

На правах рукописи

ОЛЕЙНИКОВ ЕВГЕНИЙ ПЕТРОВИЧ

ИССЛЕДОВАНИЕ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИИ ТЮЛЕНЯ (*PUSA CASPICA* GMELIN, 1788) В КАСПИЙСКОМ МОРЕ

25.00.28 – Океанология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск – 2015

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. УСЛОВИЯ МЕСТООБИТАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ И БИОЛОГИЯ КАСПИЙСКОГО ТЮЛЕНЯ	11
1.1.1 Краткая океанологическая характеристика области обитания популяции	11
1.1.2. Климатические особенности.....	19
1.2 Биология вида.....	32
1.2.1 Систематика	32
1.2.2. Особенности морфологии каспийского тюленя	34
1.2.3 Особенности экологии каспийского тюленя	45
1.2.4 Происхождение вида	61
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	67
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....	76
3.1. Особенности краниологии каспийского тюленя	79
3.1. Краниологические характеристики <i>Pusa caspica</i> из различных частей Каспийского моря.....	79
3.2. Качественные особенности строения черепов каспийского тюленя	84
3.3. Исследование внутривидового полиморфизма каспийского тюленя (<i>Pusa caspica Gmelin, 1788</i>) на основании изменчивости первичной последовательности фрагмента гена цитохром b.....	87
3.4. Результаты оценки факторов воздействия на популяцию с использованием опросного метода сбора данных.....	93
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	98
ВЫВОДЫ	101
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ	103

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Уникальный водоем нашей планеты - Каспийское море - расположен на стыке Европы и Азии и простирается на 1200 км на юго-восток, условно делится на северную, среднюю и южную части, которые находятся в разных климатических зонах с различными океанографическими характеристиками. Вода в Каспии солёная: от 0.05 ‰ вблизи дельты реки Волги и до 13 ‰ на юго-востоке. Морская береговая линия более изрезана на севере. Наибольший размах сезонных колебаний абиотических факторов, а также разнообразие показателей биоты: планктона, рыб, моллюсков, ракообразных - характерен для северной части Каспия. Температура воздуха на севере моря зимой снижается до -20° , а летом достигает до $+30$ градусов. Наибольшая амплитуда сезонных изменений температуры воды (25-26 градусов) также характерна для мелководной (менее 25 м) части Северного Каспия.

На всем пространстве Каспийского моря встречается один вид настоящих тюленей, ареал которых ограничен исключительно этим морем. Эти ластоногие распространены по всей акватории: от прибрежных районов Астраханской области и Казахстана до берегов Ирана. Их можно наблюдать, как в очень мелководных районах северной части, так и в зоне больших глубин южной части, в районах с холодным климатом, так и на островах южной части моря с жарким климатом. При этом каспийского тюленя относят к пагофильной (льдолюбивой) группе тюленей, так как на севере моря его обитание связано со льдами (Смирнов, 1907; Бадамшин, 1966 и др.), где он размножается и выкармливает детенышей, а также проводит большую часть периода линьки. С другой стороны в течение годового цикла каспийские тюлени для своей жизнедеятельности используют кроме льда и многочисленные острова, шалыги, косы и отмели. Они образуют лежбища на

различных каменистых грядках, на песчаных островах южной части моря, где и размножается.

Если в начале XX века популяция каспийского тюленя (*Pusa caspica* Gmelin, 1788) была многочисленной – около 1 миллиона особей, то в последующие годы наблюдалось быстрое снижение ее численности. Зимние авианаблюдения за данным видом, проведенные в 2005–2006 гг. в северной части Каспия международной группой исследователей, дали оценку общего объема популяции в 110 тысяч особей (Харконен и др., 2012). Однако последние оценки численности каспийского тюленя остаются не полными или спорными. Полученные как отечественными, так и иностранными коллективами результаты свидетельствуют о заметном сокращении популяции. Ряд авторов объясняют это воздействием разнообразнейших факторов, степень влияния которых на ластоногих может меняться в зависимости от года, а также от фазы годового цикла животных и географии местообитания (Яблоков, 1986). Однако единой точки зрения на данную проблему нет, как и на разнообразие тюленей Каспия, поэтому перспективы популяции не ясны.

Степень разработанности проблемы. В настоящее время, наименее изученным остается внутривидовое разнообразие каспийского тюленя. Лишь в отдельных работах встречаются упоминания о некоторых различиях тюленей, но, к сожалению, они отрывочны и не систематизированы. Не имеется также единого подхода к изучению разнообразия тюленей, обитающих в изменчивой среде, обусловленной значительной протяженностью Каспия и наличием дельт рек Волги и Урала. В этой ситуации нет ясности в отличиях тюленей, обитающих в южной и в северной части, или в различиях тюленей, обитающих в наиболее изменчивом (по климатическим и иным характеристикам) северном регионе Каспийского моря. Без оценки разнообразия тюленя, трудно представить

нынешнее состояние его популяции и прогнозировать ее развитие при воздействии различных негативных факторов.

Классические научные исследования биологии каспийского тюленя начал проводить основоположник отечественной морской териологии Н.А. Смирнов. А далее последователи школы К.К. Чапского продолжили эти работы. В их работах можно найти данные об особенностях морфологии, возрастно-половой структуре популяции, размножения, питания, сезонного распределения и реже – поведения тюленей. В научной литературе преобладает мнение о популяции этих ластоногих как о единой совокупности. Внутривидовой изменчивости посвящены лишь единичные исследования, в частности, различиям в пропорциях частей черепа.

Исследования последовательности ДНК каспийского тюленя инициированы международной группой ученых в 1992 г. (Arnason et al., 1995). Работы по генетике данного вида были выполнены для проведения филогенетического анализа рода *Pusa* или времени проникновения каспийского ластоного в современный район обитания (Arnason et al., 1995; Palo, 2003; Sasaki et al., 2003; Palo 2006; Fulton, Strobeck, 2010). В настоящее время имеются немногочисленные литературные данные о популяционно-генетическом разнообразии *P. caspica*. К сожалению, в международной базе данных GenBank депонировано всего 3 нуклеотидные последовательности представителей этого вида, что дает отрывочные сведения о генетическом разнообразии каспийского тюленя.

Четкое представление о популяционной структуре вида необходимо иметь для репрезентативного учета численности и рациональной эксплуатации, а также эффективной охраны вида.

Цель и задачи работы. Цель исследования – оценить внутривидовое разнообразие каспийского тюленя (*P. caspica* Gmelin, 1788) на акватории Каспийского моря по краниологическим параметрам и по молекулярно-генетическим маркерам.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- Определить степень морфометрических различий краниологических характеристик, а также выявления генетических детерминантов популяционного разнообразия тюленей Каспийского моря.
- Установить часть моря, с наибольшим разнообразием краниологических характеристик тюленя.
- Выявить молекулярно-генетические показатели полиморфизма в популяции тюленя.
- Установить главенствующие из антропогенных факторов, наиболее негативно воздействующих на современное состояние популяции тюленя Каспийского моря.

Объект исследования: популяция каспийского тюленя – *Pusa caspica* Gmelin, 1788.

Предмет исследования: внутривидовое разнообразие.

Научная новизна работы. Разработана методика оценки морфометрических различий краниологических признаков с выявлением генетических маркеров популяционного разнообразия тюленей Каспийского моря. Впервые, посредством сравнительного анализа морфометрических различий тюленей северной и южной части Каспия, продемонстрировано наибольшее разнообразие краниологических характеристик тюленей из северной акватории моря. Впервые показан и детализирован внутривидовой полиморфизм гена цитохром *b* каспийских ластроногих, отражающий генетическое разнообразие популяции тюленей Северного Каспия. Обобщение известных и вновь полученных сведений позволило систематизировать и упорядочить факторы, оказывающие влияние на состояние популяции каспийского тюленя.

Теоретическая и практическая значимость.

Полученные результаты расширяют теоретические представления о биологии вида – внутривидовом полиморфизме и уточняют данные популяционной паспортизации вида (с географической привязкой к ареалу), что важно для оценки генетического разнообразия (степени генетического истощения) популяции каспийского тюленя. Результаты диссертационной работы могут быть включены в лекционные курсы по зоологии и экологии морских млекопитающих рыбохозяйственных ВУЗов и биологических факультетов университетов, эксплуатации и охраны морских животных, а также учтены в регламентирующих документах. Полученные данные размещены нами в международной базе данных GenBank, с включением в депозитарий проб биологического материала каспийского тюленя. Внесены предложения в регламент особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в российском секторе Каспийского моря.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ

1. Каспийские тюлени из южной и северной частей моря различаются как по пропорциям черепа, так и по репродуктивному ареалу. Это свидетельствует о неоднородности популяции тюленя Каспийского моря, что обусловлено различиями океанологических условий обитания животных.
2. Сравнительный анализ разнообразия популяции тюленя и детализация внутривидового полиморфизма гена цитохрома *b* позволяет выдвинуть гипотезу о существовании нескольких филетических линий тюленей северной части Каспийского моря.
3. В современных условиях ограничения или отсутствия промысла тюленей, максимально негативное воздействие на популяцию оказывает процесс нелегального промысла осетровых.

Соответствие диссертации Паспорту научной специальности.

Работа соответствует формуле паспорта специальности 25.00.28 – «Океанология» по пункту 6 – Биологические процессы в океане, их связь с абиотическими факторами среды и хозяйственной деятельностью человека, биопродуктивность районов Мирового океана.

Апробация результатов исследования. Диссертационные материалы были доложены на XXVI конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (Мурманск, 2008); V международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Украина, Одесса, 2008); Международной конференции с элементами научной школы для молодежи «Проблемы изучения и состояния биосистем, методы биоэкологических исследований» (Махачкала, 2009); Молодёжной экологической конференции-2009» (Ростов-на-Дону, 2009); Международном семинаре «Угроза вымирания каспийского тюленя. Существующие знания, требуемые исследования и меры по снижению последствий» (Казахстан, Атырау, 2009); III Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы биологии, нанотехнологий и медицины» (Ростов-на-Дону, 2009); VI международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Калининград, 2010); съезде Териологического общества при РАН «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2011); международной научной конференции «Изучение и освоение морских и наземных экосистем в условиях арктического и аридного климата» (Ростов-на-Дону, 2011); VII ежегодной научной конференции студентов и аспирантов базовых кафедр Южного научного центра РАН с получением почетной грамоты первой степени за доклад (Ростов-на-Дону, 2011), научной конференции «Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии» (Ростов-на-Дону, 2013), VIII международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Санкт-Петербург, 2014),

Международном семинаре «Каспийский тюлень: современное состояние и проблемы сохранения» (Москва, 2015).

Личное участие автора. Исследования по тематике диссертационной работы велись в рамках базовых тем научно-исследовательских работ (НИР) ЮНЦ РАН и ИАЗ ЮНЦ РАН: «Изучение физиологических и поведенческих механизмов адаптации морских млекопитающих и человека к факторам внешней среды в цикле бодрствование-сон» Ростов-на-Дону» (№ г.р. 01200850111); «Исследование в цикле сон-бодрствование экофизиологических механизмов адаптивного и поведения организма животных и человека в аридной зоне» (№ г.р. 01201153347); «Изучение механизмов адаптации млекопитающих и человека к факторам среды в цикле сон-бодрствование» (№ г.р. 01201363190). А так же при поддержке грантов РФФИ: 07-04-01553-а «Исследование физиологических и поведенческих адаптаций морских и полуводных млекопитающих прибрежных зон южного федерального округа России», 2007-2009; 08-04-10145-к «Организация и проведение морской экспедиции для исследований нейро-, морфофизиологических и поведенческих адаптаций реликтового вида морских млекопитающих – каспийского тюленя», 2008; 09-04-10152-к «Организация и проведение полевых исследований каспийского тюленя (*Pusa caspica*) на островной залежке», 2009. В данных проектах автор выступал как исполнитель, участвуя как в полевых исследованиях, так и в обработке материала и подготовке отчетов.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 работ, в том числе 2 статьи в журналах, внесенных в список изданий, рекомендованных ВАК РФ. Еще одна работа находится в печати (ДАН).

Структура и объем работы.

Диссертация состоит из введения, 3 глав, заключения, выводов, списка литературы, содержащего 166 наименований, 51 – на иностранных

языках в том числе. Работа изложена на 121 странице, включает 15 рисунков и 3 таблицы.

Глава 1. УСЛОВИЯ МЕСТООБИТАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ И БИОЛОГИЯ КАСПИЙСКОГО ТЮЛЕНЯ

1.1.1 Краткая океанологическая характеристика области обитания популяции

Общая характеристика океанологических параметров Каспийского моря. Уникальный природный водоем нашей планеты - Каспийское море расположено на юго-востоке Европейской территории России. Море расположено на границе двух частей единого материка Евразии. Географические координаты крайних точек современной акватории Каспийского моря (без Кара-Богаз-Гола): на севере - $47^{\circ} 07'$ с.ш., на юге – $36^{\circ} 33'$ с.ш.; на западе – $46^{\circ} 43'$ в.д. и на востоке – $54^{\circ} 03'$ в.д.1 (рис.1).

Каспийскому морю присуще субмеридиональное расположение (см. рис. 1). Наибольшая протяженность его с севера на юг составляет 1030 км (по меридиану $50^{\circ} 00'$ в.д.). Наибольшая ширина достигает 435 км (по параллели $45^{\circ} 30'$ с.ш.), а наименьшая – 196 км (по параллели $40^{\circ} 30'$ с.ш.).

Каспий занимает крупную и глубокую материковую депрессию в пределах самой обширной в Европе и России области внутреннего стока, не имеет связи с Мировым океаном, и уровень моря лежит на 28 м ниже уровня океана. Морфометрические характеристики моря приведены при отметке его уровня, равной 28.00 м по Балтийской системе высот (БС).

По размерам своей котловины Каспийское море – крупнейший на Земле замкнутый водоем. Его общая площадь равна $378\,400\text{ км}^2$, что составляет 18% общей площади озер земного шара и в 4.5 раза превышает площадь второго по величине озера мира - Верхнего (84 100 км^2 , Северная Америка) (Николаева, 1971; Мировой водный ..., 1974). Вместе с тем площадь Каспийского моря соизмерима и даже значительно превосходит площадь некоторых морей Мирового океана: Балтийского (387 000 км^2),

Адриатического (139 000 км²), Белого (87 000 км²) (Атлас океанов, 1977, 1980).

Каспийское море – глубоководный водоем с развитой шельфовой зоной. По величине максимальной глубины впадины – 1025 м – Каспий уступает лишь двум самым глубоким озерам мира – Байкалу (1620 м) и Танганьике (1435 м) (Малый атлас ..., 1981). Средняя глубина Каспийского моря, рассчитанная по батиграфической кривой, равна 208 м. (Николаева, 1971; Чернявский, 2007).

Неординарно и распределение в Каспийском море площадей, занимаемых различными батиметрическими ступенями. Самую значительную часть площади занимают глубины до 100 м – 62.2%. Более 44% этой части площади приходится на зоны с глубинами 0-10 м, которые основном приурочены к северной части Каспийского моря (78% от площадей, занятых этими глубинами). В интервале глубин 100-900 м ступени глубин кратные 100 м (100-200, 200-300 м и т.д.) занимают почти равные площади - от 3.5 до 4.8%. Исключение составляют лишь зоны глубин 100-200 (6.6%) и 700–800 м (5.6%). В целом на все эти области приходится 36.8% всей акватории моря. Глубины более 900 м занимают всего 1.0% площади моря.

Сопоставление батиграфических кривых Каспийского моря, Мирового океана и отдельных океанов и морей показало наличие сходных черт в распределении глубин Каспия и крупных внутренних глубоководных морей типа Средиземного, а из океанов – Северного Ледовитого океана. В Каспийском море и в указанных бассейнах основная часть площади занята мелководьем (шельфом) с глубинами соответственно в среднем 100 и 200 м- (Атлас океанов, 1977; 1980, Атлас..., 2014).

Каспийское море, представляющее собой замыкающий водоприемник крупных речных систем Европейской территории России и Кавказа (Волга, Урал, Терек, Кура и др.), по объему своих вод превосходит все озера мира.

Объем моря равен $78\,100\text{ км}^3$, что составляет более 44% общих запасов озерных вод на земном шаре (Мировой водный, 1974). По объему вод Каспийское море более чем в 3–4 раза превосходит такие моря, как Балтийское ($21\,500\text{ км}^3$) и Желтое ($16\,000\text{ км}^3$) (Атлас океанов, 1977).

Значительная часть вод – 62% – находится в пределах глубинных зон от 100 до 600 м. На долю же преобладающих глубин моря – 0-100 м – приходится 25.7% объема вод. В зонах глубин более 800 м объем вод составляет всего лишь 1.6%.

Исходя из особенностей морфологического строения и физико-географических условий, Каспийское море разделяют на три части: северную, среднюю и южную части (рис. 1). За условную границу между северной и средней частями Каспия обычно принимают линию, соединяющую о-в Чечень с м. Тюб-Караган, а между средней и южной частями Каспия линию о-в Жилой – м. Куули, в пределах северной части Каспийского моря выделяют также западный и восточный районы. Мы принимаем за границу их раздела линию, идущую от о. Новинский на условную точку с координатами $45^{\circ}41'$ с.ш. и $50^{\circ}07'$ в.д., далее на о. Кулалы и затем от южной оконечности о. Кулалы к п-ову Долгий. Вся акватория Мангышлакского залива отнесена, таким разом, к западному району северной части Каспийского моря, что соответствует единству их гидрологических и гидрохимических условий.

В качестве природных морфологических границ между отдельными частями Каспийского моря принимают следующие элементы рельефа дна. Северную и среднюю части Каспия разделяет Мангышлакский порог, простирающийся в виде мелководья (глубины до 10 м) от п-ова Тюб-Караган к банке Кулалинской и далее к о. Чечень. Среднюю и южную части Каспийского моря разделяет Апшеронский порог. Это подводное асимметричное возвышение, идущее от п-ова Апшеронский к п-ову Челекен. Здесь наибольшие глубины достигают 140–150 м. Между западной и

восточной областью северной части Каспия границей служит мелководье, идущее в направлении о-в Новинский – архипелаг Тюленьих островов. Наибольшие глубины в пределах этого мелководья не превышают 3.6–3.8 м.

При общей площади северной части Каспийского моря, равной 91942 км², площадь его водной поверхности составляет 90129 км² (без островов). На долю северной части моря приходится более 24.3% площади всего моря. Средняя и южная части Каспия по площади практически равновелики. Общая площадь средней части Каспийского моря составляет 137812 км², южной части - 148640 км² или соответственно 36.4 и 39.3% площади всего моря (Атлас океанов, 1977).

Объем вод северной, средней и южной частей Каспийского моря составляют соответственно: 0.5, 33.9 и 65.6% общего объема моря.

Соотношения площадей северной части, средней части и южной части Каспийского моря отражают мелководность северной его части, а также и глубоководность средней и южной части. Наибольшие глубины северной, средней и южной частей моря равны соответственно 25 м, 788 м и 1025 м, а средние глубины – 4.4 м, 192 м и 345 м. Большая часть площади (68%) северной части Каспийского моря имеет глубины менее 5 м. При этом самые значительные по площади зоны с глубинами от 0 до 1 м (20.2%) и от 3 до 4 м (14.1%). На долю зоны с глубинами более 10 м приходится 9.8%. В западном районе северной части Каспийского моря области глубин до 5 м занимают меньшую площадь, чем в восточном (28471 и 32830 км²). Восточный район более мелководный, чем западный, средняя глубина здесь составляет 3.3 м, а максимальная 9.0. Для западной области эти характеристики равны соответственно 5.6 и 25.0 м.

Западная и восточная части северного Каспия по площади почти равны, однако основной объем вод сосредоточен в более глубоководной западной части (63%), главным образом в пределах зоны с глубинами до 5 м (59%) и от 5 до 10 м (25,4%). В восточной части наибольшие объемы вод так же

приходятся на области с глубинами до 5 м (более 88% объема вод этой части моря).

В Каспийском море островов мало, площадь их составляет 2049 км². При этом площадь островов северного Каспия равна 1813, средней части моря – 71, а южной – 165 км². В основном острова небольшие и располагаются вблизи берегов. В северной части моря выделяется архипелаг Тюленьих островов, среди которых наиболее крупные – о-в Кулалы (73 км²) и Морской (65 км²). В западном районе северной части Каспия расположены самые крупные острова – о. Чечень (122 км²), о. Тюлений (68 км²) и множество низких островов и островков на устьевом взморье Волги. В средней части моря к востоку от п-ова Апшеронский протянулась цепь островов Апшеронского архипелага. Наибольший в этой группе о-в Жилой (28 км²). В южной части моря к югу от Бакинской бухты у западного побережья расположена группа небольших островов Бакинского архипелага (Булла, Лось, Свиной, Вульф и др.). У восточного побережья южной части Каспийского моря лежит узкий, вытянутый по меридиану о-в Огурчинский.

В Каспийское море впадает более 130 рек. Соотношение площадей моря и водосборного бассейна (1:10) объясняет существенное влияние процессов, происходящих на водосборе, на весь природный облик моря. Наибольшее значение в водном питании Каспия имеет бассейн Волги, площадь которого равна 1.38 млн. км², что составляет почти 40% площади водосборного бассейна моря.

Для Каспийского моря, как и для любого внутреннего водоема, характерны значительные циклические изменения природных условий, обусловленные комплексом климатических, гидрологических и геологических процессов, протекающих в пределах его водосборного бассейна.

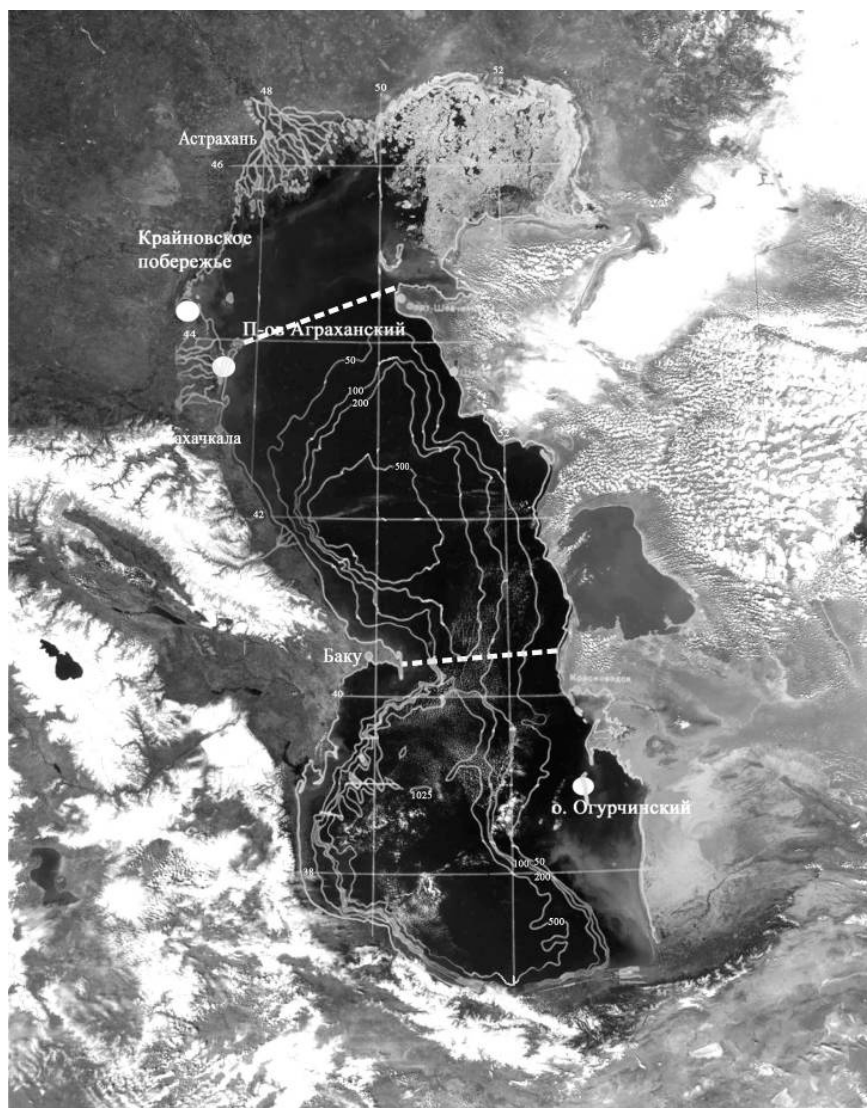



Рисунок 1 – Каспийское море

Примечание.

1.  50 — изобаты, м;
2. — — — — условные границы между северной, средней и южной частями моря, западной и восточной районам северной части Каспийского моря.

Годовой цикл изменчивости термохалинной структуры и климата Каспийского моря

Географическое расположение Каспийского моря в средних широтах способствуют формированию четко выраженного годового цикла изменчивости температуры его поверхностных вод с неоднородным по широте распределением зимних значений и квазиоднородным распределением летних величин. Внешний пресноводный бюджет формирует более сложное распределение поверхностной солености как в пространстве (с приустьевыми областями повышенной распреснения вдоль северного и западного побережий, а также областями повышенной солености на мелководьях вдоль восточного берега), так и в течение года (с минимальными значениями зимой, а также в конце весны - начале лета) (Косарев, 1975).

Диапазоны индексов температуры и солености промежуточных и глубинных вод Каспия целиком находятся внутри диапазона его поверхностных вод. Воды всей толщи Каспия формируются в его поверхностном слое. На самые большие глубины проникает зимняя мода поверхностных вод в результате глубокого конвективного перемешивания или стекания по материковому склону (Косарев, 1975).

Следствием изолированности Каспийского моря является также повышенная чувствительность его гидрологического режима к многолетним вариациям внешних воздействий.

Сезонность термического режима вод прослеживается в верхнем слое Каспийского моря толщиной до 100 м. Глубже температура довольно стабильна во времени и однородна по вертикали.

Значительные сезонные вариации солености (до 3-5‰) имеют место в поверхностном слое приустьевых областей Каспия. На остальной части акватории моря соленость в течение года изменяется не более чем на 0.5‰. В среднем многолетнем режиме за 1949-1977 гг. она была квазиоднородна во

всем слое от поверхности до дна. В 1978-2000 гг. сформировалась устойчивая соленостная стратификация вод. В верхнем 200-300-м слое это произошло вследствие опреснения вод, а ниже – в результате их осолонения (Косарев, 2004).

Ниже отметки в 100 м воды средней части Каспия приблизительно на 1.2-1.3°C холоднее и соленость почти на 0.1‰ ниже, чем в южной части моря.

В зимний период на наиболее северном и мелководном разрезе Чечень-Мангышлак конвективный слой, однородный по температуре и солености, проникает до дна, а в Среднем Каспии – приблизительно до 100 м, на Апшеронском пороге – до 80 м, в Южном Каспии до 50-70 м. Максимум температуры над верхней частью восточного склона связан с адвекцией теплых вод с юга на север.

Вертикальный профиль солености иллюстрирует два противоположных процесса – опреснение тонкого верхнего слоя у западных берегов Каспия и стекание в глубоководные котловины соленых вод по восточному материковому склону.

Летом доминирующей чертой термической структуры вод Каспия является интенсивный термоклин в слое от 10-15 до 50-70 м. В восточном направлении он поднимается к поверхности на 15-30 м вследствие летнего апвеллинга. Вертикальная дивергенция изотерм нижней части термоклина над верхним участком восточного склона, в соответствии с теорией прибрежного апвеллинга (Brink, 1983; Гилл, 1986), свидетельствует о противотечении к полюсу под вышележащей струей, направленной к экватору. Вертикальная структура солености в Каспийском море летом принципиально не отличается от зимней.

