

*Известия
Музейного Фонда
им. А.А.Браунера*

ISSN 2306-5508. Известия Музейного фонда им. А. А. Браунера. 2020. Том XVII. № 1. 1-32.



№ 1

Том XVII 2020

JOURNAL OF MAMMALOGY

Published Quarterly by the American Society of Mammalogists

Vol. 51 AUGUST —, 1960 No. 3

THE ADRENO-PITUITARY SYSTEM AND POPULATION CYCLES IN MAMMALS

By JOHN J. CHRISTIAN

Since Elton (1924) published his first account of population cycles, there has been a tremendous amount of work done to determine what animals have cyclic fluctuations and what causes these fluctuations to occur with such regularity. Hatt (1930) and Hamilton (1937) both reviewed and discussed vole fluctuations at length. Elton later (1942) reviewed the whole subject in detail. In 1948 Rowan described the ten-year cycle as seen in central Canada with particular reference to snowshoe hares and grouse. Most recently Clarke (1949) briefly summarized the present status of the subject. One thing is abundantly clear in all of these discussions: the cause of cyclic population fluctuations remains unknown. The number of species now known to cycle are legion, in fact the non-cyclic mammal is the exception rather than the rule. The problem



О близкородственном спаривании зверей в природных условиях

Легенда Сталинской премии, проф. П. А. МАНТЕЙФЕЛЬ
Зав. кафедрой биологии Московского научно-исследовательского института

С большой осторожностью допускают в зоологии гибриды, т. е. родственно различие сальмоидных животных, при котором родители спариваются с их потомком, братья с сестрой и пр.

Увеличение и уменьшение численности гибридов при соответствующих условиях тырирования животных и особенно в домашних хозяйствах представляет наиболее ценный материал, который порождает.

На бесспорный, бесспорный, статистический материал приводит к снижению жизнеспособности животных, к вырождению и

самозачинки, семьи обычно вымирают очень мало и расцени на эти случаи обычно делают очень слабыми, слабыми биологически, лето погубило» (там же, стр. 20).

Так же к гибриду относятся и животные.

Эти животные, да с ним зоологи? Нет. Они гибнут в экологических «оубубах», стидя так называемой «примитивной» дитячьей, и усложняют свой «жизнь» и «закономерности» в живой природе.

Эти объяснения ряд специалистов называют «классическими» — что означает

Оригиналы первых страниц статей J. J. Christian и П. А. Мантейфеля (см. в настоящем выпуске).



Родина Справжній тюлень – Phocidae

БЛОЧЕРЕВИЙ ТЮЛЕНЬ

MONACHUS MONACHUS HERMANN, 1779

Злобутий поблизу м. Вилково у гирлі Дунаю.

Ареал: охочіє Чорне море (узбережжя Болгарії, Румунії, Турції), Середземне море та атлантичне узбережжя Африки. Скрізь дуже рідкісний.

Чучело тюленя-монаха с этикеткой в экспозиции Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. Фото Золтан Баркаси.

К статье И.В. Щеголева и Е.И. Щеголева “Тюлень-монах (*Monachus monachus*) в центральной и северо-восточной частях современного ареала”.

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

- Соколов Л. В. Находки поселений крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guldenstaed, 1770) на юге Одесской области.....1
- Щеголев И. В., Щеголев Е. И. Тюлень-монах (*Monachus monachus*) в центральной и северо-восточной частях современного ареала.....6
- Кошелев А. И., Кошелев В. И. Экологические связи водоплавающих и околородных птиц в колониях наземного и тростникового типа в южных областях Украины.....12

По страницам старых изданий

- Мантейфель П. А. О близкородственном спаривании зверей в природных условиях20
- Абашкин С. А. Инбридинг и аутбридинг в природе.....24
- Комментарии к статьям П. А. Мантейфеля «О близкородственном спаривании зверей в природных условиях» и С. А. Абашкина «Инбридинг и аутбридинг в природе», посвященным внутрипопуляционным механизмам регулирования численности животных.....28

На первой странице обложки:

Снимок чучела тюленя-монаха в экспозиции Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. Фото Золтан Баркаси.

Вісті Музейного Фонду ім. О. О. Браунера

Том XVII № 1 2020

Науковий журнал
Російською та українською мовами

Головний редактор
канд. біол. наук Ю. М. Олійник
Засновник та видавник:
Музейний фонд імені О. О. Браунера

Редаційна колегія:
Канд. біол. наук М. М. Джуртубаєв,
канд. біол. наук В. В. Заморов,
канд. біол. наук Д. А. Ківганов,
канд. істор. наук В. О. Кузнецов,
д-р. біол. наук А. І. Кошелев,
д-р біол. наук В. О. Лобков
(заст. редактора),
канд. біол. наук Н. М. Спаська,
Ю. В. Суворов,
Л. В. Рясіков,
С. Г. Сичева (відповід. секретар)
Відповідальний за випуск В. О. Лобков

Свідоцтво про державну
реєстрацію ОД № 913
від 13.12.2003 р.

65058, м. Одеса,
пров. Шампанський, 2,
біологічний факультет ОНУ,
зоологічний музей.
Тел. (048) 68-45-47,
e-mail: zoomuz2017@gmail.com

Здано у виробництво 5.03.2020 р.
Підписано до друку 20.03.2020 р.
Формат 60x84/8. Папір друкарський.
Гарнітура Times. Друк різнографія.
Ум. друк. арк. 3,2
Тираж 50 прим.
Безкоштовно

Виготовлювач:

Одеський національний університет
імені І. І. Мечникова
м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12,
65082, Україна. Тел.: (048) 723-28-39
E-mail: druk@onu.edu.ua
Свідоцтво ДК № 4215 від 22.11.2011 р.

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 591.952

Л. В. СОКОЛОВ

**НАХОДКИ ПОСЕЛЕНИЙ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*
GULDENSTAEDT, 1770) НА ЮГЕ ОДЕССКОЙ ОБЛАСТИ.**

Представлены сведения о находках колоний и одиночных поселений крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guldenstaedt, 1770), а также некоторые данные о биотопической приуроченности и численности вида на юге Одесской области. В большинстве обнаруженных колоний отмечена депрессия численности с общей тенденцией к вымиранию населения, несмотря на отсутствие прямого истребления человеком и природоохранный статус.

Ключевые слова: крапчатый суслик, Одесская область, распространение, численность.

Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Guldenstaedt, 1770) – аборигенный вид степной и лесостепной зоны Европы, распространен от центральных районов Польши на западе ареала до среднего течения Волги на востоке. На юго-западе достигает долины Прута и низовий Дуная. На севере он доходит до Оки, а на юге выходит к Черному морю в междуречье Дуная и Днепра. Изолированные от основного ареала популяции сохранились в Польше и в Белоруссии (Огнев, 1947; Громов и др., 1963; Жизнь животных..., 1989; Красная книга РБ, 2006). Однако, несмотря на столь обширный ареал, некогда многочисленный вид, наносивший ущерб сельскому хозяйству, ныне значительно сократил свою численность, исчезнув во многих местах своего бывшего распространения.

Вред наносимый сусликом был столь велик, что специальные истребительные мероприятия (ядохимикаты, заливание нор водой) проводились на значительных территориях в Украине, Молдавии, РСФСР в 1920-е и послевоенные 1940-70-е годы (Браунер, 1923; Лобков, 2016; наши данные). Также, значительное количество зверьков добывалось ради ценного меха (Каверзнев, 1931; Громов и др., 1963).

Однако уже в 1980-х годах, ввиду снижения численности и вредоносности сусликов было рекомендовано оказаться от химических средств борьбы. Тем не менее, снижение численности вида продолжалось по ряду причин даже на заповедных территориях (Ссавці України..., 1999; Лобков, 2016). В последние десятилетия крапчатый суслик (*sensu lato*) в Украине сохранился в Одесской, Херсонской, Харьковской и Луганской обл., а также одиночные колонии на Волыни (Червона книга України, 2009).

Целью нашего сообщения является изложение имеющихся на данный момент сведений о находках колоний крапчатого суслика, а также некоторых данных о численности этого крайне редкого вида на юге Одесской области.

Сведения о современном распространении крапчатого суслика на юге Одесской области нами собраны в ходе полевых исследований 2006–2018 гг., в Болградском, Измаильском и Татарбунарском районах. Также использованы некоторые опросные данные.

Видовая принадлежность сусликов определялась визуально по внешним морфологическим признакам (характер окраса, размер) при рассмотрении погибших животных, и на расстоянии с применением 12-ти кратного бинокля.

В Болградском районе, колонии крапчатых сусликов длительное время существовали на необрабатываемых степных участках, оставленных под пастбища в окрестностях с. Табаки и с. Жовтнево. Суслики в районе с. Табаки в 1990-х начале 2000-х годов сохранились в виде небольшой колонии на восточной окраине населенного пункта. Данное поселение сусликов занимало площадь 650 м x 40 м (2,6 га), ограниченное с севера, востока и юга склонами оврага, на западе к нему примыкало поле засеваемое однолетними культурами (кукуруза, пшеница, ячмень). Несмотря на значительную антропогенную нагрузку (пастбищная дигрессия, частое посещение людьми и прямое уничтожение зверьков заливанием нор, высадка деревьев), пресс хищников (домашние кошки, в первую очередь – личные наблюдения, возможно, хорьки, лисы, желтобрюхие полозы и др. потенциальные враги, отмеченные в данном районе), и отсутствие генетического обмена с другими колониями – данная группировка существовала длительное время. В конце 1980-х – начале 1990-х годов местообитание сусликов было полностью засажено акациями (*Robinia pseudoacacia*), что должно было положить конец существованию популяции, однако, к концу 1990-х годов все деревья были вырублены и суслики сохранились. Тем не менее, численность зверьков в колонии едва ли превышала несколько десятков особей в начале 21 века. Последние крапчатые суслики нами наблюдались в данной колонии в июне-июле 2006 года, регулярно добываемые домашней кошкой. Исследование поселения в 2007–2012 гг. не выявило наличия зверьков, или жилых нор (не затянутых паутиной или заросших травой), что позволяет предположить полное вымирание данной группировки.

В ходе фаунистических исследований побережий р. Ялпуг (1,7 км к юго-западу от с. Табаки, 30.04.2008 г.), нами отмечена одна особь крапчатого суслика у железнодорожного полотна, в 50 м от левого берега реки. Животное скрылось в норе в 0,5 м от дороги, и несмотря на тщательные поиски, других нор в данной местности не обнаружено. Значительная пастбищная дигрессия берегов р. Ялпуг на участке между украинско-молдавской границей и до автомобильного моста в окр. г. Болград, а также частое посещение отдыхающими и рыболовами, вероятно привели к вымиранию сусликов здесь в недалеком прошлом.

Еще одна крупная колония крапчатых сусликов в Болградском р-не, существовала в конце 1970-х годов по опросным данным в окр. с. Жовтнево. Поселение сусликов занимало необрабатываемый степной участок (примерно 900 м x 150 м, 13,5 га) на территории военного аэродрома, в 1,9 км от западной окраины села. Ввиду постоянного антропогенного пресса (беспокойство, заливание нор военнослужащими, распашка пригодных для посева участков аэродрома в постсоветское время), на данный момент представляется маловероятным выживание сусликов в этом локалитете, исследовать который планируется в ближайшее время.

В Измаильском районе значительная по занимаемой площади и численности колония крапчатых сусликов известна из окр. с. Сафьяны, в верховьях оз. Сафьян. В начале 2000-х годов колония занимала огромную территорию 9 км x 2 км (1800 га), располагаясь на 2 нераспаханных степных участках на северной окраине населенного пункта и на 1 участке вдоль восточного берега оз. Сафьян. Все 3 участка находились в непосредственной близости друг от друга, разделенные только автомагистралью и полевыми дорогами. По сведениям полученным от охотников с. Сафьяны и сотрудников гидрогеолого-мелиоративной партии (Одесская ГГМ экспедиция), колония сусликов насчитывавшая несколько сотен (по приблизительным оценкам) особей существовала еще в 2010-2011 гг.

Однако, при обследовании восточной окраины колонии в 2012 г. (24.09.12 г.), нами обнаружены лишь одиночные норы без признаков заселения (затянутые паутиной или заросшие травой по периферии), животные не наблюдались. В последующие годы, большая часть участка занятого колонией была распашана, и на данный момент в нетронутым виде сохранился только фрагмент примыкающий к оз. Сафьян (2 км – 0,1-0,3 км). Возможно суслики сохранились еще в этом локалитете.

В Татарбунарском районе, небольшие колонии крапчатых сусликов выявлены нами на территории НПП «Тузловские лиманы» в ходе экспедиционных выездов в 2012–2018 гг. Вследствие практически полной распашки степей, прилегавших в прошлом к берегам лиманов, существование больших поселений сусликов стало невозможным, и последние особи данного вида сохранились по обочинам дорог между полями и береговыми обрывами, а также на пустырях сельских окраин. Группа из 5 жилых нор нами обнаружена на южной окраине с. Ройлянка, в верховье оз. Карачаус (22.06.12 г.), однако малочисленность и близость населенного пункта не позволяют прогнозировать ее длительное существование. На западном побережье оз. Соленое (23.07.12 г.), на сохранившейся степной полосе (с доминированием полыни австрийской (*Artemisia austriaca*)) 40–160 м шириной и протяженностью 3 км, обнаружена ленточная колония из 20 нор равномерно локализованных по всей площади биотопа. Активные животные не отмечены, но колония будет изучаться в дальнейшем.

Еще одно ленточное поселение крапчатых сусликов обнаружено нами на северном берегу оз. Шаганы (19.03.13 г.), на участке между оз. Мартаза и небольшим пересохшим лиманом в окр. с. Балабанка. Данная колония сусликов располагается на необрабатываемой степной полосе (попынно-злаковое разнотравье) между береговым обрывом озера и сельхозугодьями (поля зерновых культур), протяженностью 1,8 км, при ширине полосы 50–100 м. В результате проведенного учета (при ширине линии учета 10 м) вдоль береговой линии озера, была выявлена 21 группа нор, от 1 до 4 в каждой группе, при частоте локализации групп 10–50 м. Из 21 групп нор – 13 имели визуально новые (этого года) норы-веснянки, и косвенно позволяют предположить существование в 2013 г. в данной популяции 13 зверьков. В ходе исследования, нами был отмечен в активном состоянии (на кормежке) только один крапчатый суслик. Предполагалось, что при повсеместном расширении прибрежной охранной полосы до 100 м, согласно установленных законом границ парка, численность сусликов будет постепенно увеличиваться. Однако, учет проведенный в данном поселении в 2018 г. (29.07.18 г.), при ширине учетной полосы в 3–4 м, выявил лишь 9 из учетных ранее нор, что вероятно свидетельствует о дальнейшей депрессии численности вида, несмотря на отсутствие непосредственного антропогенного воздействия, расширения природоохранной зоны (с постепенным восстановлением степного фитоценоза) и малочисленности потенциальных врагов. Животные в активном состоянии во время последнего учета не зафиксированы.

