

ISBN 978-966-02-5380-3 (серія)
ISBN 978-966-02-6160-0 (Вип. 3)

Праці Українського герпетологічного товариства
Видання Українського герпетологічного товариства

Видання містить статті присвячені систематиці, екології, морфології, фізіології, еволюції та іншим теоретичним та практичним аспектам дослідження земноводних та плазунів, також розглядаються питання охорони цих тварин, методики та методології їх досліджень. Публікується російською, українською, англійською мовами. Виходить раз на 1-2 роки. Заснований у 2008 році.

Головний редактор **Editor-in-chief**
С. М. Писанець Е. М. Pisanets

Редакційна колегія	Editorial bord
д.б.н., проф. Ананьева Н. Б. (С.-Петербург, Росія)	Prof. Ananjeva N. B. (St. Petersburg, Russia)
д.б.н., проф. Аністратенко В. В. (Київ, Україна)	Prof. Anistratenko V. V. (Kyiv, Ukraine)
к.б.н. Боркін Л. Я. (С.-Петербург, Росія)	PhD. Borkin L. J. (St. Petersburg, Russia)
д.б.н., проф. Ємельянов І. Г. (Київ, Україна)	Prof. Emelyanov I. G. (Kyiv, Ukraine)
к.б.н. Литвінчук С. М. (С.-Петербург, Росія)	PhD. Litvinchuk S. N. (St. Petersburg, Russia)
д.б.н., проф. Рековець Л. І. (Київ, Україна)	Prof. Rekovets L. I. (Kyiv, Ukraine)
д.б.н., проф. Радченко В. Г. (Київ, Україна)	Prof. Radchenko V. G. (Kyiv, Ukraine)
к.б.н. Ремінний В. Ю. (Київ, Україна)	PhD. Reminnyi V. Yu. (Kyiv, Ukraine)

Редактор Г. А. Городиська
Комп'ютерна верстка К. В. Писанець

Адреса редакції :
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна
т. (044) 234-70-16
E-mail: uhs@bigmir.net

Свідоцтво про державну реєстрацію № 14811-3782Р від 16.10.2008 р.

Затверджено до друку Президією УГТ
(протокол №1 від 18.04.2011 р.)

Наклад 300 прим.

ПРАЦІ УКРАЇНСЬКОГО ГЕРПЕТОЛОГІЧНОГО ТОВАРИСТВА

№ 3/2011

НАУКОВЕ ВИДАННЯ • ЗАСНОВАНЕ У 2008 РОЦІ • ВИХОДИТЬ РАЗ НА 1–2 РОКИ • КИЇВ

ЗМІСТ

АНАНЬЕВА Н.Б., ОРЛОВ Н.Л. Анализ таксономического разнообразия акродонтных ящериц (Agamidae, Acrodonta, Sauria, Reptilia) Вьетнама при выделении герпетологически важных территорий.....	3–12
ВОЛОНЦЕВИЧ Р.В., ЛЯПКОВ С.М., КУРАНОВА В.Н. Географическая и внутривидовая изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки, <i>Rana arvalis</i> (Amphibia; Ranidae).....	13–27
ЗАРИПОВА Ф.Ф., КУЗОВЕНКО А.Е., ФАЙЗУЛИН А.И. О питании зеленой жабы <i>Bufo viridis</i> (Anura, Amphibia) Южного Урала (Республика Башкортостан).....	28–35
ИДРИСОВА Л.А. Некоторые особенности внешней морфологии прыткой ящерицы, <i>Lacerta agilis</i> и обыкновенного ужа, <i>Natrix natrix</i> (Reptilia; Squamata) в Приказанье.....	36–49
КИДОВ А.А., МАТУШКИНА К.А. Вокализация самцов тальшской жабы, <i>Bufo eichwaldi</i> (Amphibia; Anura) в искусственных условиях.....	50–55
КИДОВ А.А., МАТУШКИНА К.А., ТИМОШИНА А.Л. Новые данные по распространению земноводных и пресмыкающихся в Тальшских горах и Ленкоранской низменности: некоторые итоги герпетологических экспедиций 2009–2011 гг.....	56–63
КУРАНОВА В.Н., РАВКИН Ю.С., ЯРЦЕВ В.В., БОГОМОЛОВА И.Н., ЦЫБУЛИН С.М., МОСКВИТИНА Н.С., ШАМГУНОВА Р.Р. Обыкновенная гадюка, <i>Vipera berus</i> (Reptilia; Squamata), как промысловый ресурс Западной Сибири: состояние и перспективы использования.....	64–75
ЛАДА Г.А., БОРКИН Л.Я., ЛИТВИНЧУК С.Н., РОЗАНОВ Ю.М. Видовой состав и популяционные системы зеленых лягушек, <i>Rana esculenta</i> complex (Amphibia; Anura) бассейна реки Псел.....	76–83
ЛЯПКОВ С.М., РЫЖКОВА О.В., БУШ М.Г., ИВАНОВА А.А. Географическая изменчивость и структура внутривидовой изменчивости характеристик жизненного цикла и морфологических признаков завершивших метаморфоз травяных лягушек (Amphibia; Anura)	84–98

МЕРКУЛОВА К.М. Тиреоидные гормоны в развитии и эволюции черепа хвостатых амфибий	99–119
МИХАЙЛОВА О.В., КЕЧЕДЖИ А.Е., ШАБАНОВ Д.А. Изучение сперматогенеза у диплоидных <i>Pelophylax esculentus</i> (Amphibia, Anura) при помощи кариоанализа в раздавленных препаратах.....	120–127
ПИСАНЕЦ Е.М., МАНИЛО В.В., МАТВЕЕВ А.С. Предварительные материалы по изменчивости обыкновенной, <i>Hyla aborea</i> и восточной, <i>H. orientalis</i> квакш Восточной Европы (Amphibia, Hylidae).....	128–138
ПЕСКОВА Т.Ю., ЖУКОВА Т.И. Гематологические показатели озерной лягушки, <i>Rana ridibunda</i> (Amphibia; Anura), после экспозиции в растворах различных ксенобиотиков.....	139–153
РАИМБЕКОВА Е.Е. Коммуникативное поведение ушастой круглоголовки <i>Phrynoscephalus mystaceus</i> (Pallas 1776) (Squamata: Agamidae).....	154–163
РЯБОВ С.А. Научная и природоохранная работа международного центра по разведению и изучению рептилий при Бион террариум центре.....	164–168
СМИРНОВ Н.А., СКИЛЬСКИЙ И.В. Современное состояние популяций карпатского тритона <i>Lissotriton montandoni</i> (Caudata: Salamandridae) в Украине.....	169–185
ТКАЧЕВ Д.А. Террариумистика в Украине: вчера, сегодня, завтра: к истории вопроса.....	186–190
УШАКОВ М.В. Динамика населения земноводных и пресмыкающихся Морозовой горы (заповедник «Галичья гора», Россия), влияние на нее катастрофических событий.....	191–200
ФАЙЗЗУЛИН А.И. О морфологических аномалиях бесхвостых земноводных (Anura, Amphibia) Волжского бассейна.....	201–207
ХАЙРУТДИНОВ И.З. Характеристика популяций прыткой ящерицы <i>Lacerta agilis</i> (Reptilia; Squamata) урбанизированных территорий Татарстана (на примере г. Казани).....	208–220

УДК 574:598.112

АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АКРОДОНТНЫХ ЯЩЕРИЦ (AGAMIDAE, ACRODONTA, SAURIA, REPTILIA) ВЬЕТНАМА ПРИ ВЫДЕЛЕНИИ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИ ВАЖНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Н.Б. Ананьева, Н.Л. Орлов

Учреждение Российской Академии наук Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
E-mail: azemiops@zin.ru

Анализ таксономического разнообразия акродонтных ящериц (Agamidae, Acrodonta, Sauria, Reptilia) Вьетнама при выделении герпетологически важных территорий. Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. – Обобщены результаты фаунистических, таксономических и филогенетических исследований агам фауны Вьетнама. Анализируются таксономическое разнообразие агамовых ящериц и представительства различных эволюционных линий этого семейства в различных регионах Юго-Восточной Азии. С точки зрения биогеографии оценивается состав фауны агамовых ящериц Вьетнама, а также доля в ней эндемичных и широкоареальных видов. На основании данных о приуроченности большинства эндемичных видов к горным тропическим лесам южных районов Центрального Вьетнама в пределах плато Тай Нгуйен обсуждается необходимость выделения важной герпетологической территории.

Ключевые слова: акродонтные ящерицы, агамовые ящерицы, Вьетнам, таксономическое разнообразие, распространение, важные герпетологические территории.

Analysis of taxonomical variety of the akrodonta lizards (Agamidae, Acrodonta, Sauria, Reptilia) of Vietnam during the selection of important territories for herpetology. Ananjeva N.B., Orlov N.L. – Results of faunistic, taxonomic and phylogenetic study of agamid lizards in the fauna of Vietnam are summarized. Taxonomic diversity of agamids and representation of different evolutionary lineages in different regions of Southeast Asia are analyzed. Composition of the fauna of agamids in Vietnam and ratio of endemic and wide distributed species is discussed in biogeographic aspect. On the base of distribution of the most endemic agamids we offer to designate herpetological important area in mountain tropical forests in southern regions of Central Vietnam within Tay Nguyen Plateau.

Key words: Acrodonta lizards, Agamidae, Vietnam, taxonomic diversity, distribution, Important Herpetofaunal Areas

Введение

Действенная охрана биоразнообразия неразрывно связана с деятельностью по оценке охранного статуса биологических видов и среды их обитания для выработки приоритетов охранных действий. Критическим фактором становится своевременный и экспертный сбор информации по охране видов дикой природы. Стратегии и руководства МСОП включают научно обоснованные принципы охраны природы, предназначенные для помощи в принятии природоохранных решений на глобальном и национальном уровне.

Обладая одним из наиболее высоких уровней биологического разнообразия на Земле, Индо-Малайский регион и, в частности Восточная и Юго-Восточная Азия, принадлежат к особо значимым территориям планеты, наиболее подверженным

угрозе уничтожения природных экосистем и имеющим глобальное значение. Анализ экосистем этого региона направлен на выработку приоритетных направлений деятельности по охране окружающей среды, включающих комплекс обоснованных задач по предотвращению утраты биоразнообразия. Эти задачи определяются на двух основных уровнях: уровне биологических видов (предотвращение вымирания видов) и уровне территорий (создание природных заповедных и охраняемых территорий).

По общему богатству и эндемизму фауны амфибий и рептилий, интенсивности открытий новых таксонов и в то же время по масштабам воздействия человека на тропические леса как среду существования этой уникальной фауны Вьетнам – одна из значимых территорий в проблематике «Биологическое разнообразие тропической Азии». Деятельность Комиссии по выживанию видов Международного союза охраны природы по созданию Глобальных баз данных и оценке категорий и статуса видов мировой фауны, в том числе пресмыкающихся Индокитая, направлены на выявление приоритетных видов и приоритетных территорий. Эти результаты широко используются при формировании природоохранных стратегий. Нами предпринята попытка анализа различных таксономических групп амфибий и рептилий при выделении герпетологически важных территорий (Important Herpetological Area = Priority Amphibian and Reptile Conservation Areas) в рамках проводимых в последние десятилетия исследования фауны амфибий и рептилий Вьетнама и ее зоогеографических особенностей. Агамовые ящерицы представляют собой «пилотную» группу в развитии этого проекта.

Материалы и методы

Полевые работы, сборы и наблюдения авторов проводились во Вьетнаме в 1987–2010 гг. в рамках российско-вьетнамских проектов сотрудничества по изучению биоразнообразия амфибий и рептилий горных лесов Вьетнама. Район работ охватил всю страну от границ с Китаем на севере до южных провинций, омываемых Южно-Китайским морем и Сиамским заливом, включая 35 провинций из 61, образующих Вьетнам (табл. 1). Изучены музейные коллекции и типовые материалы агамовых ящериц, хранящиеся в следующих музеях и зоологических институтах (сокращенные названия музеев приводятся в скобках): Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург (ЗИН), Зоологический музей Московского государственного университета, Москва (ЗММГУ), Британский Музей естественной истории (Natural History Museum [former British Museum (Natural History)], Лондон (BMNH), Национальный музей естественной истории Франции [(Muséum National d'Histoire Naturelle), Париж (MNHN)], Национальный музей естественной истории США, Смитсоновский институт [(United States National Museum), Вашингтон (USNM)], Музей естественной истории Филда [(Field Museum of Natural History), Чикаго (FMNH)], Музей провинции Онтарио [(Royal Ontario Museum), Торонто (ROM)]. Используются стандартные для агамовых ящериц подсемейства *Draconinae* морфологические признаки (Manthey, Grossmann, 1997; Hallermann, 2004; Vindum et al., 2003; Zug et al., 2006; Orlov et al., 2006).

Индексы зоогеографического сходства Сьеренсена-Чекановского вычисляли по формуле $2c/N_1+N_2$. При построении диаграмм использована программа Excel 2003.

Таблица 1. Список провинций Вьетнама

Table 1. List of provinces of Vietnam

№ провинции на рис. 1	Провинции Вьетнама	№ провинции на рис. 1	Провинции Вьетнама
1	Лайчау (Lai Chau)	31	Туатиен-Хуэ (Thua Thien-Hue)
2	Лаокай (Lao Cai)	32	Дананг (Da Nang)
3	Хазянг (Ha Giang)	33	Квангнам (Quang Nam)
4	Каобанг (Cao Bang)	34	Контум (Kon Tum)
5	Лангшон (Lang Son)	35	Квангнгай (Quang Ngai)
6	Квангнинь (Quang Ninh)	36	Зялай (Gia Lai)
7	Шонла (Son La)	37	Биньдинь (Binh Dinh)
8	Йенбай (Yen Bai)	38	Фуйен (Phu Yen)
9	Туенкванг (Tuyen Quang)	39	Даклак (Dac Lac)
10	Баккан (Bac Kan)	40	Кханьхоа (Khanh Hoa)
11	Тайнгуен (Thai Nguyen)	41	Биньфуок (Binh Phuoc)
12	Бакзянг (Bac Giang)	42	Ламдонг (Lam Dong)
13	Футо (Phu Tho)	43	Ниньтуан (Ninh Thuan)
14	Виньфук (Vinh Phuc)	44	Тайнинь (Tay Ninh)
15	Танфо (Than Pho)	45	Биньдуонг (Binh Duong)
16	Бакнинь (Bac Ninh)	46	Донгнай (Dong Nai)
17	Хайдунг (Hai Duong)	47	Биньтуан (Binh Thuan)
18	Хайфонг (Hai Phong)	48	Лонган (Long An)
19	Хоабинь (Hoa Binh)	49	Танфо (Than Pho)
20	Хатай (Ha Tay)	50	Бариа-Вунгтай (Ba Ria-Vung Tau)
21	Хунгйен (Hung Yen)	51	Донгтап (Dong Thap)
22	Тайбинь (Thai Binh)	52	Тьензянг (Tien Giang)
23	Ниньбинь (Ninh Binh)	53	Бенче (Ben Tre)
24	Ханам (Ha Nam)	54	Анзянг (An Giang)
25	Намдинь (Nam Dinh)	55	Канто (Can Tho)
26	Тханьхоа (Thanh Hoa)	56	Виньлонг (Vinh Long)
27	Нгеань (Nghe An)	57	Чавинь (Tra Vinh)
28	Хатинь (Ha Tinh)	58	Сокчанг (Soc Trang)
29	Квангбинь (Quang Binh)	59	Къензянг (Kien Giang)
30	Квангчи (Quang Tri)	60	Баклю (Bac Lieu)
		61	Камай (Ca Mau)

Результаты

Изменения в наших представлениях о видовом разнообразии агамовых ящериц подчиняются тем же трендам, которые наблюдаются в развитии исследования биоразнообразия пресмыкающихся в целом. В 1996 г. было известно 258 видов рептилий, а в 2009 г. – уже 373 вида; таким образом, количество видов возросло в 1,5 раза. Уже после опубликования статьи о фауне агам Вьетнама (Ананьева, Орлов, 2008 а,б) было описано еще 3 новых вида. Таблица 1 дает представление о провинциях Вьетнама, а таблица 2 – суммирует сведения о фауне агамовых ящериц этой страны. Отметим, что из известных на сегодняшний день 25 видов агам 6 видов (25%) описано в XXI в.

Уточненный список агам Вьетнама мы сравнивали с таковыми территориями в пределах Юго-Восточной Азии, на которых проводятся интенсивные герпетологические исследования. К таким территориям относятся Мьянма (территория в административных границах страны): <http://www.calacademy.org/research/herpetology/myanmar>; Таиланд (территория в административных границах страны): Taylor, 1963, с дополнениями; Индомалайский архипелаг в пределах Больших Зондских островов (Суматра, Борнео и Ява): Manthey, Grossmann, 1997; Китай в пределах Индомалайской зоогеографической области (Zhao, Adler, 1993; Zhao et al., 1999).

Сравнение показало, что для Вьетнама, Китая, Мьянмы и Таиланда характерно видовое богатство в пределах от 20 до 30 видов, причем эти значения растут буквально с каждым годом. Самый высокий показатель видового богатства отмечен для Индомалайского архипелага (60 видов). Между Вьетнамом и Китаем 10 общих видов, между Вьетнамом и Мьянмой – 8, Вьетнамом и Таиландом – 9, а Вьетнамом и Индомалайским архипелагом – 5. Таким образом, наиболее высокий индекс общности между фаунами агамид Вьетнама и Китая (0,39), а наиболее низкий – между Вьетнамом и Индомалайским архипелагом – 0,12.

Кроме количественных сравнений, интересен анализ качественного состава видовых списков сравниваемых в территориях. В фауне Вьетнама из 25 видов – 13 эндемиков (табл. 2), т. е. 5%. Среди них встречаются собственными узкоареальные виды, ограниченные в своем распространении немногими известными находками, иногда лишь типовыми экземплярами, так и виды, распространенные в административных границах Вьетнама и смежных районах Лаоса и Камбоджи.

Таблица 2. Агамовые ящерицы фауны Вьетнама и их типовые территории

Table. 2. Agamid lizards of the fauna of Vietnam and their type territories

Вид	Обозначение	Типовая территория	Характеристика вида
<i>Physignathus cocincinus</i> Cuvier 1829	Pc	Кохинхина, южный Вьетнам [«Cochinchine (Vietnam du Sud)»]	Широкоареальный
<i>Leiolepis belliana</i> (Gray 1827)	Lb	Пенанг (Penang), Малайзия	Широкоареальный
<i>Leiolepis guentherpetersi</i> Darevsky et Kupriyanova 1993	Lguen	Тайфу, провинция Туатиен-Хуэ (Thuy Phu, Thua Thien-Hue Province), примерно 17 км к северо-востоку от Хуэ, центральный Вьетнам	Узкоареальный эндемик
<i>Leiolepis guttata</i> Cuvier 1829	Lgut	Кохинхина, южный Вьетнам [«Cochinchine, Viet-Nam du Sud»]	Эндемик
<i>Leiolepis reevesii</i> (Gray 1831)	Lr	Китай	Общий в фауне Китая и Таиланда
<i>Leiolepis ngovantrii</i> J.L. Grismer et L.L. Grismer, 2010	Ln	Binh Chau – Phuoc Buu Nature Reserve, Xuyen Moc district, Ba Ria Vung Tau Province, Vietnam (10°32.418N 107°32.177E; 30 m a.s.l.)	Узкоареальный эндемик

Продолжение табл. 2

Вид	Обозначение	Типовая территория	Характеристика вида
<i>Acanthosaura capra</i> A. Günther 1861	Acap	Cambodia (Cambodia)	Узкоареальный эндемик
<i>Acanthosaura coronata</i> A. Günther 1861	Acor	Cambodia (Cambodia)	Узкоареальный эндемик
<i>Acanthosaura lepidogaster</i> Cuvier 1829	Al	Кохинхина, Cochinchine	Общий с фауной Китая
<i>Acanthosaura nataliae</i> Orlov, Nguyen and Nguyen 2006	Anat	Тям Ляп, 40 км от пос. Каннак, уезд Анхе, провинция Зялай, Вьетнам, 14°26' с. ш., 108°32' вост. долг. (Tram Lap Village, 40 km northwest of Kannack Town, An Khe District, Gia Lai Province, Vietnam)	Узкоареальный эндемик
<i>Bronchocela orlovi</i> Hallermann 2004	Bo	Буэнлой (Buon Luoi), уезд Анхе, провинция Зялай, Вьетнам (14°20' с. ш., 108°36' вост. долг.) высота 750 м	Узкоареальный эндемик
<i>Bronchocela smaragdina</i> Günther 1864	Bs	Cambodia (Cambodia)	Узкоареальный эндемик
<i>Bronchocela vietnamensis</i> Hallermann et Orlov 2005	Bv	Тям Ляп, 40 км от пос. Каннак, уезд Анхе, провинция Зялай, Вьетнам, 14°26' с. ш., 108°32' вост. долг.	Узкоареальный эндемик
<i>Calotes emma</i> Gray 1845	Ce	Афганистан / Восточная Индия (Afghanistan / East India)	Широкоареальный
<i>Calotes mystaceus</i> Dumeril et Bibron 1837	Cm	Бирма (Birmanie)	Широкоареальный
<i>Calotes versicolor</i> (Daudin 1802)	Cv	Пондичерри (Pondicherry), Индия	Широкоареальный
<i>Draco indochinensis</i> Smith 1928	Di	Боккор (Bockor), Камбоджа	Узкоареальный эндемик
<i>Draco maculatus</i> (Gray 1845)	Dm	Пенанг (Penang), Малайзия	Широкоареальный
<i>Gonocephalus grandis</i> (Gray 1845)	Gg	Рангун (Rangoon = Yangon), южная Бирма	Общий фауной Таиланда и Зондского архипелага
<i>Japalura chapaensis</i> Bourret 1937	Jc	Шапа (Чара), провинция Лаокай, Вьетнам	Узкоареальный эндемик
<i>Japalura fasciata</i> Mertens 1926	Jf	Тонкин (северный Вьетнам)	Общий с фауной Китая
<i>Pseudocalotes brevipes</i> (Werner 1904)	Pb	Тонкин (Tonkin), северный Вьетнам	Общий с фауной Китая

Окончание табл. 2

Вид	Обозначение	Типовая территория	Характеристика вида
<i>Pseudocalotes microlepis</i> (Boulenger 1887)	Pm	ПлаПу, Тенассерим (Tenasserim), 1200 м	Общий с фауной Мьянмы и Кита
<i>Pseudocalotes zieglerei</i> Hallermann, Nguyen, Orlov et Ananjeva, 2010	Pz	Nuoc Ka forest, near Mang Canh, Kon Plong District, Kon Tum Province, Central Vietnam (14°41'57"N 108°12'5.7E at an elevation of approximately 1200 m	Узкоареальный эндемик
<i>Pseudocophotis kontumensis</i> Ananjeva, Orlov, Nguyen et Nazarov, 2007	Pk	Kon Du, Mang Canh village, Konplong district, Kon Tum Province, Vietnam (14°41'25"N 108°19'31"E), 1210 m elevation	Узкоареальный эндемик

Обсуждение

Современные представления о филогенетическом и таксономическом разнообразии акродонтных ящериц Юго-Восточной Азии сложились в результате современных полевых и лабораторных исследований с применением подходов и методов филогенетического анализа (см. обзоры Ананьева, Орлов, 2008 а, 2008 б). Роды *Bronchoce-la* и *Pseudocalotes* ранее, до исследований С. Мууди (Moody, 1980), входили в состав сборного рода *Calotes*. Отметим, что сборным оказался и род *Gonocephalus*, в его состав включались виды, ныне признаваемых родов *Acanthosaura*, *Gonocephalus* и *Hypsilurus*. Сложность отнесения некоторых агам наиболее обширного и таксономически разнообразного подсемейства *Draconinae* к тому или иному роду привела к описанию целого ряда монотипических родов (*Paracalotes* Bourret, 1939, *Complicatus* Manthey et Grossmann, 1997, *Mantheyus* Ananjeva et Stuart, 2001, *Pseudocophotis* Manthey et Grossmann, 1997; *Hypsicalotes* Manthey et Denzer, 2000). Самостоятельность некоторых из них (*Mantheyus* и *Pseudocophotis*) была подвергнута сомнению, однако последующие филогенетические исследования митохондриального генома показали, что монотипический род *Mantheyus* представляет собой самостоятельную эволюционную линию, а также сестринскую группу по отношению ко всем остальным агам подсемейства *Draconinae* (Schulte et al., 2004; Zug et al., 2006). Эти данные изменили конфигурацию филогенетического древа подсемейства. О сложности проблемы родового разграничения чрезвычайно диверсифицированных древесных агам говорит и тот факт, что даже такие признанные эксперты-герпетологи, как Г. Буланже, могли сомневаться или даже ошибаться в родовой принадлежности описываемых ими видов. Так, например, относимый ныне к роду *Japalura* вид *J. varcoae* (Boulenger, 1918) был описан им как *Acanthosaura varcoae*. В течение длительного времени все виды рода *Acanthosaura* относились к роду *Gonocephalus*, а разделение этого сборного рода на *Gonocephalus* и *Hypsulurus* произошло относительно недавно (см. обзоры Ананьева, Орлов, 2008а, 2008б). Ныне методология филогенетической систематики, а также подходы и методы молекулярного анализа внесли большую ясность в понимание родовой принадлежности изучаемых агам,

но проблема выявления и филогенетической оценки морфологических признаков остается актуальной, как и практический вопрос построения определительных таблиц и ключей. Данные молекулярного анализа ДНК (Macey et al., 2000) позволяют предсказать весьма вероятное дальнейшее дробление рода *Japalura*, поскольку виды этого рода относятся к различнымкладам.

Как было отмечено выше, в ходе ревизий родов *Acanthosaura*, *Bronchocela*, *Calotes*, *Draco*, *Gonocephalus*, *Japalura*, *Leiolepis*, *Pseudocalotes*, *Ptyctolaemus* были описаны новые виды. Обзор этих данных представлен в статьях Н.Б. Ананьевой, Н.Л. Орлова (2008, 2008 а).

Полученные данные свидетельствуют о том, что таксономическое разнообразие этих ящериц в Юго-Восточной Азии сильно недооценено. При изучении фауны Вьетнама следует иметь в виду, что горные системы Аннама и Тонкина следует считать мощными фауногенными центрами. Многие районы остаются слабо изученными, либо вообще не тронутыми исследованиями, а музейные экземпляры, происходящие оттуда, не всегда исследованы с нужным вниманием к морфологическим деталям. Эти факторы увеличивают вероятность того, что новые, до настоящего времени не описанные виды агам будут обнаружены как в природе, так и среди музейных коллекций. Кроме описаний видов родов *Acanthosaura*, *Bronchocela*, *Leiolepis*, *Pseudocalotes*, *Pseudocophotis*, сделанных на основании находок во Вьетнаме (Darevsky, Kupriyanova, 1993; Hallermann, 2005; Hallermann et al., 2010; Orlov et al., 2006; Ananjeva et al., 2007; Grismer, Grismer, 2010), важно отметить последние исследования рода *Calotes* в Мьянме (Vindum et al., 2003; Zug et al., 2006), которые выявили криптическое таксономическое разнообразие внутри комплексов «*C.versicolor*» и «*C.emma*», а также новые криптические виды комплекса «*Acanthosaura crucigera*» в Малайзии, Таиланде и Камбодже (Wood et al., 2009, 2010). Исследование калотов Вьетнама, весьма вероятно, выявит новые формы среди широкоареальных комплексов, к которым, в первую очередь, относится *C. versicolor*. Предварительные данные морфологических и молекулярных исследований (Kalyabina-Hauf et al., 2004; Ананьева и др., 2008; Wood et al., 2009, 2010) позволяют ожидать описания новых криптических видов ящериц рода *Acanthosaura*.

Первый опыт зоогеографического анализа фауны ящериц Вьетнама был принят Р. Бурэ (Bourret, 1943). Его детальные исследования основаны на сравнении видовых списков (с.30, таблица) ящериц ряда провинций и подобластей Индо-Малайской области. Он сравнивает следующие выделы: 1) Индия и Цейлон (ныне Шри Ланка), 2) Индомалайский архипелаг, 3) Малайский полуостров, южный Тенассерим, Сиамский полуостров (полуостров Малакка), 4) южный Сиам (ныне Таиланд), 5) юг французского Индокитая (ныне Камбоджа, южный Вьетнам), 6) север французского Индокитая (Лаос, центральный и северный Вьетнам, 7) северный Сиам, 8) северный Тенассерим, южная Бирма (ныне Мьянма), 9) остров Хайнань (Тонкинский залив, Китай), 10) северная Бирма, Ассам (Мьянма, восточные штаты Индии), 11) Юннань (южный Китай), 12) Гуанси-Гуандун, юго-восточный Китай), 13) южный Китай, 14) центральный и северный Китай, 15) Формоза (Тайвань), 16) Филиппины. Среди сравниваемых Р. Бурэ ящериц указаны и агамы трех рассматриваемых нами подсемейств. В 1993 г. зоогеографический анализ был проведен В. Бобровым (1993), который относит территорию этой страны к Тонкино-Южно-Китайской и Южно-Китайской подобластям.

Как показывают индексы общности фаун, в фауне Вьетнама много общих видов с индомалайской фауной Китая. Такими общими видами являются широкоареальные виды родов *Calotes*, *Draco*, *Leiolepis*, наиболее широко распространенный представитель рода *Acanthosaura* (*A. lepidogaster*), *Japalura fasciata* и *Pseudocalotes brivipes*.

Всего лишь 3 рода агамовых ящериц (*Draco*, *Japalura*, *Calotes*) пересекают границы шести географических регионов эндемизма и биогеографических провинций. Из них во Вьетнаме встречаются 3 широкоареальных вида рода *Calotes*, в особенности *C. emma* и *C. versicolor*; 1 широкоареальный вид рода *Draco* (*D. maculatus*), а также *Leiolepis belliana*. Для всей Юго-Восточной Азии (кроме Индо-Малайского архипелага) также характерен *P. cocincinus*.

Анализ эндемиков подтверждает необходимость выделения региона южной части Аннамских гор (рис. 1) в рамках природоохранных действий как герпетологически важной территории, поскольку распространение 10 из 13 эндемичных видов ограничено именно этими горными районами с тропическими горными лесами. Рт Ингер (Inger, 1999) утверждает, что этот район (наряду с гималайским) представляет собой центр активного криптического видообразования для бесхвостых амфибий (в частности, ранид родов *Paa* и *Amolops*). Среди рассмотренных нами эндемичных видов два вида, *L. guentherpetersi* и *L. ngovantrii*, описаны из восточных прибрежных районов центрального и южного Вьетнама, а один из тонкинского региона (северный Вьетнам) *Japalura chapaensis*, остальные десять видов известны только из района плато Тай Нгуен (Central Highland) в пределах Вьетнама (рис. 1) и пограничных районов Лаоса и Камбоджи (3 вида рода *Acanthosaura*, 3 вида рода *Bronchocela*, 1 вид рода *Pseudocalotes*, 1 вид рода *Pseudocophotis*, 1 вид рода *Draco*, 1 вид рода *Leiolepis*

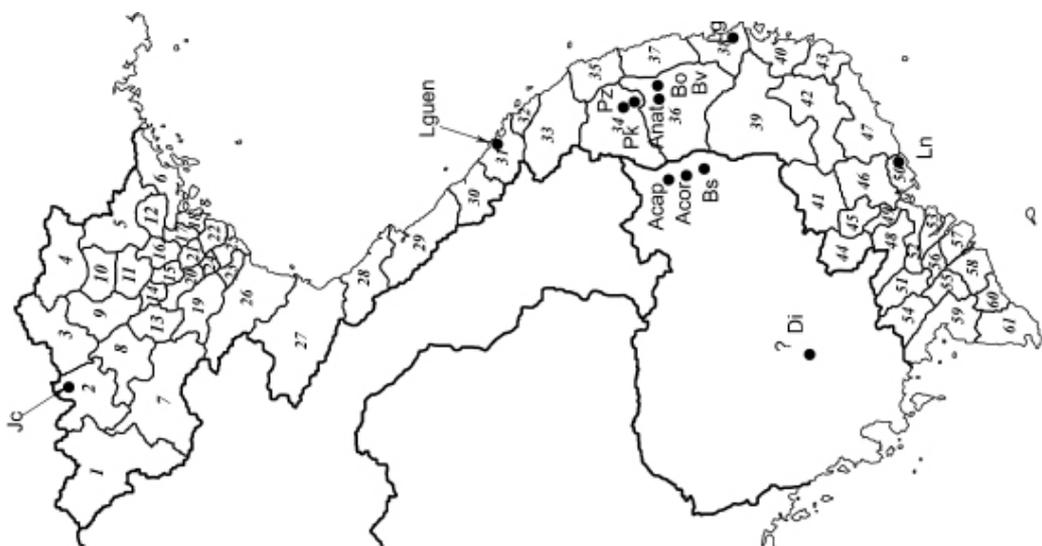
В целом, фауну агамовых ящериц Вьетнама характеризуют высокий уровень эндемизма и криптическое таксономическое разнообразие. Анализ полученных к настоящему времени данных о криптическом таксономическом разнообразии азиатских агамид родов *Acanthosaura*, *Bronchocela*, *Pseudocalotes* подтверждает положение о высоком уровне диверсификации фауны тропических лесов (Moritz et al., 2000), к настоящему времени проиллюстрированное многочисленными примерами из тропической фауны центральной Африки, тропической Австралии и Южной Америки.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность следующим лицам и институтам за предоставление коллекционных материалов, послуживших основой для настоящей работы: В.Ф. Орлова, Е.А. Дунаев – ЗММГУ; Колин Маккарти (Colin McCarthy, NHM), Аннемари Олер и Алан Дюбуа (Alain Dubois and Annemarie Ohler, MNHN), Джордж Зуг (George Zug, USNM), Роберт Ингер, Харольд Ворис и Алан Ресетар (Robert Inger, Harold Voris, and Alan Resetar, FMNH), а также Роберт Мерфи (Robert Murphy, ROM). Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ 09-04-00132-а, РФФИ-ГФЕН 10-04-91152, 11-04-93981-ИНИС-а и Программы Президента РФ по поддержке научных школ НШ 4724.2010.4.

Рис. 1. Типовые территории эндемичных видов агам Вьетнама (цифрами указаны провинции Вьетнама (см. табл. 1), латинскими буквами сокращенные обозначения видов): 1 – Лайчэу (Lai Chau); 2 – Лаокай (Lao Cai); 3 – Хазянг (Ha Giang); 4 – Каобанг (Caо Bang); 5 – Лангшон (Lang Son); 6 – Квангнинь (Quang Ninh); 7 – Шонла (Son La); 8 – Йенбай (Yen Bai); 9 – Туенкванг (Tuyen Quang); 10 – Баккан (Bac Kan); 11 – Тайнгуен (Thai Nguyen); 12 – Бакзянг (Bac Giang); 13 – Футо (Phu Tho); 14 – Виньфуок (Vinh Phuoc); 15 – Танфо (Thanh Pho); 16 – Бакнинь (Bac Ninh); 17 – Хайдунг (Hai Duong); 18 – Хайфонг (Hai Phong); 19 – Хоабинь (Hoa Binh); 20 – Хагай (Ha Tay); 21 – Хунгйен (Hung Yen); 22 – Тайбинь (Thai Binh); 23 – Ниньбинь (Ninh Binh); 24 – Ханам (Ha Nam); 25 – Намдинь (Nam Dinh); 26 – Тханьхоа (Thanh Hoa); 27 – Нгеань (Nghе An); 28 – Хагинь (Ha Tinh); 29 – Квангбинь (Quang Binh); 30 – Квангчи (Quang Tri); 31 – Туагтиен-Хуэ (Thua Thien-Hue); 32 – Дананг (Da Nang); 33 – Квангнам (Quang Nam); 34 – Конгтум (Kon Tum); 35 – Кванггай (Quang Ngai); 36 – Зялай (Gia Lai); 37 – Биньдинь (Binh Dinh); 38 – Фуй-ен (Phu Yen); 39 – Даклак (Dac Lac); 40 – Кханьхоа (Khanh Hoa); 41 – Биньфуок (Binh Phuoc); 42 – Ламдонг (Lam Dong); 43 – Ниньтуан (Ninh Thuan); 44 – Тайнинь (Tay Ninh); 45 – Биньдуонг (Binh Duong); 46 – Донгнай (Dong Nai); 47 – Биньтуан (Binh Thuan); 48 – Лонган (Long An); 49 – Танфо (Thanh Pho); 50 – Бариа-Вунгтау (Ba Ria-Vung Tau); 51 – Донгтап (Dong Thap); 52 – Тьензянг (Tien Giang); 53 – Бенче (Ben Tre); 54 – Анзянг (An Giang); 55 – Канто (Can Tho); 56 – Виньлонг (Vinh Long); 57 – Чавинь (Tra Vinh); 58 – Сокчанг (Soc Trang); 59 – Кьензянг (Kien Giang); 60 – Баклю (Bac Lieu); 61 – Камау (Ca Mau)

Fig. 1. Type localities of agamid lizards of Vietnam. Numerals show provinces of Vietnams (see table 1); Latin letters show abbreviated names of specie



- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. Агамовые ящерицы (Agamidae, Acrodonta, Sauria) Вьетнама. 1. Аннотированный список // Зоол. журн. — 2008 а. — **87**, № 3. — С. 306-318.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. Агамовые ящерицы (Agamidae, Acrodonta, Sauria) Вьетнама. 2. Определительные таблицы. Анализ распространения в Юго-Восточной Азии // Зоол. журн. — 2008 б. — **87**, № 4. — С. 436-445.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Калябина-Хауф С.А. Виды *Acanthosaura* Gray, 1831 (Agamida: Sauria, Reptilia) Вьетнама: результаты молекулярных и морфологических исследований // Извья РАН. Сер. Биол. — 2008, № 4. — С. 205-214.
- Бобров В.В. Зоогеографический анализ фауны ящериц (Reptilia, Sauria) Вьетнама // Зоол. журн. — 1993. — **72**, № 8. — С. 70-79.
- Agamidae (Reptilia Lacertilia) : Unpubl Ph. D. Diss. Univ. Michigan, Ann Arbor. — 1980 — 373 p.
- Ananjeva N.B. Orlov N.L., Nguyen Quang Truong, Agamid lizards (Agamidae, Acrodonta, Sauria, Reptilia) of Vietnam // Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe. — 2007. — **83** — P. 13–21.
- Bourret R. Comment determiner un lézard d'Indochine. — Hanoi: Publications De L'Instruction en Indochine, 1943. — 32 p.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A. The two all-female lizard species of the genus *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Thailand and Vietnam (Squamata: Sauria: Uromastycidae) // Herpetozoa. — 1993. — **6**. N 1/2. — P. 3–20.
- Zhao E.-M., Zhao K., Zhou Kaiya et al. (eds.). Fauna Sinica. Reptilia. Vol. 2. Squamata. Lacertilia. / Eds. Zhao E.-M., Zhao K., Zhou Kaiya et al. — Beijing. — 1999. — 394 p.
- Grismer J.L., Grismer L.L. Who's your mommy? Identifying maternal ancestors of asexual species of *Leiolepis* Cuvier, 1829 and the description of a new endemic species of asexual *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Southern Vietnam // Zootaxa. — 2010. — **2433**. — P. 47–61.
- Hallermann J. A taxonomic review of the genus *Bronchocela* (Squamata: Agamidae) with description of a new species from Vietnam // Russ. J. Herpetol. — 2004. — **11**. N 3. — P. 167–182.
- Hallermann J. Nguyen Quang Truong, Orlov N., Ananjeva N. A new species of the genus *Pseudocalotes* (Squamata: Agamidae) from Vietnam // Russ. J. Herpetol. — 2010. — **17**. N 1. — P. 31–40.
- Inger R.F. Distribution of amphibians in Southern Asia and adjacent islands // Patterns of distribution of amphibians: a global perspective // Eds. Duellman W.E. Duellman. — Baltimore, MD : J. Hopkins Univ. Press. — 1999. — P. 445–482.
- Kalyabina-Hauf S., Ananjeva N.B., Joger U. et al. Molecular phylogeny of the genus *Acanthosaura* (Agamidae) // Current Herpetol. — 2004. — **23**. N 1. — P. 7–16.
- Macey J.R., Schulte J.A. II, Larson A., Ananjeva N., Wang Y. et al. Evaluating Trans-Tethys migration: an example using acrodont lizard phylogenetics // Syst. Biol. — 2004. — **49**. N 2. — P. 233–256.
- Manthey U., Grossmann W. Amphibien und Reptilien Südostasien. — Münster: Natur Tier Verlag, 1997. — 512 S.
- Moody S. Phylogenetic and historical biogeographic relationships of the genera in the family.
- Moritz C., Patton J.L., Schneider C.J., Smith T.B. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach // Annu. Rev. Ecol. Syst. — 2004. — **31**. — P. 633–563.
- Orlov N.L., Nguyen Quang Truong, Nguyen Van Sang. A new *Acanthosaura* allied to *A. capra* Guenther, 1861 (Agamidae, Sauria) from Central Vietnam and Southern Laos // Russ. J. Herpetol. — 2006. — **13**. N 1. — P. 61–76
- Schulte J.A. II, Vindum J., Htun Win et al., Thin Thin, Kyi Soe Lwin, Awab Khwi Shein. Phylogenetic relationships of the genus *Ptyctolaemus* (Squamata: Agamidae), with a description of a new species from the Chin Hills of western Myanmar // Proc. Calif. Acad. Sc. Ser. 4. — 2004. — **55**, N 12. — P. 227–247.
- Taylor E.N. The lizards of Thailand // Kans. Univ. Sci. Bull. Lawrence. — 1963. — **46**, N 5. — P. 687–1077.
- Vindum J. V., Htun Win, Thin Thin et al., Kyi Soe Lwin, Awan Khein, Kla Tun. A new *Calotes* (Squamata: Agamidae) from the Indo-Burman range of western Myanmar (Burma) // Proc. Calif. Acad. Sc. Ser. 4. — 2003. — **54**, N 1. — P. 1–16.
- Wood P.L.JR., Grismer L.L., Grismer J.L. et al., Thy Neang, Thou Chav, Holden J. A new cryptic species of *Acanthosaura* Gray, 1831 (Squamata: Agamidae) from Thailand and Cambodia // Zootaxa. — 2010. — **2488**. — P. 22–38.
- Wood P.L.JR., Grismer J.L., Grismer L.L. et al, Norhayati A., Chan Kin Onn, Bauer A.M. Two new montane species of *Acanthosaura* Gray, 1831 (Squamata: Agamidae) from Peninsular Malaysia // Zootaxa. — 2009. — **2012** — P. 28–46
- Zhao E.-M., Adler K. Herpetology of China. Soc. For the Study of Amphibians and Reptiles. — Oxford : Ohio. — 1993. — 521 p.
- Zug G.R., Brown H.H.K., Schulte II J.A., Vindum J.V. Systematics of the garden lizards, *Calotes versicolor* Group (Reptilia, Squamata, Agamidae), in Myanmar: Central Dry Zone Populations // Proc. Calif. Acad. Sc. Ser. 4. — 2006. — **57**, N 1. — P. 35–68.

УДК 597.828

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА, ДЛИНЫ ТЕЛА И РЕПРОДУКТИВНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ, *RANA ARVALIS* (AMPHIBIA; RANIDAE)

Р.В. Волонцевич¹, С.М. Ляпков², В.Н. Куранова³

¹Томский государственный университет
Биологический институт, пр. Ленина, 36, Томск, 634050 Россия
E-mail: wrw_17@mail.ru

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, Москва, 119992 Россия,
E-mail: lyarkov@mail.ru

³Томский государственный университет
Биологический институт, пр. Ленина, 36, Томск, 634050 Россия,
E-mail: kuranova49@mail.ru

Географическая и внутривидовая изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки, *Rana arvalis* (Amphibia; Ranidae). Волонцевич Р.В., Ляпков С.М., Куранова В.Н. – Сравнительный анализ возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик проведен для трех географически удаленных популяций остромордой лягушки в пределах ареала вида. В северо-восточной популяции (Томская обл.), с минимальной длительностью сезона активности, первое размножение самок происходит после 3-й зимовки, численность трехлетних самок несколько ниже четырехлетних. Самки в возрасте 5 лет и старше - редки, максимальная продолжительность жизни – 9 лет. В южной популяции (Брянской обл.), с максимальной длительностью сезона активности, около половины всех самок размножается впервые после второй зимовки, остальные – после третьей. Доля самок, которые размножались в 4-летнем возрасте, приблизительно равна доле 2-летних самок, а доля самок старше четырех лет очень низка. В центральной популяции (Московская обл., ЗБС МГУ) первое размножение в двухлетнем возрасте крайне редко, большинство самок размножается в возрасте 3 или 4 лет, причем многие четырехлетние самки размножаются в этом возрасте впервые. Вследствие быстрого роста самки Брянской обл. достоверно крупнее самок двух других популяций, несмотря на минимальное значение среднего возраста, а также они характеризовались максимальными значениями плодовитости и относительной массой кладки. Средний диаметр яйца (и абсолютное значение, и скорректированное по длине тела) был максимальным у самок Томской обл. Влияние различий в возрасте сильнее сказывалось на диаметре яйца, чем на плодовитости, и не выявлено для относительной массы кладки. В южной популяции вклад плодовитости в репродуктивное усилие максимален, причем увеличение вклада в репродуктивное усилие происходит благодаря одновременному увеличению плодовитости и размеров яиц. Во всех популяциях вклад плодовитости в репродуктивное усилие намного больше вклада размеров яиц. Причиной мелких размеров самок популяции Томской обл. и их низкой плодовитости может быть высокая смертность по достижении половой зрелости.

Ключевые слова: остромордая лягушка, географическая и внутривидовая изменчивость, длина тела, возраст, плодовитость, диаметр яйца, относительная масса кладки, репродуктивное усилие.

Geographic and Within-Population Variation of Age Composition, Body Length and Reproductive characteristics of the Moor Frog, *Rana arvalis* (Amphibia; Ranidae). Volontsevich R.V., Lyapkov S.M., Kuranova V.N. – The comparative analysis of age composition, body length and reproductive characteristics was conducted among three spatially separated *Rana arvalis* populations within species range. In north-eastern population from Tomsk region, with shortest length of activity season, females bred firstly after 3rd wintering, and the number of three-year-olds females was some lower than in four-year-olds. Five-year-olds and older females were rare, the maximal life-span was 9 years. In southern population from Bryansk region, with maximal length of activity season, about one-half of females bred firstly after 2nd wintering, the rest bred after 3rd wintering. The proportion in females bred in the age of four, was about equal to that of the age of two, whereas the proportion of older females was very low. In central population from Zvenigorod biological station of Moscow region, the first reproduction in the age of two was very rare, most of females bred at the age of three or four, with many four-year-olds females reproducing firstly. Because of high growth rate, females from southern population were significantly larger than that from other two populations, in spite of their minimal mean age, and were characterized by maximal fecundity and maximal relative clutch mass. Mean egg diameter (both absolute value and adjusted mean) was maximal in females from north-eastern population. Influence of age differences on egg diameter was stronger than on fecundity, the effect of age differences was not revealed on relative clutch mass. In southern population, the investment of fecundity into reproductive effort was maximal, at the increase in this investment was attained by simultaneous increase in fecundity and egg diameter. In all three populations, the investment of fecundity into reproductive effort was much higher than that of egg diameter. Apparently, the relatively small body size and low fecundity in females from north-eastern population were due to high mortality after reaching maturity.

Key words: *Rana arvalis*, geographical and within-population variation, body length, age, fecundity, egg diameter, relative clutch mass, reproductive effort.

«В целом, структура репродуктивных характеристик есть результат серии селективных компромиссов, определяющих размеры тела, плодовитость и возраст первого размножения»
(Keith Berven, 1982)

Введение

Согласно литературным данным (обзор см. Morrison, Hero, 2003), с ростом высоты или широты местообитаний популяций амфибий увеличиваются средние размеры взрослых особей, средний возраст первого размножения, и как следствие – больше размеры яиц и абсолютная плодовитость. Однако нормированная по длине тела плодовитость, напротив, уменьшается. Выявленная закономерность наблюдается ненамного чаще, чем многочисленные исключения (Morrison, Hero, 2003). Так, например, обширное исследование возрастной структуры бурых лягушек показало, что населяющие один регион популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis*) могут характеризоваться большей или меньшей долей особей старших возрастов (старше 4 лет), что влечет за собой сильные различия по среднему возрасту половозрелых особей (Ishchenko, 1996). Другое, еще более существенное несоответствие выявленной закономерности состоит в том, что изменение среднепопуляционных размеров взрослых амфибий с увеличением высоты и широты местности происходит разнонаправлено. Согласно данным К. Бервена (Berven, 1982) у *R. sylvatica* с ростом высоты наблюдается увеличение средних размеров, а при переходе от юга к северу ареала вида происходит их уменьшение. Такая неоднозначность направления изменений особенно важна в связи с тем, что репродуктивные характеристики самок определяются в значительной степени их размерами. Так, при сравнении равнинной

и горной популяций *R. sylvatica* показано, что более крупные размеры яиц обусловлены более крупными в среднем размерами самок горной популяции (Berven, 1982). Зависимость плодовитости от среднепопуляционных размеров сложнее: в кладке более крупных самок горной популяции яиц в среднем больше, однако нормированная по длине тела плодовитость больше у сравнительно мелких самок равнинной популяции.

У остромордой лягушки выявлена положительная аллометрия характера зависимости плодовитости от длины тела и сильная положительная корреляция этих характеристик, причем как в популяции центра европейской части ареала (Ляпков и др., 2006), так в более южных популяциях (Луарков, 2008 а, b; Ляпков и др., 2008). Такой характер взаимосвязи позволяет предположить, что средняя плодовитость самок более северных популяций, характеризующихся сравнительно мелкими размерами (Ляпков и др., 2010), должна быть меньше в сравнении с более южными популяциями. Кроме того, примеры географических (межпопуляционных) различий в величине плодовитости, нормированной по размерам самок

(Ляпков и др., 2010), а также – по средним размерам яиц (Ляпков и др., 2008) указывают на необходимость анализа межпопуляционной изменчивости плодовитости и других репродуктивных характеристик с учетом различий по длине тела самок. Репродуктивные характеристики могут изменяться и внутри популяции, что обусловлено не только различием в размерах и возрасте, но и неодинаковыми условиями сезонов активности в различные годы (Cummins 1986; Ляпков и др., 2006).

Общепринято считать (Morrison, Hero, 2003), что **двумя основными компонентами репродуктивного усилия** (характеристикой которого у амфибий служит относительный объем или относительная масса кладки) являются размеры потомков (яиц) и их количество (плодовитость). Необходимость одновременного исследования различных репродуктивных характеристик, а также размеров и возраста самок объясняется также тем, что, согласно общепринятому мнению, различные репродуктивные стратегии на уровне межпопуляционной изменчивости представляют собой компромисс между более ранним и более поздним достижением половой зрелости, а также между сравнительно высокой плодовитостью и сравнительно крупными размерами каждого потомка (Berven, 1982). **Наличие таких компромиссов** подтверждают данные по взаимосвязи репродуктивных характеристик остромордой лягушки (Ishchenko, 2003; Rasanen et. al., 2008).

Для сравнительного анализа возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик нами выбраны три географически удаленные популяции остромордой лягушки в пределах ареала вида: северо-восточная (Томской обл.), центральная (Московская обл.) и южная (Брянская обл.). В связи с рассмотренными выше особенностями взаимосвязей между репродуктивными характеристиками и их обусловленностью размерами и возрастным составом самок, в задачи настоящего исследования входило: 1 – оценка масштабов внутривидовой (межгодовой) изменчивости длины тела, возрастного состава и репродуктивных характеристик самок ранее не исследованной популяции Томской области; 2 – выявление характера географической изменчивости возраста и размеров при первом размножении; 3 – выявление географических различий в возрастном составе и возрастной динамике длины тела, в характере взаимосвязи репродуктивных характеристик с длиной тела и с возрастом, а также – в уровне взаимосвязи между репродуктивными характеристиками.

Материалы и методы

Половозрелых самок остромордой лягушки отлавливали во время размножения в нерестовых водоемах или вблизи них, в трех различных регионах России: 2009-2011 гг. - Томская область (56°24'N; 84°59'E; далее для краткости – Томск), 2005 и 2007 гг. - Брянская область, окрестности заповедника «Брянский лес» (52°27'N; 33°53'E; Брянск), 1998-2002 гг.- Московская область, окрестности Звенигородской биостанции МГУ (55° 44' N, 36° 51' E; ЗБС). Различия в длительности сезона активности (период от выхода с зимовки весной и до ухода в зимовку осенью) двух популяций (Томск и Брянск), местообитания которых различаются по широте и климатическим условиям, составляют около двух месяцев.

У всех отловленных самок измеряли длину тела (L), определяли плодовитость (F) путем взвешивания кладки и ее фрагмента, содержащего около 100-200 яиц, подсчета количества яиц в этом фрагменте и вычислением количества яиц во всей кладке. Диаметр яйца (D) измеряли под биноклем с помощью линейки окуляр-микрометра с точностью до 0,05 мм. В качестве характеристики для дальнейшего анализа использовано среднее значение, полученное у выборки из 20 яиц от каждой кладки (поскольку внутрикладочная изменчивость существенно ниже межкладочной (Черданцев и др., 1997)). Величину относительной массы кладки (RC) рассчитывали как отношение массы кладки к массе самки (Черданцев и др., 1997; Ляпков, 2008).

