001 год, а максимум выбросов морской свињи – на 2002 год. Однако с 2006 год. оба индикатора изменяются синхронно (за исключением 2008 года, где число выбросов значительно превышает уровень предсказанного трендом) (рис. 5.4).

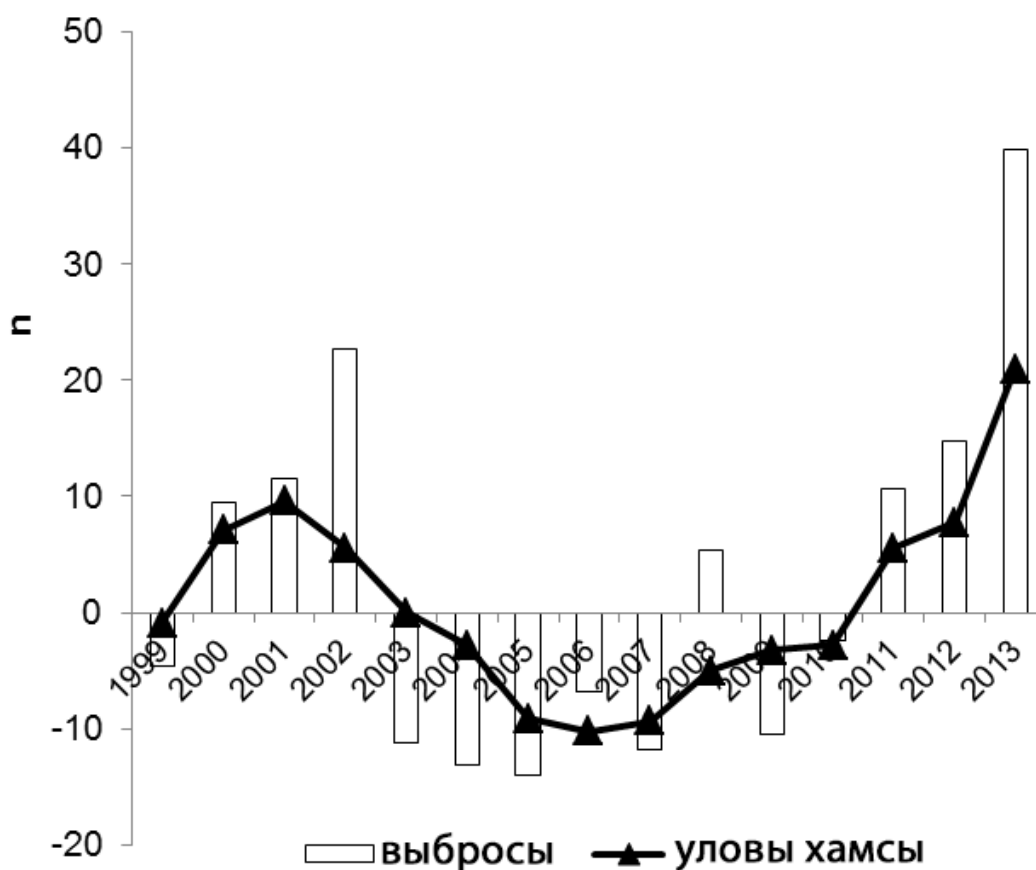


Рис. 5.4. Корреляция выбросов морской свиньи и уловов хамсы после удаления тренда, 1999-2013 годы (уловы хамсы в тысячах тонн).

После удаления тренда динамика ежегодных уловов хамсы описывается простой косинусоидой с периодом 11,81 года ($R^2 = 0,92$, $p = 0,000$). Эта кривая предполагает максимум уловов в 2013 году. В то же время, динамику выбросов описывает более сложная функция с двумя периодами, один из которых ($T_1 = 11,81$ года) взят из простой косинусоиды динамики уловов хамсы, а другой равен $T_2 = \frac{1}{2} T_1$. Результирующая функция хорошо отражает наблюдаемую корреляцию с динамикой выбросов ($R^2 = 0,86$, $p = 0,02$), при этом максимумы приходятся на 2001-2002 годы и 2008 год, а минимумы – на 2004-2005 годы. и 2009 год; а также с высокой точностью предсказывает максимум в 2013 году и значительный спад к 2014 году. (рис. 5.5).

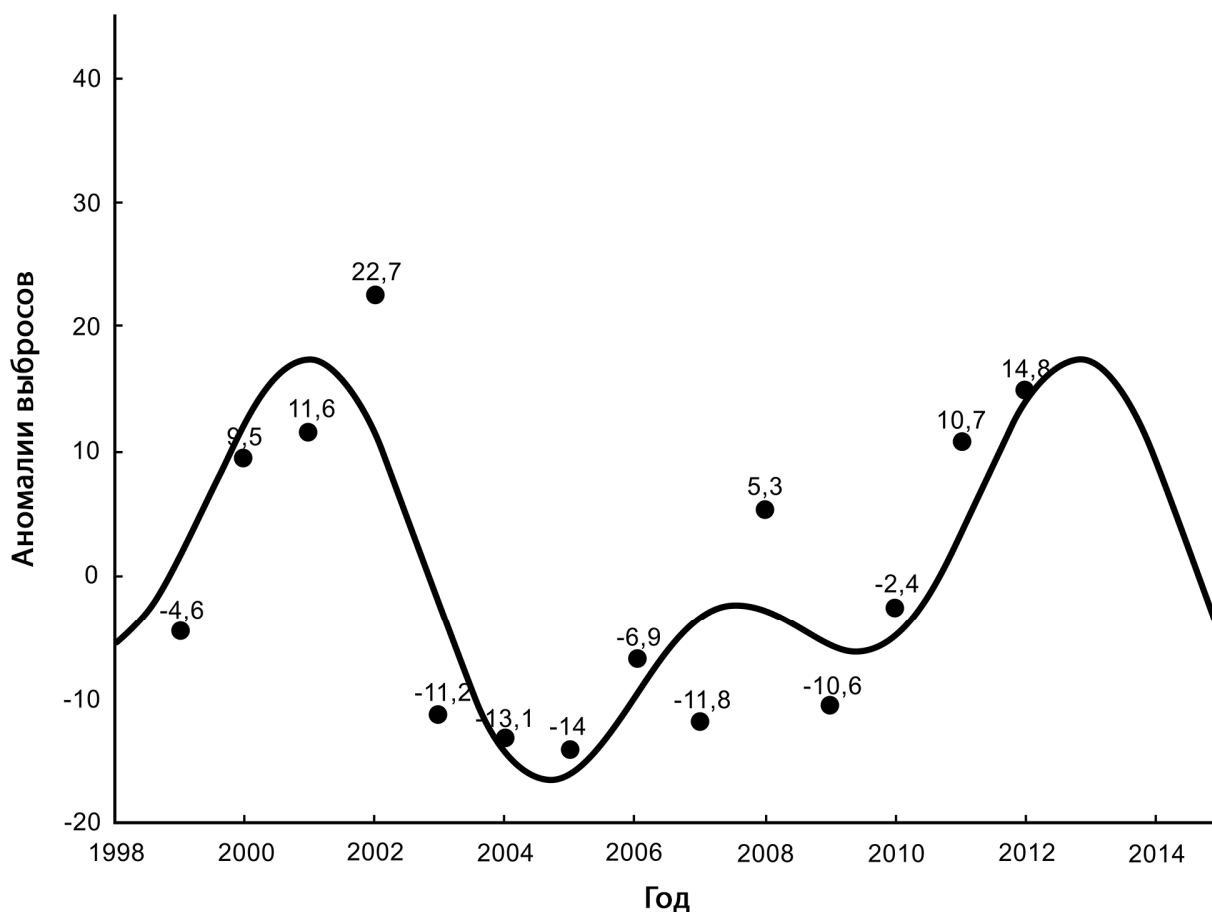


Рис. 5.5. Косинусоидная функция с периодами 12 и 6 лет, описывающая ежегодную корреляцию выбросов морской свиньи («подвыборка Тархан») по отношению к аномалии выбросов.

Восходящий тренд в динамике уловов хамсы непосредственно связан с общим увеличением запаса хамсы и других рыб, который наблюдается с 1999 года [33]. В целом, это отражает восстановление экосистемы Азовского моря после продолжительного кризиса, вызванного комплексом факторов: к примеру, изменением режима рек и интенсивным рыболовством [116; 196]. Однако пик падения приходится на 1989-1999 годы – годы вселения гребневика *Mnemiopsis leidyi* [5], – которое привело к катастрофическому падению численности зоопланктона и запаса хамсы [33; 35; 196], а также массовой смертности морской свиньи в Черном море в 1989 и 1990 годах [2; 4]. Этот период завершился с момента вселения гребневика-хищника *Beroe*

ovate, впервые обнаруженного в Азовском море в 1999 году [35] и интенсивно распространившегося с 2005 года [33; 194]. В это же время начали резко возрастать (по отношению к концу 1990-х годов [36; 37] запасы некоторых рыб, являющихся важными кормовыми объектами морской свиньи [30]: азовской хамсы, азовского бычка (в основном, одного из самых многочисленных видов – бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*).

Таким образом, динамика выбросов морской свиньи отражает, как минимум, два цикла – 5-6 летний и 11-12 летний. 12-летний цикл выражен наиболее явно и хорошо соответствует динамике уловов азовской хамсы. 5-6 летний цикл выражен слабее и не соответствует динамике рыбных запасов.

Вопрос о том, может ли динамика выбросов служить в качестве популяционного индекса, позволяющего оценить некоторые популяционные параметры, является дискуссионным. Так, возможные источники ошибок при проведении учета, то есть, в нашем случае, при оценке смертности по находкам выбросов на берегу – это фактор субъективности поиска, влияние окружающей среды и биологические свойства объекта исследования [65].

Число сообщений о выбросах китообразных может быть описано как функция следующих параметров:

Частота выбросов · *Частота находок*

где *Частота выбросов* – это функция

Смертность · *Плавучесть* · *Условия дрейфа тел*

В этом описании плавучесть – это мера, определяющая число и долю дрейфующих тел, а условия дрейфа – это комплекс факторов, обеспечивающих вынос тел на берег.

Как правило, на использование сведений о выбросах в оценке смертности отрицательно влияют низкая частота выбросов вследствие низкой плавучести, неблагоприятных условий дрейфа и большого расстояния до берега и низкая частота находок вследствие освоенности пляжей

человеком, быстрого разложения трупов и недостаточных поисковых усилий. То есть, по классификации Бакленда и др. [65] речь идет преимущественно о влиянии окружающей среды и субъективности поиска.

В случае с южным побережьем Азовского моря все эти факторы нейтрализованы. Так, субъективность поиска преодолевается личным участием исследователей, воздействие местных жителей – переносом поисковых усилий на ненаселенные участки, скорость разложения и переноса остатков – поиском на абразионных побережьях в период минимальной активности волн и ветра. Таким образом, мыс Тархан в летний период идеально удовлетворяет требованиям учета.

Высочайшая частота выбросов на южном азовском побережье – одна из рекордных в мировом масштабе: в частности, она в 3-23 раза выше, чем в разных районах северной Атлантики [150], а на мысе Тархан она в полтора раза выше, чем в среднем по побережью. Примечательно, что в некоторых районах Черного моря она еще выше – например, на северо-западном побережье Турции она может достигать до 2,3 особи на километр в год [185].

Столь высокая частота выбросов отчасти объясняется режимом ветров и течений в мелководном замкнутом бассейне [16; 25], а также высоким уровнем гибели в орудиях рыболовства. Азовское море мелководно (средняя глубина – 7 метров, максимальная – 14 метров), летом прогревается более чем до 25°C; в июле-августе господствующие ветры – северного, северо-восточного и северо-западного направления [25]. Средняя скорость поверхностного течения в центральной части моря – 0,14 м/с при северном ветре 5 м/с и 0,42 м/с при 10 м/с [16], то есть, 12-36 км в день. То есть, труп из центральной или восточной части моря, дрейфующий по траектории, прогнозируемой А. В. Ивановым и др. [16], достигнет мыса Тархан за 3–8 дней при умеренной скорости ветра. За это время труп не успевает разложиться (раздел 4.3), и, следовательно, условия дрейфа не влияют на частоту летних выбросов при скорости ветра более 5 м/с.