При обследовании западного побережья оз. Будуры (19.03.13 г.), были обнаружены отдельные разрозненные норы сусликов (6 групп по 1–4 норы в каждой, из них 4 группы с норами-веснянками этого года), вероятно остаточные поселения некогда единой крупной популяции располагавшейся между озерами Мартаза, Шаганы и Будуры, до полной распашки степей в данном районе.

В целом можно сказать, что отсутствие на юге Одесской области значительных по площади степных биотопов а также агроценозов с многолетними культурами (люцерна, эспарцет), способствующими выживанию сусликов в других частях ареала (Лобков, 1999; Лобков, 2016), наряду со значительной фрагментацией ареала и инбридингом в небольших малочисленных поселениях, обусловило исчезновение данного краснокнижного вида, населявшего в прошлом значительные по площади территории Причерноморья.

Поиски колоний крапчатых сусликов, а также изучение факторов влияющих на численность вида в междуречье Дуная и Днестра в дальнейшем будут продолжены. Однако, имеющаяся на данный момент информация о расположении колоний (рис.1) и состоянии вида в целом, а также степень изученности сохранившихся степных биотопов указанной территории (за период с 2007 по 2018 гг.), позволяют с высокой степенью вероятности предполагать полное исчезновение сусликов в обозримом будущем, несмотря на природоохранный статус.

Литература

- Браунер А. А. Сельскохозяйственная зоология. Одесса: Государственное издательство Украины. 1923. – 436 с.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чапский К. К. Млекопитающие фауны СССР. – М.-Л.: Издательство АН СССР, 1963. – Ч. 1. – 640 с.
- Жизнь животных. Млекопитающие. под ред. В.Е. Соколова. М.: «Просвещение». – 1989. – Т. 7. – 558 с.
- Каверзнев В. Н. Сурки, суслики и другие грызуны второстепенного значения, их жизнь добывание их и борьба с некоторыми из них. – Москва: КОИЗ. – 1931. – 88 с.
- Красная книга Республики Беларусь. Животные. /под общ. ред. Г. П. Пашкова. Минск: «Беларуская Энциклапедыя» имени Петруся Бровки, 2006. – 320 с.
- Лобков В. А. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. – Одесса: Астро-принт, 1999. – 272 с.
- Лобков В. А. Внутрипопуляционная регуляция численности млекопитающих: монография. – Одесса: «Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова», 2016. – 237 с.
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и Северной Азии). Грызуны. – М.-Л.: Издательство АН СССР, 1947. – Т. 5. – 811 с.
- Славці України під охороною Бернської конвенції /За ред. І. В. Загороднюка. // Праці Теріологічної Школи, Вип. 2. – Київ. 1999. – 222 с.
- Червона книга України. Тваринний світ /під заг. ред. І. А. Акімова Київ : Глобалконсалтинг. – 2009. – 600 с.

Поступила в редакцію 15.02.2020 г.



Рис.1 Точки находок колоний и одиночных поселений крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) на юге Одесской области: 1. – окр. с. Табаки, Болградский р-н (45°43'46" С, 28°37'20" В); 2. – окр. ж/д моста через р.Ялпуг, Болградский р-н (45°42'16" С, 28°35'03" В); 3. – аэродром в окр. с. Жовтневое, Болградский р-н (45°38'34" С, 28°40'10" В); 4. – окр. с.Сафьяны, Измаильский р-н (45°25'21" С, 28°53'19" В); 5. – сев. берег оз.Шаганы, Татарбунарский р-н (45°45'06" С, 29°50'56" В); 6. – зап. берег оз. Будуры, Татарбунарский р-н (45°46'06" С, 29°53'15" В); 7. – окр. с. Ройлянка, Татарбунарский р-н (45°49'56" С, 29°55'21" В); 8. – зап. берег оз.Соленое, Татарбунарский р-н (45°53'15" С, 30°06'35" В).

УДК 599.745:591.9

И. В. ЩЕГОЛЕВ, Е. И. ЩЕГОЛЕВ

ТЮЛЕНЬ-МОНАХ (*MONACHUS MONACHUS*) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТЯХ СОВРЕМЕННОГО АРЕАЛА

Описываются случаи встреч тюленя-монаха в Эгейском и Ионическом морях в конце XX – начале XXI столетий, его численность, особенности биологии, перспективы сохранения.

Ключевые слова: тюлень-монах, Эгейское море, Ионическое море

В Эгейском море (200000 км²) и гораздо реже в Ионическом море (50000 км² на территории Греции) до сих пор обитают самые редкие звери на нашей планете: тюлени-монахи или белобрюхие тюлени. Мы, методом опроса профессиональных рыбаков южной половины Греции в порту Пирей и через подставных лиц в центральном магазине, реализующем по оптовым ценам нейлоновые и лесковые сетки, попытались в середине 1990-х годов выяснить состояние популяции этого явно вымирающего зверя и получили весьма неутешительные результаты. Первым самым важным результатом нашего опроса 50 рыбаков было их признание, что они в своем большинстве (75%) при первом удобном случае стреляют в тюленя-монаха, встретив его в море у своих сетей, из заранее приготовленного охотничьего ружья, что, в принципе, оставляет тюленям мало шансов на выживание в XXI веке. Нам нужно прокомментировать этот феномен просто и ясно – рыбаки ловят рыбу сетями, и нахождение ружья в их лодках должно быть запрещено. Если бы за находку ружья в рыбацких лодках водная полиция, которая формально присутствует во всех портах страны, забирала бы на 5 лет у нарушителей дорогостоящую лицензию на рыболовство (10000 \$), то рыбаки не брали бы в море ружья, рискуя потерять свой заработок и работу, а тюлени-монахи были бы спасены только одним этим законом.

Специалисты и эксперты считают, что на каждого найденного убитого рыбаками тюленя, как правило, обнародованного в СМИ, приходится 20 убитых и не найденных зверей. Однако при этом соотношении 1:20 тюлени должны были быть уже давно истребленными рыбаками и поэтому все же это соотношение должно быть в реальных условиях гораздо меньше где-то 1:3 или как максимум 1:5. Судите сами, если нам известно о гибели от выстрелов рыбаков 5 тюленей на протяжении 20 лет в 1990–2000-х годах то, исходя из экспертных оценок за этот период, должно было быть убито около 100 этих зверей (40–50 % популяции).

По данным общественной природоохранной организации, защищающей тюленей в Греции, которые вероятнее всего преувеличенны в 1,3–1,5 раза в этой Балканской морской стране в 1990-х годах обитало, в общем, около 250 тюленей-монахов, но, надо полагать, что реально на морских акваториях Греции, живут около 180±20 тюленей-монахов, которые воспроизводят за год около 25–35 детенышей и при этом рыбаки во время промыслов практически ежегодно преднамеренно убивают из ружей около 4–6 взрослых тюленей. Результаты наших опросов рыбаков совпадают с реальной обстановкой и все заинтересованные стороны прекрасно знают в чем корень зла – в охотничьем ружье, которое рыбаки берут в море, но при этом экологическая проблема с этим вымирающим видом не решается многими десятилетиями. То есть все делают вид, что проблема ружья якобы не существует.

Эпицентром ареала тюленя-монаха в восточном Средиземноморье является Эгейское море (170 экз. – 93–95 %), где он обитает, в основном, на островах в пещерах, имеющих в конце воз-

© Щеголев И. В., Щеголев Е. И., 2020 г.

душную камеру и подводный вход на 25–35 известняковых островах с отвесными скалами. Это такие острова как Лезбос, Самос, Хиос, Икартия, Псара, Карпатос, Фурни, Патмос, Фолегандрос, Калимнос, Аморгос, Милос, Иос, Кимолос, Полиэгос, Андрос, Тинос, Китнос, Китира, Наксос, Астипалеа, Скопэлос, Скирос и некоторые другие (10–15) безмянные маленькие скальные острова.

Самое большое скопление тюленей-монахов (группа из 20 особей) на протяжении последних 30 лет было отмечено рыбаками промысловиками в 1990-х годах в обширном морском заливе в центре острова Лезбос, в северо-восточной части Эгейского моря.

В 1995 году по 3 тюленя-монаха видели в северной части острова Фурни (Печка) на маленьких скальных островах у этого острова и 2 особи на острове Фолегандрос, а одиночных особей в конце XX века видели на островах Тинос, Китнос, Китира, Наксос, Скопэлос, Алонисос, Юра. На самом большом острове Крит тюлени в 1990-х годах уже не встречались, вполне вероятно, что их там в 1980-х годах перестреляли очень агрессивные рыбаки этого острова, но не исключено что тюлени вообще избегают крупные острова. Возможно тюлени сохранились на маленьком острове Гавдос юго-западнее острова Крит.

В центре Эгейского моря севернее вулканического острова Милос на маленьких островах Кимолос и Полиэгос профессиональные рыбаки регулярно видели 5 тюленей (1998 г.), а в предыдущем 1997 году в этом же районе – 7 тюленей. На крупном острове Милос вулканического происхождения, расположенном немного южнее, наблюдали всего лишь 2 тюленя, вероятно, вследствие беспокойства многочисленными туристами. На северном берегу острова Милос 8 октября 1996 года белым днем в месте Саракинико в море у обрывистого берега мы увидели на расстоянии 25 метров с 15 метрового обрыва одного крупного двухметрового самца тюленя-монаха, темно коричневого цвета, который вынырнул у самого берега прямо под нами, громко фыркнул и затем сразу же через 4–5 секунд опять нырнул и проплыл под водой в западном направлении очень большое расстояние и, по-видимому, так далеко, что мы его больше не увидели в поле зрения в радиусе 500 метров. Когда этот зверь выныривает, то у него из воды выходит только одна голова и он чем-то напоминает водолазов, у которых тоже из воды выходит только голова. При виде этого крупного и странного ластоногого зверя в Средиземном море возникают какие то особенные чувства уважения к реликтовым древним животным, которые чудом сохранились до наших дней. В общем, тюлень очень флегматичное медлительное животное, он любит спать и представляет весьма легкую мишень для рыбаков-охотников.

12 ноября 1999 года одного взрослого тюленя-монаха сероватого цвета поймали живьем в сети в прибрежной зоне моря у острова Хиос. Его освободили и выпустили в море там же в порту, засняв этот процесс на телевизионные видеокамеры. В районе острова Самос у берегов Турции в 1994–1995 годах рыбаки-промысловики рассказали нам, что не видели там тюленей, возможно потому, что они находятся в районе этого острова периодически, но, тем не менее, они там бывают, о чем свидетельствуют факты добычи одного тюленя рыбаками в море у этого острова 20 апреля 2010 года.

На острове Икартия, куда по преданиям мифологии упал Икар с обожженными солнцем крыльями, два тюленя наблюдались рыбаками летом 2008 года в 3-х км в обе стороны от района села Каркинагри и древнего храма Артемиды. Один из тюленей даже разлегся отдохнуть или поспать прямо на берегу моря в дневное время суток, что бывает очень редко.

В 1999 году в конце октября на острове Икартия в прибрежной зоне моря нашли одного беспомощного тюлененка, который отбилась от матери, что свидетельствовало о том, что здесь есть пещеры, в которых они выводят потомство (данные ТВ СМИ).

В 2011 году 7 декабря в море в районе маленьких островов юго-западнее острова Родос одного старого крупного самца тюленя-монаха профессиональные рыбаки убили 7 пулями жаканами, предназначенными для охоты на диких кабанов, и труп зверя, облитого кровью, показали по телевизионным новостям (данные СМИ ТВ-Скай). В очень редких случаях крупные бродячие тюлени-самцы плавают вдоль побережья материковой Греции в районе столицы г. Афины. На

мысе Сунис в 600 метрах северо-восточнее древнего храма бога моря Посейдона в июне 2002 года тюлень-монах выплыл и фыркнул в 15 метрах от берега и в 5 метрах от купающейся женщины, которая была шокирована этим крупным диким зверем.

В 2010 году 28 апреля на крупном острове Эвбея (Эвия) прилежащем с востока к материковой Греции в районе села Мандуви профессиональные рыбаки застрелили из ружья 4 месячного тюлененка (данные СМИ-ТВ).

В 2015 году 2 июня у восточного побережья острова Тинос днем в 10–11 часов утра рядом с берегом плавала самка тюленя с подросшим детенышем, который по размерам был на 20–25% меньше чем взрослый тюлень.

На северный Фракийский берег Эгейского моря тюлени-монахи заплывают очень редко. Так, в 1994 году осенью рыбаками был отмечен факт двухмесячного нахождения одиночного, вероятно, холостого самца тюленя на морском скалистом берегу в 3 км западнее города Александруполис, а в последующие четыре года тюлени во всем этом районе уже не наблюдались.

В Ионическом море тюленей-монахов гораздо меньше, чем в Эгейском море (7–11 экз.) и они есть только на 4 островах (Закинтос, Кефалония, Итака, Андипакси). Вдоль западного обрывистого побережья острова Закинтос (итальянское Зантэс) в начале 1990-х годов в пещерах обитало в общем 8 тюленей, которые выводили ежегодно 2–3 тюленят (данные биолога Влахутсику Ада, личное сообщение). В 2003 году один молодой 23-летний рыбак, сын опытного рыбака Парасхиса, который якобы активно помогал группе зоологов, изучавших и защищавших последних тюленей на острове Закинтос на широте 37°38', вдруг неожиданно для всех окружающих в прибрежной зоне моря с баркаса застрелил из ружья с близкого расстояния взрослого тюленя-монаха. Эта трагическая история с длительными бесперспективными судебными тяжбами и формальными театральными заседаниями судей закончилась безнаказанностью молодого преступника.

Вполне возможно, что смышленные тюлени паразитируют на человеке разумном и поедают рыбу находящуюся неподвижно в рыбацких сетях, чтобы не терять свои силы, охотясь на нее. Но ведь персонал ВВФ прекрасно знает все пещеры на острове Закинтос, в том числе и те, где находятся детеныши тюленя и может выставлять свои сети в этом районе для подкормки тюленей, а рыбакам определить зоны лова сетями на удалении 10–15 км от этих пещер. Во всяком случае, неразрешимых проблем не существует в природе, но дело по существу в том, что эти экологические проблемы никто не желает решать, а самому человеку уже явно стало тесно на этой земле. Так пусть люди уйдут подальше на большое расстояние от пещер тюленей-монахов, в которых, кстати, эти звери живут уже многие миллионы лет. Непонятно почему зоологи назвали этого тюленя монахом (одиночкой) когда есть примеры объединения его в большие стаи, состоящие из 20–200 особей.