1.1.2 Климатические особенности

Каспийский тюлень как представитель настоящих тюленей обитает в уникальных природных условиях, не свойственных для пагофильных животных, поэтому климатические особенности Каспийского моря рассмотрены более подробно. Большая протяженность Каспийского моря в меридиональном направлении, сложность орографии западного и южного его побережий определяют многообразие местных особенностей климата, а расположение моря на границе зон умеренных и субтропических широт приводит к тому, что над акваторией Каспийского моря происходит взаимодействие различных систем атмосферной циркуляции. В связи с чем воздушные потоки, достигающие моря, могут быть различны по своему происхождению, физическим свойствам и направлению движения. Значительные изменения в динамике нижних слоев этих воздушных потоков вносит огромная водная поверхность моря. Климатические особенности рассматриваемого водоема более подробно описаны ниже.

Солнечная радиация

Расположение Каспийского моря в относительно низких широтах обуславливает интенсивный приток солнечной радиации. Об этом свидетельствует положительная величина годового радиационного баланса, равная разности между поглощаемым поверхностью моря солнечным теплом и теплом, теряемым путем эффективного излучения. Для всей акватории моря положительная величина радиационного баланса составляет в среднем 60 ккал/см^2 . В пределах северной части Каспийского моря она снижается до 50 ккал/см^2 , в средней и южной части моря достигает 65 ккал/см^2 . Избыток радиационного тепла определяет интенсивное испарение, на что расходуется 54 ккал/см^2 тепла, и интенсивный конвективный теплообмен с атмосферой. Для всей акватории моря радиационный баланс положителен с марта по октябрь и имеет максимальные величины в июне – июле (11 – 12

ккал/см² в месяц). Отрицателен баланс лишь в декабре: от 2 ккал/см² на севере моря до 1 ккал/см² на юге (Комплексные..., 1963).

Температура воздуха

Протяженность моря в меридиональном направлении обуславливает различие в распределении температуры воздуха над его акваторией. Средняя годовая температура воздуха в северной части моря плюс 8-10°C, в средней – плюс 11-14°C, в южной – плюс 15-17°C. Для всего моря она равна в среднем 13.1°C. Разность среднегодовых температур воздуха между северной и южной частями моря составляет 7°C. Большие различия в распределении средней и экстремальной температур воздуха по отдельным районам моря отмечаются в зимние месяцы. В самых северных районах моря средняя январская температура составляет минус 7-10°C, минимальная температура достигает минус 19-20°C. При вторжениях арктического воздуха температура нередко может понижаться до минус 30°C. В южной части моря среднемесячная температура воздуха в январе – плюс 9°C, минимальная ее величина редко достигает минус 10°C. В целом зима на восточном побережье моря холоднее, чем в западном, что связано с большой повторяемостью восточных ветров в нижних слоях атмосферы, обуславливающих адвекцию холодного континентального воздуха на акваторию Каспия и трансформированного теплого воздуха на западное его побережье.

Весной вынос теплого тропического воздуха в теплых секторах южных циклонов в северные районы Каспийского моря и увеличение солнечной радиации способствуют быстрому росту температуры. Переход средней температуры воздуха к положительным значениям в этих районах происходит во второй половине марта – начале апреля. Средняя температура в апреле в северной части Каспия плюс 8-9°C, в средней части – плюс 10-11°C, а в южной части моря плюс 11-14°C.

В летнее время температурные контрасты между северными и южными частями моря сглажены, средняя температура над всей акваторией в июле

находится в пределах плюс 24 - 26°C. Наименьшие средние температуры воздуха наблюдаются в восточной половине средней части моря и связаны с охлаждающим влиянием развивающегося здесь апвеллинга.

Осенью в северной части моря наблюдается резкое падение температуры воздуха, особенно в восточной его половине. Средние температуры октября в прибрежной полосе северной части моря составляют плюс 9–10°C, в открытых районах – плюс 12-13°C. В средней части моря средняя температура воздуха в октябре плюс 15-17°C, в прибрежной зоне западного побережья плюс 14-15°C, у восточного – плюс 12-14°C. Наиболее высокие средние температуры воздуха в октябре наблюдаются в южной части моря. В самых южных открытых районах моря температура воздуха достигает плюс 21°C (Добровольский, Залогин, 1982).

Атмосферные процессы

Годовой ход влажности воздуха аналогичен годовому ходу температуры воздуха. Наименьшая влажность воздуха над Каспийским морем наблюдается в январе–феврале, когда она составляет в северной части моря 2-3 мм, в южной 6–7 мм. В июле и августе максимальная за год абсолютная влажность воздуха составляет в северной и средней частях моря 17-18 мм, а в южной – 19-20 мм рт. ст. (Комплексные..., 1963).

Контрасты между влажностью воздуха над морем и его побережьем сильнее всего проявляется летом, когда значительно испарение с поверхности моря, а на материке оно уменьшается (из-за малой влажности суши).

Таким образом, воздух на Каспийском море наиболее насыщен водяными парами в зимний период в северной части моря, вследствие сильного его охлаждения, и в южной части моря, благодаря конвергенции воздушных потоков с высокой абсолютной влажностью. В этих районах моря в холодное время года нередко бывают туманы, повторяемость которых может быть более 10%. На остальной акватории повторяемость туманов

зимой составляет не более 5%, а с мая по октябрь – менее 1–2% (Кузнецова, 1983).

Сумма атмосферных осадков, выпадающих на водное зеркало Каспийского моря, и величина испарения с него равны соответственно 180 и 910 мм в год. Море отдает в атмосферу в среднем за год в 5 раз больше влаги, чем от нее получает (в восточной части средней части Каспия – даже в 13 раз). Исключение составляет лишь крайняя юго-западная часть моря, где среднегодовая сумма атмосферных осадков соизмерима с величиной испарения.

В среднем за год с поверхности Каспийского моря в атмосферу поступает 730 мм влаги. Внутригодовое распределение осадков и испарения находится в противофазе. Наибольшее количество осадков выпадает в холодную половину года (с октября по март) – 60%, остальные 40% – в теплую. Такое распределение обусловлено характером развития атмосферной циркуляции над акваторией моря. Наибольшие величины испарения наблюдаются в теплый период, особенно в июле–сентябре, когда отмечаются высокие температуры воздуха и наибольшая относительная сухость воздуха над морем. Наибольшая разность между испарением и осадками (так называемое видимое испарение) наблюдается в августе и сентябре, когда Каспийское море в наибольшей степени обогащает атмосферу влагой. Превышение испарения над осадками для моря в целом сохраняется в течение всего года. В этом проявляется важная климатообразующая роль Каспийского моря (Добровольский, Залогин, 1982).

Влияние водной поверхности на температуру воздуха

Процесс прогревания воздушных масс над морем начинается уже в сентябре и заканчивается в марте, достигая наибольшего эффекта в декабре–январе. Так, у восточных берегов средней части Каспия температура воды в январе на 3–4°C выше температуры воздуха, в южной части Каспия разность температур составляет 1–2°C. В течение всего времени с октября по март

приземные слои воздуха снабжаются теплом и влагой, развиваются конвекция и конвективные облака. Под влиянием исходящего от моря тепла давление воздуха над ним понижается, усиливается приток холодного воздуха с севера и с востока, над морем нередко возникают атмосферные фронты. В такой ситуации над морем могут образоваться «каспийские» циклоны.

С апреля по август море оказывает на воздушные массы охлаждающее влияние. В июле в восточной части среднего Каспия разность температуры воды и воздуха достигает 5°C , что связано с поднятием к поверхности холодных глубинных вод. Охлаждение над морем нижних слоев воздушных потоков создает температурную инверсию и придает им большую устойчивость, препятствуя развитию конвекции и образованию конвективных облаков. Таким образом, в весеннее и летнее время над морем наблюдается безоблачная солнечная погода.

В годовом балансе Каспийское море оказывает некоторое тепляющее действие, проявляющееся в наибольшей степени в южной и северной частях моря и в районе Апшеронского полуострова. В средней части моря тепляющее воздействие зимой сменяется охлаждающим влиянием летом.

Еще Э.М. Шихлинский (1963) отмечал, что влияние Каспийского моря на термический режим воздуха в восточной части Кура-Араксинской низменности простирается в зимние месяцы на 60–80 км от берега, а в летние месяцы на 40–60 км.

Каспийское море служит источником влаги, повышающим влажность воздуха и общее влагосодержание не только над водоемом, но и на расстоянии сотен километров от него. При этом меняется и вертикальная структура поля влажности – увеличивается процентное содержание влаги в нижних слоях атмосферы, где оно на несколько процентов больше (от суммарного влагосодержания в тропосфере), чем над сушей.

Ветра

Направление и сила ветров, дующих над Каспийским морем, определяются тремя факторами: характером общей циркуляции атмосферы, полем температуры, создаваемым самим морем, и рельефом его берегов.

В приземном слое ветровой режим отличается неустойчивостью, что объясняется различием типов атмосферных процессов в пределах отдельных частей моря. Общая закономерность ветрового режима такова, что большую часть года над морем господствуют ветры северных (СЗ, С, СВ) юго-восточного направлений (Кошинский, 1964).

В среднем за год вероятность установления ветровых полей северных румбов составляет 41%, причем летом их вероятность несколько больше (48.7%), чем в другие сезоны года. Почти половина из них приходится на ветры северо-западной четверти. Ветры северных румбов наблюдаются при распространении на южные районы Европейской территории Союза отрогов Азорского антициклона, при смещении антициклонов со Скандинавии, Баренцева или Карского морей, а также при активизации южнокаспийского циклона, который в дальнейшем перемещается в северо-восточном направлении на западные районы Средней Азии. Юго-восточные ветры составляют в среднем за год 35.9%. Чаще всего они наблюдаются зимой (41.3%), когда над районами Казахстана и Средней Азии образуется устойчивый антициклон, который благоприятствует юго-восточному переносу воздушных масс. Из всех типов ветровых потоков над Каспийским морем юго-восточный наиболее устойчив.

Средняя скорость ветра в пределах акватории моря составляет 5.7 м/с. Наибольшие скорости наблюдаются в средней части моря и в среднем за год равны 6-7 м/с. В районе Апшеронского полуострова их величина составляет 8-9 м/с. Господствующие в море северо-западные ветры принимают в этом районе четкое северное направление и достигают скорости 25-30 м/с. Это хорошо известные штормовые «бакинские норды». К югу от Апшеронского

полуострова скорость ветра постепенно убывает и в самых крайних южных районах моря, находящихся под защитой окружающих горных хребтов, уменьшается до 2–3 м/с, особенно в летние месяцы, когда даже максимальная скорость ветров не превышает 10 м/с. Штормовые ветры восточного и юго-восточного направлений наблюдаются в открытой части моря у п-ова Мангышлак (Комплексные..., 1963).

Рельеф

В формировании климата Каспийского моря и особенно его прибрежных районов важнейшая роль принадлежит рельефу, под влиянием которого видоизменяется циркуляция воздушных масс. Именно сложностью орографии берегов моря объясняется исключительное разнообразие климатических условий в отдельных его районах. Наличие горных массивов на южном и юго-западном побережье моря, а также система хребтов Большого Кавказа способствуют обострению фронтальных разделов, вызывают регенерацию приходящих со Средиземного и Черного морей циклонов.

Влияние рельефа сказывается в изменении направления и скорости воздушных потоков, а, следовательно, в изменении направления переноса влаги. Кроме того, в связи с неравномерностью нагрева различных участков долин и склонов возникает местная циркуляция. На западном и юго-западном побережьях Каспийского моря наблюдаются почти все виды местной циркуляции: фены, горно-долинная циркуляция, склоновые ветры, а также штормовые ветры, обусловленные орографическими особенностями отдельных участков побережья (бакинский норд, махачкалинский зюйд-ост).

Особенно заметно сказывается влияние горных массивов на распределении осадков, В этом отношении выделяется район юго-западного побережья моря. Взаимодействие рельефа и водной поверхности моря делает этот район аномальным по условиям увлажнения и количеству выпадающих осадков: тогда как в целом поверхность моря является источником влаги в

атмосфере, в юго-западном районе происходит «осушение» воздушных масс путем выпадения осадков. Только для крайней юго-западной части моря характерно значительное превышение осадков над испарением как в среднем за год, так и для большинства месяцев. В целом же для акватории моря наблюдается обратная картина в соотношении между осадками и испарением: количество осадков значительно меньше испарения (Евсеева, 1968; 1969). Талышские горы, система гор Эльбурса представляют серьезную преграду на пути влажных воздушных масс, идущих с Каспия, и служат как бы гигантским уловителем влаги, испаряемой поверхностью моря.

Большую часть года Каспийское море служит источником тепла и влаги для воздушных масс, проходящих над его поверхностью (Комплексные..., 1963; Евсеева, 1969; Арапова, 1957; Шереметевская, 1968).

Ледообразование

Наряду с островами и шалыгами льды важны для жизнедеятельности тюленей потому, что на них происходит деторождение, молочное вскармливание потомства, линька детенышей, спаривание, а также полная или частичная линька половозрелых животных. Обычно ледообразование начинается во второй половине ноября в северо-восточной части Северного Каспия. Во второй декаде декабря замерзает и мористые участки, а ко второй половине января – льдом покрывается практически вся эта часть Каспия. Обычно во второй половине февраля начинается интенсивное разрушение ледяного покрова. В конце марта – начале апреля море совершенно очищается ото льда (Косарев, Леонтьев, 1969).

В зависимости от суровости зимы сроки ледостава, формирования ледового покрова и его характеристики могут существенно различаться. Формы и параметры льдов могут изменяться под влиянием ветрового воздействия, при этом образуются торосы, стамухи, разводья и трещины.

В зимний период два крупных барических образования влияют на синоптические процессы, формирующие атмосферное давление над

Каспийским морем. Холодный период отличается большим своеобразием, причем наиболее продолжительным он бывает в северо-восточной и северо-западной областях Северного Каспия. Эти районы расположены в зоне наибольшей континентальности климата, большая их часть в это время покрыта неподвижным льдом.

Процесс ледообразования начинается, как правило, с северо-восточной части моря. Лед раннего ледообразования в виде ледяного сала и ледяных заберегов неустойчив и с наступлением потепления, подвергаясь тепловым и динамическим воздействиям (ветер, волнение), быстро разрушается. Однако, даже кратковременное экстремально раннее (в октябре) ледообразование в каналах и на мелководьях представляет стихийное явление, приводящее к повреждениям деревянного рыболовецкого флота и орудий лова. В случае мощных затоков холодного арктического воздуха на акваторию моря и распространения его к югу возможно интенсивное охлаждение водных масс до температуры замерзания в закрытых мелководных бухтах и заливах восточного побережья Среднего Каспия.

Образование льда в Северном Каспии в сроки, близкие к норме, в течение ноября, декабря, происходит при любых направлениях вторжения холодного воздуха. Сильному ночному охлаждению воды на мелководье, сопровождаемому кратковременным образованием начальных видов льда (ледяные иглы, сало), способствует установление ясной погоды со слабым ветром. В средние по суровости предзимья ледообразование в Северном Каспии начинается с мелководных северо-восточных районов побережья, распространяясь на предустьевое взморье Волги, а затем на все мелководные районы, ограниченные 2-3-х метровыми изобатами (Танфильев, 1931).

Позднее ледообразование происходит в период, когда в теплые предзимья, в конце ноября – начале декабря, устанавливается устойчивый юго-западный перенос воздушных масс. В такие годы ледообразование в

Северном Каспии происходит лишь в первой половине декабря (Бухарицин, 2006).

Устойчивый ледяной покров, сохраняющийся больше месяца, образуется в среднем через одну-две недели после начала ледообразования. В экстремально холодные предзимья с сильными и продолжительными морозами вдоль побережья сразу устанавливается устойчивый ледяной покров. Последующие похолодания приводят к укреплению ледяного покрова, формированию у побережья устойчивого припая и полному замерзанию в аномально ранние сроки. В теплые предзимья при чередовании волн холода и тепла охлаждение водных масс протекает менее активно. Сильные ветры в ноябре-декабре способствуют взлому припая, преобразовывая его в плавучий лед. При сгонном взломе припая вдоль изобат образуются трещины и разводья, длиной иногда в десятки километров. На краях трещин создаются гряды торосов. В мелководной прибрежной зоне дрейф льда в обычных условиях не происходит. По кромке разводий при подвижках льда отмечается наложение льда. В результате воздействия льда происходит сдвиг грунтов на этой территории и образование шалыг, отмелей, банок. Кроме того, в районах малых глубин могут формироваться при торосообразовании мощные стамухи, сидящие на грунте.

Ранние и поздние сроки полного и окончательного замерзания Северного Каспия в различные по термическим условиям предзимья отмечаются в широком диапазоне – от второй половины октября до второй половины января. Своеобразно протекает процесс ледообразования в открытых районах Северного Каспия с общей направленностью от мелководного побережья к сравнительно глубоководным, центральным районам северной части Каспийского моря. В умеренные зимы в октябре неподвижный лед устанавливается лишь узкой полосой (Косарев, 1975).

Толщина льда настоящего моря характеризуется значительной изменчивостью в течение зимы и от года к году, а также своей большой неоднородностью по акватории, покрытой льдом. Выявлено, что определенную роль в неравномерности нарастания и распределения толщины ледового покрова играют атмосферные процессы холодного полугодия, обуславливающие контактный теплообмен на поверхности льда. В начальный период развития ледового покрова быстрое перемещение границы молодого льда, увеличение площади и толщины припая обуславливаются термическими факторами. Во второй половине ледового сезона усиливается влияние на ледовый покров динамических факторов, обуславливающих взлом припая, сжатие и разрежение льда, а также процессы наслоения и торошения. Необходимо отметить, что торосообразование является характерным явлением для Северного Каспия. В средние по ледовитости зимы зона повышенной торосистости занимает обширную акваторию, расположенную за пределами устойчивого припая. В суровые зимы припай оказывается более устойчивым, поэтому степень торосистости и ширина зон торосов оказываются меньше, чем в мягкие зимы. Для активного торосообразования характерно как возникновение гряд торосов, так и появление стамух, сидящих на грунте, что сильно увеличивает общую мощность ледового покрова и сказывается на его объеме (Kouraev et al., 2004).

Щенные самки предпочитают располагаться на более старых прочных торосистых льдах, которые в меньшей степени подвержены взламыванию и деформации (Дорофеев, 1947). Такие типы льдов встречаются вдали от кромки. Район расположения Уральской бороздины и является такой областью. Но отмечает: «Положение границы между разряженными и сплошными льдами в разгар хода зверя и определяет, в конечном итоге, места щенки». В затягивающихся молодым льдом разводьях самки

устраивают продухи и лазки, через которые выходят на тороситые льды для щёнки.

Известно, что в жизни каспийской тюленя важное значение имеют так называемые шалыги – песчано-ракушечные островки, площадь и количество которых зависит от настоящего уровня моря и активности гидродинамических процессов. По этой причине при перманентных колебаниях уровня Каспийского моря слагаются условия, разнящиеся год от года. В первую очередь это имеет значение при формировании островных залежек тюленей, так как площадь территорий, подходящих для залегания животных, могут изменяться, или совсем скрываться под водой. В настоящее время Каспийское море имеет тенденцию на понижение уровня, при значении около 27 м ниже уровня моря (Матишов и др., 2012; Yaitskaya et al., 2014).

Повышение уровня моря ведет к формированию неблагоприятных условий из-за сокращения доступной площади островов, используемых животными. С другой стороны, результат понижения уровня Каспия тоже может нести неблагоприятные последствия для тюленя вследствие интенсификации хозяйственной деятельности человека (например, фактор беспокойства из-за интенсивной судоходной деятельности, особенно в северной части моря) (Wilson et al., 2008), также неблагоприятным фактором является зарастание берега тростником при отступлении воды.

По классификации местообитаний в экологии животных Чарльза Элтона (Elton, 1966) местообитание тюленя относится к переходным (водно-наземным). Сложившиеся условия обитания каспийского тюленя в его естественном ареале характеризуются экологической мозаичностью местообитания. Ареалы с гетерогенными во времени и пространстве условиями среды создают условия для обитания в гетерогенных адаптивных зонах (Сипмсон, 1948). Также разнородность среды обитания при существовании в условия даже неполной изоляции может выступать одним

из признаков существования внутри вида нескольких популяций, соответственно особенностям местообитаний. Наиболее ярким и изученным примером образования различных морфологических форм являются островные популяции с условиями полной изоляции. Местообитаниям каспийского тюленя характерна географическая и климатическая мозаичность. Но в тоже время для исследуемой популяции настоящих тюленей ранее не было выявлено черт морфологического и генетического полиморфизма.

1.2 Биология вида

Представитель реликтовой фауны моря – каспийский тюлень – привлекал к себе внимание исследователей с давних времен. И. Ф. Гмелин (Gmelin, 1785), К.М. Бэр (1860), Н.Я. Данилевский (1860), А.Я. Шульц (1861), Г.С. Карелин (1883), Н. Варпаховский (1891), Н. Бородин (1891), Н.А. Смирнов (Смирнов, 1907), О.А. Гримм (1907), И.И. Аверков (1914), К.А. Киселевич (1914) – лишь неполный перечень первых исследователей, которые в той или иной мере изучали биологию, промысел или экономическое значение каспийского тюленя. В своем большинстве это были ученые-одиночки, которые лишь попутно с изучением других животных описывали биологию тюленя. При этом в задачу их исследований входили главным образом описание существующей техники добычи и выявление степени экономического значения каспийского тюленя как промыслового объекта, а изучение особенностей жизнедеятельности этого животного ограничивалось фрагментарными заметками. В XX веке к систематическому изучению каспийского тюленя приступили Смирнов Н.А., Дорофеев С.В., Чапский К.К., Бадамшин Б.И., Крылов В.И и многие другие известные ученые. Они изучали различные аспекты биологии тюленя, хотя в немалой степени внимание уделялось и промыслу. Использование экосистемного подхода дало возможность получить данные не только об условиях и системе промысла, но и позволило установить роль тюленя в экосистеме Каспийского моря.

1.2.1 Систематика

1788. *Phoca vitulina* S. Caspica Gmelin J. Fr., Linnaeus Systema Naturae, Edit. XIII, p. 34.

1811-1831. *Phoca canina variet. Caspica* Pallas P., Zoographia Rosso-Asiatica, I, p. 116.

1875. *Phoca caspica* Яковлев В., Тюлений промысел на Каспийском море, Природа, кн. 2, стр. 1-35; Смирнов Н., Очерк русских ластоногих, Записки. Акад. наук, сер. VIII, т. XXIII, № 4, 1908, стр. 60-62.

Сатунин К. А., Млекопитающие Кавказского края, т. II, 1920, стр. 8-19.

1927. *Phoca (Pusa) caspica* Smirnov N., Diagnostic Remarks about some Seals, Tromsø Mus. Arsheft. № 5, p. 17.

Смирнов Н. А., Определитель ластоногих Европы и Северной Азии. Известия отд. прикл. ихтиол., 1929, стр. 263.

1928. Каспийский тюлень, Дорофеев С. В. и Фрейман С. Ю., Каспийский тюлень и его промысел, Труды Института рыбного хозяйства, М., т. III, в. 3, С. 1-117.

1929. *Europaeo-tricuspidato - caspiopusa*, Dybowski B., Zur Kenntniss der Sibirischen Seehunde, Bullet. Internat. de l'Academie Polon. des Sciences et des lettres, Cracov, V. II, № 8-10, p. 415.

1929. *C (aspiopusa) Behningi* Dybowski B., 1. c., p. 414.

Впервые вид был описан Иоганном Фридрихом Гмелиным в 1788 г. на западном побережье Каспийского моря, как *Phoca vitulina var. caspica*, в «Systema Naturae» 13-м издании он отмечен как форма обыкновенного тюленя. В последующих работах было доказано, что этот вид является самостоятельным.

В настоящее время существует две точки зрения на положение ластоногих в системе млекопитающих. Согласно традиционному взгляду, поддерживаемому большинством отечественных исследователей, этот таксон возводится в ранг отряда (Огнев, 1935, Гептнер, 1976 и др.). С другой точки зрения (Павлинов, 2006) включают эту группу в состав Хищных. Соответствие ластоногих рангу отряда представляется нам более верным. Но вопрос о систематическом положении всей группы тюленей и по сей день остается открытым.

Отряд Ластоногие – *Pinnipedia* Illiger, 1811.

Семейство Настоящие тюлени – *Phocidae* Gray, 1825.

Род Нерпы – *Pusa* Scopoli, 1777.

Вид *Phoca (Pusa) caspica* Gmelin, 1788.

1.2.2 Особенности морфологии каспийского тюленя

В популяционных исследованиях животных важное место занимают особенности экологии и морфологии вида. В связи с чем, при формировании обзора и последующем анализе литературы, особое внимание нами было уделено данным по морфологическим и экологическим чертам каспийского тюленя. Традиционно при описании того или иного вида животных, его популяции или субпопуляционных структур, наиболее доступным и распространенным материалом является морфологический, описание отдельных особей или регистрирующих структур (Майр, 1974; Пианка, 1981; Джиллер, 1988). В этом смысле череп морских млекопитающих может выступать в роли основной регистрирующей структуры при проведении экологических, систематических и популяционных исследований.

Диагноз

Череп каспийской нерпы тонкостенный, вытянутый. Ширина скул приблизительно равна, часто немного превосходит мастоидную ширину, и лишь едва превышает половину кондилобазальной длины черепа. Передние края носовых костей несут три костных выступа: обычно два длинных боковых и один (двойной) более короткий средний (соотношения в длине упомянутых выступов подвержены значительной изменчивости). Ширина костной лопасти, расположенной на нижне-внешнем крае слухового прохода, меньше расстояния от передне-боковой части названной лопасти до заднего края стенки *processus postglenoideus*. Поперечная ширина глазницы приблизительно равна костному небу, измеренному поперек на линии задне-

коренных зубов, или превышает указанный промер неба. Сзади костное небо срезано закругленным углом или по линии выдающейся вперед дуги (очень редко по фигуре острого угла). Длина *bullae osseae* значительно меньше расстояния между внутренними контурами стенок самих *bullae* (Аристов, Барышников, 2001).

Кондило-базальная длина черепа ♂♂ 181-191 (среднее 185,2 мм); ♀♀ 168-182 (среднее 175,7); ширина скул ♂♂ 94-103 (среднее 99,7); ♀♀ 88-97 (среднее 93,2); наибольшая ширина черепа ♂♂ 92-98 (среднее 95,9); ♀♀ 87-95 (среднее 89,4); высота черепа ♂♂ 57-67 (среднее 60,7); ♀♀ 57-65 (среднее 59,6); длина верхнего ряда зубов ♂♂ 47-52 (среднее 50,3); ♀♀ 44-50 (среднее 47,8). (Огнев, 1935).

Каспийский тюлень относится к наиболее мелким представителям семейства настоящих тюленей. Длина тела взрослого животного достигает 140-145 см. Масса взрослых особей в период наибольшей упитанности варьирует от 50 до 85 кг (в среднем около 70 кг), причем на подкожный жир со шкурой приходится до 45-50 кг. Наибольшего веса звери достигают поздней осенью и к началу зимы. К весне звери худеют, и их масса снижается в среднем до 40-45 кг (наибольший вес их в это время не превышает 65 кг); вес жировых отложений (со шкурой) снижается в среднем до 20-25 кг (более 30-32 кг жира на шкуре в этот сезон, как правило, не встречается). Длина тела взрослых, измеренная по поверхности тела от ноздрей до конца хвоста, составляет большей частью 130-140 см, у самых крупных особей иногда достигает (или несколько превышает) 150 см. Самки несколько мельче самцов (Гептнер, 1976).

