

Гібридизація у роді *Cervus*

Анатолій Волох

Таврійський державний агротехнологічний університет імені Дмитра Моторного
(Мелітополь); e-mail: volokh50@ukr.net; orcid: 0000-0003-1291-921X

VOLOKH, A. Hybridization in the genus *Cervus*. — Representatives of the genus *Cervus* are able to hybridize with the formation of intermediate forms that can reproduce between themselves. An example of this is the Askanian deer, which has absorbed the morphological and biological qualities of the founders, but has a unique and stable ecotype. This is a demonstration of the possible sympatric formation of some of the modern cervids. According to external and craniological parameters and the ability of their offspring to breed, the red deer of hybrid origin from the Askania-Nova Biosphere Reserve can be given a subspecies status *Cervus elaphus falz-feini*.

Вступ

Представники роду *Cervus* поширені на багатьох континентах, що обумовлено їхньою високою господарською цінністю як об'єктів полювання та сільськогосподарського розведення. Найбільші ареал та чисельність мають олені: благородний (*C. elaphus* Linnaeus, 1758), плямистий (*C. nippon* Temminck, 1838) та вапіті (*C. canadensis* Erxleben, 1977). Раніше до роду *Cervus* відносили європейську та іранську ланей, а також індокитайських оленів (аксис, барасинга, замбар та ін.), які зараз належать до інших таксонів (Grubb & Gardiner 1998).

У зв'язку з тривалою географічною ізоляцією угруповань оленів, на основі морфологічних ознак у благородного (*C. elaphus*) було виділено кілька підвидів. У Західній та Південній Європі — це номінативний (*elaphus*), іспанський (*hispanicus*), корсиканський (*corsicanus*), шотландський (*scoticus*), атлантичний (*atlanticus*), середньоевропейський (*hippelelaphus*), в Україні — карпатський (*montanus*) та кримський (*brauneri*), в Азії — кавказький (*maral*), ізюбр (*xanthopygus*), марал (*sibiricus*), хангул (*bactrianus*) та ще кілька підвидів (Данилкін 1999). Вапіті, історичний ареал якого охоплює майже всю Північну Америку — від Аляски на півночі до Техасу та Аризони на півдні, зараз представлений чотирма підвидами: каліфорнійський (*nannodes*), олені Рокі Маунтин (*nelsoni*), Манітоба (*manitobensis*) та Рузвельта (*rooseveltis*) (Brown 1992).

Плямистий олень поширений в Амуро-Уссурійському краї, Східній Маньчжурії, Північній Кореї, Китаї, Тайвані та Японії. На більшій частині його ареалу мешкає уссурійський підвид (*C. n. hortulorum*), у Японії — номінативний (*C. n. nippon*), на тихоокеанських островах — рідкісні *C. n. taiouanus*,

C. n. keramae, а у лісах Північного Китаю — вимираючі *C. n. mandarinus*, *C. n. grassinus*, *C. n. kopsch* (Grubb & Gardiner 1998).

Незважаючи на морфологічні відмінності представників роду *Cervus* між собою та мешкання у складі різних, іноді досить віддалених одна від одної географічних популяцій (Гептнер *et al.* 1961; Grubb & Gardiner 1998), для них характерна подібність каріотипу. У європейського оленя благородного і у північноамериканського вапіті диплоїдне число хромосом $2n = 68$, у хангула $2n = 66-68$, у оленя плямистого $2n = 62-68$ (Графодатский & Раджабли 1985).

Міжвидова гібридизація

З огляду на незначну генетичну мінливість, між видами у роді *Cervus* за можливості частіше, ніж у оленів інших родів відбувається гібридизація. Причому її наслідком є збільшення гетерозиготності і репродуктивного потенціалу нащадків (Hartington 1985). Загалом міжвидова гібридизація в дикій природі є не таким вже й рідкісним та унікальним явищем, як вважалося раніше. Наприклад, на території Нової Зеландії вона була виявлена між двома видами альпійських коників, трьома видами високогірних тарганів, а також між різними представниками родів *Metrosideros* та *Nothofagus* (Morgan-Richards *et al.* 2009).

Утворення здатних до репродукції гібридів зафіксовано багатьма зоологами в місцях спільного проживання благородного та плямистого оленів у природних угіддях Приморського краю РФ (Бромлей & Кучеренко 1983). У місцях симпатрії ареалів різних видів відомі різні проміжні форми. Ще на початку ХХ ст. у місцях зіткнення популяцій марала і изюбря були описані своєрідні *C. wachei* Noack та *C. biedermanni* Matschi (Matschi 1907). Тому не дивно, що у країнах з розвинутою мисливської культурою, таких як: Австрія, Німеччина та інших у ХІХ ст. для поліпшення трофейних якостей благородного оленя часто схрещували представників європейських популяцій з вапіті, маралом і кавказьким оленем (Meerwarth 1909), не піклуючись про еволюційні наслідки. У Західній Словаччині і Чехії в результаті схрещування карпатського (*C. e. montanus* Bot.) з іншими підвидами утворилася форма, яку називали альпіно-атлантичним або середньоєвропейським оленем (*C. e. hippelaphus* Erx.) (Герцег 1983).

У ХХ ст. інтенсивно розселяли благородних оленів різного походження і на території колишнього СРСР, де інтродукували ~5 тис. особин, що представляють різноманітні форми і раси. В 1961–1977 рр. у лісах Львівської та Чернівецької областей, де мешкає чистокровний карпатський олень, було розселено 58 особин із Воронезького заповідника і 83 — із Біловезької Пущі (Павлов 1999). Вважається, що описаний М. Шарлеманем кримський підвид (*Cervus elaphus brauneri* Charlemagne, 1920) представляє собою унікальну форму благородного оленя, який добре відрізняється від інших підвидів морфологічними особливостями. У зв'язку з цим, одні зоологи (Пузанов 1931) говорили про його ендемічність, інші (Бибикова 1975) вважали реліктом вимерлої континентальної популяції.

Однак відомий знавець південної фауни О. О. Браунер (1915, 1935) скептично ставився до ідеї аборигенного походження кримського оленя. Грунтуючись на відсутності в гірському Криму типово лісових ссавців (білка, соні, лісова куниця тощо), він вважав, що зазначена тварина з'явилася на півострові порівняно недавно: або вона самостійно проникли з Кавказу, або була завезена кримськими ханами. Ця точка зору не знайшла підтримки у відомих зоологів колишнього СРСР (Гептнер & Цалкин 1947; Гептнер *et al.* 1961), які вказували на те, що кримський підвид є добре відокремленою формою, що займає проміжне положення між карпатським і кавказьким оленями.