На наш взгляд, проблема вымирания тюленей-монахов в морях, омывающих Грецию, состоит только в том, что греческое государство в лице, так называемой водной полиции, которая прекрасно оснащена всем необходимым и имеет в своем распоряжении скоростные катера, прямо не хочет контролировать наличие в рыболовецких баркасах огнестрельного оружия. С другой стороны госчиновники не хотят компенсировать ущерб, причиненный тюленями и дельфинами многокилометровым и дорогостоящим рыболовецким сетям.

В западной материковой Греции на широте 38°18' в районе морского побережья лагуны Месолонгион тюлени заплывают, видимо, случайно и крайне редко из близлежащих (30 км) островов Кефалония или Итака где они выводят своих детенышей в пещерах.

Единичные особи тюленя наблюдались одним рыбаком в прибрежной зоне моря лагуны Месолонгион (Прокопанистос) в 10 км юго-западнее одноименного городка практически в одном и том же месте в мае 2009 и 2010 годов. В 1970 году, когда людей в этом районе было еще очень мало, был случай когда тюлень заснул на пустынном песчаном берегу моря на створе старицы реки Ахелос в 4 км восточнее острова Оксия, в районе рыбовыростных прудов Свинка, и рыбак, думая что он мертвый, подошел к нему и пнул его ногой, а тюлень проснулся и уполз в мелковод-

ное море (данные рыбака Ташкова А., личное сообщение). Такие же беспечные и флегматичные тюлени встречаются и в наши дни. Так, один тюлень в июне 2015 года залез отдохнуть прямо на пластмассовые островные платформы морских рыбопитомников в морском заливе, восточнее устья реки Ахелос, напротив маленького островка Оксия, где был сфотографирован рабочими этого рыбопитомника. Возможно, он там хотел полакомиться легкодоступной рыбой, и хорошо, что у работников этих хозяйств, за ненадобностью, нет ружей.

Представляет интерес появление тюленей-монахов на северо-западной окраине ареала в Ионическом море в районе южной оконечности острова Корфу (Керкира), где рыбаки-промысловики ранее не видели тюленей-монахов в первой половине 1990-х годов, кроме одного молодого тюленя в ноябре 1995 г. Южнее острова Корфу на маленьком острове Пакси по сведениям рыбаков в 1950–1960-х годах тюлени выводили детенышей в пещерах под обрывистыми западными берегами этого острова, а уже в 1990-х годах единичные мигрирующие тюлени наблюдались здесь периодически только 1–2 раза в год. Мы объехали на лодке вокруг все этих маленьких островов в сентябре 1998 года, но тюленей так и не увидели. Однако по данным сразу четырех рыбаков-промысловиков в 2004 и 2006 годах в начале марта и начале апреля один тюлень-монах наблюдался на южном берегу крошечного острова Андипакси (анди - напротив о-ва Пакси) южнее острова Пакси на широте 39°08' с. ш., где он, якобы, выводил детенышей в пещерах с подводным входом. Следовательно, это на сегодняшний день самое крайнее северо-западное место обитания тюленей в Восточном Средиземноморье вследствие наличия подходящих им пещер, продолжает использоваться тюленими для размножения.

Тюлени-монахи периодически отмечались, напротив острова Корфу у берегов северо-западной оконечности материковой Греции в районе устья реки Каламас на широте 39°31' и 39°37' в 8 км западнее и в 15 км сев.-западнее города-порта Игуменица. В декабре 1995 года один тюлень-монах наблюдался в море в районе рыбацкого села Саяда самого северо-западного населенного пункта в материковой Греции. В 1986 году один тюлень заплыл в морской залив крупного города-порта Игуменица. В марте 1993 года убитый тюлень-монах, вероятно, молодой одногодок или двугодок длиной всего лишь 1,3 метра был найден в морском заливе в 7,5 км южнее современного, а не старого замытого морем устья реки Каламас у огороженных сеткой рыбных питомников по выращиванию морских рыб тсипурес и лавраков. Вероятно, его убили из ружья работники рыбных питомников. Тюлени могут рвать зубами оградительные сети, чтобы достать рыбу, плавающую за ними, и затем через эти дырки может выйти вся находящаяся там рыба, на сумму в сотни тысяч евро. Эти рыбопитомники, как правило, находятся на акватории морских заливов где нет больших волнений, способных разрушить сетевые клетки, где комбикормом выкармливают морских рыб 2–3 видов. На этом мы завершаем перечисление встреч тюленей-монахов в Ионическом море, где их численность в 2005–2010 гг. оценивалась нами в 7–11 особей, периодически размножающихся на 4 островах разной величины, а именно: Закинтос, Кефалонья, Итака, Андипакси.

В Турции на южном побережье Малой Азии протяженностью 700 км тюлени-монахи изучаются турецкими биологами по европейским грантам только в самые последние 2010-е годы. В результате местные зоологи насчитали около 80 пещер, якобы пригодных для обитания тюленей, но при этом численность самих тюленей в этих пещерах они не сообщили. Надо полагать, что численность и плотность тюленей на материковых турецких берегах незначительна, возможно, там не так много рыбы как в эпицентре популяции в Эгейском море.

Самое крупное стадо тюленей-монахов около 200±40 особей сохранялось до 1990-х годов включительно на Атлантическом побережье Марокко, и это стадо в середине 1990-х годов видел один греческий капитан корабля, который сообщил нам об этом. Но в конце XX века тюленей поразила какая-то смертоносная эпизоотия неопределенной этиологии и современное состояние этой популяции неизвестно.

Тюлени-монахи обитали в прошлом и в Черном море, где в пещерах у мыса Калиакра (хороший край) в 1936 году находилась многочисленная группировка из 128 особей (данные болгар-

ских зоологов: по Зайцев, 1998). В Средиземном море никогда не наблюдались такие многочисленные стадные скопления тюленей-монахов за исключением одноразово 20 особей на острове Лесбос и, вероятнее всего, болгарские зоологи уже в те далекие от нас времена значительно преувеличили (в 3–5 раз) реальную численность локальной группировки тюленей на мысе Калиакра, поскольку они бы в реальной жизни не смогли бы прокормиться в таком большом числе на этом «пятачке» моря да еще при очень частых восточных штормах, от которых нельзя было где-то спрятаться. В 1940-х годах во время войны численность тюленей на мысе Калиакра снизилась до 20–30 особей, а в 1960-х гг. их осталось менее 10 (данные болгарских зоологов: по Зайцев, 1998).

В северной части Черного моря тюленей, вероятно, всегда было немного. С. Зернов (1913) отмечает «... несомненно, что в настоящее время тюлень в пределах России встречается крайне редко. За последние 10–15 лет только один или два экземпляра показались по побережью Тарханкут-Боккал». По данным Богдана Волянского в городе Одессе 2 мая 1922 года на базар везли на продажу крупного тюленя, которого поймали или застрелили в море (Волянский, 1924).

За период с 1946 по 1951 годы было пять случаев отлова тюленей на, так называемые, самодельные крючья, которыми в то время промышляли осетровых в море напротив дельты Дуная. Из добытого вблизи г. Вилково тюленя-монаха сделали чучело, которое пополнило экспозицию (см. обложку и фото ниже) Зоологического музея Академии наук Украины (Биркун, Кривохижин, 1996). Последние визуальные регистрации тюленей-монахов местными жителями в районе Килийской дельты Дуная были в сентябре 1992 г., в июне 1994 г. и в июле 1995 г. Последним натуралистом, видевшим тюленя монаха в северной части Черного моря, был Е. Кандауров, сообщивший о своей случайной встрече с одиночным зверем у побережья Керченского полуострова 24 апреля 1974 года (Биркун, Кривохижин, 1996).



Таксидермисты ННПМ НАН Украины В. Н. Бондаренко и В. А. Антонович за изготовлением чучела тюленя-монаха. Фото из архива Украинского териологического общества.

Однако иногда на свете происходят чудеса, и в 2014–2016 гг. тюлени-монахи впервые поселились и начали выводить потомство на маленьких островах Фасопула, расположенных рядом и немного северо-западнее крупного острова Фасос и даже на северном материковом берегу Эгейского моря немного западнее крупного города Кавала (данные А. Христидиса, личное сообщение).

Поступают сведения о тюленях-новоселах и из других мест Греции, что дает основания греческим биологам утверждать, что тюлень-монах в 2010–2020 годах начал расселяется в Эгейском море, и эта реликтовая популяция увеличивается в численности (данные А. Христидиса, личное сообщение).

Обнадеживает и встреча в это же время тюленя и в Черном море. Летом 2011 г. сотрудник Одесского национального университета имени И. И. Мечникова О. А. Ковтун в подводной пещере на побережье Керченского полуострова встретил и снял на видеокамеру крупного тюленя. По сообщениям местных жителей его неоднократно наблюдали в этом месте. Визуально его определили как серого тюленя, который, предположительно, сбежал из океанариума. Однако цвет шерсти не является главным определяющим признаком ластоногих. Тюлени-монахи после линьки тоже могут казаться серыми. Как сообщает С. Зернов (1913) «...у берегов Анатолии тюленей еще порядочно; мы видели их там не раз в море и достали один экземпляр для Зоологического музея Академии. Этот экземпляр жил у нас более двух недель; за это время он линял: из каштаново-черной вся передняя половина его тела успела превратиться в серебристо-серую...». М. Е. Сальников, исследовавший труп тюленя, отловленного в море вблизи дельты Дуная, сообщает, что общий тон окраски шерстного покрова серый, а в хвостовой части наблюдается пятнистость. В окраске тюленей-монахов встречаются различные вариации, которые часто связаны с возрастом животного (Сальников, 1959). Не исключено, что в 2011 г. у берегов Крыма видели именно тюленя-монаха. Возможно, что популяция этого вида действительно стала увеличиваться, о чем свидетельствуют новые места встреч и размножений этих, ставших редкими в последние десятилетия зверей.

Литература

- Биркун А. А. мл., Кривохижин С. В. Звери Чёрного Моря. – Симферополь: Таврия, 1996 – 96 с.
- Волянський Богдан. Замітки про фавну ссавців Одещини (головним чином околиць міста Одеси // Южная охота, 1924. – № 2. – С. 14-16.
- Зайцев Ювеналий. Самое синее в мире. – Нью-Йорк: ООН. – 1998. – 142 с.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // Зап. Импер. акад. наук по физ.-мат. отделению. – 1913. – Т. 32, № 1. – С. 1-299.
- Сальников М. Є. Нові дані про тюленя монаха в Чорному морі // Наукові записки Одеської біологічної станції. – 1959. – В.1. – С. 113-122.

Поступила в редакцию 12.01.2020 г.

А. И. КОШЕЛЕВ, В. А. КОШЕЛЕВ

Мелитопольский государственный педагогический университет имени Богдана Хмельницкого

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВОДОПЛАВАЮЩИХ И ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ В КОЛОНИЯХ НАЗЕМНОГО И ТРОСТНИКОВОГО ТИПА В ЮЖНЫХ ОБЛАСТЯХ УКРАИНЫ

Рассматриваются взаимоотношения особей разных видов в гнездовых колониях голенастых, чайковых птиц и поганок. Приводится список совместно гнездящихся видов, феномены «гнездового соседства», синхронизации размножения, гнездового паразитизма.

Ключевые слова: гнездовые колонии, экологические связи птиц, южная Украина.

Феномен «совместного гнездования» широко известен для птиц, но по-прежнему слабо изучен. Под ним понимается образование одновидовых и многовидовых колоний, поселений, гнездовое соседство птиц разных видов. Данный вопрос представляет, как теоретический, так и практический интерес как основа рационального использования хозяйственно-важных видов и эффективной охраны редких видов (Блум, 1973; Формозов, 1981; Рябицев, 1993; Кошелев, 1984; Кошелев и др., 2007, 2012, 2017). В гнездовых орнитокомплексах ярко проявляется многообразие и специфика экологических связей водоплавающих птиц. Под ними понимается широкий спектр определенных функциональных отношений между видами и особями одного вида, которые и формируют определенные сообщества (Пианки, 1981; Кошелев В., 2017). Вместе с тем, слабо изученными остались вопросы внутривидовых и межвидовых взаимоотношений водоплавающих и околоводных птиц на разных этапах периода размножения, явления гнездового «соседства» и колониальности, образ жизни и поведение в выводковый период, синхронизация размножения одного и разных видов. Важно также познание механизмов, определяющих возникновение и существование одновидовых и многовидовых (смешанных) гнездовых сообществ водоплавающих птиц (Кошелев и др., 1990, 1999), соотношение одиночного, группового и колониального типов гнездования, что тесно связано с разработкой основ их охраны.

Актуальность подобного рода исследований возрастает в связи с запросами охотничьего хозяйства по увеличению численности хозяйственно-важных видов, а также с охраной редких и исчезающих видов птиц, необходимостью их искусственного разведения и выпуска в природу. Для этого необходимо знать закономерности функционирования водных экосистем и их отдельных компонентов – подсистем, динамику численности отдельных видов и их требования к среде обитания, без чего невозможно эффективно проводить биотехнические мероприятия.

Выяснение экологических связей и процессов, происходящих в орнитокомплексах, приобретает особую значимость в условиях усиливающегося антропогенного пресса на природу вообще, и на птиц в частности, при расширяющихся масштабах дичеразведения, создании искусственных сообществ птиц в заповедниках, зоопарках и питомниках. Гнездовые орнитокомплексы рассматриваются как упорядоченная открытая биологическая система с набором прямых и обратных связей (экологических связей) различного уровня и значимости, элементы которой представлены гнездами, поселениями и колониями одного и разных видов, в которой осуществляется особый вариант эволюционного процесса – синэволюции и коэволюции разных видов. Структура и состояние таких систем находится под контролем среды и антропогенного воздействия, определяется особенностями ланд-

© Кошелев А. И., Кошелев В. А., 2020 г.

шафта, водоема, погодными условиями, биологическими особенностями каждого вида. Познание этих закономерностей может стать основой разработки схем управления птицами в репродуктивный период (Формозов, 1981; Рябицев, 1993; Кошелев и др., 2001, 2002, 2017).