На передних лапах у представителей рода Нерп (*Pusa*) наиболее длинный первый или второй палец. Передние лапы не имеют кожно-хрящевой оторочки, они короче задних и покрыты шерстью. Когти на них хорошо развиты. Когти на передних конечностях относительно некрупные, без узкого высокого гребня, треугольные в поперечнике, черные сверху и с

боков, светлые снизу. Шея заметная, хотя и без сужения. Голова небольшая, с несколько более чем у других видов подрода вытянутым рострумом (Гептнер, 1976).

Вибриссы морских млекопитающих имеют большое значение в пищевом поведении животных. У каспийского тюленя вибриссы встречаются лишь на поверхности головы, где располагаются тремя обособленными группами (глазные, носовые, губная) и образуют специфическое рецептивное поле. Вибриссы этих тюленей уплощенные с волнистыми краями. Вибриссы глазной группы числом от 1 до 5 располагаются непосредственно над глазами, чуть ближе к его переднему углу. Носовые вибриссы располагаются у верхних краев каждой из ноздрей животного и образуют самую малочисленную группу (обычно две вибриссы с каждой стороны головы). Вибриссы самой многочисленной губной группы располагаются девятью правильными рядами, параллельными ротовой щели, симметрично с каждой стороны головы. Наиболее крупными вибриссами этой группы являются крайние наружные второго и третьего от ротового отверстия рядов. Волосяная сумка вибрисс каспийского тюленя имеет булавовидную форму с расширением в нижней части (Гептнер, 1976).

Каспийский тюлень обладает своеобразным механизмом закрывания наружных слуховых проходов при погружении в воду. Закрывание слухового прохода происходит за счет смещения внешней хрящевой пластинки вбок и вниз. Она сдавливает эластичный начальный участок слухового прохода и своим острым выступом, словно пробкой, затыкает изнутри слуховое отверстие, образуя снаружи своеобразные «ушки» - выступы высотой 4-6 мм (Огнев, 1935).

Окраска

Цвета меха различных млекопитающих описаны в соответствии со шкалой Риджуэя (Ridgway, 1912). В этом издании дается более 1000 различных цветовых оттенков, распределенных в наглядных таблицах. Так

как в природе у большинства животных не встречается чистых цветовых тонов и к какому-либо цвету всегда примешаны побочные оттенки, в частности у морских млекопитающих, то шкала Риджуэя может служить только для общей ориентировки, не претендуя на абсолютную точность (Огнев, 1935).

Общая расцветка этого тюленя сильно варьирует как в связи с возрастом, так и индивидуально. У взрослого зверя наиболее типичной расцветки - основной тон спины, начиная от затылка, блестяще оливково-сероватый (*deep olive gray* с оттенком *tea green*); бока, брюхо, а также передняя часть головы, щеки, горло - грязно-соломенно-белесого тона (*deep olive buff* с примесью серого оттенка); в этот же цвет окрашены лапы и хвост. Основной тон испещрен узором неравномерно распределенных пятен. Их больше всего на спине; здесь пятна имеют серо-бурую расцветку; каждое пятно неправильно удлиненной формы, причем длина каждого пятна от 35 до 75 мм, ширина около 20-30 мм; на боках пятна светлеют и становятся менее отчетливыми. На затылке пятнистость заметна, но отдельные пятна явно мельче, распределены редко и отличаются своей округлой формой. Такая же относительно мелкая пятнистость характерна в нижнедорсальном отделе. Следует указать, что отчетливость пятен изменяется в зависимости от того или иного освещения. Вследствие характерного блеска, свойственного меховому покрову тюленя, пятнистость то выступает с полной отчетливостью и контрастом, то почти совершенно теряется на серебрящемся фоне (Огнев, 1935) (Рис. 2).



Рисунок 2 – Внешний вид каспийского тюленя

Молодые тюлени, моложе двух лет, по данным Н.А. Смирнова (1908), пепельно-серого цвета с более темной спиной и черно-серыми пятнами на боках; чем старше становится животное (ближе к двухлетнему возрасту), тем основная расцветка светлеет, а пятна делаются более многочисленными. У старых экземпляров основной фон меха светло-соломенный или желтовато-белый, с многочисленными неправильными пятнами двух родов: светло-серыми и темно-бурыми, иногда черными (у так называемых «пестряков»); иногда, особенно у животных в возрасте около двух лет, имеются явственные кольчатые пятна, как у *P. hispida*. Реже встречаются тюлени с очень слабым пятнистым узором или даже совершенно без следов пятнистости меха - так называемые «желтяки» (Огнев, 1935).

Вибриссы белые или белые с соломенным оттенком, уплощенные с волнистыми контурами краев; длина наиболее длинных вибрисс до 110 мм. На лбу, выше глаз, с каждой стороны по группе редко посаженных более коротких вибрисс, длина которых до 60 мм; и эти «лобные вибриссы» плоско сжаты с боков и несут волнообразную краевую поверхность.

Новорожденный тюлень, так называемый «белек» или «белок», имеет белую мягкую, пушистую шерсть с слегка желтоватым оттенком. Через несколько дней этот желтоватый тон совершенно пропадает, и отрастающая шерсть становится чисто белой. Новорожденный весит от 1.2 до 2.8 кг. Еще не начавшие линять бельки достигают веса 4.4-8 кг. Следующая возрастная стадия характеризуется появлением короткой, жесткой серой шерсти: белек превращается в так называемую «тулупку», вес которой от 6.4 до 14.7 кг. Окончательно вылинявший молодой тюлень – «сиварь», отличающийся несколько более темной серой спиной по сравнению со светлыми серебристо-серыми боками и брюхом, весит от 9.6 до 15.2 кг.

А.А. Аристов и Г.Ф. Барышников (2001) указывают, что большая часть тюленей имеет пятнистость, наиболее сильно заметную на спине. Характерна светлая оторочка на хвосте. Окраска взрослых самцов – с многочисленными

темными пятнами разной величины, разбросанными по сизовато-серому общему фону. Самки окрашены более тускло, и пятен у них меньше. Пятна различной формы, величины и цвета (от серого до почти черного), не образуют постоянного рисунка, их плотность значительно варьирует. Менее развита пятнистость у неполовозрелых зверей. После линьки окраска шерстного покрова становится яркой, за лето она тускнеет. Детеныши-бельки после первой линьки (сивари) имеют почти в однотонный темно-серый цвет.

Череп

Череп млекопитающих является очень видоспецифичной структурой скелета позвоночных. Еще С.Е. Клейненберг (1956) отмечал, что череп млекопитающих является одной из наиболее устойчивых к изменению структур организма. Так как он имеет наиболее сложную структуру и именно здесь, в первую очередь, происходят морфологические изменения, которые на остальном скелете могут быть еще не замечены. Именно череп представляет собой наиболее надежный и широко используемый материал в систематике всех млекопитающих (Гептнер, 1976; Аристов, Барышников, 2001 и др.). По этой причине необходимо более подробно рассмотреть известные особенности строения черепа каспийского тюленя.

Череп тюленей данного вида относительно тонкостенный, стройный, вытянутый. Носовое отверстие сравнительно невелико; оно очерчено контуром вытянуто-овальной фигуры и наиболее широко в своей срединной части. Ширина скул приблизительно равна мастоидной ширине (иногда только едва превышает последнюю) и обычно лишь немного больше половины кондило-базальной длины черепа. Носовые кости довольно длинные и узкие; их боковые контуры на большем своем протяжении очерчены двумя линиями, которые своими незначительными выпуклостями направлены каждая внутрь, навстречу друг другу. Передний край каждой носовой кости несет боковой, отогнутый кнаружи тонкий отросток; срединный прямой обычно более короток (Огнев, 1935).

Отношения к длине этих отростков варьируют: иногда срединный равен по длине боковому, редко даже превышает последний. Упомянутые срединные отростки образуют медиальный зубчик, имеющий на конце иногда двуконтурное очертание. Задние части носовых костей резко суживаются и сходятся между собой под острым углом, направленным назад. Эта суженная часть *ossa nasalia* занимает приблизительно 1/4 протяжения названных костей. Срединная часть носовых костей по ширине приблизительно равна (у взрослых особей) продольному диаметру лунки верхнего клыка. Косые (наибольшие) диаметры *foramina infraorbitalia* часто превышают продольные диаметры лунок верхних клыков, иногда равны им; у немногих особей уступают диаметрам альвеол клыков.

Bullae osseae малы и по форме каждая приближается к очертаниям треугольника. Наибольшая сторона *bullae* расположена кнутри; две боковые стороны, приблизительно равные между собою, уступают по длине линии внутреннего контура каждой *bullae*. У взрослых особей передние края *bullae* приблизительно на 1/2 см не достигают *foramina ovalia*. Костная лопасть, у нижнего внешнего края каждого слухового прохода *P. caspica* относительно узка, закруглена на конце. Ширина, измеренная у основания этой лопасти, менее расстояния от переднего края названной лопасти до заднего края костной стенки *processus postglenoideus*. Поперечная ширина глазницы приблизительно равна или на 1/10-1/8 превышает ширину костного неба. Последнее срезано сзади обычно закругленным тупым (редко острым) углом или выдающейся вперед дугой. *Foramina palatina* лежат на линии небо-челюстного шва или слегка кпереди от этого последнего. Сагитальный гребень не развит (Огнев, 1935).

У самок черепа в общем мельче, чем у самцов; мастоидные отростки развиты слабее; скулы расставлены не так широко. В межглазничной области у старых и вполне взрослых самцов имеется пологая горбина, отсутствующая

у черепов самок. Все эти различия по существу невелики, но хорошо устанавливаются на сериях (Тимошенко, 1969).

Возрастная изменчивость черепа хорошо разобрана в работе Н. Смирнова и К. Чапского (1932). Авторы выделяют четыре возрастных группы: 1) у особей первого года все кости лицевого отдела черепа ограничены еще открытыми швами. В мозговой части процесс сращения уже начался; прежде всего этот процесс затрагивает *basi occipitale* со смежными парными *exoccipitalia*. Швы между ними прослеживаются лишь до передней половины. С теменными костями *oss supraoccipitalia* еще не срастаются; 2) у ролувзрослых (*subadultes*) *os supraoccipitale* совершенно сливается с *os exoccipitale*. Явственная граница *supraoccipitale* и *parietale* утрачивается. В лицевой части черепа срастания костей еще не наступило; 3) взрослые характеризуются почти полным срастанием: костей мозговой коробки. В глазной впадине срастается крыловидная кость с лобной. В лицевом отделе - тенденция к срастанию челюстных с межчелюстными костями; 4) у старых (*senex*) все швы мозговой коробки затянуты. В лицевой части срастается *ossa frontalia* и *ossa nasalia* и в большей или меньшей степени *ossa maxillaria* и *intermaxillaria* (снаружи). Зубы заметно потертые. (Огнев, 1935, Аристов, Барышников, 2001).

Зубы

Каспийский тюлень обладает зубами гетеродонтного типа, т.е. они подразделяются на отдельные классы- резцы, клыки, премоляры и моляры. В связи с отсутствием жевательной функции постоянные зубы так же, как и молочные сильно уплощены и заклыковые зубы имеют простую трикодондную форму. Все зубы имеют покрытую эмалью коронку и покрытый цементом дентиновый корень. Корневая шейка, отделяющая коронку от корня, у каспийского тюленя не выражена. Резцы, клыки и первые премоляры – однокоренные зубы, а все остальные – двухкоренные (Гаджиев, Эйбатов, 1995).

Молочные зубы каспийского тюленя развиваются и разрушаются в пренатальной стадии и не имеют функционального значения. Несмотря на то, что они проходят все стадии формирования зуба (образование эмалевого органа, дентинового колпачка, эмалевой коронки и полного развития корня вплоть до замыкания апикального отверстия), бросается в глаза большая разница в размерах молочных и постоянных зубов. Для сравнения были взяты размерные соотношения молочных и постоянных зубов наземных хищных: канид (волк, шакал, лисица) и фелид (кошка). У всех наземных форм, у которых молочные зубы принимают участие в питании, разница между молочными и постоянными зубами по некоторым одонтометрическим признакам, использованным при изучении каспийского тюленя, находится в пределах 1.2 – 2.5 раза для зубов различных классов. Совершенно иная картина наблюдается у каспийского тюленя, у которого разница между молочными и постоянными зубами значительно превышает таковую по сравнению с наземными хищными. Особенно это касается резцов и клыков; в отношении премоляров разница выражена меньшей степени. Таким образом, можно констатировать, что в результате потери основной функции, молочные зубы каспийского тюленя подверглись сильному уменьшению размеров (Эйбатов, 1978). На основе анализа рентгеновских снимков и последующего препарирования Д. В. Гаджиев и Т.М. Эйбатов (1995) приводят следующую формулу молочных зубов каспийского тюленя:

$$i \frac{3}{2}, c \frac{1}{1}, p \frac{3}{3} = 26$$

Зубы более мелкие, чем у *P. sibirica*. Верхние P²-P⁴ обычно с одной передней и одной задней добавочной вершинками, реже с двумя задними. Резцов 5. Нижние P₃-P₄ обычно с одной передней и двумя задними добавочными вершинками. Добавочные вершинки уступают в массивности

основной. Щечные зубы расположены с большими промежутками, промежуток между последним верхним предкоренным и коренным почти равен переднезаднему диаметру коренного. Зубная формула (Аристов и Барышников, 2001; Гаджиев и Эйбатов, 1995):

$$I \frac{3}{2}, C \frac{1}{1}, P \frac{4}{4}, M \frac{1}{1} = 34$$

Между коренными зубами ясные промежутки. Для коренных зубов характерно развитие трех острых вершин, четвертые вершины отмечаются только у некоторых особей на внешних краях *syngulum* (от 2 до 4 рт обеих челюстей).

Боковые (крайние) резцы верхней челюсти значительно крупнее средних. Клыки острые, вершинами загнутые назад. Коренные зубы мелкие, не тесно посаженные; между зубами обычно ясно заметные промежутки. Что касается структуры отдельных зубов, то для них характерно наличие трех острых зубцов: одного наиболее крупного среднего, направленного вершиной несколько кзади, и двух боковых мелких. Все описываемые зубцы расположены по одной продольной плоскости, образуя как бы трикодонтный тип зуба. На первых верхних ложнокоренных передние вершины развиты относительно слабо. На третьем и четвертом верхнем ложнокоренном образуется у некоторых особей на наружном крае *syngulum* четвертая добавочная вершина. Вследствие этого названные зубы иногда кажутся несущими четыре острых вершинки. Настоящие верхние коренные имеют лишь по две-три вершины. Вследствие редукции передних мелких средние вершины особенно крупны; задние (третьи) вершины малы. Коренные верхней челюсти трехвершинны. На *syngulum* 2-4 ложнокоренных часто вполне отчетливо развиваются четвертые зубчики, осложняющие структуру зуба (Гаджиев и Эйбатов, 1995).

Посткраниальный скелет

В отношении внутриутробного развития тюлень – матурантное животное. Это существенное его отличие от большинства хищных. Уже во время внутриутробного развития плода появляются вторичные точки окостенения на всех костях. Скелет новорожденного тюленя, по сравнению с хищными, более зрелый: кости имеют окостеневшие эпифизы, типичную форму, а само животное вскоре после рождения способно самостоятельно передвигаться.

Сопоставление динамики развития костей скелета каспийского тюленя как и собаки показывает, что образование различных по структуре ростовых зон в диафизарной зоне костей каспийского тюленя в период его внутриутробного развития является признаком матурантности в микроструктуре кости и аналогом первого периостального ростового слоя в костях собаки, образующегося после рождения, одновременно свидетельствуя об изменениях в индивидуальном развитии каспийского тюленя в филогенезе (Каргаполов, 1986).

1.2.3 Особенности экологии каспийского тюленя

Совокупность каспийских тюленей традиционно рассматривают как мономорфную популяцию. Для этого вида умозрительно выделены пути сезонных миграций, но достаточно хорошо изучены особенности их питания и размножения, предлагались определенные меры по охране и рациональной эксплуатации. Но естественный ареал каспийского тюленя, бассейн Каспийского моря, не однороден и обладает разнообразными океанологическими особенностями.

Животные встречаются по всей акватории моря, от прибрежных районов северного Каспия до берегов Ирана. Их отмечают, как в мелководных районах, так и в зоне больших глубин, как в районах с холодным климатом, так и на островах южной части моря, расположенных в субтропической области. Каспийских тюленей относят к пагофильной (льдолюбивой) группе ластоногих, так как на севере моря его обитание связано со льдами, на которых они размножаются и выкармливают щенков, а также проводят большую часть периода линьки. С другой стороны в течение годового цикла каспийских тюленей кроме льда они не один раз используют твердый субстрат. Они могут залегать на островах, шалыгах и каменистых грядах. Л. С. Хураськин (2001) отмечает, что побережий, заросших тростником и другими высшими растениями, тюлени, как правило, избегают. Но в результате опроса нами были получены сведения, что тюлени могут залегать на тростнике, поваленном штормом (авандельта Волги, личное сообщение к.б.н., М. В. Набоженико).

Необходимо отметить, что сведения об обитании (размножении) *P. caspica* на южных островах Каспийского моря не особо удостоивалось внимания коллег.

В годовом цикле животных выделяют три основных периода: период размножения, период линьки, нагульный период. Щенный период занимает

немногим более месяца и продолжается с конца января иногда до начала марта. Щёнка происходит на льдах. Обычно рождается один щенок. Белек начинает линять через 2 недели после рождения. Линька проходит в течение 2 недель (стадия - тулупка). Животных завершивших постэмбриональную линьку называют сиварями. Спаривание проходит на твердом субстрате (льды, острова) в феврале-марте по завершении молочного вскармливания потомства (Бадамшин, 1966).

Половой зрелости эти ластоногие достигают на 5-6 году жизни. Тюлени перестают расти в возрасте 9 лет, что близко к возрасту полового созревания у обоих полов. В 17-20 лет скелет каспийского тюленя достигает костной зрелости (Гаджиев, 1978).

В отношении внутриутробного развития тюлень – матурантное животное, после рождения щенок вполне сформирован, способен самостоятельно противостоять климатическим условиям, отыскивать мать и следовать за нею. Это существенное его отличие от отряда Хищных, к которым тюлень близок в систематическом отношении, является результатом приспособления к условиям обитания – полуводное животное (Каргаполов, 1986).

В Северном Каспии линька половозрелых животных начинается на льду. Первыми в конце лактационного периода начинают линять самки, затем взрослые самцы, потом неполовозрелые особи. Взрослые тюлени заканчивают линьку обычно уже на береговых залёжках. В южном Каспии линька может проходить на тех же залёжках, что и щёнка. Период линьки половозрелых животных растянут, и может продолжаться до 2.5-3 месяцев (Крылов, 1976), а Б. И. Бадамшин (1966) указывает сроки в 4.5 месяца. Вероятно, что период линьки для каждого животного составляет около 1 месяца (Аристов, Барышников, 2001).

Лето и первая половина осени – основная часть нагульного периода и миграций.

Традиционно для каспийского тюленя описывается ежегодная и регулярная миграция. Весной, с исчезновением льда на севере Каспийского моря, сосредоточенная там еще с конца осени – начала зимы масса половозрелых тюленей, начинает постепенно отходить к югу. Процесс этот растянут на длительное время, поскольку движение к югу совмещается с усиленным питанием. К концу весны и в начале лета большая часть животных перемещается в среднюю и южную части Каспийского моря. Тюлени мигрируют большей частью сильно разреженными и мелкими группами, не сбиваясь в косяки. Выдвигаются они обычно не непрерывно в одном и том же направлении, в особенности в период миграции к югу, скорее смещаются на юг в процессе беспорядочных кочевок. Кормясь на пути, животные движутся широким фронтом, одни вблизи западных берегов моря, другие придерживаются восточных окраин, третьи – на большом расстоянии от берегов. Считают, что тюлени ежегодно посещают одни и те же районы (Бадамшин, 1966, 1969; Серик, 2012). Одной из причин ухода тюленей весной на юг из мелководной северной части моря некоторые авторы считают сильное летнее прогревание воды, которого тюлени избегают (Хураськин, 2001). В средней и южной частях моря, благодаря перемешиванию водных масс, перегрева поверхностных вод не происходит, а поэтому для тюленей создаются более благоприятные температурные условия. Вместе с тем немалое значение имеет и трофический фактор. Весь летний период до середины сентября тюлени находятся в воде, рассеянные в ней поодиночке или мелкими группами. Спать на воде они могут также хорошо, как и на суше. Активность их в это время определяется в основном пищевым поведением: она продолжается с большей интенсивностью до полного насыщения. Лето и часть осени, это основная часть нагульного периода, в течение которого животные не только восстанавливают свои жировые запасы, но и накапливают его для предстоящей зимовки (размножения).

Единичными особями, а иногда и небольшими группами, в летний период тюлени встречаются по всему морю; спорадически наблюдаются образования залежек на островах и побережье, как в северном, так и южном районах Каспия. С приближением осени практически все откормившиеся тюлени начинают постепенно откочевывать обратно к северу (Бадамшин, 1966).

Плотные залёжки тюленей наиболее характерны для репродуктивного периода и линьки. В северной части Каспийского моря для размножения тюлени размещаются в прикромочной полосе старого льда: у полыней и разводий, где при замерзании воды самки делают продухи и лазки. Но деторождение происходит обычно на старом льду, как защитная мера для обеспечения безопасности потомства. В зависимости от характера зимы, залёжки детного тюленя размещаются или в районе Гурьевской бороздины, или же на бороздине, расположенной в восточной половине Северного Каспия (Роганов, 1932; Бадамшин, 1949). В теплые зимы, когда южная половина Гурьевской бороздины бывает свободной ото льда или покрыта молодым тонким льдом, самки размещаются в северной части бороздины, а в суровые зимы деторождение происходит как в районе бороздины, так и между Средней Жемчужной банкой и о. Кулалы (Бадамшин, 1966).

Территориальное поведение каспийского тюленя во время репродуктивного периода, как и у большинства видов настоящих тюленей, выражено незначительно. Самцы, яловые самки и неполовозрелые особи образуют обособленные залежки так называемого «косячного зверя». В отличие от беременных и детных самок, они держатся у кромки льда или вдоль трещин и разводий.

Самцы каспийского тюленя ожидают окончания периода лактации (по завершении которого начинается размножение) в воде возле лунки или у края припая. Размножение и линька связаны с твердым субстратом (ледовые и

береговые залежки). При постоянной опасности подвижки, ломки льдов и торошения правильный выбор достаточно прочной льдины для рождения и вскармливания потомства с наличием свободных подходов к воде очень важен. В результате изменения местоположения подходящих для деторождения льдов, места образования массовых ценных залежек у каспийских тюленей могут значительно смещаться из года в год (Крылов, 1976).

Массовое деторождение у каспийских тюленей происходит в конце января - начале февраля. Многолетние наблюдения показали, что большая часть щенков рождаются в течение двух недель (Дорофеев, 1958).

Продолжительность беременности у каспийских тюленей составляет около 11 месяцев. Самка обычно рождает одного детеныша, редко двух. Новорожденный практически не имеет подкожного жирового слоя, его волосяной покров белькового типа: густой, длинный, шелковистый, почти чисто белый, нередко с дымчато-сероватым налетом на спинной стороне. Так как у щенка отсутствует мощный подкожный жировой слой, то в первые дни жизни от низких температур его оберегает пушистый шерстный покров (Бадамшин, 1966).

Относительно всех без исключений изученных настоящих тюленей установлено, что роды проходят очень быстро, исключительно на твердом субстрате (не в воде), в первое время после родов самка подолгу остается около детеныша и питается значительно реже, чем обычно (Бадамшин, 1949).

Кроме того, в первое время после рождения новорожденному необходимо частое питание молоком. В эти дни он «стремительно» прибавляет в массе тела: от 400-500 г до 600-800 г в сутки при средней первоначальной массе тела около 5 кг (Крылов, 1976). Для нормального развития детеныша важна также продолжительность одного кормления, занимающего не менее 8 минут. Когда по каким-либо причинам самка не

может удовлетворить этим условиям (например, период похолодания и пурги самки в основном проводят в воде подо льдом, спасаясь от холода; большая забота для них в это время – поддержание лунки), детеныш плохо накапливает подкожный жир, худеет и становится так называемым заморышем, а затем погибает (Крылов, 1976).

В период размножения самки каспийского тюленя с детенышами могут образовывать крупные залежки, то есть массовые скопления. Несмотря на то, что самки стремятся вместе с другими животными залечь на пригодных для щёнки льдах, первоначально каждая из них располагается отдельно, по крайней мере, на расстоянии нескольких метров от соседней самки, и способна поддерживать собственную лунку (Попов, 1966; Крылов, 1976). Со временем самки со щенками при низких температурах, из-за большой трудоемкости поддержания персональных лунок, могут переходить к использованию совместных лунок, а детеныши этих самок в отсутствие матери с самого рождения объединяются на общих площадках, защищенных от ветра торосами (Крылов, 1976).

В отсутствие самки, уходящей кормиться, проголодавшиеся детеныши могут перемещаться в поисках матери. Уже в начальный период своего развития, в стремлении найти защиту от ветра, щенки проявляют довольно большую подвижность и способны преодолевать значительные расстояния (Дорофеев, 1939; Крылов, 1976). По некоторым наблюдениям они могут приближаться к лунке и заглядывать в воду, ожидая мать (Бадамшин, 1949). Бельки нередко концентрируются в торосистой части льдин, укрываясь под нагромождением льдин от врагов и непогоды, так что зачастую при учете они совершенно незаметны наблюдателю. При всех этих перемещениях детеныши встречаются друг с другом и могут проявлять агрессивное поведение: они, так же как и взрослые, высоко приподнимают голову, приоткрывают рот и пытаются ударить ластом. Однако в непогоду (метель,

похолодание) бельки каспийских тюленей, скапливаясь в торах большими группами, и согревая друг друга, не проявляют агрессивности (Крылов, 1976)

Период молочного вскармливания у каспийских тюленей длится около 4 недель. В первые дни после родов самка почти не отлучается от щенка, кормя его многократно в течение всего времени суток. В дальнейшем она может оставлять детеныша на более-менее длительный срок, делая продолжительные перерывы в кормлении. Щенок на льду большую часть времени проводит во сне. Проснувшись, он начинает искать кормилицу и часто, не дождавсь ее, подползает к лозке. Для кормления детеныша самка ложится на бок или даже почти на спину, открывая соски. Молочные железы располагаются под толстым слоем жировой ткани. Самки этого вида имеют одну пару сосков. В обычном состоянии они «спрятаны» в сосковом кармане, образованном кожными складками, имеют по одному выводному сосковому протоку, который окружен мощным мышечным слоем. Молоко в момент кормления струей выбрасывается наружу за счет сокращения мышц, окружающих железистые пакеты. (Гуляева и др., 1990).

За короткий период лактации детеныш вырастает на 20% от своей первоначальной величины, достигая 85-90 см, а масса его тела увеличивается более чем в 4 раза, достигая 8-12 кг, и уже через 15-20 дней после рождения белек начинает линять. (Бадамшин, 1966; Хураськин, 2004).

