

УДК [636.68.08] : 639.1.021/22.477
<https://doi.org/10.53904/1682-2374/2022-24/11>

В.І. Лисенко

Мелітопольський інститут екології та соціальних технологій ЗВО "Україна"
вул. Інтеркультурна, 380, м. Мелітополь, Запорізька обл., 72316 Україна
e-mail: miest.melitopol@gmail.com
orcid.org/0000-0002-3453-1331

ПРОВІДНІ МЕХАНІЗМИ ЕКОЛОГІЧНИХ АДАПТАЦІЙ І РЕГУЛЯЦІЇ ЧИСЕЛЬНОСТІ У ГУСЕПОДІБНИХ ПТАХІВ

Гусеподібні птахи, значення та коливання співвідношення статей, механізми адаптації, циклічність стану популяції, високий, середній та низький рівні адаптації

ПРОВІДНІ МЕХАНІЗМИ ЕКОЛОГІЧНИХ АДАПТАЦІЙ І РЕГУЛЯЦІЇ ЧИСЕЛЬНОСТІ У ГУСЕПОДІБНИХ ПТАХІВ. В.І. Лисенко. – Коефіцієнти варіації самців і самок у "теплих" циклах близькі, у другому – різняться. Нами виявлено, що загалом у період "теплого" циклу загальна варіабельність популяції крижня скорочувалася, у холодний – зростала. Співвідношення варіабельності співвідношення статей у популяції може не лише характеризувати її стан, а й дозволять прогнозувати її благополуччя. У "самцевій" частині варіабельність вище в тих популяціях (чи у тих видів), які швидко реагують на мінливі екологічні умови. Вищий ступінь мінливості самців дає достатній матеріал для відбору, при цьому ті, що вижили, є переважно носіями адаптивних генів, а підвищена загибель самців – данина за швидку адаптацію до мінливих екологічних умов. Запропоновано функціональну модель регуляції чисельності гусеподібних птахів. У видів з високою екологічною валентністю при погіршенні умов проживання відбувається асиметрична зміна співвідношення статей (більше самців!), збільшується середня величина кладки, підвищується синхронізація процесів відтворення, гніздування стає хоча б частково колоніальним. У видів, що мають "середні" адаптаційні потенції, зберігається звичайне співвідношення статей, але підвищується синхронізація розмноження, що дає стабільну чисельність. Види, що, ймовірно, знаходяться в стадії природного згасання, мають стабільне співвідношення статей. Птахи периферійних популяцій мають менші кладки, ніж птахи центральних популяцій.

LEADING MECHANISMS OF ECOLOGICAL ADAPTATIONS AND POPULATION REGULATIONS IN ANSERIFORMES. V.I. Lysenko. – The coefficients of variation of males and females are close in "warm" cycles and different in "cold" ones. We found that overall variability of the mallard population decreased during the "warm" cycle, and increased during the "cold" one. Variability ratio of sex ratio in the population can describe not only its state but enable to predict its well-being. Variability in the "male" part is higher in those populations (or in those species) that respond quickly to changing ecological conditions. The high degree of variability in males provides sufficient materials for selection, with the surviving males are mostly carriers of adaptive genes, and an increased death of males is a tribute to rapid adaptation to changing ecological conditions. A functional model of population regulation of Anseriformes is proposed. In species with high ecological valency, asymmetric change of the sex ratio (more males!) occurs when living conditions worsen, the average set size increases, synchronization of reproduction processes increases, the nesting becomes at least partly colonial. In species with the "average" adaptive potency, the usual sex ratio is preserved, but synchronization of reproduction increases, which gives a stable population. Species that are probably in the stage of natural extinction have a stable sex ratio. Birds of peripheral populations have smaller sets than the central ones.

Гусеподібні – група, що має загалом досить високі адаптаційні властивості. Однак серед цієї групи є різні за екологічними особливостями види: дуже пластичні (крижень *Anas platyrhynchos* L., чернь червоноголова *Aythya ferina* L., гуска сіра *Anser anser* L., лебідь-шипун *Cygnus olor* L.), так і види з низькою екологічною валентністю, що опинилися серед рідкісних (Исаков, 1952; Кищинский, Флинт, 1972; Фишер, Саймон, Винсент, 1976; Kolbe, 1981). У зв'язку з цим дуже важливими є дослідження стану популяції гусеподібних

птахів та прогнозування їх стану в майбутньому.