Хоча палеозоологічні останки благородного оленя відомі в Криму з плейстоценових, голоценових, техноценових і пізніших відкладень (Бачинский & Дублянский 1968), виключити вплив інших підвидів на кримську популяцію не можна. Відомо, що в 1912 р. на територію Кримського п-ова завозили особин кавказького походження, яких утримували у вольерах. Після порушення огорожі, для збереження чистоти кримського оленя, нібито всі (?) вони були відстріляні адміністрацією імператорського звіринця. Під час революції 1917 р. так само вчинили з кавказькими оленями, які мешкали на огороженій території в маєтку князя Юсупова «Орлиний заліт».

Зважаючи на значну масу тіла і високий вихід м'яса, у XIX–XX ст. на територію Австрії, Австралії, Аргентини, Нової Зеландії, Німеччини, Словаччини, України (Асканія-Нова), Чехії (1887–1915), Чилі для створення нових популяцій і для поліпшення екстер'єру місцевих оленів завозились вапіті. Гібриди від схрещування благородного оленя з вапіті було виявлене у місцях їх сумісного мешкання на території Нової Зеландії, що згодом було перенесено на оленячі ферми (Yerex 2001). У Центрі сільськогосподарських досліджень «Інвермай» (Нова Зеландія) самців вапіті використовували в якості основних плідників, що покривали самиць благородного оленя. В результаті цього народжувалися більш крупні телята зі швидкими темпами зростання, що помітно збільшувало виробництво оленини, а також сприяло кращому розвитку пантів. Але було встановлено, що наслідком парування самців вапіті з молодими або невеликими самицями благородного оленя спостерігалось ускладнене отелення через значну величину плоду, що іноді призводило до загибелі матері та теляти (Pearse 1992).

З метою збагачення мисливської теріофауни, в Австралії, Австрії, Азербайджані, Вірменії, Казахстані, Киргизстані, Латвії, Литві, Молдові, Новій Зеландії, Німеччині, Росії, Таджикистані, Угорщині, Україні, Чехії та в інших країнах світу було інтродуковано багато плямистих оленів. Після завезення їх у 1860 р. до Великобританії та Ірландії та за утримання у вольерах з місцевими благородними була зафіксована поява здатних до розмноження гібридів (Senn 2009). У 1920 р. такі особини з'явилися у природних угіддях північно-західної Англії, що створило загрозу виживання аборигенної форми *C. e. scoticus* Lönnberg (Lowe & Gardiner 1975). Поява зазначених гібридів була зафіксована й у лісах Республіки Молдова (Чегорка 1990) та у інших місцях. Між тим, у Великобританії було встановлено, що, незалежно від ступеня інтрогре-

сії, відрізнити зазначені гібриди від представників аборигенних форм благородного оленя неможливо. Їх вдалося виокремити лише за допомогою канонічного аналізу і лише тоді, коли дані, що використовувались для побудови базової матриці, були однорідними та біологічно значущими (Lowe & Gardner 1974). Зараз в мисливських угіддях Європи мешкає понад 30 тис. особин оленя плямистого, що суттєво спотворило природний гено- та фенотип благородного оленя. І з огляду на сказане, генофонд його багатьох популяцій на значній площі природного ареалу зазнав серйозних змін.

Це змушує нас переглянути ставлення до штучних угруповань не тільки благородного оленя, а й інших тварин, які утворилися в результаті гібридизації і які існують досить тривалий період. Адже класичне уявлення про вид, як про основну одиницю популяційної біології та систематики сильно похитнулося. Проте, в сучасній, штучно встановленій, ієрархії не знайшлося місця для груп, проміжних між видом і підвидом, а в таксономічній структурі не було створено категорій, які б відповідали напіввидам, доцільність виділення яких визнається популяційними екологами (Грант, 1980).

Асканійський благородний олень

Прикладом міжвидової гібридизації є так званий «асканійський благородний олень». Його засновниками були 12 особин марала, п'ять особин середньо-європейського, дві особини (самець і самиця) кримського оленів, а також два самці ізюбра і дві особини (самець і самка) вапіті. Не виключено, що в утворенні цього гібриду міг брати участь і плямистий олень (Ільїна 1956; Салганский *et al.* 1963). Незважаючи на порівняно невелику кількість особин, гібридизація різних за походженням оленів сприяла формуванню стійкого, хоча і своєрідного еко типу, про що свідчать:

- 1) великий ареал з різноманітними екологічними умовами;
- 2) невисока вимогливість до якості біотопу і здатність жити в поєднаних лісосмугах, агроценозах, очеретяних заростях, в заплавах і тайгових лісах, а також на морських островах;
- 3) значна тривалість періоду існування (понад 100 років), упродовж якого не відбулося зниження репродуктивного потенціалу.

Хоча популяції асканійського благородного оленя в різних країнах (Казахстан, Республіка Молдова, Російська Федерація) існують багато років (Павлов 1999; Треус 1968), а їх чисельність порівняно значна, його морфологія та генетичні особливості вивчені досить слабо. Цьому є кілька причин, найбільш важлива з яких — зневажливе ставлення зоологів до гібридних угруповань благородного оленя взагалі (Гептнер & Цалкин 1947; Гептнер *et al.* 1961) і асканійського зокрема (Банников 1975). Між тим, генетична чистота багатьох з аборигенних популяцій є сумнівною, а таксономія виду *Cervus elaphus* — надзвичайно заплутаною (Данилкин 1999).

За екстер'єрними показниками асканійського благородного оленя слід віднести до крупних форм. Маса тіла телят, здобутих на Обитічній косі у грудні,

досягала 70 кг, хоча у деяких особливо великих молодих самців, які народилися в квітні, вона наближалася до 100 кг. Інші показники були також досить значними. Для порівняння, в колишній НДР середня маса тіла самиць у листопаді становила 53 (максимум — 58), а самців — 61 (максимум — 65) кг (Briedermann *et al.* 1989). Незважаючи на характерний для виду вторинний статевий диморфізм, у перший рік життя виявити такого нам не вдалося. За масою і довжиною тіла самці перевершували самиць, за висотою в плечах вони не відрізнялися між собою, а за більшістю інших самиці незначно перевершували самців. Майже всі виявлені морфологічні відмінності між самцями і самицями серед телят виявилися статистично достовірними (табл. 1).