В целом, трупам морских свиной свойственна положительная плавучесть [119]; исключение составляет некоторое количество взрослых животных, погибших в теплое время года в результате истощения от болезней [18]. При этом, уже через несколько часов труп начинает разлагаться и всплывать на поверхность; солоноводная среда замедляет этот процесс, а повышение температуры – ускоряет, так что труп всплывает на поверхность в течение 1-2 дней. Обычно большинство трупов млекопитающих плавают на поверхности в условиях теплого соленого мелководья, а в замкнутых водных бассейнах трупы, как правило, прибывает к берегу прежде, чем они разложатся [97]. Южная часть Азовского моря идеально удовлетворяет этим условиям.

Таким образом, есть все основания полагать, что в южной части Азовского моря частота выбросов морской свиной отражает смертность в популяции.

5.3. Динамика демографических показателей

Продолжительность жизни морских свиной в азовской популяции последовательно снижается на протяжении периода исследований недавних лет. Старейшее животное возрастом 20 лет было найдено в 2001 году [92], в 2008 году было найдено животное возрастом 14 лет, а с тех пор возраст азовских особей в нашем исследовании не превышал 12 лет. Особенно явно снижение продолжительности жизни самцов азовской популяции. Самцы возрастом 12 лет и старше не встречались с 2003 года, последний самец возрастом 11 лет был встречен в 2008 году, 10 лет – в 2010 году. В 2011-2013 годах половозрелые самцы составили лишь 5% найденных животных.

Параметры демографических моделей для азовских популяций 2000-2002 и 2006-2008 годов приведены в таблице 5.1.

Основные параметры демографических моделей для азовской популяции в
2000-2002 и 2006-2008 годах

Параметр	Азовское море, 2000- 2002 годы	Азовское море, 2006- 2008 годы
a_1	0,2896	0,6954
a_2	0,053	0,0258
a_3	0,0364	0,0093
b_1	1,688	1,96
b_3	0,1924	0,4
D	0,3707	0,077
E	0,1192	0,089
F	1,746	2,646
t_0	0,3419	0,6067
r_{nat}	0,0403	0,0297
r	-0,2275	-0,0417
eps	-0,02678	-0,071
$m(4)$	0,6212	0,6098
$m(5+)$	0,9493	0,9432
γ	0,2524	0,3234

Примечание. a, b – коэффициенты модели Сайлера, D, E, F, t_0 – дополнительные параметры гибели в орудиях рыболовства, r_{nat} – естественная скорость роста популяции, eps – доля животных, гибнущих в орудиях рыболовства, m – плодовитость, γ – вероятность выброса животного, погибшего от естественных причин, по отношению к выбросу животного, погибшего в сетях.

Возрастная структура и демография азовской популяции в 2000-2002 годах несколько отличалась от состояния в 2011-2013 годах. Как и более позднее состояние (раздел 4.2), она может быть описана посредством байесовского оценивания на основе модели Сайлера [145]. В таблице 5.1 приведена сводка основных демографических параметров.

Демографическая таблица для азовской популяции морской свиньи (2000-2002 годы)

Возраст, годы	$l(x)$	l_{nat}	$d(x)$	d_{nat}	$q(x)$	q_{nat}
0	1	1	0,487	0,275	0,48743	0,27483
1	0,513	0,725	0,202	0,095	0,39412	0,13092
2	0,311	0,63	0,117	0,065	0,37423	0,10422
3	0,194	0,565	0,072	0,061	0,37044	0,10683
4	0,122	0,504	0,045	0,058	0,37109	0,1165
5	0,077	0,446	0,029	0,058	0,37431	0,1291
6	0,048	0,388	0,018	0,056	0,38024	0,14411
7	0,03	0,332	0,012	0,054	0,38921	0,16166
8	0,018	0,278	0,007	0,05	0,40151	0,182
9	0,011	0,228	0,005	0,047	0,41737	0,20537
10	0,006	0,181	0,002	0,042	0,43695	0,23197
11	0,004	0,139	0,002	0,036	0,46034	0,26191
12	0,002	0,103	0,001	0,031	0,4875	0,29522
13	0,001	0,072	0,0005	0,024	0,51829	0,33178
14	0,0005	0,048	0,0003	0,018	0,5524	0,3713
15	0,0002	0,03	0,0002	0,012	0,58936	0,41337
16	0	0,018	0	0,008	0,62855	0,45737
17	0	0,01	0	0,005	0,66922	0,5026
18	0	0,005	0	0,003	0,71055	0,54825
19	0	0,002	0	0,0011	0,75168	0,59347
20	0	0,0009	0	0,0006	0,79178	0,63745
21	0	0,0003	0	0,0003	0,83011	0,67949

Примечание. Основные демографические параметры: $l(x)$ – общая выживаемость, l_{nat} – естественная выживаемость, $d(x)$ – общая смертность, d_{nat} – естественная смертность, $q(x)$ – удельная выживаемость, q_{nat} – естественная удельная выживаемость

Как и в последующие годы, максимальные значения общей $d(x)$ и естественной смертности d_{nat} приходились на первый год жизни, до возраста 1 года доживали 51% морских свиной азовской популяции. Естественная смертность d_{nat} для азовской популяции 2000-2002 годов падала резко к двум годам, а затем, в отличие от 2011-2013 годов, изменялась без выраженных пиков, относительно плавно снижаясь к старшим возрастам (рис. 5.6). Особенно хорошо эти различия видны при сравнении естественных показателей, без учета влияния гибели в сетях. В 2000-2002 годах практически не выражено снижение смертности после первого года жизни, в то время как в 2011-2013 годах хорошо заметно снижение смертности в возрасте 2-4 года, которое сменяется резким повышением смертности в 5-10 лет. Удельная смертность в 2000-2002 годах, напротив, с 4 лет росла плавно, и по естественным показателям (без влияния прилова) ее тренд приближался к линейному, напоминая популяцию северо-восточной части Черного моря. В последующие же годы удельная смертность во взрослом возрасте быстро возрастала с экспоненциальной зависимостью (рис. 5.6).

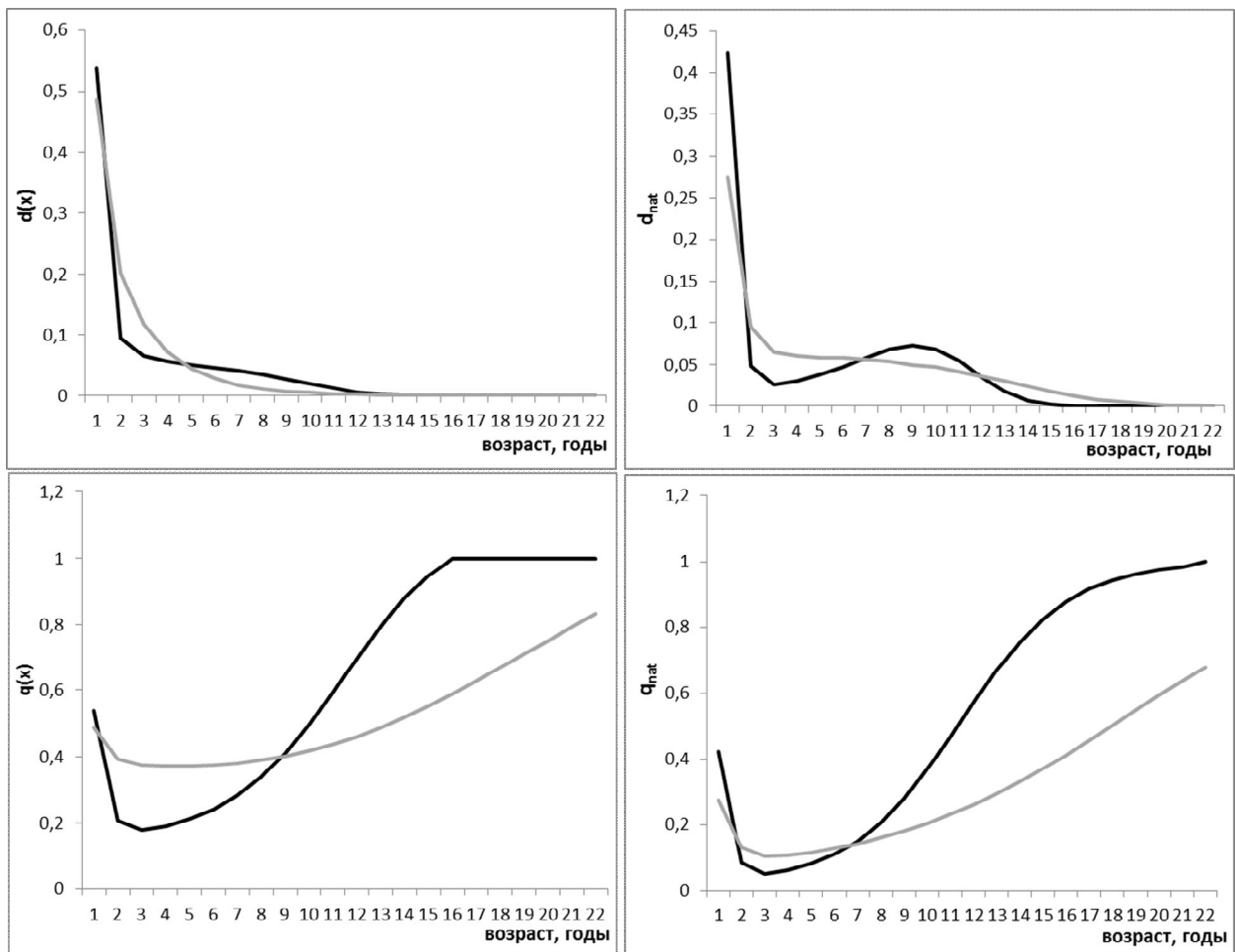


Рис. 5.6. Кривые общей смертности $d(x)$ и естественной смертности d_{nat} , удельной смертности $q(x)$ и естественной удельной смертности q_{nat} для азовской популяции в 2000-2002 годах (серым) и 2011-2013 годах (черным).

Такая динамика демографических показателей свидетельствует о том, что популяция уже в 2000-2002 годах находилась под давлением интенсивной эксплуатации в виде случайной гибели в орудиях рыболовства, а между 2002 и 2011 годами произошел достаточно длительное снижение приловов, что привело к восстановлению «ковшеобразной» структуры кривой смертности, что хорошо видно на графике изменения d_{nat} . В то же время, видно и то, что по состоянию на 2011-2013 годы популяция была истощена существенно сильнее, чем десятилетием ранее: продолжительность жизни упала, а смертность достигла очень высоких показателей.

Демографические показатели в период 2006-2008 годов хорошо иллюстрируют переходные тенденции в популяционной динамике (таблица 5.3). С одной стороны, интенсивность гибели в сетях значительно ниже, чем в предыдущие и последующие годы, что сказывается на увеличении выживаемости во взрослом возрасте. В частности, кривая выживаемости l_x в эти годы по форме ближе к относительно благополучной крымско-кавказской популяции, чем в азовской популяции в периоды 2000-2002 и 2011-2013 годов (рис. 5.8). В то же время кривые естественной выживаемости l_{nat} и удельной смертности q_x по форме почти идентичны кривым 2011-2013 годов, что отражает неблагоприятное состояние популяции после действия фактора гибели в сетях в предыдущие годы (рис. 5.7).