В период щенки и в первой половине лактации, основная масса взрослых самцов и неполовозрелых животных держатся, главным образом, в районе кромки мелкобитых льдов, где количество детных залежек незначительно. (Крылов и др., 1977).

Условия, в которых рождаются и развиваются детеныши пагофильных тюленей, не строящих укрытий, в том числе и каспийских, являются весьма суровыми, если не критическими для выживания. Детеныш рождается со слабо развитым слоем подкожного жира, защищен от холода только длинной

шерстью, и из утробы матери попадает непосредственно на ледяной субстрат. Температура воздуха в период рождения тюленят на Каспии иногда может достигать отметки в минус 20°C, и опускаться даже до минус 25°C (Крылов, 1976).

Каспийские тюлени очень осторожны и при малейшей опасности спасаются, погружаясь в воду. Обычно они так же реагируют на появление человека. Щенки рождаются достаточно приспособленными к условиям окружающей среды, что обеспечивает им выживание и быстрое развитие в предельно короткий период молочного вскармливания. Помимо морфофизиологических приспособлений, выживание детенышей обеспечивается рядом врожденных поведенческих и физиологических адаптаций: защита от холода путем телесного контакта с матерью или сверстниками, укрывание в торосах, активное отыскивание матери, калорийное питание и т.д. Основным путем постэмбрионального развития молодые тюлени проходят вне контакта с матерью. Наиболее трудный, переломный момент в их жизни – переход к самостоятельному образу жизни по завершении молочного питания и материнской опеки. Особенно сложным для них в этот период является переход к обитанию в новой для них водной среде и освоение питания водными организмами, т.е. твердой пищей, свойственной взрослым животным (Крушинская, Лисицина, 1983).

По известным наблюдениям обычно через 15-20 дней после рождения щенки начинают линять. В начале линька едва заметна, но с каждым последующим днем его пушистая бельковая шерсть вылинивает все более и более интенсивно. Постэмбриональная линька продолжается около 2-х недель, и в этот период детеныша называют «тулупкой». Полностью перелинявший детеныш напоминает уменьшенную копию взрослого тюленя и уже называется «сиварем». Лактация прекращается на последних стадиях линьки; но нередко самка кормит еще и сиваря. Волосяной покров сиваря

сверху почти однотонный, темно-серого цвета; пятна, если и проступают, то не всегда ясны. От года к году, с каждой очередной линькой на спине все более заметно проступает пятнистый узор. Наиболее резко пятнистость проявляется у самцов. (Бадамшин, 1966; Хураськин, 2004)

Питание – одна из важнейших составляющих общего обмена вещества и энергии организма с окружающей средой. В наиболее общем виде биологическое значение питания можно рассматривать с двух позиций: пища необходима, во-первых, для построения (и возобновления) клеток и тканей, поддержания и постоянства их химического состава и для метаболических процессов, а во-вторых, для получения энергии, постоянно затрачиваемой организмом на различные виды деятельности (Шилов, 1985).

Процесс питания складывается из двух составляющих: поиска и добывания пищи (кормление) и ее химическая переработка (пищеварение). Первый процесс – экологический; он связан с разнообразными морфологическими приспособлениями и особенностями поведения, зависящими от обилия, распределения и биологических свойств пищи. Пищеварение – чисто физиологический процесс, зависящий от характера кормовых объектов типичных для вида (Шилов, 1985).

Каспийский тюлень является в основном ихтиофагом. В отношении объектов питания представители этого вида выступают в роли вида-генералиста, то есть способен переключаться с одного вида-жертвы на другой, когда обилие какой-либо конкретной жертвы снижается.

По данным В.Д. Румянцева с соавторами (1977) *P. caspica*, обладает резко выраженной сезонной изменчивостью пищевой активности, обусловленной видовыми и экологическими процессами (размножение, линька, нагул).

Тюлени питаются во все периоды года, но с разной интенсивностью в зависимости от сезона - осенью животные продолжают усиленно питаться

(Бадамшин, 1966), но поздней осенью, зимой и ранней весной не столь интенсивно, как летом. Условно можно выделить 2 суточных пика питания каспийского тюленя в период летнего нагула – утренний (меньшей интенсивности) и вечерний (основной) (Пилецкий, 1990).

В отличие от основной массы животных в авандельте р. Волги тюлени не прекращают нагула. Имеющиеся данные демонстрируют высокий уровень их пищевой активности. Средний вес пищевого комка в 1983 году составил 472 г., максимальный – 2700 г.; а в 1984 году соответственно – 582 г. и 1390 г. Как показал анализ многолетних материалов, в авандельте Волги основу питания тюленей составляют карповые, среди которых, как по частоте встречаемости, так и по значению в рационе, преобладает вобла.

Средний вес пищевого комка осенью составляет 742.3 г. (Крылов, 1983). В ледовый период животные, участвующие в размножении, и кормящие самки питаются менее регулярно, поэтому вряд ли можно считать преувеличением, что после зимней жизни впроголодь тюлени «набрасываются на пищу весной». Зимой в северной части моря тюлени потребляют бычков и мелких ракообразных: гаммарид, мизид и креветок. По обеспеченности пищей зимнее время – наиболее трудный период в жизни животных. Средний вес пищевого комка в этот период по данным КаспНИРХ составляет 19.8 г. Причем годовые вариации доминирования отдельных пищевых компонентов в питании тюленя, например, бычков или ракообразных характеризует не абсолютный запас кормовых объектов, а районы расположения залёжек тюленя (Хураськин, 2001).

Ведущую роль в питании *P. caspica* составляет рыба, на долю ракообразных приходится приблизительно 1.11 % годового рациона. Основной нагульный объект питания каспийского тюленя – каспийская килька (*Clupeonella delicatula*). (Румянцев и др., 1977). Анчоусовидная тюлька в летний период, когда верхние слои воды слишком прогреты, и

благоприятная для нее температура сохраняется в более тонком слое, держится на глубинах 10-40 м, совершает незначительные суточные вертикальные миграции. Это способствует образованию плотных скоплений кильки в небольшом по глубине слое воды, что создает оптимальные условия тюленю для активного питания. Из других кормовых объектов, характерных для нагульного периода, следует отметить атерину и бычков. Рыбу длиной более 25 см каспийский тюлень, как правило, не поедает. Анализируя объекты питания по размерному составу, было установлено, что в основном тюлени поедают мелких рыб длиной от 3 до 15 см (Крылов, 1983). Пищевой спектр тюленей, не покидающих летом пределов северной части Каспийского моря, представлен бычками, воблой, молодью леща. По известным наблюдениям они держатся вблизи островов (Пилецкий, Крылов, 1990).

Признанной географической изменчивости для каспийского тюленя не указывается, но некоторые авторы предполагают наличие особой субпопуляции в южной части Каспийского моря (Земский, Крылов, 1982; Крылов, 1982, 1983, 1990; Аристов, Барышников, 2001; Лисицына, 2010).

В предустьевых пространствах Волги в летний период сосредотачивается до 10% популяции тюленя. Наблюдаемые звери в основном являются половозрелыми, молодняк, по данным 1983 г., составлял 9-12%. Авандельтовые тюлени – весьма своеобразная группа популяции и проводить аналогии с основным стадом каспийского тюленя следует осторожно (Хураськин, Почтоева, 1986).

В.А. Земский и В.И. Крылов (1982) проводили сравнение морфологические особенности строения черепов тюленей из трех группировок каспийского тюленя: центральной части и авандельт рек Урал и Волга. С учетом особенностей цветовых вариаций мехового покрова и возраста у двух группировок (из авандельты Урала и Волги) достаточно дифференцированных признаков, чтобы действительно считать отдельными.

Их ранг находится на уровне субпопуляций, так как обмен между ними, безусловно, существует.

Отличительные особенности популяционных систем заключаются в том, что составляющие их элементы – организмы (особи) – способны к автономному существованию. Все формы взаимодействия популяции со средой и осуществления общепопуляционных функций опосредуются через физиологические реакции отдельных особей. Каждая особь одновременно является и источником, и реципиентом информации, на основе которой регистрируются изменения экологической ситуации, а также степень адаптивного ответа популяции изменившимся условиям. Популяция - это информационно структурированная система (Шилов, 1985), то есть отдельные особи, составляющие популяцию, по-разному взаимодействуют с окружающей средой.

Контрбаланс векторов движущего отбора, как и его нарушения, действует на популяционном уровне. На вид в целом он оказывает стабилизирующее воздействие, т.к. фундаментальная экологическая ниша свойственна виду в целом. Таким образом, популяции занимают субниши в пределах видовой ниши, что и сохраняет контрбаланс в большинстве популяций вида. Сформировавшийся в процессе предшествующей эволюции контрбаланс селективных процессов нарушается при возникновении нового, несбалансированного вектора движущего отбора, что обычно связано с резкими изменениями или различиями в экологической обстановке на разных полюсах местообитания (Северцов, 2008).

Особенности каспийского бассейна – его замкнутость, наличие трех, достаточно хорошо разграниченных частей, обладающих различными климатическими и океанологическими свойствами. Они создают специфические условия для обитания каспийского тюленя. При этом если северная часть бассейна практически отвечает всем условиям для существования ледовых форм настоящих тюленей, то южная является ее

антиподом и характеризуется аридным климатом. Тем не менее, и эта часть моря является частью ареала каспийского тюленя (Земский, Крылов, 1982; Крылов, 1987; Бычков и др., 1985; Аристов, Барышников, 2001, Ерохин, 2011).

Накопленные литературные данные указывают на то, что существующие противоречия и неоднозначность трактовки многих вопросов (различия в этологии, географически разнесенные места размножения и местообитания, выделяемые некоторыми авторами, биологические особенности тюленей различных географических районов) позволяют предполагать, что внутри популяции каспийского тюленя возможно выделение субпопуляционных структур.

Для всей популяции каспийского тюленя указывается регулярная весенняя миграция с севера на юг и в обратном направлении осенью. В.И. Крылов, изучая распределение тюленей в восточном районе южной части Каспийского моря с 6 по 15 февраля 1982 г., обнаружил две стационарные береговые залежки, на одной из которых были описаны новорожденные щенки (Крылов, 1983).

Обследования островов юго-восточной части Каспия В.И. Крыловым, проведенные им в 1982-1984 гг., показали, что на островах в период размножения формируются береговые залежки тюленей общей численностью 10-13 тысяч голов. На южной оконечности о. Огурчинского их было до 7.5 тыс., на о. Михайлова - до 5.5 тыс., на южном острове из группы Осушных островов – 0.3-0.5 тыс. животных. При этом детные залежки наблюдались только на двух первых островах, где было отмечено некоторое увеличение численности приплода (в 1982 г на о. Огурчинском - 8 щенков, в 1983 г. здесь же 5 и на о. Михайлова - 20 щенков, в 1984 г. - 8 и 42 щенка соответственно).

При отстреле (62 особи) и отлове тюленей для их мечения (88 особей) было установлено, что на береговых залежках этих островов располагаются

животные в возрасте от 1 года до 30 лет. По возрасту и полу добытые тюлени распределялись следующим образом: самок 66%, самцов 34%, неполовозрелых 43%, взрослых 57%. Среди неполовозрелых особей преобладали годовики (21.4%). Среди добытых на промысле тюленей старых животных было отмечено единицы. Предельный возраст самок -26, самцов - 30 лет. Среди родившихся щенков на островах самцы составили 47.6%, а самки – 52.4%. Таким образом, во всех возрастных группах преобладали самки, что не согласуется с данными некоторых исследователей (Бадамшин, 1966), говорящих о том, что в зимнее время на островах южного Каспия преобладают неполовозрелые или больные взрослые самцы. Больные, травмированные и истощенные тюлени, как и в Северном Каспии летом на южных залежках встречались отдельными экземплярами.

Впервые проведенные исследования паразитофауны каспийских тюленей на островах южного Каспия демонстрируют сравнительно низкую зараженность их трематодой *Pseudamphistomum truncatum* R., 1819 – зараженность у самцов составила 33.3 %, а самок - 31.3%.(Попов, Тайков, 1990).

Естественная смертность щенков составила в 1983 г. – 16% (теплый год), в 1984 г. только на о. Михайлова – 21% (аномальный, холодный год). Следует отметить, что гибнет больше самцов (62.5%). В возрасте одного года смертность не превышала 1.2%, т.е. несколько ниже, чем на льдах. В других возрастных группах из неполовозрелых и фертильных животных она составила 0.03%.

Растянутость сроков щёнки, ранняя смена эмбрионального волосяного покрова у бельков и ранняя линька взрослых, а также ранний сход в воду щенков (в возрасте 7-10 дней) следует отнести к особенностям биологии тюленей южного Каспия. В 1983 г. пластиковыми метками было помечено 34 бельков и годовиков, в 1984 г. - 44 бельков и годовиков. Наблюдения

показали, что беляки очень рано сходят в воду и начинают местные перекочевки между островами на расстоянии до 70-80 км (Крылов, 1986).

У приплода и годовиков отмечены кровотечения на термолабильных участках кожи задних ластов (по краю лапа). На льдах такие явления не наблюдались. Видимо, это является результатом трения ластов о песок при передвижении в условиях высокой температуры воздуха (в 1983 г. в период обследования температура воздуха достигала плюс 5-10°C).

Размер, вес и упитанность новорожденных детенышей южно-островных тюленей мало чем отличаются от тех, которые родились на льдах северной части Каспийского моря. Однако у первых рост был несколько замедлен. Приводились результаты взвешивания приплода: вес тулупок 12-16 февраля 1983 г. варьировал от 6.5 до 11.5 кг, в 1984 г. - от 9.3 до 13.0 кг. У родившихся на льдах в те же сроки средняя масса тела этой возрастной группы была в пределах 11.7-14.7 кг (Крылов, 1976). Средние величины этих же параметров у неполовозрелых и взрослых тюленей на островах южного Каспия меньше, чем у тюленей, размножающихся на льдах.

Таким образом, существенные различия в экологии и этологии тюленей южной части Каспийского моря, их постоянное пребывание в этом районе, а также размножение, позволяют предполагать существование здесь достаточно хорошо выраженной субпопуляции (морфы). Для определения таксономического ранга животных, образующих эту субпопуляцию, необходимо было проведение дополнительных исследований (Крылов, 1986).

Современные данные, полученные интернациональной группой исследователей при помощи мечения тюленей спутниковыми датчиками, демонстрируют, что северная и центральная части Каспийского моря являются местообитанием для группы тюленей в течение круглого года, у них отсутствуют миграции на юг моря, хотя и отмечаются перемещения отдельных особей по всей территории Каспия (Дмитриева и др., 2014)

В. А. Бычков, В. И. Крылов и Т. Ю. Вишневская (1985), в связи с негативной динамикой численности тюленей, рекомендовали создать сеть мелко-островных заповедников. В этом отношении важную роль играют тюлени Южного Каспия. В зимние периоды 1982—1984 гг. на южной оконечности о. Огурчинский и о-вах Михайлова зарегистрированы скопления тюленей численностью до 7000—10000 голов; в залежках отмечали и новорожденных. Современная численность тюленей на островах юга Каспийского моря оценивается цифрой в 1000 особей (Ерохин, 2011), хотя при этом исследователи отмечают частые встречи с тюленями на прилегающей к островам акватории. При неблагоприятных гидрологических и экологических изменениях в северных акваториях Каспия эти залежки каспийского тюленя могут сыграть важную роль в деле сохранения его как вида. Созданный в Туркмении заповедник Хазарский, включая о. Огурчинский, не обеспечивает соответствующего режима охраны, выпас сельхозживотных является одним из хронических источников возникновения фактора беспокойства.

1.2.4 Происхождение вида

В связи с использованием в нашем исследовании молекулярно-генетических методов проблема происхождения каспийского тюленя может представлять особый интерес. Вопрос о происхождении каспийского тюленя сложен и неоднозначен. В настоящее время существуют две основных гипотезы. По одной из них происхождение вида является автохтонным. Вероятным предком может быть – *Phoca vienensis* Blainville – из сарматского времени, обитавший в море Паратетис (Koretsky, 2001). Другая позиция состоит в том, что настоящие тюлени имеют арктическое происхождение.

Гипотеза «третичного образования» рода *Pusa* имеет отношение к многообразной фауне настоящих тюленей Паратетиса позднего Миоцена, приблизительно 8-13 млн. лет назад (Koretsky, 2001). *P. caspica* рассматривается как прямой потомок одного из видов ластоногих Паратетиса, оставшегося в бассейне со времен Миоцена (Grigorescu, 1976; Arnason et al., 1995). Согласно Рею (Ray, 1976) и Коретскому (Koretsky, 2001), *Pusa* - род тюленей Паратетиса, тогда как предшественник других настоящих тюленей остался жить в северной Атлантике со времен их дивергенции с Monachines (15 млн. лет назад) (Рис. 2). Общий предок с *P. hispida* и *P. sibirica* позднее ушел из Каспия (Паратетиса) предположительно по континентальным маршрутам (Repenning et al., 1979; Koretsky, 2001). В соответствии с этой гипотезой, *Pusa* – особая группа, отделившаяся от остальных настоящих тюленей (в том числе от *P. vitulina* и *H. grypus*) несколько миллионов лет назад. Кроме того, Репеннинг с соавторами (Repenning et al., 1979) предположили, что *P. caspica* - базальный монофилетический таксон со времен Среднего Миоцена для *P. hispida* и *P. sibirica*. Однако относительно параллельное распространение пяти таксонов *Phocina*, говорит о несостоятельности этой гипотезы.

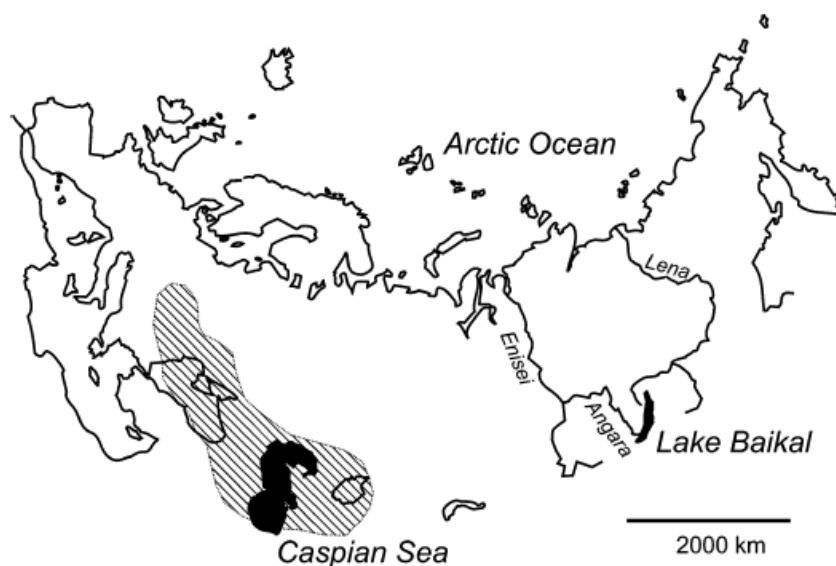


Рисунок 3 – Схематическая карта северной Палеоарктики, демонстрирующая распределение изолированных байкальской нерпы и каспийского тюленя (по Arnason et al., 1995).

Примечание. Штриховкой показана площадь, занимаемая эпиконтинентальным морем Паратетис приблизительно 15-5,5 млн. лет назад

У. Арнасон с соавторами (Arnason et al., 1995) замечают, что вся триба *Phocini* (включая всех ныне живущих, за исключением *Erignathus barbatus* и *Cystophora cristata*) возникла от прародителей из Паратетиса, которые расселились отсюда в позднем миоцене приблизительно 6 млн. лет назад. Эту группу выделяют по хромосомному набору $2n = 32$ (Arnason, 1974) и белому натальному меховому покрову. Большинство таксонов бассейна Паратетиса, за исключением предка *P. caspica*, эмигрировали в Арктику, где оставшаяся современная группа *Phocina* появилась 2–3 млн. лет назад (в частности *P. hispida*, *P. vitulina* и *H. grypus*). Данная точка зрения отрицает единство *Pusa*, а это означает, что *P. caspica* определенно может быть базальным таксоном группы *Phocina*, что не соответствует современным данным.

В противоположность гипотезам о происхождении нерп из Паратетиса, представленных выше, постмиоценовое распространение

соответствует их происхождению из северных морей. Данная гипотеза объясняет размножение и обитание нерп на льду, а также белый натальный меховой покров всех представителей *Phocina*. Маловероятно, что эти особенности могли возникнуть в субтропической части Паратетиса в миоценовое время (Perry et al., 1995; Koretsky, 2001; Demere et al., 2003). Таксономия ископаемых настоящих тюленей допускает возможность существования сходства между современными *Phocina* и тюленями из Паратетиса времен миоцена (Ray, 1976; Koretsky, 2001). Возможно, что обмен генами между тюленями Паратетиса и предками современных северных тюленей мог происходить 11–12 млн. лет назад, исходя из фоссильных особенностей тюленей Паратетиса, наблюдаемых у ныне существующего рода *Histriophoca* (Koretsky, 2001). Таким образом, обмен генами только косвенно соответствует концепции молекулярной дивергенции.

Северное происхождение тюленей, обитающих в замкнутых водоемах, подтверждает и другая палеогеографическая точка зрения, по которой признаки настоящих континентальных тюленей являются прямым результатом оледенений Плейстоцена. Исходя из более ранней гипотезы Хогбома (Hogbom, 1917) и Берга (Berg, 1928) о происхождении множества «арктических морских» ракообразных и рыб из глубоководной холодной части Каспийского моря, Пирожников (Pirozhnikov, 1937) и Девис (Davies, 1958) предположили, что и Каспийское море, и озеро Байкал были заселены *P. hispida* из арктического бассейна в среднем Плейстоцене, возможно 200 тыс. лет назад. Гипотезы допускают, что арктический морской предок мог быть изолирован в озере, образовавшемся перед разрастающимся ледяным щитом, который в дальнейшем растаял и пополнил воды Каспия (Arkhipov et al., 1995).

В свою очередь Репенинг (Repenning et al. 1979) указывает, что расселение с севера в Среднем Плейстоцене справедливо только для

байкальской нерпы. Исходя из биогеографии паразитов тюленей (Kozhova, Izmesteva, 1998), относительно недавно *P. hispida* и *P. sibirica* могли обмениваться генами, а это противоречит дивергенции *P. caspica* в плейстоцене. В течение Плио-Плейстоцена озеро Байкал в разное время соединялось на севере с реками Ангара-Енисей и рекой Лена (Kozhova, Izmesteva, 1998). Предок *P. hispida* мог попасть по рекам вглубь материка, но остается непонятным способ проникновения. Эта гипотеза расселения тюленей в замкнутый водоем в Среднем Плейстоцене, в связи с главным оледенением приблизительно 900 тыс. лет назад (Arkhipov et al., 1995), объясняет близкое родство таксонов замкнутых водоемов и других тюленей.

По данным Ю. Пало (Palo, Vainola, 2006) наиболее вероятно, что каспийский тюлень и байкальская нерпа пришли в позднем Плиоцене из северных морей. Распространению группы *Phocina* могло способствовать похолодание климата и последующее появление в это же время полярных шапок льда, и связанные с этим гляциальные эвстатические циклические колебания (понижение) уровня моря, приведшие к повторной аллопатрической изоляции (Hoberg, Adams, 1992; Arnason et al., 1995). Последняя отчетливо выделяемая значимая интенсификация континентального оледенения была уже в Позднем Плиоцене - 2,7 млн. лет назад (Kleiven et al., 2002). Рей (Ray, 1976), С. А. Репенинг (Repenning et al. 1979) и И. А. Коретский (Koretsky, 2001) говорят о существовании континентального водного пути в Плиоцене или раннем Плейстоцене, что может объяснять родственные связи внутри группы *Pusa* и распространение нерп. Они также допускают возможность каспийского происхождения и дальнейшего распространения *Pusa*. Коретский (Koretsky, 2001) также говорит о Каспий-Байкал-Арктическом пути заселения. Эти авторы ссылаются на трансгрессии Плиоцена, которые свели относительно близко понто-каспийские и арктические воды приблизительно 3 млн. лет назад (Steininger, Rogl, 1984), но палеогеографические данные не подтверждают

существования их прямого соединения. В. А. Зубаков (Zubakov, 2001) предположил, что каспийский тюлень иммигрировал через средиземноморское соединение в относительно прохладную фазу трансгрессии приблизительно 3,4 млн. лет назад. А. А. Кирпичников (1964) указывает, опираясь на отечественных авторов и собственные исследования, что наиболее вероятно происхождение каспийского тюленя от ископаемого тюленя из Черного моря.

Современные исследования Ю. Пало и Р. Ваинола (Palo, Vainola, 2006) показывают, что их данные косвенно сочетаются с временной шкалой предложенной ранее для плейстоцена, инвазию через прямой плейстоценовый Арктико-Каспийский водный путь подтверждает другие биогеографические аспекты, связанные с рассмотрением *P. caspica* как представителя широко распространенного «арктического морского» зоогеографического сообщества каспийского бассейна (Pirozhnikov, 1937). Также как и для тюленя, данные молекулярно – генетических исследований говорят, что инвазия ракообразных *Mysis* и *Gammaracanthus*, возможно, была перед главными оледенениями среднего плейстоцена (Vainola, 1995; Vainola et al., 2001), в противоположность преобладающим до настоящего времени гипотезам о гляциальной инвазии. Эти ракообразные более требовательны к экологическим условиям в местообитании, чем настоящие тюлени, и их иммиграция предполагает соответствующее холодноводное соединение, которое могло позволить и распространение тюленей.

Необыкновенно богатая преимущественно эндемичными видами фауна озера Байкал не обладает известной связью, сопоставимой по возрасту с арктической морской фауной. Схожим с байкальской нерпой и наводящим на мысль о распространении с севера, выступает еще один эндемик Байкала - байкальский омуль *Coregonus migratorius*. Считается, что во времена позднего плейстоцена состояние окружающей среды и климата бассейна соответствовали условиям существования байкальской нерпы (холодное

глубоководное озеро) (Kozhova, Izmesteva, 1998). Также это мнение соответствует молекулярно-генетической оценке временного периода других зоогеографических событий в водоеме. Это происхождение и распространение эндемичных рогатковых бычков озера Байкал (Kontula et al., 2003) и разнообразие множества эндемичных таксонов беспозвоночных, которые возможно являются очень древними (Кирпичников, 1964; Sherbakov, 1999; Kamaltynov, 1999). Эти виды, дошедшие до наших дней, дополняют разнообразие относительно стабильного байкальского сообщества животных в течение плейстоценовых оледенений.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При сборе и анализе данных использовались общепринятые современные методы. Материал был собран в береговых (2007/2009 гг.) и морской (2008 г.) экспедициях, а также при авианаблюдениях (2011/2012 гг.) в северной и центральной частях Каспийского моря (Рис. 3).