Вияток становила лише довжина хвоста, яка у самиць є більшою ($t = 2,90$ за $P = 0,01$), ніж у самців. Однак, слід зауважити, що для цього показника, судячи за величиною коефіцієнту варіації, характерна значна індивідуальна мінливість у звірів обох статей у всіх вікових групах. Наприклад, серед телят у самців різниця між максимальною і мінімальною довжиною хвоста склала 120,0, а у самиць — 27,8 %; у однорічних тварин, відповідно, — 72,0 і 60,0 % і у дорослих — 125,0 і 107,8 %. З огляду на те, що телята обох статей за висотою в плечах мають однакову величину, а в крижах у самиць вона більша, ніж у самців, це визначає своєрідний профіль тіла тварин у ранньому віці. За співвідношення висоти тіла оленят в крижах до такої в плечах (самці / самиці = 1.09 / 1.16), тварини обох статей виглядають як би трохи нахиленими вперед, що характерно і для телят великої рогатої худоби.

У асканійського оленя в однорічному віку самці перевершують самиць майже за всіма показниками, крім довжини хвоста, однак достовірно — лише за масою тіла (табл. 1). У порівнянні з телятами, цей показник виявився у самців в 1,9, а у самиць в 1,7 рази більшим, проте всі інші — значно меншими. Наприклад, однорічні олені обох статей перевершують телят: за довжиною тіла в 1,31, за довжиною голови (самці / самиці) — в 1,41 / 1,39, за похилою довжиною тулуба — в 1,26 / 1,21, за обхватом тіла у грудях — в 1,37 / 1,27 і за висотою в плечах — в 1,21 / 1,14 рази.

У оленів річного віку зберігається перевищення висоти тіла в крижах над таким в плечах, однак, у порівнянні з телятами, ця різниця є меншою (самці / самиці = 1,07 / 1,11). Хоча у однорічних звірів обох статей, судячи за коефіцієнтом варіації, мінливість деяких екстер'єрних показників (довжина голови, похила довжина тулуба, висота в крижах, довжина кисті і плесна) зменшилася, однак інших — зросла. Причому в деяких випадках, наприклад, збільшення довжини тіла спостерігається у тварин обох статей, в інших (висота в плечах) має місце збільшення у самців і значне зменшення у самиць. Така неоднаковість пов'язана з алометричним зростанням різних частин тіла, що взагалі характерно для різних представників тваринного світу (Huxly 1929). Серед дорослих тварин самці достовірно перевершують самиць майже за всіма екстер'єрними показниками, крім довжини вуха, хвоста і похилої довжини тулуба. Два останні у самиць виявилися більшими, ніж у самців.

Таблиця 1. Екстер'єрні показники асканійського благородного оленя.

Показники	Sex	Телята (10♂; 9♀)			1-річні (20♂; 10♀)			Дорослі (23♂; 46♀)		
		M±m	Min	Max	M±m	Min	Max	M±m	Min	Max
Маса тіла, кг	♂	69,8±3,88	62,0	95,0	129,1±3,27	100,0	155,0	199,3±10,21	115,0	290,0
	♀	65,0±1,67	60,0	70,0	110,6±5,40	80,0	138,0	149,3±4,05	110,0	222,0
Довжина тіла, см	♂	132,7±1,80	122,2	137,0	174,2±2,96	147,0	192,0	206,8±2,83	181,0	227,0
	♀	128,9±4,93	97,0	144,0	168,7±5,69	140,0	190,0	198,3±1,38	180,0	221,0
Довжина голови, см	♂	31,9±1,31	24,0	36,0	45,4±1,10	39,5	58,0	53,4±1,44	44,0	64,0
	♀	31,8±1,01	24,0	33,2	44,0±1,00	38,6	47,2	49,2±0,67	44,0	61,0
Довжина похила, см	♂	89,9±1,97	85,0	107,0	113,4±1,73	101,0	126,0	116,0±3,15	92,5	143,0
	♀	92,4±4,10	79,3	107,0	112,1±2,18	104,0	123,9	126,2±2,14	99,1	155,0
Обхват тіла у грудях, см	♂	91,2±1,71	86,2	98,5	124,6±1,58	114,0	145,0	149,3±3,15	125,0	185,0
	♀	95,2±2,56	90,0	114,0	120,8±3,49	104,0	140,0	138,3±1,93	120,0	178,0
Висота в плечах, см	♂	103,2±1,95	98,5	112,0	124,4±2,11	107,0	137,0	142,4±1,70	130,0	160,0
	♀	103,2±4,95	70,0	122,0	118,0±2,14	106,0	124,0	130,7±1,25	108,8	146,0
Висота в крижах, см	♂	112,7±2,17	106,7	124,2	132,4±1,65	118,0	144,0	147,6±1,47	135,0	160,0
	♀	120,0±6,16	71,0	130,0	130,4±1,88	118,0	136,7	142,3±0,98	130,0	157,0
Довжина кисті, см	♂	39,2±1,43	32,6	46,2	43,5±0,61	40,0	50,2	49,4±0,51	46,5	53,5
	♀	43,2±2,01	32,6	46,4	42,5±0,48	40,0	45,0	45,4±0,39	40,3	49,0
Довжина плесна, см	♂	47,6±1,30	42,5	55,0	55,7±0,69	50,5	61,0	60,7±0,58	52,0	66,0
	♀	51,4±1,27	47,0	55,2	53,8±1,22	47,0	58,0	58,6±0,45	54,0	68,3
Довжина хвоста, см	♂	7,8±0,56	5,0	11,0	11,9±0,42	9,3	16,0	12,1±0,52	8,0	18,0
	♀	9,8±0,42	9,0	11,5	12,8±0,61	10,0	16,0	12,7±0,36	9,0	18,7
Довжина вуха, см	♂	17,3±0,54	13,0	18,5	20,0±0,38	17,0	23,0	21,9±0,51	12,0	25,0
	♀	16,6±0,91	11,0	20,0	19,9±0,55	16,0	22,0	21,1±0,16	17,5	24,0

Найменші достовірні відмінності між особинами різних статей були виявлені при порівнянні таких показників, як: похила довжина тулуба ($t = 2,69$ за $P = 0,01$) і довжина плесна ($t = 2,82$ за $P = 0,01$).