Таблица 5.3

Демографическая таблица для азовской популяции морской свиньи (2006-2008 годы)

Возраст, годы	$l(x)$	l_{nat}	$d(x)$	d_{nat}	$q(x)$	q_{nat}
0	1	1	0,48209	0,42212	0,48209	0,42212
1	0,51791	0,57788	0,09703	0,06988	0,18734	0,12093
2	0,42088	0,508	0,05394	0,02885	0,12817	0,0568
3	0,36694	0,47914	0,04661	0,02649	0,12702	0,05529
4	0,32033	0,45265	0,0442	0,0304	0,13799	0,06716
5	0,27613	0,42225	0,04299	0,03641	0,15569	0,08622
6	0,23314	0,38584	0,0423	0,04379	0,18145	0,1135
7	0,19083	0,34205	0,04155	0,05176	0,21774	0,15132
8	0,14928	0,29029	0,03986	0,05867	0,267	0,20211
9	0,10942	0,23162	0,03621	0,06196	0,33092	0,26749
10	0,07321	0,16967	0,02997	0,05892	0,4093	0,34728
11	0,04325	0,11074	0,02159	0,04856	0,49918	0,43851
12	0,02166	0,06218	0,01288	0,03329	0,59477	0,53538
13	0,00878	0,02889	0,00604	0,01822	0,68864	0,63047
14	0,00273	0,01068	0,00211	0,00765	0,77391	0,7169
15	0,00062	0,00302	0,00062	0,00302	0,84602	0,79013
16	0	0	0	0	0,90339	0,84856
17	0	0	0	0	0,94681	0,893
18	0	0	0	0	0,97842	0,94882
19	0	0	0	0	1	0,96508
20	0	0	0	0	1	0,97631
21	0	0	0	0	1	0,98399

Примечание. Основные демографические параметры: $l(x)$ – общая выживаемость, l_{nat} – естественная выживаемость, $d(x)$ – общая смертность, d_{nat} – естественная смертность, $q(x)$ – удельная выживаемость, q_{nat} – естественная удельная выживаемость

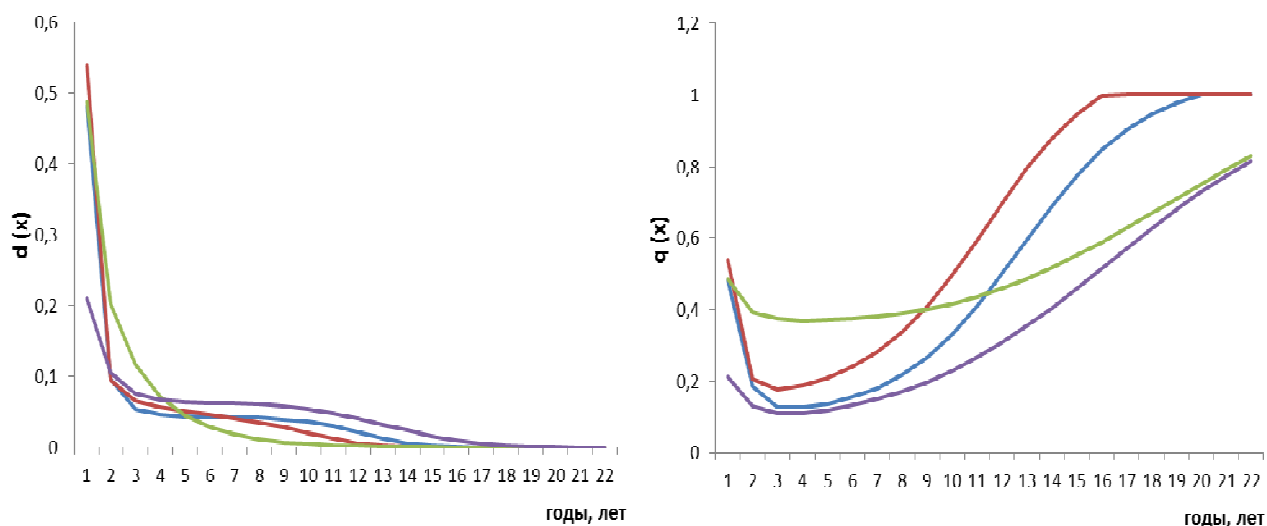


Рис. 5.7. Кривые общей d_x и удельной q_x смертности для азовской популяции 2000-2002 годов (зеленая линия), 2006-2008 годов (синяя линия), 2011-2013 годов (красная линия) и черноморской популяции 2011-2012 годов (фиолетовая линия).

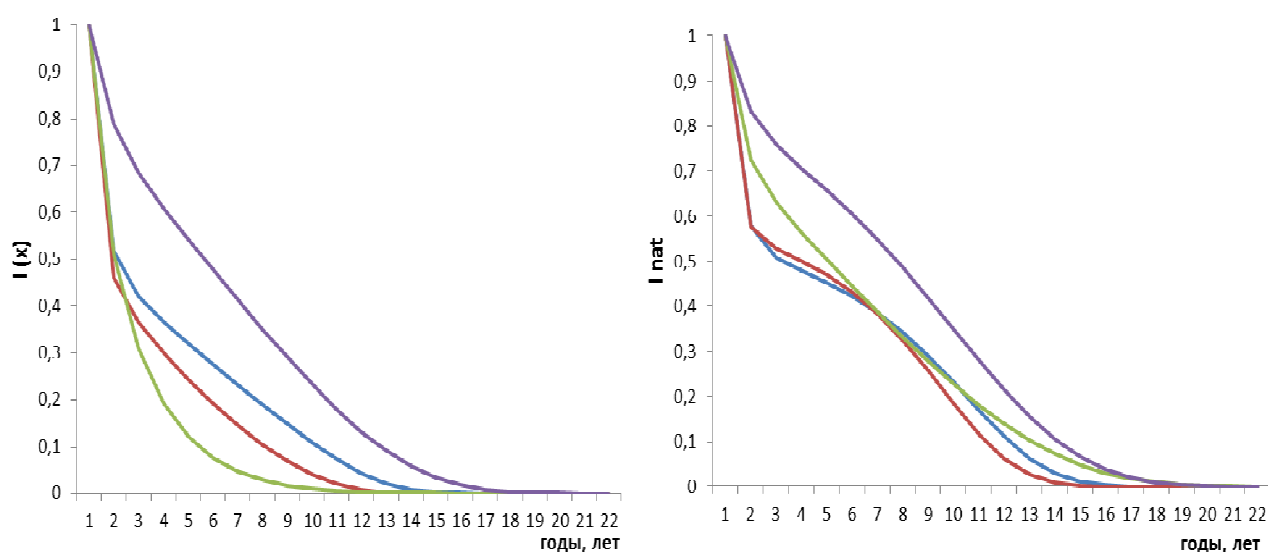


Рис. 5.8. Кривые общей l_x и естественной l_{nat} выживаемости для азовской популяции 2000-2002 годов (зеленая линия), 2006-2008 годов (синяя линия), 2011-2013 годов (красная линия) и черноморской популяции 2011-2012 годов (фиолетовая линия).

Сходная картина наблюдается при анализе многолетнего распределения по когортам, которое представлено на рисунках 5.8 и 5.9 в двух вариантах – с учетом и без учета новорожденных. Это сочетание позволяет составить представление о когортах нескольких лет до начала исследований (по данным без учета новорожденных) и о когортах, лишь частично охваченных исследованием (2008-2013 годы). Численность когорт испытывает существенные колебания: так, например, когорты 1999-2002 и 2006-2008 годов рождения обильны, а 1995, 1998, 2003, 2005 и 2009-2010 – относительно малы, причем численность последовательных когорт в период исследования может колебаться в полтора раза, а в когортах 1990-х годов рождения видны следы катастрофических падений численности (например, в 1995 году). Однако в целом в течение 2000-х годов заметна тенденция к снижению среднего размера когорт – то есть, к уменьшению пополнения популяции.

Динамика выбросов и динамика размера когорт проявляют тенденции к сходимости. Так, многочисленные когорты 2002 и 2008 годов рождения соответствуют максимумам гибели в эти годы, что объяснимо: чем больше новорожденных, тем больше их естественная гибель. Интересно, что интервал между этими максимумами составляет около 6 лет, то есть он близок к рассчитанной нами продолжительности поколения. Возможно, это обстоятельство объясняет наблюдаемые нами 5-6 летние циклы в динамике выбросов на побережье. Можно предположить, что динамика размера когорт обусловлена историческими причинами и является отражением давних событий массовой гибели в родительских поколениях.

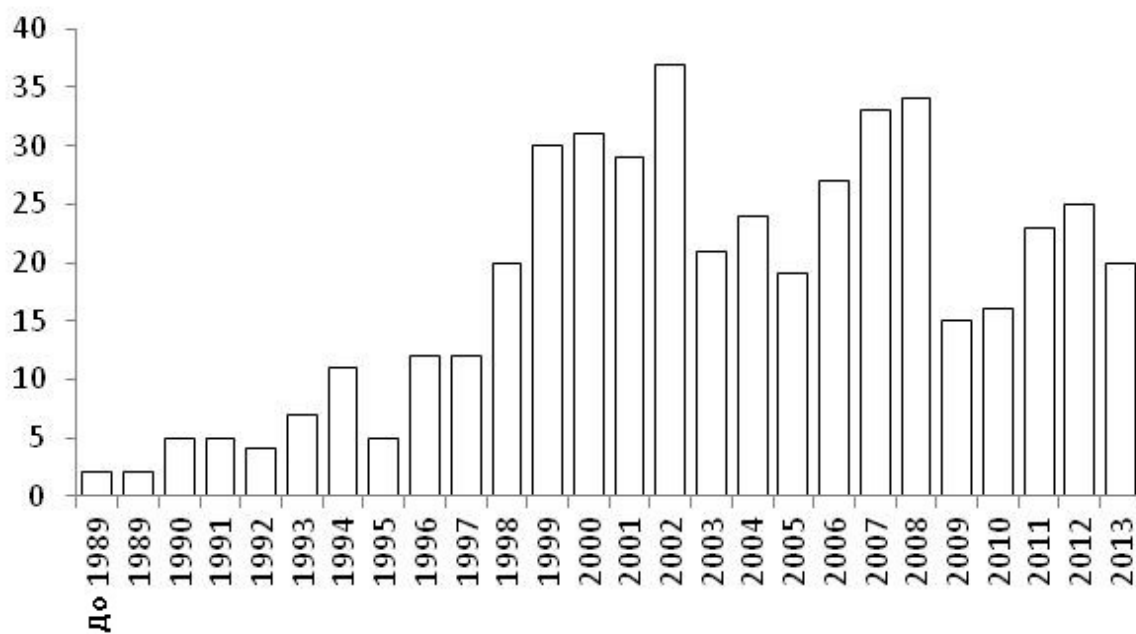


Рис. 5.8. Распределение морских свиней по когортам (годам рождения), новорожденные с поправкой на встречаемость находок.

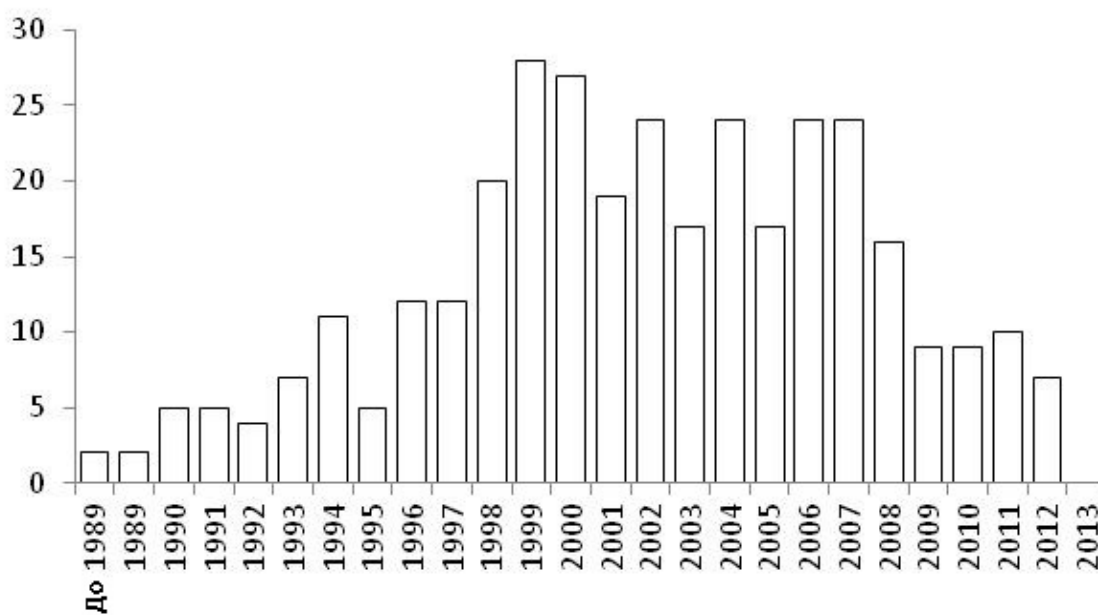


Рис. 5.9. Распределение морских свиней по когортам (годам рождения) без учета новорожденных.