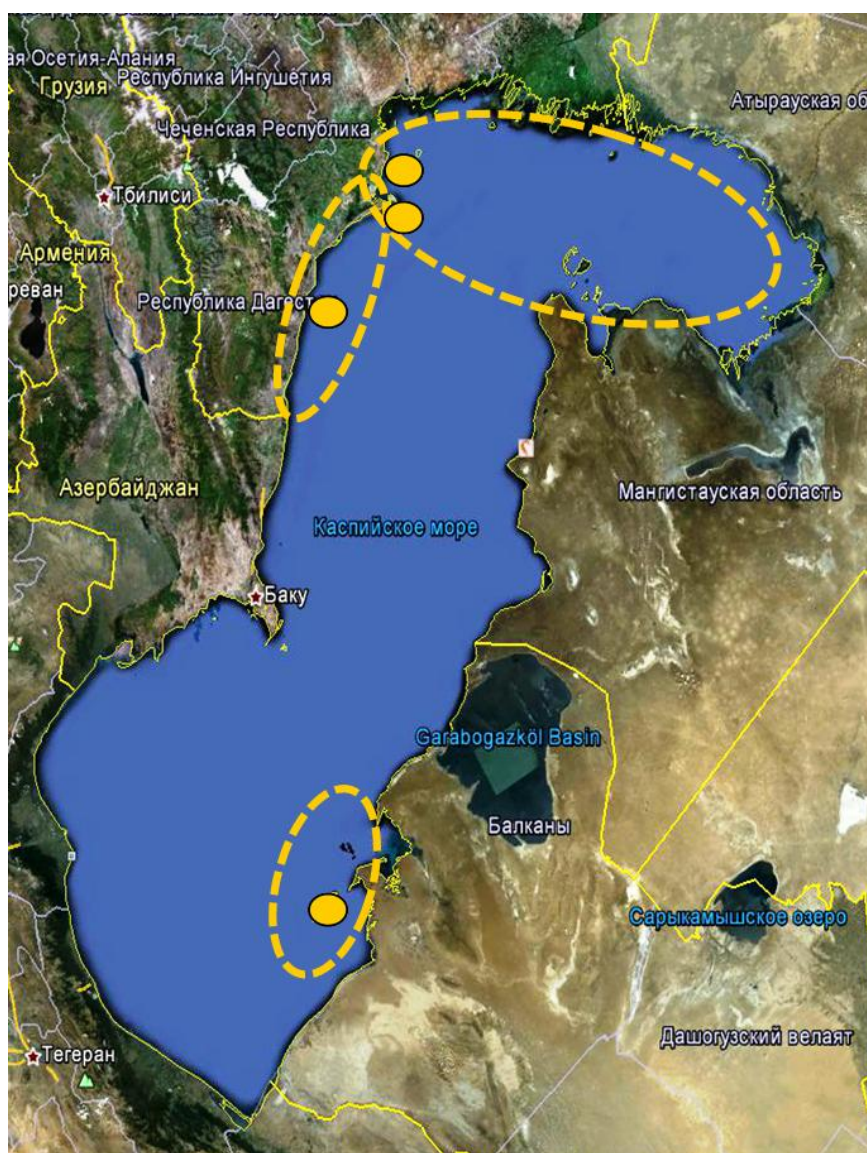


Рисунок 4 – Каспийское море

Примечание. Штриховкой отмечены районы сбора материалов в Каспийском море. Желтыми кружками отмечены непосредственные точки сбора краниологических и молекулярно-генетических образцов.

Всего было проанализировано 138 проб ДНК от разнополых и разновозрастных животных (*P. caspica*). Краниологический материал (25 черепов) отобран и обработан на северо-западном побережье Каспийского моря (Республика Калмыкия, Республика Дагестан) в 2007 (длина маршрута – 25.3 км) и 2009 гг. (длина маршрута – 57 км). Также для краниометрии использовали коллекционный материал (11 черепов), из запасников Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ), который был собран В.И. Крыловым и Т.Ю. Лисицыной в 1984 году на о-вах Огурчинский и Михайлова (Южный Каспий).

Во время сбора материала на побережье Дагестана и береговой части Калмыкии в 2009 г. нами проводился специальный опрос рыбаков. В экспедиционных исследованиях 2007 и 2009 гг. нами были проведены промеры тел животных по схемам, предложенных для ластоногих К.К. Чапским (1963) и А.В. Яблоковым (1963). Во время рейса на НИС «Денеб» в 2008 году, помимо наблюдений за морскими млекопитающими, благодаря инструментально съемке по маршруту экспедиции, были получены данные о основных океанологических характеристиках вод Каспия. При этом использовался гидрологический зонд STD 90, общее количество станций, на которых произведено вертикальное профилирование толщи воды, составило 109.

Как уже отмечалось, для установления внутривидовых отличий у ластоногих (*Pinnipedia*) используются особенности строения черепов (Гептнер, 1976; Аристов и Барышников, 2001). Как индивидуальные, так и популяционные различия размеров черепов могут быть очень велики (Клевезаль, 2007), но с возрастом индивидуальные различия становятся незначительными. О половой зрелости тюленей мы судили исходя из размахов кондилобазальной длины черепа, которая составляет у половозрелых особей каспийских тюленей (от 10 лет и старше) 170-190 мм (Огнев, 1935; Гептнер, 1976). Для промеров и анализа мы использовали

исключительно черепа половозрелых животных. Как было указано выше, анализировались данные промеров черепов тюленей из двух географически различных районов Каспия.

Для анализа были использованы промеры 27 черепов половозрелых тюленей, как из коллекции Южного научного центра РАН (ЮНЦ РАН), так и из коллекции Зоологического музея. Промеры выполнялись цифровым штангенциркулем «Энкор» в трехкратной повторности, согласно общепринятым методикам (Гептнер, 1976; Аристов, Барышников, 2001). В ходе проведения исследования для каждого черепа выполнялись 30 стандартных промеров (Огнев, 1935; Гептнер, 1976; Аристов и Барышников, 2001), приведенных на рисунке 4.

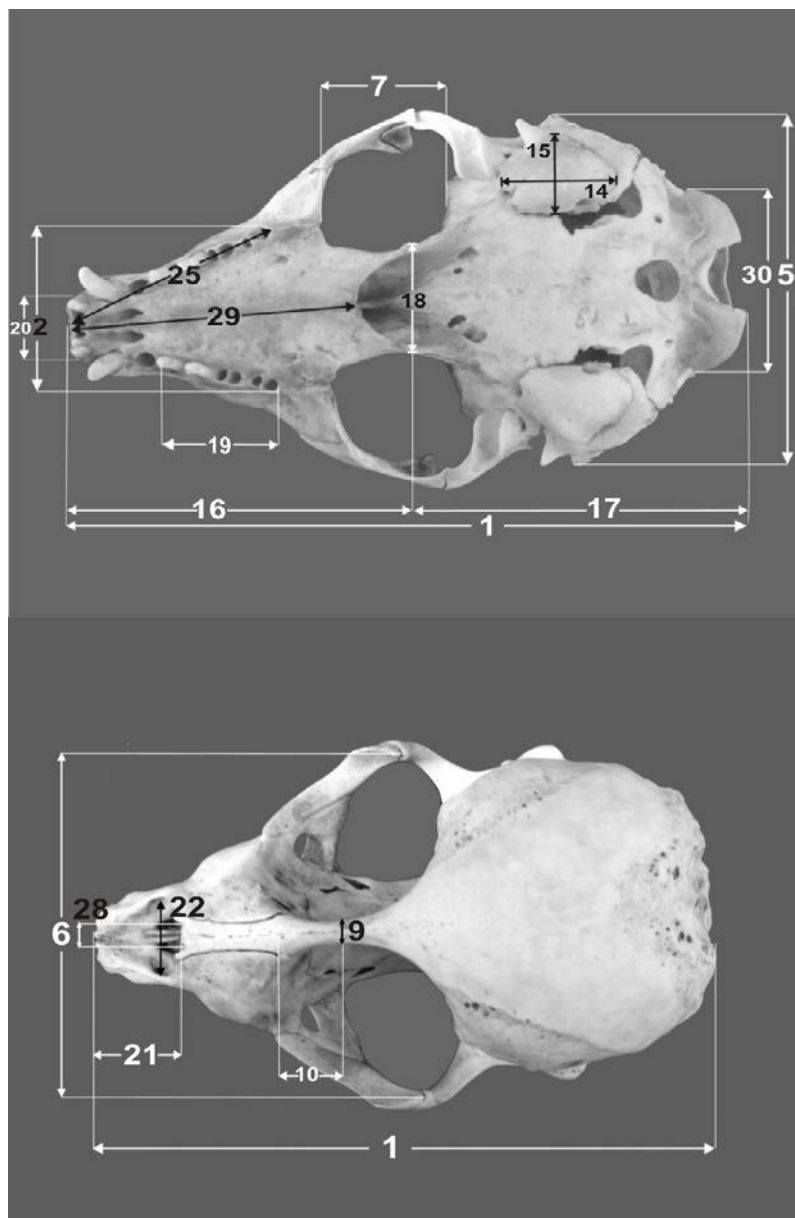


Рисунок 5 – Схема промеров черепа каспийского тюленя

Примечание.

1. Общая (кондилобазальная) длина черепа
2. Ширина роострума у последнего зуба
3. Ширина затылочного отверстия
4. Высота затылочного отверстия
5. Мастоидная ширина затылочной кости
6. Ширина на уровне верхних концов височно-скуловых швов
7. Ширина глазницы
8. Длина глазницы
9. Ширина межглазничного пространства
10. Длина лобной части носовых костей
11. Длина носовых костей
12. Длина роостральной части до переднего края глазницы
13. Длина мозговой части от задней стенки глазницы
14. Длина слухового барабана
15. Ширина слухового барабана
16. Длина лицевой части
17. Длина мозговой части
18. Наименьшая ширина заднего края костного неба
19. Длина ряда щечных зубов
20. Роостральная ширина
21. Длина носового отверстия
22. Ширина носового отверстия
23. Высота носового отверстия
24. Роостральная часть носовых костей - задний край последнего зуба
25. Расстояние: простион - задний край последнего зуба
26. Высота черепа по роостральной части носовых костей

- 27.Высота черепа по слуховым барабанам
- 28.Ширина по углублениям на носовых костях
- 29.Длина костного неба
- 30.Ширина по мышцелкам

Для того чтобы охарактеризовать измерения в относительных единицах в нашей работе проанализированы как непосредственно результаты промеров, так и их отношение к другому промеру.

Мы находили соотношение следующих пар промеров:

1. Отношение ширины затылочной кости у основания мастоидных отростков к длине лицевой части черепа (до срединной линии крючков крыловидной кости);
2. Отношение ширины затылочной кости у основания мастоидных отростков к длине мозговой части черепа (до срединной линии крючков крыловидной кости);
3. Отношение ширина роострума у последнего зуба к длине лицевой части черепа (до срединной линии крючков крыловидной кости);
4. Отношение ширина роострума у последнего зуба к длине мозг части (до средин линии крючков крыловидной кости);
5. Отношение ширина в скулах на уровне верхних концов височно-скуловых швов к кондиллобазальной длине черепа;
6. Отношение ширина в скулах на уровне верхних концов височно-скуловых швов к длине лицевой части (до срединной линии крючков крыловидной кости);
7. Отношение ширина в скулах на уровне верхних концов височно-скуловых швов к длине мозговой части (до срединной линии по крючкам крыловидной кости);
8. Отношение длины лобных отростков носовой кости к кондиллобазальной длине черепа;

9. Отношение длина лобных отростков носовой кости к длине лицевой части черепа (до срединной линии по крючкам крыловидной кости);
10. Отношение длина лицевой части (до срединной линии по крючкам крыловидной кости) к кондилобазальной длине черепа;
11. Отношение длина мозговой части черепа (до срединной линии по крючкам крыловидной кости) к кондилобазальной длине черепа;
12. Отношение длина мозговой части черепа (до срединной линии по крючкам крыловидной кости) к длине лицевой части (до срединной линии крючков крыловидной кости);
13. Отношение наименьшая ширина заднего края костного неба (у крючков крыловидной кости) к кондилобазальной длине черепа;
14. Отношение наименьшая ширина заднего края костного неба (у крючков крыловидной кости) к ширине роострума у последнего зуба;
15. Отношение наименьшая ширина заднего края костного неба (у крючков крыловидной кости) к длине лицевой части (до срединной линии крючков крыловидной кости);
16. Отношение наименьшая ширина заднего края костного неба (у крючков крыловидной кости) к длине мозговой части (до срединной линии крючков крыловидной кости);
17. Отношение наименьшая ширина заднего края костного неба (у крючков крыловидной кости) к длине костного неба;
18. Отношение роостральная ширина к кондилобазальной длине черепа;
19. Отношение роостральная ширина к ширине роострума у последнего зуба;
20. Отношение роостральная ширина к длине костного неба;
21. Отношение длины ряда щечных зубов к длине лицевой части черепа (до срединной линии крючков крыловидной кости);
22. Отношение расстояние роостральная часть носовой кости - задний край последнего зуба к расстоянию: простион – задний край последнего зуба;

23. Отношение наибольшая высота черепа (по слуховым барабанам) к кондилобазальной длине черепа;
24. Отношение ширина по углублениям на носовых костях к кондилобазальной длине черепа;
25. Отношение ширина по углублениям на носовых костях к ширине по мышцелкам;
26. Отношение длина костного неба к кондилобазальной длине черепа;
27. Отношение длина костного неба к длине лицевой части черепа (до срединной линии по крючкам крыловидной кости);
28. Отношение длина костного неба к длине мозговой части черепа (до срединной линии по крючкам крыловидной кости);
29. Отношение ширина по мышцелкам к длине лицевой части черепа (до срединной линии по крючкам крыловидной кости);
30. Отношение ширина по мышцелкам к длине мозговой части черепа (до срединной линии по крючкам крыловидной кости).

Также нами были рассмотрены неметрические особенности черепов, которые так именуются вследствие сложности их измерения метрическими методами. Это модификации формы затылочной кости черепа в области заднего рваного отверстия (*for. lacerum posterius*) и вариации формы продольных гребней (*crista longitudinalis*) в области лобно-теменных костей.

Для проведения молекулярно-генетических исследований было проведено секвенирование фрагмента гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК рассматриваемого вида из образцов биопсии кожных покровов, отобранных в экспедиционных исследованиях на дагестанской (северо-западной) части побережья Каспийского моря в 2007 и 2009 годах. Исследование этого фрагмента цепи ДНК представляет наибольшую ценность из-за его эволюционной пластичности (Palo, 2006). Обработка генетического материала была выполнена в отделе молекулярной биологии ИАЗ ЮНЦ РАН. Среди рассмотренных образцов тканей, необходимое

качество материала позволило использовать лишь десяти проб собранных нами. Для анализа молекулярно-генетического материала были использованы три последовательности, внесенные к тому времени в GenBank. ДНК экстрагировалась из тканей с использованием стандартной процедуры лизиса гомогенатов тканей в 50 мМ растворе Трис-НСl буфера, рН=8.0, содержащем 10 мМ EDTA, 100 мМ NaCl, 1% SDS, 50 мМ дитиотрейтол и протеиназу К (0.5 мкг/мл) в течение 2-4 часов при 370°C. ДНК экстрагировали стандартным методом фенол-хлороформной экстракции. Затем образцы ДНК преципитировали в этаноле на холоде (Корниенко и др., 2001). Генотипирование образцов проводили с использованием стандартного набора праймеров L14841 (5'-AAA AAG CTT CCA TCC AAC ATC TCA GCA TGA TGA AA - 3') и H15149 (5'-AAA CTG CAG CCC CTC AGA ATG ATA TTT GTC CTC A-3') к генетическому локусу цитохрома *b* мтДНК (Kocher, et al. 1989). Были отработаны условия амплификации ДНК тюленя. Амплификацию ДНК-локусов осуществляли на термоциклере Bio-Rad C1000 Touch (38 циклов). Первичный анализ и элайнмент нуклеотидных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit Sequence Alignment Editor версии 7.0.5.3 (Hall, 1999). Выраженность отличий первичных нуклеотидных последовательностей исследованного генетического локуса определялись с использованием параметрической модели Kimura-2 (Kimura, 1980) и графически представлялись в виде ML-кладограммы с использованием программы Mega 5.0. Полученные данные сравнивались с имеющимися последовательностями в GenBank.

Для оценки степени воздействия браконьерства осетровых на каспийских тюленей и количественного определения ущерба, наносимого популяции, нами был использован метод интервью, который обычно применяется для таких исследований (Lopez et al., 2003; Karamanlidis et al., 2008; Verevkin et al., 2008; Moore et al., 2010). Этот метод наиболее подходит к условиям Каспийского моря, т.к. здесь регулирование и документирование

рыболовства находится на низком уровне. В 2009 г. на побережье Каспийского моря (Республика Калмыкия, Республика Дагестан 1-11 сентября) мы опрашивали рыбаков, местных жителей, браконьеров, сотрудников Федерального агентства по рыболовству, представителей пограничной службы и государственной инспекции по маломерным судам. Всего было проведено 78 интервью. В полуструктурированных индивидуальных и групповых интервью принимали участие рыбаки, местные представители Федерального агентства по рыболовству, пограничной службы и государственной инспекции по маломерным судам.

Подбор участников осуществлялся путем неслучайной оппортунистической выборки и выборки методом «снежного кома», в том числе широко используемых в социологических исследованиях нелегальных видов деятельности (Faugier, 1997). В процессе опросов мы получили информацию о 102 независимых случаях. В 65 случаях (37 и 28 катеров, занятых, соответственно, осетровым промыслом и ловлей частичковых рыб) удалось получить количественную информацию о случайном прилове, а в одном случае был отмечен намеренный лов тюленей.

Анализ полученных данных был выполнен общепринятыми методами (Лакин, 1990) с использованием программ Microsoft® Office Excel 2003 (Microsoft Corporation, 2003) и Statistica® 10 (Statsoft, 2011). Анализ краниологического разнообразия выполнен с использованием метода Манна-Уитни (Mann, Whitney, 1947; Гланц, 1998). Статистические гипотезы отклоняли, если Р-уровень значимости был менее 0.05.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В представленной работе раскрыта методика оценки внутривидового разнообразия каспийского тюленя. При оценке биоразнообразия видов используют промеры тела или каких-либо его частей. Для ластоногих наиболее информативной частью является череп. Классические методы проведения основных промеров, применяемые к объекту исследования ранее, не дали результатов. По этой причине мы обобщили и модернизировали их. Для получения новых данных, применительно к каспийскому тюленю, мы впервые изучили соотношения различных промеров друг к другу. Полученные результаты позволяют сравнивать как отдельных особей, так и анализировать группы особей между собой. Но современные знания не ограничиваются использованием лишь классических морфометрических методик. Изучение молекулярно-генетических маркеров разрешает проблему многообразия в группах животных. Но существует очевидная задача по подбору наиболее подходящего молекулярно-генетического маркера.

Помимо, разнообразия вида в работе обсуждаются абиотические факторы среды, оказывающие воздействие на морфологию тюленей в различных частях ареала вида. Вследствие чего, в период проведения исследований в морском рейсе в 2008 году, помимо наблюдений за морскими млекопитающими, была проведена инструментальная съемка основных параметров вод Каспия.

Распределение температуры по акватории Северного и Среднего Каспия в поверхностном горизонте находилось в пределах 26-30 °С (рис. 5). Существенно отличалась картина распределения температур в Северном Каспии в придонном горизонте (юго-западная часть), где температура снижалась до 7-8°С, в связи со свалом глубин в этом районе. Значительное влияние на температуру в районе свала глубин оказывает течение, приносящее воды из Среднего Каспия.

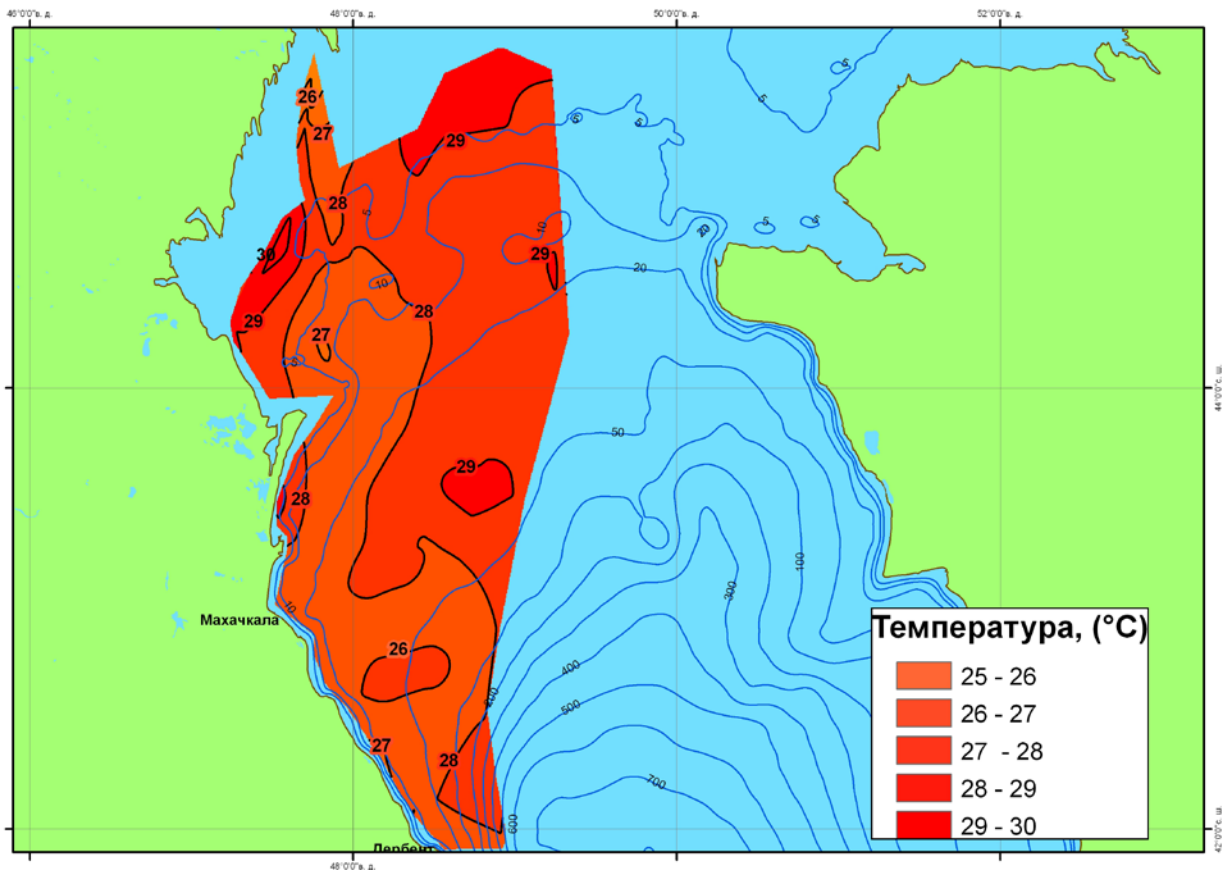


Рисунок 6 – Температурные поля в поверхностном слое (°С)
19-28 июля 2008 г.

В специфических условиях Северного Каспия, представляющего собой обширную область смешения речных вод (р. Волга и р. Урал) с морскими, соленость является не только одной из важнейших физико-химических характеристик, но во многом определяет и его биологическую продуктивность (Гидрометеорология и гидрохимия ..., 1992). Это, в свою очередь, обеспечивает устойчивую кормовую базу ластоногих.

Северный Каспий можно рассматривать как водоем постоянного смешения речных и морских вод. Основное смешение происходит в западной части, в авандельте р. Волги. В связи с практически постоянными штилевыми условиями и стоковым течением распределение солености выглядит следующим образом, так как представлено на рисунке 6. Трансформация речных вод при смешении с каспийскими происходила с оттеснением морских к западному берегу. Восточный район Северного

Каспия характеризуется более однородным полем солености, т.к. большая часть речных и морских (среднекаспийских) вод поступает в этот район уже в трансформированном виде.

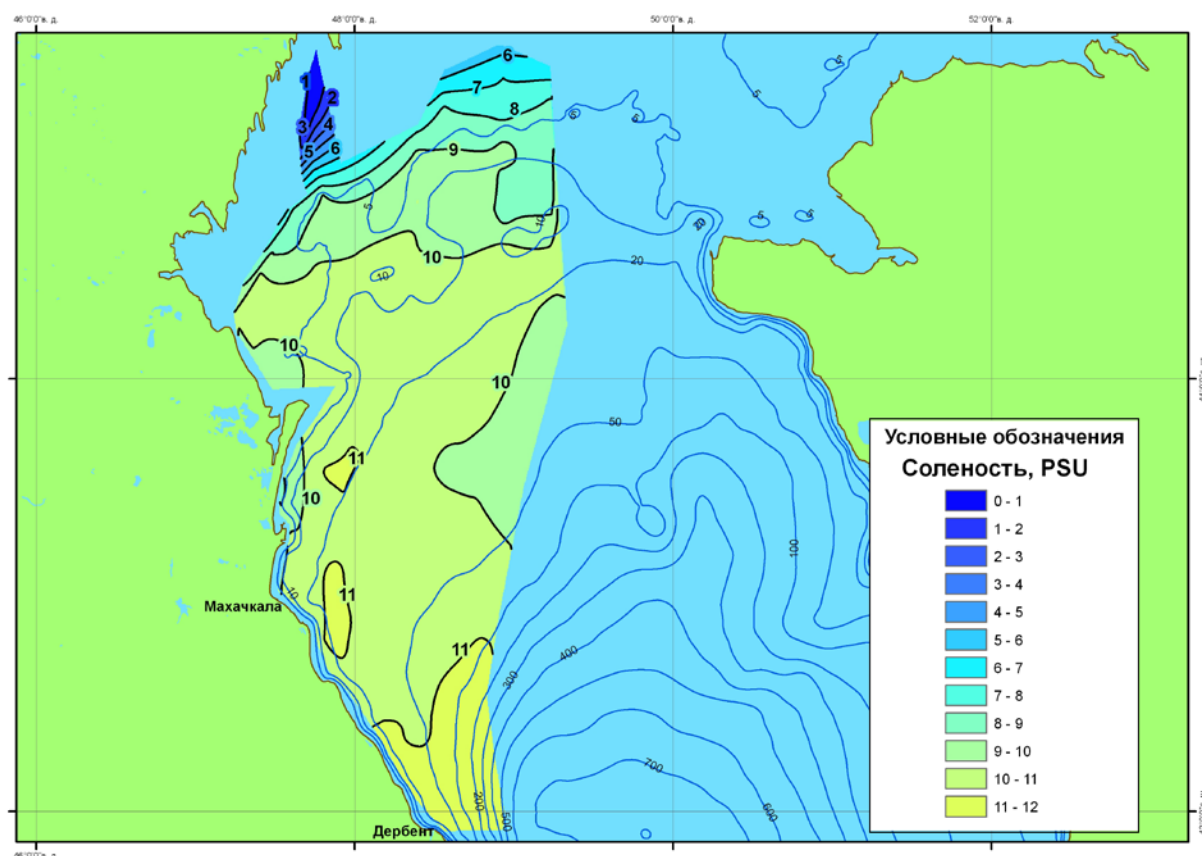


Рисунок – 7. Распределение солености воды (PSU) в поверхностном слое 19-28 июля 2008 г.

В вертикальном распределении солености наличие галоклинов практически совпадало с термоклинном. Градиент в слое скачка солености 0.1-0.2‰ в толще в двух-трех метров, после чего соленость плавно увеличивается.

Разнообразие океанологических и географических особенностей северной части Каспийского моря, полученное как при анализе литературных источников, так и в ходе экспедиционных исследований подтверждает выраженную мозаичность местообитания каспийского тюленя.

3.1. Особенности краниологии каспийского тюленя

3.1 Краниологические характеристики *Pusa caspica* из различных частей Каспийского моря

Анализ промеров черепов тюленей позволил выделить ряд особенностей их морфологии. Для каждого черепа было выполнено 30 промеров, из которых лишь 17 ярко демонстрируют особенности строения.

Так как состояние найденных на берегу погибших животных не позволяло определить их половую принадлежность, то мы рассматривали совокупность особей обоих полов.