Материал собран в южных областях Украины (1980–2018 гг.). Стационарные многолетние исследования проводились на Тилигульском и Молочном лиманах, островах Обиточного залива, плавнях рек Дунай, Днестр и Молочная. Основным методом изучения гнездовых орнитокомплексов были визуальные наблюдения и учеты, фотосъемка, картирование поселений и колоний птиц, повторный контроль и учет гнезд. Изучалась видовая, пространственная и временная структура орнитокомплексов. Проведено массовое кольцевание птенцов водоплавающих и околоводных птиц стандартными алюминиевыми кольцами. За период исследований изучено 230 колоний, 83 гнездовых поселения птиц, свыше 8000 гнезд и 5000 кладок. Прослежена судьба 2000 гнезд и кладок. Окольцовано свыше 65000 птиц, учтено 300 выводков, за 40 выводками велись длительные наблюдения. Проведено картирование 150 колоний, свыше 400 гнездовых и выводковых участков, отснято более 25500 фотокадров.

Видовой состав гнездящихся на водоемах водоплавающих и околоводных птиц в регионе включает 75–90 видов. Среди них известны виды, гнездящиеся только одиночно, только группами или колониями. Для большинства видов тип гнездования определялся конкретной ситуацией (Кошелев и др., 1990). Наземное расположение гнезд, свойственное большинству видов гусеобразных и ржанкообразных, ставит их в зависимое положение от наземных хищников по сравнению с поганкообразными, аистообразными и пастушками. Поэтому ведущим способом защиты гнезда у них является его скрытное расположение, покровительственная окраска самки и ее затаивание на гнезде, защитная окраска яиц, их закрывание при оставлении гнезда. Важную роль в выборе гнездовых станций играет густота и высота растительности и степень их увлажненности, а также возможность рассредоточения гнезд, что достигается одиночным типом гнездования при большой площади. Некоторые виды гусеобразных перешли к гнездованию в труднодоступных местах: норах, расщелинах скал, дуплах, в старых гнездах других птиц на деревьях; они охотно стали гнездиться и в искусственных гнездовьях различного типа. Другой тактикой гнездования является размещения гнезд в колониях агрессивных видов птиц на изолированных островах и косах, явление внутри- и межвидового гнездового паразитизма.

Значительное разнообразие наблюдается в отношении птиц к территории. У водоплавающих существуют брачные гнездовые, выводковые и кормовые участки; охраняемая территория может и отсутствовать. Размеры участков определяются многими причинами: уровнем численности вида и видов в целом, характером и состоянием среды обитания, этапом репродуктивного периода, индивидуальными особенностями, влиянием человека и др. У лебедя-шипуна площадь гнездового участка колеблется от 10 до 100 га и более, у серого гуся – 5–15 га, у кряквы – 1–5 га, у широконоски – 0,1–1 га, у лысухи – 0,5–3 га (Кошелев, 1984; Рябицев, 1993). Функциональное назначение и границы участков различного типа могут совпадать, но могут и различаться за счет их полного или частичного разобщения и последовательной смены путем расширения или сокращения их границ и площади. Это установлено для поганок, лысухи, кряквы, и красноголового нырка (Кошелев и др., 2001). Аналогичные результаты получены для птиц в Субарктике (Рябицев, 1993). Несомненно, что у большинства видов водоплавающих и околоводных птиц гнездовая территория полифункциональна, но основная ее функция – рассредоточение гнездящихся пар. Экологическая структура гнездовых орнитокомплексов достаточно разнообразна с позиций таксономических, трофоморфологических, так и зоогеографических отношений (Кошелев и др., 2007, 2017; Кошелев В., 2017).

Гнездование водоплавающих в колониях голенастых птиц. Гнезда водоплавающих птиц встречаются в колониях цапель, расположенных в залитых водой тростниковых или кустарниковых зарослях, или на островах. Обследовано свыше 60 колоний цапель (Кошелев и др., 1999, 2002а, 2005). В плавнях рек и лиманов колонии цапель располагаются на кустах или в мощных трудно

доступных зарослях тростника, сильно захламленных, с небольшими глубинами и мозаичностью микростадий. Установлено, что видовое разнообразие и плотность водоплавающих в колониях зависит от уровня мозаичности стадий и их обводненности. Большинство обследованных колоний состояло из гнезд серой, рыжей, большой белой цапель (таблица); найдены также их одиночные гнезда. В колониях встречены гнезда 12 видов водоплавающих птиц, занимающих нижний (надводный) ярус и 8 видов околородных птиц (меж ярусные включения), возможно гнездование еще 15 видов. Анализ показал, что видовое разнообразие в колониях выше, а плотность гнездования водоплавающих выше в 5–10 раз и более, чем на прилегающих участках зарослей.

Таблица

Численность водоплавающих и околородных птиц в некоторых гнездовых колониях на юге Украины.

Вид	Номер колонии							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Серая цапля	5	10	20	2	100	100	30	120
Рыжая цапля	31	80	100	14	-	-	30	-
Большая белая цапля	-	4	12	-	10	10	-	12
Малая белая цапля							50	
Желтая цапля						1	15	
Кваква						30	300	
Большая поганка			3			2		
Серощекая поганка	1						2	
Малая поганка	3						2	
Серый гусь			3					
Кряква		2		3	4	2	3	4
Белоглазый нырок		2	1					
Лысуха		4	5	2	2	2	5	3
Камышница	6	6	12	3	8	6	20	7
Водяной пастушок	2	1	1	-	3	2	3	5
Малый погоньш	2	1						2
Дроздовидная камышевка			2		8	5	10	
Тростниковая камышевка	4	5	7	5	15	15	20	10
Соловиный сверчок	2	2	10	3	10	5	12	8
Усатая синица	2	3			7	3	5	6
Площадь, занятая колонией, га	0,55	1,2	2,0	0,18	1,0	0,5	1,5	2,0
Количество видов	10	11	13	8	11	14	16	11
Общая плотность гнездования, гнезд / 100м ²	1,10	1,03	0,89	1,88	1,62	3,72	3,43	0,91
Плотность гнездования водоплавающих птиц, гнезд / 100м ²	0,25	0,16	0,14	0,55	0,22	0,36	0,28	0,13

Водоплавающих птиц привлекает в колонии цапель прежде всего лучшая защита от пернатых хищников. Звуковой фон, постоянные взлеты и перелеты цапель также привлекают водоплавающих и стимулируют их размножение. Гнезда кряквы, красноголового нырка, белоглазого нырка, лысухи, большой, серощекой и черношейной поганок располагались в 0,3–5 м от гнезд цапель, а у камышницы, водяного пастушка, малого погоньша, соловьиного сверчка и усатой синицы обнаружены непосредственно в стенках и под постройками цапель, расположенными на высоте 0,4–1,8 м от уровня воды. Структура и плотность колонии определяется характером стадий, численностью цапель, ходом и погодными условиями весны. Чаще соседние гнезда крупных видов цапель располагаются в 3–7, до 10–20 м друг от друга. Это позволяет вселяться в их колонии другим видам птиц. Расстояние между соседними гнездами уток и поганок в колониях сокращается до 1–5 м (вне колоний оно составляет 30–100 м и более), а плотность – 40–50 гнезд/га.

Сохранность гнезд и кладок достигает 95–100%, а вне колоний – 10–60%. В колониях цапель нами не отмечены случаи гибели птенцов водоплавающих; напротив, в условиях хорошей обводненности и кормности там концентрируются выводки уток и лысухи. В колонии цапель проникают и успешно гнездятся серый гусь, болотный лунь (нижний ярус), сорока (верхний ярус).

Поведение насиживающих уток в колониях меняется. При опасности они заблаговременно покидают гнезда, ориентируясь по крикам и взлетающим цаплям. Таким образом, колонии цапель являются своеобразным «экологическим оазисом» среди однообразных обедненных тростниковых зарослей, привлекающим других птиц. Они не являются экологической ловушкой, что приводит для островных колоний крупных чаек. Наиболее привлекательны для водоплавающих старые многолетние колонии цапель, с обилием поваленных на воду гнезд, заломов из изломанных цаплями стеблей. В них встречаются плотные гнездовые сообщества-поселения в наиболее благоприятных высокомозаичных станциях (варианты: серая цапля–камышница–лысуха–чомга–соловьиный сверчок; рыжая цапля–водяной пастушок–красноголовый нырок–усатая синица; и др.). Гнезда разных видов располагались в 2–4 яруса на расстоянии 10–150 см друг от друга (Кошелев и др., 1999, 2005, 2017).

Образование поселений и колоний известно для куликов во многих регионах и приурочено, как правило, к недоступным для наземных хищников островам, косам, илистым отмелям или колониям чайковых птиц. Преимущественно колониально гнездятся шилоклювка, ходулочник, луговая тиркушки, морской зуек; в благоприятных условиях поселения образуют чибис и травник (Кошелев и др., 2012, 2017). При совместном гнездовании уток и куликов расстояние между их соседними гнездами достигает 0,5–5 м в зависимости от рельефа, густоты растительности, видовых особенностей территориального и защитного поведения. Кулики не реагируют на уток, идущих к гнезду. Насиживающие утки заблаговременно реагируют на тревожные крики куликов, закрывают кладку и скрытно уходят. Гибель их гнезд минимальная, 15–20%, длительное время остаются нетронутыми даже раскрытые кладки уток. Они недоступны для пернатых хищников вследствие непрерывных атак со стороны куликов. После вылупления птенцов утки уводят выводки на воду на ближайший водоем. На островах в смешанных поселениях куликов и чаек в прибрежных зарослях охотно гнездятся также поганки, лысуха и камышница; успешность их гнездования также высокая.

Гнездование водоплавающих в колониях чайковых птиц. Обследовано 35 колоний. Во всех были обнаружены гнезда водоплавающих птиц, до 10–25 видов в каждой колонии. В обводненных станциях (осоковые кочки, тростниковые заросли и сплавины, кусты тростника и др.) в колониях чайковых 10 видов встречены гнезда речных и нырковых уток, лебедя-шипунa и серого гуся, поганок, пастушков, а на травянистых островах – гнезда только утиных птиц. Плотность гнездования уток и поганок в колониях чаек достигает 50–500 гнезд/га, что в сотни раз выше, чем при одиночном типе, а гибель их кладок, напротив, ниже на 40–50%. Смешанные кладки уток составляют от 10–35, до 50%. Территориальное поведение уток в колониях чайковых слабо выражено или отсутствует, гнездовые участки минимальные или отсутствуют. Соседние гнезда располагаются в 0,5–5 м друг от друга. Плотность гнездования черношейных поганок еще выше, до 150–1500 гнезд/га. Одиночно гнездящиеся виды поганок (большая, серощекая, малая поганки) переходят в колониях чайковых птиц к групповому и колониальному типу. Прослеживается выраженная синхронность размножения особей одного и разных видов.

Структура смешанных поселений определяется в колониях чаек характером гнездовой станции, гидрологическим режимом, биологическими особенностями каждого вида. Виды-организаторы (чайки, крачки) занимают наилучшее открытое микростадий, их гнезда формируют каркас будущего поселения. Позднее гнездящиеся утки устраивают свои гнезда между гнездами чаек в наиболее скрытных и защищенных местах (кустах тростника, густой травы, под кочками, заломами и др.), недоступных для хищных чаек. Обостренные антагонистические взаимоотношения

(конфликты) наблюдались между речными крачками, кряквами и серыми утками, озерной чайкой и кряквой, озерной чайкой и красноголовым нырком; крачки пытались расширить свой гнездовой участок за счет площади, занятой гнездами уток, но последние их успешно отгоняли.

Наряду с высокой синхронностью, для смешанных колоний характерна большая растянутость сроков гнездования водоплавающих, особенно уток за счет откладки повторных кладок и постоянного подселения новых птиц, особенно молодых самок. Колонии чаек в обводненных зарослях привлекают водоплавающих птиц с апреля по август, вплоть до подъема всех молодых чаек на крыло. В этих местах выводки уток, лысухи и поганок находятся под надежной защитой. На островах в колониях чайки-хохотуньи прослежен феномен «экологической ловушки», когда чайки не трогают уток и их кладки, укрытые в густых зарослях, но полностью вылавливают утят в первые дни их жизни, когда они вынуждены появляться на открытой воде. От чайки-хохотуньи ежегодно полностью гибли выводки кряквы и серой утки (до 8–15 выводков) на островах Молочного лимана и Обиточного залива.

На островах Молочного лимана и Обиточного залива образуются, кроме колоний ржанкообразных, колонии большого баклана. Они плотные, лишены травянистой растительности, поэтому не используются для гнездования другими видами птиц, исключая чайку-хохотунью (Кошелев и др., 2002б).

Гнездование гусеобразных и пастушковых птиц в колониях поганок. Отдельные самостоятельные колонии вне поселений чайковых образуют иногда большая и черношейная поганки (низовья Тилигульского лимана). В таких колониях стремятся гнездиться утиные и пастушковые птицы, занимающие обычно периферийные участки, островки сплавины, кочки и кусты тростника. Это предотвращает и устраняет межвидовые конфликты. Наиболее сложную пространственную структуру имеют многовидовые колонии поганок с участием цапель и чайковых, где обеспечивается безопасность от пернатых хищников для гнезд гусеобразных, которые повсеместно являются сопутствующими видами. Гнезда уток обнаружены в 0,3–5 м от гнезд поганок. Нередко утки, лысухи, чайки и крачки занимают пустые гнезда поганок, что создает дополнительную возможность им загнеститься. Различия в поведении насиживающих самок разных видов, в их приходе на гнездо и реакциях на хищника также уменьшает напряженность межвидовых отношений; звуковой фон в смешанных колониях стимулирует размножение и привлекает туда молодых и холостых самок.

Феномены «гнездового соседства» и «синхронности размножения». Характерны для одиночно-гнездящихся агрессивных видов, активно защищающих свои гнезда от пернатых хищников (лебеди, серый гусь, лысуха, чомга, серая цапля), вблизи гнезд которых охотно селятся другие виды водоплавающих, беззащитные перед пернатыми хищниками (утки, мелкие виды поганок, камышница), а также околоводные воробьиные птицы. Вокруг гнезда видов-основателей в таких гнездовых группировках располагаются гнезда сопутствующих видов (до 5–15 гнезд в радиусе 0,5–10 м). Гнездовое соседство имеет место и в смешанных колониях чайковых, цапель, где также отмечается явное тяготение сопутствующих видов к гнездам агрессивных птиц. Показателем гнездового соседства является выраженная «синхронность гнездования» и размножения в целом; это было рассмотрено первоначально для лысухи и поганок (Кошелев, 1984). Так, у лысухи и серошекой поганки разница в сроках гнездования составляет 3–15 дней (80% случаев совместного гнездования). В случае гибели гнезда лысухи поганка-сосед также оставляет кладку (90% случаев), лишь иногда продолжает насиживать ее и успешно выводит птенцов. На некоторых обследованных участках водоемов до 90–100% серошеких поганок и 40–60% больших поганок гнездились только вблизи гнезд лысухи, лебедя-шипуна и серого гуся, причем успешность их гнездования была выше на 30–60%, чем при одиночном типе. По нашим данным, высокая степень синхронности гнездования, особенно в колониях чайковых птиц, поддерживается у уток и поганок через взаимную стимуляцию: в колониях поддерживается характерный звуковой фон, сла-

гающийся из частых криков многих видов птиц. Это привлекает в колонии и поселения часть молодых самок, в обычных условиях не размножающихся. В многовидовых колониях при тревожных криках чаек и крачек поганки быстро и дружно уходят из колонии; но также быстро они возвращаются на гнезда при исчезновении источника опасности, что способствует лучшей инкубации и сохранности кладок.