На этом фоне примечательно изменение общих показателей рождаемости и смертности по данным демографических моделей. Общая естественная рождаемость в условиях отсутствия прилова в 2000-2002 годах составляла 17,7% общей численности, а в 2011-2013 годах – 20,5%, а изолированная естественная смертность, соответственно, – 13,7 и 18,3%. Таким образом, в течение десятилетия произошли незначительный рост рождаемости и несколько большее увеличение естественной смертности. Однако непосредственно в периоды, по которым рассчитаны модели, динамика популяции не соответствовала естественным демографическим процессам, поскольку находилась под сильным влиянием фактора гибели в орудиях рыболовства.

5.4. Влияние гибели в орудиях рыболовства на демографические показатели

Общий вклад случайной гибели в орудиях рыболовства в изменение численности азовской популяции в 2000-2002 годах составлял 26,8%. Таким образом, с учетом естественного прироста ежегодное падение численности популяции составляло 22,8%. При этом общая смертность была равна 24,7% от общей численности, а рождаемость – 1,9%. Отсюда следует, что сильнейшее падение численности было обусловлено не только ростом смертности, но и 10-кратным падением рождаемости за счет изъятия молодых и половозрелых самок. Удельная промысловая смертность вследствие прилова превышала удельную естественную смертность во всех возрастных классах от 1 до 9 лет, в том числе, в возрасте 1-5 лет – в 2-2,5 раза. Максимум воздействия приловов приходился на возрастные классы 1 и 2 года. Это означает, что последствия изъятия молодых животных в виде отсутствия их вклада в размножение становились заметны уже через 1-2 года. Помимо этого, существенное изъятие новорожденных вследствие гибели матерей (вклад удельной промысловой смертности в гибель возрастного класса 0 – 44%) привело к значительному падению рождаемости

в следующем поколении. Источником этого сильнейшего фактора смертности был браконьерский промысел осетровых, почти полностью истребивший природные популяции этих видов. Момент начала и, соответственно, общая продолжительность такого интенсивного давления неизвестны – вероятно, большое число приловов было и ранее, в 1990-х годах. В итоге на фоне общего восстановления биологических ресурсов Азовского моря и увеличения рождаемости по сравнению с более ранним периодом (когорта 1999 года рождения без учета новорожденных больше когорты предыдущего года в 1,4 раза) популяция морской свиньи уменьшалась. Таким образом, рост числа выбросов в этот период свидетельствовал об увеличении гибели в сетях.

Одно из косвенных подтверждений этого процесса – доля приловленных животных в выбросах на берегу. При этом следует учитывать, что вероятность выброса приловленного животного, выражаемая коэффициентом γ , была в 4 раза выше, чем не приловленного – то есть, если вклад прилова в смертность составляет 50%, то в выбросах будет 80% приловленных зверей, при вкладе 75% - доля в выбросах составит 93%. Так, когорта 2001 года рождения была в 1,5 раза больше, чем когорта 2005 года рождения, и, соответственно, естественная смертность в эти годы ожидалась пропорциональной рождаемости, то есть, размеру когорт. В 2005 году летом на мысе Тархан было найдено 6 особей, все без признаков прилова, а в 2001 году – 36. Из них, согласно демографической модели, при 44% вкладе прилова в общую смертность, в выбросах оказывается 75% приловленных зверей (то есть, 27 особей), а погибших от естественных причин – 9 особей, то есть, в полном соответствии с размером когорт. Эмпирически же оцененные доли выброшенных животных с явными признаками прилова (для тех случаев, когда состояние разложения позволяло оценить их наличие или отсутствие) в разные годы при интенсивном прилове колебались от 25 до 72%, что говорит о постоянном недоучете этого фактора при полевом исследовании.

С 2003 года число выбросов резко упало, что совпало со снижением интенсивности браконьерства вследствие истощения запасов осетровых. В 2005 году встречаемость выброшенных животных достигла абсолютного минимума за годы наблюдений ($n = 6$); при этом не было зарегистрировано ни одной находки с признаками гибели в сетях. С 2006 года число выбросов и приловов стало нестабильно расти, а в 2009-2010 годах пошло на спад.

В 2011-2013 годах был отмечен рекордный максимум выбросов. В 2013 году произошла вспышка массовой гибели от неизвестных причин, что привело к выбросу 96 животных на мысе Тархан. Однако, как показывает демографическая модель, вклад прилова в падение численности в эти годы был очень велик и составлял 15,5% ежегодно, приводя к общему снижению численности 13,3% в год. Общая ожидаемая рождаемость в отсутствие прилова составляла 20,5% в год, наблюдаемая рождаемость – 7,3%, то есть, прилов приводил к 65% снижению рождаемости. Смертность под действием прилова незначительно выросла с 18,4 до 20,6%. Таким образом, давление прилова на популяцию в эти годы, как и десятилетием ранее, в первую очередь заключалось в изъятии самок. В эти годы максимум риска гибели пришелся на половозрелых самок в возрасте первых родов – 4 года. Возможно, это связано с недостаточной адаптацией к присутствию большого числа сетей, поскольку в предыдущие годы давление прилова было меньше. Удельная промысловая смертность превышала удельную естественную в возрасте от 1 до 5 лет, в том числе в возрасте 2-3 года – в два раза.

Гибель в орудиях рыболовства объясняет снижение продолжительности жизни и доли самцов на протяжении периода исследований. Среди зарегистрированных нами животных с признаками гибели в сетях в возрасте 1 и 2 года преобладают самцы, их число в 2,2 раза превышает число самок в этих возрастных группах, то есть повышение смертности молодых животных при переходе к самостоятельному образу жизни из-за попадания в сети в первую очередь затрагивает самцов. Возможно, это связано с половыми различиями в пищевом поведении в этом

возрасте. По этой причине до взрослого возраста доживает лишь малая доля самцов (см. раздел 4.1.).

Примечательно, что периоды увеличения интенсивности гибели в орудиях рыболовства совпадают с ростом уловов и, соответственно, запаса хамсы (в частности, это относится к 2000-2002 и 20011-2013 годам). Вероятно, в этих условиях запас хамсы следует рассматривать как экологический индикатор общего состояния экосистемы, в том числе ихтиофауны, включая виды рыб, которых добывают донными жаберными сетями и сетями из мононити. Иными словами, рост обилия хамсы косвенно отражает увеличение запаса других объектов рыболовства, что ведет к повышению уловов и промыслового усилия.

Таким образом, влияние прилова на азовскую популяцию долговременно и в некоторые годы очень сильно, но в долгосрочной перспективе оно неравномерно. Это отчасти объясняет кажущееся противоречие между оценками численности и прилова в некоторых районах Черного моря [57; 58], когда согласно оценкам числа приловов, популяция должна неизбежно вымереть в течение нескольких лет, однако этого не происходит. Тем не менее, нестабильность популяционной динамики в таких районах, с учетом возможных событий массовой гибели по разным причинам, ставит эти популяции под угрозу вымирания.

5.5. Динамика численности в 2001-2012 годах

Оценка динамики численности проведена с использованием данных рождаемости и смертности, полученных в демографических моделях. Приведенная схема включает в себя два допущения, обуславливающих консервативную оценку изменения численности. Предполагается, что, во-первых, в 2003-2005 годах прилов отсутствовал, и численность популяции изменялась в соответствии с динамикой естественных демографических показателей по модели 2000-2002 годов; а, во-вторых, в 2009-2010 годах

прилов был таким же, как в 2006-2008 годах, то есть численность популяции снижалась на 3% в год.

В результате действия факторов смертности, в том числе высокой доли прилова (15,5%), численность популяции в 2011-2012 годах снижалась на 13,4% в год, при этом, естественный прирост составлял 2,1%. В итоге, в течение 12 лет в 2001-2012 годах численность азовской популяции упала в 2,2 раза (рис. 5.10) – по оценочным данным, с 13528 до 6105 особей.

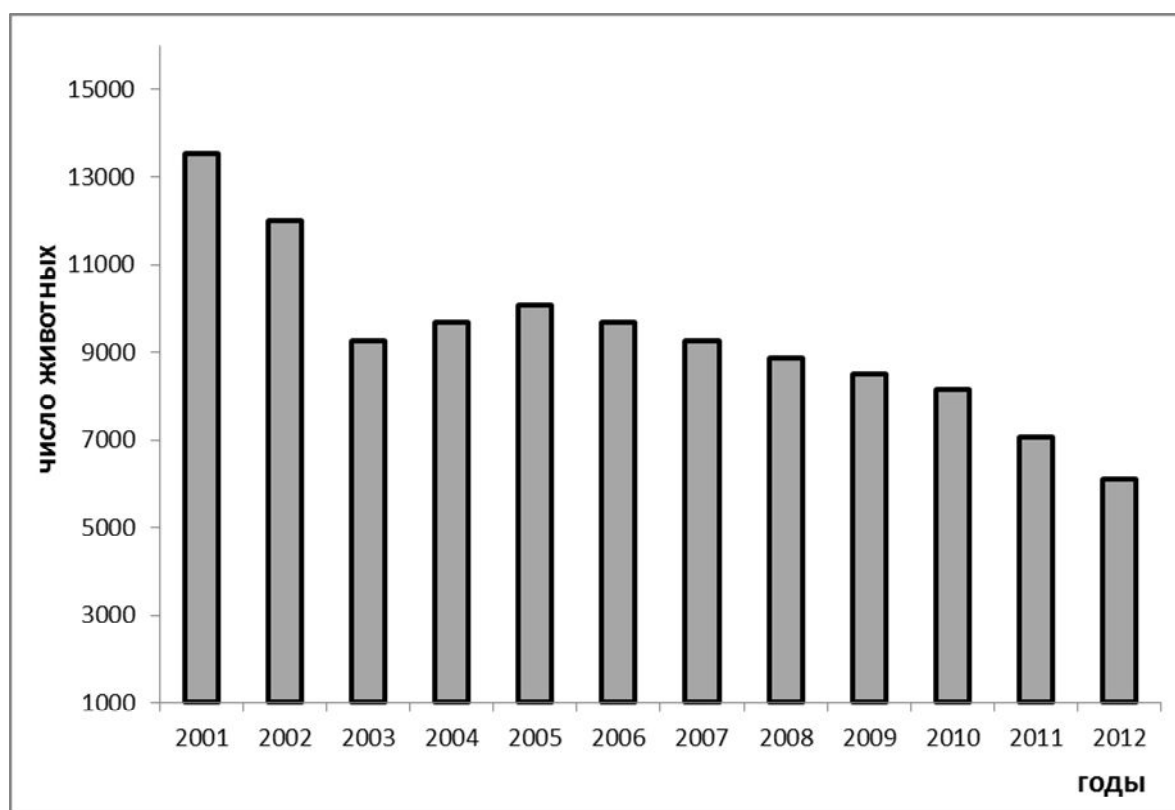


Рис. 5.10. Динамика численности азовской популяции морской свиньи за 2001-2012 годы.

5.6. Практические рекомендации по охране.

Поскольку для смертности морской свиньи в азовской популяции характерен выраженный сезонный пик, то наиболее эффективной мерой охраны является создание временно закрытых морских территорий (морских

охраняемых районов). Запрет промысла донными жаберными сетями, как минимум, в прибрежной зоне на летние месяцы (июль и август) не вызовет и конфликта с рыболовством, так как не приходится на время максимальных уловов основных промысловых объектов. Исключение составляют бычки, однако для их промысла применяют другие орудия лова.