Проведенный анализ результатов промеров показал, что ширина затылочной кости у основания мастоидных отростков, слухового барабана, глазницы и ее длина у особей каспийского тюленя из южной части моря больше по сравнению с животными из северной (M-W: $z = -3.6$, $P = 0.0004$; $z = -3.1$, $P = 0.0020$; $z = -3.5$, $P = 0.0005$ и $z = -4.0$, $P = 0.0001$, соответственно). А длина мозговой части до срединной линии крючков крыловидной кости значимо меньше у тюленей из южной части, чем из северной (M-W: $z = 4.0$, $P = 0.0001$).

Для более детального изучения морфологии краниальной части скелета нами дополнительно были проведены парные сравнения результатов промеров "северных" и "южных" черепов.

В результате было установлено, что у каспийских тюленей из южной части моря длина лицевого отдела черепа больше относительно его кондиллобазальной длины, по сравнению с северной (M-W: $z = 3.71$, $p = 0.0002$), составляя в среднем 0.53 ± 0.01 ($n = 7$, $\text{lim } 0.52-0.55$) и 0.51 ± 0.01 ($n = 16$, $\text{lim } 0.49-0.52$), соответственно.

Длина мозговой части черепа относительно кондиллобазальной длины больше у тюленей из северной части Каспия, чем у животных из южной (M-

W: $z = -3.71$, $p = 0.0002$; рис. 8) и в среднем она составила 0.49 ± 0.01 ($n = 16$, $\text{lim } 0.47\text{--}0.52$) и 0.41 ± 0.01 ($n = 7$, $\text{lim } 0.40\text{--}0.42$), соответственно.

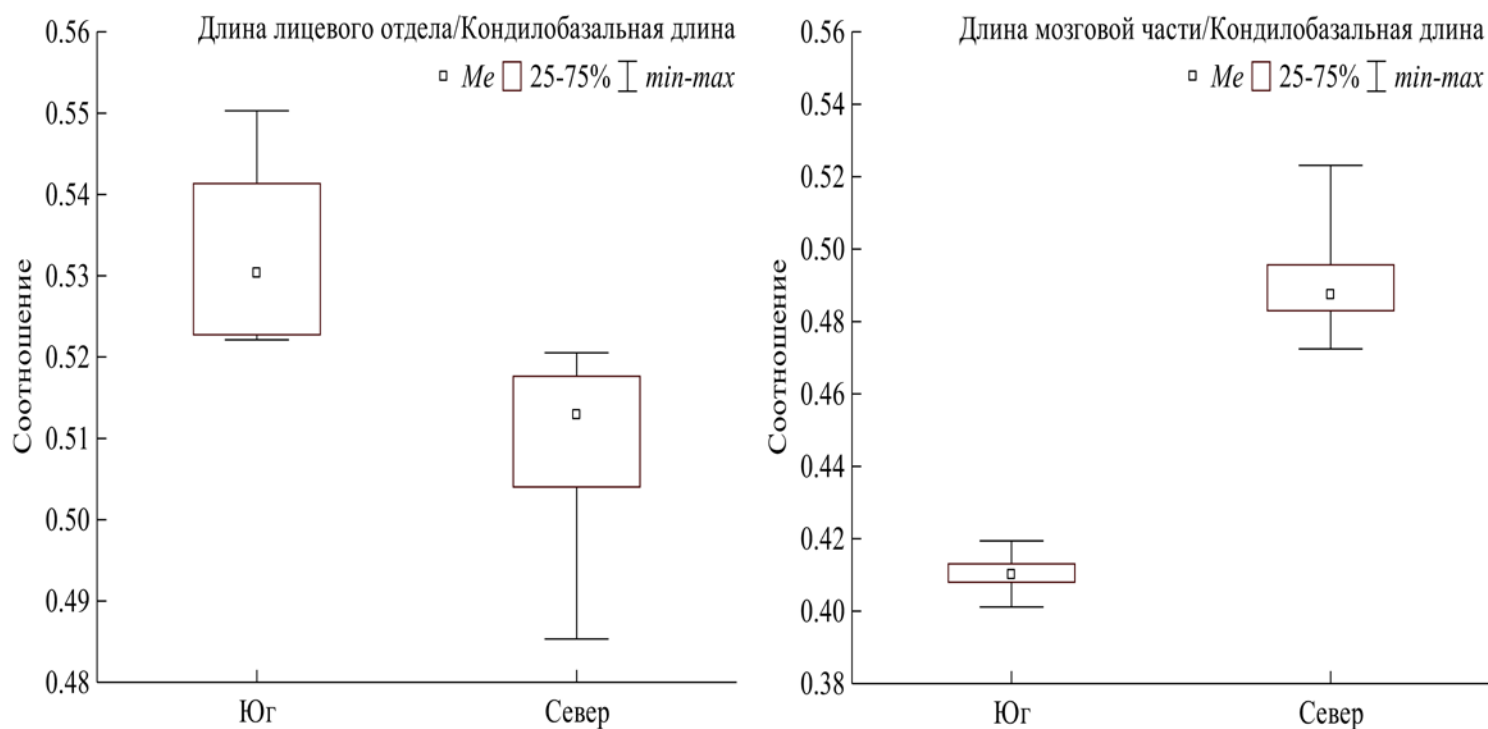


Рисунок 8 – Отношения длины лицевого отдела и мозговой части черепа к его кондилобазальной длине

Отношение ширины роострума у последнего зуба, как и отношение ширины черепа по мастоидным отросткам к мозговой части больше у тюленей Южного Каспия по сравнению с «северными» (M-W: $z = 4.05$ $p = 0,00005$ и $z = 3.81$ $p = 0,0001$; рис. 9), составляя в среднем 0.55 ± 0.02 ($n = 9$, $\text{lim } 0.51\text{--}0.58$), 1.22 ± 0.10 ($n = 9$, $\text{lim } 0.98\text{--}1.31$) и 0.46 ± 0.02 ($n = 16$, $\text{lim } 0.43\text{--}0.50$), 0.96 ± 0.03 ($n = 15$, $\text{lim } 0.91\text{--}1.02$), соответственно. Таким образом, у особей из северной части Каспийского моря мозговая часть черепа длиннее чем у тюленей из южного Каспия, а у южных, в свою очередь, мозговая часть черепа шире, чем у «северных» тюленей.

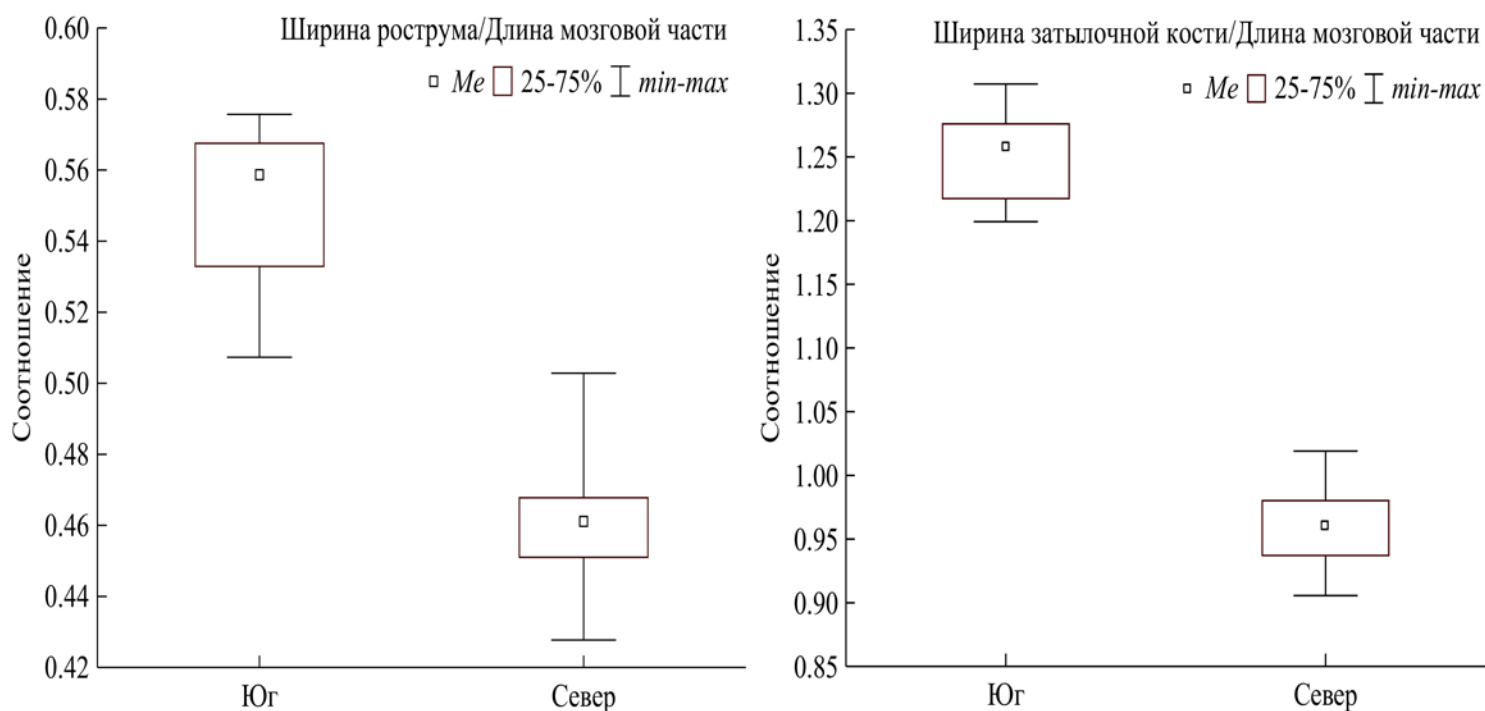


Рисунок 9 – Отношения ширины рострума у последнего зуба и затылочной кости у основания мастоидных отростков к длине мозговой части черепа

Отношение длины мозговой части к длине лицевой части черепа, разграниченных по срединной линии крючков крыловидной кости было меньше у тюленей Южного Каспия (0.83 ± 0.08 ($n = 8$, $\text{lim } 0.74\text{--}0.96$)), чем у животных их северной части моря (0.96 ± 0.04 ($n = 15$, $\text{lim } 0.93\text{--}1.08$)). Отмечено, что наличествует большая относительная длина лицевой части черепов каспийских тюленей из южной части моря (M-W: $z = -3.24$ $p = 0.0012$). Соотношение длин костного нёба и мозговой части черепа демонстрирует меньшую относительную длину данного показателя у тюленей из южной части Каспия по сравнению с ластоногими из северной (M-W: $z = 3.71$ $p = 0.0002$; рис. 10) и в среднем она составила 1.04 ± 0.05 ($n = 7$, $\text{lim } 1.00\text{--}1.13$) и 0.89 ± 0.03 ($n = 16$, $\text{lim } 0.83\text{--}0.95$), соответственно.

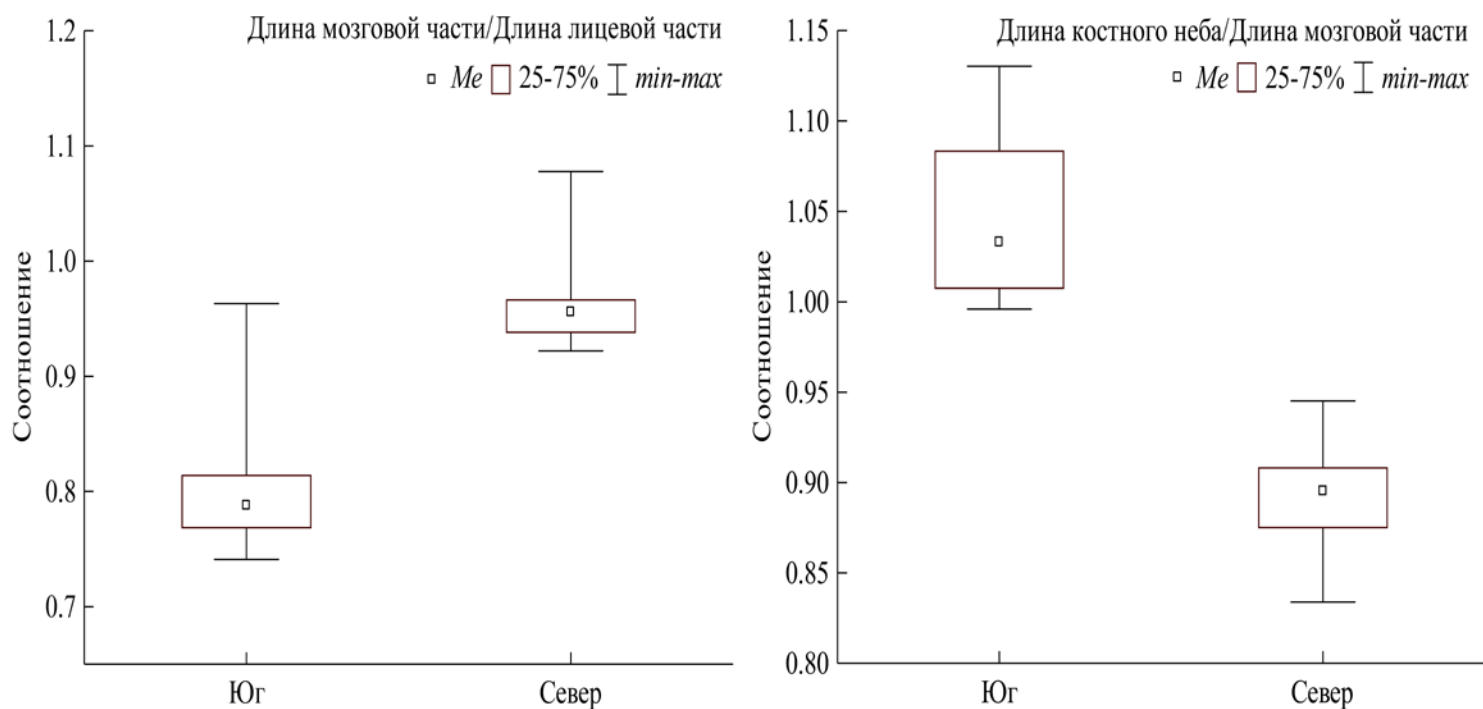


Рисунок 10 – Отношения длины мозговой части черепа и костного неба к мозговой длине черепа

Ширина в скулах (M-W: $z = 3.42$ $p = 0.0006$) и по мыщелкам (M-W: $z = 3.89$ $p = 0.0001$) относительно длины мозговой части больше у тюленей из южной части Каспийского моря (1.19 ± 0.05 ($n = 6$, lim 1.13–1.27) и 0.69 ± 0.04 ($n = 8$, lim 0.65–0.75)), чем из северной (1.00 ± 0.04 ($n = 16$, lim 0.93–1.05) и 0.58 ± 0.02 ($n = 16$, lim 0.53–0.61) (Рис. 11).

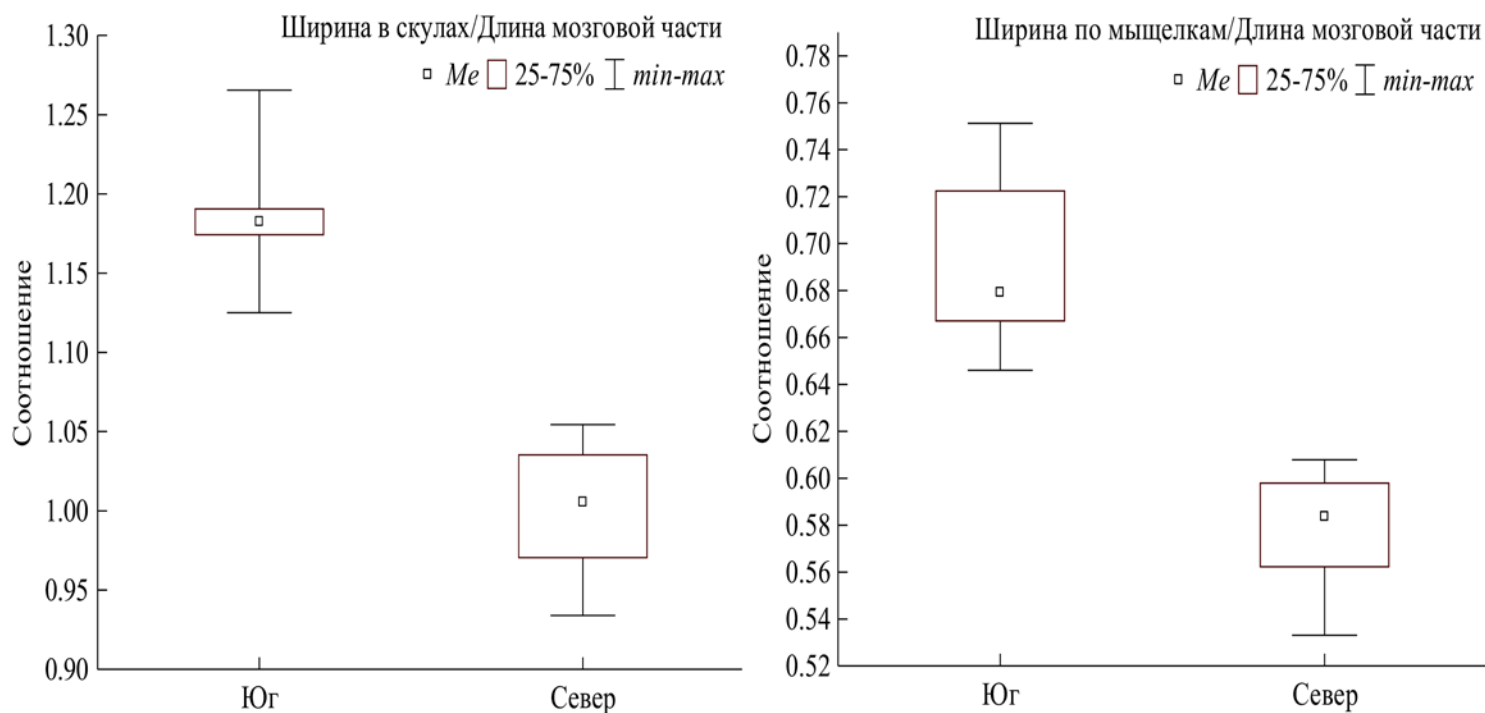


Рисунок 11 – Отношения ширины в скулах и по мыщелкам к длине мозговой части черепа

Завершая этот раздел, следует отметить, анализ соотношений промеров позволил установить, что тюлени северной и южной частей обладают значимыми различиями в форме (размерах) черепов. Так, тюленям из южной части моря характерна короткая и широкая мозговая часть, при более удлиненной лицевой части черепа, по-сравнению с животными из Северного Каспия. Такая методика оценки разнообразия для ластоногих рода *Pusa* применена впервые.

Отличия в форме черепов особей из различных частей ареала выступают в поддержку наличия многообразия условий местообитаний на севере и юге Каспийского моря. Более короткая лицевая часть черепа представляется более удобной при добывании пищи в условиях мелководного Северного Каспия, особенно при добыче ракообразных, бычковых и моллюсков. А удлиненная лицевая и более широкая мозговая

часть черепа, вероятно, адаптированы для обитания и пицедобывания в глубоководных районах Южного Каспия (до 90 м), где в массе обитают пелагические виды сельдевых рыб (кильки), на фоне недоступности ракообразных и моллюсков. Также особое внимание привлекает значимая дисперсия краниологических характеристик тюленей из северной части, по сравнению с черепами тюленей из южного региона Каспийского моря.

3.2 Качественные особенности строения черепов каспийского тюленя.

Не случайно еще в работе В.А. Земского и В.И. Крылова (1982) было отмечено многообразие модификаций затылочной кости черепа тюленей, заднего края костного неба и формы продольных гребней. Материал, используемый в их исследовании, представлен животными из двух предэстуарных областей Северного Каспия (р. Волга, р. Урал). Нами проведен сравнительный анализ полученных данных согласно схеме, предложенной этими авторами.

В ходе сравнительного анализа полученных данных особого внимания заслуживало разнообразие модификаций формы затылочной кости черепа в области заднего отверстия (*foramen lacerum posterius*) и вариаций формы продольных гребней (*crista longitudinalis*) в области лобно-теменных костей. Описываемые изменения форм этих костей представляются наиболее интересными вследствие своей функциональной нагрузки. Выраженность формы продольных гребней отражает загруженность мышц *m. temporalis*, которые крепятся на этих гребнях. Это возможно объяснить наличием у тюленей отличных стратегий пицедобывания при питании различными кормовыми объектами на мелководье и в глубоководных областях ареала. Для питания более жесткими ракообразными и моллюсками требуется более развитая система мышц. Такие условия соответствуют Северному Каспию.

Костные гребни служат местом прикрепления мышц черепа и нижней челюсти, а также шеи и подключичного сочленения. Сами гребни имеют

различную высоту (Табл. 1) и протяженность, вследствие прикрепления различного количества мышечной массы. Причем, более высокие гребни соответствуют третьему варианту *crista longitudinali*, а вариации протяженности связаны с кондилобазальной длиной черепа.

Таблица 1 – Средние значения высоты (в сантиметрах) различных вариантов продольных гребней (*crista longitudinalis*) в области лобно-теменных костей, мм

1 вариант	2 вариант	3 вариант
2,33 ± 0,11	2,29 ± 0,14	2,76 ± 0,15

Нами были выявлены три варианта форм продольных гребней в области лобно-теменных костей. По частоте встречаемости преобладали первый и третий варианты. Если первый - имеет вид относительно прямой линии без каких-либо углов, то второй - имеет углы, хорошо выраженные с двух сторон низких гребней, которые расположены симметрично. Далее, продольные гребни тянутся от углов к носовым костям прямо или под углом. А третий вариант по обеим сторонам высоких и длинных гребней имеет выраженные углы, но они расположены не симметрично (рис. 12).



Рисунок 12 – Варианты формы продольных гребней в области лобно-теменных костей

Модификации формы затылочной кости демонстрируют, что исследованный нами материал относится к двум вариантам из трех,

предложенных В.А. Земским и В.И. Крыловым. Третья модификация отличается от второй тем, что *for. lacerum posterius* заметно врежется в затылочную кость, а во второй модификации *for. lacerum posterius* врежется в затылочную кость незначительно (рис. 13).

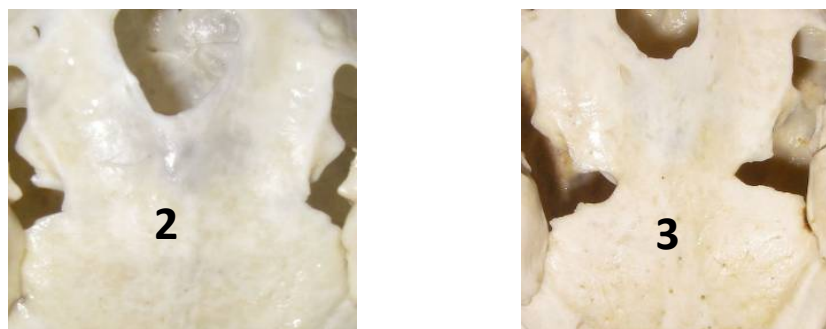


Рисунок 13 – Модификации формы затылочной кости

В результате проведенных исследований было установлено, что вторая модификация затылочной кости совпадает с третьим вариантом продольных гребней в 7 из 16 случаев. Третья модификация затылочной кости совпадает с первым вариантом продольных гребней в 7 из 16 случаев и по одному случаю – с первым и со вторым вариантами продольных гребней.

Исследование, выполненное нами, демонстрирует, что данный материал, по совпадению указанных признаков, сходен с ранее исследованными ластоногими из авандельты р. Урал и отличается от группировки тюленей из авандельты р. Волги, выявленных В.А. Земским и В.И. Крыловым (1982).

Кроме того, выявлены отличительные особенности высоты и формы продольных гребней, а также углов симметрии лобно-теменных костей черепа тюленей. Высокие и протяженные гребни являются необходимой опорой для прикрепления крупных мышц и связок.

Разнообразие географических и океанологических особенностей северной части Каспийского моря формируют выраженную мозаичность местообитания каспийского тюленя. И действительно, многообразие

качественных особенностей строения черепов ластоногих этой части моря, свидетельствует о разнообразии рассмотренного материала, выступая в поддержку его связи с условиями местообитания.

3.3 Исследование внутривидового полиморфизма каспийского тюленя (*Pusa caspica* Gmelin, 1788) на основании изменчивости первичной последовательности фрагмента гена цитохром *b*

Морфологически каспийская и байкальская нерпы рассматриваются как близкие виды к арктической кольчатой нерпе. С биогеографической точки зрения имеется несколько гипотез, объясняющих происхождение каспийского тюленя, кольчатой и байкальской нерп. Большинство из этих гипотез сводятся к монофилетическому происхождению этих видов настоящих тюленей, принадлежащих роду *Pusa* (Чапский, 1955; Davies, 1958; McLaren, 1960; Repenning et al., 1979; Arnason et al., 1995; Koretsky, 2001).

подавляющее большинство исследователей сходятся во мнении, что каспийский тюлень – мономорфный вид, не подразделяющийся на подвиды. Рассмотрение морфометрических параметров тюленей С.И. Огневым (1935), В.Г. Гептнером (1976), А.А. Аристовым и Г.Ф. Барышниковым (2001) достаточных предпосылок для выделения внутри вида субпопуляционных структур не дали. Однако В.А. Земский и В.И. Крылов (1982) предполагают наличие двух субпопуляций (морф) *P. caspica* лишь только в северной части Каспийского моря, которые были описаны ими для дельт рек Волги и Урала.

Для выявления разнообразия популяции *P. caspica* мы посчитали необходимым проведение изыскания современным методом – секвенированием ДНК. В целом молекулярно-генетические исследования настоящих тюленей демонстрируют низкую вариабельность изученных локусов митохондриальной ДНК (мтДНК). Низкий уровень генетического разнообразия может указывать на малую популяционную изменчивость, которая является следствием относительно недавней дивергенции от общего

предка или прохождения популяцией «бутылочного горлышка». С другой стороны, существует очевидная проблема подбора гипервариабельных локусов мтДНК для последующей оценки генетического разнообразия *P. caspica*. Существует ряд генетических маркеров, обычно применимых для исследования генетического разнообразия, цитохром *b* (*cytb*) мтДНК, цитохромоксидаза I и цитохромоксидаза II мтДНК, D-петля мтДНК и Y-хромосома. Такие общепринятые генетические локусы, как цитохромоксидаза I и цитохромоксидаза II митохондриальной ДНК (мтДНК), использованные в подобных исследованиях, по литературным данным, не выявили четкой внутривидовой дифференцировки у представителей рода *Pusa* (Sasaki et al., 2003; Palo, 2003; Palo, Vainola, 2006). Более результативным могло стать исследование вариабельности нуклеотидных последовательностей D-петли каспийского тюленя, как показателя генетической неоднородности популяции, так как D-петля обладает низким уровнем консервативности, и вероятность выявления генетического разнообразия популяции может оказаться выше. Поэтому был осуществлен подбор праймеров для D-петли мтДНК и Y-хромосомы, а также секвенирование этих участков. Анализ вариабельности выбранных маркеров показал, что D-петля мтДНК и Y-хромосома не обладают выраженным разнообразием (Водолажский и др., 2009), поэтому было проведено исследование первичной последовательности гена цитохромма *b*, так как при обязательной консервативности генов, он обладает достаточной изменчивостью (Palo, 2006; Fulton, Strobeck, 2010).