Матеріал та методика досліджень

Питання визначення причин природної регуляції чисельності у ссавців та птахів є дуже важливою проблемою, але вирішення її досі не знайдено. Нами майже 60 років вивчались особливості динаміки чисельності гусеподібних в різних частинах їх ареалів. Так, нами проведені дослідження в Азово-Чорноморському регіоні, в національних парках Нідерландів, в Сибіру, на західному узбережжі Каспію. Зібрані та оброблені матеріали в першу чергу по співвідношенню статей в різні періоди року, масштабах загибелі в природних умовах (особливо під час зимівель) дозволили запропонувати своє бачення причин та механізмів коливання співвідношення статей.

Нами проведено порівняння варіабельності (у %) екстер'єрних та інтер'єрних ознак різних популяцій качок (або різних, що віддалені досить далеко один від одного і, хоча б частково, ізольованих угруповань).

Результати досліджень та їх обговорення

Нині існує безліч шляхів визначення стану популяцій, які, як правило, вимагають складних та трудомістких досліджень. По-перше, необхідно отримати якийсь обсяг відомостей у часі (тобто мати кілька рознесених у часі достатньо об'ємних вибірок, що характеризують фізіологічний стан однорідних статей та вікових груп); по-друге, потрібні знання динаміки чисельності населення з метою визначення її тенденції. Отже, необхідна розробка досить надійного і водночас методично легко застосовуваного критерію для оцінки стану популяцій.

Надійним інструментом для оцінки стану популяції та прогнозу змін було б вивчення її генофонду (висока гетерозиготність популяції – гарантія її екологічної лабільності, тобто можливості адаптуватися до різноманітних умов). Проте аналіз генотипів – вкрай складна та об'ємна робота і навряд чи екологи в найближчому майбутньому зможуть широко використовувати цей метод.

Розроблений С.С. Шварцем зі співавторами (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968) метод морфо-фізіологічних індикаторів слугує для співставлення різних популяцій за їх "миттєвої" оцінки, з визначенням різниці між ними (сезонної, географічної та ін.). Так, сезонна динаміка індексів внутрішніх органів (серця, печінки, нирок та інших органів) різних популяцій птахів дозволяє характеризувати ці популяції, у тому числі і ієрархії. При зіставленні "ваги" різних морфо-фізіологічних індикаторів та екстер'єрних показників з'ясувалося, що з метою визначення стану конкретної популяції можна з успіхом використовувати меристичні ознаки та вагові показники (довжина та маса тіла і його частин).

Для оцінки стану популяцій, як з'ясувалося, важливі не самі індекси показників, а амплітуда їх мінливості, виражена у відсотках, тобто коефіцієнт варіації індексу (або ознаки).

І.І. Шмальгаузен (1968) вперше звернув увагу на різну еволюційну цінність статей. Пізніше у циклі робіт В.А. Геодакян (1965а, б; 1972, 1974) розробив гіпотезу про значення самців, як авангарду еволюції.

Як відомо, більшість гусеподібних – хромосомно-поліморфні види, що мають широкі еколого-кліматичні адаптації, але низький еволюційний потенціал (Геодакян, 1974; Коли, 1979). Широкі амплітуди адаптацій гусеподібних до різних факторів середовища та швидкі їх темпи (нерідко кардинальні зміни в популяціях відбуваються протягом всього 2–3 поколінь), як правило, супроводжуються змінами співвідношення статей. Це дозволило нам зробити припущення про особливе значення самців в екологічних адаптаціях.

Матеріали з морфо-фізіологічних індикаторів крижня з різних метеорологічних циклів України показали відмінності в коефіцієнтах варіації багатьох ознак. Загалом у період теплого циклу варіабельність скорочувалася, у холодний – зростала. Але найважливішим є встановлений нами факт, що співвідношення цих показників у частинах популяції самців та самиць відрізняється. У "теплих" циклах коефіцієнти варіації самців і самиць близькі (відмінності незначущі, $t < 2,0$), у "холодних" циклах – істотно розрізняються ($t \geq 2,7$); загалом коефіцієнт варіації "самцевої" частини вищий, ніж у самиць на 18,5–23,0%. Враховуючи, що крижень – дуже пластичний вид, можна припустити, що співвідношення варіабельності ознак статей у різних популяціях може не тільки характеризувати стан популяції, а й дозволить прогнозувати її благополуччя (Лысенко, 1989).