ВЫВОДЫ

1. На основании морфологического исследования и анализа структуры и демографии популяций показано, что в северо-восточной части Азово-Черноморского бассейна обитают две популяции морской свиньи – азовская и крымско-кавказская.
2. Морские свиньи азовской популяции отличаются более крупными размерами тела и черепа, а также пропорциями черепа. Популяции также различаются по степени полового диморфизма черепа: в крымско-кавказской популяции диморфизм выражен в меньшей степени, чем в азовской популяции.
3. Морфологическая изменчивость формы черепа объясняется различиями в летнем спектре кормовых объектов и в способах их добычи: азовские морские свиньи адаптированы к питанию на мелководье и более крупной рыбой, а животные из крымско-кавказских вод – мелкой пелагической рыбой.
4. Обе исследованные популяции характеризуются низкой выживаемостью молодых особей, высокой плодовитостью и быстрыми темпами естественного воспроизводства.
5. Сезонность смертности морской свиньи связана с сезонностью размножения и пищевого поведения. Летний пик гибели различается по срокам в Азовском и Черном морях и соответствует периоду размножения, переходу годовиков к самостоятельному образу жизни и активному пищевому поведению лактирующих самок.
6. На протяжении 12-летнего периода численность азовской популяции сократилась не менее чем в два раза, а максимальная продолжительность жизни снизилась с 20 до 12 лет. Для крымско-

кавказской популяции характерны высокая продолжительность жизни (до 23 лет) и стабильная динамика численности.

7. Важнейшим фактором смертности морских свиной азовской популяции является случайная гибель в орудиях рыболовства. Вклад прилова в падение численности в некоторые годы составлял 25% численности азовской популяции. Это – главная причина снижения численности морских свиной в регионе.
8. В качестве главной меры охраны для азовской популяции предлагается введение сезонного ограничения на промысел: запрет промысла донными жаберными сетями в июле и августе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барабаш-Никифоров И. И. Фауна китообразных Черного моря, ее состав и происхождение / И. И. Барабаш-Никифоров – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1940. – С. 1070-1074.
2. Биркун А. А. О массовой смертности фоцен Черного моря / А. А. Биркун, С. В. Кривохижин, А. Б. Швацкий, Г. Ю. Радыгин // – Междунар. симпоз. «Проблемы патологии и охраны здоровья диких животных. Экологии, взаимодействие болезней диких и сельскохозяйств. животных»: Тез. докл. – 1992. – С. 6-8.
3. Биркун А. А. Китообразные / А. А. Биркун // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология [отв. ред. Ю. П. Зайцев, Б. Г. Александров, Г. Г. Миничева]. – Киев: Наукова Думка, 2006. – С. 314-332.
4. Бушуев С. Г. Истощение кормовой базы как фактор, лимитирующий численность черноморских дельфинов / Бушуев С. Г. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь: МГИ, 2000. – С. 437-452.
5. Виноградов М. Е. Новый вселенец в Черное море – гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) (Ctenophora: Lobata) / М. Е. Виноградов, Э. А. Шушкина, Э. И. Мусаева, П. Ю. Сорокин // Океанология, 1989. – 29(2). – С. 293-298.
6. Виноградов М. Е. Состояние популяций гребневиков северо-восточной части Черного моря в 2005 / М. Е. Виноградов, Г. М. Виноградов, Л. П. Лебедева и др. // Океанология, 2006. – 46(3). – С. 406-414.
7. Глазов Д. М. Наблюдения за выбросами дельфинов на черноморском побережье Кавказа / Д. М. Глазов, О. И. Лямин // Морские млекопитающие Голарктики. Материалы Международной

- конференции. Архангельск, 21-23 сентября, 2000 г. – Архангельск, 2000. – С. 87-90.
8. Гольдін П. Стратегія дослідження структури популяцій морської свині *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905 (Cetacea, Phocoenidae) у водах України: порівняння вибірок з різних джерел / П. Гольдін // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2004. – 38. – С. 107-117
 9. Гольдин, П. Е. Постэмбриональный рост морской свиньи *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905 в Азовском и Черном морях: исследование с анализом регистрирующих структур: диссертация на соискание степени кандидата биологических наук: 03.00.08. / П. Е. Гольдин. – Киев: Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, 2006. – 297 с.
 10. Гольдін П. Є. Вікова структура популяції і прогноз чисельності морської свині *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758) в Азовському морі / П. Є. Гольдін // Знахідки тварин Червоної книги України [За ред. Г. В. Фесенка]. – Київ: Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, 2008. – С. 62–66.
 11. Горячкин Ю. Н. Изменение береговой линии аккумулятивных берегов западного Крыма / Ю. Н. Горячкин, В. В. Долотов // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – ЭКОСИ-Гидрофизика: Севастополь, 2011. – 25. – С. 8–18.
 12. Громов А. П. Судебно-медицинское исследование трупа / А. П. Громов, А. В. Капустин // Медицина, 1991. – 320 с.
 13. Делямуре С. Л. Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и филогении / С. Л. Делямуре // М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 517 с.
 14. Дойников К. Г. Материалы по биологии и оценке запасов осетровых рыб Азовского моря / К. Г. Дойников // Ростов-на-Дону: Работы Доно-Кубанской рыбохозяйственной станции, 1936. – 4. – С. 5-213

- 15.Зенкович В. П. Берега Черного и Азовского морей / Зенкович В. П. // М.: Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1958. – 374 с.
- 16.Иванов В. А. Динамические процессы и их влияние на распространение и трансформацию загрязняющих веществ в ограниченных морских бассейнах / В. А. Иванов, Л. В. Черкесов, Т. Я. Шульга // Севастополь: МГИ НАН Украины, 2010. – 178 с.
17. Калнина О. В. Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса. Сообщение II. Генетические отличия и внутренняя гетерогенность азовской и черноморской рас хамсы / О. В. Калнина, В. В. Калнин // Генетика, 1984. – 20, 2. – С. 309 – 313.
- 18.Клейненберг С. Е. Млекопитающие Черного и Азовского морей: опыт биолого-промыслового исследования / С. Е. Клейненберг // М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 288 с.
- 19.Клевезаль Г. А. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости / Г. А. Клевезаль, С. Е. Клейненберг // М.: Изд-во «Наука», 1967. – 172 с.
- 20.Клевезаль Г. А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях / Г. А. Клевезаль // [ред. А. В. Яблоков]. – М.: Наука, 1988. – 285 с.
- 21.Коли Г. Анализ популяций позвоночных / Коли Г. // М.: Мир, 1979. – 362 с.
22. Кривохижин С. В. Спектр питания китообразных в Чёрном море / С. В. Кривохижин, А. А. Биркун мл. // Морской экологический журнал, 2009. 8. – № 4 – С. 67-78.
- 23.Кривохижин С. В. Сезонные изменения распространения и численности китообразных у побережья Юго-Восточного Крыма / С. В. Кривохижин, А. А. Биркун мл., Г. Ю. Радыгин // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского

- региона. Материалы VII Международной конференции, Керчь, 20-23 июня 2012 г. – Керчь: ЮгНИРО, 2012. – 1. – С.115-119
24. Кухарев Н. Н. Антропогенные морские наносы / Н. Н. Кухарев, Ю. С. Гришин // Основные результаты комплексных исследований в Азово-Черноморском рыбохозяйственном бассейне и Мировом океане. – Керчь, 2009. – Вып. 47. – С. 36-54
25. Ломакин П. Д. Особенности межгодовых и сезонных вариаций гидрометеорологических условий в районе Керченского пролива за два последних десятилетия / П. Д. Ломакин, Д. Б. Панов, Е. О. Спиридонова // Морской гидрофизический журнал, 2010. — № 2. — С. 36-48
26. Михалев Ю. А. Особенности распределения морской свиньи, *Phocoena phocoena relicta* (Cetacea), в Черном море / Ю. А. Михалев // Вестник зоологии, 2005а. – 39, 6. – С. 25-35.
27. Состояние биологических ресурсов Черного и Азовского морей [справочное пособие / гл. редактор Яковлев В. Н.]. – Керчь: Изд-во ЮгНИРО, 1995. – 64 с.
28. Томилин А. Г. Звери СССР и прилежащих стран. Т.9. Китообразные / А. Г. Томилин // М.: Изд-ие МОИП, 1957. – 756 с.
29. Цалкин В. И. Морфологическая характеристика, систематическое положение и зоогеографическое значение морской свиньи Азовского и Чёрного морей / В. И. Цалкин // Зоологический журнал, 1938. – 17, 4. – С. 706-733
30. Цалкин В. И. Материалы к биологии морской свиньи (*Phocaena phocaena relicta* Abel) Азовского и Чёрного морей / В. И. Цалкин // Зоологический журнал, 1940. – 19, 1. – С. 160-171
31. Чашин А. К. Миграции скоплений и доступность черноморской хамсы для промысла в осенне-зимний период / А. К. Чашин, О. И. Акселев // Сб. науч. трудов ВНИРО: Биол. ресурсы Черного моря, 1990. – С. 80-92

32. Чашин А. К. Основные результаты исследований пелагических ресурсов Азово-Черноморского бассейна / А. К. Чашин // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (юбилейный выпуск). – Керчь, 1997. – 43. – С. 60-67
33. Чашин А. К. Состояние промысловых популяций азовских пелагических рыб в условиях воздействия желетелых гидробионтов-вселенцев / А. К. Чашин, В. Е. Дубовик, С. А. Негода, А. В. Чашина // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона : материалы VII Международной конференции. – Керчь, 20-23 июня 2012 г. – Керчь: ЮгНИРО, 2012. – 1. – С. 36-44
34. Червона книга України. Ч. Тваринний світ / [ред. Акімов І. А.]. – К. : Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.
35. Шиганова Т. А. Новый вселенец *Вегое ovata* и его воздействие на экосистему Азово-Черноморского бассейна в августе-сентябре 1999 г. / Т. А. Шиганова, Ю. В. Булгакова, С. П. Воловик и др. // Гребневик *Mnemiporsis leidy* в Азовском и Черном морях. Биология и последствия вселения, 2000. – С. 432-449.
36. Шляхов В. А. Итоги многолетних рыбохозяйственных исследований ЮгНИРО по оценке запасов и параметров популяций рыб придонного комплекса в Черном и Азовском морях / В. А. Шляхов // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (юбилейный выпуск). – Керчь, 1997. – Вып. 43. – С. 48-59.
37. Шляхов В. А. Керченский рынок как индикатор миграций азово-черноморских рыб и местного рыбного промысла / В. А. Шляхов, И. А. Мирющенко // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона: материалы VII Международной конференции. – Керчь, 20-23 июня 2012 г. – Керчь: ЮгНИРО, 2012. – 1. – С. 148-154

38. Шуйский Ю. Д. Процессы и скорости абразии на украинских берегах Черного и Азовского морей / Ю. Д. Шуйский // Изв. АН СССР, сер. географ., 1974. – 6. – С. 107-117.
39. Яковлев В. Н. Основные результаты исследований ЮГНИРО в 1994 году / В. Н. Яковлев, Т. И. Фурса // Труды ЮГНИРО: Керчь, 1995. – 41. – С. 4-14.
40. Aarefjord H. Diet of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in Scandinavian waters / H. Aarefjord, A. J. Bjørge, C. C. Kinze, I. Lindstedt // Oceanographic Literature Review, 1996. – 10. – №. 43. – P. 1041.
41. Abel O. Eine Stammtypen der Delphiniden aus dem Miocän der Halbinsel Taman / O. Abel // Jahrbuch K. K. Geolog. Reichs-Anst., Wien, 1905. – 55. – P. 375-392.
42. Age determination of toothed whales and sirenians. [Perrin W. F., Myrick A. C. (ed.)]. – International Whaling Commission, Special Issue, 1980. – №. 3. – 229 p.
43. Amano M. Geographic variation and sexual dimorphism in the skull of Dall's porpoise, *Phocoenoides dalli* / M. Amano, N. Miyazaki // Marine Mammal Science, 1992. – 8, 3. – P. 240-261.
44. Andersen L. W. Preliminary results of a DNA-microsatellite study of the population and social structure of the harbour porpoise / L. W. Andersen, L. E. Holm, B. Clausen, C.C. Kinze // Developments in Marine Biology, 1995. – 4. – P. 119-127.
45. Andersen L. W. Harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in the North Atlantic: Distribution and genetic population structure / L. W. Andersen // NAMMCO Scientific Publications, 2003. – 5. – P. 11-29.
46. Andersen M. Review and new records of marine mammals and sea turtles of Indochinese waters / M. Andersen, C. C. Kinze // Natural History Bulletin of the Siam Society, 2000. – 48. – P. 177-184.