Нами изучен фрагмент гена *cytb* каспийского тюленя длиной 596 п.н. В рамках изученной выборки он имел 18 полиморфных локусов, из которых 12 приходятся на транзиции, а 6 на трансверсии. Несмотря на то, что выборка была ограничена по размеру и территории, гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие показало высокие значения, характерные для популяций, обладающих большим ареалом и достаточной численностью (Табл. 2).

Таблица 2 – Список использованных в филогенетическом анализе последовательностей от представителей рода *Pusa*

Таксон	Номера последовательностей в Генбанке
<i>Pusa caspica</i>	KP764804–KP764808, AM181033, AY424648, GU167295, AY140978
<i>Pusa sibirica</i>	AM181034, AM181035, NC008432, AY140977
<i>Pusa hispida</i>	AY140976, X82304, NC008433, AM181036

В международной базе данных GenBank к началу 2015 года находилась информация по 3 нуклеотидным последовательностям генетического локуса цитохрома *b* мтДНК *P. caspica*, что свидетельствует о недостаточном внимании к изучению внутривидового полиморфизма с использованием молекулярно-генетических маркеров. Проведение внутривидового сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей генетического локуса цитохрома *b* мтДНК может восполнить пробел в оценке степени полиморфизма каспийского тюленя.

Наши данные дополняют филогенетические реконструкции, полученные ранее, по данным митохондриальных локусов (Palo 2006; Fulton, Strobeck, 2010), значительно не изменяя топологию ветвей полученных этими исследователями. При этом реконструкции, полученные с использованием различных алгоритмов, имеют схожую картину и подтверждают монофилетичность рода *Pusa*, объединяющего три вида – кольчатую нерпу *P. hispida*, байкальскую нерпу *P. sibirica* и каспийского тюленя *P. caspica*. Причем первые два вида имеют большее сходство, а каспийский тюлень занимает дистальные ветви на дереве *Phocidae* (рис. 13). Анализ филогенетического древа трибы *Phocini*, также подтверждает генетическую

неоднородность ластоного Каспия, опираясь на высокие значения бутстреп-индексов в узлах кладограммы (92) с выделением нескольких ветвей.

При этом обращает на себя внимание тот факт, что, несмотря на островной характер обитания популяции, каспийский тюлень имеет довольно сложную внутривидовую филогенетическую структуру. Такая ситуация может свидетельствовать о дифференцировке популяции *P. caspica* на отдельные, географически удаленные, группировки. В пользу этого, в частности, свидетельствуют результаты краниологических исследований каспийских тюленей северной части Каспийского моря, выполненные В.А. Земским и В.И. Крыловым (1982), которые на основании редких типов качественных признаков в строении черепа ластоногих предполагают существование отдельных группировок (морф), соответствующих дельтам рек Урал и Волга, на уровне субпопуляций.

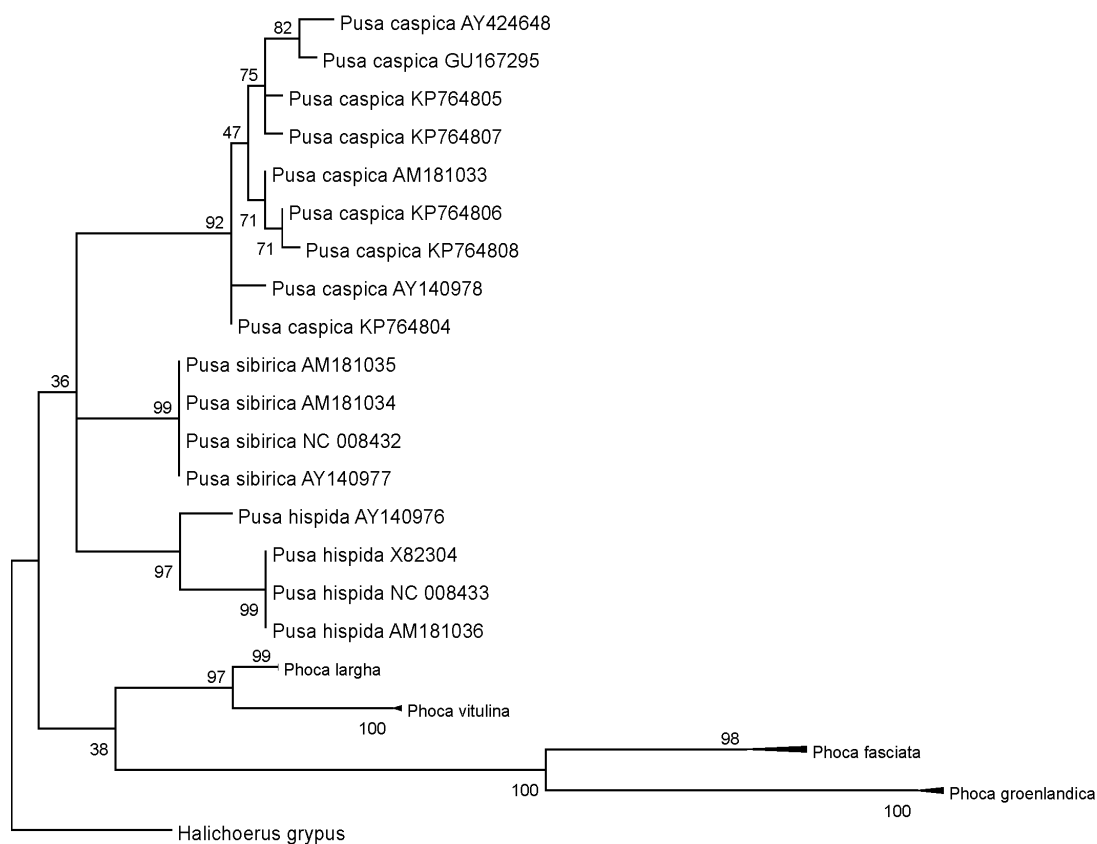


Рисунок 14 – ML-филогенетическое древо родственных отношений трибы Phocini

Таблица 3. Параметры генетического разнообразия, рассчитанные по нуклеотидной последовательности фрагмента гена *cutb* в пределах выборки *Pusa caspica*

Параметры генетического разнообразия общей выборки <i>Pusa caspica</i>	
Количество исследованных экземпляров (последовательностей)	9
Количество гаплотипов (отличающихся последовательностей)	9
Общее количество локусов (нуклеотидов) в последовательностях	567
Количество полиморфных локусов	13
Средняя ожидаемая гетерозиготность по полиморфным локусам \pm среднее квадратическое отклонение	0.32479 ± 0.12297
Средняя ожидаемая гетерозиготность по всем локусам \pm среднее квадратическое отклонение	0.00745 ± 0.05206
Генное разнообразие (гаплотипическое разнообразие, <i>gene diversity</i>), $H \pm$ среднее квадратическое отклонение	1.0000 ± 0.0524
Среднее генное разнообразие по всем локусам (нуклеотидное разнообразие, <i>average gene diversity over loci</i>), $\pi \pm$ среднее квадратическое отклонение	0.007447 ± 0.004585
Среднее число аллелей (замен) на локус \pm среднее квадратическое отклонение	1.023 ± 0.150

Изученный фрагмент гена *cutb* каспийского тюленя длиной 567 п.н. был достаточно изменчив. В рамках изученной выборки он имел 13 полиморфных локусов. Из которых 11 приходятся на транзиции, а 2 на трансверсии. Обращают на себя внимание и довольно высокие показатели гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, характерные для популяций, обладающих большим ареалом и достаточной численностью, а также выраженным генетическим и биологическим разнообразием (Табл. 3).

Ранее генетическое разнообразие каспийского тюленя оценивалось по полиморфизму длин рестрикционных фрагментов мт-ДНК (Sasaki et al. 2003). На основании этого материала авторами были получены данные,

демонстрирующие нуклеотидное разнообразие на уровне 0.0011, а гаплотипическое разнообразие 0.722 (Табл. 3). Отметим, что авторы анализировали довольно обширную выборку ($n=94$) из удаленных частей Каспийского моря. На основании этого, Х. Сасаки с соавторами сделали вывод об отсутствии генетической неоднородности у каспийского тюленя, обосновывая это островным характером существования вида. Несомненно, практически семикратное различие в величине нуклеотидного разнообразия, полученного упомянутыми исследователями и представленными в нашем исследовании, требует объяснения. На наш взгляд, это может быть связано с выбором праймеров для RFLP-анализа, проведенного Х. Сасаки с соавторами. Полученные нами данные в большей степени отражают реальную картину генетической изменчивости *P. caspica*, т.к. анализ первичной изменчивости ДНК менее зависим от выбора праймеров, чем RFLP-анализ.

Популяция каспийского тюленя, несмотря на «островной» характер обитания, обладает высоким уровнем генетического и краниологического разнообразия и имеет развитую внутривидовую филогенетическую структуру. В условиях резкого снижения численности популяции этого вида и придания ему природоохранного статуса весьма перспективно продолжение исследований филогеографии и генетического разнообразия *P. caspica* с использованием различных маркёров на всей акватории Каспийского моря. Для получения точного популяционного статуса и более полной характеристики популяционной структуры необходимо комплексное исследование этих ластоногих. Но уже сейчас ясно, что представление о единстве популяции каспийского тюленя подвержено сомнению.

3.4 Результаты оценки факторов воздействия на популяцию с использованием опросного метода сбора данных

Так как единственный представитель ластоногих Каспия распространен по всей акватории, а степень антропогенного воздействия выражена не однородно, то важно использовать дифференциальный подход как для изучения, так и планирования, совершенствованию мер охраны тюленей, обитающих в северной и южной частях моря.

На основании литературных и собственных данных проведено ранжирование факторов воздействия на тюленей, обитающих в северной и южной частях Каспийского моря.

Рядом специалистов выполнены мониторинговые исследования морфофункционального состояния особей каспийского тюленя северной и центральной части Каспийского моря. В результате выяснено, что ластоногие этих частей моря подвержены поражению некоторыми видами гельминтов, ткани отловленных животных содержат загрязняющие вещества, отмечено развитие патологических состояний на фоне вирусных заболеваний (Хураськин, 1990, 1992; Захарова, 2001, 2003; Мязяки и др. 2002; Володина, 2013).

Направленный промышленный промысел ластоногих на Каспии сейчас не ведется. Экспертная комиссия государственной экологической экспертизы считает обоснованной величину общий допустимый улов (ОДУ) каспийского тюленя в 2014 г. в размере 6000 тысяч голов. В действующем приказе Федеральной службы по надзору в сфере природопользования, указано, что после 2008 года фактическое изъятие находится на минимальном уровне. В 2009-2011 годах промысловые суда по организационно-техническим причинам не выходили на добычу каспийского тюленя. На сегодняшний день эти суда типа «Тюлень» пришли в полную непригодность для работы во льдах Северного Каспия. В течение 2012 г. было добыто всего лишь 22

животных в научных целях. Таким образом, промысел сейчас не оказывает серьезного влияния на численность каспийского тюленя (Приказ ..., 2014).

Другим негативным фактором является судоходная деятельность ледоколов в период деторождения тюленей на севере Каспия. Прохождение ледоколов в этот значимый период времени создает вероятность спугивания самок, уход их в воду, случайное попадание в образующиеся полыньи бельков, еще неготовых к жизни в этих условиях, попадание бельков под носовую часть корабля (Harkonen et al., 2008, Wilson et al., 2008). С другой стороны прохождение ледоколов через сплошные поля льда создает разводья и полыньи, удобные к использованию животными на ледовых залежках (Harkonen et al., 2008), поэтому влияние судоходной деятельности в зимний период крайне неоднозначно.

Влияние неучтенного изъятия (незаконная добыча и запутывание тюленей в браконьерских сетях) на половозрелую часть популяции в российской части ареала оценивается ФГУП «КаспНИРХ» как незначительное, поскольку 90% изымаемых животных составляют молодые особи на первом году жизни (Приказ ..., 2014).

После проведения опросов местного населения побережья Дагестана, причастного к лову Осетровых, получена численная оценка ущерба, наносимого популяции каспийского тюленя при нелегальной добыче осетровых, лов которых возможен только в Северном Каспии. Оценки величины прилова, полученные в нашем исследовании, сравнимы с показателями, которые считаются критическими для существования других близких видов ластоногих или мелких китообразных (Ranta et al., 1996; Rojas-Bracho et al., 2006).

Из результатов анализа проведенных опросов следует, что минимальный документированный случайный лов тюленей в 2008-2009 гг. составил 1215 особей. Это составляет около 1,2% от общей популяции каспийского тюленя, которая по экспертным оценкам на 2005 г. составляла

приблизительно в 104 000 особей (Harkonen et al., 2008; Harkonen et al., 2012). Учитывая то, что мы определили минимальный коэффициент прилова, полученный всего по 31 занятой на нелегальном рыбном промысле байде (местный тип малого моторного судна), специализированной на лове осетровых в 2008-2009 гг., истинная численность половозрелых тюленей, случайно попавших в нелегальные орудия лова на севере Каспийского моря, будет значительно выше этого минимального значения. Эксперты из силовых структур отмечают снижение численности браконьерских байд, выходящих на незаконный промысел, и оценивали ее в 2009 г. не менее чем в 200 судов (катеров).

Нами была проведена оценка смертности, связанной с промыслом и приловом, с использованием индекса потенциального биологического изъятия (ПБИ) (Potential Biological Removal; (PBR)) (Wade, 1998). Неистощимый промысел каспийского тюленя можно рассчитать на основе $PBR = N_{\min} \times 0.5 R_{\max} \times RF$ (Wade, 1998), с использованием минимальной популяционной оценки за 2005 г. ($N_{\min} = 104\ 000$, максимальный уровень чистой продуктивности (R_{\max}) равен 0.12 (типичное значение для мелких ластоногих, а коэффициент восстановления (RF) равен 0.5 (Wade, 1998)). Это дает оценку 3187 бельков в год, что ниже разрешенной в то время промысловой квоты (6000 особей). Но, учитывая, что исследование охватило лишь малую часть общего промыслового усилия, общий ежегодный прилов может превышать эту величину в несколько раз.

Если исходить из оценки влияния факторов по силе действия, оказывается, что запутывание в сетях приводит ластоногих к гибели, так как они не имеют возможности дышать. Таким образом, несмотря на существующие отрицательные воздействия на каспийского тюленя наиболее серьезную угрозу на сегодня представляет случайный прилов животных рыболовными сетями для крупных видов рыб.

Действие указанных факторов на всей акватории моря неодинаково. Рыболовственные усилия сосредоточены в северной части Каспийского моря, здесь же был сосредоточен промысел тюленя. На севере водоема зимний период сопровождается отрицательными температурами и образованием льдов, а на юге этого нет. Не одинаково и количество островов на севере, центральной части и юге моря. Браконьерство тюленей отмечается и на иранской акватории (личное сообщение Амира Шарazi).

Оптимизации охранных мероприятия возможна при создании особых охраняемых природных территорий (ООПТ) с введением заповедного режима на территориях, благоприятных для залегания тюленей. Результаты морских наблюдений 2008 года, авианаблюдений 2011, 2012 года, собранные в составе международной научно-исследовательской группы в зимний и весенний период, а также опросные данные, дают возможность предлагать в качестве таких мест в нашей стране о-ва Малый Жемчужный и Чечень. Остров Малый Жемчужный и сейчас является местом для залегания тюленей в безледовый период, остров Чечень ранее был таким, но возросший фактор беспокойства в результате антропогенной деятельности сделал его сейчас непригодным для ластоногих.

Естественное разнообразие частей Каспийского моря выступает основным фактором формирования внутрипопуляционных морф. Наибольшее разнообразие каспийского тюленя, судя по морфо-генетическим характеристикам, выражено в северной части моря, гетерогенной по океанологическим, географическим и климатическим показателям, что существенно отличает ее от других акваторий. Основные результаты и их обсуждение не противоречит, а частично подтверждает высказанную ранее гипотезу (Земский, Крылов, 1982) о возможности существования северного и южного морфотипов, в силу различий океанологии и экологии местообитаний. Следует также отметить, что полученные данные и их обсуждение указывают на необходимость учета не только численности

популяции каспийского тюленя, но и оценивания ее морфо-генетического разнообразия. Это необходимо для гарантированного решения задач по эффективному воспроизводству каспийского тюленя с сохранением генетического разнообразия его популяции для чего требуется использовать все пути, включая принятие решений по организации особо охраняемых территорий и по созданию заповедных зон в Северном Каспии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная в работе модификация методики оценки по морфогенетическим характеристикам внутривидового разнообразия популяции каспийского тюленя, позволила выявить новые, ранее неизвестные данные о разнообразии популяции морских млекопитающих, обитающих на замкнутой акватории Каспийского моря (рис. 14). Наибольшим разнообразием морфологических признаков отличаются характеристики головной части скелета тюленей.



Рисунок 15 – Максимальный разлив (красная линия) и минимальное сокращение (голубая линия) водной поверхности по Т.А. Яниной (2012)

Существуют несколько теорий о происхождении тюленей Каспийского моря, но на современном этапе развития науки подобные проблемы решаются при помощи методов генетики. На что и были направлены усилия большинства исследований по происхождению и генетике тюленей рода *Pusa*, в то время когда очевидная проблема разнообразия вида оставалась не решенной. Для исследования полиморфизма подобран молекулярно-генетический маркер – цитохром *b*. Изучение которого выявило неоднородность популяции *P. caspica* с возможностью выделения нескольких филетических ветвей.

Из-за катастрофического сокращения численности каспийского тюленя и постоянного внимания со стороны природоохранных органов важно продолжение исследований генетического разнообразия *P. caspica* на всей акватории Каспийского моря. Исследование популяционной структуры тюленей северной части стало основой для дальнейшего комплексного морфогенетического исследования этих ластоногих Северного и Южного Каспия. Из проведенного анализа генетического разнообразия уже сейчас ясно, что представление о популяции каспийского тюленя без выделения субпопуляционных структур не верно.

И наконец, о факторах, влияющих на численность популяции каспийского тюленя. Несомненно его популяция подвергается различным воздействиям, как природного, так и антропогенного характера. Но несомненно огромную силу, влияющую на тюленя и его численность, приобрела хозяйственная деятельность человека. В этом смысле возросло влияние случайного попадания животных в сети для крупных видов рыб. И сейчас без фактической промысловой деятельности такой случайный прилов является главным фактором, элиминирующим особей из популяции. Причем, выражена незаконная ловля осетровых только в северной части моря.

Поэтому оптимизации охранных мероприятия возможна при учете не только контроля численности, но и популяционного разнообразия

каспийского тюленя современными морфо-генетическими методами, а также посредством создания особых охраняемых природных территорий с введением заповедного режима на благоприятных для использования тюленем мест. Полученные данные дают возможность предлагать в качестве таких участков в нашей стране о-ва Малый Жемчужный и Чечень.

ВЫВОДЫ

1. Модифицирована и использована методика оценки показателей популяционного разнообразия тюленей Каспийского моря, в основу которой положен контроль краниологических характеристик животных, а также устойчивых генетических маркеров (цитохром *b*).
2. Выявлены морфологические различия краниометрических характеристик тюленей из северного и южного районов Каспия. Наибольшее популяционное разнообразие свойственно тюленям северной части Каспийского моря, которая отличается широким спектром абиотических факторов среды, оказывающих значительное влияние на биоту региона.
3. В ходе молекулярно-генетического анализа было установлено, что тюленям из северного Каспия свойственен полиморфизм гена цитохрома *b*, что проявляется в дифференциации двух основных филогенетических линий, а также во множестве дополнительных линий, характеризующих разнообразие генотипа популяции данного вида ластоногих. Совокупность обнаруженных признаков служит генетическим подтверждением наличия разнообразия популяции каспийского тюленя на севере Каспийского моря.
4. Использование морфо-генетической методики контроля разнообразия популяции тюленей позволяет выйти на современный уровень учета и паспортизации каспийского тюленя как вида. Учет численности и оценка многообразия вида необходимы для уточнения негативного

давления случайного прилова и сокращения кормовой базы на популяцию.

5. Прилов половозрелых тюленей при проведении незаконного лова осетровых в Каспийском море является основным регулярным фактором негативного антропогенного воздействия на популяцию. Показана необходимость создания особо охраняемых природных территорий с введением заповедного режима на островах Малый Жемчужный и Чечень.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Аверков, И. И. Тюлений промысел в Каспийско-Волжском районе / И. И. Аверков // Вестник рыбопромышленности. – 1914. – №. 6–7. – С. 172–197.
2. Аристов, А. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие / А. А. Аристов, Г. Ф. Барышников. – СПб: СПбГУ, 2001. – 560 с.
3. Атлас климатических изменений в больших экосистемах Северного полушария (1878–2013). Регион 1. Моря Восточной Арктики. Регион 2. Черное, Азовское и Каспийское моря / Г. Г. Матишов, С. В. Бердников, А. П. Жичкин, Макаревич, С. Л. Дженюк, В. В. Кулыгин, Н. А. Яицкая, В. В. Поважный, И. В. Шевердяев, С. В. Кумпан, И. А. Третьякова, А. Е. Цыганкова. – Ростов н/Д: Издательство ЮНЦ РАН, 2014. – 256 с.
4. Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. – М.: ГУНиО, 1980. – 184 с.
5. Бабушина, Е. С. Подводная и воздушная аудиограммы каспийского тюленя / Е. С. Бабушина // Морские млекопитающие. – М.: ВНИРО, 1990. – С. 7-9.
6. Бадамшин, Б. И. Некоторые новые данные о биологии каспийского тюленя во льдах / Б. И. Бадамшин // Рыбное хозяйство. – 1949. – № 3. – С. 30-37.
7. Бадамшин, Б. И. О питании каспийского тюленя / Б. И. Бадамшин // Труды Волго-Касп. научной рыбохозяйственной станции. – 1948. – Т. X. – С. 129–135.
8. Бадамшин, Б. И. Биология и промысел каспийского тюленя / Б. И. Бадамшин // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование.

– Алма-Ата: Изд-во Наука казахской ССР, 1966. – С. 94–124.

9. Бадамшин, Б. И. Численность и промысловые запасы каспийского тюленя / Б. И. Бадамшин // Морские млекопитающие. – М.: Изд-во «Наука», 1969. – С. 261–267.

10. Бер, К. М. Исследования о состоянии рыболовства в России. Т. II. / К. М. Бер. – СПб, 1860. – 215 с.

11. Берг, Л. С. О происхождении северных элементов в фауне Каспия / Л. С. Берг // Докл. АН СССР. – 1928. – С. 107–112.

12. Бородин, Н. Уральское казачье войско. Т. I. / Н. Бородин. – Уральск, 1891. – 28 с.

13. Бухарицин, П. И. Особенности ледовых условий на нижней Волге и Северном Каспии в умеренную зиму 2006 года / Бухарицин, П. И. // Труды междунар. науч. конфер. «Экстремальные гидрологические события в Арало-Каспийском регионе». (19-20 октября 2006 г., Москва). – М., 2006. – С. 29-33.

14. Бычков, В. А. Распределение каспийского тюленя на островах Ю. Каспия и перспективы организации островного заповедника / В. А. Бычков, В. И. Крылов, Т. Ю. Вишневская // Вопросы обоснования размещения охраняемых природных территории. – М., 1985. – С. 29–39.

15. Варпаховский, Н. Необходимость исследования каспийского тюленя / Н. Варпаховский // Рыбное дело. – 1891. – № 2. – С. 21-22.

16. Веревкин, М. В. Взаимоотношение тюленей и рыбного промысла на территории Ленинградской области / М. В. Веревкин, И. С. Труханова, Т. Сиппиля // Морские млекопитающие Голарктики: Сб. научных трудов по материалам пятой международной конференции (14–18 октября 2008 г., Одесса, Украина). – Одесса: Изд-во «Астропринт», 2008. – С. 562–565.

17. Водолажский, Д. И. Перспективы изучения популяции каспийского тюленя молекулярно-генетическими методами / Д. И. Водолажский, Е. П. Олейников, А. А. Кондаков // Материалы «Молодёжной экологической конференции – 2009». – Ростов н/Д, 2009. – С. 25–26.

18. Володина, В. В. Изменения некоторых отделов пищеварительного тракта каспийского тюленя (*Phoca caspica*) / В. В. Володина, М. П. Грушко, Н. Н. Федорова // Естественные науки. Экспериментальная физиология, морфология и медицина. – 2013. – Т. 44. – № 3. – С. 92–96.
19. Гаджиев, Д. В. Стадийность дифференцировки скелета каспийского тюленя / Д. В. Гаджиев // Морские млекопитающие. – М., 1978. С. 73-74.
20. Гаджиев, В. Д. Морфология зубного аппарата ластоногих / В. Д. Гаджиев, Т. М. Эйбатов. – Баку: Изд-во «Эльм», 1995. – 173 с.
21. Геджадзе, Г. Ш. Возрастные особенности образования навыков у каспийских тюленей / Г. Ш. Геджадзе, Я. И. Бдизнюк // Морские млекопитающие. – 1978. – С. 83.
22. Гептнер, В. Г. Морские млекопитающие Советского Союза. Т. 2. / В. Г. Гептнер. – М.: Изд-во «Высшая школа», 1976. – 717 с.
23. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т.6. / Под редакцией канд. геогр. наук Ф. С. Терзиева, д-ра геогр. наук Л. Н. Косарева, канд. геогр. наук А. Л. Керимова. – Санкт-Петербург: Изд-во «Гидрометеоиздат», 1992. – 359 с.
24. Гилевич, С. А. К методике изучения ростовых слоев в зубах и кости некоторых ластоногих / С. А. Гилевич, О. В. Нечаева, С. К. Матишева // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. – С. 110-111.
25. Гилл, А. Е. Динамика Атмосферы и океана. В 2-х т. Пер. с англ. / А. Е. Гилл. – М.: Изд-во «Мир», 1986. – 811 с.
26. Гланц, С. Медико-биологическая статистика / С. Гланц. – М.: Изд-во «Практика», 1998. – 459 с.
27. Глотов, Н. В. Биометрия / Н. В. Глотов, Л. А. Животовский, Н. В. Хованов, Н. И. Хромов-Борисов. – Л.: ЛГУ, 1982. – 263 с.

28. Гримм, О. А. Вопрос о каспийском тюлене / О. А. Гримм // Вестник рыбопромышленности. – 1907. – № 4. – С. 203–205.

29. Гришина, А. А. Материалы по изучению питания каспийского тюленя в условиях эксперимента / А. А. Гришина, Л. С. Хураськин, В. Д. Румянцев, М. К. Юсупов // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих: Тез. докл. VIII Всесоюзного совещания (5–8 сентября 1982 г., Астрахань). – Астрахань, 1982. – С. 94–96.

30. Гуляева, Е. П. Закономерности строения и функционирования молочных желез морских млекопитающих / Е. П. Гуляева, Т. А. Камардина, Д. А. Кузьмин, А. А. Молчанов, В. И. Шерешков // Морские млекопитающие. – М.: ВНИРО, 1990. – С. 83-84.

31. Данилевский, Н. Я. Описание Уральского рыболовства. Исследования о состоянии рыболовства в России. Т. III / Н. Я. Данилевский. – СПб, 1860. – С. 86-87.

32. Дергачев, П. О. К оценке морфофункционального состояния приплода каспийского тюленя / П. О. Дергачев // Изучение, охрана и использование морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. – С. 119.

33. Джиллер, П. Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер. – М.: Изд-во «Мир», 1988. – 184 с.