Гнездовой паразитизм. Широко распространен среди водоплавающих, особенно у гусеобразных птиц (Кошелев, 1984; Нумеров, 2003). Основная его причина – недостаток гнездопригодных мест, особенно у уток, острая конкуренция между самками, значительная гибель гнезд и кладок на фоне высоких репродуктивных способностей всех видов и их возможностей к многократному возобновлению утраченных кладок. Смешанные кладки всегда содержат больше яиц, чем нормальные и состоят у уток до 25–50 яиц и более (пеганка, красноголовый нырок и др.). По нашим данным, у лысухи и камышиницы доля смешанных кладок составляет 3–5%, у поганок – 1–5%, у уток – 5–10% при одиночном типе гнездования и возрастает до 30–70% при групповом и колониальном типах (в случае внутривидового паразитизма), причем у самок, гнездящихся в центре колонии чайковых птиц, смешанные кладки встречаются в 3–5 раз чаще, чем на периферии колонии. Межвидовой паразитизм встречается реже; смешанные кладки самок разных видов составляют 1–5%. Регистрируется он легче, чем внутривидовой паразитизм. Случаи последнего регистрируются путем сравнения формы, окраски, размеров яиц и степени их насиживания, а также отловом самок на гнездах. В экспериментах, проведенных на гнездах гоголя, хохлатой чернети и красноголового нырка, было установлено, что хозяин гнезда может регулировать процесс откладки яиц в соответствии с количеством яиц, подложенных в гнездо (Блум, 1973; Нумеров, 2003).

Выживаемость яиц в смешанных внутривидовых и межвидовых кладках при совпадении сроков инкубации равняется этому показателю для нормальных кладок. В итоге гнездовой паразитизм повышает общую продуктивность вида или видов, хотя ведет обычно к снижению успеха размножения части самок, особенно в условиях высокой плотности или при его проявлении в инкубационный период хозяев гнезда. Кольцеванием доказано, что гнездовой паразитизм наиболее характерен для молодых самок и самок, потерявших кладки, а также оставшихся без самца; это явно увеличивает их шансы оставить потомство. Имеются данные, что у пеганки, например, паразитизм некоторых самок вызывается их неспособностью самостоятельно насиживать кладку, а также специализацией отдельных самок. В целом мы оцениваем гнездовой паразитизм у водоплавающих птиц как одну из тактик размножения, которая оказывается эффективной в определенных условиях.

Различные виды водоплавающих и околоводных птиц занимают на водоемах разные экологические ниши, между ними устанавливаются определенные функциональные отношения, т.е. экологические связи, формируются определенные компоненты как часть гнездовых комплексов по принципам открытых биологических систем. Эти системы изменяются как под воздействием абиотических факторов, так и с появлением новых видов. Гнездовое сообщество, его видовая структура соответствует типу ландшафта (тундровый, таежный, лесостепной, степной, горный и др.), а в пределах ландшафтной зоны типу и величине водоемов. Орнитокомплексы формируются по принципу обратной связи, причем важнейшим механизмом саморегуляции является взаимодействие среды и сообщества птиц посредством внутри- и межвидовой борьбы. Саморегуляция орнитокомплексов определяется свободой связей, автономностью блоков и компонентов (одиночные гнезда, поселения, колонии), обратными связями между компонентами комплекса. Очевидно, что гнездовые орнитокомплексы состоят из подсистем более низкого ранга, и, в свою очередь, являются элементами систем более высокого ранга (водных экосистем). Экологические связи между отдельными компонентами могут быть одно-, дву- и многосторонними, непосредственными и опосредованными.

Занимая сходные экологические ниши, разные виды водоплавающих и околоводных птиц в их пределах придерживаются своих «реализованных» микрониш (Пианка, 1981), что значительно уменьшает или устраняет межвидовую конкуренцию. Это отчетливо прослеживается у викарирующих видов (например, лысуха – камышница, большая поганка – серошекая поганка). Снижение конкуренции достигается через различия в проявлении территориальности, сроков сезонных явлений, в первую очередь сроков размножения, сезонной и суточной активности, в питании, выборе мест гнездования и др. При обилии пищи на автотрофных водоемах эти различия обычно сглажены, на первый план выступает толерантность (взаимная терпимость) особей одного и разных видов друг к другу, но в экстремальных условиях, например, при острой нехватке гнездопригодных мест или пищи внутри- и межвидовая конкуренция проявляется в острых формах (Формозов, 1981, Пианка, 1981; Кошелев и др., 2007).

Выводы

В репродуктивный период водоплавающие и околоводные птицы на юге Украины образуют гнездовые орнитокомплексы, включающие до 75–90 видов из отрядов поганкообразные, пеликанообразные, гусеобразные, журавлеобразные (сем. пастушковые), ржанкообразные и воробьинообразные. Орнитокомплексы характеризуются богатством и разнообразием экологических связей и взаимообусловленных явлений, протекающих в условиях общей среды обитания под контролем ситуационных факторов и биологических особенностей каждого вида. В узком смысле экологические связи рассматриваются как широкий спектр внутри- и межвидовых отношений птиц, формирующих гнездовые сообщества.

Гнездовые орнитокомплексы водоплавающих и околоводных птиц являются важным элементом водных экосистем и представляют собой упорядоченные биологические системы открытого типа с прямыми и обратными связями. Их структура и состав определяются ландшафтно-экологическими особенностями водоемов, общностью истории возникновения и эволюции таксонов, уровнем численности каждого вида, гидрологическим режимом водоемов, погодными условиями сезона, внутривидовыми и межвидовыми отношениями, воздействием хозяйственной деятельности человека. Возникающие первоначально как простые агломерации гнезд одного и разных видов в наиболее благоприятных местах, они трансформируются в качественно новую экологическую подсистему с упорядоченным функциональным характером, направленным на повышение репродуктивного успеха (через совместную защиту гнезд от хищников, синхронизацию и стимуляцию размножения и др.).

Орнитокомплексы водоемов представляют пространственную систему динамичных гнездовых, а впоследствии выводковых участков разных видов. Птицы из соседних пар одного и разных видов взаимно опознают и «признают права» друг друга, что существенно уменьшает возможность и предотвращает возникающие конфликты; важную роль в этом играет развитая система звуковых и зрительных сигналов-маркеров. При совместном использовании территории выводками разных видов между ними поддерживаются пространственно-временная изоляция. Важную роль в поддержании целостности гнездовых орнитокомплексов и высокого уровня численности отдельных видов играет, с одной стороны синхронность гнездования, с другой – растянутость сроков размножения одного и разных видов, их несовпадение на различных участках водоемов. В пределах водоема гнездовые орнитокомплексы представлены как уплотненными агрегациями гнезд, так и одиночными гнездами, но их целостность поддерживается и обеспечивается благодаря высокой подвижности и развитой сигнализации птиц. Гнездовые орнитокомплексы водоемов, очень уязвимы со стороны человека. Его влияние сказывается прямо (из-за разорения гнезд, беспокойства туристами и рыбаками) и опосредовано через изменение среды обитания птиц (осо-

бенно путем сплошного выкашивания и выжигания зарослей, аварийных сбросов воды плотинами ГЭС и др.). Важно отметить, что специфика водных местообитаний и их труднодоступность существенно смягчает прямое воздействие человека; поэтому даже рядом и среди населенных пунктов (сел, городов) существуют богатые гнездовые комплексы птиц (например, в плавнях Днестра, низовьях Тилигульского лимана). Орнитокомплексы характеризуются динамичной пространственной и временной структурами, соответствующим конкретным условиям и изменениям водоемов, вследствие многолетних циклических изменений увлажненности и сопутствующей смены растительности, как через изменения количественного соотношения особей разных видов, так и изменения видового состава.

Литература

- Блум П. Н. Лысуха в Латвии. – Рига: Зинатне, 1973. – 156 с.
- Кошелев А. И. Лысуха в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1984. – 176 С.
- Кошелев А. И., Пересадько Л. В. Колониальность “неколониальных” видов птиц // Современные проблемы изучения колониальности у птиц. – Симферополь-Мелитополь: Сонат, 1990. – С. 29-33.
- Кошелев А. И., Кошелев В. А. Гнездование цапель в зарослях тростника на водоемах Северного Приазовья // Бранта: сб. тр. Азово-Черноморской орн. станции. Вып. 2 (Экология) – Мелитополь-Симферополь: Сонат, 1999. – С.39-49.
- Кошелев А. И., Кошелев В. А., Жмуд М. Е., Покуса Р. В., Чичкин В. Н., Федоренко А. В. Численность и размещение водоплавающих птиц в Стенсовско-Жебрияновских плавнях устья р. Дунай в 2001 г. // Бранта: сборник научн. трудов Азово-Черноморской орнитол. станции. – Мелитополь-Симферополь: Сонат, 2001. – № 4 – С. 79-100.
- Кошелев А. И., Кошелев В. А., Пересадько Л. В. К экологии рыжей цапли (*Ardea purpurea*) в Северном Приазовье // Вісник Запорізького державного університету, 2002а, № 3. – С.107-113.
- Кошелев А. И., Покуса Р. В. Гнездовая биология большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) и использование ооморфологических показателей для анализа наземных колоний (Северное Приазовье) // Вісник Запорізького державного університету, 2002б. – № 3. – С.113-119.
- Кошелев А. И., Кошелев В. А., Пересадько Л. В., Покуса Р. В. Репродуктивные показатели цапель (Ardeidae) в северо-западном Приазовье // Бранта: сборник научн. трудов Азово-Черноморской орнитол. станции, 2005. – вып.8. – С. 96-113.
- Кошелев А. И., Кошелев В. А. Зоокомплексы позвоночных тростниковых зарослей водоемов юга Украины: видовое богатство, структурные связи и стабильность // Биоразнообразии и роль животных в экосистемах. Матер. IV межд. научн. конф. – Днепрпетровск: Изд-во ДНУ, 2007. – С. 432-435.
- Кошелев В. А., Пересадько Л. В., Кошелев А. И. ПERNАТЫЕ обитатели солончаковых подов Северного Приазовья: проблемы и перспективы их охраны // Мій рідний край Мелітопольщина (Мат. Міжнар. наук. конф.). – Мелітополь: Вид-во МДПУ, 2012. – С.145-152.
- Кошелев А. И., Кошелев В. А. Поведение водоплавающих птиц в выводковый период на водоемах Северного Приазовья // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова», 2016. – Том 18. – С. 67-78.
- Кошелев В. А., Кошелев А. И., Кучеренко Ю. А., Мирненко Д. В. Структурно-функциональные связи в орнитокомплексах солончаковых местообитаний (северо-западное Приазовье) // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах (Zoocenosis–2017. Мат. ІХ Міжн. наук. конф., Дніпро, 20–22.11.2017 р.). – 2017. – С 84-86.
- Кошелев В.А. Орнитокомплексы тростниковых зарослей: структура, динамика, проблемы охраны // Біологія та валеологія., 2017. – Вип. 19. – С. 17-27.
- Нумеров А. Д. Межвидовой и гнездовой паразитизм у птиц. – Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж, 2003. – 517 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. – М. : Мир, 1981. – 400 с.
- Рябицев В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, 1993. – 296 с.
- Формозов А. Н. Степные озера и водоплавающие птицы Северного Казахстана и юга Западной Сибири // Проблемы экологии и географии животных. – М. : Наука, 1981. – С. 245-262.

Поступила в редакцию 11.09.2019 г.

ПО СТРАНИЦАМ СТАРЫХ ИЗДАНИЙ

УДК 57.01:591.5

О БЛИЗКОРОДСТВЕННОМ СПАРИВАНИИ ЗВЕРЕЙ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ*

Лауреат Сталинской премии, проф. П.А. Мантейфель
Зав. кафедрой биотехнии Московского пушно-мехового института

С большой осторожностью допускают в зоотехнии инбридинг, т. е. родственное разведение сельскохозяйственных животных, при котором родители спариваются с их потомством, братья с сестрами и пр. Умеренным и умело применяемым инбридингом при соответственных условиях выращивания молодняка и селекции в племенных хозяйствах закрепляют наиболее ценные качества, создавая породы.

Но бессистемный, бесцельный, стихийный инбридинг приводит к снижению жизнеспособности животных, к вырождению и бесплодию.

Мичуринская наука в единстве с животноводческой и растениеводческой практикой с очевидностью доказала опасность неумеренного инбридинга. Академик Т. Д. Лысенко на сессии ВАСХНИЛ в мае 1949 г. говорил: «Путем близкородственного разведения л ю б а я порода при л ю б ы х ее особенностях и отличиях может в равной степени стать маложизненной и неплодотворной...» «...Общеизвестно, что родственное, а тем более узкородственное, близкородственное разведение понижает плодовитость, жизненность и выносливость животных...» «Ведь практике и науке издавна известно, что при узкородственном разведении, в особенности длительном, все без исключения животные, а также растения перекрестноопылители обязательно превратятся в маложизненные, малоплодотворные формы. Этот важнейший закон живой природы, вскрытый Дарвином, морганисты подменили выдуманными летальными генами... Они хотели улучшить породу путем игнорирования законов природы».

Говоря о перекрестно опыляющихся растениях, акад. Т. Д. Лысенко приводил для примера рожь: «При опылении колосьев ржи пылью того же колоса, т. е. при самоопылении, семян обычно получается очень мало и растения из этих семян обычно бывают очень слабыми, хилыми, болезненными, легко погибающими» (там же, с. 23).

Так же к инбридингу относятся и зоотехники.

А считались ли с ним зоологи? Нет. Они витали в экологических «колумбусах», стыдясь, так называемой «прикладной зоотехнии» и устанавливали свои «законы» и «закономерности» в живой природе.

Этим объясняется ряд ошибочных выводов в важных вопросах, так называемых «колебаний численности» диких животных. Само собой понятно, что изменения численности животных в популяции зависят от многих и разных в различные годы причин.

Некоторые из них очевидны: например, периодические неурожаи хвойных деревьев основных зимних кормов для белки, клеста. «Неурожаи» мышевидных грызунов для численности лисы, горностая, ласки и некоторых других хищных зверей.