У дорослих оленів відношення висоти тіла в крижах до такої в плечах стає ще меншим, ніж у особин однорічного віку. У самців його величина становить 1,04, а у самиць — 1,09. Цікаво, що перевищення висоти тіла у благородного оленя в крижах над таким в плечах спостерігається не лише при порівнянні між собою середніх, а й мінімальних та максимальних показників. З настанням статевої зрілості зростання тіла оленя не припиняється — збільшення маси та інших екстер'єрних показників триває приблизно до 10 років (Briedermann *et al.* 1989).

Маса тіла дорослих самців, здобутих в 1988–1990 рр. після гону на території колишнього Азово-Сиваського ДЗМГ (п-в Бирючий), дорівнювала 235 (223–255) кг, довжина тіла — 225 (217–238), висота в плечах — 144 (136–156), висота в крижах плечах — 150 (140–160) см. Звертає на себе увагу те,

що, як і за результатами наших досліджень, відношення висоти тіла в крижах до такої в плечах у самців також дорівнювало 1,04. За іншими даними, в різні роки максимальна маса тіла рогалів на Бирючому становила 304,5, а середня ($n = 11$) — 260 кг; максимальна ж маса самиць — 233, а середня ($n = 15$) — 200 кг. У цьому випадку величина всіх екстер'єрних показників виявилася істотно вищою, ніж це було виявлено нами на Обитічній косі. Можливо, причиною цього були інтенсивні біотехнічні заходи (посів сільськогосподарських культур, підгодівля зерном, коренеплодами і фруктами в зимовий час), а також селекційний відстріл, який почали широко застосовувати в Азово-Сиваському ДЗМГ ще з 1959 р. Але, скоріш за все, після досягнення оленями оптимальних екстер'єрних кондицій непомірні відстріли значної кількості трофейних рогалів в період, що пішов за розвалом СРСР, призвів до подрібнення звірів у всій Україні. На жаль, це не раз спостерігалось під час революцій, воєн і різних політичних негараздів на територіях багатьох країн...

Вимірювання і зважування оленів ($n = 108$) на Обитічній косі у 1989–2009 рр. показало, що дорослі особини за одними показниками (маса і довжина тіла) дуже близькі до тварин середньоєвропейського підвиду із Біловезької пущі (Козло 1983; Шостак 1983), за другими (висота в плечах) — до марала із Алтаю (Федосенко 1980), за третіми (обхват у грудях) — до середньо-європейського оленя із Центрального Чорнозем'я (Простаков 1996), а за четвертими (довжина плесна) — до ізюбра із Прибайкалля (Свиридов 1981). Іншими словами, благородний олень асканійського походження увібрив у себе багато якостей своїх засновників, що і визначило своєрідність його екстер'єру. Це демонструє вірогідне гібридне утворення деяких із сучасних червін.

Важливими популяційними характеристиками ссавців є розмір і пропорції черепа, які у всіх оленевих мають яскраво виражений статевий диморфізм. Як правило, дорослі самці за краніометричними показниками перевершують самиць. У кримського оленя, який є одним з родоначальників асканійської форми, це добре проявляється після досягнення тваринами віку 2,5 років. З цього часу самці помітно перевищують самиць за такими показниками черепа: вилічна ширина, максимальна ширина, ширина рила над першим кутнім зубом, ширина потиличних виростків (Бёме 1957).

Краніометричні дослідження навіть невеликої кількості матеріалу ($n = 18$) із заповідника «Асканія-Нова» показали істотну і достовірну перевагу дорослих самців над самицями майже за всіма показниками, крім довжини верхнього ряду кутніх зубів і ширини потиличних виростків (Кравченко 1971). Хоча вони у самців були також більшими, ніж у самиць, проте ці відмінності виявились статистично не достовірними (табл. 2). Оскільки на значно більшому матеріалі (табл. 3) нам цього виявити не вдалося, можливо, причиною був невеликий обсяг дослідженої вибірки. При порівнянні краніометричних показників асканійських самців із такими, що представляють інші форми (марал, кавказький, кримський і європейський олені), деякі дослідники стверджували, що за більшістю їх гібридний олень із заповідника «Асканія-Нова» близький до марала і європейського оленя.

Таблиця 2. Розміри черепа благородного оленя із заповідника «Асканія-Нова» за працею Р. С. Кравченко (1971)*

Виміри, мм	Стать	n	M±m	Min	Max	CV, %	t**
Максимальна довжина	♂	13	453,0±2,12	431	463	1,72	3,72
	♀	5	388,6±17,17	346	442	9,88	
Кондило-базальна довжина	♂	13	426,4±0,80	418	430	6,68	5,02
	♀	5	369,4±11,33	338	395	6,86	
Основна довжина	♂	13	401,8±0,80	395	406	0,72	5,74
	♀	5	344,4±9,97	315	371	6,47	
Вилична ширина	♂	13	171,1±2,25	155	182	4,71	3,58
	♀	5	146,0±6,64	127	160	9,86	
Максимальна ширина (між задніми краями орбіт)	♂	13	187,5±1,21	180	197	2,31	4,17
	♀	5	157,2±7,17	137,0	173	10,21	
Міжорбітальна ширина	♂	13	136,1±2,59	110	149	6,84	4,52
	♀	5	114,0±4,15	105	123	8,30	
Довжина від дистального краю орбіт до такого міжщелепних кісток	♂	13	255,0±0,84	249	259	1,19	4,30
	♀	5	218,2±8,51	197	242	8,72	
Відстань від зчленівних відростків до альвеоли M ₃	♂	13	175,8±1,07	168	182	2,20	4,22
	♀	5	145,8±7,03	129	164	10,79	
Ширина рила над іклами	♂	13	79,6±1,46	73	84	6,63	3,65
	♀	5	59,2±5,40	41	71	20,99	
Ширина рила над M ₁	♂	13	137,5±1,62	125	144	4,25	3,82
	♀	5	114,0±5,93	101	128	11,63	
Довжина верхнього ряду кутніх зубів	♂	13	112,8±1,13	109	122	3,62	1,56
	♀	5	107,8±3,01	100	118	6,24	
Ширина зчленівних відростків	♂	13	79,6±1,34	7,2	87	6,09	2,18
	♀	5	71,6±3,41	66	82	10,66	
Ширина зовнішнього носового отвору	♂	13	57,8±0,96	52	63	5,00	3,64
	♀	5	43,8±3,72	32	53	18,99	

* Критерій достовірності відмінностей вираховано нами.