Возраст самок определен методом скелетохронологии, который основан на сезонных изменениях темпов роста животных, включая полную остановку роста во время зимовки (Смирин, 1972). Из середины диафиза голени изготавливали поперечные срезы, затем их красили гематоксилином Эрлиха. Далее у всех особей определяли возраст по ростовым слоям, которые исследовали на полученных срезах с помощью светового микроскопа. Для определения количества резорбированных линий склеивания диаметр костномозговой полости на срезах сопоставляли с минимальным и максимальным значениями наружного диаметра срезов голени особей, недавно завершивших первую зимовку, т. е. с оценками размеров линии склеивания, соответствующими первой зимовке.

Обработка данных проведена с помощью пакета статистических программ STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.). Достоверность различий между различными годами сбора в популяции Томска оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с взаимодействием (факторы: год и возраст, фиксированные эффекты) и последующих множественных сравнений. Достоверность различий между популяциями и возрастными группами в пределах каждой популяции оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с взаимодействием (факторы: популяция и возраст, фиксированные эффекты) и последующих множественных сравнений. Для учета возможного влияния размеров самок на репродуктивные характеристики, в данную схему дисперсионного анализа добавлена в качестве ковариансы длина тела, т. е. использован ковариационный анализ с последующим вычислением скорректированных по длине тела средних значений. Ранее нами выявлена существенно нелинейная форма зависимости плодовитости от длины тела – положительная аллометрия (уравнение вида $F = aL^b$) с коэффициентом b , принимающим значения от 1,72 до 1,82 (Ляпков и др., 2008). В связи с этим, главная причина, по которой нами использованы в настоящей работе линейные модели для анализа зависимости

плодовитости от длины тела, состоит в том, что коэффициенты детерминации и величины изменчивости, объясняемые линейной и аллометрической зависимостью, оказываются сходными (наши данные не приводятся).

Результаты

Внутривидовая изменчивость длины тела, возрастного состава и репродуктивных характеристик остромордой лягушки популяции Томска

Первое размножение самок происходит после 3-й зимовки, причем численность трехлетних самок была выше численности четырехлетних в 2009 и 2010 гг., но ниже – в 2011 г. (табл. 1). Эту особенность соотношения возрастов в 2011 г. можно объяснить как низкой численностью завершивших метаморфоз особей генерации 2008 года рождения, так и высокой смертностью этой генерации в период от завершения метаморфоза до достижения особями трехлетнего возраста. Следует отметить, что независимо от года сбора, самки в возрасте 5 лет и старше встречаются в популяции сравнительно редко, максимальная отмеченная продолжительность жизни – 9 лет. Такое соотношение возрастных классов указывает на высокую гибель взрослых самок, большая часть которых размножается, вероятно, не более одного раза.

Очевидно, источником межгодовой изменчивости размеров самок и их репродуктивных характеристик могут быть различия не только в возрасте, но и между годами взятия выборок, связанные с межгодовыми отличиями в условиях сезона активности. Согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа в пределах каждого возрастного класса не выявлено межгодовых ни по длине тела, ни по каждой из трех исследованных репродуктивных характеристик (табл. 2). Единственным исключением были сравнительно мелкие 4-летние самки сбора 2011 а, достоверно отличающиеся от самок того же возраста, собранных в два других года. Вместе с тем, при совместном анализе различий между годами и возрастными различиями (фактор «годы» представлен тремя градациями, фактор «возраст» – двумя, т. е. 3 и 4 года выявлено достоверное влияние возраста не только на длину тела, но и на диаметр яйца. Кроме того, двухфакторный дисперсионный анализ выявил достоверное влияние межгодовых различий на плодовитость (табл. 2). Установлено, что изменение плодовитости с возрастом в разные три года происходит неодинаково: у самок сбора 2009 а достоверное увеличение средневозрастных значений плодовитости происходит только в возрасте между 3 и 4 годами; по мере взросления эти показатели не изменяются у самок сбора 2010 а, однако у самок сбора 2011 а происходит постепенное увеличение этих значений (табл. 1).

Поскольку возрастные отличия связаны прежде всего с различиями в длине тела, в схему двухфакторного дисперсионного анализ добавлена длина тела в качестве ковариансы. Согласно результатам такого ковариационного анализа (табл. 2), на диаметр яйца и плодовитость достоверное влияние оказывает только длина тела, в то время как на относительную массу кладки достоверно не влияет ни один из трех факторов (см. также скорректированные по длине тела средние значения в табл. 1). Это означает, что диаметр яйца и плодовитость увеличиваются с возрастом исключительно по причине роста самок, а относительная масса кладки (характеристика репродуктивного усилия) у самок популяции Томска не изменяется ни с возрастом, ни по годам. Другим подтверждением отсутствия зависимости относительной мас-

сы кладки от длины тела является не достоверная корреляция между этими двумя характеристиками, в то время как корреляция длины тела с диаметром яйца и плодовитостью положительная и достоверная (табл. 3).

Выявленное отсутствие межгодовых различий по длине тела и каждой из трех репродуктивных характеристик, позволило объединить данные трех лет сборов в одну совокупность, для сравнения популяции Томска с популяциями ЗБС и Брянска. Таблица 1. Межгодовая и возрастная изменчивость длины тела (L) и репродуктивных характеристик (F – плодовитость, D – диаметр яйца, RC – относительная масса кладки) остромордой лягушки популяции Томска (2009–2011гг.)

Таблица 1. Межгодовая и возрастная изменчивость длины тела (L) и репродуктивных характеристик (F – плодовитость, D – диаметр яйца, RC – относительная масса кладки) остромордой лягушки популяции Томска (2009–2011гг.)

Table 1. Among-year and age variation of body length (L) and reproductive characteristics (F – fecundity, D – egg diameter, RC – relative clutch mass) in Rana arvalis of Tomsk population (2009–2011)

Год	Признак		L, мм	F	D, мм	RC
	Возраст	N	X	X	X	X
2009	3	28	51,02	1130	1,72	0,284
	4	12	53,23	1227	1,74	0,291
	5	6	58,64	1117	1,84	0,280
	6	2	57,35	973	1,80	0,202
	Все возраста	49	53,03	1164	1,75	0,283
	X _{adj}	49		1128	1,74	0,281
2010	3	36	49,87	1165	1,68	0,294
	4	34	52,97	1164	1,77	0,303
	6	2	58,84	1341	1,83	0,340
	Все возраста	73	51,71	1175	1,73	0,298
	X _{adj}	73		1187	1,73	0,299
2011	3	6	49,04	876	1,63	0,249
	4	39	51,06	1048	1,72	0,282
	5	4	55,53	1243	1,72	0,334
	6	1	61,82	1590	1,75	0,319
	Все возраста	50	51,39	1054	1,71	0,283
	X _{adj}	50		1077	1,72	0,284

Примечания. N – объем выборки; X – среднее значение; X_{adj} – скорректированное по длине тела среднее значение.

Таблица 2. Достоверность влияния (p) фактора «год» по результатам однофакторного дисперсионного анализа и факторов «год» и «возраст», по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) длины тела и репродуктивных характеристик и ковариационного анализа (ANCOVA) репродуктивных характеристик

Table 2. The significance of “year” factor effect (p) according to one-way ANOVA, and “year” and “age” factor effects according to two-way ANOVA on body length and reproductive characteristics and according to ANCOVA on reproductive characteristics

Признак Фактор	Выборка	L	F	D	RC			
		однофакторный ANOVA						
год	3-летние	0,3026	0,1153	0,0763	0,5302			
год	4-летние	0,0575	0,1460	0,2441	0,5683			
год	5-летние	0,1006	0,3898	0,0472	0,0766			
		двухфакторный ANOVA				ANCOVA		
		L	F	D	RC	F	D	RC
год (1)		0,1298	0,0262	0,1853	0,3142	0,1159	0,3836	0,3681
возраст (2)		0,0012	0,1664	0,0065	0,3548	0,7034	0,0602	0,5299
1x2		0,7625	0,4986	0,2492	0,8397	0,2086	0,2728	0,8222
длина тела						0,0000	0,0012	0,3085

Примечание. Условные обозначения признаков приведены в табл. 1 и в тексте.

Таблица 3. Корреляция репродуктивных характеристик с возрастом и длиной тела

Table 3. The correlations of reproductive characteristics with age and body length

Популяция	Признак	N	Корреляция с возрастом		Корреляция с длиной тела		Корреляция с длиной тела	
			R _s	p	R _s	p	R	p
Томск	F	171	0,093	0,228	0,490	0,000	0,501	0,000
	D	172	0,309	0,000	0,368	0,000	0,402	0,000
	RC	172	0,008	0,916	0,109	0,156	0,085	0,268
ЗБС	F	277	0,306	0,000	0,587	0,000	0,560	0,000
	D	277	0,577	0,000	0,490	0,000	0,515	0,000
	RC	277	0,202	0,001	0,257	0,000	0,190	0,001
Брянск	F	65	0,613	0,000	0,839	0,000	0,849	0,000
	D	65	0,649	0,000	0,654	0,000	0,635	0,000
	RC	65	0,521	0,000	0,636	0,000	0,668	0,000

Примечание. Условные обозначения признаков см. в табл. 1. N – объем выборки; R_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена; R – коэффициент корреляции Пирсона; p – уровень значимости. Достоверные коэффициенты корреляции выделены жирным шрифтом.

Географическая изменчивость длины тела, возрастного состава и репродуктивных характеристик остромордой лягушки

Возрастное распределение и особенности роста половозрелых самок. В популяции Брянска около половины всех самок размножается впервые уже после второй зимовки, остальные – после третьей зимовки (табл. 4). Доля самок, которые размножились в 4-летнем возрасте, приблизительно равна доле 2-летних самок, а доля самок в возрасте старше 4 лет очень низка. Возрастная структура популяции ЗБС сильно отличалась от популяции Брянска. Первое размножение в 2-летнем возрасте выявлено лишь у единичных самок (данные по ним не приводятся, поскольку такие особи отсутствовали в сборах 1998-2002 гг.), большинство же самок размножается в возрасте трех или четыре лет, причем многие 4-летние самки размножаются в этом возрасте впервые (подробнее см. Ляпков и др., 2006). Среднее значение возраста (4,09 года) достоверно выше, чем у самок популяции Брянска (3,17). Большинство самок популяции Томска размножаются впервые после 3-й зимовки, причем доля 4-летних особей несколько выше, чем 3-летних, т. е. небольшая часть самок размножается впервые в возрасте x лет. Доля самок более старших возрастов существенно ниже, что указывает на более высокую (по сравнению с ЗБС) смертность самок популяции Томска (так же, как и у популяции Брянска). Поэтому средний возраст (3,57 года) популяции Томска достоверно меньше, чем у самок ЗБС, но больше, чем у популяции Брянска. Максимальный отмеченный возраст самок составил 10 лет в популяции ЗБС и 9 лет – в популяции Томска.

Средняя длина тела половозрелых самок популяции Брянска в возрасте 2 лет была такой же, как у 3-летних самок популяции Томска. Средняя длина тела в возрасте x , x и лет была минимальной у самок Томска, максимальной – у самок Брянска (табл. 4), различия между тремя популяциями в пределах каждого из этих возрастов достоверные. Исключение составил 5-летние самки популяций Томска и ЗБС. Оценка влияния межпопуляционных и возрастных различий на длину тела с помощью двухфакторного дисперсионного анализа позволила выявить достоверное влияние обоих этих факторов (табл. 5). Влияние их взаимодействия также было достоверным, что объясняется замедлением роста в интервале между 3 и 4 годами у самок Брянска и ускорением – у самок Томска (см. табл. 4). Эти результаты подтверждают, что большинство самок популяции Томска характеризуются минимальными годовыми приростами, а популяции Брянска – максимальными. В итоге, самки популяции Брянска были достоверно крупнее самок двух других популяций (табл. 4), даже несмотря на существенно более низкий средний возраст. Таким образом, по мере увеличения длительности сезона активности в пределах ареала вида, средние размеры самок увеличиваются, вопреки снижению продолжительности жизни.

Плодовитость. Для оценки межпопуляционных различий по плодовитости применяли сходную схему двухфакторного дисперсионного анализа, который выявил достоверное влияние факторов «популяция» и «возраст», а также их взаимодействия (табл. 5). Последнее объясняется тем, что в каждой из трех популяций наблюдалось неодинаковое изменение средневозрастных значений плодовитости (табл. 4): в популяции Томска плодовитость не изменялась по мере взросления, в популяции ЗБС – увеличивалась, в популяции Брянска – также увеличивалась, но только до возраста 4 лет. Среднее значение плодовитости самок Брянска достоверно больше, чем у

двух других популяций, которые достоверно не различались между собой, несмотря на более крупные размеры самок ЗБС в сравнении с самками Томска. Ковариационный анализ выявил достоверное влияние длины тела в качестве ковариансы (табл. 5), причем у самок Брянска с увеличением длины тела плодовитость увеличивается быстрее, чем у самок популяций ЗБС и Томска: значение параметра b (в уравнении линейной регрессии $F = a + bL$, где F – плодовитость, L – длина тела) составило, соответственно, 86,6; 39,9 и 37,0. Скорректированные по длине тела средние значения популяции Томска были достоверно больше, чем у популяции ЗБС, т.е. направленность межпопуляционных различий была иной, чем при сравнении средних значений. Возрастная динамика скорректированных по длине тела средневозрастных значений плодовитости также была иной: в интервале от 3 до 5 лет эти значения уменьшались у самок популяций Томска и ЗБС, но оставались без изменений у популяции Брянска. Это означает, что в условиях ограниченной длительности сезона активности максимум ресурсов на плодовитость тратят самки, размножающиеся впервые в возрасте 3 лет.

Диаметр яйца. Достоверное увеличение средневозрастных значений наблюдалось во всех трех популяциях, различия между популяциями также были достоверными (табл. 5). Максимальными размерами яиц характеризуется популяция Томска (табл. 4), что соответствует минимальной длительности сезона активности ее местообитания, минимальными размерами – популяция Брянска, причем отличия по средним размерам яиц популяции Брянска от двух других популяций достоверно. Наклон линии регрессии диаметра яйца по длине тела был одинаковым у всех трех популяций, но у самок популяции Томска эта линия проходила выше, чем у самок популяции ЗБС. Межпопуляционные различия по скорректированным по длине тела среднепопуляционным значениям имеют такую же направленность и выражены еще сильнее (различия между тремя популяциями достоверны – табл. 4). Следует также отметить, что возрастное увеличение этого признака выражено более отчетливо (чем в случае плодовитости) и характерно также для скорректированных по длине тела средневозрастных значений, за исключением популяции Томска, у самок которой средневозрастные средние увеличиваются недостоверно. Это означает, что уже у трехлетних самок относительные размеры яиц превышают таковые у самок двух более южных популяций. В целом же, слабая зависимость размеров яиц от длины тела указывает существование наследственной компоненты в формировании этого признака у самок популяции Томска.

Относительная масса кладки. В отличие от двух рассмотренных репродуктивных характеристики, на относительную массу кладки достоверное влияние оказывают только межпопуляционные различия, но не возрастные различия и не их взаимодействие (табл. 5). Максимальное среднепопуляционное значение характерно для самок Брянска, минимальное – Томска. Как и в случае плодовитости, у самок популяции Брянска наклон линии регрессии относительной массы кладки по длине тел больше, чем у самок двух других популяций (соответственно, 0,0059; 0,0020 и 0,0017). Скорректированные по длине тела среднепопуляционные значения также достоверно различаются между тремя популяциями (табл. 4). Отсутствие влияния возрастных различий проявилось в том, что средние значения относительной массы кладки достоверно не увеличивались уже в интервале между 3 и 4 годами. Кова-

риационный анализ также не выявил достоверного влияния возрастных различий и их взаимодействия с межпопуляционными различиями. Влияние длины тела (как ковариансы) было достоверным. Скорректированные по длине тела средневозрастные значения также не изменялись, причем у популяций ЗБС и Томска наблюдалась слабая тенденция их уменьшения в возрасте 5 лет.

Популяционные особенности взаимосвязей репродуктивных характеристик. Выявленное более быстрое увеличение плодовитости и относительной массы кладки по мере увеличения размеров у самок популяции Брянска (в сравнении с двумя другими популяциями) указывает на то, что в этой южной популяции вклад плодовитости в репродуктивное усилие максимален. Подтверждением этому служит максимально высокая корреляция между плодовитостью и репродуктивным усилием у самок популяции Брянска (табл. 6). Эта корреляция ненамного ниже (и также достоверная) у самок двух других, более северных популяций. Корреляции диаметра яиц с относительной массой кладки существенно ниже у всех трех популяций, причем максимальное значение (и достоверность этой корреляции) выявлено также популяции Брянска. На основании выявленных различий можно сделать заключение, что вклад плодовитости в репродуктивное усилие больше вклада размеров яиц во всех исследованных популяциях. Вместе с тем, наиболее слабое ограничение, накладываемое на репродуктивное усилие длительностью сезона активности, т. е. на возможность увеличивать как плодовитость, так и размеры яиц, выявлено в южной популяции.

Общепринято считать (см. Введение), что величина и знак корреляции между диаметром яйца и плодовитостью отражает репродуктивную стратегию популяций из местообитаний с различной длительностью сезона активности. У самок популяции Брянска эта корреляция положительная (достоверная) и довольно высокая, у популяций ЗБС и Томска – существенно ниже, хотя тоже положительная и достоверная (табл. 6). На основании этого различия можно сделать заключение, что у южной популяции увеличение вклада в репродуктивное усилие происходит благодаря одновременному повышению плодовитости и увеличению размеров яиц, в то время как у более северных популяций репродуктивное усилие может увеличиваться за счет повышения либо плодовитости, либо размеров яиц.

Таблица 1. Межгодовая и возрастная изменчивость длины тела (L) и репродуктивных характеристик (F – плодовитость, D – диаметр яйца, RC – относительная масса кладки) остромордой лягушки популяции Томска (2009–2011 гг.)

Таблица 4. Географическая и внутрипопуляционная изменчивость длины тела, возрастного состава и репродуктивных характеристик

Table 4. Geographical and within-population variation of body length, age composition, and reproductive characteristics

Популяция	Признак	Возраст	2	3	4	5	6	все возраста
Томск	N			70	85	10	5	172
	L, мм	X		50,26	52,13	57,40	58,84	51,98
	F	X		1126	1120	1168	1244	1136
		Xadj		1323	1231	1046	1058	1282
	D, мм	X		1,69	1,74	1,79	1,80	1,73

Окончание табл. 4

Популяция	Признак	Возраст	2	3	4	5	6	все возраста
Томск		Xadj		1,73	1,76	1,77	1,76	1,76
	RC	X		0,286	0,292	0,301	0,280	0,289
		Xadj			0,296	0,297	0,295	0,271
ЗБС	N			81	121	55	13	277
	L, мм	X		52,46	55,67	59,00	59,78	55,72
		F	X		1065	1191	1240	1400
		Xadj		1268	1241	1132	1254	1134
	D, мм	X		1,65	1,72	1,79	1,78	1,72
		Xadj			1,68	1,73	1,77	1,76
	RC	X		0,323	0,334	0,336	0,351	0,332
		Xadj			0,330	0,336	0,332	0,346
Брянск	N		15	28	17	5		66
	L, мм	X		50,20	56,04	62,41	64,40	56,97
		F	X		1082	1689	2153	1967
		Xadj		1930	1923	1717	1322	1584
	D, мм	X		1,51	1,59	1,68	1,74	1,60
		Xadj			1,56	1,60	1,65	1,71
	RC	X		0,322	0,375	0,399	0,403	0,371
		Xadj			0,371	0,389	0,373	0,365

Примечание. Условные обозначения признаков см. в табл. 1. N – объем выборки; X – среднее значение; X_{adj} – скорректированное по длине тела среднее значение. Достоверно различающиеся средние значения выделены жирным шрифтом.

Таблица 5. Достоверность влияния (p) на длину тела и репродуктивные характеристики факторов «популяция» и «возраст», по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и ковариационного анализа (ANCOVA)

Table 5. The significance of “population” and “age” factor effects according to two-way ANOVA and ANCOVA on body length and reproductive characteristics

Признак	ANOVA				ANCOVA		
	L	F	D	RC	F	D	RC
Фактор							
популяция (1)	0,0000	0,0000	0,0009	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
возраст (2)	0,0000	0,0000	0,0000	0,1167	0,0003	0,0001	0,8381
1x2	0,0015	0,0007	0,5418	0,9201	0,0668	0,7325	0,9937
длина тела					0,0000	0,0000	0,0075

Примечание. Условные обозначения признаков см. в табл. 1.

Таблица 6. Корреляции между репродуктивными характеристиками: коэффициент корреляции Пирсона (выше диагонали) и коэффициент ранговой корреляции Спирмена (ниже диагонали)

Table 6. The correlations between reproductive characteristics: Pearson correlation coefficient (above diagonal) and Spearman rank correlation coefficient (below diagonal)

Популяция		F	D, мм	RC
Томск	F	×	0,131	0,516
	D	0,151	×	0,145
	RC	0,566	0,137	×
ЗБС	F	×	0,163	0,631
	D	0,173	×	0,148
	RC	0,640	0,187	×
Брянск	F	×	0,458	0,752
	D	0,442	×	0,352
	RC	0,767	0,284	×

Примечание. Условные обозначения репродуктивных характеристик см. в табл. 1.

Обсуждение

Географическая изменчивость возраста и размеров при первом размножении

У самок остромордой лягушки возраст достижения половой зрелости увеличивается в пределах ареала по мере сокращения длительности сезона активности. В Днепропетровской област. Украины (Ляпков и др., 2010) и в Минской област. Беларуси – Ляпков и др., 2009), т. е. в южной части ареала вида, первое размножение происходит после 2-й или (реже) после 3-й зимовки. В популяции Брянска, а также в популяциях Чернобыльского р-на Украины (Ляпков и др., 2008) первое размножение происходит после 2-й или (чаще) после 3-й зимовки. В популяции Кировской област. (Ляпков, 2008) первое размножение обычно происходит после 3-й зимовки, реже – после 4-й и сравнительно редко – после 2-й. В популяции Томска наблюдается продолжение тенденции увеличения возраста первого размножения: у большей части самок этот возраст составляет уже не три, а четыре года. Таким же возрастом первого размножения характеризуется и популяция ЗБС, что не вполне соответствует более южному положению этой популяции.

Поскольку по мере продвижения в северную часть ареала происходит сокращение длительности сезона активности, размеры при первом размножении также уменьшаются. Минимальная средняя длина тела у трехлетних особей отмечена в популяции Томска, сходные с ними по размерам трехлетние самки выявлены в популяции Кировской области, а в популяции Ханты-Мансийского автономного округа (наиболее северной из исследованных нами популяций – Матковский и др., 2011) выявлены еще более мелкие трехлетние самки. Максимальные размеры трехлетних особей отмечены в популяции Брянска. Следует также отметить, что необычно мелкие трехлетние самки (сходные по длине тела с самками из самой северной популяции) были обнаружены в Днепропетровской обл. (Ляпков и др., 2010).

Географическая изменчивость возрастного состава и возрастной динамики длины тела

В наиболее южных популяциях доля 4-летних самок (а в некоторых – уже и 3-летних) сравнительно низкая. В более северных популяциях 2-летние самки встречаются крайне редко, а доля 4-летних превышает долю 3-летних. Это обуславливает увеличение среднего возраста по мере сокращения сезона активности. Вместе с тем, как показано нами на примере популяции Брянска, величина ежегодных приростов в южных популяциях настолько высока, что средняя длина тела превышает таковую у самок более северных популяций. Сходные высокие приросты наблюдались и у самок Чернобыльского района (Ляпков и др., 2008). Длина тела самок в каждом из возрастов существенно уменьшается в популяции Томска Кировской области (Ляпков, 2008). В популяциях Ханты-Мансийского автономного округа выявлены минимальные ежегодные приросты (Матковский и др., 2011). Снижение средних размеров по мере увеличения среднего возраста показано и для других популяций остромордой лягушки, а также для нескольких популяций травяной лягушки (Ishchenko, 2005). Таким образом, у бурых лягушек в ряде случаев увеличение среднепопуляционных значений возраста связано с уменьшением величины ежегодных приростов и не приводит к увеличению средних размеров.

Географические различия в характере взаимосвязи репродуктивных характеристик с длиной тела и с возрастом

Согласно предположения К. Бервена (Berven, 1982), первопричиной увеличения размеров яиц в горных популяциях является сильное воздействие отбора на данный параметр. Далее, поскольку увеличение плодовитости связано с более крупными размерами, у самок горных популяций *R. sylvatica* происходит отсрочка первого размножения на один год, в результате чего они не только производят крупные яйца, но и сильно повышают плодовитость. Вместе с тем, по мере продвижения на север, в популяциях *R. sylvatica* наблюдается не увеличение, а уменьшение средних размеров половозрелых особей, несмотря на увеличение их среднего возраста. С этим связано также уменьшение плодовитости и средних размеров яиц вблизи северной границы ареала *R. sylvatica*, что совпадает с выявленной нами у остромордой лягушки тенденцией к снижению плодовитости, но не соответствует выявленной тенденции к увеличению размеров яиц в северных популяциях (не только абсолютных значений, но и нормированных по длине тела). Согласно К. Бервену (Berven, 1982), такое созревание в раннем возрасте в ущерб плодовитости и размерам яиц объясняется высокой смертностью, в том числе и после метаморфоза, что делает невыгодным отсрочку первого размножения. Наши данные по возрастному составу указывают на высокую смертность по достижении половой зрелости, поэтому предположение К. Бервена подходит и для объяснения межпопуляционных различий плодовитости остромордой лягушки. Следует лишь добавить, что снижение плодовитости может быть обусловлено также ограничениями среды (коротким сезоном активности) на величину ежегодных приростов длины тела.

Географические различия в характере взаимосвязи между репродуктивными характеристиками

Величина репродуктивного усилия максимальна у самок южной популяции и уменьшается по мере сокращения сезона активности. Аналогичные результаты получены для *R. sylvatica* (Berven, 1982): нормированный по длине тела объем кладки был больше у самок равнинной популяции, несмотря на их сравнительно мелкие размеры. Результаты лабораторного содержания самок травяной лягушки из популяции юга Швеции (Lardner, Loman, 2003) подтверждают, что при достаточном количестве пищи происходит не только их рост, но и одновременное увеличение размеров яиц и плодовитости.

Выявленная нами сильная положительная корреляция между размерами яиц и плодовитостью у самок популяции Брянска соответствует максимальному значению относительной массы кладки у самок той же южной популяции с максимально длительным сезоном активности. Можно также предположить, что формирование альтернативных репродуктивных стратегий (мелкие яйца при высокой плодовитости или крупные яйца при низкой плодовитости), выявленные нами в южной и северной популяциях, связано, прежде всего, с тем, что при длительном сезоне активности выгоднее мелкие размеры яиц, а при более коротком – крупные размеры яиц.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 11-04-90720-моб_ст и № 10-04-90042-бел_a.

- Ляпков С.М. Географическая и возрастная изменчивость полового диморфизма по длине тела и темпам роста бурых лягушек // Вопросы герпетологии. – рг, 2008. С. 262–267.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Марченковская А.А. и др. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы : АСБК–СОПК 2010. С. 150–165.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Сербинова И.А. и др. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология. – 2009. – 9, вып. 3/4. С. 10–121.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. 2006. – 85, вып. 9. – С. 1281–1142.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Географическая изменчивость как результат различия в темпах эволюции признаков с широкой и узкой нормой реакции у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Журн. общ. биол. — 2008. — 69, № 1. — С. 25–43.
- Матковский А. В., Ляпков С.М., Стариков В.П. Темпы постметаморфозного роста и возрастной состав популяций остромордой лягушки вблизи северной границы ареала по данным скелетохронологии // Современная герпетология. 2011. – 11, вып. 1. (принято к печати)
- Смирин Э.М. Годовые слои в костях травяной лягушки // Зоол. журн. — 1972. — 51 вып. 10. — С. 1529–1534.
- Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки, *Rana arvalis* // Зоол. журн. — 1997. — 76, вып. 2. — С. 187–198.
- Berven K.A. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits // Evolution — 1982. . 36, N 5. — P. 962–983.
- Cummins C.P. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria* L. // J. of Anim. Ecol. 1986 55, N 1. P. 303–316.
- Ishchenko V.G. Problems of demography and declining populations of some euroasiatic brown frogs // Russian J Herpetology 1996. – 3, N 2. P. 14–151.
- Ishchenko V.G. The measurement of reproductive effort in amphibians // Russian J. Herpetology. 2003. – 10, N 3. – P.207–212.

- Ishchenko V.G.* Growth of brown frogs of fauna of Russia: some problems of study of growth in amphibians // Ananjeva N. and Tsinenko O. (eds.), *Herpetologia Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol.*, August 16, 2003, St. Petersburg, // *Russ. J. Herpetol.* 2005. — Supplemen. 12. P. 15–157.
- Lardner B., Loman J.* Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria* // *Oecologia* (Berlin). — 2003. — N 442 — P. 541–546.
- Lyapkov S.M.* Geographical variation of sexual size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) in East Europe // *Der Moorfrosch, Rana arvalis Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis Zeitschrift für Feldherpetologie.* — 2008 a. — Supplemen. 13. — PS. 113–120.
- Lyapkov S.M.* A long-term study on population ecology of the moorfrog in Moscow province, Russia // *Der Moorfrosch, Rana arvalis Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie.* — 2008 b.— Supplemen. 13. — P. 211–230.
- Morrison C., Hero J.-M.* Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review // *Journal of Animal Ecology.* — 2003. — 72. — P. 270–279.
- Rasanen K., Soderman F., Laurila A., Merila J.* Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis* // *Ecology.* — 2008. — 89, N 9. — P. 2553–2562.

УДК 591:597.6

О ПИТАНИИ ЗЕЛеноЙ ЖАБЫ *BUFO VIRIDIS* (ANURA, AMPHIBIA), ЮЖНОГО УРАЛА (РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН)

Ф. Ф. Зарипова¹, А. Е. Кузовенко², А. И. Файзулин²

¹Сибайский институт (филиал) ГОУ ВПО «Башкирский государственный университет»,
ул. Белова, 21, г. Сибай, 453730, Республика Башкортостан, Россия,
E-mail: faliyabio@mail.ru

²Институт экологии Волжского бассейна учреждения Российской академии наук,
ул. Комзина, 10, г. Тольятти, Самарская область, 445003 Россия
E-mail: alexandr-faizulin@yandex.ru

О питании зеленой жабы *Bufo viridis* (Anura, Amphibia), Южного Урала (Республика Башкортостан). Зарипова Ф. Ф., Кузовенко А. Е., Файзулин А. И. - Представлены сведения о питании популяций зеленой жабы Южного Урала в условиях различной антропогенной трансформации местообитания. Установлено, что в большинстве случаев с возрастанием степени антропогенного воздействия трофическая ниша сужается. Доля водных кормов в рационе зеленой жабы может достигать 17,2 %.

Ключевые слова: зеленая жаба, питание, трофическая ниша, Южный Урал.

About the feed of *Bufo viridis* (Anura, Amphibia), of the South Ural (Republic Bashkortostan). Zaripova F. F., Kuzovenko And. E., Fayzulin A. I. - The article presents the information on nutrition of green toad's populations in the Southern Urals in a wider variety of anthropogenic transformation of habitats. We found out that in most cases with increasing degrees of human impact the variety of the food niche decreases. The share of water food in the diet of a green toad may reach 17.2 %.

Key words: green toad, food, food niche, Southern Urals.

Введение

Рацион питания зеленой жабы исследован во многих регионах ее обширного ареала. Изучением этого аспекта занимались на территории Литвы (Кузьмин, 1999), Украины (Щербак, Щербань, 1980; Никитенко, 1959; Щербак, 1966; Медведев, 1974), Беларуси (Drobenkov et. al., 2005), России (Гаранин, 1983; Носова, 1984; Алейникова, Утробина, 1951; Тertyshnikov и др., 1990; Хонякина, 1961), Грузии (Kuzmin, Tarkh-nishvili, 1996), Армении (Папанян, 1949), Азербайджана (Алекперов, 1978), Турции (Yüyüt et. al., 1999), Румынии (Covaciu-Marcov et. al., 2005; Nicoară et. al., 2005), Болгарии (Mollov et. al., 2006), Польши (Mollov, Stojanova, 2010).

Сведения о питании зеленой жабы *Bufo viridis* Laurenti, 1768 в северо-восточной части ареала (юг Пермского края, Республики Башкортостан, Челябинской обл.) малочисленны. Так, диета *B. viridis* для районов Предуралья и Зауралья была параллельно изучена при исследовании гельминтов бесхвостых амфибий (Баянов, 1995; Юмагулова, 2000; Баянов, Юмагулова, 2001). В этих работах указывается, что в желудках зеленых жаб содержались преимущественно жуки, муравьи и коллемболы.

Цель данного сообщения - проанализировать полученные нами данные о спектре питания, размере трофической ниши и дать оценку сходства в рационе 5 популяций зеленой жабы Южного Урала.

Материалы и методы

Изучение кормового рациона зеленой жабы основано на анализе проб содержимого желудков. Отлов зеленых жаб проводили в 2006-2010 гг. в условиях Зауралья Республики Башкортостан в окрестностях г. Сибай, дер. Муллакаево и Нигаматово (Баймакский р-н) и пос. Бузавлык (Хайбуллинский р-н). Ниже приводится описание 5 биотопов, где были обнаружены зеленые жабы (рис. 1).

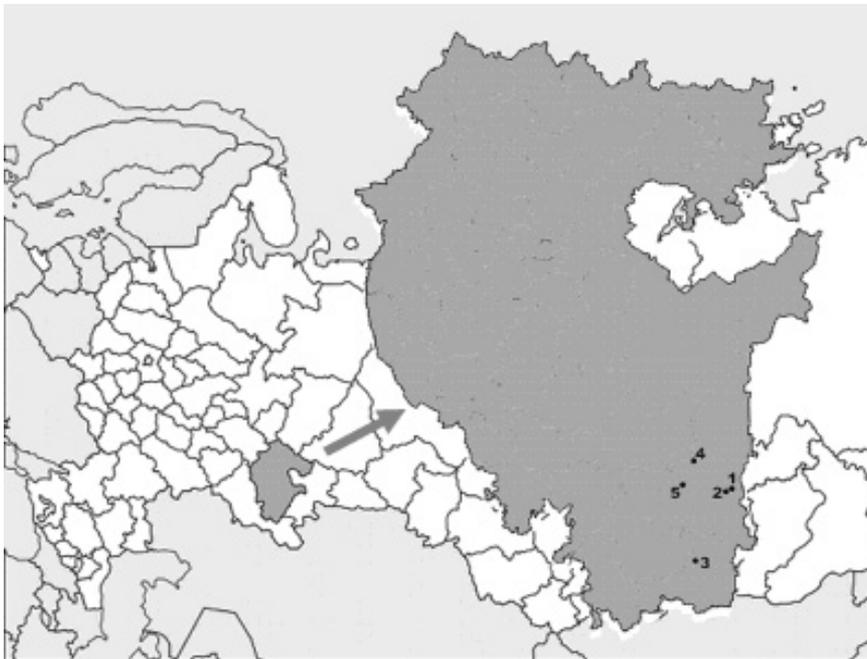


Рис. 1. Географические пункты сбора материала по питанию жабы зеленой, *Bufo viridis*, на территории Южного Урала (Республика Башкортостан) (обозначения точек обнаружения в тексте)

Fig. 1. Locations of collection data on green toads' diet, *Bufo viridis*, in the Southern Ural (Bashkortostan) (refer to detection points in the text)

Участок 1 «Сибай». г. Сибай, р. Карагайлы, 34-й квартал. Часть реки, протекающая практически в центре города. Испытывает антропогенную нагрузку на всем протяжении в виде бытовых сливов местного населения, является местом выпаса скота, а также местом рекреации. Жабы были отловлены в реке в мае-июне 2009 г. в вечернее время в период икрометания ($n = 30$). Анализ воды реки показал критическое накопление поллютантов: медь превышает ПДК в 72 раза, цинк в 19 раз, кадмий в 1,4 раза.

Участок 2 «Камышлы». г. Сибай, р. Карагайлы, микрорайон «Камышлы-Узяк». Находится на западной окраине города, где расположено железнодорожное полотно. Пруд протяженностью в 1 км тянется между железной дорогой и жилым сектором. Водоем густо зарастает тростником, осокой и служит местом сброса твердых

бытовых отходов. Зарегистрировано превышение ПДК тяжелых металлов в воде (меди – в 23 раза, цинка – в 12 раз). Пруд ежегодно весной служит местом икрометания зеленой жабы. Отлов ее проводили мае-июне 2009 г. в количестве 20 экз.

Участок 3 «Бузавлык». пос. Бузавлык Хайбуллинского р-на является самой южной точкой отлова амфибий на территории республики. Расположена близ р. Таналык в 25 км к северо-западу от райцентра с. Акъяр. Сбор зеленой жабы проводили в июне 2006 г. в погрехах частных домов, банях и теплицах ($n = 17$).

Участок 4 «Муллакаево». дер. Муллакаево Баймакского р-на расположена на р. Сакмара в 43 км к северо-западу от райцентра (г. Баймак) и 88 км от ж.-д. ст. Сибай. Биотоп зеленой жабы сходен с предыдущим участком. Сбор живого материала осуществлялся в июне 2007 г. в количестве 30 экз.

Участок 5. с. Нигаматово Баймакского р-на расположено в устье р. Тавла (приток р. Сакмара) в 30 км к северо-западу от райцентра (г. Баймак) и 75 км к западу от ж.-д. ст. Сибай. Зеленых жаб для исследований собирали в июне 2009 г. в вечернее время на огороде в частном секторе ($n = 17$).

Оценку антропогенного воздействия проводили по результатам химического анализа проб воды из мест обитания зеленой жабы на содержание тяжелых металлов, таких как медь, кадмий, цинк, никель. Анализы проводились атомно-абсорбционным методом в центральной лаборатории Сибайского филиала ОАО «Учалинский горно-обогатительный комбинат» (СФ ОАО «УГОК»).

По степени антропогенной трансформации местообитания зеленой жабы нами подразделены на 3 типа: высокая – «Сибай», «Камышлы», средняя – «Бузавлык», «низкая» - «Муллакаево» и «Нигаматово».

Для выявления спектров питания амфибии их желудочно-кишечного тракт подвергали вскрытию. Содержимое желудка и кишечника заворачивали в марлевый мешочек с этикеткой и фиксировали в 4%-ном растворе формалина. Затем содержимое желудочно-кишечного тракта амфибий помещали в чашки Петри, компоненты пищи сортировали по группам и определяли с помощью соответствующих определителей. В зависимости от сохранности съеденных животных определение велось до классов, отрядов, семейств и, когда это было возможно, - до видов.

Для определения использовались: оптика – лупа, бинокулярный микроскоп «МБС - 10», микроскопы «Биолам-Р12» и «МБР-1»; определители насекомых и растений (Гурьева, Крыжановский, 1965; Нидон и др., 1991; Плавильщиков, 1994).

Анализ ниши анализирован с помощью индекса полидоминантности ($S\lambda$) – равному отношению индекса Симпсона к 1 (Кузьмин, 1992). Для сходства трофических спектров нами использованы традиционно применяемые индексы Мориситы ($I\lambda$), а также показатели сходства (r) и критерий идентичности (I), предложенные Л. Я. Животовским (1982).

Величина I распределяется примерно как χ^2 с $m-1$ степенями свободы при нуль-гипотезе, свидетельствующей о принадлежности обеих выборок к одной генеральной совокупности.

Результаты и обсуждения

Обнаружено 327 экз. пищевых объектов, таксономический статус установлен для 107 экз. до отряда, 100 экз. до семейства и 120 экз. до вида. В выборке «Сибай» до вида определены из сем. Carabidae: *Zabrus tenebrioides* (2; 2,2%), *Platysma cupreum*

(1; 1,1%), сем. Meloidae Tenebrionidae: *Pedinus femoralis* (1; 1,1%), Cantharidae: *Cantharis rufa* (1; 1,1%), сем. Coccinellidae Aphodiidae: *Aphodius Teuchestes fossor* (1; 1,1%), сем. Curculionidae: *Otiorrhynchus tristis* (4; 4,4%), сем. Gerridae Pyrrhocoridae: *Pyrrhocoris apterus* (7; 7,7%), отр. Dermaptera: *Forficula auricularia* (29; 31,9%). В популяции «Камышлы» сем. Carabidae: *Harpalus rufus* (2; 8,0%) *Platysma cupreum* (2; 8,0%), *Zabrus tenebrioides* (1; 4,0%), сем. Elateridae: *Corymbites sjelandicus* (2; 8,0%), Aphodiidae: *Aphodius fimetarius* (1; 4,0%). Для выборки из «Бузавлык» сем. Carabidae: *Zabrus tenebrioides* (1; 2,8%), сем. Curculionidae: *Anthonomus pomorum* (3; 8,3%), сем. Lestidae: *Lestes dryas* (2; 5,6%). Для «Муллакаево» сем. Carabidae: *Carabus nitens* (1; 1,2%), *Nebria livida* (2; 2,4%), сем. Elateridae: *Elater balteatus* (1; 1,2%), сем. Pyrrhocoridae: *Pyrrhocoris apterus* (3; 3,7%), отр. Dermaptera: *Forficula auricularia* (16; 19,5%). В популяции «Нигаматово» до вида определены сем. Formicidae: *Lasius niger* (3; 3,2%), сем. Carabidae: *Platysma cupreum* (2; 2,2%), *Zabrus tenebrioides* (1; 1,1%), сем. Meloidae: *Mylabris variabilis* (2; 2,2%), Cantharidae: *Rhagonycha fulva* (2; 2,2%), сем. Elateridae: *Selatosomus aeneus* (2; 2,2%), сем. Coccinellidae: *Propylaea quatuordecimpunctata* (1; 1,1%), *Coccinella septempunctata* (1; 1,1%), сем. Chrysomelidae: *Chrysomela graminis* (1; 1,1%), Tenebrionidae: *Lagria hirta* (1; 1,1%), сем. Lymnaeidae: *Lymnaea palustris* (2; 2,2%), сем. Planorbidae: *Planorbis planorbis* (16; 17,2%), сем. Lumbriciidae: *Lumbricus terrestris* (3; 3,2%).

Таксономический состав рациона (до семейства) представлен в таблице 1. В зависимости от доли в рационе пищевые объекты подразделены на доминирующие ($P\% > 15\%$), обычные ($5 < P\% < 15$) и единичные, редкие (менее 5%). В рационе популяции «Сибай» доминируют **Dermaptera, Diptera, larvae, обычные Carabidae, Coleoptera, Formicidae, Pyrrhocoridae**, единичны Aphodiidae, Cantharidae, Tenebrionidae, Elateridae, Curculionidae. Для популяции «Камышлы» доминирующими пищевыми объектами являются Carabidae, Coleoptera, обычные Elateridae, Chrysomelidae, Formicidae, единичны Insecta, Aphodiidae, Apidae, Acrididae. В популяции «Бузавлык» преобладают Carabidae, фоновыми являются Curculionidae, Apidae, Lestidae, Aranei, единичны Diptera, larvae. В популяции «Муллакаево» доминируют Coleoptera, Dermaptera, обычные – Carabidae, **Formicidae, Culicidae, Insecta, Pyrrhocoridae**, единичны Diptera, imago, Aranei, Hymenoptera, Lestidae, Curculionidae, Elateridae. В «Нигаматово» доминируют Coleoptera, Planorbidae, обычные Insecta, Culicidae, Tenebrionidae, **Formicidae, редки Aranei, Carabidae, Hemiptera, Lumbriciidae, Curculionidae**, Elateridae, Coccinellidae, Cantharidae, Chrysomelidae, Lymnaeidae

Судя по нашим данным (табл. 1), в географически близких популяциях рацион зеленых жаб существенно отличается. Так, в географически удаленных популяциях преобладают представители отр. Coleoptera, с высокой долей семейства Carabidae, которая в популяциях Камышлы и Бузавлык достигает 40,0% и 16,7% соответственно. В популяциях «Сибай» и «Муллакаево» доминируют представители отр. Dermaptera. В большинстве популяций, за исключением «Бузавлык», обычными являются семейство Formicidae.

В популяциях «Камышлы», «Бузавлык» водные объекты питания не обнаружены. В других популяциях доля водных пищевых объектов в питании зеленой жабы невысока и представлена сем. Pyrrhocoridae в популяциях «Сибай», «Муллакаево». В условиях низкой антропогенной трансформации популяции «Нигаматово» водные объекты, моллюски сем. Planorbidae, достигают в рационе 17,2%.

По литературным данным (Кузьмина, 1999), отр. Coleoptera в целом преобладает в питании зеленой жабы. По нашим данным, доля отр. Coleoptera высока в популяции «Бузавлык» (72,2%) и «Камышлы» (68,0%), в других популяциях составляет порядка 1/3 рациона – «Муллагаево» (36,6%), «Нигаматово» (35,5%) и «Сибай» (33,0%).

Из отр. Coleoptera наиболее высока доля представителей семейства Carabidae в рационе зеленых жаб Польши – 63,16 % (Mollov, Stojanova, 2010), Харьковской области Украины – 45,3% (Медведев, 1974). В обзоре С.Л. Кузьмина (1999) отмечается, что в большинстве регионов бывшего СССР доля семейства Carabidae не так высока, особенно в юго-восточной части ареала. Так, доля семейства Carabidae составляет менее 5% для Дагестана, Саратова, Закарпатья, от 5 до 10% для Азербайджана и Крыма, от 15 до 20% для Татарстана, Литвы, Армении, Ставрополя, Черновицкой области Украины. По нашим данным, доля семейства Carabidae может составлять от 3,2% в популяции «Нигаматово» и достигать 40% в популяции «Камышлы» (табл. 1).

В большинстве популяций, где исследовалось питание зеленой жабы, доминируют семейство Formicidae (Кузьмин, 1999) достигая 81,2% в Дагестане (Россия), 60,4% в Крыму (Щербак, 1966), 75,8% и 46,9%, в Болгарии (Mollov et. al., 2006), 44,2% в Азербайджане (Алекперов, 1978), от 35,3% до 74,7% в Румынии (David et. al., 2008). По нашим данным, доля Formicidae невысока во всех популяциях и не превышает 12% (табл. 1).

Характеристика рациона по показателю ширины трофической ниши – индексу полидоминантности $S\lambda$ – представлена на рис. 2. Наибольшая ширина трофической ниши наблюдается в условиях низкой антропопрессии, наименьшая – в условиях средней антропопрессии. Трофическая ниша в условиях высокого антропогенного воздействия сокращается незначительно, даже в условиях застройки в черте г. Сибай.

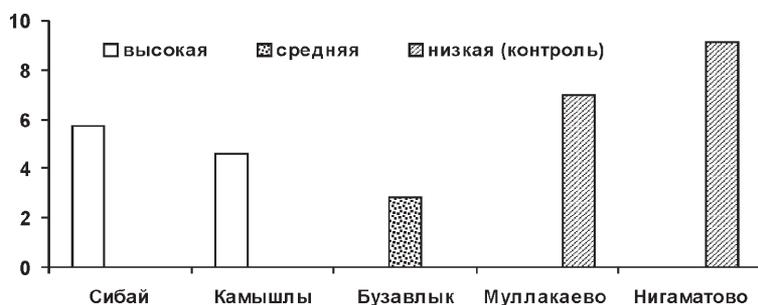


Рис. 2. Размеры трофической ниши зеленой жабы в условиях различной антропогенной трансформации местообитаний

Fig. 2. The variety of the food niche of green toads in a wider variety of anthropogenic transformation of habitats

Оценка сходства (τ) и перекрытия ($\Gamma\lambda$) спектров питания популяций зеленой жабы Южного Урала представлен в табл. 2. Наименьшее сходство ($< 0,25$) трофических спектров наблюдается между популяциями «Сибай» и «Нигаматово». Наибольшее сходство ($> 0,65$) – между популяциями «Муллагаево» с «Сибай» и «Бузавлык». Высокое сходство ($0,50 < \Gamma\lambda < 0,65$) установлено между популяциями «Муллагаево»

с «Камышлы» и «Нигаматово», а также «Камышлы» с «Муллакаево». Низкое сходство ($0,30 < I\lambda < 0,50$) установлено между популяциями «Сибай» с «Бузавлык» и «Камышлы», а также «Нигаматово» с «Камышлы» и «Бузавлык». Различия по спектру питания статистически значим отличаются по большинству популяций зеленой жабы, за исключением популяций «Камышлы» с «Бузавлык» и «Муллакаево».

Таблица 1. Спектр питания популяций зеленой жабы Южного Урала, %

Table 1. Food spectrum of green toads' populations in the Southern Urals, %

Таксоны пищевых объектов	Популяции зеленой жабы									
	высокая				средняя		низкая		низкая	
	Сибай		Камышлы		Бузавлык		Муллакаево		Нигаматово	
	n	% ± S	N	% ± S	n	% ± S	N	% ± S	n	% ± S
Insecta	–	0	1	4,0 ± 3,9	–	0	5	6,1 ± 2,6	13	14,0 ± 3,6
Diptera, imago	–	0	–	0	–	0	4	4,9 ± 2,4	–	0
Diptera, larvae	16	17,6 ± 4,0	–	0	1	2,8 ± 2,7	–	0	–	0
Culicidae	–	0	–	0	–	0	6	7,3 ± 2,9	10	10,8 ± 3,2
Hymenoptera	–	0	–	0	–	0	3	3,7 ± 2,1	–	0
Formicidae	5	5,5 ± 2,4	3	12,0 ± 3,4	–	0	7	8,5 ± 3,1	5	5,4 ± 2,3
Apidae	–	0	1	4,0 ± 2,1	2	5,6 ± 3,8	–	0	–	0
Coleoptera	11	12,1 ± 3,4	4	16,0 ± 3,8	20	55,6 ± 8,3	22	26,8 ± 4,9	16	17,2 ± 3,9
Carabidae	11	13,2 ± 3,5	10	40,0 ± 5,1	6	16,7 ± 6,2	7	8,5 ± 3,1	3	3,2 ± 1,8
Cantharidae	1	1,1 ± 1,1	–	0	–	0	–	0	1	1,1 ± 1,1
Tenebrionidae	2	2,2 ± 1,5	–	0	–	0	–	0	9	9,7 ± 3,1
Elateridae	4	4,4 ± 2,1	2	8,0 ± 2,8	–	0	1	1,2 ± 1,2	2	2,2 ± 1,5
Coccinellidae	–	0	–	0	–	0	–	0	2	2,2 ± 1,5
Aphodiidae	1	1,1 ± 1,1	1	4,0 ± 2,1	–	0	–	0	–	0
Chrysomelidae	–	0	2	8,0 ± 2,8	–	0	–	0	2	2,2 ± 1,5
Curculionidae	4	4,4 ± 2,1	–	0	3	8,3 ± 4,6	1	1,2 ± 1,2	2	2,2 ± 1,5
Hemiptera	–	0	–	0	–	0	–	0	3	3,2 ± 1,8
Pyrrhocoridae	7	7,7 ± 2,8	–	0	–	0	5	6,1 ± 2,6	–	0
Lestidae	–	0	–	0	2	5,6 ± 3,8	2	2,4 ± 1,7	–	0
Orthoptera	–	0	–	0	–	0	–	0	–	0
Acrididae	–	0	1	4,0 ± 2,1	–	0	–	0	–	0
Arachnida	–	0	–	0	–	0	–	0	–	0
Aranei	–	0	–	0	2	5,6 ± 3,8	3	3,7 ± 2,1	4	4,3 ± 2,1
Gastropoda	–	0	–	0	–	0	–	0	–	0
Lymnaeidae	–	0	–	0	–	0	–	0	2	2,2 ± 1,5
Planorbidae	–	0	–	0	–	0	–	0	16	17,2 ± 3,9
Dermaptera	29	31,9 ± 4,9	–	0	–	0	16	19,5 ± 4,4	–	0
Oligochaeta	–	0	–	0	–	0	–	0	–	0
Lumbriciidae	–	0	–	0	–	0	–	0	3	3,2 ± 1,8
Vcero	91	–	25	–	36	–	82	–	93	–

Таблица 2. Сравнение спектра питания популяций зеленой жабы Южного Урала

Table 2. Evaluation of similarity of the food spectrum of green toads' populations in the Southern Urals

Популяции	Индекс сходства (r)/ Критерий идентичности ($I \approx \chi^2$, $k=m-1$)					
	Сибай	Камышлы	Бузавлык	Муллакаево	Нигаматово	
Индекс Мориситы (I)	Сибай	-	0,530±0,084 47,1**	0,539±0,065 59,3***	0,718±0,037 54,9***	0,392±0,039 118,5***
	Камышлы	0,417	-	0,604±0,072 28,4	0,573±0,069 35,2	0,553±0,076 39,4*
	Бузавлык	0,368	0,552	-	0,619±0,062 43,4*	0,484±0,067 62,4***
	Муллакаево	0,722	0,501	0,676	-	0,595±0,039 74,5***
	Нигаматово	0,232	0,354	0,479	0,589	-

Обозначение: Статистически значимые различия * – $P < 0,05$ ($\chi^2_{st} = 38,88$); ** – $P < 0,01$ ($\chi^2_{st} = 45,64$); *** – $P < 0,001$ ($\chi^2_{st} = 54,05$).

Designation: Statistically significant differences * – $P < 0,05$ ($\chi^2_{st} = 38,88$); ** – $P < 0,01$ ($\chi^2_{st} = 45,64$); *** – $P < 0,001$ ($\chi^2_{st} = 54,05$).