Результати проведеного порівняння варіабельності (у %) екстер'єрних та інтер'єрних ознак різних популяцій качок (або різних, що віддалені досить далеко один від одного і, хоча б частково, ізольованих угруповань) дозволили з'ясувати деякі особливості. Виявлено, що в "самцевій" частині варіабельність вища в тих популяціях (або у тих видів), які швидко реагують на екологічні умови, що змінюються. На тлі загальної високої (за нашими матеріалами вище 10%) варіабельності ознак вища амплітуда індивідуальної мінливості самцевої частини популяції – показник її благополуччя; проаналізоване нами населення має резерв екологічної пластичності. У тих же випадках, коли на тлі високої гомогенності ознак співвідношення варіабельності "самцевої" та "самицевої" частин популяції практично рівне або асиметричне у бік останньої – стан популяції може бути неблагополучним або навіть тяжким.

Таким чином, навіть у випадках, коли відсутні тривалі детальні відомості про екологічні параметри популяції, можна досить надійно оцінювати та прогнозувати її стан.

Нашу гіпотезу можна застосовувати для різних цілей. Особливе значення можливість прогнозування стану популяцій має для попереднього аналізу щодо формування списків рідкісних і зникаючих видів. Через нечисленність таких видів немає можливості отримати об'ємний матеріал по рідкісних видах (Фишер, Саймон, Винсент, 1976). Використання нашої гіпотези дозволяє за наявності мінімальної вибірки та нескладного математичного апарату для її обробки визначити "кандидатів" у види, що охороняються (які повинні бути внесені в національні та міжнародні Червоні книги). Особливу важливість така оцінка та прогнозування стану популяцій має для рідкісних і маловивчених видів, обсяг відомостей про яких малий.

Відомо, що статевий склад та його динаміка – найважливіші показники екологічного потенціалу популяцій, що визначають її чисельність та репродуктивний потенціал. Наші дослідження статевого складу в різних популяціях крижня дозволили з'ясувати такі їх особливості: в розташованих на околиці ареалів популяціях в близьких до екстремальних умовах співвідношення статей асиметричне, з переважанням самців; у центральних популяціях ці відмінності невеликі (тобто співвідношення статей близько 1:1) (Кістяківський, 1952; Исаков, 1969; Кривенко, 1984).

Наприклад, у популяціях крижня у північній частині Західного Сибіру співвідношення статей наступне: на 100 самиць припадає – 250–300 самців (Портенко, 1972; Кречмар, Андреев, Кондратьев, 1976; Данилов, Рыжановский, Рябицев, 1977; Томкович, Сорокин, 1983, наші дані). Значне превалювання селезнів спостерігається й у деяких локальних популяціях, що існують у несприятливих умовах. Так, на зимівлі в Азово-Чорноморському регіоні у період холодних зим на 100 самиць припадало 279–290 самців (або 1:2,7–2,9) (Портенко, 1972, наші дані). На західноєвропейських зимівлях, де зосереджені крижні з південної та південно-західної частин Європи, що розмножуються в зоні відносного комфорту, співвідношення статей зимуючих птахів у цей же період було близько 1:1 з невеликим, близько 10%, превалюванням самців (Bezzel, 1967; наші матеріали).

Крім цього, співвідношення статей змінюється й у різні періоди метеорологічних циклів. Метеорологічні цикли – прояв циклічності сонячної активності, що впливає на всі біологічні процеси Землі, про що повідомив О.Л. Чижевський (1973).

Припущення, що співвідношення статей може змінюватися в популяції залежно від екологічної ситуації (зокрема і метеорологічних умов зимівлі), підтверджується такими міркуваннями: у період із 1974 по 1983 роки (теплий період метеорологічного циклу) співвідношення статей у крижня на півдні України було близько 1:1 (з невеликим, близько 10%, превалюванням самців) (Харченко, Миноранский, 1965; наші дані). Таке співвідношення оптимальне для відтворення (що дуже важливо для видів, які мають значний прес половання). У холодний період відбулося зрушення співвідношення статей у бік більшої частки самців (за обліками в пізньоосінній та зимовий періоди, до співвідношення 1:3). Разом з тим підтвердилося припущення, що в екстремальних умовах самці гинуть частіше (за нашими матеріалами в 1985–1998 роках в зимових скупченнях на тлі загальної високої смертності частка самців становила 73–82%). У м'які зими це співвідношення було близько 1:1 (Johnson, 1961; Bezzel, 1967; наші дані).

З'ясувалося також, що в периферичних популяціях або на освоєних видом територіях у птахів проявляється асиметрія у співвідношенні статей (причому завжди в бік превалювання самців). Так, у Чорноморському заповіднику в період формування гніздування популяції гаги частка самців становила 82–74% (Ардамацкая, 1986).