Про це буцімто свідчать максимальна, кондило-базальна і основна довжина, а також вилична та міжорбітальна ширина, лицьова та кондило-молярна довжина, відстань від заднього краю зчленівних виростків до альвеол кутніх зубів, ширина рила над іклами і ще кілька ознак, за якими асканійський олень достовірно не відрізняється від зазначених підвидів (Кравченко 1971). Однак цей автор також наводить результати вимірювань, які свідчать не на користь зроблених ним висновків. Так, за довжиною зубного ряду верхньої щелепи асканійський олень достовірно поступається маралу, але не відрізняється від особин кримського і середньоевропейського підвидів. За шириною рила над першим кутнім зубом він достовірно перевершує всі вихідні форми, і ці відмінності можна наводити й далі. З огляду на сказане, а також на те, що цитований дослідник порівнював тільки самців різних підвидів, наше бачення є іншим (табл. 3).

Таблиця 3. Краніометричні характеристики дорослих особин (3–18 років) асканійського благородного оленя

Виміри, см	Стать	n	M±m	Min	Max	CV, %	t
Максимальна довжина	♂	26	42,3±0,53	36,5	47,8	6,38	4,70
	♀	26	39,5±0,31	38,2	45,0	4,02	
Кондило-базальна довжина	♂	26	40,2±0,46	35,3	45,4	5,85	5,06
	♀	26	37,7±0,13	36,5	39,3	1,76	
Основна довжина	♂	26	38,0±0,51	32,8	43,6	6,86	5,09
	♀	26	35,1±0,24	30,0	36,8	3,47	
Найбільша ширина	♂	26	17,8±0,25	15,7	19,7	6,92	6,41
	♀	27	16,0±0,13	14,7	17,4	4,17	
Вилична ширина	♂	27	16,0±0,20	14,3	17,6	6,47	4,39
	♀	27	15,0±0,10	13,9	15,7	3,43	
Міжорбітальна ширина	♂	27	12,8±0,24	9,8	15,0	9,92	4,28
	♀	27	11,7±0,17	10,1	15,0	7,69	
Лицьова довжина, від дистального краю орбіти до такого міжщелепних кісток	♂	27	24,7±0,30	21,5	27,6	6,24	5,07
	♀	27	23,1±0,13	21,8	24,2	2,82	
Найбільша довжина носових кісток	♂	26	15,1±0,22	13,2	17,1	7,42	5,52
	♀	27	13,6±0,17	12,4	15,1	6,41	
Ширина зовнішнього носового отвору	♂	26	5,1±0,13	4,0	6,4	12,85	2,26
	♀	27	4,8±0,09	4,3	6,9	6,98	
Ширина рила над іклами	♂	26	7,4±0,14	5,9	8,8	9,36	4,11
	♀	26	6,7±0,09	5,8	7,7	6,98	
Ширина рила над M ₁	♂	27	12,6±0,17	10,9	14,2	7,20	1,50
	♀	28	12,3±0,08	11,3	13,1	3,53	
Довжина верхнього ряду кутніх зубів	♂	26	11,9±0,12	11,1	13,2	5,08	4,16
	♀	27	11,2±0,12	10,0	12,1	5,47	
Довжина рила від альвеоли Pm ₁ до дистального краю міжщелепних кісток	♂	26	13,3±0,18	11,5	14,8	6,72	3,05
	♀	27	12,7±0,13	12,0	13,7	3,85	
Кондило-молярна довжина (від зчленівних виростків до альвеоли M ₃)	♂	26	16,1±0,28	13,3	18,7	9,01	3,05
	♀	28	15,0±0,22	13,7	20,2	7,92	
Ширина мозкової капсули	♂	28	10,0±0,11	8,4	10,9	5,97	4,70
	♀	27	9,4±0,05	8,9	9,8	2,55	
Ширина зчленівних виростків	♂	27	7,7±0,08	6,9	9,1	5,64	4,87
	♀	27	7,0±0,11	5,4	8,0	8,14	
Довжина нижньої щелепи	♂	23	33,6±0,57	29,9	37,1	8,08	1,88
	♀	27	32,5±0,21	29,5	34,3	3,42	
Довжина нижнього ряду кутніх зубів	♂	23	13,6±0,12	11,7	14,2	4,18	3,19
	♀	27	13,0±0,11	11,8	13,6	4,26	
Довжина діастеми нижньої щелепи	♂	23	10,0±0,17	8,7	10,9	8,24	3,76
	♀	27	9,3±0,07	8,7	10,0	4,12	

Результати наших досліджень, виконаних на великому матеріалі, зібраному в різних місцях мешкання асканійського благородного оленя, також показали значну перевагу самців над самицями за більшістю краніометричними показниками. Однак за шириною зовнішнього носового отвору це має місце ($t = 2,26$) при $P = 0,04$, а за шириною рила над першим кутнім зубом і за довжиною нижньої щелепи достовірних відмінностей у звірів різної статі виявити не вдалося. У самиць і у самців досліджених нами тварин довжина верхнього ряду виявилася достовірно меншою, ніж довжина нижнього ряду кутніх зубів, відповідно: $t = 8,01$ і $5,53$.

Така закономірність характерна і для звірів інших популяцій. Незважаючи на те, що групу дорослих оленів входили особини, вік яких і, відповідно, розміри черепа коливалися в широких межах, для всіх краніометричних показників характерна незначна індивідуальна мінливість. Проведений нами аналіз результатів краніометричних досліджень Р. С. Кравченко (1971), а також порівняння промірів черепів оленів з такими із інших регіонів колишнього Радянського Союзу, показало схожість асканійського оленя за величиною максимальної та конділо-базальної довжини черепа із забайкальським ізюбром (Самойлов 1973), а за довжиною верхнього ряду кутніх зубів — з кримським оленем (Бёме 1957). За всіма іншими ознаками ніяких аналогій нам знайти не вдалося. Наприклад, ізюбр із Якутії (Тавровський і др. 1971) перевершує асканійського благородного оленя за всіма екстер'єрними і краніометричними ознаками.