47. Anton E. Fisheries impact on dolphin populations in the Black Sea Romanian sector / E. Anton, S. Nicolaev, G. Radu *et al.* // Cercetări marine: Recherches marines, 2010. – P. 281-292.
48. Baker J. R. Causes of mortality and parasites and incidental lesions in harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from British waters / J. R. Baker, A. R. Martin // Veterinary Record, 1992. – 130. – №. 25. – P. 554-558.
49. Barnes L. G. 1985. Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the porpoises (Phocoenidae, Mammalia) / L. G. Barnes // Marine Mammal Science, 1985. – 1. – №2. – P.149-165.
50. Barnett J. Postmortem evidence of interactions of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) with other dolphin species in south-west England / J. Barnett, N. Davison, R. Deaville *et al.* // Veterinary Record, 2009. – 165. – P. 441-444.
51. Benke H. The current status of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in German waters / H. Benke, U. Siebert, R. Lick *et al.* // Archive of Fishery and Marine Research, 1998. – 46. – № 2. – P. 97-123.
52. Bennett P. M. Exposure to heavy metals and infectious disease mortality in harbour porpoises from England and Wales / P. M. Bennett, P. D. Jepson, R. J. Law *et al.* // Environmental Pollution, 2001. – 112. – №. 1. – P. 33-40.
53. Birkun Jr. A. Sudden ice formation—a cause of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) mass mortalities in the Sea of Azov / A. Birkun Jr., S. Krivokhizhin // European research on cetaceans—11 (Proc. 11th Annual Conf. European Cetacean Society, Stralsund, Germany, 10-12 Mar 1997). Kiel: ECS, 1997. – P. 275-277.
54. Birkun Jr. A. Natural mortality factors affecting cetaceans in the Black Sea / A. Birkun Jr. // Cetacean of the Mediterranean and Black Seas: State of knowledge and conservation strategies. G. Notarbartolo di Sciara (ed). A report to the ACCOBAMS Secretariat Monaco, 2002. – Section 16. – P. 1-13.

55. Birkun Jr. A. Distribution and abundance of cetaceans in the Sea of Azov and Kerch Strait: Results of aerial survey (July 2001) / A. Birkun Jr., D. Glazov, S. Krivokhizhin, L. Mukhametov // Abstr. 16th Annual Conf. European Cetacean Soc. (Liège, Belgium, 7-11 April 2002). Liège: ECS, 2002. – P. 73
56. Birkun Jr. A. *Phocoena phocoena ssp. relicta* / A. Birkun Jr., A. Frantzis // In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2., 2008. <www.iucnredlist.org>.
57. Birkun Jr. A. Cetacean by-catches in the course of turbot and spiny dogfish fisheries in the Northwestern Black Sea / A. Birkun Jr., S. Krivokhizhin, I. Masberg, G. Radygin // Abstract Book. 23rd Annual Conf. European Cetacean Society, 2009. – P. 15.
58. Birkun Jr. A. Studies for Carrying Out the Common Fisheries Policy: Adverse Fisheries Impacts on Cetacean Populations in the Black Sea / A. Birkun Jr., S. P. Northridge, E. A. Willstead *et al.* // Final report to the European Commission. – Brussels, 2014. – 347 p.
59. Bjørge A. Report of the harbour porpoise age determination workshop. Oslo, 21-23 May 1990 / A. Bjørge, A. A. Hohn, T. Kvam *et al.* // Biology of the phocoenids. International Whaling Commission, Special Issue, 1995. – 16. – P. 467-484.
60. Bjørge A. The harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the North Atlantic: Variability in habitat use, trophic ecology and contaminant exposure / A. Bjørge // NAMMCO Scientific Publications, 2003. – 5. – P. 223-228.
61. Bjørge A. Harbour porpoise *Phocoena phocoena* / Bjørge, A., Tolley, K. // Encyclopedia of marine mammals; [eds. W. F. Perrin, B. Wursig]. – Academic Press, 2009. – P. 530-533.
62. BLASDOL. Estimation of human impact on small cetaceans of the Black Sea and elaboration of appropriate conservation measures: Final report for EC Inco-Copernicus (contract No. ERBIC15CT960104). / [C. R. Joiris (Coord.)]. – Brussels: Free University of Brussels, 1999. – 113 p.

63. Borjesson, P. Morphometric comparisons of skulls of harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) from the Baltic, Kattegat, and Skagerrak Seas / P. Borjesson, P. Berggren // Canadian Journal of Zoology, 1997. – 75. – N. 2. – P. 280–287.
64. Brownell R. Jr. *Phocoena sinus* / R. Brownell Jr., L. Robert // Mammalian Species, 1983. – 198. – P. 1-3.
65. Buckland S.T. Distance sampling: Estimating abundance of biological populations / S. T. Buckland, D. R. Anderson, K. P. Burham, J. L. Laake // New York-London: Chapman and Hall, 1993. – 446 p.
66. Cabezón O. Seroprevalence of *Toxoplasma gondii* antibodies in wild dolphins from the Spanish Mediterranean coast / O. Cabezón, A. R. Resendes, M. Domingo // Journal of parasitology, 2004. – 90. – №. 3. – P. 643-644.
67. Caswell H. Harbor porpoise and fisheries: an uncertainty analysis of incidental mortality / H. Caswell, S. Brault, A. J. Read, T. D. Smith // Ecological Applications, 1998. – 8. – №4. – P. 1226-1238.
68. Cox T. M. Documenting the bycatch of harbor porpoises, *Phocoena phocoena*, in coastal gillnet fisheries from stranded carcasses / T. M. Cox, A. J. Read, S. Barco *et al.* // Fishery Bulletin, 1998. – 96. – №4. – P. 727–734.
69. Cox T. M. Will harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) habituate to pingers? / T. M. Cox, A. J. Read, A. Solow, N. Tregenza // Journal of Cetacean Research and Management, 2001. – 3. – №1. – P. 81-86.
70. Camphuysen C. J. Mysterious mutilations of harbour porpoises: Frequent strandings in The Netherlands, winter 2008/2009, and postscript for the harbour porpoises mutilations: Confusing news items / C. J. Camphuysen, A. Oosterbaan // Sula, 2009. – 22. – №1. – P. 25-35.
71. Dagleish M. P. Brucella ceti associated pathology in the testicle of a harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) / M.P. Dagleish, J. Barley, J. Finlayson *et al.* // Journal of Comparative Pathology, 2008. – 139. – №1. – P. 54-59.

72. Das K. Ecological and pathological factors related to trace metal concentrations in harbour porpoises *Phocoena phocoena* from the North Sea and adjacent areas / K. Das, U. Siebert, M. Fontaine *et al.* // Marine Ecology Progress Series, 2004. – 281. – P. 283-295.
73. Donovan G. P. Harbour porpoises in the North Atlantic: edited extract from the report of the IWC Scientific Committee, Dublin 1995 / G. P. Donovan, A. Bjørge // Biology of the phocoenids. International Whaling Commission, Special Issue, 1995. – 16. – P. 3-26.
74. Fajardo-Mellor L. The phylogenetic relationships and biogeography of true porpoises (Mammalia: Phocoenidae) based on morphological data / L. Fajardo-Mellor, A. Berta, R. L. Brownell *et al.* // Marine Mammal Science, 2006. – 22. – №4. – P. 910-932.
75. Fontaine P. M. Megatestes: anatomical evidence for sperm competition in the harbor porpoise / P. M. Fontaine, C. Barrette // Mammalia, 1997. – 61. – №1. – P. 65-72.
76. Fontaine M. C. Rise of oceanographic barriers in continuous populations of a cetacean: the genetic structure of harbour porpoises in Old World waters / M. C. Fontaine, S. J. Baird, S. Piry *et al.* // BMC biology, 2007. – 5. – №1. – P. 1.
77. Fontaine M. C. Genetic and historic evidence for climate-driven population fragmentation in a top cetacean predator: the harbor porpoises in European water / M. C. Fontaine, K. A. Tolley, J. R. Michaux *et al.* // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 2010. – 277. – №1695. – P. 2829-2837.
78. Fontaine M. C. Postglacial climate changes and rise of three ecotypes of harbour porpoises, *Phocoena phocoena*, in western Palearctic waters / M. C. Fontaine, K. Roland, I. Calves *et al.* // Molecular ecology, 2014. – 23. – №13. – P. 3306-3321.
79. Fontaine M. C. Chapter Eleven – Harbour Porpoises, *Phocoena phocoena*, in the Mediterranean Sea and Adjacent Regions: Biogeographic Relicts of

- the Last Glacial Period / M. C. Fontaine // *Advances in Marine Biology*, 2016. – 75. – P. 333-358.
80. Foster G. A review of *Brucella sp.* infection of sea mammals with particular emphasis on isolates from Scotland / G. Foster, A. P. MacMillan, J. Godfroid *et al.* // *Veterinary microbiology*, 2002. – 90. – №1. – P. 563-580.
81. Franse R. Effectiveness of acoustic deterrent devices (pingers) / R. Franse // Leiden, the Netherlands: Universiteit Leiden, Centrum voor Milieuwetenschappen, 2005. – 33 p.
82. Galatius A. Ankylosis patterns in the postcranial skeleton and hyoid bones of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the Baltic and North Sea / A. Galatius, C. C. Kinze // *Canadian Journal of Zoology*, 2003. – 81. – №11. – P. 1851-1861.
83. Galatius A. Sexually dimorphic proportions of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) skeleton / A. Galatius // *Journal of Anatomy*, 2005. – 206. – №2. – P. 141-154.
84. Galatius A. Paedomorphosis in two small species of toothed whales (Odontoceti): how and why? / A. Galatius // *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010. – 99. – №2. – P. 278-295.
85. Galatius A. Geographic variation of skeletal ontogeny and skull shape in the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) / A. Galatius, P. E. Gol'din // *Canadian Journal of Zoology*, 2011. – 89. – №9. – P. 869–879.
86. Galatius A. Interspecific variation of ontogeny and skull shape among porpoises (Phocoenidae) / A. Galatius, A. Berta, M. S. Frandsen, R. N. P. Goodall // *Journal of Morphology*, 2011. – 272. – №2. – P. 136-148.
87. Galatius A. Population structure of harbour porpoises in the Baltic region: evidence of separation based on geometric morphometric comparisons / A. Galatius, C. C. Kinze, J. Teilmann // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2012. — 92. — P. 1669–1676.
88. Gao A. Geographical variation in metric skull characters among proposed subpopulations and stocks of harbor porpoise, *Phocoena phocoena*, in the

- western North Atlantic / A. Gao, D. E. Gaskin // Marine mammal science, 1996. – 12. – №4. – P. 516-527.
89. Gaskin D. E. Age determination of harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.), in the western North Atlantic / D. E. Gaskin, B. A. Blair // Canadian Journal of Zoology, 1977. – 55. – №1. – P. 18-30.
90. Gaskin D. E. The harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L): Regional populations, status and information on direct and indirect catches / D. E. Gaskin // Report of International Whaling Commission, 1984. – 34. – P. 569-586.
91. Gearin P.J. Experimental testing of acoustic alarms (pingers) to reduce bycatch of harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, in the state of Washington / P. J. Gearin, M. E. Gosho, J. L. Laake // Journal of Cetacean Research and Management, 2000. – 2. – №1. – P.1-10.
92. Gol'din P. E. Growth and body size of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Cetacea, Phocoenidae) in the the Sea of Azov and the Black Sea / P. E. Gol'din // Vestnik Zoologii, 2004. – 38, 4. – P. 59-73.
93. Gol'din P. E. Body proportions of harbor porpoise *Phocoena phocoena* (Cetacea, Phocoenidae) in the Sea of Azov and the Black Sea / P. E. Gol'din // Vestnik Zoologii, 2005. – 39, 5. – P. 59–65.
94. Gol'din P. E. Growth, proportions and variation of the skull of harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) from the Sea of Azov / P. E. Gol'din // Journal of Marine Biology Association, U.K., 2007. – 87. – P. 271–292.
95. Guardo G. D. Morbillivirus infections in aquatic mammals: a brief overview / G. D. Guardo, G. Marruchella, U. Agrimi, S. Kennedy // Journal of Veterinary Medicine Series A., 2005. – 52. – №2. – P. 88-93.
96. Haelters J. The grey seal (*Halichoerus grypus*) as a predator of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*)? / J. Haelters, F. Kerckhof, T. Jauniaux, S. Degraer // Aquatic Mammals, 2012. – 38. – №4. – P. 343.