Численні матеріали свідчать також про більш високу фенотипову (і що особливо ва-

жливо, це добре виявляється в польових умовах) мінливість "самцової" частини деяких популяцій крижня, що відзначалося багатьма дослідниками (Немцев, 1956; Мельничук, 1967; Блум, Бауманис, Лея, 1986). Вивчення нами зимуючих популяцій у Національному парку Схірмонікох та 5 містах Нідерландів показало, що 2–3,5% самців мають фенетичні відмінності – своєрідні мітки (у самиць вони становлять лише 0,8–1,2%).

Диспропорція у співвідношенні статей – природне явище, викликане впливами на популяцію різних чинників, а значна асиметрія у співвідношенні – прояв механізмів екологічних адаптацій. Більш висока ступінь мінливості самців дає достатній матеріал для відбору, при цьому селезні, що вижили, переважно є носіями адаптивних генів, а підвищена загибель самців – данина за швидку адаптацію до мінливих екологічних умов.

Аналіз популяцій дозволив зробити висновки про причини відмінностей у середніх показниках плодючості. Г. Колі (1979) на основі математичного аналізу припустив, що співвідношення статей може досягати 1:10 і навіть 1:100, не створюючи нестійкості в популяції (раніше Хенсоном було зроблено припущення, що при співвідношенні статей більшим, ніж 1:1,5 населення приречене на вимирання). Якщо припущення Г. Колі правильне, мають бути механізми, що забезпечують підтримку її стабільності у формі змін плодючості.

Багато дослідників відзначають, що у деяких видів гусеподібних середня величина кладки в периферичних популяціях вища, ніж у центральних. Це, на нашу думку прояв механізму, який забезпечує підвищення відносного приросту при меншій частці самиць в популяції. Побічно це припущення підтверджує факт, що середні показники плодючості в популяціях, що знаходяться у зонах дискомфорту, зазвичай, вищі, ніж в угрупованнях, що розмножуються у зонах популяційного оптимуму (Кістяківський, 1952; Гулай, 1974; Блум, Бауманис, Лея, 1986; наші дані).

Відомо, що час підйому на крило линних самиць при виводках і молодняку збігаються, але мають деякі індивідуальні відмінності. Це дозволяє судити про генетичну детермінацію термінів линання у водоплавних птахів, а також про існування індивідуальної генотипної мінливості за цією ознакою. Природно припускати досить високу гомогенність популяцій з околиць ареалів видів за цією ознакою та гетерогенність – у зонах екологічного комфорту. Стабілізуючий відбір визначає синхронізацію розмноження у північних популяціях качок та гусей та тривалий період розмноження у птахів південних популяцій. У прямій залежності від цього знаходиться виживання молодняку і річний приріст популяції (тобто цей показник менше залежить від плодючості, ніж від термінів розмноження).