Порівняння вимірів черепів благородного оленя із заповідника «Асканія-Нова», проведених в 1967–1969 рр. (Кравченко 1971), зі здійснених нами на Обитічній косі, п-ові Бірючий та о-ві Джарилгач у 1995–2019 рр., показало, що черепи дорослих самців за багатьма показниками стали достовірно меншими, а самиць, хоча і недостовірно, але більшими (табл. 4).

Таблиця 4. Мінливість краніометричних показників дорослих благородних оленів асканійського походження у часі*

Показники, см	1967–1969	1995–2019	<i>t</i>	1967–1969	1995–2019	<i>t</i>
	Самиці (<i>n</i> = 13)	Самці (<i>n</i> = 26)		Самиці (<i>n</i> = 5)	Самці (<i>n</i> = 26)	
Максимальна довжина	45,3±0,21	42,3±0,53	4,77	38,9±1,72	39,5±0,31	0,34
Конділо-базальна довжина	42,6±0,08	40,2±0,46	4,83	36,9±1,13	37,7±0,13	0,70
Вилічна ширина	17,1±0,23	16,0±0,20	3,46	14,6±0,64	15,0±0,10	0,61
Міжорбітальна ширина	13,6±0,26	12,8±0,24	2,18	11,4±0,42	11,7±0,17	0,46
Ширина рила над іклами	8,0±0,15	7,4±0,14	2,83	5,9±0,54	6,7±0,09	1,48
Довжина верхнього ряду кутніх зубів	11,3±0,11	11,9±0,12	4,30	10,8±0,30	11,2±0,12	1,53
Ширина зчленівних виростків	8,0±0,13	7,7±0,08	1,90	7,2±0,34	7,0±0,11	0,56

* Дані за 1967–1969 роки — за: Р. С. Кравченко (1971).

У самців не змінилися міжорбітальна ширина і ширина потиличних виrostків, а довжина верхнього ряду зубів навіть стала достовірно більшою. З огляду на невелику кількість матеріалу із заповідника «Асканія-Нова» і відсутність достовірних відмінностей можна стверджувати, що величина краніометричних показників у самиць не змінилася. Вірогідно, основною причиною зменшення розміру тіла і черепа самців асканійського благородного оленя є інтенсивне полювання, яке в місцях проведення досліджень проводилося упродовж багатьох років. Найчастіше воно спрямоване на вилучення великих самців з метою отримання видатних трофеїв, результатом чого стало здрібнення тварин, що мало місце в багатьох країнах світу.

Генетичні дослідження оленів роду *Cervus*

За результатами досліджень мітохондріальної ДНК, виконаних за керівництва проф. О. О. Данилкіна, було побудоване філогенетичне дерево (рис. 1), на якому виявилися відокремленими два великих кластера (Кузнецова *et al.* 2007). Перший утворений переважно азійськими оленями, всередині якого виокремилися групи «зіюбрів» із Іркутської області, Красноярського і Хабаровського країв, Амурської області і Китаю, «маралів» — із Алтаю і Туви, «вапіті» — із Північної Америки, а також гібридні особини (Сер: 48, 49, 94) асканійського походження із України.

До другого кластеру увійшли тварини із Австрії, Болгарії, Угорщини, Іспанії, Франції, Китаю, Німеччини, Польщі, Республіки Білорусь, Калінінградської області РФ, Норвегії, Тунісу, Румунії, Туреччини, Белгородської області, Краснодарського краю та Північного Кавказу, чистокровні особини із Карпат (Сер: 70) і Криму (AY148966; Сер: 43, 72, 73), а також гібридні (Сер: 45, 46, 97, 98) — зі степової зони України.

З одного боку, це вказує на спорідненість кримського оленя з тваринами Західної, Північної та Південної Європи, а з іншого — з такими із Туреччини, Краснодарського краю, Дагестану, Карачаєво-Черкесії й Північної Осетії. Тобто, «кавказький слід» у генетичній карті кримського оленя є. Загалом, зразки із України зайняли протилежні позиції, що підтверджується наявністю в популяціях *Cervus elaphus* мтДНК «алтайського типу». Цікаво, що ні кримські, ні карпатські, ні кавказькі олені не утворили на філогенетичному дереві (рис. 1) відокремлених груп, які б генетично підтвердили їхній підвидовий статус (Кузнецова *и др.* 2007). У порівнянні з іншими видами оленевих, нуклеотидна мінливість у особин асканійського походження та представників інших географічних популяцій виявилася досить високою і склала 3,6%, тоді як у плямистого оленя вона коливалась у межах 1,4–2,5% (Randi *et al.* 1998).

Аналіз фоно та сонограм, що характеризують голоси асканійських оленів, видаваних ними в шлюбний період, показав, що за структурою і за гармонічною модуляцією вони дуже близькі до марала. Проте, нарівні зі звуками цього оленя, часто виявлялися й такі, які характерні для представників західної елафоїдної групи підвидів (Никольський & Чегорка 1985).