Выводы

Рацион питания зеленой жабы в разных популяциях Южного Урала существенно отличается по составу доминирующих кормов, за исключением представителей отр. Coleoptera, преобладающих во всех популяциях. Размер трофической ниши в условиях низкого антропогенного воздействия выше, чем в условиях средней и высокой антропогенной трансформации местообитаний. Наибольшие различия по спектру питания наблюдаются между популяциями с наиболее высоким «Сибай» и низким «Нигаматово» уровнем антропогенного воздействия.

Алейникова М. М., Утробина Н. М. К вопросу о роли амфибий в биоценозах полезащитных лесных насаждений // Зоол. журн., - 1951. — 30, вып. 5. — С. 391–397.

Алекперов А. М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. — Баку : Элм, 1978. — 264 с.

Баянов М.Г. Класс земноводные, или амфибии // Животный мир Башкортостана. — Уфа : Китап, 1995. - С. 211–217.

Баянов М.Г., Юмагулова Г.Р. Гельминты бесхвостых амфибий из различных местообитаний // Итоги биологических исследований. 2000. - Уфа : изд-во БГУ, 2001. - Вып. 6. — С. 153–155.

Гаранин В.И.. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. — М. : Наука, 1983. — 175 с.

Гурьева Е.Л., Крыжановский О.Л. Жесткокрылые и веерокрылые. Т. 2. — М. ; Л. : Наука, 1965. — 668 с. — (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР; Вып. 89.)

Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. — М. : Наука, 1982. — С. 38–44.

Кузьмин С.Л. Трофология хвостатых земноводных: экологические и эволюционные аспекты. —М.: Наука. 1992. — 168 с.

Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. —М. : Товарищество научных изданий КМК, 1999. — 298 с.

Медведев С.И. Материалы к изучению пищи амфибий в районе среднего течения Северского Донца // Вестн. зоологии, - 1974. — № 1 — С. 51–59.

Нидон К., Петерман И., Шеффель П. Растения и животные. Руководство натуралиста. — М. : Мир, 1991. — 262 с.

- Никитенко М. Ф. Земноводные Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. Черновцы, 1959. — С. 160–205.
- Носова О. Н. Пищевая специализация в разных экологических группах бесхвостых амфибий // Вопросы биологии растений и животных Поволжья. — Рукопись. деп. в ВИНТИ, № 6055-84 деп.). - Саратов, 1984. — С. 83–93.
- Папанян С. Б. Данные о значении зеленой жабы (*Bufo viridis* Laur.) в сельском хозяйстве Армении // Изв. АН АрмССР Биол. и сельхоз. науки. — 1949. — 2, № 6. — С. 587–594.
- Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых: Краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России. — М. : Топиал, - 1994. — 544 с.
- Тертышников М. Ф., Горюва В.И., Джандаров И. И., Высотин А. Г. Об экологии зеленой жабы на Ставрополье // Фауна и экология некоторых видов беспозвоночных и позвоночных животных Предкавказья. — Краснодар, 1990. — С. 55–60.
- Хонякина З.П. Некоторые данные о питании озерной лягушки и зеленой жабы в окрестностях г. Махачкалы. // Уч. зап. ДагГУ. — 1961. — 7. — С. 91–103.
- Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Herpetologia taurica. — Киев : Наук. думка, 1966. — 239 с.
- Щербак Н.Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев : Наук. думка, 1980. — 268 с.
- Юмагулова Г.Р. Гельминты амфибий Южного Урала : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Уфа, 2000. — 24 с.
- Covaci-Marcov S.D., Sas I., Cupşa D. et al. The trophic spectrum of a population of *Bufo viridis* (Amphibia) from the campus of the University of Oradea, Romania // Biota. — 2005. — 6, N1-2. — P. 5–12.
- David A., Ancă, M., Dimancea N. et al. The trophic spectrum of a *Bufo viridis* population from Vodița Valley, Mehedinți County, Romania // Analele Universității din Craiova. Ser. Biologie, Horticultură, Tehnologie Prelucrării Produselor Agricole, Ingineria Mediului. — 2008. — 13 (49) — P. 65–70.
- Drobenkov S. M., Novitsky R. V., Kosova L. V. et al. The Amphibians of Belarus // Advances in amphibian research in the former Soviet Union. — 2005. — 10. — P. 1–164.
- Kuzmin S. L., Tarkhnishvili D. N. Food niche dimensions in a Caucasian amphibian assemblage // Advances in amphibian research in the former Soviet Union. — 1996. — 1. — P. 117–129.
- Mollov I., Boyadzhiev P., Donev A. A Synopsis on the Studies of the Trophic Spectrum of the Amphibians in Bulgaria // Scientific Studies of the University of Plovdiv — 2006. — 42. (Biology, Animalia). — P. 115–131.
- Mollov I., Stojanova A.. Diet and Trophic Niche Overlap of Three Toad Species (Amphibia, Anura) from Poland // Biotechnology & Biotechnological Equipment. — 2010. — 24. — P. 263–269.
- Nicoară A., Nicoară M., Bianchini F. Diet composition during breeding period in populations of *Bufo viridis*, *Pelobates fuscus* and *Rana esculenta* complex from Ciric River's Basin, Analele // Științifice ale Universității Al.I. Cuza din Iași. Ser. Nouă. Biologie Animală. — 2005. — 60. — P. 179–187.
- Yuyut S., Tosunoulu M., Arıkan H. Feeding Biology in *Bufo viridis* (Anura: Bufonidae) Populations of the Vicinity of Uzmir // Turkish Journal of Zoology. — 1999. — 23, EK1. — P. 279–288.

УДК 591.4: 598.1: 574.24

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA AGILIS* И ОБЫКНОВЕННОГО УЖА, *NATRIX NATRIX* (REPTILIA; SQUAMATA) В ПРИКАЗАНЬЕ

Л.А. Идрисова

Казанский (Приволжский) Федеральный Университет,
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420 008 Россия, Республика Татарстан
E-mail: liy@yandex.ru

Некоторые особенности внешней морфологии прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* и обыкновенного ужа, *Natrix natrix* (Reptilia; Squamata) в Приказанье. Идрисова Л.А. – Рассмотрены морфологические характеристики прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) и обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) из пригорода г. Казани. Выявлены межполовые и межпопуляционные различия в фolidозе и размерных характеристиках рептилий. Отмечены качественные морфологические признаки, отличающиеся наибольшим разнообразием. Также выявлены возрастные изменения в окраске обыкновенного ужа. В исследованных нами районах выделено три формы обыкновенного ужа: номинативный подвид (*N. n. narix*, Linnaeus, 1758), восточный подвид (*N. n. scutata*, Pallas, 1771) и гибридная форма; дано их морфологическое описание, выявлены некоторые отличия в фolidозе.

Ключевые слова: прыткая ящерица, обыкновенный уж, морфология, фolidоз.

Some features of external morphology of the sand lizard, *Lacerta agilis* and grass-snake, *Natrix natrix* (Reptilia; Squamata) are in suburb of Kazan. Idrisova L.A. – This article considered morphological characteristics of sand lizard (*Lacerta agilis*) and grass snake (*Natrix natrix*) from a suburb of Kazan. Intersexual and interpopulation differences in size and pholidose of reptilian are identified. The most diverse qualitative signs are marked. Age-related changes of grass snake coloration are also revealed. Three forms of grass snake from researched areas are allocated: nominative subspecies (*N. n. narix*, Linnaeus, 1758), eastern subspecies (*N. n. scutata*, Pallas, 1771) and a hybrid form; given their morphological description, revealed some differences in pholidose.

Key words: *Lacerta agilis*, *Natrix natrix*, morphology, pholidose.

Введение

Изучение морфологии является неотъемлемой частью многих направлений исследования рептилий, связанных с решением таксономических вопросов, исследованием изменчивости и адаптации к условиям окружающей среды (Павлов, Замалетдинов, 2002). Проведение сравнительного анализа рептилий на основе изучения щиткования покровов тела и выявления адаптивных механизмов является важной задачей современных эколого-морфологических исследований (Морозенко и др., 2002). При изучении фенетической изменчивости рептилий известное значение имеет окраска животных, которая позволяет выявить закономерности адаптации организмов к условиям среды (Морозенко, 2003). Кроме того, различия в окраске лежат в основе подвидовой дифференцировки рептилий (Аль-Завахра, 1997; Бакиев и др., 2004; Павлов, Петрова, 2005).

Актуальность данной работы в том, что в ней представлены морфологические характеристики двух массовых видов рептилий, обитающих на территории Приказанья, проведен сравнительный анализ этих показателей, выявлены межвидовые и внутривидовые различия.

Цель работы – изучить особенности внешней морфологии прыткой ящерицы и обыкновенного ужа, выявить их связь с условиями обитания. Для выполнения цели были поставлены следующие задачи:

1. Описать особенности окраски и фolidоза прыткой ящерицы и обыкновенного ужа, выявить внутривидовые различия в фolidозе и размерах, а также возрастные изменения в окраске рептилий.

2. Определить подвидовую принадлежность обыкновенного ужа в исследованных районах.

Материалы и методы

Материал был собран в течение 2009-2010 гг. в следующих районах Республики Татарстан (далее - РТ): пригородная зона г. Казани – лесной массив на ул. Дубравная (г. Казань), Верхнеуслонский район (Зоологическая станция КПФУ), Высокогорский район (с. Тимофеевка), Лаишевский район (территория близ дачного комплекса «Кордон»). Также были использованы выборки с особо охраняемых природных территорий (далее – ООПТ) – Раифского и Саралинского участков Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (далее – ВКГПБЗ). Раифский участок расположен в Зеленодольском районе РТ в 30 км западнее г. Казани. Саралинский участок ВКГПБЗ расположен в Лаишевском районе РТ в 60 км юго-восточнее г. Казани. Выборка ужей с территории Саралинского участка подразделена нами на две самостоятельные ввиду удаленности точек отлова. Это окрестности стационара эколого-географического факультета КПФУ и окрестности поселка Атабаево.

Для исследования морфологии применяли стандартную методику обработки чешуйчатых, в частности для ящериц использовали морфологические признаки, приведенные Н.П. Ждановой (2001) (цит. по Павлову, Замалетдинову, 2002).

Отмечены следующие признаки: **Lab.** – количество верхнегубных щитков; **Sublab.** – количество нижнегубных щитков; **Submax.** – количество нижнечелюстных щитков; **Na.** – количество носовых щитков; **Log.** – количество скуловых щитков; **Supraoc.** – количество надглазничных щитков; **Supracil.** – количество верхнересничных щитков; **Col.** – количество чешуй в воротнике; **Ventr.** – количество брюшных чешуй в продольном ряду; **P.f.** – количество бедренных пор.

Для обыкновенного ужа, помимо **Lab.** и **Sublab.**, подсчитывали также количество пар подхвостовых щитков – **S.cd.**

Для всех изученных видов отмечали особенности окраски и делали следующие промеры: **L.** – длина тела; **L.c.** – длина головы; **L.cd.** – длина хвоста.

Определение подвидовой принадлежности особей обыкновенного ужа проводили по комплексу качественных признаков, приводимых в литературе разными авторами (Банников и др., 1977; Аль-Завахра, 1997; Бакиев и др. 2004; Павлов, Петрова, 2005). Данные по некоторым признакам противоречивы, мы брали только те, по

которым все авторы отмечают сходные закономерности. Для диагностики подвидов отбирали только взрослых особей без признаков линьки. Всего на принадлежность к тому или иному подвиду было обработано 87 особей обыкновенного ужа.

За весь период исследований было изучено 196 особей прыткой ящерицы (66 самцов, 93 самки и 37 годовиков) и 166 особей ужа обыкновенного (95 взрослых - 26 самцов, 39 самок (у 30 особей пол определить не удалось), 31 годовик и 40 сеголеток.

Результаты и обсуждение

Характеристика морфологии прыткой ящерицы. L. самцов прыткой ящерицы варьирует в пределах 45–98 мм, (M = 73); L.c. – от 12 до 24 мм, (M = 18). У самок L. = 41–98 мм, (M = 75); L.c. = 12–23 мм, (M = 17). Достоверны межполовые различия по длине тела – $p = 0,011$. L. годовиков варьировала от 36 до 49 мм., (M = 41), L.c. варьировала от 9 до 11 мм, (M = 10).

У большинства ящериц наблюдается постоянное число *Supraoc.* – 4 (99% особей). Очень редко встречаются особи с 5 *Supraoc.* (1% всех ящериц). Мало изменяется количество *Sublab.* и *Submax.* В большинстве случаев отмечается 6 *Sublab.* (88%), у 9% ящериц – 7 и всего лишь у 3% – 5. Большинство ящериц имеют 5 *Submax.*, иногда встречаются особи с 6 щитками (7% ящериц). Число *Lab.* в среднем составляет 7, у 29% ящериц оно равно 6, у 7% – 8. Количество *Supracil.* у большинства особей составляет 5, у 6% особей – 4, у 9% особей – 6. *Col.* варьирует от 7 до 15 и в среднем составляет 10, *P.f.* колеблется в пределах 11-19, в среднем равно 14. *Ventr.* меняется в широких пределах – от 21 до 31, в среднем составляет 26. Наиболее часто встречающаяся комбинация *Na.* и *Log.* щитков – 2/2, ящерицы с таким признаком составили 35% всей выборки. Особи с несимметричным расположением *Na.* и *Log.* составляют 18% всей выборки. 17% приходится на ящериц с комбинацией *Na./Log.* = 2/1, 16% составили особи с комбинацией 1/2. Сравнительно редко встречается комбинация 1/1 – у 8% ящериц. 2/0 – редкая комбинация, встречающаяся всего у 3% особей. Единичны случаи встреч ящериц, у которых соотношение *Na./Log.* составляет 2/3 (2%), 3/2 (1%), 0/2 (1%).

Наблюдаются межполовые различия в некоторых признаках. В воротнике у самцов больше чешуй – от 9 до 14 (M=11), у самок – от 7 до 13 (M = 10) ($p = 0,001$). Возможно, это объясняется несколько более массивной шеей самцов, по сравнению с самками. Количество *Ventr.*, напротив, больше у самок. У самцов M = 25, у самок M = 27. Различия достоверны: $p = 0,001$. Видимо, большая длина туловища самок служит причиной увеличения количества брюшных чешуек.

Отмечены также следующие особенности фolidоза прыткой ящерицы. У некоторых особей (13% всей выборки) третий верхнегубной щиток разделен на 2 сегмента, которые располагаются один над другим. Иногда встречаются особи с разным числом щитков с правой и левой стороны головы. Разное количество *Lab.* встречается у 6% ящериц, *Sublab.* – у 5%, *Supracil.* – 6%. Эти признаки удобно использовать при визуальном мечении ящериц. Такие особи обычно легко узнаются при повторной поимке. Также удобным для мечения признаком является соотношение *Na./Log.*, поскольку оно отличается разнообразием различных сочетаний.

Окраска изученных животных также отличается разнообразием. Окраска самцов изменяется в зависимости от сезона. В репродуктивный период (май-июнь) самцы, как правило, окрашены в ярко-зеленые цвета, к середине лета они посте-

ленно темнеют, в окраске появляются желтовато-оранжевые тона и к августу самцы приобретают рыже-бурый цвет.

Центральная полоса у большинства самцов сплошная – 50% (рис.1, Б). Лишь у 6% особей она прерывистая, разделена на отдельные части. У многих особей – 44% центральная полоса вообще отсутствует (рис.1, А). Боковые полосы наблюдались у 56% особей (рис.1, Б), у 44% их нет (рис.1, А).

Для большей части самцов (68%) характерно наличие на спине крупных четких пятен (рис.1, В), лишь 8% имеют мелкие пятна (рис.1, Г). У 16% особей пятна тусклые, слабовыраженные. У 8% они вовсе отсутствуют (рис.1, А). Цвет пятен может быть полностью черным (79% особей) (рис.1, В, Г) или желтовато-зеленым (13% особей) (рис.1, Б). Желтовато-зеленые пятна темнее общего фона спины. Иногда встречаются особи с бурыми пятнами, их немного – 8%.

Бока взрослых самцов ящериц окрашены в зеленый цвет, имеется узор, образованный пятнами и «глазками». Чаще других встречаются особи, у которых «глазки» образуют два или три продольных ряда, четкие на 2/3 туловища и постепенно исчезающие к концу (рис.2, Б). Два ряда отмечались у 38% особей, три – у 32%. У 22% самцов встречаются белые «глазки», без черной окантовки. У большей части самцов черные пятна сбоку отсутствуют (51%) (рис.2, А). У 24% они беспорядочно разбросаны по бокам тела (рис.2, В). У 13% особей пятна крупные, образуют один ряд (рис.2, Б), у 12% – слиты в широкую черную полосу.

Брюхо 67% самцов окрашено в салатный цвет. У 15% особей брюхо зеленое с голубоватым отливом. Также встречаются особи с желто-зеленым брюхом – 18%. К середине лета окраска брюха меняется, по центру преобладают коричневые тона, по бокам – светло-зеленые. В августе брюхо становится темным, желтоватым или буроватым.

У большинства самцов на брюхе имеются пятна, они могут быть черными округлыми или бурыми продолговатыми. Продолговатые пятна обычно располагаются на каждом щитке, занимая всю его центральную часть. Округлые пятна отмечены у 55% особей, продолговатые – у 35%. У 6% особей встречались одновременно оба типа пятен. У некоторых самцов пятна на брюхе вообще отсутствуют, таких особей немного – 7%.

Горло 65% особей окрашено в желтый цвет, у 27% горло салатное. Встречаются также особи с горлом, окрашенным в ярко-зеленый с голубым отливом цвет (8%). Лишь у 6% особей горло белое. Чаще на горле самцов нет никаких отметин (90%), однако у 10% особей имеются мелкие темные пятнышки.

Нижнечелюстные щитки чаще бывают окрашены в желтый (42% особей), салатный (27% особей) или ярко-зеленый с голубым отливом (23% особей) цвета. В редких случаях нижнечелюстные щитки самцов белые (8%). У большинства особей на нижнечелюстных щитках есть пятна – 55%, у 45% они отсутствуют. Пятна могут быть коричневыми (52%), зелеными (41%) или черными (7%).

У большинства особей лапы окрашены в бурый цвет – 61%. Так же встречаются самцы с желто-зелеными, слегка коричневатыми лапами (Рис.5, Б) – 24%. У 15% особей лапы зеленые. На лапах большинства самцов есть черные пятна, они могут быть крупными и располагаться редко – 70% особей, или же они мелкие и их много – 24%. Лишь у 6% особей пятна совсем отсутствуют.

В отличие от самцов, окраска самок прыткой ящерицы постоянна и в течение года не меняется. У большинства самок по спине проходит сплошная четкая центральная полоска – 82% особей. У некоторых она прерывистая, как бы разделенная на несколько отдельных частей – 6% особей. Иногда наблюдается сплошная центральная полоса, образующая петли – 4% особей. Центральная полоса может быть слабозначимой – такой вариант наблюдается у 8% особей. Сильно варьирует не только рисунок, но и окраска центральной полосы. Чаще всего она бывает белая – 56% особей. Темно-серая полоса отмечена у 16% особей, у 15% – светло-серая. У 13% особей центральная полоса окрашена в светло-коричневый цвет.

Кроме центральной на спине самок имеются и две боковые полоски. Они присутствуют у всех без исключения особей, но отличаются по цвету. У большинства самок боковые полосы окрашены в светло-серый цвет – 38% особей. Также много особей с темно-серыми полосками – 34%. Реже встречаются светло-коричневые (14%) и белые (14%) полосы.

У большинства самок на спине имеются крупные, хорошо выраженные темные пятна – 95% особей. Лишь у 5% наблюдаются мелкие пятна. Пятна различаются по цвету. У большинства особей они черные со светлой окантовкой – 77%. У некоторых светлая кайма яркая, желтоватая, выражена хорошо – 52% особей, у других она почти незаметна – 25% особей. У 23% особей пятна каштановые по центру и черные по краям, со слабо выраженной светлой каймой. Из-за наличия таких пятен общая фоновая окраска ящерицы кажется каштановой.

Бока самок окрашены так же, как и спинная сторона тела, кроме того, имеется сложный узор из темных пятен различного размера и «глазков». Количество рядов и расположение «глазков» у разных особей очень сильно отличается. Выделено 8 вариантов рисунка. Самый распространенный – глазки, собранные в два продольных ряда вдоль тела, такой вариант отмечается у 21% особей. Узор из глазков, собранных в один продольный ряд наблюдается у 19% особей. Почти также часто распространен узор из беспорядочно разбросанных по бокам тела ящерицы «глазков» – 18% особей. Иногда «глазки» располагаются в 2 ряда, но нижний ряд почти полностью сливается в сплошную полоску – 8% особей. У 6% особей «глазки» располагаются в 3 ряда. У 4% особей они сверху собраны в один ряд, а под ним – беспорядочно разбросаны. У некоторых особей «глазки» имеются только на первой половине туловища – 4%. У 12% самок «глазки» вообще отсутствуют. На шее ящерицы «глазки» могут сливаться друг с другом, образуя белые полоски – такой вариант наблюдается у 21% особей. У остальных 79% «глазки» на шее не сливаются.

Разнообразен и рисунок из темных пятен по бокам тела самок ящериц. Здесь можно выделить 5 основных вариантов. Для большинства особей характерно наличие одного продольного ряда крупных темных пятен – 34%. Также много особей с беспорядочно разбросанными по бокам туловища крупными и мелкими пятнами – 28%. У некоторых самок имеется один ряд крупных пятен, а под ним беспорядочные мелкие пятна – 19% особей. 13% особей имеют следующий рисунок: сверху в один ряд располагаются крупные пятна, под ними – светло-серая продольная полоса, еще ниже – беспорядочно разбросанные мелкие пятна. У 6% особей по бокам имеются только мелкие темные пятна.

Брюхо самок может быть окрашено в белый цвет (60% особей) или иметь буроватый оттенок (40% особей). У большей части самок на брюхе имеются темные пят-

на (63% особей). Обычно они располагаются по краям брюха – 36% особей, у некоторых – на всем брюхе – 27% особей. У 37% самок пятна на брюхе отсутствуют. Пятна различаются по форме. Почти у всех особей они четкие и округлые – 98%, но у некоторых наблюдаются вытянутой формы пятна, занимающие почти весь щиток – 2% особей (пятна нечеткие, слабовыраженные).

Горло большинства самок белое – 82% особей. Но у некоторых оно окрашено в желтый цвет, как обычно бывает у самцов – 18% особей. На горле могут быть мелкие темные пятнышки, это характерно для 10% особей. У большинства же особей пятнышек на горле нет – 90%.

Окраска нижнечелюстных щитков. Нижнечелюстные щитки самок могут быть белыми и желтоватыми. Наиболее обычна белая окраска – 82%, особи с желтыми нижнечелюстными щитками встречаются реже – 18%. На нижнечелюстных щитках некоторых самок есть темные пятнышки: у 15% особей они коричневые, у 10% – черные. У большинства же особей таких пятнышек нет – 75%.

Было произведено сравнение выборок взрослых прытких ящериц по особенностям фолидоза и размерным характеристикам. Самки из лесного массива по ул. Дубравной в среднем крупнее остальных – **L. составила 81 мм, L.c. – 18 мм. Самки из Раифского участка ВКГПБЗ меньше – L. – 78 мм и L.c. – 17 мм. Особи с Зоостанции КПФУ и Высокогорского района имеют L. – 73 мм, L.c. = 17 мм и 16 мм соответственно.**

Наиболее мелкие самки отмечены в выборке особей из популяции, обитающей близ дачного комплекса «Кордон»: **L. – 62 мм, L.c. – 14 мм. Достоверны различия для L. и L.c. между выборками с ул. Дубравной и «Кордона»** ($p = 0,0005$ и $p = 0,0001$ соответственно), между выборками из ВКГПБЗ и «Кордона» ($p = 0,0001$ и $p = 0,003$ соответственно), а также между выборками с территории Зоостанции КПФУ и «Кордона» ($p = 0,012$ и $p = 0,004$ соответственно).

Количество **Lab., Sublab., Submax., Supraocul., Supracil.,** и **Col.** в среднем одинаково у всех. Лишь у самок с территории Зоостанции наблюдается 6 верхнегубных щитков. Достоверны различия между выборками с территории Зоостанции КПФУ и лесного массива по ул. Дубравной ($p = 0,02$).

В большинстве популяций число **P.f.** в среднем равно 14 (ул. Дубравная, Зоостанция и Высокогорский р-н), встречается 15 (Раифский участок ВКГПБЗ и «Кордон»). Достоверны различия между выборками с Дубравной и Зоостанции КПФУ ($p = 0,023$), а также между выборками с Дубравной и Раифского участка ВКГПБЗ ($p = 0,03$). Количество **Ventr.** также мало меняется, достоверны различия между выборками с Дубравной и Зоостанции КПФУ ($p=0,023$) и между выборками с Зоостанции КПФУ и «Кордона» ($p = 0,009$).

Наблюдались некоторые различия в размерных показателях и фолидозе самцов из разных популяций. **L.** самцов максимальна в выборке с ул. Дубравной г. Казани – 78 мм и минимальна в выборке из Раифского участка ВКГПБЗ – 65 мм. наблюдаемые различия достоверны ($p = 0,0007$). Средняя длина тела самцов в выборке с Зоостанции КПФУ составила 75 мм, из Высокогорского района – 72 мм, с «Кордона» – 71 мм. Достоверны различия между ящерицами с ул. Дубравной и «Кордона» – $p = 0,015$. Та же закономерность прослеживается и в изменении **L.c.** самцов. Максимальные значения – 19 мм – отмечены в выборке с ул. Дубравной, минимальные – 16 мм – отмечены для выборки самцов из Раифского участка ВКГПБЗ. Различия статистиче-

ски подтверждаются ($p=0,002$). Достоверны различия по длине головы и между самцами с ул. Дубравной и «Кордона» ($p = 0,004$). Различия также подтверждаются между выборками самцов с Раифского участка ВКГПБЗ и Зоостанции КПФУ ($p = 0,036$).

Число Lab., Sublab., Submax., Supraocul., Supracil. в среднем одинаковы во всех популяциях. Исключение составляет выборка Раифского участка ВКГПБЗ, где чаще встречаются ящерицы с 6 Lab. Достоверны различия по числу Lab. между выборками ящериц с Раифского участка ВКГПБЗ и ул. Дубравной ($p = 0,007$). Количество чешуй в Col. меняется незначительно и в среднем составляет 10 в выборке самцов с ул. Дубравной, с территории Зоостанции КПФУ и «Кордона», 11 – для ящериц с Раифского участка ВКГПБЗ и 12 – для ящериц с Высокогорского района. Достоверны различия только между ящерицами из Раифского участка ВКГПБЗ и с ул. Дубравной ($p = 0,044$). Число P.f. в большинстве популяций в среднем равно 14. Для ящериц из Высокогорского района и с ул. Дубравной в среднем характерно 15 P.f. Количество Ventr. в среднем 24 (Раифский участок ВКГПБЗ, Зоостанция КПФУ и «Кордон») и 26 (ул. Дубравная). Достоверны различия между выборками самцов с Раифского участка ВКГПБЗ и с ул. Дубравной ($p = 0,009$), а также выборками самцов с ул. Дубравной и с территории Зоостанции КПФУ ($p = 0,034$).

Таким образом, наиболее значимые отличия в фolidозе прыткой ящерицы наблюдаются по количеству чешуй в воротнике (больше у самцов), брюшных щитков (больше у самок), комбинации задненосовых и скуловых щитков. Некоторые особенности фolidоза могут быть использованы в качестве индивидуальных меток животного. Наибольшим разнообразием отличается окраска боковой части туловища, рисунок полос и пятен на спине. В целом самцы характеризуются тенденцией к снижению пятнистости рисунка и его четкости, а также сезонными изменениями в окраске, в то время как в окраске самок наблюдается сохранение пятен и полос в течение жизни и стабильность окраски в течение сезона.

Что касается межпопуляционных различий, то здесь пока не удалось выявить четких закономерностей, определяющих особенности размерных характеристик и фolidоза прыткой ящерицы. Различия по тем или иным признакам наблюдаются, но выявить причины этого пока невозможно. По-видимому, дальнейшие исследования в данной области с увеличением объемов выборок и количества точек сбора материалов помогут сделать определенные выводы.

Характеристика морфологии обыкновенного ужа. Самки ужей несколько крупнее самцов. Так, у самок отмечены следующие средние размерные характеристики: L.c. = 28 мм, L. = 658 мм, L.cd. = 147 мм; у самцов: L.c. = 22 мм, L. = 525 мм, L.cd. = 130 мм. Достоверны различия по L.c. и L. ($p = 0,0001$ и $p = 0,0007$ соответственно). Самый крупный встреченный нами уж достигал 1140 мм в длину (L.c. = 38 мм, L.cd. = 170 мм), это была самка. Средние размеры годовиков: L.c. = 14 мм, L. = 287 мм, L.cd. = 72мм. Сеголетки характеризовались следующими средними значениями: L.c. = 12 мм, L. = 229 мм, L.cd. = 58 мм.

У большинства ужей количество Lab. = 7 (98% особей), лишь у 2% всех особей их 6. Несколько более изменчиво число Sublab. - у большинства особей (64%) отмечалось 9, у 29% – 10. Редко встречаются особи с 8 (6%) и 7 (1%) Sublab. В среднем у самок насчитывается 10 Sublab., у самцов – 9 ($p = 0,0005$), что может объясняться большими размерами головы самок.

Число S.cd. достоверно различается у ужей разного пола: у самцов в среднем наблюдается 67 пар S.cd., у самок – 60 ($p = 0,007$). В среднем у годовиков отмечается 66 пар S.cd., у сеголеток – 65. Наблюдается корреляция числа S.cd. с L.cd. у самцов, самок и сеголеток. Коэффициент корреляции для самцов составил 0,60; для самок – 0,77 и для сеголеток – 0,37 ($p < 0,05$). Анальный щиток у ужей обычно разделен на два: A = 1/1 (90% особей). Однако у некоторых особей (7% всех пойманных ужей) A = 1/2. Редко встречается комбинация A = 2/2 (3% особей).

У некоторых особей I – IV пары L.cd. слитые, не разделены на два щитка. Иногда I, II, III, V брюшные щитки, считая от анального, раздвоенные. Lab. у некоторых ужей могут сливаться, т.о. получается 6 или даже 4 (вместо обычных 7) щитков. По этим признакам удобно идентифицировать ужей при повторной поимке.

Одним из наиболее характерных признаков окраски ужа обыкновенного является наличие двух ярких височных пятен. Выявлено пять вариантов окраски височных пятен. Самый распространенный – оранжевый, так окрашены пятна 33% особей. Часто встречаются ужи с желтыми височными пятнами – 28% особей. 26% составили особи с оранжево-желтыми пятнами, этот признак промежуточный, таких ужей нельзя отнести ни к первой, ни ко второй группе. Остальные варианты окраски встречаются редко: желтовато-серые височные пятна наблюдались у 10% особей, молочно-белые – у 3%.

Височные пятна ужей различаются не только по цвету, но и по форме. У большинства особей (52%) пятна крупные, овальные, разделены узкой полосой. Для 36% особей характерны пятна в виде полумесяцев, разделенные широкой полосой (границы таких пятен обычно нечеткие, размытые). У 4% особей височные пятна по переднему краю сливаются, сзади – разделены (неполная разделительная полоса). У 5% особей пятна полностью сливаются, образуя сзади головы «ошейник». У 3% особей височные пятна вовсе отсутствуют. Голова таких ужей окрашена в однородный черный цвет.

87% выборки составили особи, окрашенные в оливково-серый цвет. 9% приходится на долю полностью черных особей. 4% особей окрашены в оливковый цвет.

На основном фоне спины ужей могут располагаться пятна с более темной окраской. Черные пятна на спине наблюдались у 43% особей. Они могут располагаться по всему туловищу (27% особей) или же только на передней его половине (12%). У некоторых особей пятна очень крупные, располагаются часто поперек спины, из-за чего она кажется поперечно-полосатой (4%). У большинства же особей (57%) черные пятна на спине отсутствуют.

Горло большинства ужей белое (52%). У некоторых особей оно бывает окрашено с боков в светло-желтый (31%) или желтовато-оранжевый (17%) цвета.

Окраска верхнегубных щитков обыкновенного ужа также варьирует. Чаще встречаются ужи со светло-желтыми верхнегубными щитками, они составили 48% всей выборки. У 39% особей эти щитки белые, у 13% – окрашены в желтовато-оранжевый цвет.

Для большинства особей характерен однотонный черный цвет нижней стороны хвоста, таких особей отмечено 70% от всей выборки. У некоторых животных на черном хвосте имеются светлые отметины. Они могут располагаться на каждом щитке (12% особей), в большинстве же случаев они редкие (18% особей).

Межполовых различий в окраске ужей не выявлено.

Для молодых животных – годовиков и сеголеток – выделены все те же признаки, но доли особей с теми или иными признаками в этих возрастных группах иные.

У годовиков обыкновенного ужа можно выделить пять основных вариантов окраски височных пятен. Наиболее распространенными являются оранжево-желтые пятна, они отмечены у 43% особей. Также часто встречаются ужи с оранжевыми височными пятнами – 35% особей. Желтые пятна наблюдались у 10% особей. Остальные два типа встречаются редко: желтовато-серые (6% особей) и молочно-белые (6% особей).

Овальные пятна, разделенные узкой полоской, характерны для большинства (78% особей) годовиков. Полностью слившиеся в «ошейник» височные пятна отмечались у 10% особей. Редко встречаются среди особей данной возрастной группы животные с пятнами в виде полумесяцев с широкой разделительной полоской (6% особей) и пятна с неполной перегородкой (6% особей).

У большинства годовиков черные отметины за височными пятнами хорошо выражены (70% особей), у некоторых их нет (30% особей).

Спина большинства годовиков окрашена в оливково-серый цвет (74%). Иногда встречаются особи, спина которых окрашена в однотонный черный цвет – 16%. Редко попадаются годовики со светлой оливковой спиной – 10% особей.

Черные пятна на спине отмечались у 42% особей. Обычно они располагаются по всей длине спины (33%), но встречаются и особи, у которых пятна выражены только на первой половине туловища (6%). Редко встречаются годовики с крупными черными пятнами, расположенными поперек спины, что придает ужу полосатый вид (3%). У большинства же особей черных пятен на спине нет (58%).

Горло годовиков может быть светло-желтым, так окрашено большинство особей – 42%. У 35% особей горло яркое, желтовато-оранжевого цвета. У 23% годовиков горло белое.

Верхнегубные щитки годовиков могут быть светло-желтыми или белыми. У большинства особей (64%) они окрашены в светло-желтый цвет. Белые щитки встречаются реже – у 32% особей.

Большую часть выборки годовиков ужа составили особи, хвост которых снизу окрашен в однородный черный цвет (87%). У некоторых змей на хвосте имеются светлые отметины. Они редкие - у 10%, у 3% ужей отметины имеются на каждом щитке.

У сеголеток ужа выделено четыре варианта окраски височных пятен. Преобладает оранжево-желтый, так окрашены пятна 49% особей. У 33% сеголеток пятна окрашены в оранжевый цвет. Остальные два варианта встречаются гораздо реже: молочно-белый – у 10% особей, а желтый – всего у 8% особей.

У большинства сеголеток наблюдаются овальные височные пятна, разделенные узкой полоской – 41% особей. Часто встречаются особи с полностью слитыми в «ошейник» пятнами – 36%. 13% выборки пришлось на долю сеголеток с не полностью разделенными височными пятнами. Редко встречаются особи с полулунными пятнами, разделенными широкой полоской – 10% выборки.

У большинства особей сразу за височными пятнами имеются черные отметины (85%), у некоторых их нет (15%).

Оливково серая окраска спинной стороны туловища характерна для большинства сеголеток – 80%. У 15% особей спина окрашена в темно-серый цвет. Редко встречаются сеголетки с оливковой спиной – всего 5% особей.

Черные пятна на спине встречаются у 44 особей. Они могут располагаться по всей поверхности (20% особей) или же только на первой половине туловища (12% особей). У 12% сеголеток спина полосатая – пятна крупные и располагаются по всей спине. У большинства особей черные пятна на спине отсутствуют – 66%.

Большую часть выборки составили особи с желтовато-оранжевой окраской боковой части горла (44%). У 36% особей горло окрашено в светло-желтый цвет, у 20% оно белое.

Наиболее часто встречающаяся окраска верхнегубных щитков сеголеток ужа – светло-желтая, так окрашены 49% особей. Часто встречаются особи с белыми щитками – 45%. Желтовато-оранжевая окраска встречается очень редко – лишь у 6% особей.

У большинства сеголеток хвост снизу однотонный черный – 76%. Встречаются также особи, на хвосте которых присутствуют светлые пятнышки. У большинства особей они редкие (14%), у некоторых располагаются на каждом щитке (10%).

В окраске обыкновенного ужа наблюдаются некоторые возрастные изменения. Так, фоновая окраска спины с возрастом темнеет: среди сеголеток нет полностью черных особей, среди годовиков и взрослых появляются черные особи (видимо, темно-серые сеголетки, вырастая, становятся черными). Среди сеголеток ужей сравнительно много полосатых особей (12%), в выборках годовиков и взрослых такие особи встречаются значительно реже (среди годовиков – 3%, среди взрослых – 4%). Различается и окраска краев спинных чешуек: у всех сеголеток и годовиков они белые, у некоторых взрослых – лимонные (5%).

Особенно много возрастных различий наблюдается в окраске и форме височных пятен. У взрослых мы выделили 7 вариантов окраски пятен, у годовиков – 5, у сеголеток – 4. Среди взрослых преобладают особи с оранжевыми височными пятнами, среди годовиков и сеголеток больше особей с оранжево-желтыми пятнами. Особей с оранжево-желтыми пятнами среди взрослых значительно меньше, чем в других возрастных группах: у взрослых – 25%, у годовиков – 43%, у сеголеток – 49%. Среди сеголеток и годовиков редко встречаются особи с желтыми пятнами (соответственно 8% и 10%), у взрослых такой вариант окраски встречается намного чаще (27%). Доля особей с молочно-белыми височными пятнами с возрастом уменьшается: среди сеголеток – 10%, среди годовиков – 6%, среди взрослых – 3%. Особи с полностью черной головой отмечались только среди взрослых ужей, с желтовато-серыми пятнами – среди взрослых (10%) и годовиков (6%). Также наблюдаются возрастные изменения и в форме височных пятен. Частота встречаемости особей с полностью слитыми в «ошейник» пятнами высока у сеголеток (36%), среди годовиков их меньше (10%), у взрослых особей такой вариант встречается очень редко (3%). Доля особей с неполной разделительной полоской также максимальна среди сеголеток (16%) и минимальна среди взрослых ужей (4%). Наличие широкой разделительной полоски, напротив, в большей степени характерно для взрослых ужей (36%), у годовиков и сеголеток такие особи встречаются гораздо реже (соответственно 6% и 10%).

Среди взрослых ужей чаще встречаются особи, горло которых окрашено в белый цвет. У годовиков преобладает светло-желтая окраска горла, у сеголетов – желтовато-оранжевая. Оранжеватая окраска верхнегубных щитков отмечается у взрослых особей (13%), редко встречается у сеголетов (6%). Среди годовиков такие особи не обнаружены.

Таким образом, становится очевидным, что для обыкновенного ужа характерна возрастная изменчивость окраски. При этом взрослые особи обыкновенного ужа характеризуются большей полиморфностью окраски, отдельные особи с возрастом проявляют тенденцию к полной или частичной меланизации.

Взрослые ужи с дачного комплекса «Кордон» несколько мельче остальных. В среднем $L.c.$ у них составила 23 мм, в то время как у других она равна 25 мм. Отмечены достоверные различия по этому признаку между выборками ужей с «Кордона» и из окрестностей стационара ($p = 0,019$).

$L.$ тела ужей с «Кордона» также минимальна и в среднем составила 515 мм. Наиболее крупные особи отмечались в выборке с Раифского участка ВКГПБЗ – 657 мм. Достоверны отличия по данному признаку для выборок из Раифского участка и «Кордона» ($p = 0,028$), для выборок с «Кордона» и окрестностей стационара (Саралинский участок ВКГПБЗ) ($p = 0,019$), для выборок с «Кордона» и из окрестностей пос. Атабаево (Саралинский участок ВКГПБЗ) ($p = 0,024$).

Минимальное среднее значение $L.cd.$ для выборок с «Кордона» – 111 мм, у ужей из Раифского участка, из окрестностей стационара и окрестностей пос. Атабаево равна 135 мм, 137 мм и 140 мм соответственно.

Различия в количестве пар $Sq.cd.$ невелики и статистически не подтверждаются. Количество $Lab.$ у большинства ужей составляет 7, но отмечаются животные с 6 и 4 щитками. Число $Sublab.$ чаще равно 9, иногда – 10. Отмечаются ужи с 8 щитками – 16% особей с Раифского участка, 12% особей из окрестностей пос. Атабаево и 5% особей из окрестностей стационара. Отмечены достоверные различия по данному признаку между выборками с Раифского участка ВКГПБЗ и окрестностей стационара Саралинского участка ВКГПБЗ ($p = 0,038$).

Анальный щиток всех без исключения особей из Раифского участка и с «Кордона» разделен на 2 части – $A = 1/1$. Выборки с территории Саралинского участка ВКГПБЗ различаются между собой. Отмечены особи с $A = 1/2$ (10% в окрестностях стационара) и $2/2$ (2% в окрестностях стационара и 8% в окрестностях пос. Атабаево).

Таким образом, наблюдаются некоторые различия в фолидозе и размерных характеристиках обыкновенных ужей из разных регионов Приказанья. Различия в размерах могут обуславливаться богатством кормовой базы, в то время как различия в фолидозе – изоляцией, генетическим разнообразием популяций и, возможно, характером антропогенной трансформации среды. Точно установить факторы, обуславливающие те или иные изменения морфологии рептилий, помогут дальнейшие исследования.

Подвидовые формы обыкновенного ужа. Можно выделить пять качественных признаков, по которым прослеживаются различия между подвидами: цвет спинной стороны тела, наличие черных пятен на спине, цвет височных пятен, их выражен-

ность и наличие черных пятен за височными пятнами. Помимо описанных в литературе признаков мы включили в описание подвидов три дополнительных: окраска горла, верхнегубных щитков и вентральной стороны хвоста.

Большинство ужей можно отнести к номинативному подвиду (*N. n. natrix*) – 60% особей. К восточному подвиду (*N. n. scutata*) относятся 17% выборки. Оставшиеся 23% составили особи, которых нельзя с уверенностью отнести ни к номинативной, ни к восточной формам. Эти змеи несут признаки обоих подвидов и, по-видимому, являются гибридной формой. Существование таких ужей описано в литературе (Морозенко, 2003; Трохименко, 2004; Павлов, Петрова, 2005) и вполне объяснимо, так как территория Волжско-Камского края является зоной интеграции двух подвидов, где происходит их скрещивание (Бакиев и др., 2004).

Охарактеризуем морфологические признаки ужей, относящихся к разным подвидам и их гибридной форме.

Номинативный подвид (*N. n. natrix*). Спина окрашена в светлый оливково-серый или оливковый цвет. У большинства особей на спине имеются черные пятна. Височные пятна чаще ярко-желтые или оранжево-желтые, но никогда не бывают ярко-оранжевыми. У большинства ужей они разделены узкой полосой, встречаются также разделенные широкой полосой и почти слитные пятна. Височные пятна могут быть как четкие, так и размытые. У всех без исключения особей за височными пятнами имеется пара хорошо различимых черных пятен. Горло чаще окрашено в белый, верхнегубные щитки – в желтоватый цвет. Вентральная сторона хвоста может быть полностью черная или же на ней имеются светлые отметины.

Восточный подвид (*N. n. scutata*). Спина окрашена в темно-серый (почти черный), черный или темно-оливковый цвета. У всех без исключения особей черные пятна на спине отсутствуют. Височные пятна чаще окрашены в ярко-оранжевый и оранжево-желтый цвет, отсутствуют особи с ярко-желтыми пятнами. У большинства особей они разделены широкой полосой, реже встречаются ужи с узкой разделительной полосой. Височные пятна чаще четкие, хорошо выраженные. У большинства особей отсутствуют черные пятна позади височных. Горло и верхнегубные щитки чаще окрашены в белый цвет. У всех без исключения особей вентральная сторона хвоста полностью черная, без пятен. Встречаются меланисты – полностью черные ужи без височных пятен.

Гибридная форма (*N. n. natrix* x *N. n. scutata*). Спина может быть окрашена как в темные, так и в светлые тона. Большинство особей не имеют черных пятен на спине. Височные пятна чаще оранжево-желтые, также могут быть ярко-оранжевые, ярко-желтые. Они обычно разделены узкой полосой, также встречаются особи с широкой, неполной разделительной полосой и со слитыми в «ошейник» пятнами. У большинства ужей височные пятна четкие. За ними обычно есть пара хорошо выраженных черных пятен. Горло чаще окрашено в оранжеватый, верхнегубные щитки – в желтоватый цвет. У большинства особей вентральная сторона хвоста полностью черная.

Установлено, что среди обыкновенных ужей восточного подвида нет особей со светлыми пятнами на хвосте, у гибридов появляется небольшое количество таких ужей, у номинативного подвида их еще больше. Гибридная форма характеризуется преобладанием особей с оранжевой окраской горла, в других группах такой при-

знак встречается очень редко. Верхнегубные щитки у номинативного подвида чаще желтоватые, у восточного – белые. Данные признаки можно использовать как косвенные при отнесении особи к той или иной группе.

Сравнение номинативного и восточного подвидов обыкновенного ужа по длине тела (L.), длине хвоста (L.cd.) и числу пар подхвостовых чешуй (Sc.cd.) показало, что у самцов восточного подвида наблюдается в среднем большее число Sc.cd. – 72, у номинативного – 66 ($p = 0,007$). Среди самок большее число Sc.cd. отмечается у номинативного подвида – 63, у восточного – 56 ($p = 0,003$). Различия по L. и L.cd. статистически не подтверждаются.

Нами были проанализированы данные по встречаемости особей той или иной группы в разных регионах Приказанья. На исследованной нами территории преобладает номинативный подвид обыкновенного ужа. Среди прочих выделяется популяция из окрестностей стационара на территории Саралинского участка ВКГПБЗ, где встречаемость номинативного подвида значительно меньше, чем на других участках (46%). Здесь намного чаще, чем в других популяциях встречается восточный подвид (26% особей) и здесь же наблюдается максимальное число гибридов (28% особей). Кроме того, только здесь отмечались меланисты, которых большинство авторов относят к восточному подвиду.

Для популяции с территории дачного комплекса «Кордон» характерна одинаковая встречаемость восточной и гибридной форм ужа (18% особей), в окрестностях стационара встречаемость этих форм тоже почти одинаковая (26% и 28% соответственно). Достоверные различия по встречаемости той или иной группы наблюдаются между выборками из Раифского участка ВКГПБЗ и окрестностей стационара ($p = 0,004$), и между выборками из окрестностей стационара и пос. Атабаево ($p = 0,008$).

Нужно отметить, что в литературе также указывается на высокую встречаемость восточного подвида ужа на территории Саралинского участка ВКГПБЗ. Аль-Завахра (1997) отмечает для Лаишевского района (к которому относится территория Саралинского участка ВКГПБЗ) равное соотношение восточного и номинативного подвидов. Отмечен также смешанный характер признаков популяции обыкновенного ужа этой территории с большим уклоном в сторону восточного подвида (Павлов, Петрова, 2005).

Несмотря на довольно большое количество работ, посвященных внутривидовой систематики обыкновенного ужа (Банников и др., 1977; Аль-Завахра, 1997; Павлов П.В., Павлов А.В., 2000; Трохименко, 2004; Морозенко, 2003; Бакиев и др. 2004; Павлов, Петрова, 2005 и др.), четких критериев выделения подвидов до сих пор не установлено. Очевидно, что этот вопрос нуждается в более тщательном изучении.

Морозенко Н.В., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В. и др. Степень межпопуляционных различия обыкновенного ужа в Нижнем Поволжье на основе многомерного анализа признаков фоллидоза // Поволжский экологический журнал. 2002. № 3. С. 288 – 292.

Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края // Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. – 192 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Учеб. пособие для студентов биол. Специальностей пед. ин-тов. М.: «Просвещение», 1997. – 415 с.

- Морозенко Н.В.* Эколого-морфологическая структура и фенетический анализ популяций обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) Нижнего Поволжья. // Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н., Саратов, 2003. – 18с.
- Павлов А.В., Замалетдинов Р.И.* Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения, Казань: 2002. – 92 с.
- Аль-Завахра Х.* К систематике ужа обыкновенного // Чтения памяти Виктора Алексеевича Попова. – Казань: КГУ, 1997. – С. 20–24.
- Павлов П.В., Павлов А.В.* Морфология и отдельные штрихи к экологии обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки из Приказанья. // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии // Сборник научных трудов, выпуск №4 // Тольятти, 2000. – С. 16 – 20.
- Павлов А.В., Петрова И.В.* О двух видах ужеобразных (Colubridae) Саралинского участка Волжско-Камского государственного природного заповедника // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии // Сборник научных трудов, выпуск №8 // Тольятти, 2005. – С. 135 – 143.
- Трохименко Н.М.* К вопросу о морфологии обыкновенного ужа в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии // Сборник научных трудов, выпуск №7 // Тольятти, 2004. – С. 133 – 134.

УДК 597.841:591.551

ВОКАЛИЗАЦИЯ САМЦОВ ТАЛЫШСКОЙ ЖАБЫ, *BUFO EICHWALDI* (AMPHIBIA; ANURA) В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

А. А. Кидов, К. А. Матушкина

РГАУ «Московская Сельскохозяйственная Академия им. К. А. Тимирязева»
ул. Тимирязевская, 49, Москва, 127550 Россия
E-mail: kidov_a@mail.ru

Вокализация самцов талышской жабы, *Bufo eichwaldi* (Amphibia; Anura) в искусственных условиях. Кидов А. А., Матушкина К. А. – Приводятся данные по вокализации выращенных в искусственных условиях одноразмерных самцов талышской жабы, *Bufo eichwaldi* Litvinchuk et al., 2008, в возрасте 15 мес. Отмечается, что на структуру вокализации существенно влияет период зимнего охлаждения и гормональные инъекции сурфагоном.

Ключевые слова: *Bufo bufo* complex, *Bufo eichwaldi*, вокализация.

Male's Vocalization of Talysh Common Toad, *Bufo eichwaldi* (Amphibia; Anura) in Artificial Conditions. Kidov A. A., Matushkina K. A. – We present data on the monospaced male's vocalization of Talysh common toads at the age of 15 months. Toads have grown in artificial conditions. It is noted that the period of winter cooling and hormonal injections of sufragon significantly affect the structure of vocalizations.

Key words: *Bufo bufo* complex, *Bufo eichwaldi*, vocalization.

Введение

Вокализация занимает важное место в репродуктивной биологии жаб семейства Bufonidae (McDiarmid, Gorzula, 1989; Köhler et al., 1997). Как отмечал Э.М. Егиазарян (2009, с. 75): «видоспецифические черты брачного крика способствуют правильному выбору партнера и страхуют вид от гибридизации или напрасной траты репродуктивной энергии». Видоспецифичность голосов настоящих жаб неоднократно использовалась для дополнительного обоснования валидности многих форм, в связи с чем наличие графического изображения вокализации в форме аудиоспектрограмм и осциллограмм стало важным условием при составлении первоописаний (Wogan et al., 2003; Menegon et al., 2004) и экологических характеристик (Cocroft et al., 1990; De la Riva et al., 1996; Caldwell, Shepard, 2007) тропических представителей семейства. Биоакустические исследования палеарктических жаб в настоящее время представлены в существенно меньшей степени и проводились преимущественно на представителях группы зеленых жаб «*Bufo viridis* complex» (Васильев, 1981, Егиазарян, 2009; Stöck, 1998). Для зеленых жаб, типичных обитателей аридных территорий, характерна громкая продолжительная вокализация, осуществляемая за счет увеличивающихся горловых резонаторов самцов. Вероятно, значимость издавания громких звуков, привлекающих самок, существенно возрастает в условиях открытых пространств и при дефиците водоемов, пригодных для размножения.

Вокализация серых жаб надвидовой группы «*Bufo bufo complex*» изучена недостаточно. Для представителей этого комплекса характерно отсутствие выраженного горлового резонатора (Кузьмин, 1999), однако негромкая звуковая сигнализация им присуща. Учитывая, что наибольшее разнообразие видовых и внутривидовых форм серых жаб наблюдается в лесной зоне горных систем Древнего Средиземноморья (Орлова, Туниев, 1989; Литвинчук и др., 2008; Кидов, 2009; Litvinchuk et al., 2008), где, по-видимому, и происходило формирование этого комплекса, частичная редукция голосового аппарата выглядит вполне логичной. Громкие звуковые сигналы нецелесообразны в условиях облесенной пересеченной местности при существенном шумовом эффекте от проточных водоемов. Также необходимо отметить, что серые жабы характеризуются ранним, относительно коротким периодом размножения и обитают в районах с избыточным увлажнением, а следовательно, не испытывают недостатка в подходящих для нереста водоемах. Это обстоятельство также могло способствовать утрате способности к привлечению самок самцами на значительном расстоянии при помощи звуковой сигнализации.