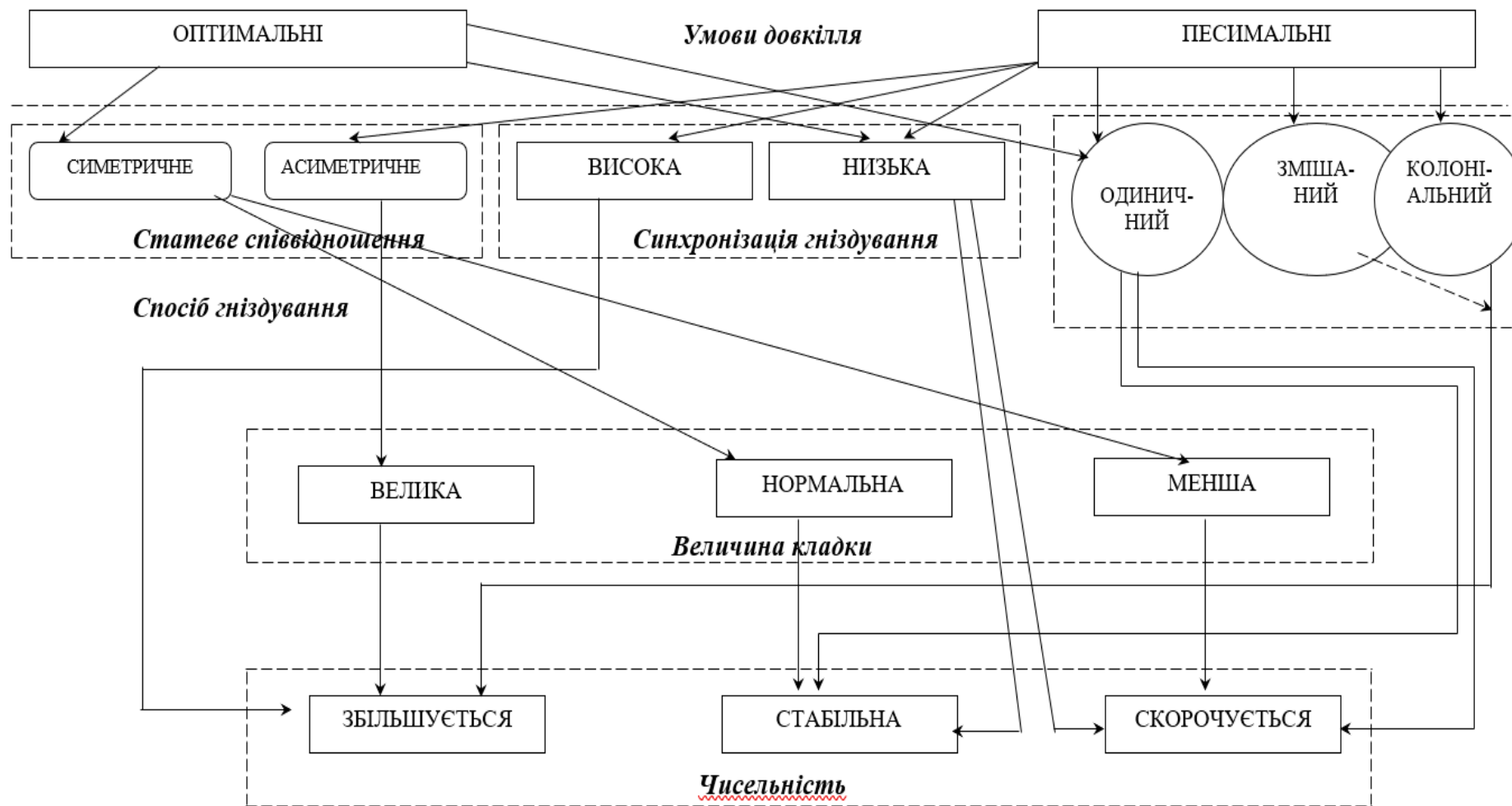
Нами розроблено функціональну модель регуляції чисельності гусеподібних птахів (рисунок).

Висновки

На підставі проведеного аналізу стану популяцій крижня *Anas platyrhynchos* L, чорні червоноголової *Aythya ferina* L. та білоокої *Aythya nyroca* L., чирянок малої *Anas crecca* L. та великої *Anas guerguedula* L., гусок сірої *Anser anser* L. і білолобої *Anser albifrons* Scopoli нами запропоновано деякі стратегії регуляції чисельності у гусеподібних птахів. У видів з високою екологічною валентністю при погіршенні умов проживання відбувається асиметрична зміна у співвідношенні статей (більше самців!), збільшується середній розмір кладки, підвищується синхронізація процесів відтворення, гніздування стає хоча б частково колоніальним.

Вказана стратегія особливо добре проявляється в популяціях тварин із відносно коротким онтогенезом, а також у видів, ресурси яких інтенсивно використовуються (в останньому випадку швидка зміна генерацій забезпечує успішне функціонування екологічних механізмів регулювання чисельності).

У видів, що мають "середні" адаптаційні потенції, зберігається звичайне співвідношення статей, але підвищується синхронізація розмноження, що все ж таки забезпечує, при нормальній кладці, стабільну чисельність. Деякі види (ймовірно, що знаходяться в стадії природного згасання) зберігають відносно стабільними співвідношення статей, низьку синхронізацію розмноження; периферичні популяції мають менший, ніж центральні, розмір кладки. Усе це призводить до зменшення чисельності і, як наслідок, скорочення ареалу.