97. Haglund W. D. Advances in forensic taphonomy: method, theory, and archaeological perspectives / W. D. Haglund, M. H. Sorg // CRC Press, 2001. – 497 p.
98. Hammer Ø. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis / Ø. Hammer., D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica, 2001. – 4. – №1. – P. 9.
99. Hammond P. S. Cetacean abundance and distribution in European Atlantic shelf waters to inform conservation and management / P. S. Hammond, K. Macleod, P. Berggren *et al.* // Biological Conservation, 2013. – 164. – P. 107-122.
100. Hartmann M. G. Pathology of marine mammals / M. G. Hartmann // Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège, 1997. – 66. – №1-3. – P. 117-149.
101. Hatakeyama Y. Studies on echolocation of porpoises taken in salmon gillnet fisheries / Y. Hatakeyama, H. Soeda // Sensory abilities of cetaceans. – Springer US, 1990. – P. 269-281.
102. Herder V. Fatal disseminated *Toxoplasma gondii* infection in a captive harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) / V. Herder, N. van de Velde, J. H. Kristensen // Journal of Comparative Pathology, 2015. – 153. – №4. – P. 357-362.
103. Hohn A. A. Harbor porpoise in central Californian waters: life history and incidental catches / A. A. Hohn, R. L. Brownell // Paper SC/42/SM47 presented at 42nd Meeting of the Scientific Committee, International Whaling Commission, Nordwijk, Holland. – 1990.
104. Huggenberger S. Geographical variation in harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) skulls: support for a separate non-migratory population in the Baltic proper / S. Huggenberger, H. Benke, C. C. Kinze // Ophelia, 2002. – 56. – №1. – P. 1–12.

105. International Whaling Commission. Report of the Sub-Committee on the Small Cetaceans. – Report of International Whaling Commission, 1996. – 46. – P. 160-179.
106. Jansen O. E. Feeding ecology of harbour porpoises: stable isotope analysis of carbon and nitrogen in muscle and bone / O. E. Jansen, G. M. Aarts, K. Das *et al.* // Marine Biology Research, 2012. – 8. – №9. – P. 829-841.
107. Jauniaux T. Post-mortem findings and causes of death of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) stranded from 1990 to 2000 along the coastlines of Belgium and Northern France / T. Jauniaux, D. Petitjean, C. Brenez *et al.* // J. Comp. Pathol., 2002. – 126. – P. 243–253.
108. Jauniaux T. P. Brucella ceti infection in harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) / T. P. Jauniaux, C. Brenez, D. Fretin *et al.* // Emerging Infectious Diseases, 2010. – 16. – №12. – P. 1966-1968
109. Jauniaux, T. Bite injuries of grey seals (*Halichoerus grypus*) on harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) / T. Jauniaux, M. M. Garigliany, P. Loos *et al.* // PloS One, 2014. – 9. – №12. – P. e108993.
110. Jefferson T. A. A global review of porpoise (Cetacea: Phocoenidae) mortality in gillnets / T. A. Jefferson, B. E. Curry // Biological Conservation, 1994. – 67. – P. 167–183.
111. Jepson P. D. Investigating potential associations between chronic exposure to polychlorinated biphenyls and infectious disease mortality in harbour porpoises from England and Wales / P. D. Jepson, P. M. Bennett, C. R. Allchin *et al.* // Science of the Total Environment, 1999. – 243. – P. 339-348.
112. Jepson P.D. Pulmonary pathology of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) stranded in England and Wales between 1990 and 1996 / P. D. Jepson, J. R. Baker, T. Kuiken *et al.* // Veterinary Record, 2000. – 46. – P. 721–728.

113. Kapel F. O. Catch of belugas, narwhals and harbour porpoises in Greenland, 1954-75, by year, month and region / F. O. Kapel // Report of the International Whaling Commission, 1977. – 27. – P. 507-522.
114. Kapel F. O. Denmark (Greenland) progress report on cetacean research June 1982 to May 1983 / F. O. Kapel, F. Larsen // Report of the International Whaling Commission, 1984. – 34. – P. 191-193.
115. Kennedy S. Morbillivirus infection in two common porpoises (*Phocoena phocoena*) from the coasts of England and Scotland / S. Kennedy, T. Kuiken, H. M. Ross // Veterinary Record, 1992. – 31. – P. 286–290.
116. Kideys A. E. Recent dramatic changes in the Black Sea ecosystem: the reason for the sharp decline in Turkish anchovy fisheries / A. E. Kideys // Journal of Marine Systems, 1994. – 5. – №2. – P. 171-181.
117. Kinze, C. C. Intraspecific variation in Baltic and North Sea harbour porpoises (*Phocoena phocoena* (L., 1758)) / C. C. Kinze // Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorie Forening, 1985. – 146. – P. 63-74.
118. Kinze C. C. The harbour porpoise (*Phocoena phocoena* (L.)): stock identification and migration patterns in Danish and adjacent waters [Ph. D. Thesis] / C. C. Kinze // Copenhagen, Denmark: University of Copenhagen. – 1990.
119. Kipps E. K. Skin density and its influence on buoyancy in the manatee (*Trichechus manatus latirostris*), harbor porpoise (*Phocoena phocoena*), and bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) / E. K. Kipps, W. A. Mclellan, S. A. Rommel, D. A. Pabst // Marine Mammal Science, 2002. – 18. – №3. – P. 765-778.
120. Klingenberg C. P. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny / C. P. Klingenberg // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 1998. – 73. – №01. – P. 79-123.

121. Klingenberg C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics / C. P. Klingenberg // *Molecular Ecology Resources*, 2011. – 11. – №2. – P. 353-357.
122. Kompanje E. J. O. Skulls of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Mammalia: Cetacea, Odonticeti) from Mauritania and Morocco, West Africa / E. J. O. Kompanje, M. C. J. Van Leeuwen // *Deinsea*, 2009. – 13. – №1. – P. 41-54.
123. Kraus S. D. Acoustic alarms reduce porpoise mortality / S. D. Kraus, A. J. Read, A. Solow *et al.* // *Nature*, 1997. – 388. – №6642 – P.525-525.
124. Kuiken T. Draft standard protocol for the basic postmortem examination and tissue sampling of small cetaceans / T. Kuiken, M. G. Hartmann // *Guidelines and rec. form. resulting from the 1st ECS workshop on cetacean pathology: dissection techniques and tissue sampling*, Leiden, 1991. – P. 13-14.
125. Larsen F. The effect of acoustic alarms on the by-catch of harbour porpoises in the Danish North Sea gill net fishery / F. Larsen // *Reports of the International Whaling Commission SC/51/SM41*. – 1999. – 8.
126. Larsen F. Use of pingers in the Danish North Sea wreck net fishery / F. Larsen, M. Vinther, C. Krog // *Paper SC/54/SM32, IWC Scientific Committee*, 2002. – 8 p.
127. Leopold M. F. Bruinvisstrandingen in Nederland in 2006: Achtergronden, leeftijdsverdeling, sexratio, voedselkeuze en mogelijke oorzaken / Leopold, M. F., & Camphuysen, C. J. // *IMARES*, 2006. – №2006-5. – 136 p.
128. Leslie P. H. 1966. The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of Guillemots (*Uria aalge* Pont.) / P. H. Leslie // *The Journal of Animal Ecology*, 1966. – 35. – №2. – P. 291-301.
129. Lindroth A. Baltic salmon fluctuations 2: porpoise and salmon / A. Lindroth // *Rep. Inst. Freshw. Res.Drottning*, 1962. – 44. – P. 105 -112

130. Lockyer C. Investigation of aspects of the life history of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, in British waters / C. Lockyer // Biology of the phocoenids. International Whaling Commission, Special Issue, 1995. – 16. – P. 189-197.
131. Lockyer C. Aspects of the morphology, body fat condition and biology of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, in British waters / C. Lockyer // Biology of the phocoenids. International Whaling Commission, Special Issue, 1995. – 16. – P. 199-210.
132. Lockyer C. Harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in the North Atlantic: Biological parameters / C. Lockyer // NAMMCO Scientific Publications, 2003. – 5. – P. 71–90.
133. Lockyer C. Monitoring growth and energy utilisation of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in human care / C. Lockyer, G. Desportes, K. Hansen *et al.* // NAMMCO Scientific Publications, 2003. – 5. – P. 107–120.
134. Lockyer C. Status, ecology and life history of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*), in Danish waters / C. Lockyer, C. Kinze // NAMMCO Scientific Publications, 2003. – 5. – P. 143-175.
135. Lockyer C. Life history and ecology of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from West Greenland / C. Lockyer, M. P. Heide-Jørgensen, J. Jensen, M. J. Walton // NAMMCO Scientific Publications, 2003. – 5. – P. 177-194.
136. Lotka A. J. Relation between birth rates and death rates / A. J. Lotka // Science, 1907. – 26. – №653. – P. 21-22.
137. Mahfouz C. Harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) stranded along the southern North Sea: An assessment through metallic contamination / C. Mahfouz, F. Henry, L. Courcot *et al.* // Environmental research, 2014. – 133. – P. 266-273.

138. Martin A. R. The diet of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in British waters / A. R. Martin // International Whaling Commission Working Paper SC/47/SM48, 1996. – 6 p.
139. McCullough S. J. Isolation and characterisation of a porpoise morbillivirus / S. J. McCullough, F. McNeilly, G. M. Allan *et al.* // Archives of Virology, 1991. – 118. – №3-4. – P. 247-252.
140. McGowen M. R. Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans / M. R. McGowen, M. Spaulding, J. Gatesy // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2009. – 53. – №3. – P. 891-906.
141. Mellor L. Paedomorphic ossification in porpoises with an emphasis on the vaquita (*Phocoena sinus*) / L. Mellor, L. N. Cooper, J. Torre, R. L. Brownell Jr. // Aquatic Mammals, 2009. – 35. – №2. – P.193.
142. Mitteroecker P. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans / P. Mitteroecker, P. Gunz, M. Bernhard *et al.* // Journal of Human Evolution, 2004. – 46. – №6. – P. 679-698.
143. Miyazaki N. Growth and skull morphology of the harbour porpoises in the Japanese waters / N. Miyazaki, M. Amano, Y. Fujise // Memoirs of the Natural Science Museum of Tokyo, 1987. – 20. – P. 137-146.
144. Møhl-Hansen U. Investigations on reproduction and growth of the porpoise (*Phocaena phocaena* (L.)) from the Baltic / U. Møhl-Hansen // Videnskabelige Meddelelser fra den Danske Naturhistoriske Forening, 1954. – 116. – P. 369-396.
145. Moore J. E. A Bayesian uncertainty analysis of cetacean demography and bycatch mortality using age-at-death data / J. E. Moore, A. J. Read // Ecological Applications, 2008. – 18. – №8. – P. 1914–1931.
146. Murakami M. A new basal porpoise, *Pterophocaena nishinoi* (Cetacea, Odontoceti, Delphinoidea), from the upper Miocene of Japan and its phylogenetic relationships / M. Murakami, C. Shimada, Y. Hikida, H.