По состоянию кормовой базы можно предсказывать (прогнозировать) иногда численность охотничьих животных и планировать заготовки шкур этих зверей.

Влияют и метеорологические факторы на состояние популяций, например, на численность боровой дичи. Достаточно несколько холодных и сырых дней в начале июня, когда идет в средних

* Печатается по одноименной статье, опубликованной в журнале «Каракулводство и звероводство», № 5, 1950 г. С. 59-61.

частях СССР массовый вывод тетеревят, глухарят, рябчиков и пр., чтобы погибли от холода и голода вылупившиеся цыплята (обычно же приводятся в литературе малозначащие средние месячные показатели температуры, осадков и пр.). Экологи старались доказать закономерность «колебаний численности», основанной обычно на перенаселенности территории (зайцы, мышевидные грызуны, в том числе лемминги, водяные крысы, ондатра и т. д.). Перенаселенность способствует будто бы массовым заболеваниям, так как усиливается контакт между животными, а почва, вода и корма густо заражаются глистами, кокцидиями, возбудителями псевдотуберкулеза, септицемии и пр. Некоторые экологи видят в массовой гибели животных действие «автоматического контроля», снижающего внутривидовую борьбу (не существующую в природе).

Для отдельных видов животных приводятся определенные периоды нарастания численности и затем катастрофически быстрое падение ее (для зайцев беляков в тайге – 9–10 лет, в полосе смешанных лесов чаще; у водяных крыс – 5–10 лет). Подобные катастрофы чаще всего имеют свои очаги.

Изучая акклиматизацию диких животных в природе, охотоведы заметили, что быстро размножающиеся звери, например, ондатры, поселенные в замкнутые водоемы, давали в первые годы большую вспышку размножаемости. После нескольких обильных «урожаев» и удачных промыслов, дававших большое количество шкурок, популяции ондатры этих водоемов начинали затухать, несмотря на благоприятные условия: достаточное количество оставленных на племя зверьков, непромерзаемость водоемов, хорошую кормовую базу и обилие удобных кормовых мест. Много таких замкнутых водоемов уже давно (лет 7–10) не опромышляются. Так как ондатра существует в них как зоологический вид, не достигающий плотности промысловой популяции. Ее размножаемость быстро снижалась. В то же время в незамкнутых озерах, больших дельтах рек, соединенных протоками, бывает большой и устойчивый «урожай» ондатры, позволяющий планировать на ряд лет большое количество заготавливаемых шкурок. Кроме того, в открытых водоемах, куда заходят во время весенних миграций новые ондатры, не бывает массового падежа зверьков от туляремии и других болезней. В замкнутых водоемах мы имеем, очевидно, дело с узкородственным, близкородственным разведением ондатры, теряющей жизнестойкость и способность к размножению. Небольшой срок, после которого начинает проявляться инбридинг, объясняется быстротой размножения ондатры, дающей в лето до 3–4 выводков, а в сумме свыше 20 молодых. Ослабленная инбридингом популяция, теряющая иммунные свойства, легко заражается всеми болезнями.

Сроки нарастания и падения численности популяций промысловых и других животных подмечены практиками экологами более менее верно. Это можно было легко установить хотя бы только по заготовкам шкурок. Но выводы о причинах в большинстве случаев выдуманы. Не глисты, кокцидии, туляремию и прочие инвазии и инфекции должны мы считать первопричиной, а родственное размножение, доводящее популяцию до потери иммунности, жизнестойкости и плодовитости. Не только с паразитами должны бороться мы в природе (что очень сложно), а с инбридингом и другими факторами, ослабляющими животных, предусматривая в организационных планах ведения охотничьих хозяйств, освежение популяций новыми племенными животными, особенно при акклиматизации. Особым катастрофическим изменениям численности подвергаются быстро размножающиеся и сравнительно оседлые животные, как зайцы, полевки, а в том числе водяные крысы, в замкнутых водоемах «ондатры, на севере» норвежские лемминги и др.

После массовой гибели трудно бывает найти на многих десятках га хотя бы одну полевку или на нескольких километрах зайца беляка. Эти-то, удаленные друг от друга, уцелевшие животные, в меньшей степени инбридированные, дают начало вновь нарастающей популяции животных. Следует помнить, что различные условия обитания кровнородственных форм снижают отрицательные свойства инбридинга или же совершенно устраняют их. Вот почему на мигрирующих, хотя бы и происшедших от ограниченного числа животных, слабо или совсем не сказывается инбридинг (енотовидная собака и другие).

Не все животные в одинаковой степени чувствительны к инбридингу. Менее чувствительны поздно достигающие половой зрелости, как, например, соболи, куницы, бобры, сурки, некоторые суслики и многие другие, рождающие детенышей впервые или размножающиеся через год (медведи и др.). Их потомство стремится обычно на периферию колонии популяции и за два – три года поспевают значительно удалиться от своих родителей или близких родственников, поселяясь в иных условиях среды. Но и у этих зверей замечается все же через более или менее длительный срок вялость популяции. Не потому ли у бобров Воронежского, Кондо-Сосвинского заповедников, происшедших от нескольких пар, размножаемость явно понижена? Не потому ли сокращается (или не прирастает) численность сурков-байбаков, вселенных в западные степи «Аскании-Нова» на Украине? Вернее всего по этой же причине погибло недавно большое стадо (около 1000) антилоп-джейранов, которое народилось от нескольких голов, выпущенных в 1929 г. на маленький остров Барса-Кельмес в Аральском море. В то же время стадо сайгаков, освежившееся новыми животными, перешедшими по льду на этот остров с материка, осталось целым (сообщил зоолог М. Д. Зверев). Подобных примеров можно привести много.

Не замечается действие инбридинга на акклиматизированных енотовидных собаках, которые начинают далекие миграции, не достигая еще и годовалого возраста.

В природе инбридинг у животных не так редок, как принято думать, и человек мог бы заметно укреплять популяции путем подсадов новых производителей.

В мире растений мы видим многочисленные морфологические приспособления у перекрестно опыляющихся, препятствующие возможности инбридинга. У животных же аналогичные приспособления чаще предохраняют от межвидовых гибридизаций. У большинства животных самцы, например, становятся половозрелыми позднее, чем самки, и это уменьшает вероятность спаривания брата с сестрой, матери с сыном.

В планах акклиматизации диких животных с инбридингом не считались. Вселяя несколько пар слабо расселяющихся животных, ошибочно предполагали, что от них в узком ареале народятся тысячи. Необходимо, пока не поздно, исправить эти ошибки и включить в план различных мероприятий по разведению охотничье-промысловых и других полезных животных в природе освежение популяций, особенно медленно расселяющихся, вынуждено занимающих небольшие замкнутые ареалы и быстро размножающихся.

Необходимы массовые эксперименты по восстановлению затухающих популяций, которые начаты Всесоюзным научно-исследовательским институтом охотничьего промысла и кафедрой биотехники Московского пушно-мехового института.

Статья эта имеет целью заострить внимание исследователей на некоторых необычных вопросах разведения полезных диких животных в природе, в первую очередь на инбридинге. Быть может, она поможет многим отойти от принятых шаблонов и подойти к правильным выводам, важным в деле достижения устойчивых и высоких «урожаев» ценных охотничьих зверей и птиц. Пора покончить с «закономерностями» колебаний численности, при которых невозможна организация правильного планового охотничьего хозяйства в СССР. «Колебания» – не закономерности, а патология: она требует своего «врача» настоящего биолога-материалиста-мичуринца.

Необходимо кольцевание всех акклиматизируемых животных с точными записями в специальных племенных книгах о происхождении этих животных, их индивидуальных отличиях и т.п. для того, чтобы проводить в дальнейшем плановое освежение крови вселением новых производителей из других областей и республик СССР. Популяции надо не только эксплуатировать, но и вести с ними плановые биотехнические работы в порядке ухода за ними.

Активное целеустремленное и умелое вмешательство советского человека в живую природу уже дает большие результаты. Пассивное созерцание не путь мичуринской науки, девиз которой «Мы не можем ждать милостей от природы; взять их у нее – наша задача».

Примечание Главзверовода к статье проф. П. А. Мантейфеля «Близкородственное спаривание зверей в природных условиях».

Статья проф. П. А. Мантейфеля «Близкородственное спаривание зверей в природных условиях» представляет существенный интерес и для совхозов Главзверовода, которые имеют дело с промышленным разведением животных, недавно взятых из природных условий или же поступающих оттуда еще и в настоящее время (например, соболь).

П. А. Мантейфель рассматривает инбридинг как первопричину ослабления и последующего вымирания от различных заболеваний и неблагоприятных условий целых популяций диких животных в той или иной местности. Это положение ставит перед Главзвероводом вопрос о проведении неотложных мероприятий к прекращению дальнейшего инбридирования, которое наблюдается в совхозах пантового оленеводства в Приморском крае и на Алтае.

Ряд совхозных стад пятнистых оленей и маралов в течение многих лет развивается на замкнутых изгородью территориях из небольших первоначальных групп животных. Возможно, что одной из причин распространения туберкулеза в отдельных мараловодческих совхозах на Алтае является ослабление организма маралов в результате инбридинга, который, несомненно, имеет там место.

Для ликвидации возможных отрицательных явлений инбридинга в оленеводстве Главзвероводу необходимо, наряду с проведением мероприятий по улучшению парковых пастбищ, улучшению кормления, изоляции из парков больных животных, наметить и осуществить в ближайшие годы план межсовхозной переброски самцов пятнистого оленя и марала.

В практике работы звероводческих совхозов имеются также случаи, когда в размножающемся в течение ряда лет замкнутом в себе стаде пушных зверей начинают проявляться признаки вырождения. Например, небольшая группа голубых песцов, завезенные пять лет тому назад в Тобольский совхоз из одного хозяйства и размножавшаяся в себе, в 1950 г. дала несколько дегенеративных пометов. Возможно, что причина здесь кроется в длительном инбридировании животных. ЦНИЛ и местные работники зверосовхозов должны обратить внимание на эти случаи и разработать предупредительные меры к ликвидации подобных явлений.

Начальник Главзверовода
В. А. Афанасьев

УДК 57.01:591.5

С. А. АБАШКИН

**ИНБРИДИНГ И АУТБРИДИНГ В ПРИРОДЕ *
(В ПОРЯДКЕ ОБСУЖДЕНИЯ)**

В разведении домашних животных и растений издавна применяют как родственное разведение, или инбридинг, так и спаривание неродственных особей – аутбридинг.

Использование инбридинга позволяет получать весьма однородное потомство, стойко передающее свои признаки при дальнейшем скрещивании животных или растений, близких по происхождению. Так были выведены все или почти все высокоспециализированные породы домашних животных. Однако длительное разведение в близком родстве часто сопровождается рядом отрицательных явлений, так называемой инбредной депрессией: уменьшением плодовитости, ослабленной жизнедеятельностью потомства, пониженной скороспелостью и т. п.

И наоборот, скрещивание животных, относящихся к различным разновидностям или даже к одной и той же разновидности, но разного происхождения, часто придает потомству особую силу и плодовитость. Это явление, отмеченное еще Чарльзом Дарвином, было названо гетерозисом.

Животные, полученные в результате неродственного разведения, обычно отличаются большой жизнестойкостью и высокими хозяйственными качествами, но потомство от них, как правило, бывает разнотипным и не столь специализированным в определенных направлениях, как исходные особи родственного происхождения. Поэтому при разведении племенных животных, применяют обычно родственное разведение различных степеней, а при получении пользовательных животных, например, бройлерных цыплят, строевых лошадей и других, широко используют аутбридинг и как его следствие – гетерозис.

Гетерозис среди домашних видов отмечается не только при межвидовых и межпородных скрещиваниях, но и в результате сведения инбредных линий внутри одной породы. В популяциях диких животных сходным будет спаривание особей, принадлежащих к различным инбредным линиям внутри данного вида,

О наличии и роли инбридинга в популяциях диких животных в нашей литературе было немало споров. Одни авторы утверждают, что инбридинг в природе широко распространен. При этом ему отводят лишь отрицательную роль, которая заключается в потере популяцией иммунных свойств, жизнедеятельности и плодовитости, что, по мнению этих авторов, приводит к периодической гибели животных. Во избежание инбридинга и его последствий предлагалось систематически переселять животных с целью «освежения крови» (Мантейфель; 1950; Околович и Корсаков, 1951; Ларин, 1967).

Другие авторы считают недоказанным воздействие инбридинга на популяции охотничье-промысловых животных (Слудский, 1948; Воронцов, 1965). Приводятся соображения, что в естественных популяциях животных постоянно поддерживается значительная степень гетерозиготности, которая обуславливает некоторые проявления гетерозиса (Шахабазов, 1972). Предполагают, что инбридингу в природе препятствуют подвижность животных и неодновременное достижение однопометниками половой зрелости. При этом проявление подвижности и ее влияние на инбридинг связывают с различными, в том числе космическими, факторами (Максимов, 1972). Наличие острой дискуссии говорит о важности затронутой проблемы и необходимости ее дальнейшего изучения. Если в процессе эволюции создались такие жизненно важные механизмы, как инбредная депрессия и гетерозис, то, очевидно, что в жизни природы они имеют или имели широкое распространение и существенную роль.

* Печатается по одноименной статье, опубликованной в журнале «Охота и охотничье хозяйство», № 3, 1974 г. С.26-17.

Попробуем выяснить условия, которые обеспечивают формирование у диких видов инбредных линий, периодическое их скрещивание и как следствие этого – явление инбредной депрессии и гетерозиса в природных условиях.

Формирование инбредных линий в популяциях. Прямые наблюдения систем скрещивания среди охотничьих животных провести невозможно. Поэтому приходится прежде всего обратиться к закономерностям изменений численности популяций и особенностям поведения животных (индивидуальным, в семьях и поселениях). Одновременно полученные данные следует оценивать с точки зрения генетики популяций.

Одна из особенностей существования популяций охотничьих животных – ритмичное изменение их численности. В Барабинской низменности, где проводили исследования, ему подвержены заяц-беляк, водяная крыса, ондатра и другие виды. При снижении численности на территории наблюдается сильнейшая разрозненность особей этих видов.

Рассредоточение зверьков по территории происходит в силу тех же причин, которые вызывают и снижение численности, – сокращение площадей и ухудшение качества угодий, распространение эпизоотий, неблагоприятные климатические условия и т. п.

К началу резкого снижения численности животных отмечается также значительное увеличение их подвижности из-за несоответствия огромного количества размножившихся зверьков имеющейся площади угодий. Последнее в условиях Барабинской низменности происходит вследствие особенностей ее гидрологического режима.