У кавказских представителей «*Bufo bufo complex*» – кавказской *B. verrucosissimus* (Pallas, [1814]) и тальшской *B. eichwaldi* Litvinchuk et al., 2008 жаб, вокализация представлена короткими сериями негромких отрывистых импульсов («стрелей») (Кидов, Сербинова, 2008 а), отчетливо различимая лишь на расстоянии нескольких метров. При этом, по нашим наблюдениям, брачная звуковая сигнализация самцов этих видов не имеет принципиальных различий от сигнала высвобождения.

До настоящего времени подробные биоакустические исследования серых жаб Кавказа не проводились. Как справедливо отмечал Б.Д. Васильев (1981, с. 28): «диагностическая ценность звуковых сигналов амфибий реализуется лишь при их записи в сходных условиях и у однокачественных особей». Это обстоятельство существенно затрудняет проведение такого рода исследований в природе, но открывает широкие перспективы для изучения вокализации в искусственных условиях. В представленной работе мы впервые предприняли попытку охарактеризовать сигнал высвобождения самцов тальшской жабы в различных физиологических состояниях по ряду структурных элементов полученных спектрограмм – количеству импульсов в вокальной серии, длительности импульса, временным интервалам между импульсами и сериями.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2009–2010 гг. на базе лаборатории зоокультуры кафедры зоологии РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева. Материалом для исследований послужили выращенные в искусственных условиях 5 самцов тальшской жабы. Особенности роста, развития, репродуктивной биологии, а также условий выращивания и зимнего содержания в неволе жаб этого вида были подробно описаны нами ранее (Кидов, 2009; Кидов и др., 2010). Все отобранные для эксперимента самцы имели общее происхождение (выращены из личинок, отловленных в окр. пос. Кижоба Астаринского р-на Азербайджана), схожий возраст (15 мес.) и размеры (8,91–9,51 см, в среднем $9,19 \pm 0,14$ см).

Из группы самцов 3 особи прошли зимовку в искусственных условиях в течение 50 сут при температурах 6–10°C, после чего температуру повысили до 17°C и провели однократную гормональную стимуляцию сурфагоном в подмышечные

лимфатические полости по отработанной ранее для серых жаб методике (Кидов, Сербинова, 2008). Оставшиеся 2 самца в этот период содержались при температурах 17–26°C и продолжали питаться.

Структурные элементы вокализации исследовали у жаб в четырех разных физиологических состояниях: у не зимовавших самцов, самцов, вышедших из зимовки, через 1 и 3 сут после гормональной инъекции.

Звуковую запись вокализации выращенных в искусственных условиях самцов талышской жабы обеих групп производили при температуре воздуха 17°C цифровым диктофоном торговой марки «DaiNet Spy A» (производитель – корпорация «Royaks», Южная Корея). Звуковые файлы переводили в графический формат в виде спектрограммы при помощи программы Sound Forge Pro 10.0. Длительность анализируемой записи от каждого самца составляла 1–1,5 мин.

Результаты и обсуждение

Полученные результаты исследований свидетельствуют о зависимости структуры вокализации от физиологического состояния конкретной особи и, прежде всего, ее гормонального фона. Проведение зимовки и гормональные инъекции полностью изменяют картину вокализации, что наглядно представлено на рис. 1 и 2.

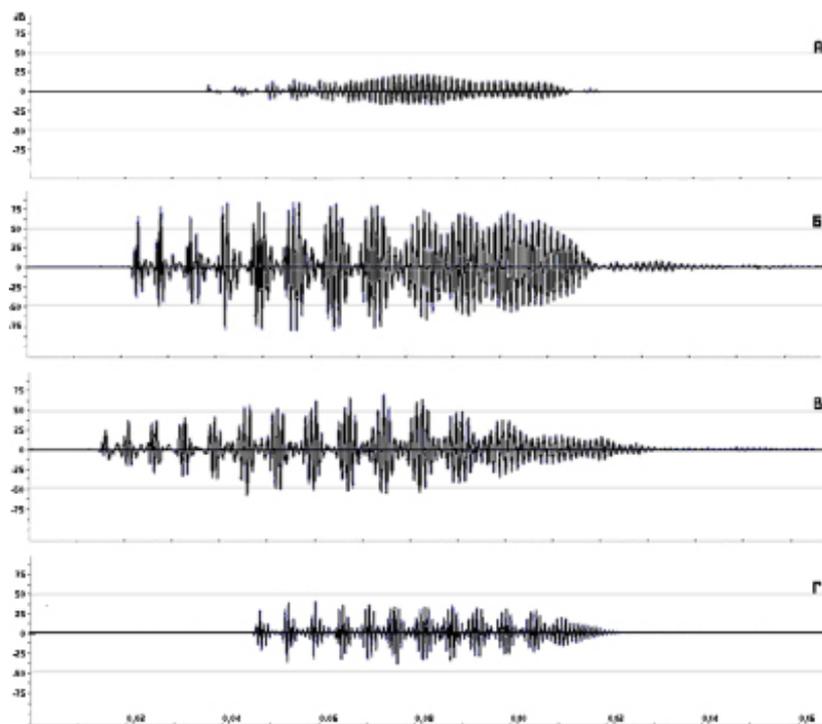


Рис. 1. Осциллограмма импульса (трели) самцов талышской жабы в различных физиологических состояниях: А – без зимовки; Б – через 1 сут. после выхода из зимовки; В – через 3 сут после зимовки и 1 сут после инъекции; Г – через 5 сут после зимовки и 3 сут после инъекции

Fig. 1. Waveforms of pulsed calls of Talysh common toad's males in different physiological conditions: А – unhibernational males; Б – males in 1 day after hibernation ending; В – males in 3 day after hibernation ending and in 1 day after hormonal injection; Г – males in 5 day after hibernation ending and in 3 day after hormonal injection

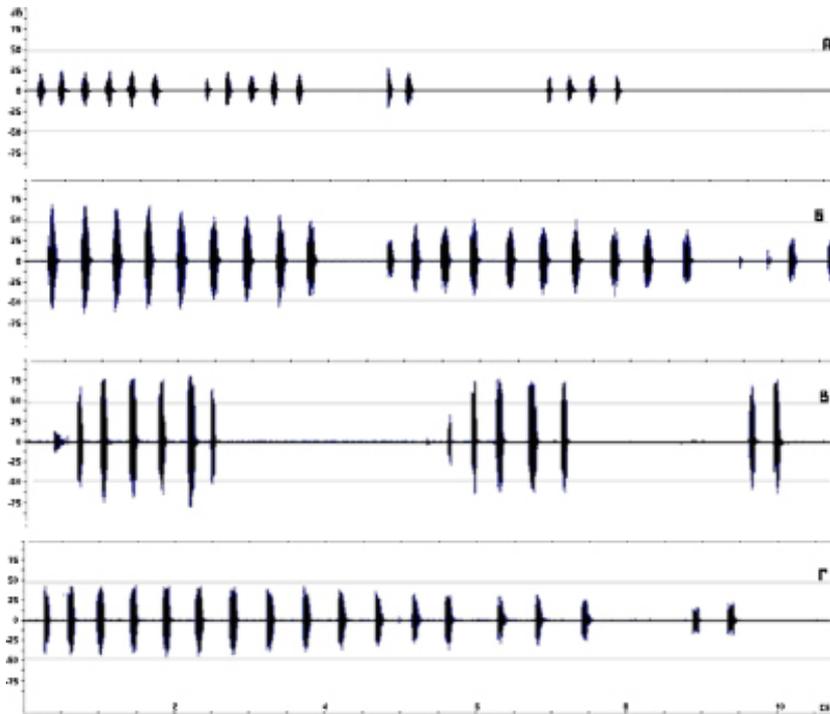


Рис. 2. Осциллограмма вокальных серий самцов талышской жабы в различных физиологических состояниях: А – без зимовки; Б – через 1 сут. после выхода из зимовки; В – через 3 сут после зимовки и 1 сут после инъекции; Г – через 5 сут после зимовки и 3 сут после инъекции

Fig. 2. Waveforms of call duration of Talysh common toad's males in different physiological conditions: А – unhibernational males; Б – males in 1 day after hibernation ending; В – males in 3 day after hibernation ending and in 1 day after hormonal injection; Г – males in 5 day after hibernation ending and in 3 day after hormonal injection

Количество импульсов в вокальных сериях у незимовавших особей и сразу после зимовки заметно не различается, но резко возрастает через 1 сут после гормональной инъекции сурфагоном и снижается до значений, близких к исходным, через 3 сут после инъекции (табл. 1).

Интервал между вокальными сериями не претерпевает существенных изменений при сравнении незимовавших самцов с особями сразу после периода охлаждения, однако через сутки после гормональной инъекции значение этого показателя снижается, возвращаясь к исходным значениям через 3 сут после инъекции. Паузы между импульсами в вокальной серии, не изменяясь сразу после зимовки, в 1,4 раза возрастают после воздействия сурфагоном, при этом последствие инъекции сохраняется и через 3 сут. Схожая картина вначале наблюдается при оценке количества импульсов в серии, однако в последующем этот показатель снижается до исходных значений. Длительность импульса последовательно увеличивается сразу после зимовки и после стимуляции сурфагоном (в 1,6 и 2,2 раза соответственно в сравнении с незимовавшими самцами), несколько уменьшаясь через 3 сут после гормональной инъекции.

Частотный диапазон вокализации самцов сразу после зимовки увеличивается в среднем в 2,4 раза, однако затем, несмотря на стимуляцию сурфагоном, стремительно сужается – в 1,6 раз уже через 5 сут после зимовки и 3 сут после инъекции.

Таблица 1. Характеристика криков самцов талышской жабы в различных физиологических состояниях

Table 1. Characteristic of calls of Talysh common toad's males in different physiological conditions

Показатель	X ± x / min – max			
	без зимовки	через 1 сут после зимовки	через 3 сут после зимовки и 1 сут после инъекции	через 5 сут после зимовки и 3 сут после инъекции
Количество исследованных экземпляров	2	3	3	3
Количество исследованных звуковых дорожек	2	3	3	3
Интервал между вокальными сериями, сек.	$\frac{2,55 \pm 1,641}{0,62-6,78}$	$\frac{2,17 \pm 0,233}{1,64-3,05}$	$\frac{1,57 \pm 0,924}{0,66-3,08}$	$\frac{2,32 \pm 0,673}{1,36-3,90}$
Количество импульсов в серии	$\frac{5,5 \pm 1,05}{2-8}$	$\frac{5,6 \pm 1,33}{2-12}$	$\frac{11,4 \pm 1,89}{9-18}$	$\frac{6,8 \pm 2,73}{2-16}$
Интервал между импульсами, сек.	$\frac{0,26 \pm 0,016}{0,19-0,40}$	$\frac{0,27 \pm 0,200}{0,19-0,37}$	$\frac{0,39 \pm 0,028}{0,23-0,66}$	$\frac{0,42 \pm 0,027}{0,29-0,52}$
Длительность импульса, сек.	$\frac{0,063 \pm 0,0028}{0,051-0,082}$	$\frac{0,098 \pm 0,0038}{0,063-0,118}$	$\frac{0,136 \pm 0,0028}{0,100-0,160}$	$\frac{0,104 \pm 0,003}{0,090-0,124}$

Заключение

При исследованиях вокализации талышской жабы, даже используя равнокачественных по происхождению, возрасту и размерам особей, необходимо учитывать их физиологическое состояние. Проведение зимнего охлаждения и гормональных инъекций существенно изменяют большинство изучаемых характеристик вокализации.

Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность Т.В. Латышевой, оказавшей активное содействие в проведении исследований.

Васильев Б. Д. Биоакустические критерии в систематике бесхвостых амфибий // Вопр. герпетологии: Материалы Пятой Всесоюз. Герпетол. конф. – Л.: Наука, 1981. – С. 28.

Егiazарян Э. М. Биоакустическая характеристика амфибий Армении // Биол. журн. Армении. – 1(61). – 2009. – С. 75–77.

Кидов А. А. Кавказская жаба *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в Западном и Центральном Предкавказье: замечания к распространению и таксономии // Науч. исслед. в зоологических парках. – Вып. 25. – М.: Московский Зоологический Парк, 2009. – С. 170–179.

Кидов А. А. Первый опыт зоокультуры талышской серой жабы *Bufo eichwaldi* Litvinchuk et al., 2008 (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Вестн. Кабардино-Балкар. гос. ун-та. Сер. биол. науки. – Вып. 10. – Нальчик: Кабардино-Балкар. ун-тет, 2009. – С. 24–26.

Кидов А. А., Матушкина К. А., Тимошина А. Л. Некоторые аспекты зимнего содержания и репродуктивной биологии талышской серой жабы *Bufo eichwaldi* Litvinchuk et al., 2008 (Amphibia, Anura: Bufonidae) в искусственных условиях // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран: Материалы IV Всерос. науч. конф. – Владикавказ: Изд-во СОГУ им. К.Л. Хетагурова, 2010. – С. 186–190.

- Кидов А. А., Сербинова И. А. К биологии кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в Тальшских горах // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2008. – С. 425–426.
- Кидов А. А., Сербинова И. А. Опыт разведения кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в лабораторных условиях // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия: Материалы Всерос. науч. конф. – Владикавказ: Изд-во Сев.-Осет. ИГСИ им. В. И. Абаева, 2008. – С. 49–53.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 1999. – 298 с.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопр. герпетологии: Материалы Третьего съезда Герпетол. общ-ва им. А.М. Никольского. – СПб: Зоологический институт РАН, 2008. – С. 247–257.
- Орлова В. Ф., Туниев Б. С. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Бюл. МОИП (отд. биол.). – 1989. – 94 (3). – С. 13–24.
- Caldwell J. P., Shepard D. P. Calling site fidelity and call structure of a neotropical toad, *Rhinella ocellata* (Anura: Bufonidae) // Journal of Herpetology. – 41, N 4. – 2007. – P. 611–621.
- Cocroft R. B., McDiarmid R. W., Jaslow A. P., Ruiz-Carranza P. M. Vocalizations of eight species of *Atelopus* (Anura: Bufonidae) with comments on communication in the genus // Copeia. – 1990, – N 3. – P. 631–643.
- De la Riva I., Bosch J., Marquez R. Advertisement calls of two Bolivian toads (Anura: Bufonidae: Bufo) // Herpetological Journal. – 1996, – 6. – P. 59–61.
- Idanez R. D., Jaramillo C. A., Solis F. A. Una especie nueva de *Atelopus* (Amphibia: Bufonidae) de Panama // Caribbean Journal of Science. – 1995. – 31, N 1–2. – P. 57–64.
- Köhler J., Reichle S., Peters G. Advertisement calls of three species of *Bufo* (Amphibia: Anura: Bufonidae) from lowland Bolivia // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie). – 1997. – N 562. – S. 1–8.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Skorinov D. V., Rosanov J. M. A new species of common toads from the Talysh mountains, south-eastern Caucasus: genome size, allozyme, and morphological evidences // Russian Journal of Herpetology. – 2008. – 15 (N 1). – P. 19–43.
- McDiarmid R. W., Gorzula S. Aspects of reproductive ecology and behavior of the tepui toads, genus *Oreophrynella* (Anura, Bufonidae) // Copeia. – 1989. – N 2. – P. 445–451.
- Menegon M., Salvidio S., Loader S. P. Five new species of *Nectophrynoides* Noble, 1926 (Amphibia, Anura, Bufonidae) from the Eastern Arc Mountains, Tanzania // Tropical Zoology. – 2004. – 17. – P. 97–121.
- Stöck M. Mating call differences between diploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in Middle Asia // Amphibia-Reptilia. – 1998. – 19. – P. 29–42.
- Wogan O. U., Win H., Thin T., Lwin K. S. et al. A new species of *Bufo* (Anura: Bufonidae) from Myanmar (Burma), and re-description of the little-known species *Bufo stuarti* Smith, 1929 // Proceedings of the California Academy of Sciences. – 2003. – 54, N 7. – P. 141–153.

УДК 591.9(479.24):[597.6+598]

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В ТАЛЫШСКИХ ГОРАХ И ЛЕНКОРАНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ: НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИХ ЭКСПЕДИЦИЙ 2009–2011 гг.

А. А. Кидов, К. А. Матушкина, А. Л. Тимошина

РГАУ «Московская Сельскохозяйственная Академия им. К. А. Тимирязева»
ул. Тимирязевская, 49, Москва, 127550, Российская Федерация
E-mail: kidov_a@mail.ru

Новые данные по распространению земноводных и пресмыкающихся в Талышских горах и Ленкоранской низменности: некоторые итоги герпетологических экспедиций 2009–2011 гг. Кидов А. А., Матушкина К. А., Тимошина А. Л. — Приводятся данные о новых находках земноводных и пресмыкающихся на территории Астаринского, Ленкоранского, Лерикского, Масаллинского и Ярдымлынского административных районов Азербайджанской республики.

Ключевые слова: Талышские горы, Ленкоранская низменность, гирканская герпетофауна, распространение.

New Distribution's Materials for Amphibians and Reptiles in Talysh Mountains and Lenkoran Lowland: Some results of Herpetological Expeditions, 2009 – 2011. Kidov A. A., Matushkina K. A., Timoshina A. L. – New data on distribution of Amphibians and Reptiles in the territory of Astara, Lenkoran, Lerik, Masally and Yardymly administrative districts of Azerbaijan republic are given.

Key words: Talysh Mountains, Lenkoran Lowland, Hyrcanian herpetofauna, distribution.

Введение

В истории изучения герпетофауны Талыша и Ленкоранской низменности условно можно выделить 3 этапа. Первый, преимущественно дореволюционный, период был связан с экспедиционной деятельностью Г. Ледера, А.Б. Шелковникова, А.Н. Казнакова, А.Н. Кириченко, Н.И. Соболевского и др., коллекционные сборы которых из Ленкоранского уезда (в настоящее время – территория Астаринского, Джалилабадского, Ленкоранского, Лерикского, Масаллинского и Ярдымлынского административных районов Азербайджанской республики) были обработаны и легли в основу ряда монографий (Boettger, 1886; Никольский, 1913; Соболевский, 1929). В этот период с территории северо-западной части Ирана и юго-восточной части Азербайджана были описаны некоторые гирканские эндемики – зеленобрюхая ящерица, *Lacerta chlorogaster* Boulenger, 1908 (= *Darevskia chlorogaster*), персидский полоз, *Coluber persicus* Werner, 1913 (= *Zamenis persicus*) и кавказский щитомордник, *Ancistrodon halys caucasicus* Nikolsky, 1916 (= *Gloydus halys caucasicus*). Советские герпетологи послевоенного

периода (Джафаров, 1949; Велиева, 1975, Алекперов, 1978) обычно рассматривали герпетофауну Талыша в комплексе с таковой всего Кавказского региона, отмечая лишь тесную связь Зуванда (Диабарская котловина) с фауной Западного Ирана и наличие некоторых из вышеперечисленных, характерных для лесного Талыша форм. Третий, качественно новый период изучения земноводных и пресмыкающихся Юго-Востока Азербайджана, ознаменовался выходом в свет ряда первоописаний эндемичных для Талыша и Эльбурса видов и подвидов – гирканского оливкового полоза, *Coluber najadum albitemporalis* Darevsky et Orlov, 1994 (= *Platyceps najadum albitemporalis*) (Darevsky, Orlov, 1994), квакши Гумилевского, *Hyla arborea gumilevskii* Litvinchuk et al., 2006 (= *Hyla orientalis gumilevskii*) (Litvinchuk et al., 2006) и талышской серой жабы, *Bufo eichwaldi* Litvinchuk et al., 2008 (Litvinchuk et al., 2008). Также была уточнена подвидовая принадлежность некоторых талышских земноводных, например – гирканской лягушки, *Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971 (Литвинчук и др., 2008). Исходя из характера распространения и биотопической приуроченности (Кидов и др., 2009; Кидов, 2011), к гирканским элементам принадлежит и луговая ящерица *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834) Талыша, представленная в этом регионе, по-видимому, самостоятельной подвидовой формой (Даревский, 1987). Все это позволяет по новому оценить уникальность генезиса герпетокомплексов южного побережья Каспия (Туниев и др., 2009). Стоит отметить, что до настоящего времени изучение гирканской герпетофауны носило крайне фрагментарный и кратковременный характер, что, учитывая ее своеобразие, подчеркивает несомненную значимость дальнейшего исследования.

С 2007 г. нами проводится комплексное изучение зоогеографии, изменчивости, экологии и современного состояния популяций земноводных и пресмыкающихся юго-востока Азербайджана, в особенности – представителей гирканской группы в герпетофауне исследуемого региона. Ранее нами были опубликованы первые итоги экспедиционных и лабораторных исследовательских работ 2007–2009 гг., затрагивающие вопросы распространения (Кидов, 2008; Кидов, 2009; Кидов, 2011; Кидов и др., 2009 а; 2009 б) биологии (Кидов, Сербинова, 2008; Кидов, 2009 б) и зоокультуры (Васильев, Кидов, 2009; Кидов, 2009; Кидов, 2009; Кидов и др., 2010) амфибий и рептилий Талыша.

В представленной работе приводятся новые точки находок земноводных и пресмыкающихся в юго-восточном Азербайджане. Сборы из приведенных нами локалитетов переданы в коллекционные фонды Сочинского национального парка (г. Сочи) и отдела герпетологии Зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова (г. Москва).

Район исследований

Материалы были получены в результате полевых исследований в 2009 (апрель и август), 2010 (март–апрель, май и август) и 2011 (февраль–март) гг. на территории Астаринского, Ленкоранского, Лерикского, Масаллинского и Ярдымлынского административных районов Азербайджана. Точки сбора земноводных и пресмыкающихся, приведенные в настоящей работе, представлены на рисунке 1.

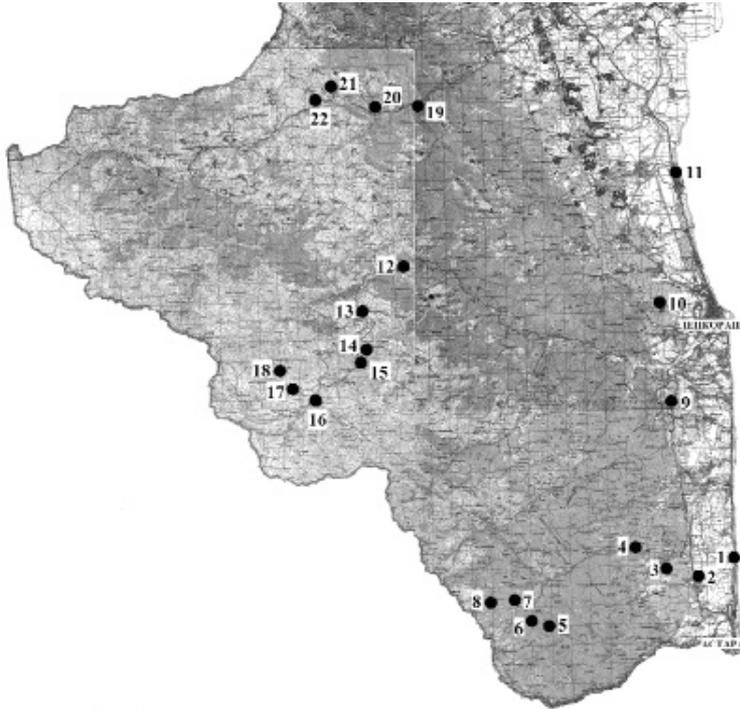


Рис. 1. Точки находок земноводных и пресмыкающихся на юго-востоке Азербайджана. Астаринский район: 1 – Каладагна; 2 – Арчиван; 3 – Ловайн; 4 – Барзубанд; 5 – Сиов; 6 – Поплинка; 7 – Зарбюлон; 8 – Гада-Зыга-Хи. Ленкоранский район: 9 – Ханбулан; 10 – Лаж; 11 – Лиман. Лерикский район: 12 – Гюнашли; 13 – Джангемиран; 14 – Монидигя; 15 – Танг; 16 – Гомаян; 17 – Лялякеран; 18 – Дигя. Масаллинский район: 19 – Тиликанд. Ярдымлынский район: 20 – Зейняязир; 21 – Парсова; 22 – Жий

Fig. 1. Finds of Amphibians and Reptiles in South-Eastern Azerbaijan. Astaran district: 1 – Kaladagna village; 2 – Archivan; 3 – Lovayn; 4 – Barzuband; 5 – Siov; 6 – Poplinka; 7 – Zarbulun; 8 – Gada-Zyga-Hi. Lenkoran district: 9 – Khanbulan; 10 – Lyazh; 11 – Liman. Lerik district: 12 – Gunashli; 13 – Dzhangemiran; 14 – Monidigya; 15 – Tang; 16 – Gosmalyan; 17 – Lyalyakeran; 18 – Digya. Masally district: 19 – Tilyakand. Yardymly district: 20 – Zeynalyazir; 21 – Parsova; 22 – Zhiy

Результаты и обсуждение

Перечень видов земноводных и пресмыкающихся, обнаруженных в исследованных локалитетах:

Астаринский район. Селение Каладагна («Кала-Дегна») (Ленкоранская приморская низменность) – озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771). Селение Арчеван (Ленкоранская приморская низменность) – квакша Гумилевского, *H. o. gumilevskii*. Селение Ловайн (0 м, N 38°31', E 48°47', Ленкоранская приморская низменность) – зеленая жаба, *B. viridis* Laurenti, 1768, тальшская серая жаба, *B. eichwaldi*; квакша Гумилевского, *H. o. gumilevskii*; озерная лягушка, *P. ridibundus*; гирканская лягушка, *R. m. pseudodalmatina*; болотная черепаха, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758); зеленобрюхая ящерица, *D. chlorogaster*; полосатая ящерица, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831; персидский уж, *Natrix natrix persa* Pallas, 1814; водяной уж, *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768). Селение Барзубанд (горно-лесной пояс) – озерная лягушка, *P. ridibundus*; гирканская лягушка, *R. m. pseudodalmatina*. Селение Сиов (горно-лесной пояс) – ломкая веретеница, *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758; зеленобрюхая ящерица, *D. chlorogaster*. Гора Поплинка (горно-лесной пояс) – ломкая веретене-

ница, *A. fragilis*; зеленобрюхая ящерица, *D. chlorogaster*. Урочище Зарбюлюн (780 м, N 38°29' E 48°38', горно-лесной пояс) – гирканская лягушка, *R. m. pseudodalmatina*; персидский полоз, *Z. persicus*. Урочище Гада-Зыга-Хи (1510 м, N 38°28, E 48°35', горно-лесной пояс) – персидский полоз, *Z. persicus*.

Ленкоранский район. Селение Ханбулан («Аврора») (Ленкоранская приморская низменность) – желтопузик, *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775). Селение Лаж («Ляч») (Ленкоранская приморская низменность) – квакша Гумилевского, *H. o. gumilevskii*; озерная лягушка, *P. ridibundus*; гирканская лягушка, *R. macrocnemis pseudodalmatina*. Поселок Лиман («Порт-Ильич») (Ленкоранская приморская низменность) – озерная лягушка, *P. ridibundus*.

Лерикский район. Селение Гюнашли («Азербайджан») (700 м, N 38°47', E 48°27', горно-луговой пояс) – желтопузик, *P. apodus*; полосатая ящерица, *L. strigata*; гирканский оливковый полоз, *P. n. albitemporalis*. Селение Джангемиран (горно-луговой пояс) – зеленая жаба, *B. viridis*; озерная лягушка, *P. ridibundus*. Селение Монидигя (710 м, N 38°43', E 48°25', горно-ксерофитный пояс) – азербайджанская ящерица, *Darevskia raddei* (Boettger, 1892); кавказская агама, *Laudakia caucasia* (Eichwald, 1831). Ущелье Танг (1220 м, N 38°43', E 48°25', горно-ксерофитный пояс) – азербайджанская ящерица, *D. raddei*; кавказская агама, *L. caucasia*. Селение Госмальян (1420 м, N 38°40', E 48°22', горно-ксерофитный пояс Зуванда) – зеленая жаба, *B. viridis*; озерная лягушка, *P. ridibundus*; кавказская агама, *L. caucasia*; азербайджанская ящерица, *D. raddei*; ящурка Штрауха, *Eremias strauchi* Kessler, 1878; стройная змееголовка, *Ophisops elegans* Menetries, 1832; западный удавчик, *Eryx jaculus familiaris* Eichwald, 1831; водяной уж, *N. tessellata*; разноцветный полоз, *Hemorrhois ravergieri* (Menetries, 1832); оливковый полоз, *P. najadum najadum* (Eichwald, 1831). Селение Лялякеран (горно-ксерофитный пояс Зуванда) – зеленая жаба, *B. viridis*; озерная лягушка, *P. ridibundus*; кавказская агама, *L. caucasia*; азербайджанская ящерица, *D. raddei*; стройная змееголовка, *O. elegans*. Кочевье Дигя (горно-ксерофитный пояс Зуванда) – кавказская агама, *L. caucasia*; азербайджанская ящерица, *D. raddei*.

Масалинский район. Ущелье Виляш-чай в окрестностях селения Тияляканд (120 м, N 38°57', E 48°31', горно-лесной пояс) – озерная лягушка, *P. ridibundus*; гирканская лягушка, *R. m. pseudodalmatina*; зеленобрюхая ящерица, *D. chlorogaster*; полосатая ящерица, *L. strigata*; водяной уж, *N. tessellata*; персидский полоз, *Z. persicus*.

Ярдымлынский район. Ущелье р. Виляш-чай в окрестностях селения Зейнялязир (490 м, N 38°56', E 48°25', горно-луговой пояс) – желтопузик, *P. apodus*; полосатая ящерица, *L. strigata*. Ущелье р. Виляш-чай выше селения Парсова (500 м, N 38°57', E 48°23', горно-ксерофитный пояс Северо-Западного Талыша) – озерная лягушка, *P. ridibundus*; кавказская агама, *L. caucasia*. Ущелье р. Виляш-чай ниже селения Жий («Джи») (500 м, N 38°57', E 48°22', горно-ксерофитный пояс Северо-Западного Талыша) – озерная лягушка, *P. ridibundus*; полосатая ящерица, *L. strigata*.

В целом, анализируя новые находки и опубликованные нами ранее данные о распространении земноводных и пресмыкающихся в юго-восточной части Азербайджана (Кидов, 2008; Кидов, 2009; Кидов, 2010; Кидов и др., 2009 а; 2009 б), можно отметить существенное изменение структуры и площади трех основных зоогеографических участков (Талышский, включающий в себя Ленкоранскую низ-

менность и горно-лесной пояс; Зувандский; Восточно-Закавказский степной в северных предгорьях Талыша и Муганской степи), выделявшихся Н.И. Соболевским. Сведение лесов гирканского типа и перевыпас скота на местах традиционных летовий («яйлагов») обуславливают возникновение новой, антропогенного генезиса, горно-луговой зоны различной степени аридизации (рис. 2).



Рис. 2. Горно-луговой пояс в окрестностях города Лерик (Лерикский район). Биотоп *Bufo viridis*, *Hyla orientalis gumilevskii*, *Pelophylax ridibundus*, *Rana macrocnemis pseudodalmatina*, *Pseudopus apodus*, *Lacerta strigata*, *Platyceps najadum albitemporalis*

Fig. 2. Mountain-meadow zone in the vicinity of Lerik town (Lerik district). Habitat of *Bufo viridis*, *Hyla orientalis gumilevskii*, *Pelophylax ridibundus*, *Rana macrocnemis pseudodalmatina*, *Pseudopus apodus*; *Lacerta strigata*, *Platyceps najadum albitemporalis*

Этот процесс наиболее характерен для южных склонов водоразделов среднегорий (150–1000 м) Лерикского, Ярдымлынского и, в меньшей степени, Астаринского и Масаллинского районов Азербайджана. Антропогенные луга располагаются между лесной и горно-ксерофитной зонами и служат связующим звеном для взаимного проникновения герпетофаун различных зоогеографических участков. При снижении антропогенного пресса, горные луга зарастают древесной растительностью, что особенно выражено в Астаринском районе (гора Ляжи, урочища Гада-Зыга-Хи и Йола-Зыга-Хи). Характерными представителями горных лугов несвойственных, по-видимому, естественным ландшафтам Талышских гор, являются озерная лягушка, *P. ridibundus*; желтопузик, *P. apodus* и полосатая ящерица, *L. strigata*. В лесном поясе эти виды – типичные синантропы, придерживающиеся населенных пунктов, пастбищ и сенокосов, а в горно-ксерофитном поясе они распространены исключительно в непосредственной близости от непересыхающих ручьев и рек.

Из гирканских элементов в горно-луговом поясе обычно сохраняются квакша Гумилевского, *H. o. gumilevskii*, гирканская лягушка, *R. m. pseudodalmatina*; гирканский оливковый полоз, *P. n. albitemporalis*, кавказский щитомордник, *G. h. caucasicus*, значительно реже – луговая ящерица, *D. praticola* ssp. и персидский

полоз, *Z. persicus*. Исчезновение горных лесов сопровождается выпадением из сообществ талышской серой жабы, *B. eichwaldi*, ломкой веретеницы, *A. fragilis* и зеленобрюхой ящерицы, *D. chlorogaster*. В горно-луговую из горно-ксерофитной зоны проникают зеленая жаба, *B. viridis* и кавказская кошачья змея, *Telescopus fallax iberus* (Eichwald, 1831), а при наличии скальных выходов – кавказская агама, *L. caucasia* и азербайджанская ящерица, *D. raddei*.

Находки гирканских, лесных по происхождению, земноводных и пресмыкающихся в безлесных районах северо-западной части Талыша, неоднократно отмечавшихся нами, а существенно раньше – и другими исследователями (Boettger, 1886; Никольский, 1913), являются очевидными свидетельствами более широкого распространения лесного пояса и сопутствующих ему сообществ в прошлом. Превалирование аридных элементов герпетофауны в северо-западной части Талышских гор представляется нам вторичным явлением.

В Ленкоранской низменности процессы замещения аборигенных гирканских представителей герпетофауны аридными элементами наблюдаются уже длительное время, что связано с активным заселением этой территории человеком еще в историческое время. На это указывают находки в этом районе таких сухолюбивых видов, как сирийская чесночница, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889 (Алиев и др., 2002), средиземноморская черепаха, *Testudo graeca iberia* (Pallas, 1814), кавказская кошачья змея, *Telescopus fallax iberus* (Eichwald, 1831) и кавказская гюрза, *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832) (Алекперов, 1978).

Если Н. И. Соболевский (1929) выделял еще в начале XX в. в качестве самостоятельной «станции» равнинные леса Ленкоранской низменности, то в настоящее время они представлены небольшими по площади рощами паркового типа (рис. 3).



Рис. 3. Низменный лес в окрестностях селения Лаж (Ленкоранский район). Биотоп *Bufo eichwaldi*, *Hyla orientalis gumilevskii*, *Pelophylax ridibundus*, *Rana macrocnemis pseudodalmatina*, *Pseudopus apodus*, *Lacerta strigata*, *Natrix natrix persa*

Fig. 3. Lowland forest in the vicinity of Lash village (Lenkoran district). Habitat of *Bufo eichwaldi*, *Hyla orientalis gumilevskii*, *Pelophylax ridibundus*, *Rana macrocnemis pseudodalmatina*, *Pseudopus apodus*; *Lacerta strigata*, *Natrix natrix persa*

В советский период Ленкоранская низменность была пронизана мощной сетью оросительных каналов, снабжавших водой чайные и садовые хозяйства, что способствовало сохранению и даже увеличению количества нерестовых водоемов для аборигенных видов земноводных (талышской серой жабы, *B. eichwaldi*; квакши Гумилевского, *H. o. gumilevskii* и гирканской лягушки, *R. m. pseudodalmatina*), а лесополосы вокруг водоемов, сады и чайные плантации служили островами распространения гирканских пресмыкающихся. Вырубка лесополос и осушение ирригационных систем в постсоветский период привело к сокращению численности вышеназванных рептилий и почти полному выпадению из сообществ зеленобрюхой ящерицы, *D. chlorogaster*. Вероятно, процессами антропогенной аридизации объясняется и исчезновение из равнинных локалитетов другого влаголюбивого вида – луговой ящерицы, *D. praticola* ssp. (Кидов, 2011). Заброшенные территории чайных совхозов, лишённые орошения, стремительно сменяются сухими ежевичниками, герпетофауна которых представлена исключительно желтопузиком, *P. apodus* и полосатой ящерицей, *L. strigata*. Зарыбление скотопойных копаней и водохранилищ, вселение в большинство водоемов инвазионных видов рыб (хольбрукской гамбузии, *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859) и амурского чебачка, *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846)) обусловило низкую результативность воспроизводства гирканских земноводных, за исключением квакши, Гумилевского *H. o. gumilevskii*, для которой характерно порционное икротетание и подвижная пелагическая личинка.

Заключение

Таким образом, интенсивная деятельность человека способствует изменению зональности в горах и предгорьях Азербайджанского Талыша. Прежде всего, это проявляется в образовании горно-лугового пояса антропогенного происхождения на месте вырубленных лесов. Повсеместно при сведении лесов гирканские влаголюбивые виды земноводных и пресмыкающихся сменяются более сухолюбивыми элементами. Пионерами в освоении горных лугов антропогенного происхождения являются озерная лягушка, *P. ridibundus*; желтопузик, *P. apodus* и полосатая ящерица, *L. strigata*. Из представителей гирканской герпетофауны наиболее устойчивыми к аридизации оказываются квакша Гумилевского, *H. o. gumilevskii*, гирканская лягушка, *R. m. pseudodalmatina*, гирканский оливковый полоз, *P. n. albitemporalis*, и кавказский щитомордник, *G. h. caucasicus*.

Авторы глубоко признательны всем коллегам, оказавшим помощь в проведении полевых исследований, особенно – В. В. Дернакову, Т. В. Латышевой, С. Г. Пыхову и А. В. Тюкаеву

- Алекперов А. М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. – Баку : Элм, 1978. – 264 с.
- Алиев Т. Р., Литвинчук С. Н., Айдынов Т. Г. Новые места находок сирийской чесночницы на юго-востоке Азербайджана. *Pelobates syriacus*, Boett. 1899 // *Ekologiya felsefe medeniyat. Elmi medaleler mecmuesi*. – 30 bur. – Bakı : Adiloglu nasruyati, 2002. – P. 212–213.
- Васильев Д. Б., Кидов А. А. Хромобластомикоз амфибий // Научные исследования в зоологических парках. – Вып. 25. – М. : Московский Зоологический Парк, 2009. – С. 87–92.
- Велиева З. Д. Фауна и экология земноводных юго-востока Азербайджанской ССР: Автореф. дис. ... канд.биол.наук. – Баку, 1975. – 20 с.
- Даревский И. С. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Кавказа // Амфибии и рептилии заповедных территорий : Сб. науч. тр. – М. : 1987. – С. 85 – 101.

- Джафаров Р. Д. Пресмыкающиеся Азербайджанской ССР. *Herpetologia Azerbajdhanica* // Тр. Естеств.-истор. музея им. Г. Зардаби. – Баку : Изд-во АН АзССР, 1949. – Вып III. – С. 3–85.
- Кидов А. А. Земноводные национального парка «Гиркан» // Биоразнообразие и роль особо охраняемых природных территорий в его сохранении : Материалы Междунар. науч. конф. (п. Инжавино Тамбовской обл., 16–19 сент. 2009 г.). – Тамбов : Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2009 а. – С. 217–219.
- Кидов А. А. К биологии земноводных Диябарской котловины (юго-восточный Азербайджан) // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Всерос. конф. (Рязань, 17–18 нояб. 2009 г.). – Рязань : НП «Голос губернии», 2009 б. – С. 220–221.
- Кидов А. А. К распространению кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в Тальшских горах // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения : Материалы междунар. конф. (Пенза, 13–16 мая 2008 г.). – Пенза : Изд-во ПГПУ им. В.Г. Белинского, 2008. – Ч. 2. – С. 255.
- Кидов А. А. К распространению луговой ящерицы *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834) (Reptilia, Sauria: Lacertidae) в лесном поясе Азербайджанского Тальша // Вопр. герпетологии : Материалы IV съезда Герпетол. Об-ва им. А.М. Никольского (Казань, 12–17 окт. 2009 г.). – СПб, 2011. – С. 109–112.
- Кидов А. А. Первый опыт зоокультуры тальшской серой жабы *Bufo eichwaldi* Litvinchuk et al., 2008 (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Вестник КБГУ. Сер. биол. науки. – Вып. 10. – Нальчик : Кабардино-Балкарский университет, 2009 в. – С. 24–26.
- Кидов А. А., Матушкина К. А., Тимошина А. Л. Некоторые аспекты зимнего содержания и репродуктивной биологии тальшской серой жабы *Bufo eichwaldi* Litvinchuk et al., 2008 (Amphibia, Anura: Bufonidae) в искусственных условиях // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран: Материалы IV Всерос. науч. конф. (Владикавказ, 5–7 мая 2010 г.). – Изд-во СОГУ, 2010. – С. 186–190.
- Кидов А. А., Пыхов С. Г., Дернаков В. В. К распространению земноводных и пресмыкающихся в Юго-Восточном Азербайджане // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Материалы III Междунар. конф. (Москва, 19–20 февр. 2009 г.). – М. : РГАУ - МСХА им. К. А. Тимирязева, 2009 а. – С. 43–45.
- Кидов А. А., Пыхов С. Г., Дернаков В. В. Новые находки тальшской жабы (*Bufo eichwaldi*), луговой ящерицы (*Darevskia praticola*) и персидского полоза (*Elaphe persica*) в юго-восточном Азербайджане // Праці Українського герпетологічного товариства. – К., 2009 б. – № 2. – Р 21–26.
- Кидов А. А., Сербинова И. А. К биологии кавказской жабы *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в Тальшских горах // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всерос. конф. (Пушино, 27 янв.–1 февр. 2008 г.). – Йошкар-Ола : МарГУ, 2008. – С. 425–426.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии: Материалы Третьего съезда Герпетол. об-ва. им. А.М. Никольского (Пушино, 2006 г.). – СПб : Зоол. ин-т РАН, 2008. – С. 247–257.
- Никольский А. М. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (*Herpetologia Caucasica*). – Тифлис : Тип. наместн. Его Императ. Велич. на Кавказе, 1913. – 272 с.
- Соболевский Н. И. Герпетофауна Тальша и Ленкоранской низменности (опыт зоогеографической монографии) // Мемуары зоол. отд. Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. – М. : 1929. – Вып. 5. – 143 с.
- Туниев Б.С., Орлов Н.Л., Аманьева Н.Б., Агасян А.Л. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. – СПб. – М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2009. – 223 с.
- Boettger O. Die Reptilien und Amphibien des Talysh-Gebietes. Nach den neuesten Materialien bearbeitet // Radde, G. Die Fauna und Flora des Sud-westliche Caspigebietes. Wissenschaftliche Beiträge zu den Reisen an der Persisch-Russischen Grenze. – Leipzig : 1886. – S. 30–82.
- Darevsky I. S., Orlov N. L. The sistematic position of the slender racer *Coluber najadum* (Eichwald) from South-Eastern Azerbaijan and some remarks on the herpetological fauna of this region // *Russ. J. Herpetol.* – 1994. – 1, N. 2. – P. 93–97.
- Kidov A. A. Die Kröten des *Bufo-bufo*-Komplexes vom Kaukasus: Systematik, Biologie und Haltung // *Draco*. – 2009. – N. 9. – S. 29 – 32.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevski* from the Talysh Mountains // *Russ. J. Herpetol.* – 2006. – 13, N. 3. – P. 187–206.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Skorinov D. V., Rosanov J. M. A new species of common toads from the Talysh mountains, south-eastern Caucasus: genome size, allozyme, and morphological evidences // *Russ. J. Herpetol.* – 2008. – 15, N. 1. – P. 9–17.

УДК [598.115.33+504.062](571.1)

ОБЫКНОВЕННАЯ ГАДЮКА, *VIPERA BERUS* (REPTILIA; SQUAMATA), КАК ПРОМЫСЛОВЫЙ РЕСУРС ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

**В.Н. Куранова¹, Ю.С. Равкин², В.В. Ярцев¹, И.Н. Богомолова²,
С.М. Цыбулин², Н.С. Москвитина¹, Р.Р. Шамгунова³**

¹Томский государственный университет,

пр. Ленина, г. Томск, 36634050 Россия,

E-mail: kuranova49@mail.ru

²Институт систематики и экологии животных СО РАН,

ул. Фрунзе, г. Новосибирск, 11630091 Россия,

E-mail: zm@eco.nsc.ru

³Сургутский государственный университет,

ул. Энергетиков, г. Сургут, 22628412 Россия,

E-mail: regina@mail.ru

Обыкновенная гадюка, *Vipera berus* (Reptilia; Squamata), как промысловый ресурс Западной Сибири: состояние и перспективы использования. Куранова В.Н., Равкин Ю.С., Ярцев В.В., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Москвитина Н.С., Шамгунова Р.Р. – На основе материалов за период 1967 – 2010 гг. определены биотопическая приуроченность, обилие и запас обыкновенной гадюки в лесной и лесостепной зонах Западной Сибири. Для гадюки наибольшее биотопическое разнообразие отмечено в южной тайге. Максимальное обилие вида характерно для внепойменных суходолов, общий запас составляет 105 млн. особей. Индикаторами состояния ресурса являются демографические показатели и особенности пространственного распределения. Приводятся рекомендации по охране и рациональному использованию популяций вида.

Ключевые слова: *Vipera berus*, запас, биотопы, обилие, заготовки, серпентарии, охрана, ресурсы пресмыкающихся, промысловые ресурсы, Западная Сибирь.

The Common Adder, *Vipera berus* (Reptilia; Squamata) as a Marketable Resource of West Siberia – the State and the Outlook of the use. Kuranova V.N., Ravkin Yu.S., Yartsev V.V., Bogomolova I.N., Tsybulin S.M., Moskvitina N.S., Shamgunova R.R. – The habitat distribution, the abundance and the reserves of the common viper in the forest and forest-steppe zones of West Siberia are estimated on basis of materials from period of 1967-2010. The greatest habitat diversity of the viper is recorded in the southern taiga. The maximal abundance of the species is characteristic to extra-river dry valleys; the overall reserve is 105 millions individuals. The indicators of state of the resource are demographic rates and peculiarities of the spatial distribution. The recommendations for the preservation and for the rational use of the populations of the species are given.

Key words: *Vipera berus*, reserves, habitats, abundance, yield, serpentaria, preservation, resources of reptilians, marketable resources, West Siberia.

Введение

Сохранение биоразнообразия возможно только при оценке происходящих изменений в экосистемах, определении численности видов фауны и флоры, выяснении существующих угроз их потери, накоплении данных для создания ГИС и широко-

масштабных программ по оптимизации окружающей среды (Оценка ..., 2007). Государственная политика в области защиты окружающей среды и рационального использования природных ресурсов отражена в специальном документе «Экологическая доктрина Российской Федерации», основанном на фундаментальных научных знаниях и оценке современного состояния природной среды, включая и природные ресурсы. Учет и ведение реестров (кадастров) природных ресурсов – необходимая предпосылка реализации всех остальных функций государственного экологического управления, поскольку она возможна лишь при наличии соответствующей информации о природных ресурсах (Ефимов и др., 2009). Ресурсы животного мира относятся к исчерпаемым, возобновимым. Из всего разнообразия земноводных и пресмыкающихся Палеарктики промысловое значение имеют, в основном, змеи (Государственный ..., 1998; Кузьмин, Маслова, 2005). Из девяти видов ядовитых змей России наибольший ареал имеет обыкновенная гадюка, обитающая во всех природно-климатических зонах, за исключением районов Крайнего Севера и Камчатки (Ананьева и др., 2004). Начиная с 60-х годов XX в., ведутся заготовки *V. berus* в Центральной и Западно-Сибирской частях России.

В настоящее время для равнины Западной Сибири и Алтая собраны сведения по распределению и численности пресмыкающихся, включая *V. berus*, а также влиянию на их население комплекса факторов (Равкин и др., 2003, 2007, 2008; Вознийчук, 2007; Вознийчук, Куранова, 2008). Составлены кадастровые карты пресмыкающихся Республики Алтай (Яковлев, 1999) и Западной Сибири (Куранова и др., 2010).

Цель настоящей работы – дать комплексную оценку состояния популяций обыкновенной гадюки как промыслового ресурса. В задачи входило: оценка ее запаса, выявление индикаторов состояния ресурса и разработка мер охраны и рационального использования.

Материалы и методы

Для оценки обилия и запаса обыкновенной гадюки использована информация из Банка данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск), вкладчиками которого являются авторы. Учеты пресмыкающихся, включая гадюку, на трансектах шириной в 1 м проведены во второй половине мая 1967–2010 гг. Большая часть местообитаний обследована однократно. Протяженность маршрута в каждом из них обычно составляла около 5 км. Для расчета средних показателей по зонам, подзонам и группам ландшафтов все материалы предварительно усредняли в пределах каждого выдела карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (1976, М. 1 : 1500000). Средние рассчитаны без учета соотношения площадей, занимаемых этими выделами. Рассмотрено 193 варианта населения обыкновенной гадюки различных ландшафтов, подзон и зон Западной Сибири. Численность (запас) вида оценена как сумма произведений показателей обилия на площадь, занимаемую группами ландшафтов (по выделам).

Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения гадюки рассчитана с помощью линейной качественной аппроксимации (качественного аналога регрессионной модели) (Равкин, 1978; Трофимов, Равкин, 1980).

Для относительной оценки возраста змей использованы градации меристических показателей, предложенные В.Д. Херувимовым с соавторами (1977). Для характеристики половой и возрастной структуры, репродуктивных циклов и плодовитости использованы архивные материалы кафедры зоологии позвоночных и экологии Томского госуниверситета и кафедры зоологии Сургутского госуниверситета (Куранова, 1998; Шамгунова, 2010).

Результаты и обсуждение

Распространение, биотопическое распределение и определяющие их факторы.

На территории Западной Сибири обыкновенная гадюка распространена в пределах от 64°25' до 50°54' с.ш. (Куранова и др., 2010). Северная периферия ареала *V. berus* в Западной Сибири проходит по южной границе северной тайги (лиственнично-кедровые и сосновые леса) и не доходит до полосы редкостойных лиственничных и лиственнично-еловых лесов. Южная граница в равнинной части включает лесостепь. В юго-восточном Алтае гадюка поднимается в горы до 2500 м (Яковлев, 1977, 1988). В Центральном Алтае она встречается в разных стадиях лесного, подгольцового и гольцового поясов, не отмечена – в лесостепи (Вознийчук, Куранова, 2008). В горных районах юго-востока Западной Сибири гадюка обычна в низкогорьях Кузнецкого Алатау, Горной Шории, Салаирского края, по долинам Томи, Кии, Яи, Чумая (Скалон, 2005).

Биотопическое распределение *V. berus* в различных ландшафтных зонах Западной Сибири рассмотрено в ряде публикаций (Равкин и др., 2003; 2007; 2008 а; 2008 б; Ravkin et al., 2007; Куранова и др., 2010). В северной тайге *V. berus* чаще всего отмечена на рослых сосновых рьях деградирующих болот, очень редка на болотах и в черёмухово-ивняковых зарослях пойм небольших рек и в сосняках. В светлохвойно-пихтово-кедровых приречных лесах она редка и не встречена в хвойно-лиственничных и мелколиственничных лесах и на вырубках.

В средней тайге *V. berus* изредка встречалась на низкорослых рьях верховых болот и в мелколиственничных лесах, а в хвойных и хвойно-лиственничных лесах и поймах крупных рек гадюка не встречена.

В южной тайге больше всего *V. berus* в ивово-березовых лесах пойм небольших рек и на верховых болотах. В 1,5–2 раза ниже обилие на низинных облесенных болотах и в елово-кедровой влажной тайге. Изредка отмечали гадюку в мелколиственничных, хвойно-лиственничных полузаболоченных лесах и перелесках, чередующихся с полями, на открытых низинных болотах и в пойменных кустарниковых ивняках в сочетании с лугами. В суходольных лесах (темнохвойных, темнохвойно-мелколиственничных и сосновых), а также на пойменных, часто и надолго заливаемых соровых лугах, гадюка не встречена.

В подтаежных лесах она обычна на облесенных низинных и верховых болотах, перелесках в сочетании с полями, редка в берёзово-сосновых, сосновых и мелколиственничных лесах. В лугах и на открытых низинных болотах не встречена.

В северной лесостепи эта гадюка обычна в берёзово-осиновых лесах и очень редка в полях, чередующихся с перелесками. Не встречена она здесь в сосновых лесах и в поймах крупных рек. В южной лесостепи гадюка редка в мелколиственничных лесах, в поймах рек, на облесенных низинных болотах и внепойменных влажных лугах. Очень редка в полях, чередующихся с кустарниками. Не зарегистрирована

она на открытых низинных болотах, в остепненных лугах и луговых степях. В степной зоне отсутствует.

Таким образом, в подзоне южной тайги для обыкновенной гадюки характерен широкий спектр используемых местообитаний, который несколько сужается к северу и югу. В лесной зоне она предпочитает, как правило, угнетённые сосняки по болотам, а в лесостепной – мелколиственные леса (Равкин и др., 2008).

Оценка влияния факторов среды на неоднородность населения и распределение пресмыкающихся Западной Сибири, включая обыкновенную гадюку, показала, что наибольшее влияние оказывает зональность через теплообеспеченность, в меньшей степени – состав лесообразующих пород, ещё в меньшей – олуговение, засоленность почв и увлажнение (Равкин и др., 2003; 2007; 2008). На севере и, особенно, на северо-востоке ареала *V. berus* распространение лимитирует наличие мест зимовок. В зоне вечной мерзлоты зачастую гадюка встречается ограничено по узким долинам рек, воды которых растапливают слой мерзлоты и создают условия для зимовок. Здесь имеет место феномен пульсации ареала, т. е. продвижение популяций в относительно теплые годы на север и отступление их на юг в связи с промерзанием почв в крайне холодные годы. Температура, как один из главных факторов, лимитирующих распространение змей на севере, может выступать таковым не каждый год (Ананьева, Орлов, 2005).