- Hirano // Journal of Vertebrate Paleontology, 2012. – 32. – №5. – P. 1157-1171.
147. Nabe-Nielsen J. Effects of noise and by-catch on a Danish harbour porpoise population / J. Nabe-Nielsen, R. M. Sibly, J. Tougaard *et al.* // Ecological Modelling, 2014. – 272. – P. 242-251
148. Noldus L. P. J. J. Growth of the skull of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758), in the North Sea, after age determination based on dentinal growth layer groups / L. P. J. J. Noldus, R. J. J. de Klerk // Zoologische Mededelingen, 1984. – 58. – №14. – P. 213-239.
149. Norris K. S. Standardized methods for measuring and recording data on the smaller cetaceans/ K. S. Norris // Journal of Mammalogy, 1961. – 42. – P. 471-476.
150. Peltier H. The stranding anomaly as population indicator: the case of harbour porpoise *Phocoena phocoena* in North-Western Europe / H. Peltier, H. J. Baagøe, K. C. Camphuysen *et al.* // PloS One, 2013. – 8. – №4. – P. e62180.
151. Perrin W. F. Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern Pacific and Hawaii / W. F. Perrin // Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography, 1975. – 21. – 206 p.
152. Perrin W. F. Report of the International Whaling Commission. Gillnets and Cetaceans / W. F. Perrin, G. P. Donovan, J. Barlow // International Whaling Commission, Cambridge, UK, 1994. – 15. – 629 p.
153. Pirotta E. Variation in harbour porpoise activity in response to seismic survey noise / E. Pirotta, K. L. Brookes, I. M. Graham, P. M. Thompson // Biology Letters, 2014. – 10. – №5. – P.20131090.
154. Proceedings of the workshop on estimation of $g(0)$ in line-transect surveys of cetaceans / [Eds. F. Thomsen, F. Ugarte, P. G. H. Evans] // ECS Special Newsletter. – 2005. – 44. – P. 1-47.
155. Radu G. Impact of turbot fishery on cetaceans in the Romanian Black Sea area / G. Radu, E. Anton // Scientia Marina, 2014. – 78. – P. 103–109.

156. Ramos R. M. A. Morphology of the franciscana (*Pontoporia blainvillei*) off southeastern Brazil: sexual dimorphism, growth and geographic variation / R. M. Ramos, A. P. M. Di Benedetto, S. Siciliano *et al.* // Latin American Journal of Aquatic Mammals, 2002. – 1. – №1. – P. 129-144.
157. Raykov V. S. Cetacean Sightings of the Bulgarian Black Sea coast over the period 2006–2010 / V. S. Raykov, M. Panayotova // Journal of Environmental Protection and Ecology, 2012. – 13. – №3A. – P. 1824-1835.
158. Read A. J. Incidental catch of harbour porpoises by gill nets / A. J. Read, D. E. Gaskin // The Journal of Wildlife Management, 1988. – 52. №3. – P. 517-523.
159. Read A. J. Changes in growth and reproduction of harbour porpoises, *Phocoena phocoena*, from the Bay of Fundy / A. J. Read, D. E. Gaskin // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1990. – 47. – №11. – P. 2158-2163.
160. Read A. J. Life in the fast lane: the life history of harbor porpoises from the Gulf of Maine / A. J. Read, A. A. Hohn // Marine Mammal Science, 1995. – 11. – №4. – P. 423-440
161. Read A.J. Postnatal growth and allometry of harbour porpoises from the Bay of Fundy / A. J. Read, K. A. Tolley // Canadian Journal of Zoology, 1997. – 75. – №1. – P. 122-130
162. Read A. J. Harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758) / A. J. Read // Handbook of marine mammals, 1999. – 6. – P. 323-355.
163. Read A. J. The looming crisis: interactions between marine mammals and fisheries / A. J. Read // Journal of Mammalogy, 2008. – 89. – №3. – P. 541-548.
164. Read A. J. Porpoises, overview / A. J. Read // Encyclopedia of marine mammals [eds. W. F. Perrin, B. Wursig]. – Academic Press, 2009. – P 920-923

165. Read A. J. Development of conservation strategies to mitigate the bycatch of harbor porpoises in the Gulf of Maine / A. J. Read // *Endangered Species Research*, 2013. – 20. – №3. – P. 235-250.
166. Rohlf F. J. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks / F. J. Rohlf, D. Slice // *Systematic Biology*, 1990. – 39. – №1. – P. 40-59.
167. Rohlf J. TPSDig2w32 / J. Rohlf // Stony Brook: Department of Ecology and Evolution, State University of New York, 2015.
168. Rosel P. E. Variability of the mitochondrial control region in populations of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, on interoceanic and regional scales / P. E. Rosel, A. E. Dizon, M. G. Haygood // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1995. – 52. – P. 1210–1219.
169. Rosel P. E. PCR based sex determination in Odontocete cetaceans. *Conservation Genetics*, 2003. – 4. – №5. – P. 647-649
170. Ross H. M. Violent interactions between bottlenose dolphins and harbour porpoises / H. M. Ross, B. Wilson // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 1996. – 263. – №1368. – P. 283-286.
171. Santos M. B. The diet of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the northeast Atlantic / M. B. Santos, G. J. Pierce // *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 2003. – 41. – P. 355-390.
172. Secchi E. R. Estimating survival rates of franciscana by fitting the Siler model to data on age-at-death of beachcast and bycatch and by a modelling approach using life tables of similar species: a comparison / E. R. Secchi, D. Fletcher // *International Whaling Commission Scientific Committee Paper SC/56/SM16*. – 2004.
173. Shlyakhov V. A. Ukraine / V. A. Shlyakhov // *In Nature and extent of the illegal, unreported and unregulated (IUU) fishing in the Black Sea. Background paper for the Workshop Joint GFCM-BSC Workshop on*

- Illegal, Unreported and Unregulated Fishing in the Black Sea [ed. B. Öztürk]. – BSC Headquarters, Istanbul. – 2013. – P. 37–43.
174. Siebert U. Potential relation between mercury concentrations and necropsy findings in cetaceans from German waters of the North and Baltic Seas / U. Siebert, C. Joiris, L. Holsbeek *et al.* // *Marine Pollution Bulletin*, 1999. – 38. – №4. – P. 285-295.
175. Siebert U. Post-mortem findings in harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from the German North and Baltic Seas / U. Siebert, A. Wünschmann, R. Weiss, *et al.* // *Journal of Comparative Pathology*, 2001. – 124. – P. 102-104.
176. Siebert U. A decade of harbour porpoise occurrence in German waters—analyses of aerial surveys, incidental sightings and strandings / U. Siebert, A. Gilles, K. Lucke *et al.* // *Journal of Sea Research*, 2006. – 56. – №1. – P. 65-80.
177. Smeenk C. Note on the harbour porpoise *Phocoena phocoena* in Mauritania, West Africa / C. Smeenk, M. F. Leopold, M. J. Addink // *Lutra*. – 1992. – 35. – №2. – P. 98-104
178. Spiegelhalter D. J. WinBUGS User Manual version 1.4 January 2003 MRC Biostatistics Unit / D. J. Spiegelhalter, A. Thomas, N. Best, D. Lunn // Institute of Public Health, Cambridge, England. – 2004.
179. Stolen, M. K., J. Barlow. 2003. A model life table for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) for the Indian River Lagoon system, Florida, U.S.A. / M. K. Stolen, J. Barlow // *Marine Mammal Science*, 2003. – 19. – P. 630–649.
180. Teilmann J. Status of the harbour porpoise in Greenland / J. Teilmann, R. Dietz // *Polar Biology*, 1998. – 19. – №3. – P. 211-220.
181. Tonay A. M. Stomach contents of the Harbour Porpoise bycatches in the Western Black Sea / A. M. Tonay, I. M. Öz // *Underwater Sci. and Technol. Meet.*, Istanbul. – 1999. – P. 92-98.

182. Tonay A. M. Stomach content of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from the Turkish Western Black Sea in spring and early summer / A. M. Tonay, A. Dede, A. A. Ozturk, B. Ozturk // Rapport Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Mediterranee, 2007. – 38. – 616 p.
183. Tonay A. M. Cetacean strandings in the Turkish Western Black Sea coast during 2007-2009 / A. M. Tonay, A. Dede, A. A. Öztürk, B. Öztürk // Journal of Black Sea/Mediterranean Environment, 2012. – 18. – №2. – P. 246–250.
184. Tonay A. M. Unusual mass mortality of cetaceans on the coast of the Turkish Western Black Sea in summer 2009 / A. M. Tonay, A. Dede, A. A. Öztürk *et al.* // Journal of Black Sea/Mediterranean Environment, 2012. – 18. – P. 65-75.
185. Tonay A. Cetacean stranding records on the Turkish Western Black Sea coast during September 2010-September 2012 / A. Tonay, A. Dede, A. A. Öztürk // *In* Abstract Book: 27th Annual Conf. European Cetacean Society. Interdisciplinary approaches in the study of marine mammals, 2013. – Setúbal, Portugal. – P. 389.
186. Tonay A. M. Is there a distinct harbor porpoise subpopulation in the Marmara Sea? / A. M. Tonay, Ö. Yazıcı, A. Dede *et al.* // Mitochondrial DNA Part A, 2016. – P. 1-7.
187. Tougaard J. Cetacean noise criteria revisited in the light of proposed exposure limits for harbour porpoises / J. Tougaard, A. J. Wright, P. T. Madsen // Marine Pollution Bulletin, 2015. – 90. – № 1. – P. 196-208.
188. Tregenza N. J. C. Harbour porpoise (*Phocoena phocoena* L.) by-catch in set gillnets in the Celtic Sea / N. J. C. Tregenza, S. D. Berrow, P. S. Hammond, R. Leaper // ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 1997. – 54. – №5. – P. 896-904.

189. Van BresseM M. F. Further insight on the epidemiology of cetacean morbillivirus in the northeastern Atlantic / M. F. Van BresseM, P. Jepson, T. Barrett // *Marine Mammal Science*, 1998. – 14. – №3. – P. 605-613.
190. Van BresseM M. F. A review of virus infections of cetaceans and the potential impact of morbilliviruses, poxviruses and papillomaviruses on host population dynamics / M. F. Van BresseM, K. Van Waerebeek, J. A. Raga // *Diseases of aquatic organisms*, 1999. – 38. – №1. – P. 53-65.
191. Van BresseM M. F. An insight into the epidemiology of dolphin morbillivirus worldwide / M. F. Van BresseM, K. Van Waerebeek, P. D. Jepson *et al.* // *Veterinary microbiology*, 2001. – 81. – №4. – P. 287-304.
192. Van BresseM M. F. Cetacean morbillivirus: current knowledge and future directions / M. F. Van BresseM, P. J. Duignan, A. Banyard // *Viruses*, 2014. – 6. – №12. – P. 5145-5181.
193. Viaud-Martinez K. A. Morphological and genetic differentiation of the Black Sea harbor porpoise (*Phocoena phocoena relicta*) / K. A. Viaud-Martinez, M. Martinez Vergara, P. E. Gol'din // *Marine Ecology Progress Series*, 2007. – 338. – P. 281–294.
194. Vinogradov M. Y. A newly acclimated species in the Black Sea: the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) / M. Y. Vinogradov, E. A. Shushkina, E. I. Musayeva, P. Y. Sorokin // *Oceanology*. – 1989. – 29. – №2. – P. 220-224.
195. Vinther M. Bycatches of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*, L.) in Danish set-net fisheries / Vinther, M. // *Journal of Cetacean Research and Management*, 1999. – 1. – №2. – P. 123-135.
196. Volovik S. P. *Mnemiopsis leidyi*: biology, population dynamics, impact to the ecosystem and fisheries / S. P. Volovik, I. A. Mirzoyan, G. S. Volovik // *ICES (Biol. Oceanogr. Committee)*, 1993. – 69. – P. 1-11.
197. Vos J. G. Toxicology of marine mammals / J. G Vos, G. Bossart, M.Fournier, T. O'Shea // *CRC Press*, 2003. – 643 p.

198. Wang, J. Y. Mitochondrial DNA analysis of harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, subpopulations in North American waters / J. Y. Wang, D. E. Gaskin, B. N. White // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1996. – 5. – P. 1632–1645.
199. Werth A. J. Functional morphology of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*) tongue, with reference to suction feeding / Werth A. J. // Aquatic Mammals, 2004. – 30. – №3. – P. 405-418.
200. Woodley T. H. Potential rates of increase of a harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) population subjected to incidental mortality in commercial fisheries / T. H. Woodley, A. J. Read // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1991. – 48. – №12. – P. 2429-2435.
201. Yasui, W. Y. Energy budget of a small cetacean, the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.) / W. Y. Yasui, D. E. Gaskin // Ophelia, 1986. – 25. – №3. – P. 183–197.
202. Yurick D. B. Morphometric and meristic comparisons of skulls of harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.) from the North Atlantic and North Pacific / D. B. Yurick, D. E. Gaskin // Ophelia, 1987. – 27. – №1. – P. 53-75.