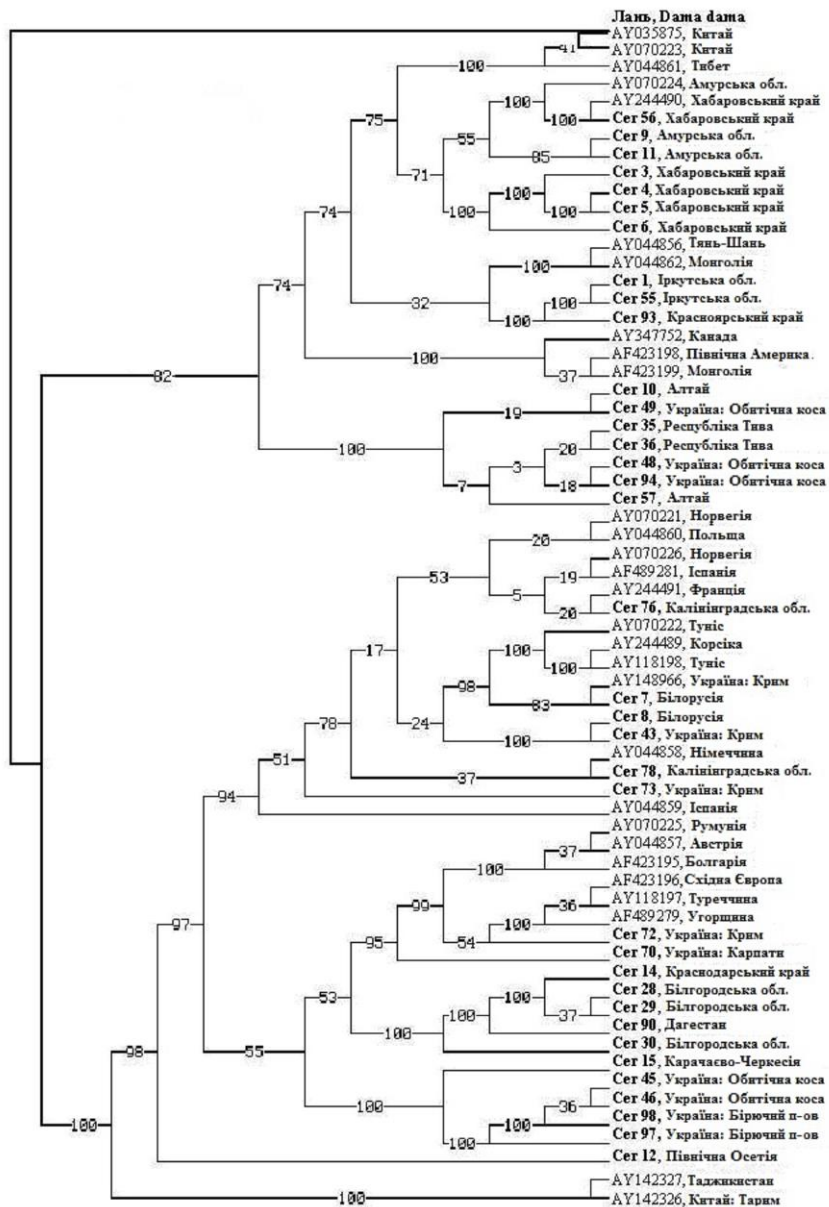


Рис. 1. Філогенетичне дерево благородного оленя: за алгоритмом максимальної правдоподібності (Кузнецова *et al.* 2007).

Однак, при порівнянні тварин за поліморфізмом білків крові з п-ова Бирючий та заповідника «Асканія-Нова» з родичами з Алтайського краю (РФ), було встановлено їхню велику схожість за ряснотою генів в Sa₂-глобуліновому і трансферріновому локусах (Кравченко & Кравченко 1971). Це свідчить про домінуючий вплив сибірського марала на формування асканійської степової форми благородного оленя, що підтверджується і результатами наших досліджень мітохондріальної ДНК (Кузнецова *et al.* 2007).

Заклучне слово

Підсумовуючи результати досліджень, з достатньою впевненістю можна стверджувати, що представники різних видів (підвидів?) роду *Cervus* певним чином вплинули на більшість європейських популяцій. Це потребує спеціального вивчення їхніх генотипів і таксономічної оцінки цих змін.

Враховуючи певну морфологічну та генетичну своєрідність благородного оленя асканійського походження, відносно високу чисельність і значний ареал, він заслуговує на присвоєння підвидового статусу *C. e. falz-feini*. Адже, по суті, поява даного еко типу є результатом симпатричного видоутворення за особливих умов.

Оскільки більшість екологічних та екстер'єрних характеристик цього благородного оленя визначаються спорідненістю з тваринами азійського походження, найбільш прийнятним для цієї гібридної форми оленя є назва «асканійський марал».

Подяки

Висловлюю вдячність колишньому директору НПП «Азово-Сиваський» Є. С. Поповчуку і колишнім директорам ДП «Приморський лісгосп» С. П. Рибалкіну, Н. О. Островській та М. М. Заболотному за допомогу в організації та проведенні багаторічних досліджень. Дуже важливими є особисті повідомлення колишніх головних мисливствознавців Азово-Сиваського державного заповідно-мисливського господарства Є. І. Рибіна та М. П. Тхора.

Література • References

- Банников, А. Г. 1975. Проблемы о-ва Бирючего. *Охота и охотничье хозяйство*, **1**: 4–6.
- Бачинский, Г. А., В. Н. Дублянский. 1968. О времени и палеогеографической обстановке образования глубинных карстовых полостей Крыма. *Природная обстановка и фауна прошлого*. Научная думка, Киев, **4**: 79–101.
- Беме, Р. Л. 1957. Краниологическая характеристика крымского оленя. *Зоологический журнал*, **34** (10): 1557–1564.
- Бибикова, В. И. 1975. О смене некоторых компонентов фауны копытных на Украине в голоцене. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, **88** (6): 67–72.
- Браунер, А. 1915. О млекопитающих Крыма. *Школьные экскурсии и школьный музей*. Одесса. **8**: 1–7.
- Браунер, А. А. 1935. Прошлое фауны южной Украины. *Природа и социалистическое хозяйство*, **7**: 8–14.
- Бромлей, Г. Ф., Кучеренко С. П. 1983. *Копытные юга Дальнего Востока СССР*. Наука, Москва: 1–305.