Среди антропогенных факторов наибольшее значение имеет преобразование ландшафтов, особенно осушение болот, распашка участков, прокладка дорог, разработка полезных ископаемых и разливы нефти. Крайне опасно разрушение мест зимовок, поскольку численность змей достигает в них нескольких десятков особей (Куранова, 2003).

Социально-экономические события XX в. привели к сокращению населения и запустению сельскохозяйственных земель, что способствовало вовлечению в процесс естественной сукцессии новых территорий (Коросов, 2010). Подобные тенденции ярко проявляются на территории Западной Сибири: на месте заброшенных хуторов, заимок, деревень, леспромхозов и вырубок идут сукцессионные процессы. Кроме того, во многих областях Западно-Сибирской равнины ведутся лесозаготовки, в результате чего увеличивается протяженность опушек. Это позитивно влияет на состояние популяций гадюки, поскольку такие территории оптимальны для вида по ряду параметров: наличию мест для обогрева, зимовок, концентрации кормовых объектов (мышевидных грызунов, ящериц, птенцов, а также на заболоченных территориях – лягушек).

Запас обыкновенной гадюки и его распределение. На территории Западно-Сибирской равнины при учетах обыкновенная гадюка отмечена в северной, средней и южной подзонах тайги, подтаёжных лесах и Лесостепи. Запас обыкновенной гадюки в Западной Сибири составляет 105 млн. особей (табл. 1). Однако во всех подзонах наибольший запас (68,6%) приходится на внепойменные суходолы, которые по площади в 2,7 раза превышают другие типы ландшафтов – внепойменные болота и поймы рек. Наименьший запас *V. berus* – в поймах рек и населенных пунктах различного типа (соответственно 2 и 0,4 млн. особей). В Томской области территория, реально заселенная обыкновенной гадюкой, составляет 33,4 тыс. км² (11,5% площади региона). Средняя плотность змей – 9 особей/ км², общая численность – 300,5 тыс. особей (Куранова, 1990).

Таблица 1. Запасы (млн.особей) и обилие (особей/км²) обыкновенной гадюки, *Vipera berus*, на Западно-Сибирской равнине, 1967–2010 ггTable 1. The reserve (millions individuals) and the abundance (individuals/km²) of common adder *Vipera berus*, in the West Siberian Plain, 1967–2010

Подзона	Суходолы	Внепойменные болота	Поймы	Поселки, города	Всего	Несимметричные пределы запаса с вероятностью 0,90 / относительная ошибка, %
Северная тайга*	7/23	3/49	—	0	10/27	6–16/27
Средняя тайга	12/31	12/77	0,2/21	0,04/42	24/43	14–40/32
Южная тайга	46/160	11/99	1/33	0,05/3	58/132	24–144/55
Подтаежные леса	6/48	6/216	0	0,0008/0,7	11/75	4–7/31
Лесостепь	1/4	0,04/7	0,04/7	0	1/4	0,6–2/36
Всего	72/53	31/88	2/27	0,4/5	105/59	62–177/32

* Без редкостойных лесов, бугристых болот и пойм; в тундровой зоне, предтундровых редколесьях и степной зоне обыкновенная гадюка не встречена; суммарные запасы рассчитаны до округления значений.

Обилие обыкновенной гадюки в первой половине лета в целом по подзонам максимально в южной тайге (132 особи/км²), несколько меньше в подтаежных лесах (75). По сравнению с южной тайгой на треть меньше обилие гадюки в средней тайге (43), еще меньше – в северной тайге (27). Минимальная плотность популяции отмечена для Лесостепи (4). Обилие увеличивается с севера на юг и, достигнув максимума в южной тайге, в 1,8 раза уменьшается в подтаежных лесах и резко сокращается в лесостепи. В пределах лесной зоны наибольшее обилие характерно для внепойменных болот (88). В поймах рек гадюка отмечена лишь в средней, южной тайге и Лесостепи. Максимальное обилие зарегистрировано во внепойменных подтаежных болотах (216). Таким образом, обыкновенная гадюка в Западной Сибири, как и в других частях своего обширного ареала, населяет лесную зону и Лесостепь.

Промысел. Обыкновенная гадюка, как широко распространенный и массовый вид ядовитых змей, обитающих на территории России, со второй половины XX в. служит объектом промысла. Полезные свойства яда гадюк обусловлены противовоспалительным, анальгетическим и иммуномодулирующим действием, на его основе производятся препараты (Алвипсал, Випратокс, Випраксин В, Випробел и др.), применяемые при лечении невралгий, полиартритов, ишиасов и других заболеваний, а также в производстве противоядной сыворотки «Антигадюка» (Маленев и др., 2000; Павлов и др., 2010). Кроме того, эти препараты используют в ветеринарии (випраксин – как препарат-провокактор для выявления животных-латентных носителей вируса лейкоза крупного рогатого скота) (Паршина, Иванова, 2005). Рентабельность производства таких лекарств достаточно высока и составляет 30–40 % (Орлов, Гелашвили, 1985).

Змеиный яд – дорогостоящее сырье: в Европе цена одного грамма яда составляет 200–500 евро, а в США – достигает 1000 долларов за грамм (Трегубович, 1999). Причем если рынок потребления за границей уже сложился, то ниша в сегменте

поставки исходного продукта (яда-сырца), остается вакантной, поскольку в Европе гадюка – редкий или малочисленный вид по причине высокой трансформации естественных ландшафтов.

С 1963 по 1989 гг. отловом обыкновенной гадюки с территории Западной Сибири с целью получения яда занимался Фрунзенский серпентарий, что привело к резкому снижению численности вида в северных районах Новосибирской и южных районах Томской областей (Григорьев, 1975; Боркин, Коротков, 1981; Куранова, Зинченко, 1989). Позднее, в 1989 г., создано арендное предприятие «Новосибирский серпентарий», которое в 2001 г. поменяло свой юридический статус и форму собственности – перерегистрировалось в дочернее государственное унитарное предприятие «Сибирский герпетологический центр». В 1992 г. при поддержке ОГУ «Облкомприрода» предпринята попытка организации в г. Томске змеепитомника – ТОО «Дубрава», сотрудниками которого заготовлено 517 особей *V. berus* в Томской области. Часть змей предоставил Новосибирский серпентарий. С августа 1992 г. по апрель 1993 г. погибло 83% поголовья, что связано с плохой организацией условий содержания змей при их круглогодичной эксплуатации, а также отсутствием соответствующей квалификации и дисциплины сотрудников. Функционирующий длительное время Московский серпентарий закрылся в 1993 г., а Томский – прекратил своё существование в 1995 г.

Основная добыча и переработка яда гадюки в России ведется сейчас Новосибирским серпентарием, который сотрудничает с фармацевтическими предприятиями России («Аллерген», Ставрополь; Химико-фармацевтический завод, Нижний Новгород и др.). Сотрудниками серпентария разработана технология двойной очистки яда, что сокращает содержание в нем примесей до 0,1% (при использовании старых технологий в яде оставалось до 12 % примесей), что позволило пройти международную сертификацию и самостоятельно выйти с высококачественной продукцией на мировой рынок. В настоящее время Новосибирский серпентарий производит 1850 г яда в год. За все время существования в нем добыто около 7 кг змеиных ядов. Работы по использованию и оценке качества яда ведут также в Поволжье (Павлов и др., 2010).

Сотрудниками Новосибирского серпентария отлажена технология кормления и содержания змей, которая позволяет увеличить разовое получение яда от одной гадюки с 15 до 80 мг. Несмотря на это, основное поголовье формируется за счет изъятия гадюк из природы. Причем в отдельные годы серпентарий содержал до восьми тысяч змей (Трегубович, 1999). В 2009 г. Управлением по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среды обитания Новосибирской области выданы разрешения на отлов 2200 особей обыкновенной гадюки (Департамент ..., 2010). Природоохранными учреждениями Томской области подобных разрешений на отлов змей не выдавали (сообщ. И.Г. Тарасова).

Индикаторы состояния ресурса. В качестве основных показателей состояния популяций обыкновенной гадюки могут быть использованы: демографическая структура, условия зимовки и отношение к абиотическим факторам.

Анализ влияния заготовок обыкновенной гадюки на территории Западной Сибири, начиная с 1963 г., выявил резкие изменения демографической структуры вида в опромышляемых районах (Куранова, 1998). При заготовках змей ловцы ориентируются на стандартный экземпляр, т. е. особи длиной свыше 50 см. В северной

тайге половозрелость самок наступает на пятом–седьмом году жизни при длине 53,5–55,0 см (Шамгунова, 2010), в южной тайге – в пять лет при длине 55,1 см, а самцов – в возрасте четырёх лет при длине тела 46,9 см (Куранова, Зинченко, 1989). В северной тайге доминируют особи 5 – 7-летнего возраста (42%), максимальная продолжительность жизни — 7 – 14 лет, долгожителями в основном оказывались самки. На юге средней тайги основу популяции *V. berus* составляют особи 5–10 лет (86%), максимально зарегистрированный возраст — 11 – 12 лет (Шамгунова, 2010). В южнотаёжных популяциях преобладают особи более старших возрастов: 7 – 10-летки с общей длиной тела 600 – 695 мм (57 %) и 3 – 7-летки (30,9 %). Во всех популяциях основная часть репродуктивно активных особей входит в эти два размерных класса. Основу популяций *V. berus* зоны подтаёжных лесов составляют 3-7 годовалые особи (L.+L.cd - 400-595 мм) (Куранова, Зинченко, 1989). В старших возрастных группах отмечено преобладание самок, что связано с большей смертностью самцов как более активной части популяции. Однако в пометах самцов 1,8–2,5 раза больше, а эмбриональная смертность самок выше (Куранова, 1998). В целом, прирост популяции *V. berus* за счет взрослых особей незначителен, что указывает на высокую смертность молодых и относительную живучесть половозрелых особей (Saint Girons, 1982).

Таким образом, отлавливают в основном половозрелых особей, на долю которых приходится 62% общей численности популяции. По некомпетентности ловцов в отловах часто встречаются половозрелые самки, беременность которых весной во время вылова возле мест зимовок определить сложно. Обыкновенная гадюка в пределах ареала имеет различные циклы размножения. В Южном Зауралье (Во-лынчик, Стариков, 1998) и на севере Томской области для гадюки характерен трех-годовой цикл, южнее (окрестности г. Томска) она размножается раз в 2–3 года (Куранова, Зинченко, 1985). В северной и средней тайге каждая вторая самка отмечена беременной, что косвенно указывает на наличие двухгодичного цикла размножения, причем беременных самок встречали до конца августа – начала сентября (Шамгунова, 2010). Имеются данные, что в северных популяциях часть поздно размножающихся самок уходит на зимовку с эмбрионами и приносит приплод только на следующий год (Ануфриев, Бобрецов, 1996; Дробенков, 2001). Это характерно для очень крупных самок, доля которых не превышает 3% (Коросов, 2010).

Плодовитость гадюки в северной тайге составила 10,4 (lim 7–15), в средней — 12,8 (lim 8–20). Однако значимых различий в плодовитости самок из популяций этих подзон не выявлено ($U = 5,5$; $p = 0,08$) (Шамгунова, 2010). В южной тайге и Лесостепи средняя плодовитость гадюки несколько ниже – соответственно 8,0 (7–9) и 7,6 (3–19), в подтаежных лесах – 9,2 (3–16) (Куранова, Зинченко, 1985). Как интенсивность размножения, так и плодовитость во многом определяют продолжительность активного периода и популяционные особенности. Отмечена тенденция к снижению плодовитости обыкновенной гадюки с севера на юг.

Плохо отработанная методика содержания змей в условиях неволи приводит к высокой смертности животных в серпентариях. В течение длительной эксплуатации одних и тех же территорий встречаемость «стандартных экземпляров» снижается, тогда в отлов включаются неполовозрелые особи (возраст 2–3 года), которые затем выбраковываются и массово выпускаются в природу не в местах отловов, а вблизи населенных пунктов, что приводит к гибели животных по причине их уничтожения

местным населением (Григорьев, 1975). Таким образом, происходит сдвиг половозрастной структуры эксплуатируемой популяции в сторону неполовозрелых особей, снижается прирост численности, увеличивается процент ежегодной смертности.

Индикатором изменения распределения ресурса может служить изменение влажности местообитаний вследствие осушительной мелиорации или засухи (Куранова, 2003). Многолетние наблюдения показывают, что в засушливые годы змеи могут совершать видимые продолжительные перемещения из летних кормовых участков на более влажные территории и концентрируются там в больших количествах.

Одним из естественных факторов, снижающих численность вида, является успешность зимовки. Зимовки – центры локализации змей. Они зимуют ниже уровня промерзания на глубине от 50 см до 2 м в пустотах почвы поодиночке или группами. Нередко в малоснежные, холодные зимы отмечается высокая гибель неполовозрелых особей, как правило, сеголетов. Гибель их во время зимовки (окрестности Томска, север Новосибирской области) значительно выше, чем взрослых, так как сеголетки залегают позже и ближе к поверхности (Попоудина, 1976; Куранова, 1998).

Охрана и рациональное использование. Вопросы охраны и рационального использования обыкновенной гадюки неоднократно поднимались, начиная с середины 70-х годов XX ст. (Григорьев, 1975; Боркин, Коротков, 1981; Куранова, 1990, 2003; Юсупов и др., 1996). На территории Западной Сибири *V. berus* внесена в Красные книги Омской области (2005), в Ямало-Ненецком автономном округе (ЯНАО) как редкий, малоизученный вид с ограниченным ареалом (Ищенко, 1997), а также в приложение Красной книги Ханты-Мансийского автономного округа (ХМАО) (2003). Природоохранный статус обыкновенной гадюки на территории Омской области должен быть пересмотрен после дополнительных исследований, а в ХМАО его целесообразно оставить на прежнем уровне (Приложение к Красной книге ХМАО, 2003), так как обитание здесь данного вида не требует принятия специальных мер по его охране и воспроизводству. Однако из-за легкой уязвимости, связанной с неравномерностью распределения и преследованием со стороны человека, такие меры могут потребоваться (Куранова и др., 2010; Шамгунова, 2010).

В Западной Сибири, как и в других регионах России, основные причины сокращения численности обыкновенной гадюки носят сходный характер. По мнению Р.Х. Юсупова с соавторами (1996) их можно разделить на две группы: 1 – сокращение местообитаний; 2 – прямое уничтожение змей человеком. Первая группа причин является основной по влиянию на вид и порождает широкий спектр проблем, связанных с деградацией экосистем (вырубка лесов, осушительная мелиорация и заготовка торфа, разработка и эксплуатация нефтяных и газовых месторождений, развитие дорожной сети, затопление пойм рек и зарегулирование их уровня). Во вторую группу входят причины субъективного характера, связанные с бытующими представлениями о змеях, как чрезвычайно опасных и вредных животных, незнанием их образа жизни, что приводит к прямому уничтожению этих рептилий. Промежуточное положение между названными группами занимают причины, связанные с рекреационной нагрузкой, ведущей к разрушению микробиотопического разнообразия. Кроме того, существует третья группа причин – загрязнение окружающей среды, влияние которого почти не изучено. Однако немногочисленные герпетоло-

гические исследования говорят об их отрицательном воздействии на популяции гадюки (Юсупов и др., 1996). Особой причиной сокращения численности служат бесконтрольные заготовки, что имело место в ряде регионов бывшего СССР (Коротков, Боркин, 1981).

Возможные пути решения этой проблемы сводятся к следующему.

1. Оптимизация отношения к природным биологическим ресурсам: во избежание перепромысла обыкновенной гадюки отлов змей следует вести по лицензиям в объеме не более 10% количества половозрелой части популяции, сделав его сбалансированным и равномерным по заселяемой видом территории. Надо запретить добычу беременных самок, и заготовки змей планировать с учетом их численности в данной местности и в данное время. Вблизи зимовок (места концентраций змей) отлов можно вести не более двух лет подряд, затем промысел целесообразно закрыть на 5–8 лет для восстановления численности (Лялин, Куранова, 1991; Куранова, 2003).

2. Сохранение естественных местообитаний и мозаичности ландшафтов.

3. Развитие сети особо охраняемых территорий.

4. Отлов обыкновенной гадюки из популяций, не имеющих перспектив существования (в первую очередь – городах и их окрестностях), и ее расселение в районах с подходящими экологическими условиями и наименьшим пребыванием там человека с последующим контролем и наблюдением (Юсупов и др., 1996).

5. Оптимизация методов содержания и эксплуатации гадюки в искусственных условиях (серпентарии) и получения яда.

6. Разработка методики массового разведения, интенсивного выращивания гадюк, рожденных в неволе, что существенно снизит нагрузку на природные популяции. Экспериментальные работы по содержанию и эксплуатации обыкновенной гадюки в Тольяттинском серпентарии подтвердили возможность быстрого выращивания молодняка для получения яда интенсивными методами: в возрасте 10–12 месяцев выращенных гадюк используют в качестве доноров для получения ядовитого секрета. Это позволит в перспективе решить проблему получения в неволе второго поколения гадюк, рожденных и выращенных в искусственных условиях (Маленев и др., 2000).

Заключение

Запас обыкновенной гадюки на территории Западной Сибири составляет 105 млн особей. Значительная часть ресурса сконцентрирована на внепойменных суходолах южной тайги. При мониторинге состояния эксплуатируемых популяций вида необходимо проводить комплексную оценку демографических показателей, пространственного распределения и численности. В целом в Западной Сибири обыкновенная гадюка не требует специальных мер охраны. Внесение *V. berus* в ряд региональных красных книг связано со слабой изученностью, малочисленностью и мозаичным распределением периферийных популяций вида в южной и северной частях ареала (Омская область, ХМАО, ЯНАО). Охрана и рациональное использование обыкновенной гадюки как промыслового ресурса следует проводить на строго научной основе.

Работа осуществлена при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (02.740.11.0024), программы «Биологическое разнообразие» № Б.26.4 Президиума РАН.

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. Ресурсы ядовитых змей фауны России // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. – М. : Тов-во науч. изд КМК, 2005. – С. 147–157.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г. и др. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). – Санкт-Петербург, 2004. – 232 с.
- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В. Амфибии и рептилии. Фауна европейского Северо-Востока России. – Т. 4. – СПб : Наука, 1996. – 130 с.
- Боркин Л.Я., Коротков Ю.М. Об охране амфибий и рептилий Сибири и Дальнего Востока СССР // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. – Л. : Зоол. ин-тут АН СССР, 1981. – С. 28–37.
- Возничук О.П. Население рептилий Центрального Алтая // Оценка биоресурсов трансграничной биосферной территории (ТБТ): Россия, Монголия, Казахстан, Китай. Ч. 2. Растительный покров и животное население. – Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2007. – С. 165–169.
- Возничук О.П., Куранова В.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) // Современная герпетология. – 2008. – 8, вып. 2. – С. 101–117.
- Волынчик С.И., Стариков В.П. Материалы по биологии змей Южного Зауралья // Биологическое разнообразие животных Сибири : Материалы науч. конф. – Томск, 1998. – С. 127–128.
- Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1998 году»: Животный мир, в том числе рыбные ресурсы. Наземные позвоночные животные. Амфибии и рептилии. http://www.wdcb.rssi.ru/mining/obzor/Doc_1998/Part1-6.htm Григорьев О.В. Отлов и организация заготовок обыкновенной гадюки западносибирским зоокомбинатом в Новосибирской области в 1968–1973 гг. // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. – Новосибирск : Наука, 1975. – С. 14–16.
- Департамент по охране животного мира Новосибирской области. <http://www.ohotnadzor.ru>
- Дробенков С.М. Экология и социальная организация гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) в зимний период // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. – Вып. 5. – Тольятти, 2001. – С. 45–50.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю., Тимаков Ю.М. и др. Экологическое право России. – Новосибирск: НГА-СУ (Сибстрин), 2009. – 180 с. – (Ч. 1: Учеб. пособие).
- Иценко В.Г. Земноводные и пресмыкающиеся ХМАО // Экология Ханты-Мансийского автономного округа. – Тюмень : СофтДизайн, 1997. – С. 112–119.
- Коросов А.В. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2010. – 264 с.
- Красная книга Омской области. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2005. – 460 с.
- Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: Животные, растения, грибы. – Екатеринбург: Паркус, 2003. – 376 с.
- Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: Животные, растения, грибы. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1997. – 240 с.
- Кузьмин С.Л., Маслова И.В. Земноводные Российского Дальнего Востока. – М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2005. – 434 с.
- Куранова В.Н. Основные принципы эксплуатации и охраны популяций обыкновенной гадюки в Западной Сибири // Инф. листок. – № 212-90. – Томск : ЦНТИ, 1990. – 3 с.
- Куранова В.Н. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири : Дис. ... канд. биол. наук. – Томск, 1998. – 411 с.
- Куранова В.Н. Антропогенное воздействие на земноводных и пресмыкающихся. Проблемы их охраны на юго-востоке Западной Сибири // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). – Новосибирск Изд-во ООО «Ревик-К», 2003. – С. 5–19.
- Куранова В.Н., Зинченко В.К. Распределение, численность и размножение обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) юго-востока Западной Сибири // Биопродуктивность и биоценоотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. – Томск : Изд-во Томск. ун-та, 1989. – С. 20–35.
- Куранова В.Н., Симонов Е.П., Ярцев В.В. и др. Разнообразие, распространение и природоохранный статус пресмыкающихся Западной Сибири // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. – Алматы : АСБК – СОПК, 2010. – С. 118–149.
- Лялин В.Г., Куранова В.Н. Животный мир, его использование и охрана // Природные ресурсы Томской области. – Новосибирск : Наука, 1991. – С. 136–145.

- Маленев А.Л., Бакиев А.Г., Песков А.Н. Содержание и эксплуатация обыкновенной гадюки в Тольяттинском серпентарии (итоги экспериментальной работы) // Изв. Самар. научн. центра РАН. – 2000. – Т. 2, № 2. – С. 334–338.
- Оценка биоресурсов трансграничной биосферной территории (ТБТ): Россия, Монголия, Казахстан, Китай. Часть II. Растительный покров и животное население. – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2007. – 254 с.
- Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б. Зоотоксинология (ядовитые животные и их яды). – М.: Высш. шк., 1985. – 280 с.
- Павлов А.В., Наумкина Н.А., Петрова И.В. Эпидемиологическое назначение гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от её пространственного распределения // Экология человека. – 2010. – № 7. – С. 10–15.
- Паршина О.Н., Иванова О.П. Применение випраксина для выявления животных – латентных носителей вируса лейкоза крупного рогатого скота // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2005. – № 2. – С. 138–141.
- Попоудина А.П. Особенности образа жизни гадюки обыкновенной на юге лесной зоны Приобья // Науч. труды Новосибир. гос. пед. ин-та. Фауна и экология животных Приобья. – Новосибирск: Новосибирск. гос. пед. ин-т, 1976. – Вып. 133. – С. 51–54.
- Равкин Ю.С., Куперитох В.Л., Трофимов В.А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. – Новосибирск: Наука, 1978. – С. 253–269.
- Равкин Ю.С., Куранова В.Н., Цыбулин С.М. и др. Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). – Новосибирск: Изд-во ООО «Ревик-К», 2003. – С. 20–35.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Куранова В.Н. и др. Численность и распределение пресмыкающихся в лесной, лесостепной и степной зонах Приобья (Западная Сибирь) // Вопросы герпетологии. – СПб, 2008 а. – С. 347–352.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г. и др. Картографический анализ населения земноводных, пресмыкающихся и птиц Западно-Сибирской равнины и Алтая // Сибир. экол. журн. – 2008 б. – № 5. – С. 745–750.
- Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Цыбулин С.М. и др. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сибир. экол. журн. – 2007. – Вып. 4. – С. 557–565.
- Растительность Западно-Сибирской равнины (карта). – ГУГК СССР, 1976.
- Скалон Н.В. Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии // Земноводные и пресмыкающиеся Кемеровской области: уч.-метод. пособие. – Кемерово: ОАО «ИПП «Кузбасс»; ООО «СКИФ», 2005. – С. 82–117.
- Трофимов В.А., Равкин Ю.С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. – Л., 1980. – С. 113–115.
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Куранова В.Н. и др. Численность и распределение пресмыкающихся в лесной, лесостепной и степной зонах Приобья (Западная Сибирь) // Вопр. герпетологии. – СПб, 2008. – С. 347–352.
- Трегубович Ю. Стакан яда за миллион долларов // «Независимая газета», 28.09.99. «Ветеринарная лечебница» / Публикации о животных в отечественной прессе. – <http://veterinars.chat.ru/news/archive/990928.htm>.
- Херувимов В.Д., Соколов А.С., Соколова Л.А. К определению пола и возраста обыкновенной гадюки // Вестник зоологии. – 1977. – № 6. – С. 39–44.
- Шамгунова Р.Р. Эколого-географическая характеристика рептилий средней и северной тайги Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2010. – 19 с.
- Юсупов Р.Х., Павлов А.В., Салахутдинов Р.А. и др. Рекомендации по отлову и содержанию обыкновенной гадюки в лабораторных условиях. – Казань, 1996. – 31 с.
- Яковлев В.А. Вертикальное распространение земноводных и пресмыкающихся в Алтайском заповеднике // Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные вертикальной зональностью. – Барнаул: Алтайское книжное изд-во, 1977. – С. 79–84. (Труды Алтайского гос. заповедника; Вып. 4.)
- Яковлев В.А. К распространению рептилий в Алтайском крае // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы V Всесоюз. совещ. – Вильнюс, 1988. – С. 143–145.
- Яковлев В.А. Кадастр земноводных и пресмыкающихся Республики Алтай // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. – Горно-Алтайск: Изд-во Горно-Алтайск. гос. ун-та, 1999. – С. 175–214.

Ravkin Yu.S., Tsybulin S.M., Kuranova V.N. et al. Population size and distribution of common northern viper *Vipera berus* in forest, forest-steppe and steppe zones of Ob-river valley (West Siberia) // Abstract of 2nd Biology of the Vipers Conference, Porto (Portugal), 24–27 September 2007. –, Portugal, CIBIO, 2007. – P. 55.

Saint Girons H. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles // *Herpetologica*. – 1982. – **38**, N 1. – P. 5–16.

УДК 597.851

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК, *RANA ESCULENTA* COMPLEX (AMPHIBIA; ANURA) БАССЕЙНА РЕКИ ПСЕЛ

Г. А. Лада¹, Л. Я. Боркин², С. Н. Литвинчук³, Ю. М. Розанов³

¹ Тамбовский государственный университет им. Г. Р. Державина,
ул. Интернациональная, 33, Тамбов, 392000 Россия;
E-mail: esculenta@mail.ru

² Зоологический институт Российской академии наук,
Университетская набережная, д. 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия;
E-mail: lacerta@zin.ru

³ Институт цитологии Российской академии наук,
Тихорецкий проспект, 4, Санкт-Петербург, 194064 Россия;
E-mail: slitvinchuk@yahoo.com

Видовой состав и популяционные системы зеленых лягушек, *Rana esculenta* complex (Amphibia; Anura) бассейна реки Псел. Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. — С помощью проточной ДНК-цитометрии и морфологического метода впервые достоверно установлено, что в бассейне р. Псел в пределах России (Обоянский и Беловский р-ны Курской обл.) и Украины (Гадячский р-н Полтавской обл.) обитают три вида зеленых лягушек: *Rana esculenta*, *R. ridibunda* и *R. lessonae*. Обнаруженные виды образуют четыре типа смешанных популяционных систем (*REL*, *RE*, *LE*, *RL*). В большинстве мест численно преобладает *R. ridibunda*, а *R. esculenta* и *R. lessonae*, как правило, редки. Гибриды имеют диплоидный кариотип, представлены обоими полами.

Ключевые слова: зеленые лягушки, *Rana esculenta* complex, Россия, Украина, проточная ДНК-цитометрия.

Species Composition and Population Systems of Green Frogs, *Rana esculenta* complex (Amphibia; Anura) in the Psjol' River Drainage. Lada G. A., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M. — Based on flow DNA cytometry and morphological method, we identified three species of green frogs (*R. esculenta*, *R. ridibunda*, and *R. lessonae*) in the Psjol' River Drainage in Russia (Kursk Province, Oboyan and Belaya districts) and Ukraine (Poltava Province, Gadyach District). The species composed four kinds of mixed population systems (*REL*, *RE*, *LE*, *RL*). *Rana ridibunda* is predominant in majority of localities, whereas *R. esculenta* and *R. lessonae* as a rule rare. Hybrids were diploid and represented by both sexes.

Key words: green frogs, *Rana esculenta* complex, Russia, Ukraine, flow DNA cytometry.

Введение

Согласно современным представлениям (Günther, 1990; Borkin et al., 2004; Plötner, 2005), комплекс зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Восточной Европе включает два родительских вида (*R. ridibunda* Pallas, 1771 и *R. lessonae* Camerano, 1882) и особую форму гибридного происхождения (*R. esculenta* Linnaeus, 1758). Для этого комплекса характерны необычные эволюционно-генетические явления: гибридизация, не-менделевское наследование, полиплоидия. Особый интерес пред-

ставляет способность гибридной *R. esculenta* сосуществовать с одним или обоими родительскими видами или образовывать самостоятельные популяции. При этом образуются различные комбинации трех видов лягушек – так называемые популяционные системы (Günther, 1975; Uzzell, Berger, 1975).

Река Псел – левый приток Днепра – берет начало в Пристенском районе Курской области. Протекает по территории Курской и Белгородской областей России, Сумской и Полтавской областей Украины. Впадает в Днепр восточнее г. Кременчуг. Бассейн Псла полностью располагается в пределах перечисленных выше областей. Пойма реки Псел изобилует водоемами, создающими комфортные условия для зеленых лягушек. Здесь чередуются открытые участки и небольшие лесные массивы, что предполагает разнообразие видового состава и типов популяционных систем зеленых лягушек.

Информация о распространении различных видов зеленых лягушек в данном регионе практически отсутствует. Только в работах Е.М. Писанца (2007 а, б) на картах, показывающих распространение амфибий по территории Украины, указаны точки находок *R. ridibunda* и *R. esculenta* (у автора – *Pelophylax ridibundus* и *P. esculentus*) в Полтавской области, предположительно относящиеся к бассейну реки Псел.

Цель нашей работы – выявление видового состава и типов популяционных систем зеленых лягушек бассейна р. Псел.

Материалы и методы

Сбор материала и полевые наблюдения проводились в бассейне р. Псел в Курской области 4–5, 9.08.2004 г., 11–12.08.2005 г., 14–18.08.2006 г., 14–17.07., 30.08.–1.09.2007 г. и 14–17.08.2008 г. (рис. 1, 1–3). В Полтавской области исследования были проведены 25–26.08.2009 г. (рис. 1, 4–5). Кроме того, изучены экземпляры зеленых лягушек из Сумской области, хранящиеся в коллекциях Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (Киев) (ННПМ) и Музея природы Харьковского национального университета (МПХНУ) (рис. 1, 6–8).

Использовались следующие методы идентификации зеленых лягушек.

1. Морфологический: особое внимание обращали на относительные размеры и форму внутреннего пяточного (метатарзального) бугра и относительные размеры голени. Данный метод позволяет точно идентифицировать видовую принадлежность лягушек при отсутствии среди последних триплоидных гибридов и достаточном опыте исследователя (Лада, 1995). С помощью этого метода в бассейне р. Псел обследовано 507 особей зеленых лягушек.

2. Проточная ДНК-цитометрия: для точного определения видового состава и плоидности лягушек. Детали этого метода были описаны ранее (Vinogradov et al., 1990; Розанов, Виноградов, 1998; Borokin et al., 2001). Изучено 37 экземпляров.

Результаты и обсуждение

Видовой состав

Наши данные, полученные с помощью проточной ДНК-цитометрии (табл. 1) и при изучении внешней морфологии лягушек указывают на то, что в бассейне реки Псел (Курская и Полтавская обл.) встречаются все три вида комплекса – *R. ridibunda*,

R. lessonae и *R. esculenta* (рис. 1, 1–5). Они зарегистрированы во всех местах проведения работ. Судя по экземплярам из коллекций ННПМ (№ 1810) и МПХНУ (№ 26211, 26215, 26608), в Сумской области обитают все три вида лягушек. Каждый вид был добыт коллекторами только в одной из известных для этого региона трех точек (рис. 1, 6–8). Тем не менее последнее обстоятельство, на наш взгляд, не свидетельствует о «раздельном» обитании трех видов зеленых лягушек в этих точках, а отражает лишь случайную избирательность выборов. В пользу последнего предположения говорит «пестрый» характер ландшафта в местах обитания лягушек, наличие разнообразных биотопов, подходящих для всех видов комплекса.

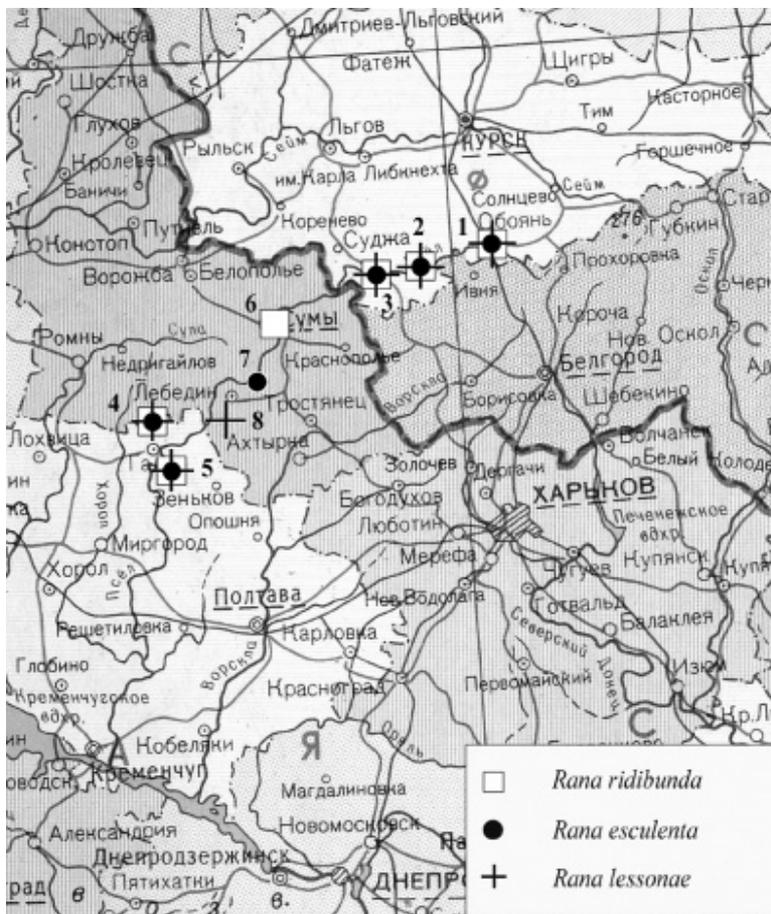


Рис. 1. Распространение трех видов зеленых лягушек в бассейне р. Псел (1–5 – по данным проточной ДНК-цитометрии, 6–8 – по музейным коллекциям): Курская обл.: 1 – Обоянский р-н, окр. с. Афанасьево, участок «Зоринские Болота» Центрально-Черноземного заповедника им. профессора А.А. Алехина; 2 – Беловский р-н, окр. сел Лошаковка, Бобрава, Стригослы и хут. Чернецкий; 3 – Беловский р-н, окр. сел Гирьи и Песчаное; Полтавская обл.: 4 – Гадячский р-н, окр. с. Сватки; 5 – Гадячский р-н, окр. сел Сосновка и Вельбовка; Сумская обл.: 6 – г. Сумы, 11.08.1969, коллектор Стрелков (МПХНУ, № 26215); 12.08.1969, коллектор Стрелков (МПХНУ, № 26211); 7 – Лебединский р-н, с. Кердылевщина, 4–5.09.1987, коллекторы Мовчан, Рыбцевич, Манило, Марцук (ННПМ, № 1810); 8 – Лебединский р-н, оз. Боровое (Лебединское), 1.05.1975, коллектор Орлов (МПХНУ, № 26608)

Fig. 1. Distribution of three species of green frogs in the basin of river Psel (1-5 - according to flow cytometry, DNA, 6-8 - in museum collections)

Популяционные системы

В зависимости от видового состава зеленых лягушек в конкретных местах выделяют семь различных типов популяционных систем: «чистые» популяции каждого из трех видов (*R*-, *L*- и *E*-типы) и смешанные популяционные системы (*RE*-, *LE*-, *RL*- и *REL*) (Uzzell, Berger, 1975).

Распределение видов лягушек по территории и биотопам в районах нашего исследования показано на картах (рис. 2).

В бассейне р. Псел в пределах исследуемых территорий зеленые лягушки образуют несколько типов популяционных систем: *REL*, *RE*, *LE*, *RL*.

В окрестностях с. Афанасьево Курской области (рис. 2, А) в реке Псел и ее пойме отмечена смешанная популяционная система *RE*-типа. В связи с преобладанием открытого ландшафта на этом участке течения реки здесь отсутствует прудовая лягушка. В комплексе небольших водоемов, располагающихся в западинах рельефа и известных под общим названием «Зоринские Болота», зарегистрирована смешанная популяционная система *LE*-типа. Озерная лягушка сюда не проникает из-за отсутствия свойственных данному виду биотопов.

В окрестностях сел Лошаковка, Бобрава, Стригослы и хут. Чернецкий (Беловский р-н Курской обл.) выявлены два типа популяционных систем (рис. 2, В). В небольшой реке Стригослы у одноименного села и в ее запруженном участке у хут. Чернецкий встречаются озерная и съедобная лягушки (*RE*-тип). Прудовой лягушки здесь нет, по-видимому, из-за недостаточной лесистости местности. В лесистой пойме реки Псел в районе сел Лошаковка и Бобрава обитают все три вида комплекса зеленых лягушек (смешанная популяционная система *REL*-типа).

Два типа популяционных систем зарегистрировано и в окрестностях сел Гирьи и Песчаное (Беловский р-н Курской обл.) (рис. 2, С). В пойме Псла у с. Гирьи встречаются все три вида лягушек (*REL*-тип). В затоне р. Псел, расположенном между селами Гирьи и Песчаное, несмотря на тщательные поиски, обнаружено присутствие только родительских видов (*RL*-тип).

Наконец, в двух местах поймы р. Псел в Гадячском районе Полтавской области, характеризующихся большой «пестротой» местообитаний, отмечена только смешанная популяционная система *REL*-типа (рис. 2, D).

Таким образом, наши материалы свидетельствуют о том, что в бассейне р. Псел преобладает смешанная популяционная система *REL*-типа, которая весьма характерна для пойм средних рек, характеризующихся чередованием открытых и лесных биотопов (Лада, 1995). Это еще раз подтверждает высказанную нами ранее мысль о том, что этот тип популяционных систем весьма распространен в восточной части ареала комплекса (Боркин и др., 2003). В тех случаях, когда в изучаемой местности отсутствуют биотопы, подходящие для того или иного вида лягушек, наблюдается его «выпадение» из видового списка и, соответственно, изменение («упрощение») популяционной системы.

Нами не обнаружены «чистые» популяции *R. ridibunda*, *R. lessonae* и *R. esculenta*. Отсутствие первых (*R*-тип) объясняется тем, что вдоль русла Псла нет значительных по площади безлесных участков. Отсутствие вторых (*L*-тип) связано с недостатком крупных и плотных лесных массивов, изобилующих многочисленными мелкими непроточными водоемами. Можно предположить, что отсутствие третьих (*E*-тип) объясняется особенностями воспроизводства *R. esculenta* в изучаемой местности, а именно ее зависимостью от родительских видов.

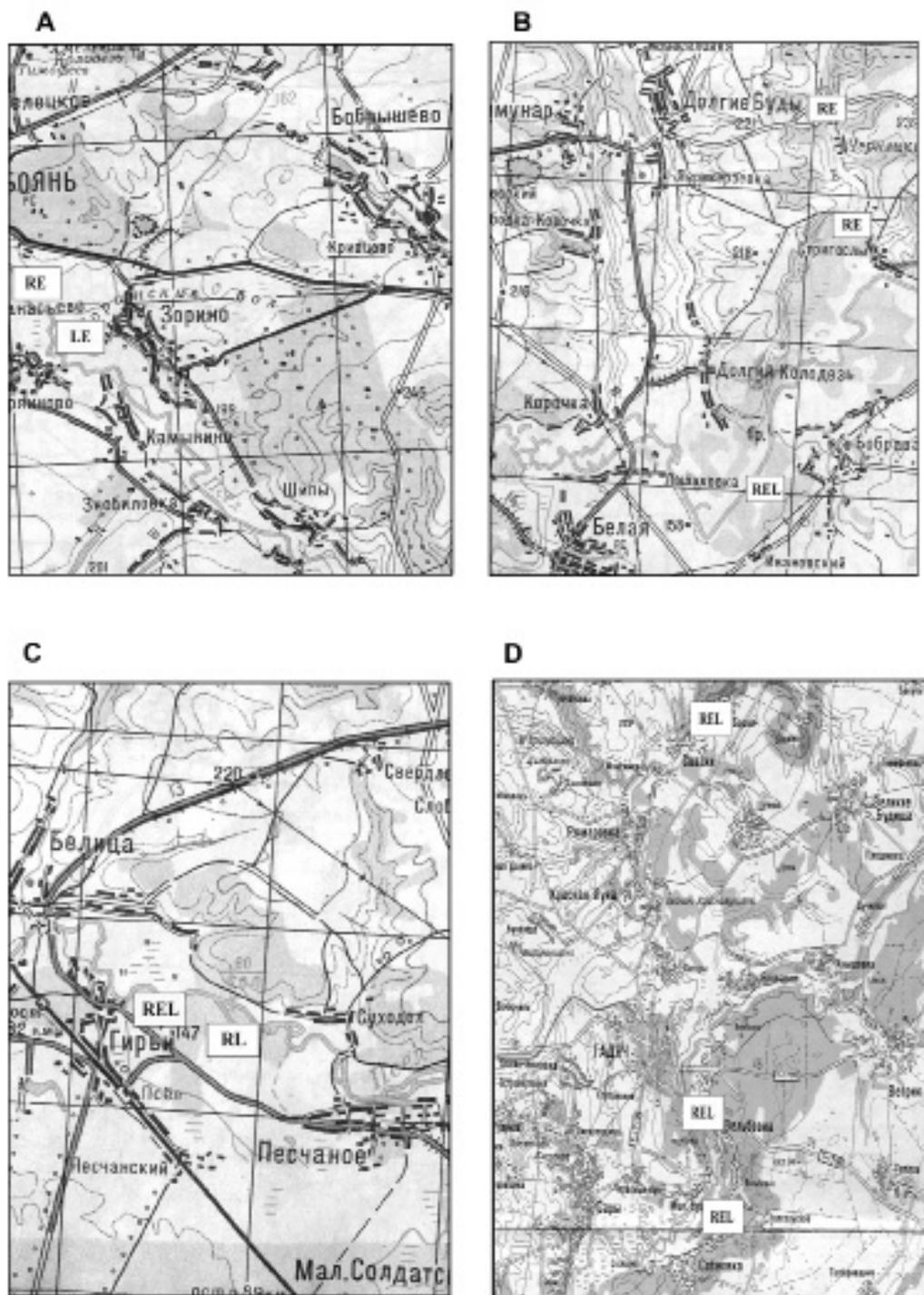


Рис. 2. Распределение видов зеленых лягушек в местах проведения исследования:

А – окр. с. Афанасьево и участок «Зоринские Болота» Центрально-Черноземного заповедника (Обоянский р-н Курской обл.); В – окр. сел Лошаковка, Бобрава, Стригослы и хут. Чернецкий (Беловский р-н Курской обл.); С – окр. сел Гирьи и Песчаное (Беловский р-н Курской обл.); Д – окр. сел Сватки, Сосновка и Вельбовка (Гадячский р-н Полтавской обл.); R – *Rana ridibunda*, E – *R. esculenta*, L – *R. lessonae*

Fig. 2. Distribution of green frogs in study sites

Численность

В большинстве изученных нами мест численно преобладающим видом зеленых лягушек является *R. ridibunda*. Такая картина имеет место в окрестностях с. Афанасьево (рис. 2, А), хут. Чернецкий, сел Стригослы, Лошаковка и Бобрава (рис. 2, В) и с. Сватки (рис. 2, D). Вместе с озерной лягушкой в этих местах встречаются немногочисленные особи *R. esculenta* (Афанасьево, Чернецкий, Стригослы) или вместе *R. esculenta* и *R. lessonae* (Лошаковка, Бобрава, Сватки). Напротив, в «Зоринских Болотах» (рис. 2, А) *R. lessonae* численно доминирует над *R. esculenta*. В окрестностях с. Гирьи численность всех трех видов лягушек сходна, а в затоне р. Псел между селами Гирьи и Песчаное *R. lessonae* преобладает над *R. ridibunda* (рис. 2, С). Наиболее сложная картина наблюдается в окрестностях сел Сосновка и Вельбовка (рис. 2, D): в самой р. Псел встречается только *R. ridibunda*, в соседних с ней пойменных озерах *R. esculenta* численно ей не уступает, а *R. lessonae* малочисленна.

Половая структура

Известно, что *R. esculenta* в смешанных популяционных системах может быть представлена одним или двумя полами (Tunner, 1974; Боркин и др., 1987, 2008; Цауне, 1987; Цауне, Боркин, 1993). Во всех исследованных нами местах бассейна р. Псел родительские виды *R. ridibunda* и *R. lessonae*, а также гибридная *R. esculenta* были представлены обоими полами.

Плоидность

В целом ряде мест ареала, в том числе и географически близких к местам проведения нашего исследования, гибридная *R. esculenta* представлена не только диплоидными, но и триплоидными экземплярами (Günther, 1979; Боркин и др., 2005; Borokin et al., 2004, 2006). Известны даже отдельные случаи обнаружения тетраплоидных особей этого вида (Borokin et al., 2004).

Судя по размеру генома (табл. 1), все изученные нами экземпляры, в том числе и относящиеся к *R. esculenta*, имели диплоидный набор хромосом.

Выводы

1. С помощью надежного диагностического метода (проточная ДНК-цитометрия) в пяти местах бассейна р. Псел в пределах Курской области России и Полтавской области Украины достоверно установлено обитание трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta*, *R. ridibunda* и *R. lessonae*).

2. Зеленые лягушки в районах исследования образуют популяционные системы REL-, RE-, LE- и RL-типа.

3. В большинстве мест изучаемой территории численно преобладает *R. ridibunda*. Лишь в некоторых локалитетах *R. lessonae* и *R. esculenta* соизмеримы с ней по численности.

4. Съедобная лягушка *R. esculenta* в районах исследования представлена бисексуальными популяциями, образованными диплоидными особями.

Таблица 1. Размер генома (в пикограммах) зеленых лягушек из бассейна р. Псел (j – неполовозрелые особи)

Table 1. Genome size (in picograms) of green frogs from the basin of river Psel (j - immatures)

Локалитет	Широта	Долгота	Тип генома	n	X ± SD	lim	CV, %
Афанасьево	51°20'	36°29'	RL	1j	–	14.93	–
«Зоринские Болота»	51°19'	36°35'	RR	1♂	–	16.08	–
			LL	2♀	14.05	14.04–14.06	–
			RL	1♂	–	14.98	–
Чернецкий	51°16'	35°81'	RL	1♂	–	15.05	–
Стригослы	51°13'	35°82'	RL	1♀	–	15.02	–
Гирьи	51°09'	35°61'	RR	2j	16.08	16.05–16.11	–
			LL	1j	–	13.98	–
			RL	4j	14.95±0.03	14.90–14.97	0.23
Бобрава	51°09'	35°79'	RR	1♂	–	16.02	–
			LL	1♀	–	14.01	–
			RL	2♂	15.02	14.99–15.05	–
Сосновка	50°35'	34°02'	RR	2j	16.02	16.01–16.04	–
			LL	1j	–	13.83	–
			RL	11j	14.96±0.05	14.90–15.06	0.17
Сватки	50°49'	34°02'	RR	2j	16.02	16.00–16.05	–
			LL	1j	–	13.63	–
			RL	2j	14.92	14.92–14.93	–
Суммарно по всем локалитетам			RR	2♂ + 6j	13.93±0.01	16.00–16.11	0.06
			LL	4♀ + 2j	16.05±0.14	13.63–14.06	1.02
			RL	4♂ + 1♀ + 14j	14.97±0.05	14.90–15.06	0.35

Благодарности

А. А. Власов и О. П. Власова (Центрально-Черноземный государственный природный биосферный заповедник, Курская обл.) оказали неоценимую помощь в организации и проведении полевых исследований на территории Курской области. Е. М. Писанец, В. И. Радченко и В. Ю. Реминный (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, Киев), А. М. Рудик (Музей природы Харьковского государственного университета) любезно предоставили возможность работы с музейными герпетологическими коллекциями своих учреждений. Авторы выражают свою глубокую благодарность всем перечисленным лицам.

Работа проводилась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00945 и российско-украинский проект № 09-04-90475).

Боркин Л. Я., Безман-Мосейко О. С., Мазена Г. А. и др. О южной границе распространения гибридной *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на территории Украины и Молдовы: данные проточной ДНК-цитометрии // Праці Укр. герпетол. т-ва. — К., 2008. — № 1. — С. 5–10.

- Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. — 1987. — **295**, № 5. — С. 1261–1264.
- Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В. и др. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на востоке Украины // Материали Першої конф. Українськ. герпетол. т-ва. — К., 2005. — С. 23–26.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. и др. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли волжский парадокс? // 3-я конференция герпетологов Поволжья : Материалы региональной конференции. — Тольятти, 2003. — С. 7–12.
- Лада Г. А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. — Тамбов, 1995. — С. 88–109.
- Писанец Е. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). — Киев : Зоологический музей ННПМ НАН Украины. - 2007 а. — 312 с.
- Писанець Є. Земноводні України (посібник для визначення амфібій України та суміжних країн). — К. : Вид-во Раєвського, 2007 б. — 192 с.
- Розанов Ю. М., Виноградов А. Е. Прецизионная ДНК-цитометрия: исследование индивидуальной вариабельности размера генома животных // Цитология. — 1998. — **40**, № 8/9. — С. 792–799.
- Цауне И. А. Систематика и распространение гибридогенного комплекса *Rana esculenta* на территории Латвийской ССР : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1987. — 16 с.
- Цауне И. А., Боркин Л. Я. Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. — М., 1993. — С. 34–52.
- Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A. et al. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology. — 2004. — **11**, N 3. — P. 203–222.
- Borkin L. J., Lada G. A., Litvinchuk S. N. et al. The first record of mass triploidy in hybridogenetic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov oblast') // Russian Journal of Herpetology. — 2006. — **13**, N 1. — P. 77–82.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia–Reptilia. — 2001. — **22**, N 4. — P. 387–396.
- Günther R. Zum natürlichem Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche, «*Rana esculenta*» L., in der DDR (Anura, Ranidae) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1975. — **51**, N 1. — S. 145–158.
- Günther R. Die Europäische Wasserfrösch-Gruppe – ein evolutionsbiologischer sonderfall // Biol. Rdsch. — 1979. — **17**, N 4. — S. 217–228.
- Günther R. Die Wasserfrösche Europas (Anura – Froschlurche). - Wittenberg; Lutherstadt : A. Ziemsen, 1990. - 288 s.
- Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche von Märtyrern der Wissenschaft zur biologischen Sensation. - Bielefeld : Laurenti-Verlag. — 2005. - (Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie, 9)
- Tunner H. G. Die Klonale Struktur einer Wasserfröschpopulation // Z. zool. Syst. und Evolut.-forsch. — 1974. — **12**, N 4. — S. 309–314.
- Uzzell T., Berger L. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and their hybridogenetic associate *Rana esculenta* // Proc. Acad. nat. Sci. Phila. — 1975. — **127**. — P. 13–24.
- Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. — 1990. — **33**, N 5. — P. 619.

УДК 597.828

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТРУКТУРА ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ХАРАКТЕРИСТИК ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЗАВЕРШИВШИХ МЕТАМОРФОЗ ТРАВЯНЫХ ЛЯГУШЕК (AMPHIBIA; ANURA)

С.М. Ляпков¹, О.В. Рыжкова², М.Г. Буш¹, А.А. Иванова¹

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, Москва, 119992 Россия
E-mail: lyapkov@mail.ru; bush_zbs@mail.ru; ann_ivanova@front.ru

² Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
ул. Профсоюзная, д. 123, Москва, 117997 Россия
E-mail: olgashturman@mail.ru

Географическая изменчивость и структура внутривидовой изменчивости характеристик жизненного цикла и морфологических признаков завершивших метаморфоз травяных лягушек (Amphibia; Anura). Ляпков С.М., Рыжкова О.В., Буш М.Г., Иванова А.А. – У завершивших метаморфоз особей травяной лягушки изучали географические различия и структуру фенотипической изменчивости характеристик личиночной стадии жизненного цикла и морфологических признаков. Группы полных сибсов и полусибсов были получены с помощью контролируемых скрещиваний взрослых особей из трех географически удаленных популяций Минской, Московской (ЗБС) и Кировской областей. По завершении метаморфоза особи минской и кировской популяций были достоверно крупнее особей популяции ЗБС. У особей Кировской области время развития было минимальным, а скорость роста до завершения метаморфоза – максимальной, что указывает на изменчивость этих характеристик против градиента условий среды. По морфологическим признакам минская популяция наиболее сильно отличалась от двух других. По индексам признаков степень различий сохранялась. Наиболее сильные межпопуляционные различия выявляются по длине плеча, предплечья, 4-го пальца задней конечности, ширине глаза и расстоянию между ноздрями, а также по индексам этих признаков. По характеру зависимости отдельных признаков от длины тела также выделялась минская популяция: у ее особей большинство признаков (а также индексов) увеличивается наиболее быстро по мере увеличения длины тела. В пространстве первых двух главных компонент объединение в группы тесно взаимосвязанных признаков выражено наиболее отчетливо у минской популяции. Очевидно, такое морфологическое своеобразие минской популяции объясняется более крупными размерами ее особей. Согласно результатам иерархического дисперсионного анализа, у всех трех популяций аддитивная компонента вносит наибольший вклад в изменчивость длины тела и длины головы. Однако применение полной схемы дисперсионного анализа существенно снижает величину наследуемости за счет увеличения неаддитивной генотипической изменчивости. Набор признаков с высокими значениями наследуемости специфичен для каждой популяции. Также специфичен набор признаков со сравнительно высокой долей материнского эффекта.