Все эти причины в короткий срок приводят к гибели основной массы размножившихся ондатр, водяных крыс, беляков. А по окончании массовой, практически неизбежной гибели зверьков, на оставшихся резко воздействует «пресс» хищников, число которых в годы высокой численности их жертв сильно возрастает. При этом хищники ловят преимущественно мигрирующих зверьков, не имеющих хороших укрытий, следовательно, изъятие принимает выборочный характер. В результате, из массы животных, которая наблюдалась подъеме численности, сохраняются лишь единичные особи. Они оказываются сильно рассредоточенными по угодьям и размещаются в наиболее защищенных от хищников участках. Например, для водяной крысы такими станциями переживания являются берега рек, мелиоративных каналов и озер.

Какова же может быть система скрещивания у столь рассредоточенных особей? Очевидно, что соединившиеся из разрозненных зверьков пары неродственны, так как создаются из уцелевших особей большой подвижной популяции. После их встречи в последующих поколениях будут следующие градации инбридинга: тесное родственное разведение – родитель скрещивается с потомком (при гибели одного из родителей), брат скрещивается с сестрой; близкое родственное разведение – двоюродный брат скрещивается с сестрой, дядя скрещивается с племянницей и наоборот; наконец умеренное родственное разведение и отдаленный инбридинг.

Путем мечения ондатр установлено, что в их поселениях близкий инбридинг имеет место. Так, из пяти семейных пар, за которыми вели наблюдение, две возникли из братьев и сестер, причем одна пара – из однопометников, другая из зверьков первого и второго помета. Животные образовали пары в том же месте, где и родились (Шило, 1971).

В станциях переживания, население которых Н. П. Наумов квалифицировал как элементарные популяции, различные градации инбридинга обуславливают те же процессы, которые у селекционеров-животноводов приводят к образованию заводских линий. Инбридинг и линейное разведение в дальнейшем перерастает в систему скрещивания, которую в селекции домашних животных называют отбором в замкнутом стаде. У ондатр это происходит при полном заселении водоема, когда зверьки образуют на нем стабильную систему семейных участков (насыщенные поселения).

Прилитию свежей крови в таких обособленных группах препятствуют особенности поведения животных, которым свойственно охранять свою территорию от вторжения других представителей своего вида. Так, у ондатры территориальность поведения характеризуется постройкой семейных гнездовых убежищ, мечением границ, участка выделениями пахучих желез и агрессив-

ными действиями при встрече с пришельцами, которые выражаются звуковыми сигналами – «точением зубов» и непосредственным нападением на нарушителя границ, Насколько действительна такая защита, показывают наблюдения Н. Ф. Сосиной (1970). Ни на одном из трех озер, взятых под наблюдение, на протяжении трех лет не было обнаружено пришельцев с других водоемов.

Охрана ондатрой гнездовых участков формирует замкнутые родственные группы не только на отдельных водоемах; при полной заселенности угодий любые рядом расположенные семьи тоже представляют собой замкнутые группировки. В них систематически повторяются варианты наиболее тесного родственного скрещивания; по наблюдениям Г. К. Корсакова и А. А. Шило (1967), гибель одного зверька из родительской пары обычно восполняется их же детьми.

Таким образом, при стабилизации среды обитания (емкости и площади угодий) происходит инбридирование популяции ондатры, заселяющей сходную по условиям существования территорию.

Прилитию свежей крови в таких замкнутых группах препятствуют также хищники, которые уничтожают в первую очередь зверьков, не имеющих своего гнездового участка, а, следовательно, и хороших убежищ. Зоологи А. А. Слудский (1948, 1962) и Эррингтон (США, штат Айова, 1963) считают, что вся «бездомная» часть поголовья ондатры погибает от хищников, часть которых специализируется именно по такой более доступной добыче.

Наличие привязанности к обжитым местам, которую некоторые ученые называют «инстинктом дома», также способствует образованию замкнутых родственных сообществ. Надо полагать, что в таких сообществах происходят генетико-автоматические процессы (происходит дрейф генов), популяция избавляется от слабых особей, идет оздоровление вида.

Известно, что селекционеры используют инбридинг для закрепления желательных признаков в породах и линиях домашних животных. В дикой природе родственное скрещивание животных также закрепляет сложившиеся формы, специализированные на выживание в определенных стабилизированных условиях. Существование замкнутых стад, или инбредных линий, прекращается в случаях их скрещивания. Это происходит в результате подъемов численности вида и последующих спадов, которые нередко сопутствуют миграции либо просто повышению подвижности животных в угодьях.

Скрещивание инбредных линий. Скрещивание инбредных линий происходит при наличии свободных мест обитания. На территории Барабы периодические изменения угодий на больших площадях связаны с геоморфологией этих мест. Здесь постоянно происходят многолетние колебания уровня воды в бесчисленных озерных котловинах и низинах. В бассейне озера Чаны за последние двадцать пять лет заросли тростника периодически оказывались залитыми водой, образуя около 300 км² угодий, пригодных для обитания ондатры, или полностью обсыхали, становясь совершенно непригодными для обитания этого вида.

Амплитуда колебаний площадей, пригодных для обитания водяной крысы, имеет еще больший размах. При увлажнении, более половины территории зоны вредности этого грызуна в Барабе становится пригодной для его жизни, а в сухие периоды зверьки сохраняются только по берегам рек, озер и в непересыхающих болотах. В то же время обсыхание угодий в сотни раз увеличивает территории, пригодные для зайца-беляка, в облесенных и кочкарниковых болотах.

Свободные местообитания для ондатры фактически имелись и в период ее акклиматизации, а позднее и при освоении зверьками еще не заселенных угодий. Свободные площади заселяют молодые животные, вытесненные из элементарных популяций. Расширение очагов массового размножения ондатры и водяной крысы в условиях Барабы равно 15–20 км в год. Примерно на столько же ежегодно увеличивается и освоение зверьками угодий, где могут происходить процессы внутривидовой гибридизации в результате скрещивания инбредных линий.

Первое поколение, полученное при таком скрещивании, будет уже гетерозиготным. У ондатры наглядное проявление гетерозиса наблюдается на второй-третий год с начала увеличения площадей угодий или их заселения. Обычно в первый год происходит осеннее расселение зверьков, на второй год – рождение гетерозиготных зверьков, на третий год – массовое проявление

гетерозиса, выражающееся в резком повышении плодовитости. Последнее происходит как за счет увеличения числа детенышей в пометах (до десяти и более), ранней беременности самок (в апреле), так и в результате роста скороспелости зверьков, поскольку беременеют уже сеголетки. Это явление наблюдали в первые годы акклиматизации ондатры и периодически отмечают в годы увеличения площадей водопокрытых угодий.

Уменьшение величины пометов и потерю скороспелости, характерные для инбредной депрессии, как и значительное увеличение этих показателей, неоднократно отмечали исследователи как на территории нашей страны, так и на родине ондатры. Некоторые специалисты склонны рассматривать такие изменения плодовитости как результат прямого воздействия среды при улучшении условий существования. Однако при кратковременном улучшении условий (год – полтора), когда генетические механизмы не успевают оказать своего действия, реакция популяции ондатры выражается лишь в увеличении количества пометов в сезон размножения, а не сказывается на величине выводков.

Мое представление о функционировании вида, как о ритмичной смене инбридинга аутбридингом, показывает, что обе эти системы разведения присущи естественным популяциям животных с многолетней динамикой численности населения.

Стабилизация условий обитания, в частности, размеров пригодных для обитания территорий, или их уменьшение, обуславливает увеличение инбредности популяций. При этом генетические механизмы обуславливают высокую специализацию возникающих инбредных линий при одновременном снижении плодовитости, что наиболее целесообразно в таких случаях. И наоборот, появление больших, пригодных для заселения территорий благоприятствует неродственному скрещиванию. В результате в этих местообитаниях резко повышаются жизнестойкость особей, их приспособительные возможности, скороспелость и плодовитость.

Возникновение инбредных линий в разрозненной популяции можно рассматривать как стадию готовности вида к очередному массовому размножению. Гибридизация элементарных популяций (переход от близкородственного скрещивания, умеренного и отдаленного инбридинга к скрещиванию инбредных линий) характерна для наступления периода массового размножения. Дальнейшее размножение гетерозиготных особей приводит к появлению разнообразных форм, большинство из которых менее приспособлено к определенным условиям среды, что таит в себе причину их гибели.

Периодическую смену инбридинга аутбридингом следует рассматривать как фактор эволюции. В каждом из этих случаев генетические изменения популяции оказываются наиболее целесообразными для выживания вида. Они обеспечивают не только возможности наилучшего приспособления животных к конкретным условиям среды. При снижении численности популяций они циклически освобождаются от рецессивных мутаций, а при подъемах массовое поголовье составляет материал для естественного отбора.

Возникшую в популяциях диких животных инбредную депрессию нельзя рассматривать однозначно как зло, как первопричину сокращения дичных ресурсов. Одно время в охотоведческой практике чуть ли не всякое снижение численности дичи считалось прямым следствием инбридинга. Стало чуть ли не модой перевозить дичь из одних угодий в другие под флагом «освежения крови». Эти мероприятия, связанные с большими затратами и значительным отходом животных, как правило, не давали практических результатов. И это становится понятным в свете вышесказанного. К искусственному «освежению крови» диких животных целесообразно прибегать только после тщательного изучения экологии, динамики численности, цикличности в изменении условий обитания тех популяций данного вида, с которыми планируют работать.

Из изложенного также следует, что существование вида в форме инбредных линий является, видимо, одним из факторов быстрого восстановления его численности на территориях, где наблюдается интенсивная элиминация. Это происходит путем естественного заселения освободившихся территорий инбридированными особями с последующей внутривидовой их гибридизацией. Описанное явление может быть использовано в охотничьем хозяйстве. Необходимость его теоретической и экспериментальной разработки очевидна.

КОММЕНТАРИИ К СТАТЬЯМ П. А. МАНТЕЙФЕЛЯ «О БЛИЗКОРОДСТВЕННОМ СПАРИВАНИИ ЗВЕРЕЙ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ» И С. А. АБАШКИНА «ИНБРИДИНГ И АУТБРИДИНГ В ПРИРОДЕ», ПОСВЯЩЕННЫМ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫМ МЕХАНИЗМАМ РЕГУЛИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ.

Статья П. А. Мантейфеля опубликована в середине прошлого столетия, в период, когда объяснений причин динамики численности животных только абиотическими факторами оказалось недостаточным. Распространенные в то время представления не учитывали взаимоотношения между особями и их роль в регуляции воспроизводства. Ими было трудно объяснить причины резкого уменьшения численности мелких млекопитающих после пика численности, когда ресурсы среды не представляли угрозы существованию особей. Сокращение воспроизводства начиналось еще до их исчерпания, что указывало на какие-то дополнительные факторы, влияющие на его ограничение. Появление статьи Д. Кристиана (Christian, 1950), привлекшего представления об общем адаптационном синдроме организма как реакции на повышенную плотность населения, угнетающей процессы размножения у мелких млекопитающих, послужило началом многочисленных исследований в этом направлении, которые продолжаются и поныне. Внутривидовые отношения привлекли внимание исследователей динамики численности животных и справедливо были признаны одним из факторов, управляющим численностью популяций. Изучение влияния стресса на жизнедеятельность организмов первоначально получило развитие в Северной Америке и в Западной Европе. В Советском Союзе в середине прошлого столетия господствовали представления академика Т. Д. Лысенко и его сторонников, отрицавших внутривидовую борьбу в природе, роль взаимоотношений между особями как фактора регулирования воспроизводства. Зарубежная научная литература была труднодоступной для отечественных зоологов. Поэтому направление исследований роли стресса в экологических исследованиях у них в те времена не получило развитие. Сейчас известно, что регуляция численности животных в природе, осуществляется разными популяционными механизмами, и роль стресса среди них не представляется решающей или универсальной.

Эйфория, охватившая умы многих ученых от оригинальных объяснений причин сокращений численности млекопитающих с использованием представлений о роли стресса в переуплотненных группировках, надолго отвлекла их внимание от других направлений изучения этого вопроса. Между тем, одновременно с Д. Кристианом в том же 1950 г. в отечественном журнале «Каракулеводство и звероводство» № 5 в рубрике «Вопросы общей биологии» была опубликована статья советского биолога-охотоведа, профессора П. А. Мантейфеля, заведующего кафедрой биотехники Московского пушно-мехового института «О близкородственном спаривании зверей в природных условиях». В ней он объяснял снижение воспроизводства охотничьих животных следствием инбредной депрессии. П. А. Мантейфель соглашается с очевидными результатами предшествующих исследований, показывающих влияние недостатка кормов, плохой погоды на выживаемость молодых и взрослых особей. Вместе с тем, он обращает внимание на то, что в замкнутых водоемах после нескольких обильных «урожаев» и удачных промыслов популяции ондатры начинали затухать и в благоприятных условиях обитания. В результате «ондатра существует в них как зоологический вид, не достигающий плотности промысловой популяции» (Мантейфель, 1950, с. 60).

Причину данного явления он видит в близкородственном разведении животных: «В замкнутых водоемах мы имеем, очевидно, дело с узкородственным, близкородственным разведением ондатры, теряющей жизнестойкость и способность к размножению. Небольшой срок, после которого начинает проявляться инбридинг, объясняется быстротой размножения ондатры, дающей в лето до 3–4 выводков, а в сумме свыше 20 молодых. Ослабленная инбридингом популяция, теряющая иммунные свойства, легко заражается всеми болезнями» (Мантейфель, 1950, с. 60).

В подтверждение своих предположений он приводит примеры снижения рождаемости у некоторых видов. «Не потому ли у бобров Воронежского, Кондо-Сосвинского заповедников, происшедших от нескольких пар, размножаемость явно понижена? Не потому ли сокращается (или не прирастает) численность сурков-байбаков, вселенных в западные степи «Аскании-Нова» на Украине? Вернее всего по этой же причине погибло недавно большое стадо (около 1000) антилоп-джейранов, которое народилось от нескольких голов, выпущенных в 1929 г. на маленький остров Барса-Кельмес в Аральском море. В то же время стадо сайгаков, освежившееся новыми животными, перешедшими по льду на этот остров с материка, осталось целым (сообщил зоолог М. Д. Зверев). Подобных примеров можно привести много» (Мантейфель, 1950, с. 60).