Функціональна модель регуляції чисельності у Гусеподібних

- Кістяківський О. Б. Фауна промислових птахів Полісся УРСР. *Зб. праць Зоологічного музею АН УРСР*. 1952. № 25. С.П-34:1972. С. 139–148.
- Ардамацкая Т. Б. Численность, размещение, размножение и структура популяции обыкновенной гаги в Черноморском заповеднике. *Изучение птиц в СССР, их охрана и рациональное использование*. Ленинград : Наука, 1986. Ч. 1. С. 39–40.
- Блум Н. Л., Бауманис Я. А., Лея П. К. Натальная и гнездовая филопатрия селезней мигрирующих нырковых уток в Латвии. *Изучение птиц в СССР, их охрана и рациональное использование*. Ленинград : Наука, 1986. Т. 4.1. С. 82–83.
- Геодакян В. А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации. *Проблемы передачи информации*. 1965а. Т. 1, № 1. С. 105–113.
- Геодакян В. А. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов. *Проблемы кибернетики*. Москва : Наука, 1965б. Вып. 13. С. 187–195.
- Геодакян В. А. О структуре эволюционирующих систем. *Проблемы кибернетики*. Москва : Наука, 1972. Вып. 25. С. 81–91.
- Геодакян В. А. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность. *Журнал общей биологии*. 1974. Т. 35, № 3. С. 376–385.
- Гулай В. И. К популяционной экологии некоторых водоплавающих и болотных птиц Подолии. *Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф.* Москва, 1974. Ч. 2. С. 257–258.
- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Л., Рябицев В. К. Водоплавающие птицы Ямала. *Фауна и биология гусеобразных птиц*. Москва : МОИП, 1977. С. 22–24.
- Исаков Ю. А. Подсемейство утки. *Птицы Советского Союза*. Москва : Сов. наука, 1952. Т. 4. С. 344– 635.
- Исаков Ю. А. Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их современное состояние и перспективы на будущее. *География СССР. Ресурсы животного мира СССР*. 1969. Вып. 7. С.101–114.
- Кищинский А. А., Флинт В. Е. Водоплавающие птицы Прииндигирских тундр. *Ресурсы водоплавающих птиц в СССР, их воспроизводство и использование*. Москва, 1972. Ч. 2. С. 62–66.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных животных. Москва : Мир, 1979. 365 с.
- Кречмар А. В., Андреев А. В., Кондратьев А. И. Экология и распространение птиц на северо-востоке СССР. Москва : Наука, 1976. 196 с.
- Кривенко В. Г. Современная численность водоплавающих птиц срединного региона СССР. *Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц*. Москва : Наука, 1984. С. 8–11.
- Лысенко В. И. Об оценке и возможности прогнозирования состояния популяций позвоночных животных. *Управление поведением и охрана птиц*. Москва : АН СССР, 1989. С. 36–40.
- Мельничук В. Л. Изменения орнитофауны при образовании Киевского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1967. 19 с.
- Немцев В. В. Охотничье-промысловые водоплавающие птицы Рыбинского водохранилища и пути их хозяйственного освоения. *Тр. Дарвиновского заповедника*. 1956. Вып. 3. С. 91–291.
- Портенко Л. А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Ленинград : Наука, 1972. Ч. 1. 422 с.
- Сабиневский Б. В. Водно-болотные птицы, зимующие в холодном поясе Азово-Черноморья : автореф. дис канд. биол. наук. Киев, 1985. 24 с.
- Сребродольская И. Л. Водоплавающие и болотные птицы западной части Украинского Полесья : автореф. дис канд. биол. наук. Львов, 1964. 22 с.
- Томкович П. С., Сорокин А. Г. Фауна птиц Восточной Чукотки: Распространение и систематика птиц. *Тр. Зоомузея Моск. ун-та*. 1983. С. 77–159.
- Фишер Д., Саймон Н., Винсент Д. Красная книга. Дикая природа в опасности. Москва : Прогресс, 1976. 477 с.
- Харченко В. И., Миноранский В. А. О современном состоянии водоплавающей дичи в Восточном Приазовье. *Географические ресурсы водоплавающих птиц в СССР* : тез. докл. Москва, 1965. Ч. 1. С. 112–114.
- Чижевский А. Л. Земное эхо солнечных бурь. Москва : Мысль, 1973. 350 с.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 380 с.
- Шмальгаузен И. И. Кибернетика как учение о саморазвитии живых существ. *Кибернетические вопросы биологии*. Новосибирск, 1968. С. 193–221.
- Bezzel E. Vergleichende Beobachtungen über die Neststandsansprüche einiger Entenarten. *Ornithol. Mitt.* 1967. Vol. 19, N 5. S. 101–103.
- Johnson O. W. Reproductive cycle of the Mallard duck. *Condor*. 1961. N 5. P. 351–364.
- Kolbe H. Entenvogel der Welt. Leipzig : Radebeul, 1981. 477 s.

Рекомендує до друку
Гавриленко В. С.

Рукопис отримано 04.08.2022