Ключевые слова: характеристики жизненного цикла, темпы предметаморфозного роста и развития, морфологические признаки, географическая изменчивость, аддитивная (неаддитивная) генетическая изменчивость, материнский эффект, средовая изменчивость, травяная лягушка.

Geographical Variation and Structure of Within-Population Variation of Life-History Traits and Morphological Characters in *Rana temporaria* (Amphibia; Anura) Metamorphs. Lyapkov S.M., Ryzhkova O.V., Bush M.G., Ivanova A.A. – Geographical differences and structure of phenotypic variation in larval life-history traits and morphological characters were studied in *Rana temporaria* metamorphs. The full- and half-sib groups were obtained by artificial crosses of mature frogs collected in 3 geographically remote populations in Minsk, Moscow (ZBS) and Kirov regions. The metamorphs from Minsk and Kirov populations were significantly larger than metamorphs from ZBS population. In metamorphs from Kirov populations, the period of premetamorphic development was minimal whereas growth rate – maximal, that indicate counter-gradient variation in both traits. The maximal differences in all morphological characters were revealed between metamorphs from Minsk and other two populations. The same between-population differences were revealed in indices of these traits (relative to body length). The most conspicuous between-population differences were revealed in length of brachium, antibrachium, 4th toe of hindlimb, oculus width and space between nares as well as in its indices. The Minsk population differed in the pattern of each trait dependence on body length: The growth rate of the majority of traits (and its indices) was maximal in this population. On the scatterplot of PC1 vs PC2, the grouping of strongly correlated traits was most conspicuous in Minsk population also. This morphological specificity of metamorphs from Minsk population is apparently due to its larger body size. According to results of hierarchical ANOVA design, the heritability in body length and head length was maximal in all three populations, as compared with other components of phenotypic variation. However, according to full ANOVA design, the heritability was relatively lower because of the increase of non-additive variance. The sets of traits characterized by high heritability and by high maternal effect were population-specific.

Key words: life-history traits, rates of larval growth and development, morphological characters, geographical variation, additive (non-additive) genetic variation, maternal effect, environmental variation, *Rana temporaria*.

Введение

У бесхвостых амфибий умеренной зоны изменчивость признаков личиночной стадии жизненного цикла зависит в первую очередь от климатических факторов, таких как длительность сезона активности и сумма температур в данной точке ареала (локалитете), а также от истории становления популяции, т. е. от ее адаптации к экологическим условиям данного местообитания. Соотношение направления влияния всех этих факторов неодинаково у географически удаленных друг от друга популяций (Cano et al., 2003). До настоящего времени основное внимание уделялось изучению характеристик собственно личиночной стадии жизненного цикла, т. е. размеров особей по окончании метаморфоза и продолжительности предметаморфозного развития (Laurila et al., 2002; Laugen et al., 2003). В свою очередь, эти признаки могут обуславливать формирование других морфологических признаков по завершении метаморфоза. Вместе с тем исследования комплекса морфометрических признаков особей сразу по окончании метаморфоза проводились значительно реже (обзор см. Ляпков, 2007).

Однако в последнее время обнаруживается все больше свидетельств того, что на приспособленность особей по завершении метаморфоза сильное влияние могут оказывать не только характеристики личиночной стадии жизненного цикла (размеры и время развития по завершении метаморфоза), но и морфологические особенности. Так, для нескольких видов бесхвостых амфибий было показано, что размеры тела завершивших метаморфоз особей положительно коррелирует не только с размерами отделов задних конечностей, но и с длиной прыжка (Watkins, 2001; Johansson et al., 2010). При этом взаимосвязи между морфологическими признаками и особенностями жизненного цикла сложны и неоднозначны. Например, увеличение

длительности предметаморфозного развития может приводить как к укорочению, так и к удлинению задних конечностей завершивших метамороз особей, в зависимости от того, какими непосредственными причинами вызвано это увеличение (Gomez-Mestre et al., 2010; Tejedo et al., 2010).

Целью нашей работы было сравнение по комплексу морфометрических признаков завершивших метаморфоз особей травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758), относящихся к трем географически удаленным популяциям. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Выявить различия между популяциями по длине тела завершивших метаморфоз особей, времени их развития и скорости предметаморфозного роста.
2. Выявить различия между популяциями по совокупности морфологических признаков и характеру зависимости отдельных признаков от длины тела по завершении метаморфоза, а также от времени развития и скорости предметаморфозного роста.
3. Выявить характер корреляции между признаками в каждой из трех популяций.
4. Выявить структуру фенотипической изменчивости исследуемых признаков.

Материалы и методы

Оплодотворенные яйца, из которых выращивали головастиков, были получены в результате контролируемых скрещиваний взрослых особей, собранных в трех различных точках ареала травяной лягушки: в Копыльском р-не Минской обл. республики Беларусь (53°09' с. ш., 27° 26' в. д.) – самой южной из этих трех популяций; вблизи Звенигородской биостанции (ЗБС) МГУ (РФ, Московская обл., 55°44' с. ш., 36°51' в. д.); в Орловском р-не Кировской обл. РФ (58°40' с. ш., 49°05' в. д.) – наиболее северной популяции. Общая продолжительность теплого сезона в Минской обл. максимальна и приблизительно на один месяц длиннее, чем на ЗБС, а продолжительность теплого сезона в Кировской области минимальна – на месяц короче, чем на ЗБС. Контролируемое скрещивание взрослых особей проводили по схемам описанным в литературе (Корнилова и др., 2008).

Полученных в результате скрещиваний личинок выращивали до завершения метаморфоза в одинаковых условиях (по 20 особей в одном аквариуме с объемом воды 18 л, при постоянной температуре 20° С, корм *ad libitum*). Непосредственно по окончании метаморфоза у каждой особи (далее для краткости – метаморфы) измеряли длину тела, а также определяли время предметаморфозного развития (далее для краткости – time) от оплодотворения до завершения метаморфоза и скорость предметаморфозного роста (далее для краткости – GR), получаемую делением длины тела на величину time. Всех особей фиксировали в 4%-ном формалине, и затем у них были измерены 17 морфологических признаков, большинство из которых являются общепринятыми в морфометрии лягушек (Терентьев, 1950; Кабардина, 2002):

1. SVL – длина тела. Измеряется от конца морды до центра клоаки;
2. F – длина бедра. Измеряется от центра клоаки до дистального конца бедренной кости (на согнутой конечности);
3. T – длина голени;
4. f – длина стопы: от голеностопного сустава до дистального конца четвертого пальца;

5. dig.4 – длина четвертого пальца задней конечности;
6. L.brach – длина плеча;
7. L.antbr – длина предплечья;
8. dig.1 – длина первого пальца передней конечности от его основания до дистального конца;
9. Lt.c. – ширина головы – расстояние между правым и левым челюстными суставами;
10. L.c. – длина головы – от кончика морды до верхней точки большого затылочного отверстия;
11. Sp.p. – кратчайшее расстояние между веками;
12. Lt.o. – ширина глаза;
13. Sp.c.r. – расстояние между верхними краями век;
14. D.n.o. – расстояние между центром ноздри и передним краем глаза;
15. Sp.n. – расстояние между центрами ноздрей;
16. D.i.o. – расстояние от кончика морды до переднего края глаза;
17. D.r.n. – расстояние между кончиком морды и прямой, проходящей через центр ноздрей.

Измерения проводили при помощи линейки окуляр-микрометра бинокля с точностью до 0,1 мм. Всего было промерено 409 экз.: 170 из минской популяции, 147 – из популяции ЗБС и 92 – из кировской.

Поскольку три изученных нами выборки различались по средней длине тела (см. результаты), в качестве показателя относительной величины каждого из признаков мы использовали линейные индексы, т. е. отношение данного признака к длине тела. Преимущество этого показателя состоит в том, что он позволяет анализировать выборки из разных частей ареала данного вида, а также сравнивать полученные результаты с исследованиями других авторов (McCoy et al., 2006).

Для анализа различий между популяциями по совокупности признаков использовали анализ главных компонент и дискриминантный анализ (с помощью пакета статистических программ STATISTICA 6.0). Кроме того, для оценки компонент дисперсии был использована модель дисперсионного анализа со случайными эффектами (раздел Variance components, метод ожидаемых средних квадратов и метод ограниченного максимального правдоподобия).

Для анализа структуры фенотипической изменчивости в пределах каждой популяции сначала оценивали компоненты дисперсии (V) с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (факторы: самцы и самки). Для каждой из трех популяций компоненты дисперсии были вычислены по результатам 2-факторного дисперсионного анализа (иерархическая схема с включением градаций фактора «самки» в каждую из градаций фактора «самцы») с помощью 2 методов: ожидаемых средних квадратов и ограниченного максимального правдоподобия. Далее применяли общепринятые в количественной генетике оценки (Falconer, Mackay, 1996): аддитивная генетическая изменчивость $V_A = 4 V(\text{самцы})$; неаддитивная генетическая изменчивость $V_N = 4 V(\text{самцы} \times \text{самки})$; материнский эффект $V_M = V(\text{самки}) - V(\text{самцы})$; средовая изменчивость $V_E = V(\text{error}) - 1/2 V_A - 3/4 V_N$. Кроме того, другой вариант вычислений был проделан только для Минской популяции, в которой были выделены три «матрицы», то есть группы потомков от скрещивания двух самок и трех самцов (см. схему скрещивания). Для каждой «матрицы» с помощью дисперсионного анализа с перекрестной классификацией двумя методами были вычислены

значения компонент дисперсии (методом ограниченного максимального правдоподобия) отдельно взятых признаков, вклад которых в различия между популяциями был сравнительно большим (и точность измерения которых, по предварительной оценке, была выше, чем у других признаков): SVL, T, L.antbr, Sp.p., Sp.n. и Lt.o. Затем на основе этих значений были вычислены средние для всей популяции аддитивная и средовая компоненты, материнский эффект, а также неаддитивная компонента генетической изменчивости.

Результаты и обсуждение

1. Различия между популяциями по длине тела метаморфов, времени их развития и скорости предметаморфозного роста.

Выросшие в лабораторных условиях метаморфы минской популяции имели достоверно большую длину тела, чем особи из популяций ЗБС и Кировской обл.: средняя длина тела, измеренная у фиксированных особей, составила соответственно 15,43; 14,65 и 15,12 мм (см. также табл. 1, где приводятся значения SVL метаморфов, измеренных перед их фиксацией). Кроме того, 20 особей минской популяции, относящихся к двум группам полных sibсов, были помещены в террариумы и измерены живыми через 10 дней после метаморфоза. После исключения из анализа этих подросших особей средняя длина тела сеголеток минской популяции составила 15,23 мм. В итоге лишь особи популяции ЗБС оказались достоверно мельче особей двух других популяций.

Время предметаморфозного развития закономерно уменьшается от южной популяции к северной и достоверно различается между всеми тремя популяциями. Так же закономерно происходит увеличение скорости предметаморфозного роста (различия между популяциями достоверные). В целом полученные нами результаты по межпопуляционной изменчивости травяной лягушки (а также остромордой лягушки – Ляпков и др., 2009) представляют собой случаи изменчивости против градиента среды (Laugen et al., 2003). Такой характер географической изменчивости является типичным для характеристик личиночной стадии жизненного цикла бурых лягушек и, вероятно, Anura в целом (исключения из этого правила, выявленные при сравнении равнинных и горных популяций травяной лягушки, – см. Jasienski, 2009).

Зависимость длины тела метаморфов от скорости предметаморфозного роста была сходной у особей из всех трех популяций: две эти характеристики были связаны сильной (и достоверной) положительной корреляцией. Вместе с тем зависимость длины тела метаморфов от времени развития была различной: у особей минской популяции корреляция этих характеристик была слабой положительной, популяции ЗБС – слабой отрицательной, кировской популяции – близкой к нулю. В популяции ЗБС отрицательная корреляция между длиной тела метаморфов и временем их развития была выявлена ранее не только в лабораторных опытах, но и у особей из естественных водоемов (Ляпков, 1995). Выявленное различие между популяциями соответствует различиям в величине генетических корреляций этих двух характеристик (Корнилова и др., 2008), что указывает на различие стратегий личиночного роста и развития: в южной популяции более крупные размеры метаморфов достигаются за счет их более длительного развития, в популяции ЗБС – они связаны с более быстрыми темпами развития, а в северной популяции – не зависят от темпов развития.

2. Характер зависимости морфологических признаков от длины тела метаморфов.

Сравнение трех популяций по характеру зависимости отдельных признаков от длины тела (табл. 2) проводили по признакам T, dig.4, L.antbr, Sp.p., Lt.o., Sp.n. и по индексам тех же признаков. Эти признаки были выбраны потому, что сильно коррелировали с другими признаками, а уровень их изменчивости в сравнении с другими признаками был ниже (см. табл. 1).

Различия между популяциями по форме зависимости признака Sp.n. от длины тела выражены слабо, признаков T, **dig4, L.antbr, Sp.p.** – **хорошо выражены, признака Lt.o.** – выражены наиболее сильно. Угол наклона линии регрессии у особей минской популяции максимален: по мере увеличения длины тела значение каждого из признаков (кроме Sp.n.) **увеличивается быстрее, чем у особей двух других популяций.**

Характер зависимости индексов от длины тела в целом слабо различается между популяциями. Наиболее сильными эти различия были по индексам признаков T, dig4, L.antbr, и Sp.p.. Уменьшение значения индекса по мере увеличения длины тела наблюдалось только для признаков Sp.n. и Lt.o. Для признака Lt.o. у особей минской популяции это уменьшение происходило медленнее.

Кроме того, в пределах минской популяции мы проводили сравнения между группами метаморфов, измеренных живыми (и немного выросшими после завершения метаморфоза), и особями тех же групп скрещивания, зафиксированных сразу по завершении метаморфоза. Потомки самки № 1 и самца № 2 (см. схему скрещиваний в «Материалах и методах») достоверно не отличаются по длине тела от потомков скрещиваний той же самки с другими самцами, а также не отличаются от потомков скрещиваний того же самца с другой самкой.

Кроме того, поскольку потомки самки № 7 и самца № 6 достоверно отличаются по длине тела от других потомков той же группы скрещивания, было проведено сравнение потомков этой пары с другими потомками той же группы скрещивания отдельно по всем признакам с помощью однофакторного дисперсионного анализа и последующих множественных сравнений. В соответствии со своими более крупными размерами потомки самки № 7 и самца № 6 имеют достоверно большие значения следующих признаков: F, T, dig4, L.brach, L.antbr, dig1, L.c., Sp.p., Sp.c.r., D.n.o., Sp.n., D.r.o., D.r.n. Вместе с тем при сравнении этих же групп по относительным величинам признаков достоверные различия были выявлены только для индексов отделов задней конечности (у потомков самки №7 и самца №6 значения этих индексов больше) и для индексов Sp.c.r. и Sp.n. (меньше). С учетом сравнительно слабых отличий по индексам мы не стали исключать эту группу из анализа главных компонент и из анализа структуры фенотипической изменчивости.

3. Характер зависимости морфологических признаков от времени развития и скорости предметаморфозного роста.

В отличие от сильной положительной корреляции большинства признаков с длиной тела (табл. 2) взаимосвязь морфологических признаков и их индексов с временем развития не столь однозначна (табл. 1). Среди признаков можно выделить 2 группы, в первой – корреляция с каждой из этих двух характеристик сильная (причем как положительная, так и отрицательная), во второй – слабая (обычно недостоверная). Состав признаков в этих группах неодинаков в каждой из трех популяций.

Таблица 1. Среднепопуляционные значения (X), коэффициенты вариации (CV, %) исследованных признаков и их индексов и корреляции признаков со временем развития (r(time) и скоростью преэтаморфозного роста (r(GR))
 Table 1. Population means values (X), variation coefficients (CV, %) of studied characters and its indices and characters correlations with development time (r(time) and with premetamorphic growth rate (r(GR))

Признак	Минск			ЗБС			Киров					
	X	CV (%)	r(time)	r(GR)	X	CV (%)	r(time)	r(GR)	X	CV (%)	r(time)	r(GR)
SVL	15,43	5,8	0,43	0,78	14,65	8,1	-0,30	0,89	15,12	6,3	-0,08	0,81
time	60,54	3,7			58,43	5,3			50,23	4,8		
GR	0,27	5,3			0,28	10,8			0,33	8,0		
F	6,79	8,7	0,00	0,41	6,06	10,1	-0,17	0,47	6,32	8,7	-0,22	0,61
T	6,80	11,2	0,02	0,39	6,18	9,1	-0,15	0,53	6,50	8,5	-0,21	0,70
f	9,29	11,7	-0,05	0,42	8,62	9,1	-0,22	0,65	9,43	8,8	-0,08	0,60
dig4	5,91	11,5	-0,01	0,48	5,53	8,6	-0,10	0,49	6,27	11,6	-0,08	0,50
L.brach	2,62	14,9	-0,16	0,22	2,69	11,5	-0,06	0,30	2,82	9,2	-0,09	0,34
L.antbr	3,50	11,7	-0,11	0,37	3,12	9,3	-0,10	0,36	3,23	7,2	-0,14	0,60
dig1	1,99	10,3	-0,04	0,44	1,88	9,0	0,23	0,18	1,96	8,0	0,08	0,46
L.t.c.	5,48	6,5	-0,09	0,52	4,93	8,9	-0,36	0,45	5,21	6,8	0,14	0,21
L.c.	5,92	9,1	-0,18	0,49	5,22	9,5	-0,20	0,44	5,71	9,1	0,10	0,29
Sp.p	1,80	13,1	-0,16	0,43	1,69	7,8	-0,16	0,19	1,70	7,9	-0,05	0,27
L.t.o.	1,39	11,8	-0,11	0,35	1,22	10,9	-0,02	0,19	1,22	5,3	0,16	-0,16
Sp.c.r.	2,98	8,8	0,21	0,03	2,86	9,2	-0,26	0,38	2,84	8,0	0,15	0,26
D.n.o.	1,09	10,5	0,01	0,13	0,99	10,0	-0,18	0,29	1,01	8,6	0,18	0,28
Sp.n.	2,04	5,8	0,11	0,27	1,87	10,4	-0,09	0,35	2,03	6,9	-0,03	0,44
D.r.o.	2,17	6,8	-0,09	0,28	2,00	8,6	-0,14	0,30	2,04	7,4	0,06	0,26
D.r.n.	1,12	11,3	-0,20	0,18	1,04	11,1	-0,01	-0,07	1,04	7,5	0,25	0,13
F/SVL	0,440	6,1	-0,10	0,06	0,415	10,2	0,20	-0,10	0,419	7,8	-0,30	0,13

T/SVL	0,440	8,2	-0,04	0,14	0,423	8,4	0,28	-0,11	0,430	6,0	-0,38	0,29
f/SVL	0,601	8,1	-0,14	0,20	0,590	7,5	0,23	0,02	0,624	7,1	-0,17	0,15
dig4/SVL	0,382	7,7	-0,09	0,28	0,379	9,1	0,32	-0,17	0,415	10,2	-0,14	0,16
L.brach/SVL	0,170	12,4	-0,23	-0,01	0,185	13,4	0,22	-0,18	0,187	9,6	-0,11	-0,17
L.antbr/SVL	0,227	9,4	-0,20	0,10	0,214	10,3	0,26	-0,23	0,214	6,7	-0,21	-0,01
dig1/SVL	0,129	7,8	-0,13	0,18	0,129	10,2	0,56	-0,40	0,130	6,7	0,03	-0,11
Lt.c/SVL	0,355	5,4	-0,23	0,03	0,338	8,0	0,08	-0,23	0,346	8,3	0,09	-0,41
L.c./SVL	0,384	7,9	-0,28	0,16	0,357	7,7	0,27	-0,22	0,379	9,1	0,07	-0,24
Sp.p/SVL	0,117	11,5	-0,23	0,19	0,116	10,8	0,25	-0,42	0,113	9,6	-0,05	-0,29
Lt.o./SVL	0,090	11,2	-0,17	0,07	0,084	11,2	0,32	-0,33	0,081	9,5	0,08	-0,62
Sp.c.r./SVL	0,194	10,7	0,10	-0,26	0,196	8,8	0,17	-0,27	0,188	7,9	0,11	-0,37
D.n.o./SVL	0,071	10,4	-0,06	-0,17	0,068	10,7	0,21	-0,28	0,067	8,1	0,14	-0,27
Sp.n./SVL	0,133	6,6	-0,02	-0,23	0,128	9,3	0,33	-0,24	0,135	6,7	-0,09	-0,25
D.r.o./SVL	0,141	7,6	-0,18	-0,16	0,137	8,7	0,31	-0,39	0,135	7,5	0,01	-0,38
D.g.n./SVL	0,073	12,3	-0,24	-0,08	0,071	12,5	0,31	-0,54	0,069	7,6	0,21	-0,52

Примечание. Условные обозначения признаков даны в тексте. Достоверно различающиеся средние для популяций значения отмечены подчеркиванием, достоверные ($p < 0,05$) коэффициенты корреляции выделены жирным шрифтом.

Так, в Минской популяции корреляции F и T со временем развития нулевые, а в двух других популяциях – слабые отрицательные (достоверные). Подобным образом изменяются не только промеры конечностей, но и признаки головы, например, Sp.c.r. и D.r.n.. Корреляции индексов часто не совпадают с корреляциями абсолютных значений признаков. Так, корреляции индексов F и T со временем развития в Минской популяции нулевые, в популяции ЗБС – слабые положительные (достоверные), а в Кировской популяции – слабые отрицательные (также достоверные).

Корреляции признаков со скоростью предриморфозного роста (табл. 1) обычно положительные, но это правило выполняется для некоторых признаков головы (например, Lt.o. и D.n.o.) у особей не всех трех популяций. Существенно менее закономерно изменяется между популяциями характер взаимосвязи индексов признаков со скоростью предриморфозного роста, причем обычно наиболее сильные отличия выявляются у Минской популяции.

Таблица 2. Параметры а и b линейной регрессии $y = a + b \text{SVL}$ и коэффициенты корреляции (r) морфологических признаков с длиной тела метаморфов

Table 2. The parameters a and b of linear regression $y = a + b \text{SVL}$ and Pearson correlation coefficients (r) between morphological characters and SVL

Популяция Признак (y)	Минск			ЗБС			Киров		
	а	b	r	а	b	r	а	b	r
T	-1,715	0,552	0,69	2,687	0,238	0,52	1,177	0,352	0,72
dig4	-2,387	0,538	0,76	3,073	0,168	0,43	1,328	0,327	0,51
L.antbr	-0,364	0,250	0,58	2,076	0,071	0,30	1,435	0,118	0,58
Sp.p.	-0,004	0,117	0,47	1,465	0,016	0,15	1,278	0,028	0,24
Lt.o.	0,442	0,061	0,36	0,713	0,035	0,32	1,201	0,001	0,02
Sp.n.	1,394	0,042	0,34	0,575	0,088	0,56	0,965	0,071	0,57
T/SVL	0,341	0,006	0,17	0,599	-0,012	-0,42	0,493	-0,004	-0,18
dig4/SVL	0,246	0,009	0,28	0,587	-0,014	-0,51	0,483	-0,004	-0,12
L.antbr/SVL	0,208	0,001	0,05	0,353	-0,009	-0,53	0,306	-0,006	-0,48
Sp.p/SVL	0,121	0,000	-0,02	0,218	-0,007	-0,68	0,201	-0,006	-0,61
Lt.o./SVL	0,119	-0,002	-0,18	0,131	-0,003	-0,42	0,165	-0,006	-0,82
Sp.n./SVL	0,219	-0,006	-0,61	0,167	-0,003	-0,28	0,203	-0,005	-0,56

Примечание. Условные обозначения признаков даны в тексте.

4. Сравнение популяций по совокупности морфологических признаков.

По совокупности абсолютных значений признаков (согласно результатам дискриминантного анализа) наиболее сильно различаются Минская и Кировская популяции, а популяция ЗБС ближе к Кировской. По результатам дискриминантного анализа совокупности индексов, это соотношение сохраняется, но различия между Минской и каждой из двух других популяций ослабевает, а различие между Кировской популяцией и популяцией ЗБС остается приблизительно таким, как для абсолютных значений признаков (табл. 3). Наибольший вклад в различия между популяциями вносят следующие признаки: dig.4, L.brach, L.antbr, Lt.o, Sp.n., а также индексы тех же пяти признаков (табл. 4).

Таблица 3. Значения расстояний по Махаланобису между популяциями. Выше диагонали приведены результаты дискриминантного анализа совокупности абсолютных значений признаков, ниже диагонали – индексов этих же признаков

Table 3. Mahalanobis distances between populations. The results of discriminant analysis of absolute values of traits are above diagonal and the results for indices of these traits – below diagonal

Популяция	Минск	ЗБС	Киров
Минск	×	6,527	8,878
ЗБС	3,857	×	4,162
Киров	6,906	4,014	×

Таблица 4. Величина вклада (ранг) отдельных признаков в различия между популяциями, согласно результатам дискриминантного анализа абсолютных значений признаков и их индексов. Условные обозначения признаков даны в тексте

Table 4. The contribution (rank value) of separate traits to between-population differences, according to results of discriminant analysis of absolute values of traits and its indices. See text for trait abbreviation

Признак	Абсолютные значения признаков	Индексы
SVL	6	
F	9	9
T	12	8
f	11	13
dig4	2	2
L.brach	1	1
L.antbr	4	3
dig1	17	14
Lt.c.	10	12
L.c.	7	6
Sp.p	16	10
Lt.o.	3	5
Sp.c.r.	15	7
D.n.o.	8	11
Sp.n.	5	4
D.r.o.	13	15
D.r.n.	14	16

Особое внимание было уделено межпопуляционной изменчивости относительной длины голени – признака, используемого во внутривидовой систематике и диагностике видов бурых лягушек (Песков и др., 2004). Ранее нами было показано, что у остромордой лягушки этот индекс связан с длиной тела нелинейно (так же, как у травяной лягушки – Терентьев, 1945) и максимален у сравнительно мелких половозрелых особей, т. е. принадлежащих как к южным, так и к северным популяциям (Ляпков и др., 2007). Вместе с тем исследования географической изменчивости

этого индекса у завершивших метаморфоз особей встречаются в литературе крайне редко. Согласно нашим результатам, значение этого индекса у метаморфов Минской популяции достоверно больше, чем у особей двух других, более северных популяций. У метаморфов травяной лягушки, выращенных в одинаковых лабораторных условиях, наблюдалась тенденция уменьшения относительной величины голени по мере увеличения географической широты мест сбора взрослых особей, потомки которых выращивались в лаборатории (Alho et al., 2011). Кроме того, нами было показано, что по мере роста травяных лягушек в период от завершения метаморфоза до первой зимовки наблюдается увеличение этого индекса у особей не только более южной (Минской), но и Кировской популяции (Ляпков, 2007).

5. Межпопуляционные различия в характере взаимосвязи между морфологическими признаками.

Согласно результатам анализа главных компонент (табл. 5), у особей минской популяции абсолютные значения признаков объединяются в 2 группы: все промеры конечностей и Lt.c. в первую, остальные признаки – во вторую группу (кроме признака D.g.n., который не входит в эти 2 группы). Значения индексов признаков объединяются в 3 группы: индексы всех промеров конечностей (кроме dig.1) – в первую группу, Sp.c.r., S.p.n., D.g.o., D.g.n. – во вторую, все остальные индексы – в третью.

У особей популяции ЗБС наблюдается объединение абсолютных значений отделов задней конечности в первую группу и некоторых других признаков (отделы передней конечности, а также L.c., Sp.p., D.n.o., D.g.n.) – во вторую. Индексы признаков объединяются иначе: все промеры конечностей – в первую, индексы S.p.n и Lt.o – во вторую и все остальные – в третью.

У особей кировской популяции абсолютные значения признаков образуют 2 группы: все промеры конечностей – первую группу, Sp.c.r., D.g.o., D.g.n., D.n.o. и S.p.n. – вторую, остальные признаки не входят в эти 2 группы. Индексы признаков образуют также две, но другие группы: в первую входят все отделы задней конечности и L.antbr, во вторую – все остальные признаки, кроме D.g.o., D.g.n и S.p.n..

Таким образом, наиболее часто наблюдается тесная взаимосвязь отделов передних конечностей и отделов задних конечностей. Вместе с тем объединение признаков в группы выражено наиболее отчетливо у метаморфов минской популяции, что, вероятно, связано с их более крупными средними размерами.

6. Межпопуляционные различия в структуре фенотипической изменчивости признаков.

При сравнении компонент изменчивости признаков трех популяций (табл. 6) было установлено, что во всех исследованных популяциях аддитивная компонента вносит наибольший вклад в изменчивость SVL и L.c. В Минской популяции аддитивная компонента вносит наибольший вклад в изменчивость всех признаков, кроме Sp.p., Lt.o., D.n.o., S.p.n., D.g.n., для которых наибольший вклад обусловлен изменчивостью среды. В популяции ЗБС аддитивная компонента вносит наибольший вклад в изменчивость признаков F, L.antbr, dig1, Lt.c., L.c., Sp.c.r., материнский эффект – в изменчивость признаков T, f, Sp.n., средовая – в изменчивость остальных признаков. В кировской популяции аддитивная компонента вносит наибольший вклад в изменчивость признаков f, L.c. и D.g.n., материнский эффект – Sp.c.r. и S.p.n., средовая – остальные признаки.

Таблица 5. Распределение признаков и их индексов в пространстве первых двух главных компонент (PC1 и PC2)

Table 5. The distribution of traits and its indices on the scatterplot of 1st and 2nd principal components (PC1 and PC2)

Популяция	Минск		ЗБС		Киров	
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
SVL	0,549	0,014	0,093	0,212	0,333	0,216
F	0,574	-0,072	0,092	0,086	0,896	0,112
T	0,682	0,003	0,180	0,083	0,770	0,124
f	0,826	0,073	0,284	0,043	0,431	0,133
dig4	0,816	-0,045	0,172	0,055	0,336	0,057
L.brach	0,464	0,010	0,082	0,015	0,178	0,114
L.antbr	0,486	0,051	0,067	0,076	0,454	0,197
dig1	0,405	0,040	0,949	0,037	0,277	0,104
Lt.c.	0,378	-0,005	0,024	0,226	0,111	0,078
L.c.	0,242	0,033	0,077	0,133	0,114	0,047
Sp.p	0,276	0,045	-0,091	0,091	0,036	0,092
Lt.o.	0,215	-0,020	0,089	0,069	0,051	0,012
Sp.c.r.	-0,013	0,039	0,042	0,902	0,197	0,180
D.n.o.	0,124	0,019	0,037	0,075	0,194	0,058
Sp.n.	0,118	0,033	0,100	0,247	0,193	0,869
D.r.o.	0,162	0,151	0,074	0,149	0,094	0,182
D.r.n.	0,005	0,988	-0,046	0,082	0,094	0,166
F/SVL	0,118	0,020	0,170	0,109	0,013	0,500
T/SVL	0,195	0,031	0,164	0,031	-0,015	0,926
f/SVL	0,832	-0,084	0,263	0,031	-0,001	0,268
dig4/SVL	0,289	-0,074	0,807	0,103	0,015	0,203
L.brach/SVL	0,170	-0,023	0,164	0,091	0,095	0,123
L.antbr/SVL	0,180	-0,070	0,173	0,057	0,084	0,268
dig1/SVL	0,078	-0,035	0,145	0,094	0,020	0,099
Lt.c./SVL	0,047	0,076	0,066	0,079	0,069	0,043
L.c./SVL	0,027	0,047	0,060	0,088	0,066	-0,013
Sp.p/SVL	0,100	-0,071	0,061	0,193	0,154	0,018
Lt.o./SVL	0,056	0,042	0,088	0,042	0,141	0,038
Sp.c.r./SVL	-0,061	0,941	0,030	0,090	0,111	0,040
D.n.o./SVL	0,009	0,074	0,070	0,931	0,149	0,060
Sp.n./SVL	-0,053	0,200	0,038	0,007	0,219	0,053
D.r.o./SVL	0,023	0,172	0,051	0,221	0,912	-0,013
D.r.n./SVL	0,000	0,128	0,014	0,070	0,241	-0,034

Таблица 6. Оценки величины (%) компонент фенотипической изменчивости морфологических признаков (обозначения компонент даны с текстом)

Table 6. The components (%) of phenotypic variation in morphological characters (see «Materials and Methods» for components abbreviation)

Признаки	Минск			ЗБС			Киров		
	Va	Vm	Ve	Va	Vm	Ve	Va	Vm	Ve
SVL	70,53	0,00	29,47	84,37	15,63	0,00	100,00	0,00	0,00
F	56,98	0,00	43,02	55,14	6,09	38,77	0,00	39,11	60,89
T	75,17	2,84	22,00	0,00	100,00	0,00	0,00	48,54	51,46
f	69,48	7,51	23,02	0,00	100,00	0,00	58,70	9,59	31,71
dig4	70,86	0,00	29,14	24,14	24,57	51,29	11,27	36,62	52,11
L.brach	95,63	0,00	4,37	0,00	18,45	81,55	0,00	11,32	88,68
L.antbr	98,40	0,00	1,60	53,92	0,00	46,08	3,92	39,96	56,12
dig1	98,40	0,00	1,60	59,75	0,00	40,25	25,77	24,26	49,97
Lt.c.	60,87	0,00	39,13	99,99	0,01	0,00	20,07	21,14	58,79
L.c.	74,70	0,00	25,30	76,74	3,04	20,22	100,00	0,00	0,00
Sp.p	42,19	3,01	54,80	33,04	3,19	63,78	27,75	0,39	71,86
Lt.o.	36,43	0,00	63,57	0,76	21,59	77,65	0,00	1,38	98,62
Sp.c.r.	73,73	0,00	26,27	87,68	0,00	12,32	0,00	58,55	41,45
D.n.o.	0,00	2,31	97,69	46,32	5,23	48,45	35,92	16,97	47,12
Sp.n.	11,48	6,50	82,02	0,00	50,87	49,13	0,00	52,24	47,76
D.r.o.	51,72	0,00	48,28	41,37	13,23	45,40	83,05	0,00	16,95
D.r.n.	30,09	0,00	69,91	34,13	0,00	65,87	100,00	0,00	0,00

Вместе с тем при сравнении компонент изменчивости отдельных признаков, оцененных в минской популяции по результатам полной схемы дисперсионного анализа (табл. 7), было установлено, что в изменчивость многих признаков (SVL, T, L.antbr, Sp.p.) **наибольший вклад вносит неаддитивная компонента. Средовая компонента не оказывает влияния на изменчивость всех изученных признаков, кроме Sp.n., в изменчивость которого она вносит наибольший вклад. Влияние материнского эффекта наиболее сильно на признак L.antbr., а влияние аддитивной компоненты – на Sp.n., но в целом их вклад в фенотипическую изменчивость незначителен.**

При исследовании межпопуляционных различий у травяной лягушки в Швеции была выявлена одинаково высокая величина аддитивной компоненты изменчивости скорости предметаморфозного роста у особей южной и северной популяций, однако аддитивная компонента времени предметаморфозного развития и длины тела метаморфов была существенно ниже у особей южной популяции (Laurila et al., 2002). Несколько иное соотношение аддитивной компоненты было выявлено в двух шведских популяциях остромордой лягушки (Knorr et al., 2007): максимальное значение вклада этой компоненты было у признака «масса тела», и существенно более низкое – у абсолютного и относительного значения длины голени. Очевидно, сравнительно высокое значение аддитивной компоненты размеров тела метаморфов свойственно многим группам Anura (Watkins, 2001).

Таблица 7. Компоненты изменчивости (%) некоторых признаков особей минской популяции, полученные на основе полной схемы дисперсионного анализа**Table 7. The components (%) of phenotypic variation of some traits of individuals from Minsk population, according to results of full ANOVA design**

Компоненты дисперсии	Va	Vn	Vm	Ve
SVL	10,12	87,30	2,59	0,00
T	7,50	91,19	1,30	0,00
L.antbr	0,00	81,71	18,29	0,00
Sp.p	10,14	79,69	10,17	0,00
Sp.n.	16,99	18,54	5,17	59,30

Выводы

1. Метаморфы минской и кировской популяций достоверно крупнее особей популяции ЗБС. Для двух других характеристик личиночной стадии жизненного цикла выявлена изменчивость против градиента условий среды, т. е. у особей из северной популяции время развития минимально, а скорость роста до завершения метаморфоза – максимальна.

2. По остальным признакам минская популяция наиболее сильно отличалась от двух других. По индексам признаков степень различий сохраняется. Наиболее сильные межпопуляционные различия выявляются по признакам dig.4, L.brach, L.antbr, Lt.o, Sp.n. и по их индексам.

3. По характеру зависимости отдельных признаков от длины тела наиболее сильно отличается минская популяция: у ее особей большинство признаков (а также индексов) увеличивается наиболее быстро по мере увеличения длины тела.

4. В отличие от сильной положительной корреляции большинства признаков с длиной тела, взаимосвязи морфологических признаков и их индексов со временем развития и со скоростью роста сильно различаются в зависимости от признака и принадлежности особей к популяции.

5. В пространстве первых двух главных компонент объединение признаков в группы выражено наиболее отчетливо также у минской популяции. Такое морфологическое своеобразие минской популяции объясняется более крупными размерами ее особей.

6. У всех трех популяций аддитивная компонента вносит наибольший вклад в изменчивость длины тела и длины головы. Однако применение полной схемы дисперсионного анализа существенно снижает величину наследуемости за счет увеличения неаддитивной генотипической изменчивости. Состав совокупности признаков с высокой наследуемостью специфичен для каждой популяции. Также специфичен состав признаков со сравнительно высокой долей материнского эффекта.

Благодарности

Мы благодарны Ю.А. Кабардиной, М.Б. Корниловой и Е. В. Корзуну за помощь в постановке скрещиваний. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 06-04-81027 и 10-04-90042.

- Кабардина Ю.А. Формирование межвидовых различий по морфометрическим признакам травяной, *Rana temporaria*, и остромордой, *R. arvalis*, лягушек // Зоол. журн. - 2002. - **81**. Вып. 2. - С. 221–233.
- Корнилова М. Б., Сербинова И. А., Ляпков С. М. Особенности завершивших метаморфоз травяных лягушек южных и северных популяций // Вопр. герпетологии. Материалы 3-го Съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. - Пушчино – Москва. - 2008. - С. 185–190.
- Ляпков С.М. Внутривидовая изменчивость размеров выходящих сеголеток и времени развития до окончания метаморфоза у травяной (*R. temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. - 1995. - **74**, № 2. - С. 66–79.
- Ляпков С.М. Формирование межпопуляционных различий по длине тела и морфометрическим признакам у травяной лягушки в период от завершения метаморфоза до первой зимовки // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. - Вып. 10. – Тольятти, 2007. - С. 88–93.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Сербинова И.А. и др. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология. - 2009. - **9**. Вып. 3/4. - С. 103–121.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Половой диморфизм по морфометрическим признакам у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Зоол. журн. - 2007. - **86**, № 10. - С. 1237–1249.
- Песков В. Н., Коцержинская И. М., Манило В. В., Писанец Е. М. Морфологическая дифференциация и диагностика бурых лягушек *Rana arvalis*, *R. temporaria* и *R. dalmatina* (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестник зоологии. - 2004. - **38**. № 6. - С. 29–40.
- Терентьев П.В. Метод индексов и относительный рост *Rana temporaria* L. // Зоол. журн. - 1945. - **24**, №3. - С. 175–181.
- Терентьев П.В. Лягушка. М. : Сов. наука, 1950. - 346 с.
- Alho J.S., Herczeg G., Laugen A. T. et al. Allen's rule revisited: quantitative genetics of extremity length in the common frog along a latitudinal gradient // J. Evol. Biol. - 2011. - **24**. - P. 59–70.
- Cano J.M., Laurila A., Palo J., Merilä J., Population differentiation in G matrix structure due to natural selection in *Rana temporaria* // Evolution. - 2004. - **58**, N 9. - P. 2013–2020.
- Falconer D. S., Mackay T. F. C. Introduction to Quantitative Genetics. 4th edition. Essex, Longman, Harlow. 1996.
- Gomez-Mestre I., Saccoccio V. L., Iijima T. et al. The shape of things to come: linking developmental plasticity to post-metamorphic morphology in anurans // J. Evol. Biol. - 2010. - **23**. - P. 1364–1373.
- Jasienski M. Cogradient plasticity of growth in montane and lowland larvae of *Rana temporaria* L. at two levels of temperature // Pol. J. Ecol. - 2009. - **52**, N 2. - P. 353–361.
- Knopp T., Cano J. M., Crochet P.A., Merila J. Contrasting levels of variation in neutral and quantitative genetic loci on island populations of moor frogs (*Rana arvalis*) // Conserv. Genet. - 2007. - **8**. - P. 45–56.
- Johansson F., Lederer B., Lind M. Trait performance correlations across life stages under environmental stress conditions in the Common Frog, *Rana temporaria*. PLoS ONE. -2010. - **5**, N 7. e11680.
- Laugen A.T., Laurila A., Räsänen K., Merilä J., Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates – evidence for local adaptation // J. Evol. Biol. - 2003. - **16**. - P. 996–1005.
- Laurila A., Karttunen S., Merilä J. Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations. // Evolution. - 2002, - **56**. - P. 617–627.
- McCoy M.W., Bolker B.M., Osenberg C.W. et al. Size correction: comparing morphological traits among populations and environments // Oecologia. - 2006. - **148**. - P. 547–554.
- Tejedo M., Marangoni F., Pertoldi C. et al. Contrasting effects of environmental factors during larval stage on morphological plasticity in post-metamorphic frogs // Climate Research. - 2010, - **43**. - P. 31–39.
- Watkins T. B. A quantitative genetic test of adaptive decoupling across metamorphosis for locomotor and life-history traits in the pacific tree frog, *Hyla regilla* // Evolution. - 2001. - **55**, N 8. - P. 1668–1677.

УДК 597.9:577.175.44

ТИРЕОИДНЫЕ ГОРМОНЫ В РАЗВИТИИ И ЭВОЛЮЦИИ ЧЕРЕПА ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

К.М. Меркулова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Ленинский проспект, д. 33, Москва, 119071 Россия

E-mail: merkulova-kseniya@rambler.ru

Тиреоидные гормоны в развитии и эволюции черепа хвостатых амфибий. Меркулова К.М. – Исследовали роль тиреоидных гормонов (ТГ) в регуляции морфогенеза черепа у представителей примитивного (*Hynobiidae*), «промежуточного» (*Ambystomatidae*) и эволюционно-продвинутого (*Salamandridae*) семейств Urodela. Обнаружено, что независимо от экспериментальных условий и филогенетического положения амфибий, кости, появляющиеся на ранних стадиях онтогенеза, не реагировали на изменение уровня ТГ. Окостенения средне-личиночных стадий проявляют некоторую реакцию на изменение ТГ уровня, тогда как максимальная реакция характерна для костей, формирующихся ближе к метаморфозу, и для метаморфных преобразований черепа. Сходная тенденция прослеживается в морфогенезе отдельных окостенений. Из-за разной реакции костей на воздействие ТГ в различных экспериментальных условиях меняется порядок появления костей, который считается строго видоспецифичным. Под воздействием высоких доз ТГ соседние окостенения срастаются, а дефицит ТГ приводит к увеличению количества окостенений в результате самостоятельной кальцинации отдельных закладок кости. У разных видов одни и те же окостенения различаются по степени зависимости от гормона: эта зависимость возрастает при переходе от примитивных к эволюционно-продвинутым амфибиям. Параллельно усилению роли ТГ снижается роль межклеточных взаимодействий в регуляции развития черепа.

Ключевые слова: тиреоидный гормон (ТГ), хвостатые амфибии, развитие, метаморфоз, череп

Thyroid hormones in development and evolution of skull of urodele. Merkulova K.M. – Thyroid hormones (THs) play a significant role in amphibian ontogeny and life. THs are shown to influence many processes. Though skull is a structure important for phylogeny and taxonomy, their role in the regulation of cranial ontogeny remains poorly studied. By experimental changing TH-level in blood plasma (by adding exogenous TH to raise TH level and reduce the TH – level by goitrogen), role of TH in regulation of cranial morphogeny was studied in primitive (*Hynobiidae*), evolutionary intermediate (*Ambystomatidae*) and advanced (*Salamandridae*) salamanders. It was found out that regardless of experimental conditions and phylogenetic status of salamanders, bones of early ontogeny stages don't react to TH level changes. Bones of midlarval stages show some reaction to TH level changes, whereas maximal reaction is characteristic for bones, which forms soon before metamorphosis remodeling and for cranial metamorphic remodeling. Similar tendency can be seen in morphogeny of a single bone. Because of different TH-responsiveness of bones, sequence of cranial bones appearance usually considered as species-specific, changes under different experimental conditions. At high TH-level, nearby bones fuse thus reducing the number of cranial bones. In TH-deficiency, number of bones increases because of separate calcification of several anlagen of the bone. The same bones in different species differ in TH-dependence and this dependence increases in the transition from primitive to advanced species. When TH-role increases the role of tissue interaction decreases in the regulation of cranial development.

Key words: thyroid hormones (TH), urodele, development, metamorphosis, skull

Введение

Развитие черепа у хвостатых амфибий считается видоспецифическим процессом: краниальные окостенения появляются в строгой, присущей данному виду, последовательности. Однако регуляторные механизмы, ответственные за поддержание

этой последовательности, не ясны. Экспериментальными методами было показано, что в краниогенезе хвостатых амфибий тиреоидные гормоны (ТГ) индуцируют метаморфные преобразования черепа и появление некоторых краниальных окостенений (Смирнов, Васильева 2002; Dundee, 1957; Rose, 1995, 1999; Smirnov, Vassilieva, 2005). В соответствии с этими данными была выдвинута гипотетическая модель эндокринной регуляции развития черепа хвостатых амфибий, согласно которой последовательность появления костей «задается» взаимодействием двух факторов – уровнем ТГ и чувствительностью кости к ТГ, а межвидовые различия в последовательности появления краниальных окостенений являются следствием межвидовых различий в ТГ-чувствительности «остеогенных точек» (Hanken, Hall 1988). Согласно точке зрения К. Роуза (Rose, 1996), чувствительность к гормону в целом одинакова у разных форм хвостатых амфибий и не изменяется в эволюции Urodela – изменяется гормональный профиль, и различия в нем ответственны за различия в развитии и строении черепа современных хвостатых амфибий.

Согласно модели К. Роуза, все краниальные окостенения в своем развитии зависят от ТГ, однако роль ТГ в регуляции раннего краниогенеза, в течение которого появляется большая часть костей черепа хвостатых амфибий не известна. Более того, согласно данным С.В. Смирнова и А.Б. Васильевой (Smirnov, Vassilieva, 2002, 2005), некоторые краниальные окостенения в своем развитии могут не зависеть от ТГ. Эта модель также предполагает, что одинаковые окостенения у разных форм хвостатых амфибий в одинаковой степени зависят в своем развитии от ТГ и степень зависимости не меняется в эволюции Urodela. Однако, согласно данным С.В. Смирнова, одни и те же окостенения у разных форм хвостатых амфибий могут различаться по степени зависимости от ТГ (Smirnov, 2005).

Эта модель также абсолютизирует роль ТГ и полностью игнорирует данные, указывающие на участие в регуляции краниогенеза механизмов, отличных от эндокринной регуляции, в частности – каскадных индукционных взаимодействий.

И, наконец, модель недостаточно «поддержана» экспериментальными данными, в частности – данными, подтверждающими влияние изменений активности тиреоидной оси на дефинитивную морфологию черепа хвостатых амфибий.

В сложившихся обстоятельствах представляется целесообразным исследовать роль ТГ в регуляции развития черепа хвостатых амфибий и значение ТГ в эволюции хвостатых амфибий.

Материалы и методы

Для изучения роли ТГ в развитии и эволюции черепа хвостатых амфибий был исследован краниогенез сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingi* Dybowski, 1870) и испанского тритона (*Pleurodeles waltl* Michahelles, 1830) – представителей соответственно примитивного (Hynobiidae) и эволюционно-продвинутого (Salamandridae) семейств Urodela. **Дополнительный материал был исследован при просмотре экспериментальных серий по обыкновенному тритону (*Triturus vulgaris* Linnaeus, 1758) (Salamandridae), частично описанных ранее (Смирнов, Васильева, 2003; Smirnov, Vassilieva, 2003). Развитие костей черепа в онтогенезе изучали на возрастных сериях личинок и постметаморфозных животных.**

Личинки *S. keyserlingi* были получены из икры, собранной в окрестностях Екатеринбурга (2000 г.) и Томска (2001 г.) и инкубированной в лабораторных условиях. Личинки *T. vulgaris* и *P. waltl* были получены из кладок икры, отложенной взрослыми особями в лабораторных условиях – соответственно в 2001, 2003 и 2008–2010 гг.

Зародышей и личинок содержали при комнатной температуре при естественном освещении. Личинок кормили сначала зоопланктоном и артемией, а затем мотылем. Животных регулярно (раз в сутки или через день) фиксировали в нейтральном 10%-ном формалине. Интервалы между фиксациями увеличивались при длительной (год и более) продолжительности эксперимента. Для изучения краниогенеза фиксированных животных тотально окрашивали спиртовым раствором ализарина красного С, окрашивающего в красный цвет кальцинированные ткани. В ряде случаев использовали двойную окраску на кость и хрящ, окрашивая животных ализарином красным и альцианом синим.

Окрашенные препараты просветляли 2-4%-ном раствором КОН и изучали под биноклем Olympus SZx9 (Japan). Всего было исследовано более 200 потомков от одной пары производителей *P. waltl* и более 200 - от другой, а также около 300 экз. *S. keyserlingi*.

Стадии развития личинок определяли по таблицам нормального развития для *P. waltl* (по таблице Гальена и Дюроше из: Васецкий, 1975) и *S. keyserlingi* (Сытина и др., 1987).

При изучении краниогенеза сроки и последовательность появления костей оценивали по стадиям и времени (дни после оплодотворения – ДПО и дни после вылупления – ДПВ) их массового возникновения у особей каждой экспериментальной группы.

Для исследования роли тиреоидных гормонов (ТГ) в развитии черепа *P. waltl* и *S. keyserlingi* морфогенез черепа был изучен у животных, развивавшихся в условиях нормального, повышенного и пониженного уровня ТГ.

Для исследования развития черепа *P. waltl* в условиях повышенного уровня ТГ животных содержали в щелочном растворе трийодтиронина следующих концентраций: 1 нг/мл; 2 нг/мл; 4 нг/мл; 10 нг/мл. С использованием этих концентраций была проведена серия экспериментов, в ходе которых изменяли время начала и окончания воздействия гормоном, продолжительность воздействия, гормональный профиль (уровень гормона) и возраст (стадия) животных, на которых воздействовали гормоном.

При изучении морфогенеза черепа в нормальных условиях выяснилось, что большая часть костей формируется вскоре после выхода личинки из икры и так быстро, что экзогенный гормон может не «успеть» оказать на них какое-либо влияние. В то же время нами было обнаружено, что при содержании личинок при пониженной температуре резко замедляется онтогенез в целом и краниогенез в частности. Соответственно, в таких условиях при добавлении экзогенного ТГ продолжительность его воздействия и период возможной реакции кости на это воздействие увеличиваются. Поэтому нами был исследован онтогенез черепа испанского тритона при пониженной температуре и воздействии экзогенного ТГ. С этой целью личинок содержали в 10 нг/мл и 50 нг/мл растворах ТГ при температуре 13°C.

Для исследования развития черепа *P. waltl* в условиях пониженного уровня тиреоидного гормона (дефицита ТГ) использовали тиомочевину – гойтроген, подавляющий секреторную функцию щитовидной железы и, соответственно, снижающий

уровень эндогенных ТГ в плазме крови. В качестве среды для содержания личинок использовали раствор тиомочевины концентрацией 0,02%. У амфибий на ранних стадиях развития щитовидная железа нефункциональна и не продуцирует ТГ, однако наличие у эмбрионов бесхвостых амфибий материнского тиреоидного гормона (Fujikara, Suzuki, 1991; Weber et al., 1994; Jennings, 1997) и ТГ-рецепторов (Kawahara et al., 1991; Eliceri, Brown, 1994) указывает на возможное участие ТГ в регуляции раннего онтогенеза. Чтобы исследовать роль ТГ в раннем краниогенезе хвостатых амфибий, использовали амиодарон, который по своему действию считается антагонистом действия ТГ (Norman, Lavin, 1989). У млекопитающих амиодарон ингибирует 5'-дейодиназу, в результате чего подавляется трансформация малоактивного тиреоидного гормона T_4 в высокоактивный T_3 ; кроме того, амиодарон обладает способностью связывать рецепторы ТГ, не «допуская» к ним собственно тиреоидный гормон. Таким образом, амиодарон снижает как уровень T_3 , так и чувствительность к ТГ. Так как ранее амиодарон в экспериментах над амфибиями не использовался, нами была проведена серия опытов, в ходе которых было обнаружено, что у *P. waltl* этот препарат замедляет метаморфные преобразования, облигатно индуцируемые ТГ, т. е., он действительно выступает в роли антагониста ТГ и снижает активность тиреоидной оси. Экспериментальным путем была подобрана рабочая концентрация раствора амиодарона, которая затем использовалась в опыте по выявлению роли ТГ в регуляции раннего развития черепа *P. waltl*.