Правильность предположений П. А. Мантейфеля подтверждается последующими наблюдениями. Выпущенные в Аскании-Нова в 1934 г. степные сурки исчезли к 1955 году, прожив в сформированных поселениях 21 год. Повторные выпуски сурков в асканийскую степь в 1967 и 1972 гг. вначале привели к росту численности и образованию 24 поселений (Веденьков и др. 1997). Но с начала 1990-х гг. их количество в условиях заповедного режима и отсутствия врагов снижалась (Полищук, 2006). По сообщениям сотрудников заповедника к 2018 г. сохранились 1–2 семьи, которые, вероятно, уже также исчезли. В течение двух десятков лет поселения бурно развивались, а в последующие десятилетия деградировали и исчезали. Таким же путем со временем вымирают на заповедных территориях и другие виды млекопитающих (Лобков, 2016, 2019).

П. А. Мантейфель не только объясняет снижение рождаемости у инбредных особей, но и предлагает пути устранения инбредной депрессии в популяциях диких животных: «В природе инбридинг у животных не так редок, как принято думать, и человек мог бы заметно укреплять популяции путем подсадок новых производителей» (Мантейфель, 1950, с. 60). Идеи профессора П. А. Мантейфеля были приняты к исполнению практическими работниками охотничьего хозяйства. Однако масштабные переселения животных в 1950-х – 1960-х гг. не принесли заметных результатов, а внимание исследователей динамики численности животных отвлекли успехи зарубежных ученых, занимавшихся изучением физиологических механизмов регулирования воспроизводства и смертности. Их работы становятся все более доступными для советских исследователей, «лысенковщина» осуждена на научном уровне, а инакомыслие в науке уже не признается государственным злом. Работа П. А. Мантейфеля послужила началом генетического направления в изучении и объяснении изменений численности животных. Но в середине XX столетия еще не хватало знаний по генетическим эффектам разных типов спариваний, хотя уже признавалась положительная роль гетерозиготности в поддержании повышенной жизнеспособности и плодовитости особей (Перелешин, 1956). В более поздних обзорах, посвященных внутривидовой регуляции численности животных, идеи и статья П. А. Мантейфеля (1950) не упоминаются и не обсуждаются (Башенина, 1977; Шилов, 1977; Фолитарек, 1980; Роговин, Мошкин, 2007). Одной из вероятных причин не восприятия учеными П. А. Мантейфеля является его приверженность идеям модной в те годы «лысенковщины», постулаты которой об отсутствии внутривидовой борьбы, о необходимости мичуринского преобразования природы и др. приводятся в тексте рассматриваемой статьи. Они были отвергнуты научным сообществом, вместе с их сторонниками, поэтому некоторые перспективные гипотезы оказались скомпрометированными и забытыми.

Следующий шаг в развитии генетического направления в изучении механизмов динамики численности животных был сделан отечественным исследователем, сотрудником Биологического института СО АН СССР С. А. Абашкиным. В 1974 г. в журнале «Охота и охотничье хозяйство» № 3 под рубрикой «В порядке обсуждения» выходит его статья «Инбридинг и аутбридинг в природе». Подобно П. А. Мантейфелю он обращается к практике разведения домашних животных. При скрещивании родителей, принадлежащих к разным инбредным линиям, у потомков не только увеличивается гетерозиготность, но и проявляется т.н. гетерозис (как соматический, так и репродуктивный), благодаря которому они превосходят своих родителей по размерам и плодовитости. Одна из особенностей существования популяций диких животных – периодические изменения численно-

сти. При глубоком ее разрежении наблюдается «сильнейшая разрозненность особей всех видов». Потомки размножающихся пар оказываются изолированными пространством от других особей своего вида и вынуждены спариваться с родственниками, обитающими поблизости. Так формируются инбредные линии в природе. В дикой природе родственное скрещивание животных, подобно линиям домашних животных закрепляет определенные признаки, способствующие существованию в сложившихся условиях обитания.

Скрещивание инбредных линий, считает С. А. Абашкин, происходит при образовании свободных мест обитания. В Барабинской низменности обводненность территории периодически изменяется. Когда образуется много новых озер, ондатры выселяются из прежних местообитаний и заселяют появившиеся угодья. При этом встречаются родители, принадлежащие к разным инбредным линиям. Их потомки несут проявления соматического и репродуктивного гетерозиса и за счет резко повышенной плодовитости быстро увеличивают численность. Явления увеличения числа детенышей в пометах, ранней беременности самок, укрупнения особей часто наблюдали в первые годы акклиматизации ондатры. В Барабинской низменности аналогично происходят колебания численности водяной полевки и зайца беляка. Первая, как и ондатра увеличивается в числе в периоды наибольшей обводненности угодий, а подъемы численности зайца беляка, наоборот, отмечаются в годы расширения сухих территорий.

Переход от близкородственного скрещивания к скрещиванию инбредных линий характерен для наступления периода массового размножения, считает С. А. Абашкин. Однако причины снижения воспроизводства после достижения максимальной численности он трактует менее определенно: «Дальнейшее размножение гетерозиготных особей приводит к появлению разнообразных форм, большинство из которых менее приспособлено к определенным условиям среды, что таит в себе причину их гибели» (Абашкин, 1974, с. 17). Снижение воспроизводства в данном случае объяснимо особенностями гетерозиса. Известно, что он проявляется только в первом поколении, а в последующих – затухает (Иванова, Кравченко, 1967). Снижение приростов со временем, происходит из-за отмирания особей наиболее плодовитых поколений по причине старения их организма (Лобков, 2018). Менее плодовитые их потомки не могут компенсировать потерю, и численность населения, поэтому убывает. В конце фазы снижения численности вновь возрастает разобщенность особей, возникают условия для инбридинга и формирования инбредных линий.

С. А. Абашкин считает, что: «периодическую смену инбридинга аутбридингом следует рассматривать как фактор эволюции. В каждом из этих случаев генетические изменения популяции оказываются наиболее целесообразными для выживания вида. Они обеспечивают не только возможности наилучшего приспособления животных к конкретным условиям среды. При снижении численности популяций они циклически освобождаются от рецессивных мутаций, а при подъемах массовое поголовье поставляет материал для естественного отбора» (Абашкин, 1974, с. 17).

Заканчивая статью С. А. Абашкин пишет: «... существование вида в форме инбредных линий является, видимо, одним из факторов быстрого восстановления его численности на территориях, где наблюдается интенсивная элиминация. Это происходит путем естественного заселения освободившихся территорий инбридированными особями с последующей внутривидовой их гибридизацией. Описанное явление может быть использовано в охотничьем хозяйстве. Необходимость его теоретической и экспериментальной разработки очевидна» (Абашкин, 1974, с. 17).

Нам известна еще одна работа С. А. Абашкина (1976), опубликованная в Докладах II Всесоюзной конференции по поведению животных. В ней тезисно излагаются приведенные выше материалы. Автор распространяет свои выводы на других млекопитающих, считая, что чередование инбридинга, обусловленного социальным поведением с периодически возникающей гибридизацией между родителями, происходящими из разных инбредных линий, представляет собой одну из принципиальных моделей функционирования популяций.

Анализ современных материалов по экологии животных показывает правильность представлений П. А. Мантейфеля и С. А. Абашкина. Родственные спаривания учащаются не только

при глубоком разрежении плотности населения, но и на фазе увеличения численности у животных, ведущих оседлый образ жизни. Несмотря на то, что с нарастанием плотности населения увеличивается миграционная активность части молодых особей, другая их часть при благоприятных условиях остается в месте рождения и обеспечивает родственные спаривания между сибсами, детей с родителями и с соседями-родственниками. Так, взрослые крапчатые суслики (*Spermophilus suslicus* Guld.) в условиях хорошего обеспечения кормом и убежищами ведут оседлый образ жизни. Некоторые сеголетки поселяются поблизости от места рождения. Их количество увеличивается с ростом плотности населения, что установлено мечением особей (Лобков, 2016). При повышенной плотности малых сусликов (*S. pygmaeus* Pall.) в пределах выводковых участков поселялось от 52,7% до 81,5% сеголеток (Солдатова, 1966). 61% окольцованных серых сурков в течение 4 лет встречали повторно в 100 м от места мечения (Бибиков, 1980). В пределах одних и тех же участков 80% ондатр оставались 2 года (Корсаков, 1980). Большинство особей европейской косули (*Capreolus capreolus* L.) регистрировалось повторно в радиусе 1–3 км (Тимофеева, 1985). Возможно, что именно по этой причине самцы косули нередко спариваются с дочерьми (Данилкин, 1999), а при недостатке взрослых секачей в размножении диких свиней (*Sus scrofa* L.) участвуют сеголетки, которые вследствие своих малых размеров могут спариваться только с сестрами (Волох, 2014). Так представления П. А. Мантейфеля и С. А. Абашкина о вероятности близкородственного спаривания животных в природных условиях оказались подтвержденными последующими исследованиями.

Негативное влияние инбредной депрессии сказывается на плодовитости уже во 2–3 поколениях у домашних свиней (Mc Phee et al., 1931), овец (Глембоцкий и др., 1956), диких кроликов (*Oryctolagus cuniculus* L.) (наши данные). Однако практика т.н. «освежения крови» не дала заметных результатов (Чесноков, 1989). Для увеличения приростов за счет повышения рождаемости необходимо проявление репродуктивного гетерозиса у потомков. Но, как показали наши исследования на крапчатом суслике, проявления гетерозиса возможны только в условиях разрушенной пространственной структуры при очень низкой плотности населения. В структурированных поселениях сусликов гетерозис не проявляется даже у потомков родителей, происходящих из разных инбредных линий (Лобков, 2011). А выпуски особей охотничьих видов из других популяций проводили в еще достаточно многочисленные структурированные группировки, что препятствовало проявлению репродуктивного гетерозиса даже у аутбредных особей. Кроме того, он проявляется только у особей первого поколения, поэтому увеличенные приросты могли наблюдаться в течение короткого времени пока жили и размножались плодовитые самки, поэтому часто оставались незамеченными охотоведами.

Согласно представлениям С. А. Абашкина (1974, 1976) для интенсификации размножения достаточно периодически глубоко сокращать плотность населения пространственных группировок, либо иными путями вызывать массовые переселения особей, происходящих из разных инбредных линий, в результате чего будут увеличиваться плодовитость их потомков, а, значит, и величина приростов. Известные случаи быстрого увеличения численности степного сурка (*Marmota bobak* Mull.), крапчатого и малого сусликов, ондатры, лося (*Alces alces* L.), других видов объясняются предшествующими глубокими разрежениями плотности населения или преобразованиями местообитаний (Лобков, 2016).

П. А. Мантейфель (1950) и С. А. Абашкин (1974, 1976) еще во второй половине XX столетия первыми обосновали гипотезу о механизмах внутривидовой регуляции численности диких животных, основанную на генетических эффектах разных типов спаривания. В отличие от гипотезы, предложенной Д. Кристианом (Christian, 1950) она является более универсальной, так как применима ко всем видам, размножающимся половым путем, в том числе птицам и рептилиям. Физиологическая регуляция воспроизводства и смертности, обусловленная стрессом, в природе происходит только у мелких млекопитающих, которые обитают в условиях высокой плотности населения и частых контактов между особями. С. А. Абашкин (1974) впервые обратил внимание

на явление гетерозиса, которое обуславливает временное повышение рождаемости в формирующихся пространственных группировках. В последние годы за рубежом появляются исследования, посвященные роли гетерозиготности и близкородственного скрещивания в популяциях диких животных. Переизданные нашим журналом статьи П. А. Мантейфеля и С. А. Абашкина напоминают о приоритете отечественных ученых в разработке генетического направления в изучении механизмов внутривидовой регуляции численности диких животных, основанных на генетических эффектах разных типов спаривания.

Литература

- Абашкин С. Инбридинг и аутбридинг в природе // Охота и охотничье хозяйство. – 1974. – № 3. – С. 16-17.
- Абашкин С. А. Поведение и организация популяций животных // Групповое поведение животных. Доклады II Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1976. – С. 3-5.
- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. – М.: «Наука», 1977. – 354 с.
- Бибиков Д. И. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. – М.: Наука, 1967. – 199 с.
- Веденьков Е. П., Реут Ю. А., Полищук И. К. Степной сурок в Аскании-Нова // Памяти профессора Александра Александровича Браунера (1857-1941). – Одесса: Астропринт, 1997. – С. 119-123.
- Волох А. М. Охотничьи звери степной Украины. Книга первая – Херсон: ФЛП Гринь Д. С. – 2014. – 411 с.
- Глембоцкий Я. Л. Использование инбридинга в племенной работе с тонкорунными овцами // Бюлл. МОИП. Отд. Биол., – 1956. – Т. 61, вып. 4. – С. 23-36.
- Данилкин А. А. Олени (CERVIDAE). – М.: ГЕОС, 1999. – 552 с.
- Иванова О. А., Кравченко Н. А. Генетика. – М.: Изд-во «Колос», 1967. 415 с.
- Корсаков Г. К. Ондатра // Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 259-271.
- Лобков В. А. Закономерности существования изолированных поселений крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae) в Северо-Западном Причерноморье. 2. Внутривидовая регуляция численности // Зоол. журн., 2011. Т. 90, № 3. – С. 342-350.
- Лобков В. А. Внутривидовая регуляция численности млекопитающих. – Одесса: Одесский университет имени И. И. Мечникова, 2016. – 237 с.
- Лобков В. А. О циклах и цикличности в динамике численности млекопитающих // Вестник охотоведения, 2018. – Т. 15, № 2. – С. 68-89.
- Лобков В. А. Об итогах и перспективах заповедного дела и сохранения редких видов животных и растений // Вісті Біосферного заповідника «Асканія Нова», 2019. – Т. 21. – С. 73-79.
- Мантейфель П. А. О близкородственном спаривании зверей в природных условиях // Каракулеводство и звероводство, 1950. – № 5. – С. 59-61.
- Перелешин С. Д. Основные вопросы охотничьего хозяйства СССР. – М.: Изд. МГУ, 1956. – 199 с.
- Роговин К. А., Мошкин М. П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал общей биологии, 2007. – Т. 68, № 4. – С. 244-267.
- Солдатова А. Я. Влияние плотности населения и погодных условий на характер передвижений малого суслика // Биол. науки., 1966. – № 1. – С. 37-42.
- Тимофеева Е. К. Косуля // Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 8. – Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1985. – 224 с.
- Фолитарек С. С. Теоретические основы биотехнии и обзор работ Карасукской биотехнической станции // Биотехния. Теоретические основы и практические работы в Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. – С. 8-81.
- Чесноков Н. И. Дикие животные меняют адреса. – М.: Мысль, 1989. – 219 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 261 с.
- Christian J. J. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals // J. Mammal. – 1950. – № 31(3). – P. 247-259.
- Mc. Phee H. S., Russel E. Z., Zeller J. An inbreeding experiment with Poland China swine – J. Hered. – 1931. – 22. – P. 383-403.

В. А. Лобков
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова

Поступила в редакцию 3.02.1920 г.