34. Дмитриева, Л. Сезонные перемещения и места обитания каспийского тюленя / Л. Дмитриева, М. Байкуманов, Т. Байкуманов, Е. Касымбеков, Б. Исмагамбетов, С. Калдыбаев, К. Карамендин, Э. Казымбеков, А. Кудурманов, М. Веревкин, С. Вилсон, С. Гудман // Морские млекопитающие голарктики. Сборник тезисов. (22-27 сентября 2014, Санкт-Петербург). – РОО «Совет по морским млекопитающим», 2014. – С. 26-27.

35. Добровольский, А. Д. Моря СССР / А. Д. Добровольский, Б. С. Залогин. – М.: Изд-во МГУ, 1982. – 192 с.

36. Дорофеев, С. В. Каспийский тюлень и его промысел /

С. В. Дорофеев, С. Ю. Фрейман // Труды Института рыбного хозяйства. – 1928. – Т. 3. – Вып. 3. – С. 1–117.

37. Дорофеев, С. В. Биологическое обоснование сроков зимнего промысла каспийского тюленя / С. В. Дорофеев // Информационный сборник ВНИРО. – 1958. – № 2. – С. 72–75.

38. Дорофеев, С. В. Влияние ледовых условий на поведение гренландского тюленя / С. В. Дорофеев // Зоологический журнал. – 1939. – Т. 18. – Вып. 5. – С. 748–761.

39. Евсеева, Л. С. Влагооборот. Каспийское море / Л. С. Евсеева. – М.: МГУ, 1969. – С. 88–106.

40. Евсеева, Л. С. Влияние испарения с поверхности Каспийского моря на атмосферные осадки Ленкорани / Л. С. Евсеева // Проблемы речного стока. – М.: МГУ, 1968. – С. 61–71.

41. Ерохин, П. И. Численность каспийского тюленя в Туркменском секторе Каспийского моря / Ерохин, П. И. // Проблемы освоения пустынь. – 2011. – С.58.

42. Захарова, Н. А. Каспийский тюлень как вершина трофических цепей экосистемы Каспийского моря / Н. А. Захарова, Л. С. Хураськин // Проблемы изучения и рационального использования природных ресурсов моря: Материалы международной конференции, посвященной 100-летию Е. Н. Казанчеева. – Астрахань: изд-во КаспНИРХ, 2001. – С. 92-94.

43. Захарова, Н. А. Уровень накопления и влияния ряда токсикантов на состояние популяции каспийского тюленя: Автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.00.32. – Астрахань, 2003. – 21 с.

44. Земский, В. А. О внутривидовой структуре каспийского тюленя / В. А. Земский, В. И. Крылов // Морские млекопитающие. – М. ВНИРО, 1982. – С. 71-83.

45. Каргаполов, В. Н. Строение костей посткраниального скелета

новорожденного каспийского тюленя / В. Н. Каргаполов // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. – С. 175–176.

46. Карелин, Г. С. О тюленьем промысле в северной части Каспийского моря и особенных выгодах, которые могли проистечь от оною для войска Уральскаго / Г. С. Карелин. – СПб, 1883. – 98 с.

47. Каспийское море: Гидрология и гидрохимия / Ред.: С. С. Байдин, А. Н. Косарев. – М.: Изд-во «Наука», 1986. – 261 с.

48. Кирпичников А. А. О происхождении каспийскаго тюленя / А. А. Кирпичников // Бюллетень московскаго общества испытателей природы. – изд-во МГУ, 1964. – С. 136-139.

49. Киселевич, К. А. Экскурсия в залив Цесаревича (Мертвый Култук) / К. А. Киселевич // Труды ихтиологической лаборатории Управления Каспийско-Волжских рыбных и тюленьих промыслов. – 1914. – Т. 3. – Вып. 5. – С. 22-27

50. Клевезаль, Г. А. Метки в дентине зубов китообразных, связанные с размножением / Г. А. Клевезаль // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих: Тезисы докладов VIII Всесоюзного совещания (5–8 сентября 1982 г., Астрахань). – Астрахань, 1982. – С. 161–162.

51. Клевезаль, Г. А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих / Г. А. Клевезаль. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 283 с.

52. Клейненберг, С. Е. Млекопитающие Чёрного и Азовскаго морей / С. Е. Клейненберг. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1956. – 288 с.

53. Книпович, Н. М. Гидрологическая исследования в Каспийском море в 1914-1915 гг. / Н. М. Книпович // Труды Каспийской экспедиции 1914-1915 гг. – Петербург, 1921. – С. 648 – 666.

54. Книпович, Н. М. Каспийское море и его промыслы / Н. М. Книпович. – Берлин: ГИЗ РСФСР, 1923. – 87 с.
55. Комплексные гидрометеорологические атласы Каспийского и Аральского морей / Ред. В. С. Самойленко. – Л.: Изд-во «Гидрометеиздат», 1963. – 169 с.
56. Косарев, А. Н. Основные физико-географические сведения. / А. Н. Косарев, О. К. Леонтьев // Каспийское море. – М.: Изд-во МГУ, 1969. – С. 5–16.
57. Косарев, А. Н. Гидрология Каспийского и Аральского морей / А. Н. Косарев. – М.: Изд-во МГУ, 1975. – 272 с.
58. Косарев, А. Н. Гидрология и экология Черного и Каспийского морей / А. Н. Косарев, В. С. Тужилкин, З. Х. Даниялова, В. С. Архипкин География, общество, окружающая среда– М.: Изд. дом Городец, 2004. – Т. 6. – С. 218 – 288.
59. Кошинский, С. Д. Режимные характеристики сильных ветров на морях Советского Союза. Каспийское море / С. Д. Кошинский. – Л.: Изд-во «Гидрометеиздат», 1975. – 412 с.
60. Крушинская, Н. Л. Поведение морских млекопитающих / Н. Л. Крушинская, Т. Ю. Лисицына. – М.: Изд-во «Наука», 1983. – 336 с.
61. Крылов, В. И. К биологии каспийского тюленя *Pusa caspica* Gmelin, 1788 / В. И. Крылов // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1976. – Т. 81. – № 1. – С 15-27.
62. Крылов, В. И. Результаты исследования 1977 г. биологии каспийского тюленя в период размножения / В. И. Крылов, Л. С. Хураськин, М. К. Юсупов // Морские млекопитающие. М., 1978. – С. 172-174.
63. Крылов, В. И. Возрастно-половой состав скоплений каспийского тюленя в авандельте Урала осенью 1978 г. / В. И. Крылов // Морские млекопитающие. М.: ВНИРО, 1982. – С. 122–136.

64. Крылов, В. И. К оценке влияния каспийского тюленя (*Pusa caspica*) на популяции рыб / В. И. Крылов // Зоологический журнал. – 1983. – Т. LXII. – Вып. 6. – С. 930–936.
65. Крылов, В. И. Каспийский тюлень и его численность. Морские млекопитающие / В. И. Крылов. – М.: Изд-во «Наука», 1984. – С. 176–268.
66. Крылов, В. И. Каспийский тюлень размножается не только на льдах / В. И. Крылов // Природа. – 1983. – № 3. – С. 69–71.
67. Крылов, В. И. Особенности биологии каспийских тюленей южного Каспия / В. И. Крылов // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. – С. 220–221.
68. Крылов, В. И. Ресурсы и рациональное использование каспийского тюленя в условиях современной экологической обстановки / Крылов, В. И. // Некоторые аспекты биологии и экологии каспийского тюленя. – М., ВНИРО, 1990. – С. 78–92.
69. Кузнецова, Л. П. Влагообмен в атмосфере над территорией СССР / Л. П. Кузнецова. – М.: Изд-во «Наука», 1983. – 200 с.
70. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Изд-во «Высшая школа», 1990. – 352 с.
71. Липатов, Н. В. Механизм закрывания наружных слуховых проходов настоящих тюленей под водой / Н. В. Липатов // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. – С. 245–246.
72. Майр, Э. Популяция, виды и эволюция / Э. Майр. – М.: Изд-во «Мир», 1974. – 460 с.
73. Малый атлас мира / Под редакцией Л. Н. Колосова. – М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1981. – 173 с.
74. Матишов, Г. Г. Особенности внутривекового режима солености Каспийского моря / Г. Г. Матишов, Н. А. Яицкая, С. В. Бердников // Доклады

академии наук, 2012. – Т. 444. – № 5. – С. 549-553.

75. Мировой водный баланс и водные ресурсы Земли / Под редакцией В. И Корзуна. – М.: Изд-во «Гидрометеиздат», 1974. – 637 с.

76. Мисюра, А. Г. Регуляция кислотно-основного баланса и напряжения респираторных газов в крови морских млекопитающих / А. Г. Мисюра // Морские Млекопитающие. – М.: ВНИРО, 1990. – С. 193-194.

77. Миязаки, Н. Биологическая характеристика каспийского тюленя (*Phoca caspica*) / Н. Миязаки, М. Аmano, Т. Косака, Е. А. Петров, Л. С. Хураськин, А. Н. Болтунов // Морские млекопитающие Голарктики. – 2002. – С. 193.

78. Николаева, Р. В. Новые морфометрические характеристики Каспийского моря / Р. В. Николаева // Бюллетень МОИП. Отдел геологии. – 1971. – № 1. – С. 143.

79. Огнев, С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 3. / С. И. Огнев. – М.-Л., 1935. – 752 с. – НЕТ ИЗД-ВА.

80. Павлинов, И. Я. Систематика современных млекопитающих / И. Я. Павлинов. – М.: Изд-во МГУ, 2006. – 287 с.

81. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Изд-во «Мир», 1981. – 400 с.

82. Пилецкий, А. М. Маршрутные учеты и наблюдения за пищевой активностью каспийского тюленя в нагульный период / А. М. Пилецкий // Морские млекопитающие. – М.: ВНИРО, 1990. – С. 241-242.

83. Попов, Л. А. На льдине с тюленями / Л. А. Попов // Природа. – 1966. – № 9. – С. 93-101.

84. Приказ от 30 сентября 2013 года № 607 «Об утверждении заключения экспертной комиссии государственной экологической экспертизы документации «Материалы общего допустимого улова в

районе добычи (вылова) водных биоресурсов во внутренних морских водах Российской Федерации, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях на 2014 год (с оценкой воздействия на окружающую среду), часть 4 – Морские млекопитающие». Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. Федеральная служба по надзору в сфере природопользования.

85. Роганов, А. А. Предварительные итоги исследований каспийского тюленя и его промысла / А. А. Роганов // Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции. – 1932. – № 5–6. – С. 35-37.

86. Румянцев, В. Д. Каспийский тюлень и волк / В. Д. Румянцев, Л. С. Хураськин // Охота и охотничье хозяйство. – 1978. – № 2. – С. 22–24.

87. Румянцев, В. Д. Опыт оценки годового потребления пищи популяцией каспийского тюленя / Румянцев В. Д., Гришина Г. А., Хураськин Л. С., Юсупов М. К. // Морские млекопитающие. Тезисы докладов УП Всесоюзного совещания (20-23 сентября, Симферополь) – М., 1978. – С. 203

88. Сатунин, К. А. Млекопитающие Кавказского края. Т. II. / К. А. Сатунин. – Тифлис, 1920. – С. 8–19.

89. Светочев, В. Н. К методике изготовления окрашенных препаратов срезов клыков кольчатой нерпы / В. Н. Светочев, О. Н. Минибаева // Морские млекопитающие: Тезисы докладов 10 Всесоюзного совещания по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (2-5 октября, Светлогорск). – Светлогорск, 1990. М.: ВНИРО, 1990. – С. 267–269.

90. Северцов, А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция / А. С. Северцов. – М.: Товарищество научных изданий КМК; Авторская

Академия, 2008. – С. 174.

91. Серик, Р. Т. Создание ООТ по сохранению каспийского тюленя в казахстане / Серик, Р. Т. // Астраханский вестник экологического образования. – 2012. – С. 17-124.

92. Симпсон, Д. Г. Темпы и формы эволюции / Д. Г. Симпсон. – М.: Изд-во «Иност. лит-ра», 1948. – 358 с.

93. Смирнов, Н. А. О зимнем тюленьем промысле на Каспийском море / Н. А. Смирнов. – СПб.: типография А.С. Суворина, 1907. – 29 с.

94. Смирнов, Н. А. Очерк русских ластоногих / Н. А. Смирнов // Записки. Акад. наук. – 1908. – Т. XXIII. – № 4. – С. 60–62.

95. Смирнов, Н. А. Определитель ластоногих Европы и Северной Азии / Н. А. Смирнов // Известия отд. прикл. ихтиол. – 1929. – С. 263.

96. Танфилиев, Г. И. Каспийское море / Г. И. Танфилиев // Моря Каспийское, Черное, Балтийское, Ледовитое, Сибирское и Восточный океан. – Гос. н.-т. изд., М.-Л., 1931. – С. 5–45.

97. Смирнов, Н. А. К изучению возрастных признаков на черепах тюленей подрода *Pusa* / Н. А. Смирнов, К. К. Чапский // Известия Ленинградского научно-исследовательского ихтиологического института. – 1932. – Т. 13 – С. 133–146.

98. Тимошенко, Ю. К. Морфо-экологическая характеристика каспийского тюленя и вопросы рационального использования его запасов: Автореф. дис. ...канд. биол. наук: 097. – Л., 1969. – 19 с.

99. Хураськин, Л. С. Материалы по экологии каспийского тюленя в авандельте р. Волги / Л. С. Хураськин, Н. А. Почтоева // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. – С. 418–420.

100. Хураськин, Л. С. Каспийский тюлень, проблемы и состояние

эксплуатируемой популяции / Л. С. Хураськин, Н. А. Захарова // Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. – Астрахань, 2001. – С. 338–347.

101. Хураськин, Л. С. Оценка состояния популяции каспийского тюленя и прогноз его добычи в 2004 г. / Л. С. Хураськин, Н. А. Захарова, В. В. Кузнецов, П. И. Бухарицин, В. И. Хорошко, О. М. Валедская // Исследование рыбных запасов на Каспии: результаты научно-исследовательских работ в 2002 г. – Астрахань, 2003. – С. 375–387.

102. Чапский, К. К. Опыт пересмотра системы и диагностики тюленей подсемейства Phocinae / К. К. Чапский // Труды Зоологического института. – 1955. – Т. 17. – С. 160–199.

103. Чапский, К. К. Ластоногие / К. К. Чапский // Млекопитающие фауны СССР. – М., 1963. – С. 859–967.

104. Чапский, К. К. Концепция арктического происхождения ластоногих и другие пути решения этой проблемы / Н. А. Белов, Е. С. Короткевич, Е. С. Малясова, В. В. Петровский, В. Я. Слободан, М. А. Спиридонов, О. В. Суздальский, Ф. Б. Чернявский, Б. А. Юрцев Северный ледовитый океан и его побережье в кайнозое. – Л.: Гидрометеиздат, 1970. – С. 166-174.

105. Черепнов, В. Л. Строение вибрисс каспийского тюленя / В. Л. Черепнов, Л. Д. Лесова, П. Г. Семеньков, Е. В. Тимачкова // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. – С. 428.

106. Чернявский, Е. Б. Что есть Каспий и как его поделить? / Е. Б. Чернявский // Природа. – 2007. – № 1. – С. 40–48.

107. Шереметевская, О. И. Расчет и прогноз внутреннего влагооборота между Каспийским морем и атмосферой / О. И. Шереметевская // Труды Гидрометцентра СССР. – 1968. – № 24. – С. 20–25.

108. Шилов, И. А. Физиологическая экология животных / И. А. Шилов. – М.: Изд-во «Высшая школа», 1985. – 328 с.
109. Шихлинский, Э. М. О климатическом значении Каспийского моря / Э. М. Шихлинский // Объединенная научная сессия, посвященная исследованиям Каспия, берегов океанов и морей. – Баку, 1963. – С. 47–49.
110. Шульц, А. Я. Техническое описание каспийского рыболовства / А. Я. Шульц // Исследования о состоянии рыболовства в России, т. IV, 1861. – 56 с.
111. Эйбатов, Т. М. Сравнительный анализ размерных характеристик молочных и постоянных зубов каспийского тюленя / Т. М. Эйбатов // Морские млекопитающие. – М., 1978. – С. 362–363.
112. Яблоков, А. В. Популяционные проблемы биологии и охраны морских млекопитающих / А. В. Яблоков // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. – С. 439–440.
113. Яковлев, В. Е. Тюлений промысел на Каспийском море / В. Е. Яковлев // Природа. – 1875. – Т. 2. – С. 1–35.
114. Arkhipov, S. A. Glacial drainage towards the Mediterranean during the Middle and Late Pleistocene / S. A. Arkhipov, J. Ehlers, R. G. Johnson, H. E. J. Wright // *Boreas*. – 1995. – V. 24. – P. 196–206.
115. Árnason, Ú. A molecular view of pinniped relationships with particular emphasis on the true seals / Ú. Árnason, K. Bodin, A. Gullberg, C. Ledje, S. Mouchaty // *Journal of Molecular Evolution*. – 1995. – V. 40. – P. 78–85.
116. Árnason, Ú. Comparative chromosome studies in Pinnipedia / Ú. Árnason // *Hereditas*. – 1974. – V. 76. – P. 179–225
117. Brink, K. H. The near-surface dynamics of coastal upwelling / K. H. Brink // *Progr. Oceanogr.* – 1983. – V. 3. – P. 223–257.
118. Carr, S. M. Intra- and interfamilial systematic relationships of

phocid seals as indicated by mitochondrial DNA sequences / S. M. Carr, E. A. Perry // *Molecular genetics of marine mammals*. – 1997. – V. 3. – P. 277–290

119. Davies, J. L. Pleistocene geography and the distribution of northern pinnipeds / J. L. Davies // *Ecology*. – 1958. – V. 39. – P. 97–113.

120. Deméré, T. A. Pinnipedimorph evolutionary biogeography / T. A. Deméré, A. Berta, P. J. Adam // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. – 2003. – V. 279. – P. 33–76.

121. Dybowski, B. Zur Kenntniss der Sibirischen Seehunde / B. Dybowski // In: *Bullet. Internat. de l'Academie Polon. des Sciences et des lettres*. – Cracov, 1929. – P. 415.

122. Efron, B. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife / B. Efron // *The Annals of Statistics*. – 1979. – V. 1 – P. 26.

123. Elton, C. *Animal ecology* / C. Elton. – London, 1927. – 296 p.

124. Elton, C. *The Pattern of Animal Communities* / C. Elton. – London, 1966. – 435 p.

125. Faugier, J. Sampling hard to reach populations / J. Faugier, M. Sargeant // *Journal of Advanced Nursing*, 1997. – № 26. – P. 790–797.

126. Fulton, T. L. Multiple fossil calibrations, nuclear loci and mitochondrial genomes provide new insight into biogeography and divergence timing for true seals (Phocidae, Pinnipedia) / T. L. Fulton, C. Strobeck // *Journal of Biogeography*. – 2010. – V. 37. – P. 814–829.

127. Gmelin, J. F. 1788. *Caroli Linne systema natyra per regna tria natyra* / J. F. Gmelin. – T.I.: Lipsiae. – 500 p.

128. Grigorescu, D. Paratethyan seals / D. Grigorescu // *Systematic Zoology*. – 1976. – V. 25. – P. 407–419.

129. Hall, T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T. A. Hall // *Nucleic Acids Symposium Series*. – 1999. – P. 95–98.

130. Harkonen, T. Collapse of a Marine Mammal Species Driven by Human Impacts / T. Harkonen, K. C. Harding, S. Wilson, M. Baimukanov, L. Dmitrieva, C. J. Svensson, Goodman S. J. // PLoS ONE. – 2012. – V. 7(9). – e43130. doi:10.1371/journal.pone.0043130

131. Harkonen, T. Pup Production and Breeding Distribution of the Caspian Seal (*Phoca caspica*) in Relation to Human Impacts / T. Harkonen, M. Jüssi, M. Baimukanov, A. Bignert, L. Dmitrieva, Y. Kasimbekov, M. Verevkin, S. Wilson, S. J. Goodman // Journal of the Human Environment. – 2008. – V. 5. – P. 356–361.

132. Hoberg, E. P. Phylogeny, historical biogeography, and ecology of *Anoprocephalus* spp. (Eucestoda: Tetrabothriidae) among pinnipeds of the Holarctic during the late Tertiary and Pleistocene / E. P. Hoberg, A. M. Adams // Canadian Journal of Zoology. – 1992. – V. 70. – P. 703–719.

133. Högbom, A. G. Über die arktischen Elemente in der aralokaspischen Fauna / A. G. Högbom // Bulletin of the Geological Institute of University of Uppsala. – 1917. – V. 14. – P. 241–260.

134. Hutchinson, J. C. D. Heat regulation in birds / J. C. D. Hutchinson // Butterworths Scientific Publications. – 1958. – P. 299–363.

135. Karamanlidis, A. A. Assessing accidental entanglement as a threat to the Mediterranean monk seal *Monachus monachus* / A. A. Karamanlidis, E. Androukaki, S. Adamantopoulou, A. Chatzisprou, W. M. Johnson // Endanger Species. – 2008. – P. 205–213.

136. Kimura, M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences / M. Kimura // Mol. Evol. – 1980. – V. 2. – P. 111–120.

137. Kleiven, H. F. Intensification of Northern Hemisphere glaciations in the circum Atlantic region (3.5–2.4 Ma) – ice-rafted detritus evidence / H. F. Kleiven, E. Jansen, T. Fronval, T. M. Smith // Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology. – 2002. – P. 213–223.

138. Kontula, T. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored by mtDNA sequencing / T. Kontula, S. V. Kirilchik, R. Väinölä // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2003. – V. 27. – P. 143–155.

139. Koretsky, I. A. Morphology and systematics of Miocene Phocinae (Mammalia: Carnivora) from Paratethys and the North Atlantic region / I. A. Koretsky // *Geologica Hungarica*. – 2001. – V. 54. – P. 1–109.

140. Kouraev, Alexei V. Frederique Remy / Kouraev, Alexei V., Papa Fabrice, Nelly, M. Mognard, Buharizin Petr I., Cazenave Anny, Cretaux Jean-Francois, Dozortseva Julia // *Journal of Marine Systems*. – 2004. – V. 47. – P. 89 – 100.

141. Kozhova, O. M. Lake Baikal: Evolution and Biodiversity / O. M. Kozhova, L. R. Izmesteva. – The Netherlands, Leiden: Backhuys Publishers, 1998. – P.447.

142. Levins, R. Extinction / R. Levins // *Lecture notes in mathematics*. – 1970. – V. 2. – P. 75–107.

143. Lopez, A. Fishery by-catches of marine mammals in Galician waters: results from on-board observations and an interview survey of fishermen / A. Lopez, G. J. Pierce, M. B. Santos, J. Gracia, A. Guerra // *Biol Conserv*. – 2003. – V. 111. –P. 25–40.

144. Mann, H. B. On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other / H. B. Mann, D. R. Whitney // *Annals of Mathematical Statistics*. – 1947. – V. 1. – P. 50–60.

145. McLaren, I. A. On the origin of the Caspian and Baikal seals and the paleoclimatological implications / I. A. McLaren // *American Journal of Science*. – 1960. – V. 258. – P. 47–65

146. Moore, J. E. An interview-based approach to assess marine mammal and sea turtle captures in artisanal fisheries / J. E. Moore, T. M. Cox, R. L. Lewison, A. J. Read, R. Bjorkland // *Biol. Conserv*. – 2010. – V. 143. –

P. 795–805.

147. Palo, J. Genetic diversity and phylogeography of landlocked seals: Academic dissertation / Palo Jukka. – Finland: University of Helsinki, 2003. – 29 p.

148. Palo, J. U. The enigma of the landlocked Baikal and Caspian seals addressed through phylogeny of phocine mitochondrial sequences / J. U. Palo, R. Vainola // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2006. – V. 88. – P. 61–72.

149. Perry, E. A. A phylogenetic perspective on the evolution of reproductive behavior in pagophilic seals of the northwest Atlantic as indicated by mitochondrial sequences / E. A. Perry, S. M. Carr, S. E. Bartlett, W. S. Davidson // *Journal of Mammalogy*. – 1995. – V. 76. – P. 22–31.

150. Pirozhnikov, P. L. A contribution to the study of the origin of the northern elements in the fauna of the Caspian Sea / P. L. Pirozhnikov // *Doklady Akademii Nauk SSSR*. – 1937. – V. 15. – P. 521–524.

151. Popov, L.A., 1979. Caspian seal. In *Mammals of the Seas, Vol. II. Pinniped species summaries and report on sirenians*. FAO Fisheries series 59, P. 74–75.

152. Ranta, E. Ecological risk analysis: The case of the Saimaa ringed seal / E. Ranta, J. Lindstrom, H. Kokko. 1996.– V. 25. – P. 363–365.

153. Ray, C. E. Geography of phocid evolution / C. E. Ray // *Systematic Zoology*. – 1976. – V. 25. – P. 391–406.

154. Repenning, C. A. Pinniped biogeography. Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment / C. A. Repenning, C. E. Ray, D. Gricorescu. – Oregon State University Press, 1979. – P. 357–369.

155. Ridgway, R. Colour standards and colour nomenclature / R. Ridgway. – Washington, 1912. – 44 p.

156. Rojas-Bracho, L. Conservation of the vaquita. *Phocoena sinus* / L. Rojas-Bracho, R. R. Randall, A. Jaramillo-Legorreta // *Mammals Revision*. –

2006. – V. 36. – P. 179–216.

157. Sasaki, H. The Origin and Genetic Relationships of the Baikal Seal, *Phoca sibirica*, by Restriction Analysis of Mitochondrial DNA / H. Sasaki, K. Numachi, M. A. Grachev // Zoological science. – 2003. – V. 20. – P. 1417–1422.

158. Sherbakov, D. Y. Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal / D. Y. Sherbakov // Trends in ecology & evolution. – 1999. – V. 14 (3). – P. 92–95.

159. Smirnov, N. Diagnostic Remarks about some Seals, Troms Ø Mus / N. Smirnov // Arsheft. – 1927 – № 5. – P. 17.

160. Steininger, F. F. Palaeogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and the Paratethys / F. F. Steininger, F. Rögl // The geological evolution of the eastern Mediterranean. – 1984. – P. 659–674.

161. Väinölä, R. Origin and recent endemic divergence of a Caspian Mysis species flock with affinities to the «glacial relict» crustaceans in boreal lakes / R. Väinölä // Evolution. – 1995. – V. 49. – P. 1215–1223.

162. Väinölä, R. Phylogeography of «glacial relict» Gammaracanthus (Crustacea, Amphipoda) from boreal lakes and the Caspian and White seas / R. Väinölä, J. K. Vainio, J. U. Palo // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2001. – V. 58. – P. 2247–2257.

163. Väinölä, R. Species diversity and speciation in the endemic amphipods of Lake Baikal: molecular evidence / R. Väinölä, R. M. Kamaltynov // Crustaceana. – 1999. – V. 72. – P. 945–956.

164. Wade, P. R. Calculating limits to the allowable human-caused mortality of cetaceans and pinnipeds / P. R. Wade // Marine Mammals Science. – 1998. – V. 14. – P. 1–37.

165. Zubakov, V. A. History and causes of variations in the Caspian Sea level in the Miopliocene, 7.1–1.95 million years ago / V. A. Zubakov // Water Resources. – 2001. – V. 28. – P. 249–256.

166. Yaitskaya, N. The ice conditions study of the caspian sea during the

winter periods 2008-2010 using satellite monitoring data and geographical information system / N. Yaitskaya, Y. Lychagina, S. Berdnikov // Fresenius environmental bulletin, 2014. – V. 23. – P. 2771-2777.