Развитие черепа *S. keyserlingi* наблюдали при содержании личинок в нормальных условиях, в растворе тиреоидного гормона (T_3) концентрацией 1 нг/мл и 10 нг/мл и в 0,02%-ном растворе тиомочевины. В этих же режимах содержались личинки *T. vulgaris*, развитие черепа которых подробно описано ранее (Smirnov, Vassilieva, 2003) и которых в данной работе использовали как дополнительный сравнительный материал.

Была проведена статистическая обработка результатов (“Statistica”, версия 7.0).

Результаты

Развитие костного черепа *S. keyserlingi*

Согласно проведенным экспериментам, при нормальных условиях у *S. keyserlingi* краниогенез протекает плавно, без выраженных интервалов между появлениями костей. Вскоре после вылупления, в ранне-личиночный период (33-36-я стадии), появляются покровные окостенения, функционально связанные с питанием и защитой головного мозга. Первыми возникают элементы, несущие зубы (*coronoideum*, *dentale*, *palatinum*, *vomer*, *praemaxillare*), затем появляются *parasphenoideum*, *pterygoideum*, *squamosum*, *angulare*, *goniale*, *frontale* и *parietale*. Позднее, в средне-личиночный период (37-41-я стадии), возникают *quadrato-jugale*, *nasale*, *maxillare*, *postrostrale*, *praefrontale* и два эндохондральных окостенения в ушной капсуле, *exoccipitale* и *proticum*. Затем, в поздне-личиночный период (42-44-я стадии) появляются несколько эндохондральных (*orbitosphenoideum*, *stapes*, *quadratum*) и покровных (*lacrymale*, *septomaxillare*) окостенений. Завершается основная часть краниогенеза метаморфными преобразованиями черепа: резорбцией *coronoideum* и небной порции *palatopterygoideum*, видоизменением *vomer* и формированием отростков к *praemaxillare*

и maxillare. В постметаморфный период основные изменения в черепе ограничиваются появлением articulare, эндохондрального окостенения в нижней челюсти, и разрастанием окостенений, появившихся в личиночный период развития.

Скорость онтогенеза в целом и скорость развития черепа варьировали в зависимости от уровня ТГ, на фоне которого развивались личинки. Воздействие высоких доз ТГ ускоряло развитие. Содержание в растворе 10 нг/мл ТГ ускоряло развитие настолько, что животные начинали метаморфоз еще на средне-личиночных стадиях и умирали, не достигнув 40-й стадии. Воздействие 1 нг/мл ТГ ускоряло метаморфоз, но на выживаемости животных не отразилось. Содержание личинок в растворе тиомочевины замедляло онтогенез и подавляло метаморфоз, в результате чего внешнее соматическое развитие дальше 42 стадии не шло, и даже животные в возрасте 5–12 мес. сохраняли черты личиночной организации.

Краниогенез изменялся при изменении гормонального уровня, на фоне которого проходило развитие личинок. При этом окостенения различались по их реакции на изменение ТГ-уровня (табл. 1).

Таблица 1. Последовательность и время (стадии, ст. и дни после вылупления, дпв) появления костей черепа у личинок S. keyserlingi в условиях нормального, повышенного и пониженного уровня ТГ

Table 1. Sequence and timing (Stages, st and days posthatching, dph) of bone appearance in S. keyserlingi larvae under normal, high- and low TH-conditions

Кости черепа	Нормальное развитие черепа		Варианты экспериментов		
	2001	2000	1 нг/мл ТГ	10 нг/мл ТГ	0,02% тиомочевины
coronoideum	33	33	34	34	32
dentale	33	33	34	34	33
palatinum	34	34	34	34	32
praemaxillare	34	33	34	34	34
vomer	34	34	34	34	33
parasphenoideum	35	35	35	35	35
pterygoideum	35	35	35	35	35
squamosum	35	35	35	35	35
angulare	35	35	36	35	35
frontale	35	35	36	36	35
goniale	36	36	36	35	35
parietale	36	35	36	36	35
quadrato-jugale	38	38	37	36	38
nasale	39	39	37	37	40
exoccipitale	40	40	38	39	41
maxillare	40	40	38	38	41
postrostrale	40ст.	40	38	38	41
prooticum	41	41	39	39	42
praefrontale	41	41	39	39	42
orbitosphenoideum	43	42	40	не появляется	57 дпв
septomaxillare	44 (46 дпв)	42 (48 дпв)	39 (24 дпв)	39 (24 дпв)	54 дпв
lacrymale	44 (46 дпв)	43 (48 дпв)	39 (28 дпв)	39 (26 дпв)	54 дпв
quadratum	45 (48 дпв)	43 (47 дпв)	40 (29 дпв)	не появляется	46 дпв

Окостенения, возникающие на начальных стадиях развития черепа (в ранне-личиночный период развития, 33-36-я стадии), появляются практически в одно и то же время, на сходных стадиях личиночного развития и в одинаковой последовательности независимо от того, на фоне какого гормонального уровня содержатся личинки. На более поздних стадиях, начиная с 37-38-й, проявляются различия во времени появления окостенений в зависимости от уровня гормона. У личинок, содержащихся в условиях повышенного гормонального уровня (1 и 10 нг/мл ТГ), наблюдается ускоренное (относительно общего соматического развития) появление краниальных окостенений. Дефицит ТГ (пониженный уровень гормона) вызывает задержку появления костей. При этом изменения во времени появления ранних костей средне-личиночного периода (*nasale*, *exoccipitale*, *maxillare*) незначительны и усиливаются при переходе к более поздним (*prooticum*, *praefrontale*). Наибольшую реакцию на изменение гормонального уровня проявляют *septomaxillare* и *lacrymale* - покровные окостенения, в норме появляющиеся в самом конце поздне-личиночного периода, непосредственно перед метаморфозом.

Таким образом, чем позднее в развитии личинки появляется окостенение, тем сильнее сказываются на времени его появления изменения уровня ТГ.

Сходная тенденция наблюдается на уровне морфогенеза отдельных окостенений. Время появления основной порции *praemaxillare*, самого раннего (по времени возникновения) отдела кости, появляющегося вскоре после выхода из икры, не меняется при изменении гормонального уровня, тогда как время возникновения небных отростков, растущих по направлению к сошнику и формирующихся во время метаморфоза, сильно варьирует в зависимости от уровня ТГ. Так, если в нормальных условиях небные отростки *praemaxillare* возникают на 45-й стадии (50 дпв), то в условиях повышенной концентрации ТГ (при воздействии 1 нг/мл ТГ) – на 40-й стадии (35 дпв). Сошник появляется в одно и то же время (33-34-я стадия) при любых режимах содержания личинок, однако более позднее событие – формирование его передних выростов – происходит в разное время в зависимости от уровня ТГ. Так, в нормальных условиях они появляются, начиная с 39-й стадии, при воздействии 1 нг/мл ТГ – с 37-й стадии, под влиянием 10 нг/мл ТГ – с 36-й стадии, а в условиях пониженного уровня ТГ – не ранее 42 стадии (с 57 дпв). Таким образом, в пределах одной и той же кости ее разные участки по-разному реагируют на изменения уровня ТГ, причем степень реакции зависит от времени формирования соответствующих участков – она минимальна для ранних (по времени появления) участков и возрастает по мере перехода к более поздним.

Более того, даже в пределах одного участка кости разные онтогенетические события могут демонстрировать разную реакцию на изменение уровня ТГ. Так, восходящий отросток *praemaxillare* появляется в одно и то же время независимо от уровня гормона, на фоне которого развиваются личинки. Однако дальнейшие его изменения, в частности рост, зависят от уровня гормона. Темпы роста отростка ускоряются под действием высоких доз ТГ и замедляются при ТГ-дефиците. В результате, каудальная вершина отростка достигает задней границы *naso-postrostrale* на 37-й стадии при содержании личинок в 1 нг/мл ТГ и не ранее 41-й стадии (с 50 дпв) при выращивании в условиях пониженного уровня ТГ. (Для сравнения - при развитии личинок в нормальных условиях это происходит, начиная с 41-й стадии,

с 35 дпв.). В зависимости от уровня гормона изменяются темпы роста восходящих отростков праемахиллягия и в медиальном направлении – навстречу друг к другу, а также скорость разрастания основной порции кости в каудальном направлении – навстречу maxillare.

Значительные изменения темпов роста в зависимости от уровня ТГ демонстрирует каудальный отросток maxillare, растущий назад, в сторону глазницы.

Наибольшие изменения временных параметров в зависимости от уровня ТГ характерны для метаморфных преобразований черепа (табл. 2).

Таблица 2. Время (стадии, дни после вылупления) метаморфных преобразований черепа *S. keyserlingi*

Table 2. Timing (stages, days posthatching) of metamorphic remodeling in *S. keyserlingi*

Метаморфные преобразования	Нормальное развитие черепа	Варианты экспериментов		
		1 нг/мл ТГ	10 нг/мл ТГ	тиомочевина 0,02%
начало резорбции vomer	38-39	37	36	39
начало резорбции palatinum	38-39	37	36	39
начало резорбции coronoideum	38-39	37	36	39
преобразования vomer	42 (42 дпв)	38 (19 дпв)	36 (15 дпв)	54 дпв
расщепление palato- pterygoideum	42-43 (59 дпв)	39-40 (28 дпв)	37-38 (20 дпв)	не происходит
полная резорбция palatinum	45 (63 дпв)	44 дпв	26 дпв	не происходит
полная резорбция coronoideum	45 (63 дпв)	50 дпв	26 дпв	не происходит

Согласно полученным данным, начальные этапы метаморфных преобразований, в частности, резорбция vomer, palatinum и coronoideum, в норме начинающаяся на 38-39-й стадиях, ускоряются при воздействии высоких доз ТГ, но не реагируют на ТГ-дефицит. Следующие этапы, в частности, формирование отростков у vomer ускоряются под действием высоких доз ТГ и замедляются при ТГ-дефиците. Конечные этапы, в частности, расщепление palato-pterygoideum на небную и птеригоидную порции с последующей полной резорбцией palatinum, сильно ускоряются при содержании личинок в условиях повышенного гормонального фона и не происходят при ТГ-дефиците.

Изменение времени начала кальцинации костей при изменении гормонального уровня приводит к изменению порядка их появления. Так, на поздне-личиночных стадиях при нормальных условиях развития окостенения возникают в следующем порядке: stapes → orbitosphenoideum → lacrymale и septomaxillare → quadratum. В условиях повышенного уровня ТГ окостенения, в норме появляющиеся последними, оказываются первыми: septomaxillare, lacrymale и quadratum → orbitosphenoideum → stapes. В условиях ТГ-дефицита первой появляется квадратная кость: quadratum → stapes → orbitosphenoideum и lacrymale → septomaxillare.

Ускоренный рост и более интенсивная кальцинация, вызванные воздействием высоких доз ТГ, приводят к слиянию соседних костей. Так, для личинок, выращенных в условиях высокого гормонального уровня, характерно срастание maxillare с

praemaxillare и vomer с palato-pterygoideum (срастание vomer с palato-pterygoideum наблюдалось и у некоторых личинок, развивавшихся в нормальных условиях).

Замедленные рост и кальцинация, вызванные ТГ-дефицитом, напротив, замедляют процесс слияния костей, в норме участвующих в формировании сложных по происхождению окостенений. Так, при нормальном развитии nasale и postrostrale появляются почти одновременно (ст. 38 – 39) и очень быстро срастаются с образованием на 39-40-й стадии единой naso-postrostrale. У личинок, выращенных на фоне высокого гормонального уровня, срастание происходит на 38-39-й стадии, тогда как у животных, развивавшихся в условиях ТГ-дефицита, самое раннее появление единой naso-postrostrale отмечено у животного на 40-й стадии развития, при этом даже не все личинки 42-й стадии (на которой останавливается соматическое развитие углозуба при содержании в растворе тиомочевины) имели nasale и postrostrale в виде единого окостенения. Как следствие, **nasale и postrostrale у них дольше сохраняют самостоятельность и дольше представлены как независимые окостенения.**

Развитие костного черепа *Pleurodeles waltl*

При исследовании развития костей черепа у испанского тритона при нормальных условиях были выявлены следующие закономерности. При вылуплении личинки лишены костей черепа. Первыми начинают кальцинироваться кости, несущие зубы (**coronoideum, dentale, vomer, palatinum**), **через 6-7 дней после вылупления, когда ротовое отверстие уже прорвано** (36-я стадия; 13 дпо). Затем появляются praemaxillare в верхней челюсти, parasphenoideum (37-я стадия) в основании черепа и squamosum (37-я стадия) в щечной области. Как продолжение небной кости появляется pterygoideum (37-я стадия) в небной области черепа, angulare (37-я стадии) – на нижней челюсти. Несколько позднее в крыше черепа появляются frontale (38-39-я стадия) и parietale (41-я стадия). Затем происходит постепенное замещение хряща в слуховой капсуле и нейрокрании при формировании соответственно эндохондральных окостенений: exoccipitale (44-я стадия, 31 дпо), orbitosphenoideum (54-я стадия, 43 дпо) и prooticum (54-я стадия, 45 дпо). Quadrato-jugale формируется на 50-51-й стадии (37 дпо). Позже появляются несущая зубы maxillare (54-я стадия, 51 дпо), ассоциированные с носовой капсулой nasale (54-я стадия, 51 дпо) и praefrontale (54-я стадия, 51 дпо). Завершается краниогенез метаморфными преобразованиями. Личиночный сошник постепенно резорбируется, начиная с 47-й стадии, и замещается definitivo – массивным образованием с направленными вперед выростами, контактирующими с костями верхней челюсти и с каудальным отростком, тянущимся вдоль латерального края парасфеноида (54-55-я стадия) и несущим ряд зубов. Palato-pterygoideum расщепляется на небную и птеригондную порции (55-я стадия, 61 дпо) с последующей полной резорбцией небной. Параллельно этим событиям постепенно редуцируется короноид (начиная с 47-й стадии) – вплоть до полной резорбции (55-я стадия; 71 дпо). Дальнейшие изменения в черепе ограничиваются появлением articulare в нижней челюсти, ростом костей и развитием скульптуры на некоторых покровных костях черепа.

Скорость развития *P. waltl* в целом и скорость развития его черепа варьировали в зависимости от экспериментальных условий, в которых развивались животные. Содержание личинок в гормоне различных концентраций в разной степени ускорило развитие. Содержание в растворе 4 и 10 нг/мл T_3 ускоряло развитие настоль-

ко, что животные начинали метаморфоз (в частности, утрачивали жабры) еще на ранне-личиночной стадии и умирали, не достигнув 55-й стадии развития. При 1 и 2 нг/мл животные метаморфизировали раньше, чем при нормальных условиях, но на выживаемости это не отразилось. Скорость личиночного развития при содержании в гойтрогене – тиомочевине – замедлялась, наружное соматическое развитие останавливалось на 54-й стадии, метаморфоз не завершался и даже у животных в возрасте более двух лет сохранялись наружные жабры, дорсальный и хвостовой плавники, личиночное строение небной области черепа.

Вне зависимости от экспериментальных условий эмбрионы и личинки на стадии вылупления краниальных окостенений не имели. В различных экспериментальных условиях кости, возникающие на ранне-личиночных стадиях (*coronoideum*, *palatinum*, *vomer*, *dentale*, *squamosum*, *praemaxillare*, *parasphenoideum*, *pterygoideum*, *angulare*), появлялись практически в одно и то же время и на одних и тех же стадиях (35-37-й стадии) (табл. 3). Однако при повышенной концентрации ТГ наблюдались более интенсивные рост и кальцинация костей. Кости, возникающие в средне-личиночный период (39-50-й стадии), по-разному реагировали на изменение ТГ-уровня. Время появления ранних окостенений этого периода (*frontale* и *parietale*) практически не изменялось при изменении уровня ТГ. Появление более поздних окостенений (*exoccipitale* и *quadrato-jugale*) запаздывало по сравнению с нормой при ТГ-дефиците и ускорялось (пропорционально дозе ТГ) при воздействии высоких доз гормона. Все окостенения, появляющиеся на поздних стадиях (54-55-й стадии), реагировали на изменение уровня ТГ изменением времени своего появления.

Сильнее всего реагировали на изменение ТГ-уровня три покровных окостенения поздне-личиночного периода: *maxillare*, *nasale*, *praefrontale*. Их появление резко ускорялось (пропорционально уровню ТГ) при воздействии экзогенного гормона и замедлялось при развитии личинок в условиях ТГ-дефицита (табл. 4). При этом в условиях ТГ-дефицита у многих личинок даже в возрасте одного года и старше указанные кости отсутствовали, если же они присутствовали – то были в рудиментарном состоянии и часто только на одной стороне черепа. Так, у *maxillare* развивался только восходящий отросток кости, тогда как каудальный отросток и зубная (основная) порция кости отсутствовали (хотя на месте последней в соединительной ткани формировались зубы). У подавляющего большинства личинок отсутствовала *nasale*. У остальных в области носовой капсулы, в норме занимаемой *nasale*, появлялось несколько (до четырех) окостенений. Количество и топография этих окостенений варьировали. Они или располагались на крыше носовой капсулы латеральнее восходящего отростка *praemaxillare*, или были представлены крупным окостенением, налегающим на этот отросток, и одним или несколькими более мелкими окостенениями, располагавшимися латеральнее отростка на хрящевой крыше обонятельной капсулы. (В норме *nasale* располагается над восходящим отростком *praemaxillare* и налегает на носовую капсулу.)

Наибольшую реакцию на изменение уровня ТГ демонстрировали метаморфные преобразования черепа (табл. 4). Они ускорялись при воздействии высоких доз ТГ и замедлялись при ТГ-дефиците. При этом более ранние процессы (начало резорбции *coronoideum*, *vomer* и небной порции *palato-pterygoideum*) реагировали значительно слабее более поздних (преобразование сошника, расщепление *palato-pterygoideum*,

полная резорбция *coronoideum* и *palatinum*). У особей, выращенных в условиях ТГ-дефицита, даже в возрасте года и старше, последние процессы оказывались незавершенными. *Coronoideum* и *palatinum* сохранялись. Не происходило расщепления *palato-pterygoideum* на небную и птеригоидную порции. Хотя озубление на сошнике стало однорядным, *vomer* сохранил черты скорее личиночной кости, чем постметаморфной – так, его каудальный отросток не сформировался.

Таблица 3. Последовательность и время (стадии, ст. и дни после оплодотворения, дпо) появления костей черепа у личинок P.waltl в условиях нормального, повышенного и пониженного уровня тиреоидного гормона

Table 3. Sequence and timing (Stages, st and days post fertilization, dpf) of bone appearance in P.waltl larvae under normal, high- and low TH-conditions

Последовательность появления костей черепа	Нормальное развитие черепа	Варианты экспериментов				
		1 нг/мл ТГ	2 нг/мл ТГ	4 нг/мл ТГ	10 нг/мл ТГ	0,02% тиомочевины
<i>coronoideum</i>	36	36	36	36	36	36
<i>palatinum</i>	36	36	36	36	36	36
<i>vomer</i>	36	36	36	36	36	36
<i>dentale</i>	36	36	36	36	36	36
<i>squamosum</i>	37	37	37	37	37	37
<i>praemaxillare</i>	37	37	37	37	37	37
<i>parasphenoideum</i>	37	37	37	37	37	37
<i>pterygoideum</i>	37	37	37	37	37	37
<i>angulare</i>	37	37	37	37	37	37
<i>frontale</i>	38-39	39	38	37	38-39	39
<i>parietale</i>	41 (22 дпо)	41 (22 дпо)	39 (20 дпо)	40 (23 дпо)	40 (20 дпо)	41 (21 дпо)
<i>exoccipitale</i>	44 (31 дпо)	44 (30 дпо)	43 (30 дпо)	40 (23 дпо)	гибель личинок	50 (35 дпо)
<i>quadrato-jugale</i>	50-51 (37 дпо)	48 (35 дпо)	43 (30 дпо)	гибель личинок		52 (39 дпо)
<i>orbitosphenoideum</i>	54 (43 дпо)	50 (39 дпо)	43 (30 дпо)			53-54 (51 дпо)
<i>prooticum</i>	54 (45 дпо)	55 (50 дпо)	52 (45 дпо)			53-54 (51 дпо)
<i>maxillare</i>	54-55 (51 дпо)	43 (29 дпо)	42 (26 дпо)			54 (64 дпо)
<i>nasale</i>	54-55 (51 дпо)	50 (39 дпо)	43 (30 дпо)			54
<i>praefrontale</i>	54-55 (51 дпо)	51-52 (42 дпо)	46-47 (32 дпо)			54
<i>quadratum</i>	54-55	51-52 (39 дпо)				54 (64 дпо)
<i>thyroideum</i>	54-55 (51 дпо)	51-52 (39 дпо)	53 (45 дпо)			54 (51 дпо)

При содержании личинок в условиях пониженной температуры резко замедлялось эмбриональное и личиночное развитие - так, животные достигали 38-й стадии на 28 дпо, вместо 18 дпо при нормальном развитии. Замедлялось появление краниальных окостенений: например, *frontale* и *praefrontale* появлялись на 23 и 29 дпо вместо 13 и 18 дпо, соответственно. В результате у личинок, содержащихся при пониженной температуре под действием высоких доз ТГ, увеличивалась продолжительность экспозиции гормона и временного интервала, в течение которого

окастения могли «среагировать» на ТГ. Несмотря на более позднее (по сравнению с нормой) появление, все окастения ранне-личиночного периода возникали практически на тех же стадиях и в той же последовательности, что и при нормальном развитии личинок (табл. 5).

При развитии личинок в растворе амиодарона время появления и стадии, на которых появляются окастения ранне-личиночного периода развития, не изменяется по сравнению с нормой, но задерживается появление двух окастений средне-личиночного периода (exoccipitale и quadrato-jugale) и всех окастений, возникающих в поздне-личиночный период (табл. 6).

Таблица 4. Время появления (дпо, стадии) покровных окастений поздне-личиночного периода развития и метаморфных преобразований у *P.waltl*

Table 4. Timing (dph, st) of dermal bones appearance in late-larval period and of metamorphic remodeling of *P.waltl*

Преобразование черепа	Нормальное развитие	Варианты эксперимента		
		1 нг/мл ТГ	2 нг/мл ТГ	Тиомочевина 0,02%
maxillare	51 дпо	29 дпо	26 дпо.	64 дпо (восходящий отросток)
nasale	51 дпо	39 дпо	30 дпо	119 дпо
praefrontale	51 дпо	42 дпо	32 дпо	65 дпо.
начало резорбции coronoideum	29 дпо (42 ст.)	29 дпо (41 ст.)	20 дпо (39 ст.)	30 дпо (44 ст.)
начало резорбции palatinum	29 дпо (42 ст.)	29 дпо (41 ст.)	20 дпо (39 ст.)	35 дпо (46 ст.)
расщепление palatopterygoideum	70 дпо	35 дпо	36 дпо	Не происходит
полная резорбция coronoideum	71 дпо	66 дпо	45 дпо	Не происходит
полная резорбция palatinum	72 дпо	66 дпо	45 дпо	Не происходит

Таблица 5. Последовательность и время (стадии) появления костей черепа *P. waltl* при развитии в условиях пониженной температуры и различной концентрации ТГ

Table 5. Sequence and timing (stage) of cranial bones appearance in *P. waltl* under low temperature and different TH-concentrations

Кости черепа	Нормальное развитие черепа (t=13°C)	Варианты эксперимента	
		10 нг/мл ТГ	50 нг/мл ТГ
coronoideum	36	36	35
palatinum	36	36	35
vomer	36	36	35
dentale	36-37	36-37	35
squamosum	36-37	37	36
praemaxillare	37	37	37
parasphenoideum	37	37	37
pterygoideum	37-38	37	37
angulare	38	37	37
frontale	38	37	38

Таблица 6. Последовательность и время (стадии и дпо) появления костей черепа *P. waltl* при развитии под действием амиодарона

Table 6. Sequence and timing (stage, dph) of cranial bones appearance *P. waltl* under amiodarone conditions

Кости черепа	Нормальное развитие	Варианты эксперимента	
		амиодарон 100 нг/мл	амиодарон 1000нг/мл
coronoideum	36		36
palatinum	36		36
vomer	36		36
dentale	36		36
squamosum	37		36-37
praemaxillare	37		36-37
parasphenoideum	37		37
pterygoideum	37		37
angulare	37		37
frontale	38-39		38-39
parietale	41		41
exoccipitale	44		46
quadrato-jugale	50-51		52
orbitosphenoideum	54 (45 дпо)	54 (69 дпо)	конец серии
prooticum	54 (45 дпо)	54 (73 дпо)	
maxillare	54-55 (51 дпо)	54 (69 дпо)	
nasale	54-55 (51 дпо)	54 (73 дпо)	
prae frontale	54-55 (51 дпо)	54 (73 дпо)	

Метаморфные преобразования у животных, развивавшихся под воздействием амиодарона, происходят позже, чем при нормальных условиях. Преобразования vomer (формирование каудального и латерального отростков, замещение многорядного личиночного озубления однорядным и т. д.) и полная резорбция palatinum запаздывают почти на две недели, а резорбция coronoideum – на три недели.

Таким образом, при всех экспериментальных условиях изменения в активности тиреоидной оси (изменение уровня гормона под действием ТГ или гойтрогена, изменение уровня гормона и чувствительности к нему под действием амиодарона) практически не сказывались на времени появления ранних окостенений, но вызывали изменения во времени появления более поздних. Реакция на изменения усиливалась по мере приближения к метаморфозу.

Сходная тенденция прослеживается в развитии отдельных костей. Например, как у *P. waltl*, временные параметры ранних стадий развития сошника не изменялись при изменениях уровня ТГ, а его поздние, метаморфные преобразования, тормозились и ускорялись при понижении и повышении уровня ТГ, на фоне которого протекало развитие. Время появления frontale (38-39-я стадия) неизменно во всех экспериментальных условиях, однако появление его предглазничного отростка, в норме возникающего на 54-й стадии, ускорилось под действием ТГ (48-я стадия) и

замедлялось в условиях ТГ-дефицита. Другой отросток *frontale*, тянущийся к *squamosum* и впоследствии участвующий в образовании «скуловой дуги», в норме появляется на 54-й стадии, его появление ускорено у личинок, содержащихся на фоне повышенного уровня ТГ (53-я и 48-я стадия – соответственно при 1 нг/мл и 2 нг/мл) и замедлено у личинок в условиях ТГ-дефицита.

Поскольку разные кости черепа по-разному реагируют на воздействие ТГ, порядок появления костей менялся в зависимости от экспериментальных условий. Так, в нормальных условиях кости появлялись в следующем порядке: *exoccipitale* → *quadrato-jugale* → *orbitosphenoideum* → *prooticum* → *maxillare* → *nasale* → *praefrontale* → *quadratum*. При развитии животных на фоне повышенного уровня ТГ (1 нг/мл): *exoccipitale* → *maxillare* → *quadrato-jugale* → *nasale* и *orbitosphenoideum* → *praefrontale*, *quadratum* → *prooticum*. При повышении уровня гормона до 2 нг/мл: *maxillare* → *exoccipitale*, *nasale*, *orbitosphenoideum*, *quadrato-jugale* → *praefrontale* → *quadratum*, *prooticum*. При содержании в тиомочевине (0,02%): *exoccipitale* → *quadrato-jugale* → *orbitosphenoideum* → *prooticum* → *quadratum* → *praefrontale* → *nasale* → *maxillare*.

Более того, и в пределах одного окостенения последовательность морфогенетических процессов могла изменяться в зависимости от уровня ТГ. Так, в норме при развитии *maxillare* первой появляется основная (несущая зубы) порция кости, от нее вверх сразу же начинает расти восходящий отросток, а тянущийся назад каудальный отросток формируется гораздо позже. При воздействии высоких доз ТГ каудальный отросток начинал развиваться сразу же после появления основной порции кости. При содержании в тиомочевине ни озубленная порция кости, ни каудальный отросток не формировались, и возникал только восходящий отросток *maxillare*.

Обсуждение

Впервые участие ТГ в развитии черепа хвостатых амфибий было выявлено при исследовании развития неотенических форм *Urodela*, у которых отсутствует переход во взрослое состояние, а именно не происходят метаморфные преобразования черепа и не формируются некоторые окостенения, появляющиеся на поздне-личиночных стадиях. Р.Келлер (Keller, 1946) показал, что у *Ambystoma mexicanum* Shaw, 1789 воздействие экзогенного ТГ индуцирует перестройку *vomer*, формирование заднего отростка *maxillare*, резорбцию небной порции *palato-pterygoideum* и *coronoideum*. В норме такие преобразования не характерны для этого вида. Схожие результаты были получены Х.Данди (Dundee, 1962) при воздействии ТГ на неотенических саламандр рода *Haideotriton* (сем. *Plethodontidae*). Появление поздне-личиночных окостенений (*maxillare* и *septomaxillare*) при повышенном уровне ТГ было зафиксировано у *Typhlomolge sp.* и *Gyrinophilus pallescens* McCrady, 1954 (сем. *Plethodontidae*), в норме их не имеющих (Dundee, 1957).

Позднее было показано, что и у метаморфизирующих видов, имеющих типичное личиночное развитие и завершающих метаморфоз (*Eurycea bislineata* Green, 1818 сем. *Plethodontidae* и *T. vulgaris*, сем. *Salamandridae*), ТГ ускоряет появление поздне-личиночных окостенений и метаморфные преобразования черепа (Rose, 1995; Smirnov, Vassilieva, 2003). Экспериментальное понижение уровня ТГ у *T. vulgaris* и *A. mexicanum* вызывало замедление развития и даже утрату поздне-личиночных окостенений (Smirnov, Vassilieva, 2003, 2005).

Проведенное нами исследование показало, что для *S. keyserlingi* и *P. waltl* также характерны ускоренное появление окостенений поздне-личиночных стадий и метаморфное преобразование черепа при повышении уровня ТГ. Понижение уровня ТГ приводило к замедлению появления окостенений, недоразвитию и утрате некоторых из них. У *S. keyserlingi* замедляется появление septomaxillare и lacrymale; у *P. waltl* задерживаются в появлении praefrontale, nasale и maxillare. При этом maxillare развивается не полностью, утрачивается озубленная порция кости; nasale появляется не у всех тритонов и в разных количествах. У *T. vulgaris* при ТГ-дефиците не формируются nasale и praefrontale, а также предглазничный отросток frontale и небный отросток praemaxillare, не образуется каудальный отросток maxillare.

Следовательно, изменение уровня ТГ влияет на поздний краниогенез всех исследованных к настоящему времени видов хвостатых амфибий.

О влиянии ТГ на развитие окостенений, появляющихся на более ранних стадиях онтогенеза, известно гораздо меньше. Показано, что у *T. vulgaris* окостенения средне-личиночного периода (exoccipitale, orbitosphenoideum, quadratum, prooticum) или не проявляют реакции на ТГ-дефицит (exoccipitale и quadratum) или слабо реагируют на него (orbitosphenoideum и prooticum). При повышении уровня ТГ ускоряется появление orbitosphenoideum и quadratum, но не изменяется время появления exoccipitale и prooticum (Smirnov, Vassilieva 2003). Подобная же реакция на изменение уровня ТГ была выявлена у костей средне-личиночного периода развития у *A. mexicanum* (Smirnov, Vassilieva, 2005). Проведенное нами исследование показало, что у *S. keyserlingi* появление всех окостенений средне-личиночных стадий немного ускоряется под действием ТГ, а появление четырех окостенений (nasale, postrostrale, prooticum и praefrontale) замедляется при ТГ-дефиците. У *P. waltl* все окостенения средне-личиночного периода реагируют на повышение и понижение уровня ТГ соответственно ускорением или замедлением сроков появления. У обоих видов реакция на изменение уровня ТГ усиливается при переходе к более поздним окостенениям.

Таким образом, у всех исследованных видов, принадлежащих трем семействам Urodela, кости средне-личиночного периода реагируют на изменение уровня ТГ.

Проведенные ранее исследования показали, что у *T. vulgaris* и *A. mexicanum* при изменении уровня ТГ под воздействием экзогенного ТГ или гойтрогена сроки появления костей ранне-личиночного периода развития не изменяются (Smirnov, Vassilieva, 2003, 2005). Сходные результаты получены нами при исследовании раннего краниогенеза у *S. keyserlingi* и *P. waltl*. Однако методика проведения экспериментов не исключала того, что на результаты могли оказать влияние недостаточная продолжительность экспозиции гормона (из-за быстрого появления ранних окостенений черепа) или влияние материнского ТГ, уровень которого гойтрогеном не понижается.

Проведенные нами эксперименты показали, что у *P. waltl* ни увеличение продолжительности воздействия экзогенным ТГ (при замедлении онтогенеза понижением температуры содержания), ни снижение чувствительности к ТГ (блокированием ТГ-рецепторов амиодароном) не сказывались на времени (стадии) и порядке появления окостенений ранне-личиночного периода развития. Соответственно можно заключить, что у хвостатых амфибий время и последовательность появления ранних окостенений черепа не меняются при изменении уровня ТГ.

Изменение сроков появления, темпов роста и скорости морфологической дифференцировки костей в зависимости от уровня гормона указывает на то, что развитие краниальных окостенений зависит от ТГ. Очевидно, чем сильнее реакция кости на изменение уровня ТГ, тем сильнее ее ТГ-зависимость. У всех исследованных видов кости черепа различаются по степени ТГ-зависимости. Наиболее ранние этапы краниогенеза практически не зависят от ТГ, зависимость от ТГ возрастает по мере приближения к метаморфозу и метаморфные преобразования черепа большей частью облигатно индуцируются ТГ, а постметаморфные изменения черепа оказываются в целом ТГ-независимыми. Тенденция к усилению зависимости от ТГ по мере перехода к поздним стадиям развития прослеживается и на отдельных окостенениях. Например, у всех исследованных видов ранние стадии развития сошника не зависят от уровня ТГ (появляются на тех же стадиях онтогенеза, что и у личинок, развивающихся в нормальных условиях.). Следующие этапы – рост и резорбция – ускоряются у *T. vulgaris* и *P. waltl* при высоких дозах ТГ и замедляются при дефиците ТГ, а метаморфные преобразования сошника - индуцируются ТГ (рис. 1, а, б). Время появления frontale у всех видов не изменяется при изменении уровня ТГ, тогда как предглазничный отросток этой кости у *P. waltl* развивается с задержкой при ТГ дефиците, а у *T. vulgaris* не развивается вовсе.

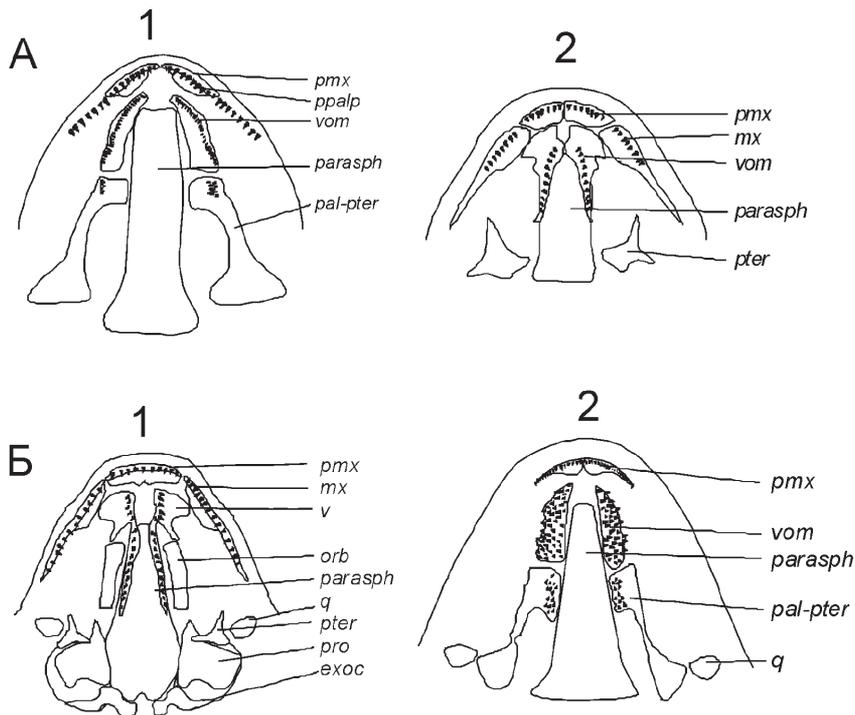


Рис. 1. А. Преобразование небной области *P. waltl* под действием гойтрогена и при нормальных условиях: (1) тиомочевина 0,02%; (2) нормальные условия. Б. Преобразование небной области *T. vulgaris* под действием ТГ и гойтрогена: (1) тиреоидный гормон (1 нг/мл); (2) тиомочевина 0,02%

Fig. 1. A. Palatal remodeling of *P. waltl* under goitrogen and normal conditions: (1) thiourea 0,02%; (2) normal conditions. B. Palatal remodeling of *T. vulgaris* under TH and goitrogen conditions: (1) thyroid hormone (1 ng/ml); (2) thiourea 0,02% (exoc – exoccipitale; mx – maxillare; orb – orbitosphenoideum; pal-pter – palatopterygoideum; parasph – parasphenoideum; pmx – praemaxillare; pro – prooticum; pter – pterygoideum; q – quadratum; vom – vomer)

Соответственно в онтогенезе хвостатых амфибий изменяется роль тиреоидных гормонов в регуляции развития черепа: она незначительна в раннем краниогенезе, возрастает по мере приближения личинок к метаморфозу, максимальна во время метаморфоза и вновь идет на убыль после его завершения.

На основе синтеза полученных результатов и литературных данных нам удалось в онтогенезе хвостатых амфибий проследить динамику изменений механизмов, принимающих участие в регуляции развития черепа. Так, у *S. keyserlingi* самый ранний этап в развитии праеmaxillare – формирование основания кости (предшественника озубленной порции кости) - индуцируется хрящом рога трабекул (Лебедекина, 1985). Следующий этап - появление ее восходящего отростка - индуцируется обонятельным мешком (Лебедекина, 1985). Оба этапа не зависят от ТГ. Затем следует разрастание кости - процесс, скорость и интенсивность которого зависят от уровня ТГ. Завершающий этап - формирование небных отростков - индуцируется ТГ. Сходная картина наблюдается у *P. waltl* в процессе развития праеmaxillare: ранний этап ее морфогенеза, возникновение восходящего отростка, индуцируется обонятельной плакодой (Devillers, Corsin, 1968), ТГ влияния на него не оказывает. Следующий этап – рост – ускоряется и замедляется в зависимости от уровня ТГ. Завершающий этап – образование небного отростка – индуцируется ТГ.

Приведенные данные указывают на то, что в онтогенезе хвостатых амфибий даже на уровне одного окостенения роль ТГ как фактора, принимающего участие в регуляции краниогенеза, возрастает: элементы кости, появление которых не зависит от ТГ, по мере перехода к более поздним стадиям своего развития постепенно «падают» в индукционную зависимость от ТГ. Если на ранних этапах их морфогенеза превалируют межтканевые взаимодействия как механизм морфогенетической индукции, то в ходе морфогенеза они постепенно заменяются эндокринной индукцией – с ТГ в качестве индуктора.

Подобная же тенденция прослеживается на уровне развития черепа в целом. У *S. keyserlingi* появление праеmaxillare, возникающей в ранне-личиночный период развития (ст. 34-я), индуцируется хрящом рога трабекул (Лебедекина, 1985), при этом ТГ, по нашим данным, не влияет на время появления этой кости. Появление более позднего окостенения, nasale, индуцируется обонятельным мешком (Лебедекина, 1985), но высокие дозы ТГ и его дефицит соответственно слегка ускоряют и замедляют появление этой кости. Появление lacrymale, возникающей в поздне-личиночный период развития, индуцируется слезно-носовым протоком (Медведева, 1975), но изменение уровня ТГ серьезно сказывается на времени ее появления. Наконец, время появления и степень развития septomaxillare сильно зависят от уровня ТГ, тогда как участие слезно-носового протока в регуляции ее морфогенеза ограничивается влиянием на форму кости (Медведева, 1975).

У *P. waltl* появление ранних окостенений, vomer и palatinum, индуцируется хрящом трабекулы, а coronoideum и dentale – меккелевым хрящом (Cassin, Capuron, 1979); время появления этих костей не зависит от ТГ. Появление nasale и praefrontale, возникающих в поздне-личиночный период развития, индуцируется обонятельным мешком (Corsin, 1967; Devillers, Corsin, 1968), но время их появления и степень развития сильно зависят от уровня ТГ.

Приведенные данные указывают на то, что в онтогенезе хвостатых амфибий роль ТГ как фактора, принимающего участие в регуляции краниогенеза, возрастает: появление ранних окостенений не зависит от ТГ, но эта зависимость возникает

и усиливается по мере перехода к более поздним стадиям краниогенеза. Если на ранних этапах краниогенеза превалирует морфогенетическая индукционная зависимость на основе межтканевых взаимодействий, когда появление кости индуцируется какой-либо структурой (хрящом, слезно-носовым протоком, обонятельной и слуховой плакодами и т. д.), то в ходе морфогенеза к ней подключается и постепенно ее заменяет эндокринная индукция – с ТГ в качестве индуктора.

Изменение уровня ТГ у всех исследованных видов влияет на скорость развития краниальных элементов и на время их появления, что приводит к изменению порядка появления костей. Таким образом, последовательность появления костей сильно зависит от уровня ТГ. Встречающиеся индивидуальные отклонения от обычной для вида последовательности появления костей, возможно, являются следствием индивидуальной изменчивости в активности щитовидной железы, часто обнаруживаемой у хвостатых амфибий (Rosenkilde, 1985; Alberch et al., 1986).

В ходе эксперимента было выявлено, что повышение уровня ТГ ускоряет рост костей и процесс их кальцинации, что часто приводит к срастанию близлежащих окостенений. Так, у *P. waltl* и *S. keyserlingi* vomer срастается с palato-pterygoideum с образованием сложного комплекса vomero-palato-pterygoideum (рис. 2). У *S. keyserlingi* maxillare часто срастается с praemaxillare под действием высоких доз экзогенного гормона. Срастания костей были замечены также у *T. vulgaris* под действием повышенного уровня ТГ (Smirnov, Vassilieva, 2003). Таким образом, повышение уровня ТГ может приводить к уменьшению количества отдельных окостенений в дефинитивном черепе. Понижение уровня ТГ приводило к замедлению роста костей и замедляло срастание закладок, участвующих в формировании кости. Как следствие, увеличивалось количество краниальных элементов в результате самостоятельной кальцинации отдельных закладок кости (например, nasale у *P. waltl* - рис. 3). С другой стороны, дефицит ТГ может приводить к утрате ТГ-зависимых краниальных окостенений. Таким образом, искусственное изменение темпов развития при изменении уровня ТГ приводит к изменению дефинитивной морфологии черепа.

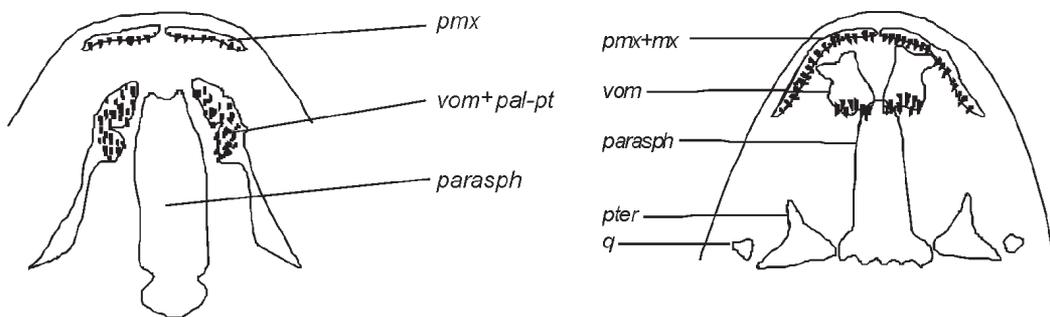


Рис. 2. Срастание vomer с palatinum и praemaxillare с maxillare у *S. keyserlingi* в условиях повышенного уровня тиреоидного гормона (1 нг/мл)

Fig. 2. Vomer and palatinum, praemaxillare and maxillare fusion in *S. keyserlingi* skull under high TH conditions (1 ng/ml) (parasph – parasphenoideum; pmx – praemaxillare; pmx + mx – praemaxillo-maxillare; q – quadratum; vom - vomer; vom + pal-pt – vomero-palato-pterygoideum.)

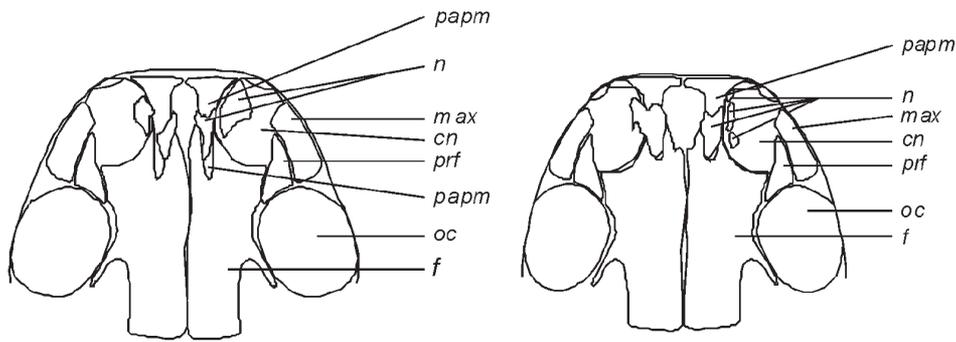


Рис. 3. Формирование нескольких окостенений nasale у *P.waltl* в условиях ТГ-дефицита

Fig. 3. Appearance of several nasal ossifications in *P.waltl* under TH-deficiency. (cn – capsula nasalis; f – frontale; max – maxillare; n – nasale; oc – oculus; papm – proc. ascendens oss. praemaxillaris; prf – praefrontale.)

Хвостатые амфибии в своем краниогенезе по-разному реагируют на изменения уровня ТГ. У *S. keyserlingi* высокие дозы ТГ ускоряют появление многих окостенений, особенно сильно – поздних (lacrymale и septomaxillare). При дефиците ТГ происходит замедление появления многих костей, особенно сильно – костей, возникающих в поздне-личиночный период, однако все кости черепа все же появляются. У *A. mexicanum* – сходная ситуация, но кости, появляющиеся в поздне-личиночный период, при дефиците ТГ оказываются сильно недоразвитыми (nasale) и/или могут быть утрачены (septomaxillare) (Smirnov, Vassilieva, 2003). У *P. waltl* при ТГ-дефиците кости поздне-личиночного периода (maxillare, praefrontale и nasale) остаются рудиментарными и могут быть утрачены (maxillare, nasale). У *T. vulgaris* все кости поздне-личиночного периода (maxillare, praefrontale и nasale) не только рудиментарны, но и склонны к утрате при низком уровне ТГ. У *E. bislineata* (Plethodontidae) все кости поздне-личиночного периода (maxillare, praefrontale, nasale и septomaxillare) индуцируются ТГ (Rose, 1995 b). У неотенических плетодонтид эти кости отсутствуют, но могут появиться (в частности, maxillare и septomaxillare у *Typhlomolge* sp.) под действием экзогенного ТГ (Dundee, 1957; Rose, 1995 b, 1996). Последнее обстоятельство указывает на то, что их утрата – следствие естественного дефицита ТГ у этих плетодонтид.

Если учесть филогенетический статус семейств, к которым принадлежат указанные виды (примитивный у Hynobiidae, «промежуточный» у Ambystomatidae и эволюционно-продвинутый у Salamandridae и Plethodontidae), то становится очевидной тенденция усиления роли ТГ в краниогенезе хвостатых амфибий при переходе от примитивных к эволюционно-продвинутым саламандрам.

Эта же тенденция прослеживается на примере метаморфных преобразований черепа. У *S. keyserlingi* все метаморфные процессы ускоряются и замедляются при соответственно повышении и понижении уровня ТГ, причем при ТГ-дефиците сохраняются palato-pterygoideum и coronoideum, но у vomer развиваются хоанальный и верхнечелюстные отростки, а у pterygoideum, сохраняющего связь с palatinum, начинает формироваться отросток, направляющийся к maxillare, - процесс, в норме начинающийся только после расщепления palato-pterygoideum. У *P. waltl* при ТГ-дефиците сохраняются palato-pterygoideum и coronoideum и не развивается кау-

дальний отросток vomer, но формируется отросток в направлении к предчелюстной кости. У *T. vulgaris* сохраняются palato-pterygoideum и соgonoideum, не образуются каудальный и хоанальный отростки vomer, сохраняется личиночная костная ткань сошника. У плетодонтид (*E. bislineata*) все метаморфные процессы ускоряются ТГ (Rose, 1995 b), тогда как у естественных неотенических форм сохраняется типично личиночное состояние черепа, т. е. метаморфные преобразования черепа не происходят (Rose, 1996).

Таким образом, в пределах отряда Urodela в эволюционном ряду от примитивных саламандр (гинобииды) к эволюционно-продвинутым (саламандриды и плетодонтиды) зависимость краниогенеза от ТГ усиливается. Та же тенденция наблюдается в пределах семейства Salamandridae при переходе от примитивного (среди саламандрид) Pleurodeles к эволюционно-продвинутому Triturus (Wake, Ozetti, 1969). Следовательно, эволюция Urodela сопровождалась усилением роли ТГ в регуляции краниогенеза.

На основе синтеза полученных результатов и литературных данных нам удалось в эволюции хвостатых амфибий проследить динамику изменений механизмов, принимающих участие в регуляции развития черепа. Так, у *S. keyserlingi* появление lacrymale индуцируется слезно-носовым протоком (Медведева, 1975), но ТГ влияют на время ее появления и скорость развития. Те же механизмы обеспечивают регуляцию морфогенеза этой кости у *A. mexicanum*, но влияние ТГ на время ее появления и скорость развития выражено гораздо сильнее (Медведева, 1986; Smirnov, Vassilieva, 2005). У *S. keyserlingi* появление nasale индуцируется хрящом носовой капсулы (или обонятельной плакодой) (Лебедкина, 1985), тогда как ТГ способны оказывать лишь некоторое влияние на время появления и темпы роста кости. У *A. mexicanum* ТГ оказывают серьезное влияние на время появления носовой кости (Smirnov, Vassilieva, 2005), тогда как у *P. waltl* для развития кости необходимо воздействие ТГ, и дефицит ТГ приводит к ее утрате. У *S. keyserlingi* в регуляции морфогенеза septomaxillare принимают участие слезно-носовой проток (Медведева, 1975) и ТГ. У *E. bislineata* (Plethodontidae) развитие septomaxillare индуцируется ТГ, а слезно-носовой проток в регуляции ее морфогенеза не участвует (кость развивается и в его отсутствие – Rose, 1995b).

Таким образом, в эволюционном ряду хвостатых амфибий при переходе от примитивных саламандр к продвинутым изменяются механизмы регуляции развития черепа. Краниальные структуры, в развитии которых у примитивных саламандр превалирует морфогенетическая индукционная зависимость на основе межтканевых взаимодействий, когда появление кости индуцируется какой-либо структурой (хрящом, слезно-носовым протоком, обонятельной и слуховой плакодами и т.д.), при переходе к филогенетически более продвинутым приобретают зависимость от ТГ, усиливающуюся в филогенезе Urodela.

В биологии развития амфибий морфогенез черепа рассматривается либо как каскад последовательных морфогенетических индукций на основе межтканевых взаимодействий, либо как последовательность взаимодействий между тканями-мишенями (osteogenic sites) и ТГ (Hanken, Hall, 1984). Наше исследование показало, что оба механизма принимают участие в регуляции морфогенеза черепа, но их «доля участия» изменяется как в онто-, так и филогенезе хвостатых амфибий.

Выводы

1. В онтогенезе хвостатых амфибий изменяется роль тиреоидных гормонов в регуляции развития черепа. Наиболее ранние краниальные окостенения практически не зависят от ТГ; зависимость от ТГ возрастает по мере приближения к метаморфозу, метаморфные преобразования черепа большей частью облигатно индуцируются тиреоидными гормонами.

2. Последовательность и сроки появления краниальных окостенений изменяются в зависимости от изменений уровня ТГ. Изменение уровня ТГ сказывается на дефинитивной морфологии черепа: уменьшается количество окостенений в результате срастания нескольких самостоятельных костей при воздействии высоких доз ТГ и увеличивается в результате самостоятельной кальцинации отдельных закладок кости при дефиците ТГ. Дефицит ТГ может приводить к недоразвитию черепа и утрате отдельных его элементов.