- Гептнер, В. Г., А. А. Насимович, А. Г. Банников. 1961. *Млекопитающие Советского Союза. (Парно- и непарнокопытные)*. Высшая школа, Москва: 1–776.
- Гептнер, В. Г., В. И. Цалкин. 1947. *Олени СССР (систематика и зоогеография)*. МОИП, Москва, 1–176.
- Герцег, А. Б. 1983. *Охота в иллюстрациях*. Priroda, Братислава, 1–590.
- Грант, В. 1980. *Эволюция организмов*. Мир, Москва, 1–408.
- Графодатский, А. С., С. И. Раджабли. 1985. Хромосомы трёх видов Cervidae. *Зоологический журнал*, **64** (8): 1275–1279.
- Данилкин, А. А. 1999. *Олени (Млекопитающие России и сопредельных стран)*. ГЕОС, Москва, 1–552.
- Ильина, Г. И. 1956. Экологические особенности пятнистого оленя и перспективы его акклиматизации в европейской части СССР. *Учёные записки Московского городского пединститута имени В. П. Потёмкина*, **61** (4–5): 3–90.
- Козло, П. Г. 1983. Морфометрическая характеристика благородного оленя Беловежской пуцци. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, **88** (6): 21–30.
- Кравченко, Р. С. 1971. Морфологические особенности черепа и рогов гибридного асканийского оленя благородного степного. *Вестник зоологии*, **1**: 52–57.
- Кравченко, Д. Н., Р. С. Кравченко. 1971. Полиморфные системы белков сыворотки крови благородного оленя (*Cervus elaphus*). *Цитология и генетика*, **4**: 311–315.
- Кузнецова, М. В., А. М. Волох, В. И. Домнич, В. Е. Тышкевич, А. А. Данилкин. 2007. Молекулярно-генетическая изменчивость благородного оленя (*Cervus elaphus*, Cervidae) Восточной Европы. *Вестник зоологии*, **41** (6): 505–509.
- Никольский, А. А., П. Т. Чегорка. 1985. Акустическая диагностика благородных оленей (*Cervus elaphus*), населяющих заповедник «Кодры». *Зоологический журнал*, **64** (12): 1886–1890.
- Павлов, М. П. 1999. *Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР*. Волго-Вятское книж. изд-во, Киров, **3**: 1–666.
- Простаков, Н. И. 1996. *Копытные животные Центрального Черноземья*. Изд-во Воронеж. гос. ун-та, Воронеж, 1–376.
- Пузанов, И. И. 1931. Фауна Крыма и её происхождение. *Труды IV Всесоюзного съезда зоологов, анатомов и гистологов*, Киев, Харьков, 63–64.
- Розанов, М. П. 1929. Опыт разведения пантовых оленей в степях заповедника «Чапли» (Аскания-Нова). *Пушиное дело*, Москва, **11–12**: 30–39.
- Салганский, А. А., И. С. Слесь, В. Д. Треус, Г. А. Успенский. 1963. Семейство оленьих. В кн.: *Зоопарк «Аскания-Нова»*. Урожай, Киев, 81–135.
- Самойлов, Е. Б. 1973. *Изюбр Восточного Забайкалья (черты морфологии, экология и хозяйственное значение)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1–32.
- Свиридов, Н. С. 1971. Некоторые морфологические характеристики изюбрей Юго-Западного Прибайкалья. *Пути повышения эффективности охотничьего хозяйства*, Том 2. Матер. науч.-практ. конф., Иркутск, 120–122.
- Тавровский, В. А., О. Е. Егоров, В. Г. Кривошеев, М. В. Попов, Ю. В. Лабутин. 1971. *Млекопитающие Якутии*. Наука, Москва, 1–660.
- Треус, В. Д. 1968. *Акклиматизация и гибридизация животных в Аскания-Нова*. Урожай, Киев, 1–316.
- Федосенко, А. К. 1980. *Марал*. Наука, Алма-Ата, 1–200.
- Чегорка, П. Т. 1990. Благородный и пятнистый олени: проблемы гибридизации. *Охота и охотничье хозяйство*, **11**: 18–20.
- Шостак, С. В. 1983. *Морфо-экологический анализ и динамика популяции европейского благородного оленя Беловежской пуцци*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Институт зоологии, Киев, 1–23.
- Briedermann, L., G. Dittich, K.-W. Lockow. 1989. Rotwild *Cervus elaphus* L. *Buch der Hege: Haarwild*, **1**: 2–56.
- Brown, D. R. (Editor). 1992. *The Biology of Deer*. Springer-Verlag, New York, 1–593.

- Grubb, P., A. L. Gardiner. 1998. List of species and subspecies of the families Tragulidae, Moschidae and Cervidae. *Deer Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC. Deer specialist group.* Oxford. Inform. Press, 6–16.
- Harrington, R. 1985. Hybridization in deer — its detection and uses. In: *Biology of Deer Production.* Ed. by P. Fennessy & K. Drew. Royal Soc. New Zealand Bull., **22**: 62.
- Huxly, J. S. 1929. *Growth gradients and the development of animal form.* Nature, 1–563.
- Lowe, V. P. W., A. L. Gardiner. 1974. A re-examination of the subspecies of red deer (*Cervus elaphus*) with particular reference to the stocks in Britain. *Journal of Zoology*, **174** (2): 185–202.
- Lowe, V. P. W., A. L. Gardiner. 1975. Hybridization between red deer (*Cervus elaphus*) and sika deer (*C. nippon*) with particular reference to the stocks in N. W. England. *Journal of Zoology*, **177** (4): 553–566.
- Matschi, P. 1907. Die wissenschaftliche Bezeichnung der sogenannten Altai-Hirsche. *Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin*, **8**: 221–228.
- Meerwarth, H. 1909. *Lebensbilder aus der Tierwelt. Säugetiere 1.* Verlag R. Voigtländer, Leipzig, **1**: 1–628.
- Morgan-Richards, M., R. D. Smissen, L. D. Shepherd, G. P. Wallis, J. J. Hayward, C. Chan, G. K. Chambers, H. M. Chapman. 2009. A review of genetic analyses of hybridisation in New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **39** (1): 1–34.
- Pearse, A. J. 1992. Farming of Wapiti and Wapiti Hybrids in New Zealand. *The Biology of Deer.* Springer-Verlag, New York, 173–179.
- Randi, E., M. Pierpaoli, A. Danilkin. 1998. Mitochondrial DNA polymorphism in populations of Siberian and European roe deer (*Capreolus pygargus* and *C. capreolus*). *Heredity*, **80** (4): 429–437.
- Volokh, A. 2015. Investigation of Red Deer (*Cervus elaphus*) antlers in the Ukrainian Steppe and results. *Beiträge zur Jagd & Wildforschung, GmbH*, **40**: 145–163.
- Senn, V. H. 2009. *Hybridisation between red deer (Cervus elaphus) on the Kintyre Peninsula, Scotland.* Thesis ... Doctor of Philosophy. The University of Edinburgh, 1–248.
- Yerex D. 2001. *Deer — The New Zealand Story.* Canterbury University Press, Christchurch, 1–200.

Резюме

ВОЛОХ, А. Гібридизація у роді *Cervus*. — Представники роду *Cervus* здатні до гібридизації з утворенням проміжних форм, які можуть розмножуватись. Прикладом цього є асканійський марал, який увібрав морфологічні та біологічні якості засновників але відрізняється своєрідним та стійким екотипом. Це є демонстрацією можливого симпатричного утворення деяких із сучасних цервін. За екстер'єрними та краніологічними показниками та за здатністю їх наслідування нащадками благородному оленю гібридного походження із біосферного заповідника «Асканія-Нова» можна надати підвидовий статус *C. e. falz-feini*.