3. В процессе развития кости её ТГ-зависимость меняется: на ранних стадиях морфогенеза кость может быть индифферентна к гормону, но становится ТГ-зависимой на более поздних стадиях. Разные участки одной и той же кости могут различаться по степени зависимости от ТГ; зависимость отдельных участков от ТГ приобретает на поздних стадиях развития.

4. В онтогенезе и филогенезе хвостатых амфибий возрастает роль ТГ в регуляции развития черепа и уменьшается роль межтканевых взаимодействий как механизма регуляции краниогенеза.

Автор выражает благодарность С.В. Смирнову за советы и всестороннюю помощь во время написания статьи, А.Б. Васильевой – за предоставленные материалы. Исследование выполнено при финансовой поддержке грантами Российского фонда фундаментальных исследований (07-04-00141а и 10-04-00787а) и Президента РФ для поддержки Ведущих Научных Школ НШ-2210.2008.4

Лебедекина Н.С., Эволюция черепа амфибий. – М. : Наука, 1979. – 283 с.

Медведева И.М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. - Л. : Наука, 1975. – 175 с.

Смирнов С.В., Васильева А.Б. Костный череп обыкновенного тритона *Triturus vulgaris* (Amphibia: Urodela: Salamandridae) и роль тиреоидных гормонов в регуляции его развития // Докл. АН. – 2003. – **388**, № 5. – С. 714–717.

Смирнов С.В., Васильева А.Б. Костный череп Сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingi* (Amphibia: Urodela: Hynobiidae) и роль гормонов щитовидной железы в регуляции его развития // Докл. АН. – 2002. – **385**, №6, – С. 842-844.

Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. Развитие сибирского углозуба. - М. : Наука, - 87 с.

Alberch P., Gale E.A., Larsen P.R. Plasma T_4 T_3 levels in naturally metamorphosing *Eurycea bislineata* (Amphibia; Plethodontidae) // Gen. Comp. Endocrinol. - 1986. – **61**. – P. 153-163.

Cassin C., Capuron A. Buccal organogenesis in *Pleurodeles waltii* Michah (urodele amphibian), study by intrablastocoelic transplantation and in vitro culture // Journal de Biologie Buccale. – 1979. – 7. - P. 61-76.

Corsin J Quelques problèmes de morphogénèse du crâne chez les urodèles : Problèmes Actuelles de Paléontologie. – Paris, Centre National de la Recherche Scientifique. – 1967. – P. 295-300.

Devillers Ch., Corsin J. Les os dermiques crâniens des Poissons et des Amphibiens; points de vue embryologiques sur les “territories osseux” et les “fusions”: Current problems of lower vertebrate phylogeny. – Stockholm : Almquist and Wiksell, 1968. – P. 413-428.

Dundee H. A. Response of the neotenic salamander *Haideotriton wallacei* to a metamorphic agent // Science. – 1962. – **135**. – P. 1060-1061.

Dundee H.A. Partial metamorphosis induced in *Typhlomolge rathbuni* // Copeia. – 1957. – P. 52-53.

- Eliceiri B. P., Brown D. D.* Quantitation of endogenous thyroid hormone receptors α and β during embryogenesis and metamorphosis in *Xenopus laevis* // J. Biol. Chem. – 1994. – **269**. – P. 24459-24465.
- Fujikura K., Suzuki S.* Thyroxine and thyroglobulin in eggs and embryos of bullfrog // Zool. Sci. – 1991. – **8**. – P. 1166.
- Hanken J., Hall B.K.* Skull development during anuran metamorphosis: II. Role of thyroid hormone in osteogenesis // Anat. Embriol. – 1988. – **178**. – P. 219-227.
- Hanken J., Hall B.K.* Variation and Timing of the Cranial Ossification Sequence of the Oriental Fire-Bellied Toad, *Bombina orientalis* (Amphibia, Discoglossidae) // J. Morphol. – 1984. – **182**. – P. 245-255.
- Jennings D.H.* Evolution of Endocrine Control of Development in Direct-Developing Amphibians : Unpublished Ph.D. dissertation. - University of Colorado, Boulder, CO. 1997.
- Kawahara A., Baker B. S., Tata J. R.* Development and regional expression of thyroid hormone receptor genes during *Xenopus* metamorphosis // Development. - 1991. – **112**. – P. 933-944.
- Keller P.R.* Morphogenetische untersuchungen am skelett von *Siredon mexicanum* shaw mit besonderer berücksichtigung des ossifikationsmodus beim neotenen *Axolotl* // Rev. Suisse Zool. – 1946. – **53**. – P. 329-426.
- Norman M.F., Lavin T.N.* Antagonism of thyroid hormone action by amiodarone in rat pituitary tumor cells // J. Clin. Invest. – 1989. – **83**. – P. 306-313.
- Rose C. S.* Skeletal Morphogenesis in the Urodele Skull: II. Effect of Developmental Stage in Thyroid Hormone-Induced Remodelling // Journal of Morphology. – 1995. – **223**. – P. 149-166.
- Rose C.S.* An endocrine-based model for development and morphogenetic diversification in metamorphic and paedomorphic urodeles // J. Zool., Lond. – 1996. – 239. – P.253-284.
- Rose C.S.* Hormonal control in larval development and evolution – amphibians // The origin and evolution of larval forms / Eds B.K. Hall, M.H. Wake. – San Diego : Acad. Press. 1999. – P. 167-216.
- Rose C.S.* Skeletal morphogenesis in the urodele skull: III. Effect of hormone dosage in TH-induced remodeling // Journal of Morphology. – 1995 b. – **223**. – P. 243-261.
- Rosenkilde P.* The role of hormones in the regulation of amphibian metamorphosis // Metamorphosis / Eds M. Balls, M. Bownes. – Oxford: Clarendon Press, 1985. – P. 221-259.
- Smirnov S.V.* The urodele metamorphosis: regulatory mechanisms and evolution // Russ. J. Herpetol. – 2005. – **12** (Suppl.) – P.304-306.
- Smirnov S.V., Vassilieva A.B.* Skeletal and dental ontogeny in the long-tailed clawed salamander, *Onychodactylus fischeri* (Urodela: Hynobiidae) // Russ. J. Herpetol. – 2002. – **9**. – P. 21-32.
- Smirnov S.V., Vassilieva A.B.* Skeletal and dental ontogeny in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela: Salamandridae): role of thyroid hormone in its regulation // Russ. J. Herpetol. – 2003. – **10**. – P. 93-110.
- Smirnov S.V., Vassilieva A.B.* Skull development in normal, TH-exposed, and goitrogen-treated axolotls, *Ambystoma mexicanum* // Russ. J. Herpetol. – 2005. – **12**. – P. 113-126.
- Wake D.B., Ozeti N.* Evolutionary relationships in the family Salamandridae // Copeia. – 1969. – P. 124-137.
- Weber G. M., Farrar E. S., Tom C.K. F., Grau E.G.* Changes in whole-body thyroxine and triiodothyronine concentrations and total content during early development and metamorphosis of the toad *Bufo marinus*. // General & Comparative Endocrinology. – 1994. – **94**. – P.62-71.

УДК 597.851(576.354.4)

ИЗУЧЕНИЕ СПЕРМАТОГЕНЕЗА У ДИПЛОИДНЫХ *PELOPHYLAX ESCULENTUS* (AMPHIBIA, ANURA) ПРИ ПОМОЩИ КАРИОАНАЛИЗА В РАЗДАВЛЕННЫХ ПРЕПАРАТАХ

О. В. Михайлова, А. Е. Кечеджи, Д. А. Шабанов

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина,
пл. Свободы, 4, Харьков, 61077 Украина
E-mail: d.a.shabanov@gmail.com

Изучение сперматогенеза у диплоидных *Pelophylax esculentus* (Amphibia, Anura) при помощи карิโอанализа в раздавленных препаратах. Михайлова О. В., Кечеджи А. Е., Шабанов Д. А. – Представлены результаты изучения сперматогенеза 14 половозрелых диплоидных самцов *Pelophylax esculentus* из Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек (Украина, Харьковская обл.). Использован карิโอанализ в препаратах раздавленных мацерированных семенников. Типичный ход сперматогенеза соответствует этапам гаметогенеза, описаным для *P. esculentus* из Западной Европы, причем у многих особей регистрируется значительное количество анеуплоидных клеток. У одной диплоидной особи в семенниках зарегистрированы как диплоидные клетки, из которых должны образоваться гаплоидные сперматозоиды, так и тетраплоидные клетки, которые должны дать диплоидные сперматозоиды. У этой же особи в семенниках зарегистрированы клетки с хромосомным набором, значительно превышающим тетраплоидный.

Ключевые слова: мейоз, *Pelophylax esculentus*, сперматогенез, гемиклональное наследование, диплоидный и тетраплоидный набор.

A Study of Spermatogenesis in Diploid *Pelophylax esculentus* (Amphibia, Anura) using Karyoanalysis in Squashed Preparations. Mykhailova O. V., Kechedzhi A. E., Shabanov D.A. – The results for gametogenesis of 14 mature diploid *Pelophylax esculentus* males from Seversko-Donetskiy center of diversity of green frogs (Ukraine, Kharkiv region) are shown. For the research caryoanalysis in squashed macerative testicles was used. Typical way of spermatogenesis is similar to the same in oogenesis, which for *P. esculentus* from Western Europe were shown. Many individuals have a big amount of aneuploid cells. For the one of all examined diploid males in testicles, both diploid, giving the rise to haploid sperm, and tetraploid cells were registred. Cells with number of chromosomes largely exceeding tetraploid one were shown for the same individual.

Keywords: meiosis: *Pelophylax esculentus*, spermatogenesis, hemiclinal inheritance, diploid and tetraploid chromosome set.

Первое сообщение о межвидовой гибридизации у зеленых лягушек было опубликовано почти полвека назад (Berger, 1964). На протяжении всего этого времени зеленые лягушки вызывают непреходящий интерес исследователей. Уже через 10 лет после открытия Л. Бергера Х. Тюннер показал, что существование гибридных зеленых лягушек поддерживается благодаря гибридогенезу, клональному наследованию отдельных геномов (Tunner, 1974). Используя современную номенклатуру (Frost et al., 2006) и терминологию, можно сказать, что съедобная лягушка, *Pelophylax*

esculentus (Linnaeus, 1758), является гемиклональным гибридом прудовой лягушки, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) и озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771). И хотя съедобная лягушка не является видом, но в силу ряда причин для нее используется название, аналогичное видовому. Различные представители гибридогенного комплекса зеленых лягушек способны обитать совместно, образуя системы, которые предложено называть гемиклональными популяционными системами, ГПС (Шабанов, Литвинчук, 2010). В ряде ГПС кроме диплоидных гибридов встречаются полиплоидные (Plötner, 2005).

Существование ГПС зеленых лягушек поддерживается специфическим характером гаметогенеза у гибридных особей. У диплоидных гибридов в гаметы переходит один из геномов, клональный; второй геном в типичном случае элиминируется. Цитогенетические исследования механизмов этого наследования начал Х. Тюннер, открыватель необычного способа воспроизводства гибридных зеленых лягушек. В одной из публикаций, подытоживающей работу Х. Тюннера и его соавтора (Tunner, Heppich-Tunner, 1991), подчеркивается, что длительное независимое существование межвидовых гибридов возможно лишь при помощи аберрантных (по отношению к типичному половому размножению) механизмов воспроизводства. К их числу относятся партеногенез (развитие зиготы из яйцеклетки без сперматозоида), гиногенез (активация сперматозоидом яйцеклетки без слияния ядер) и гибридогенез (слияние ядер с последующей элиминацией одного из родительских геномов).

Используя флуоресцентную микроскопию и электрофорез при изучении гаметогенеза гибридных лягушек из Западной Европы (преимущественно самок), Х. Тюннер и С. Хеппих-Тюннер показали, что неклональный геном удаляется из клеток зародышевой линии ещё до начала мейоза (Tunner, Heppich-Tunner, 1991 и др.). Удивительный результат, полученный этими австрийскими исследователями, заключается в том, что гемиклональное наследование поддерживается благодаря двум различным аномалиям гаметогенеза. Удаление неклонального генома происходит во время митотических делений клеток зародышевой линии. После этого клональный геном удваивается, причем это удвоение может происходить или в ходе митотических делений оогониев, или уже в ходе мейоза, до стадии диплотены профазы I.

В 2004 г. на территории Восточной Украины были описаны ГПС зеленых лягушек, в которых существенную долю гибридов составляют триплоиды лягушек и зарегистрированы единичные тетраплоидные гибриды (Borkin et al, 2004). Регион их распространения был назван Северско-Донецким центром разнообразия зеленых лягушек (Шабанов, Литвинчук, 2010). В этом центре отсутствуют половозрелые *P. lessonae*, и все геномы этого вида передаются у гибридов из поколения в поколение клонально. Среди диплоидных самцов зарегистрированы такие, которые производят гаметы *P. ridibundus*, гаметы *P. lessonae* и, наконец, особи, которые производят смесь гамет *P. ridibundus* и *P. lessonae* в соотношении, характерном для каждого индивидуума.

Сказанное означает, что изучение гаметогенеза самцов гибридных лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия представляет значительный интерес. Данная публикация отражает результаты изучения гаметогенеза диплоидных гибридов. Для этого нами был использован метод кариоанализа по давленным препаратам В. В. Клименко (Klymenko, 2001) с некоторыми изменениями.

Материалы и методы

В работе изучены семенники 14 половозрелых диплоидных самцов *Pelophylax esculentus* из Северско-Донецкого центра разнообразия, пойманных в 2010-2011 гг. в окрестностях Биологической станции Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина (с. Гайдары Змиевского ра-на Харьковской обл.).

Предварительное определение зеленых лягушек проводили по комплексу внешних признаков (Шабанов и др., 2006). Окончательное определение основывалось на данных проточной ДНК-цитометрии, которая выполнялась С. Н. Литвинчуком и Ю. М. Розановым в ЦИН РАН (г. Санкт-Петербург). Для нескольких особей определение плоидности проводили на основании измерения размеров их эритроцитов (Бондарева, Шабанов, 2011); в последних случаях определение перепроверяли по описанной ниже методике в соматических тканях (тонком кишечнике).

Мы использовали методику кариоанализа в раздавленных препаратах по В. В. Клименко (Klymenko, 2001) с некоторыми модификациями.

Образцы ткани семенников помещали не менее чем на 2 сут в фиксатор из одной объемной части ледяной уксусной кислоты и трех частей 96%-ного этанола, с протравой из уксуснокислого железа (III). При необходимости образцы хранили в описанном фиксаторе.

Фрагмент ткани (около четверти семенника) переносили в 40%-ный раствор гематоксилина на ледяной уксусной кислоте для окрашивания. Образец выдерживали в красителе в течение 1,5 ч при $t = 62-64$ °С. Зачастую в ходе окрашивания объект распадался на части.

После окрашивания еще более мелкий образец ткани (на кончике препаровальной иглы) переносили на часовое стекло в небольшое количество ацетохлоралгидрата (40%-ный раствор хлоралгидрата в ледяной уксусной кислоте). В этом растворе происходит вымывание излишков краски и набухание клеток. В течение 5-10 мин после начала промывания ткань становится более светлой и рыхлой, что является необходимым условием для приготовления давленного препарата. На полное вымывание краски до обесцвечивания хромосом уходит около 3 ч, после этого хромосомы практически не видны.

При визуальном контроле под бинокулярным микроскопом, находящийся в капле ацетохлоралгидрата образец ткани разрезали на мельчайшие фрагменты (по несколько сотен клеток), используя микрохирургические инструменты (препаровальные иглы, заточенные на мелкозернистом точильном камне). Полученный фрагмент ткани помещали в каплю ацетохлоралгидрата на предметном стекле и накрывали $\frac{1}{4}$ или $\frac{1}{16}$ частью покровного стекла. На покровное стекло слегка надавливали кончиком препаровальной иглы, добиваясь раздавливания образца до слоя в одну клетку. Раздавливание образца проводили под микроскопом при увеличении в 160 раз. На приготовленном препарате выбирали клетки, содержащие хромосомы на разных стадиях митотического или мейотического деления. Выбранные пластинки микроскопировали с увеличением в 160, 640 и 1600 раз с масляной иммерсией и фотографировали с использованием цифровой USB-камеры для микроскопа.

Результаты и обсуждение

Типичный сперматогенез диплоидных *P. esculentus*. При изучении кариотипов из семенников диплоидных самцов мы наблюдали хромосомы на разных стадиях, соответствующих течению гаметогенеза, описанному для гибридных лягушек из Западной Европы.

Образование половых клеток начинается с митотического деления сперматогониев, диплоидных клеток зародышевой линии (рис. 1). Вероятно, как и у лягушек, которых изучал Х. Тюннер, элиминация неклонального генома происходит во время многочисленных митотических делений сперматогониев. Этот этап на нашем материале не изучен.

Сперматогонии проходят стадию роста и превращаются в сперматоциты I порядка. К метафазе I мейоза предшественники половых клеток гибридов содержат уже двойной набор хромосом ($2n = 26$), который несет две копии одного из родительских геномов.

Мейотическое деление начинается с профазы, которую разделяют на 5 стадий: лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез. Профаза I мейоза характеризуется тем, что на этой стадии происходит конъюгация гомологичных хромосом и кроссинговер, обмен участками между ними (Айала, Кайгер, 1987).

Для лептотены (стадии тонких нитей) характерно начало спирализации и уплотнения хромосом; они приобретают нитевидную форму. Зиготена знаменуется конъюгацией сначала отдельных участков гомологичных хромосом, которая завершается по всей их длине к концу стадии. Соединение гомологичных хромосом друг с другом называется синапсисом. Для этой стадии характерно появление синаптонемного комплекса, входящего в состав бивалента — пары конъюгирующих хромосом.

Стадия пахитены (стадия толстых нитей) характеризуется гаплоидным числом бивалентов, т. е. фигур, образуемых конъюгирующими хромосомами. Хромосомы утолщаются и укорачиваются, и между ними происходит кроссинговер.

На стадии диплотены (стадия двойных нитей) наиболее четко видна структура бивалентов. У гомологичных хромосом остаются одна или несколько зон контакта, которые называются хиазмами. Заметна относительно большая спирализация хромосом, чем на стадии пахитены.

Диакинез характеризуется максимальным утолщением и спирализацией хромосом. Хиазмы перемещаются в направлении от центромер к концам хромосом и исчезают (рис. 2); этот процесс называется терминализацией хиазм (Айала, Кайгер, 1987).

У изученных нами гибридов зеленых лягушек хорошо заметны проявления кроссинговера: хиазмы на стадии диплотены, терминализация хиазм во время диакинеза. Важно подчеркнуть, что поскольку кроссинговер происходит между копиями одного родительского генома, он не должен приводить к генетической рекомбинации.

В течение профазы I точный подсчет количества хромосом возможен лишь на стадии диакинеза, и очень редко — пахитены.

После профазы I следует стадия метафазы I мейоза, на которой гомологи максимально сближены и образуют 13 бивалентов. Затем в анафазе биваленты распадаются, и гомологичные хромосомы расходятся к полюсам. Вокруг каждого набора гомологов образуется ядерная мембрана, и клетка делится на две дочерние. Это

стадия телофазы I. В результате образуются две идентичные гаплоидные клетки — сперматоциты II порядка, которые, минуя стадию интерфазы, сразу вступают во второе деление мейоза.

Профаза II мейоза очень коротка, и клетки на этой стадии встречаются крайне редко. В метафазе II клетка содержит гаплоидный набор, который у зелёных лягушек в норме составляет 13 хромосом. Обычно две такие клетки, образовавшиеся после редукционного деления, лежат рядом (рис. 3).

В анафазе II центромера каждой хромосомы делится, и она распадается на две хроматиды (дочерние хромосомы), которые расходятся к полюсам клетки. В результате в ранней телофазе видны «пучки» по 13 дочерних хромосом. Получившиеся гаплоидные клетки называют сперматидами. Далее они дифференцируются в спермии.

Таким образом, в результате мейотического деления диплоидной клетки у самцов образуются 4 гаплоидные гаметы. В случае гемиклонального размножения *P. esculentus* все гаметы одной особи несут идентичный клональный геном.

Аномалии сперматогенеза. Выше описан типичный ход сперматогенеза, от которого в ряде случаев удается наблюдать разнообразные отклонения. В семенниках гибридных зелёных лягушек регистрируется значительное количество анеуплоидных клеток, т. е. клеток, имеющих количество хромосом, не кратное гаплоидному набору. Такие аномалии свидетельствуют о нестабильности процессов образования половых клеток у гибридных форм зелёных лягушек.

Особый интерес представляет ход мейоза в семенниках у одного из самцов *P. esculentus*, отловленного весной 2011 г. в окрестностях с. Гайдары. Эта особь была диагностирована как диплоид на основании размера ее эритроцитов. В тонком кишечнике у этой лягушки мы наблюдали исключительно диплоидные клетки. В семенниках у этого самца, наряду с типичными митотическими метафазами с диплоидным набором хромосом, найдены клетки, в которых количество хромосом превышает двойной набор. В частности нами были зарегистрированы тетраплоидные метафазные пластинки (рис. 4).

Тетраплоидные хромосомные наборы зарегистрированы также на стадиях пахитены и метафазы I мейоза (рис. 5). Появление тетраплоидных клеток в зародышевой линии диплоидных *P. esculentus* можно объяснить несколькими способами. Можно предположить, что элиминация не произошла и оба родительских генома удвоились, или же после удаления неклонального генома удвоение клонального произошло дважды.

Итак, у данной особи мейоз проходят диплоидные клетки, из которых должны появиться гаплоидные сперматозоиды и тетраплоидные клетки, которые должны привести к образованию диплоидных сперматозоидов. Вероятно, в случае с описанной особью можно говорить о явлении хромосомной мозаичности семенников. Это явление определяют (Ригер, Михаэлис, 1967) как наличие в ткани какого-либо органа секторов, генетически отличающихся от нормы, в связи с изменением в них количества хромосом.

В семенниках той же диплоидной особи *P. esculentus*, где были найдены тетраплоидные клетки, были обнаружены клетки с еще большим количеством хромосом. Эти клетки пребывали на стадии интерфазы и метафазы (рис. 6). Наличие подобных гигантских клеток рядом с тетраплоидными сперматоцитами служит,

по нашему мнению, косвенным аргументом в пользу того предположения, что тетраплоидные клетки образуются вследствие избыточного удвоения клонального генома, оставшегося в клетке после элиминации неклонального генома.

По мнению авторов, дальнейшее изучение гаметогенеза самцов *P. esculentus* из Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек с применением карิโอанализа в давленных препаратах и иных методов сохраняет научный интерес.

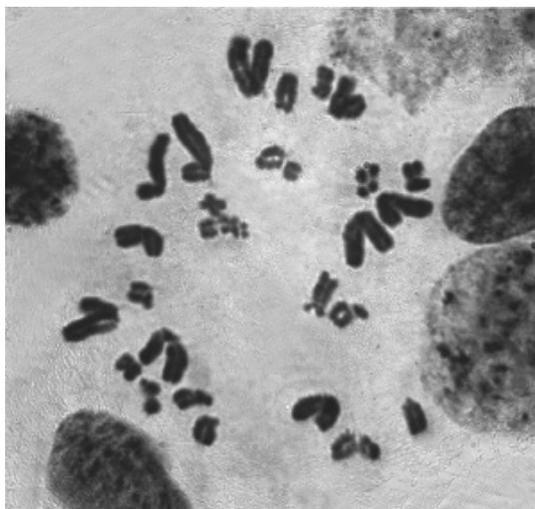


Рис. 1. Митотическое деление диплоидной клетки в семеннике *P. esculentus*. Стадия метафазы с 26 хромосомами

Fig. 1. Mitotic fission of the diploid cell in a *P. esculentus* testicle. Metaphase, showing 26 chromosomes

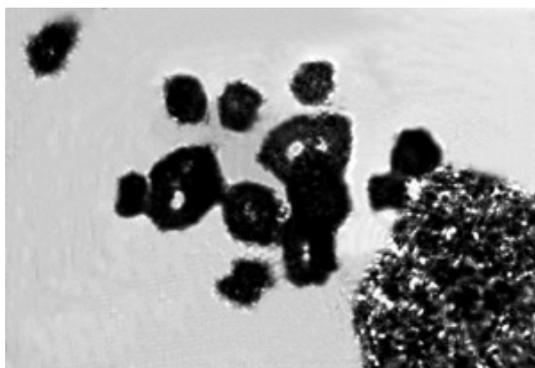


Рис. 2. Мейоз в семеннике *P. esculentus*. Стадия профазы I: диакинез. Видны 13 кольцевых структур: гомологичных хромосом, соединенных попарно концевыми участками на стадии терминализации хиазм

Fig. 2. Meiosis in a *P. esculentus* testicle. Late prophase – diakinesis, showing the terminalization of 13 ring-shaped pairs of homologous chromosomes, connected with their ends

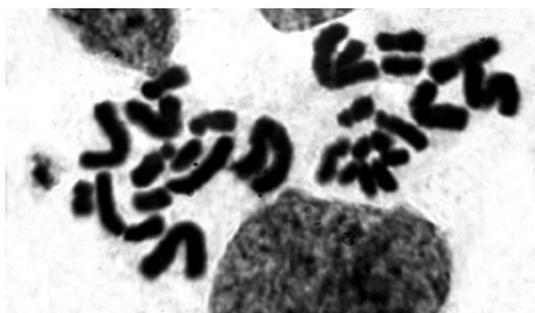


Рис. 3. Мейоз в семеннике *P. esculentus*. Стадия метафазы II. Видны 2 пластинки по 13 хромосом в каждой (1n)

Fig. 3. Meiosis in a *P. esculentus* testicle. The second metaphase of meiosis. Two plates with 13 chromosomes in each are shown

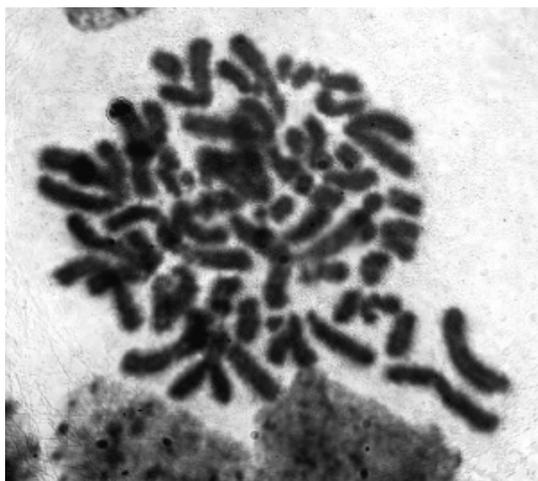


Рис. 4. Митоз в семенниках *P. esculentus*. Метафаза. Тетраплоидный набор хромосом ($4n$)

Fig. 4. Meiosis in a *P. esculentus* testicle. Metaphase I, showing a tetraploid chromosome set ($4n$)

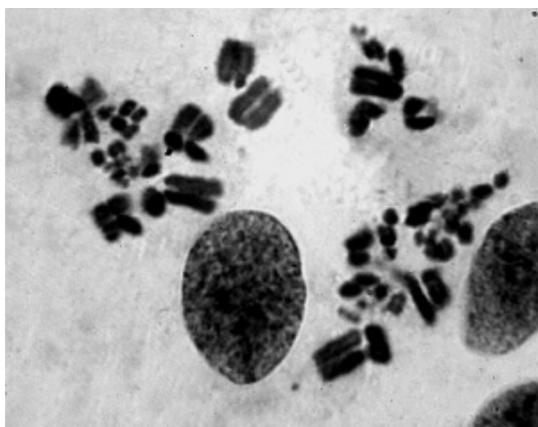


Рис. 5. Мейоз в семенниках *P. esculentus*. Поздняя метафаза I. Виден двойной набор бивалентов ($4n$). Гомологичные хромосомы хорошо различимы и обособлены, но еще соединены попарно перед самым расхождением

Fig. 5. Meiosis in a *P. esculentus* testicle. Late metaphase I, showing diploid number of bivalents ($4n$). Homologous chromosomes are detached and well observable, but still connected in pairs

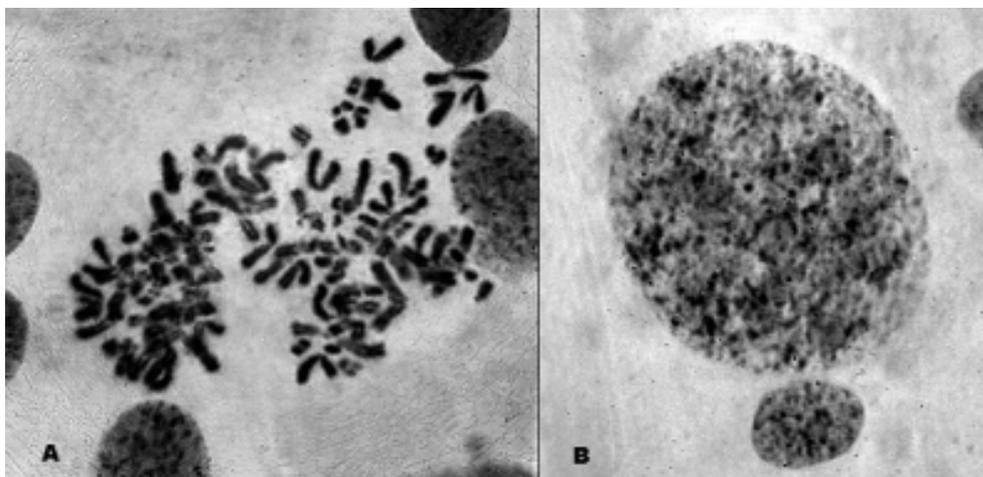


Рис. 6. Гаметогенез в семенниках *P. esculentus*. Полиплоидные клетки с хромосомным набором, превышающим тетраплоидный: А – Клетка на стадии метафазы; В – Интерфазные ядра: рядом с гигантским ядром располагается нормальное

Fig. 6. Gametogenesis in a *P. esculentus* testicle. Poliploid cells with the number of chromosomes exceeding tetraploid one are shown: A – Metaphase; B – Interphase, showing normal and giant nucleus

Благодарности

Выполнение данной работы оказалось возможным благодаря помощи коллег авторов, участвующих в исследованиях зеленых лягушек. Идея использования кариоанализа в давленных препаратах для изучения сперматогенеза гибридных лягушек принадлежит В. В. Клименко и А. И. Зиненко. Первые препараты мейоза у зеленых лягушек, полученные с применением описанной методики, были получены Г. А. Мазепой, а позже — Д. В. Дедухом. В ходе отработки методики авторы получили ценные консультации от В. В. Клименко и Е. А. Киоси. В определении плоидности зеленых лягушек неоценимую помощь оказали Ю. М. Розанов и С. Н. Литвинчук, которые исследовали предоставленные нами образцы с использованием проточной ДНК-цитометрии, а также А. А. Бондарева, которая проводила микроморфометрию эритроцитов. Авторы выражают всем названным коллегам глубокую признательность.

Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: в 3-х т. — М.: Мир, 1987. — Т. 1. — 295 с.

Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. — М.: Колос, 1967. — 607 с.

Шабанов Д. А., Зиненко А. И., Кориунов А. В. и др. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вісн. Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Сер. : Біологія. — 2006. — Вип. 3, № 729. — С. 208–220. <http://dspace.univer.kharkov.ua/handle/123456789/763>.

Шабанов Д. А., Литвинчук С. Н. Зеленые лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции // Природа. — 2010. — № 3 (1135). — С. 29–36. <http://dspace.univer.kharkov.ua/handle/123456789/755>.

Berger L. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? // Ann. Zool. PAN. — 1964. — 22, N 13. — P. 245-261.

Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A. et al. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology. - 2004. — 11, N 3. — P. 194–213.

Frost D. R., Grant T., Faivovich J. N., Bain R. H. et al. The Amphibian tree of life. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 2006. — 297. — 370 p.

Klymenko V.V. Parthenogenesis and cloning in the silk worm *Bombyx mori*: problems and prospects // J. Insect Biotechnol. and Sericol. — 2001. — 70. — P. 155–165.

Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche // J. Plötner – Bielefeld : Laurenti – Verlag, 2005. — 161 s.

Tunner H.G. Die Klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation // Z. zool. Syst. und Evolut.-forsch. — 1974. — 12, N 4. — P. 309–314.

Tunner H.G., Heppich-Tunner S. Genome exclusion and two strategies of chromosome duplication in oogenesis of a hybrid frog // Naturwissenschaften. — 1991. — 78. — P. 32 – 34.

УДК: 575.22:597.842

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ, *HYLA ABOREA* И ВОСТОЧНОЙ, *H. ORIENTALIS* КВАКШ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ (AMPHIBIA, HYLIDAE)

Е.М. Писанец¹, В.В. Манило¹, А.С. Матвеев²

¹ Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: zoomus@museumkiev.org

² Дунайский биосферный заповедник НАН Украины,
ул. Татарбунарского восстания, 132 А, Вилково, 68355 Украина
E-mail: matvuyev@dbr.org.ua

Предварительные материалы по изменчивости обыкновенной, *Hyla aborea* и восточной, *H. orientalis* квакш Восточной Европы (Amphibia, Hylidae). Писанец Е.М., Манило В.В., Матвеев А.С. - Впервые при помощи метода тотальной окраски изучены хромосомные наборы двух видов квакш, *Hyla aborea* и *H. orientalis*, которые согласно последним сведениям встречаются на территории Восточной Европы (Stöck et al., 2008; Stöck et al., 2009). Сравнение кариотипов и особенностей мейоза этих амфибий из 7 выборок (две представляли типовое местообитание) показало, что количество хромосом в диплоидных наборах обоих видов и их морфология не несут принципиальных различий ($2n = 24$, $NF = 48$). Хромосомные наборы представлены двуплечими гомологами, которые формируют группу крупных и мелких гомологов. В группе мелких гомологов на одной паре хромосом (обычно на 9-й или 10-й), почти всегда есть спутничные хромосомы, в кариотипе нескольких особей *H. orientalis* обнаружены вторичные перетяжки на крупных гомологах, половые хромосомы не выявлены.

Ключевые слова: амфибии, квакши, хромосомы, кариотип, хромосомные перетяжки, спутничные хромосомы.

The Preliminary Data of Green Tree frog *Hyla aborea* and Eastern Tree Frog *H. orientalis* Variability from Eastern Europe (Amphibia, Hylidae). Pesanets Y., Manilo V., Matveev A. - For the first time by the method of total staining, the chromosomal sets of two species of Green Tree Frogs, *Hyla aborea* and *H. orientalis* were studied, which according to the last data are occurring on the territory of Eastern Europe (Stöck et al., 2008; Stöck et al., 2009). The comparison of karyotypes and particularities of meiosis of these amphibians from the 7 samplings (two were presented the typical ecotope) showed that the quantity of chromosomes in diploid sets of both species and their morphology do not have the fundamental differences ($2n=24$, $NF=48$). The chromosomal sets are presented by the double-arm homologues, which are forming the group of big and small homologues. In the group of small homologues on the one pair of chromosomes (usually on the 9-th or 10-th), almost always there are the satellite chromosomes (SAT chromosomes), in the karyotype of several individuals of *H. orientalis* the secondary constructions on the big homologues were discovered, the sex chromosomes were not discovered.

Key words: Amphibia, Green Tree Frogs, chromosomes, karyotype, chromosome constructions, satellite chromosomes (SAT chromosomes).

Введение

Обыкновенная квакша, *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758), долгое время считалась единственным представителем этого рода в Восточной Европе (Герентьев, Чернов, 1936, 1949; Пашенко, 1955; Тарашук, 1959; Банников и др., 1977; Боркин, 1998; Кузьмин, 1999; Кузьмин, Семенов, 2006; Писанець, 2007). Проводимые в последнее время исследования не только по изучению морфологии этих амфибий, также использование данных по их генетической изменчивости позволили высказать новые точки зрения по вопросам их систематики (Межжерин, Морозов-Леонов, 1999; Litvinchuk et al., 2006; Литвинчук и др., 2008 и др.). Особый интерес вызывает изучение митохондриальной и ядерной ДНК евроазиатских квакш на большей части их ареала (Stöck et al., 2008). Так, сравнение квакш с типовой территории *Hyla arborea* var. *orientalis* Bedriaga, 1890 (Харьков, Украина и Тульча, Румыния) с животными других территорий стало основанием для установления их отдельного видового статуса, нового представления о границах их распространения и расположении зоны контакта с *Hyla arborea* (Stöck et al., 2008; Stöck et al., 2009). Эти авторы считают, что Карпаты являются основным барьером в разделении ареалов обоих таксонов: к западу от основного хребта встречаются *H. arborea*, а к востоку — *H. orientalis* (на территории Польши, вероятно, находится зона контакта и вероятной гибридизации двух видов).

Вместе с тем при обосновании нового мнения о систематическом статусе и особенностях распространения этих таксонов вне поля зрения этих авторов остались вопросы их изменчивости и, в том числе, характеристики их хромосомных наборов.

Целью данной работы является предварительное сравнительно-кариологическое исследование этих животных в разных участках ареала Восточной Европы.

Материалы и методы

При выполнении данной работы были использованы квакши, добытые в 6 участках (точках) ареала (рис. 1, табл. 1).

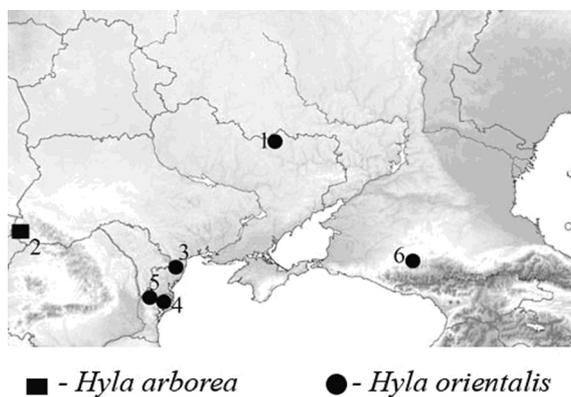


Рис. 1. Места сбора *Hyla arborea* и *H.orientalis* (обозначения точек сбора см. в табл. 1)

Fig. 1. Locations of collections of *Hyla arborea* and *H.orientalis* (the indication of collection sites see in the table 1)

Таблица 1. Места сбора и пол животных (*Hyla arborea* и *H. orientalis*)Table 1. Locations of collections and sex of the animals (*Hyla arborea* and *H. orientalis*)

№ точки	Место сбора	Пол	Примечания
1	Украина, Харьковская обл., Волчанский р-н, с. Жовтневе, правый берег Печенежского вдхрн., пруд.	самец	Район типового местонахождения <i>H.orientalis</i> («Харьков»; Bedriaga, 1890)
2	Украина, Закарпатская обл., Свалявский р-н, между с. Нелипино и с.Сасивка	самец	
3	Украина, Одесская обл., Беляевский р-н, окр. с. Маяки, плавни р. Днестр	самец	
4	Румыния, окр. г. Тульча	самец	Район типового местонахождения <i>H.orientalis</i> («Тульча»; Bedriaga, 1890)
5	Украина, Одесская обл., Ренийский р-н, «54 миля р. Дунай», напротив румынского г. Исакча, с. Новосельское	самец, самка	
6	Россия, Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, окр. с. Даусуз	самец	

Для кариологического исследования использовано более 30 квакш. В данной работе (ее материалы носят предварительный характер) приведены данные по анализу хромосомных наборов 11 особей обоих видов земноводных с территории Украины, России и Румынии.

Хромосомные препараты были приготовлены методом раскапывания суспензии клеток крови, костного мозга и семенников по общепринятым методикам с модификациями (Макгрегор, Варли, 1986; Манило, 1986, 1989; Писанец, 1989 и др.). Для увеличения количества делящихся клеток за 6-7 дней до приготовления кариопрепаратов животным вводили раствор фитогемагглютинаина (FGA L8754 «Sigma») из расчета 0,02 мг на 1 грамм массы животного.

После рутинной окраски красителем Гимза для анализа отбирались метафазные пластинки с четкой морфологией хромосом и минимальным наложением одной хромосомы на другую. С каждой популяции (точки) обычно использовали максимальное доступное для анализа количество метафазных пластин, лучшие из которых отбрались для фотографирования. После фотографирования (объектив х90-х100), осуществляли идентификацию гомологичных хромосом и готовили соответствующие графические сопровождения оригинальных хромосомных пластинок. Форму хромосом определяли по классификации А. Левана с соавторами (Levan et al., 1964). Кариотип описывали по таким параметрам, как диплоидное число, форма хромосом и число плеч (NF), наличие вторичных перетяжек и определение формы бивалентов диакинеза и хромосом метафазы II мейоза. В данной работе для таксонов использованы названия *Hyla arborea* и *H.orientalis*.

Результаты работы и обсуждение

Фотографии метафазных пластинок и кариогаммы представлены на рис. 2-6.

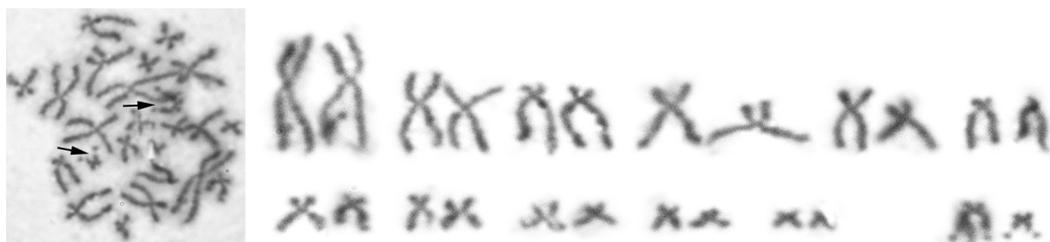


Рис. 2. Метафазная пластинка и кариограмма самца *H. arborea* из Свалявского р-на (Украина, Закарпатская обл.) (здесь и далее стрелки указывают на спутничные хромосомы или на вторичные пере-тяжки)

Fig. 2. Metaphase plate and karyogram of male of *H. arborea* from the Svalyavskiy Region (Ukraine, Zakar-patskaya Oblast) (here and further the arrows indicate the satellite chromosomes)

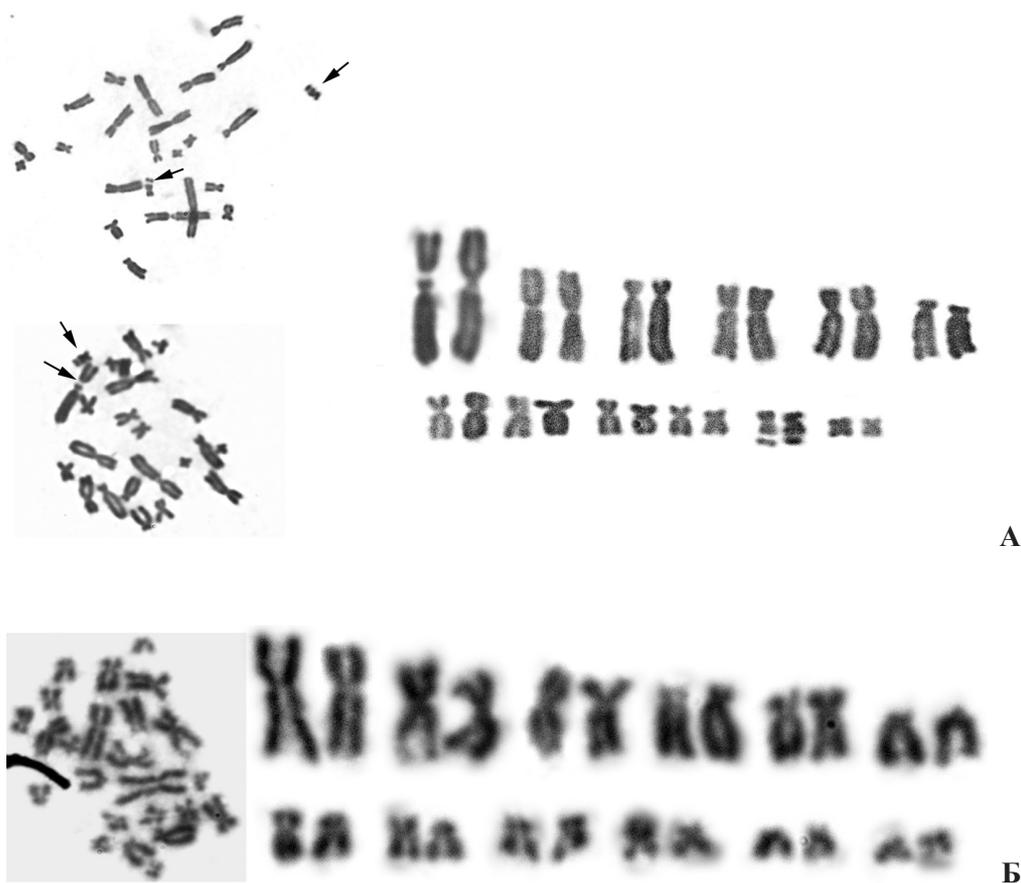


Рис. 3. Метафазные пластинки и кариограммы самцов *H. orientalis* из типового местонахождения: А — «Харьков» (Украина) и Б — «Тулча» (Румыния) (Bedriaga, 1890)

Fig. 3. Metaphase plates and karyograms of males of *H. orientalis* from the typical location : А — “Kharkov” (Ukraine) and Б — “Tulcea” (Romania) (Bedriaga, 1890)

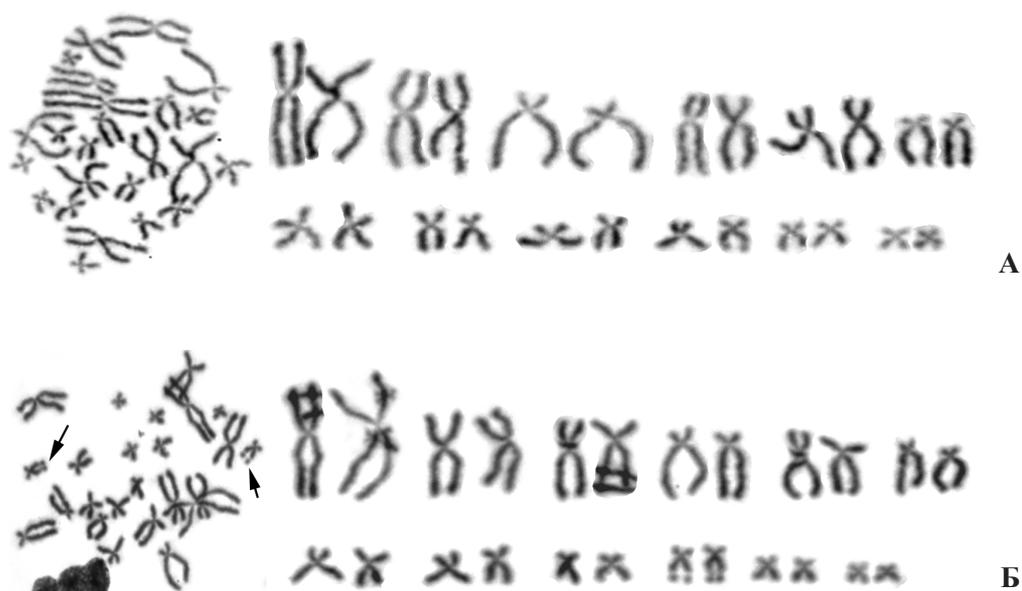


Рис. 4. Две метафазные пластинки и кариограммы (А, Б) самца *H. orientalis* из Беляевского р-на (Украина, Одесская обл.)

Fig. 4. Two metaphase plates and karyograms (A, B) of male of *H. orientalis* from Belyayevskiy Region (Ukraine, Odessa Oblast)

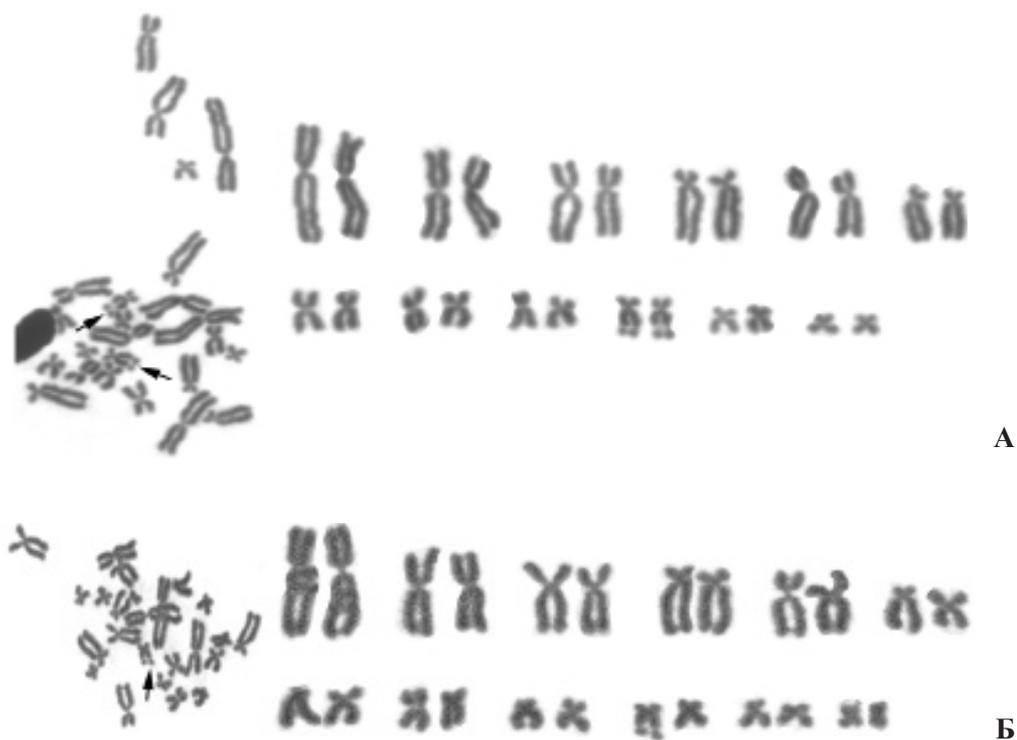


Рис. 5. Две метафазные пластинки и кариограммы (А, Б) самки *H. orientalis* из Ренийского р-на (Украина, Одесская обл.)

Fig. 5. Two metaphase plates and karyograms (A, B) of female of *H. orientalis* from Reni Region (Ukraine, Odessa Oblast)



Рис. 6. Две метафазные пластинки и кариогаммы (А, Б) самца *H. orientalis* Ренийского р-на (Украина, Одесская обл.); линии со стрелками указывают на вероятное положение гомологов со спутничными хромосомами в соответствующих парах

Рис. 6. Two metaphase plates and karyograms (А, Б) of male of *H. orientalis* (the lines with the arrows indicate the probable position of homologues with the satellite chromosomes in the respective pairs)

Материалы исследования подтвердили, что кариотипы обоих видов включают 24 хромосомы, число гомологов в кариотипе ($2n = 24$) подтверждается 12 бивалентами, которые образуются в профазе I мейоза (рис. 7). Метафазные хромосомы характеризуются присутствием парных плеч (NF = 48), морфология которых определяется наличием первичной перетяжки — центромеры. Наличие и локализация вторичных перетяжек характеризуется специфичностью.

Как будет показано далее, хромосомные наборы квакш из разных участков ареала могут характеризоваться неотторыми отличиями. В связи с этим за основу при описании кариотипов были взяты метафазные пластинки квакш из Закарпатья (Свялявский р-н, *H. arborea*) и хромосомный набор *H. orientalis* с их типовой территории («Харьков»), а отличия в морфологии хромосом квакш из других выборок отмечали дополнительно.

Общей особенностью кариотипов обоих видов является то, что их хромосомный набор представлен уменьшающимися по длине гомологами, которые можно разделить визуально на две группы (более или менее различающихся) крупных и мелких пар. Характеризуя относительные размеры и морфологию хромосом квакш из Закарпатья следует указать, что 1-я, самая крупная пара хромосом представлена метацентриками, 2-я — также метацентриками, но существенно меньшими по размерам, 3-я и 4-я пары примерно одинаковых размеров, но одна из них субметацентрик, а другая субтелоцентрик, далее (5-я пара) также субметацентрик, 6-я — субтелоцентрик (она замыкает группу крупных гомологов). 7-я и 8-я пары почти одинаково-

вых размеров и их представляют мета- и субметацентрики, 9-я пара — скорее всего метацентрики, 10-я и 11-я имеют, вероятно, такую же морфологию. Этот каритотип характеризуется тем, что в группе мелких гомологов присутствует еще пара гомологов со спутничными хромосомами, которые явно имеют гетероморфный характер.

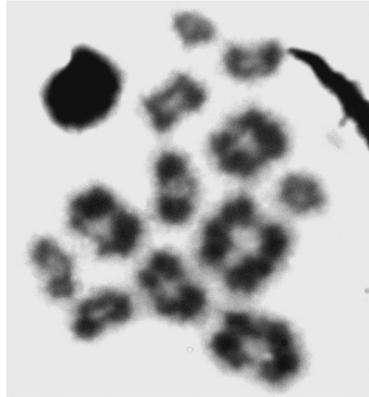


Рис. 7. Конъюгация гомологичных хромосом с образованием бивалентов в профазе I мейоза самцов (*H. orientalis*, Румыния, окр. г. Тульча)

Fig. 7. Conjugation of homologues chromosomes with the formation of the bivalents in prophase I of meiosis of males (*H. orientalis*, Romania, surroundings of Tulcea City)

Первая, самая крупная пара гомологов в хромосомном наборе *H. orientalis* («Харьков», типовое местообитание) представлена субметацентриками, вторая, существенно меньшая по размерам, метацентриками, третья — субтелоцентриками; морфология хромосом двух последующих пар характеризуется выраженной субметацентричностью, шестая пара — субтелоцентрик. Седьмая пара имеет скорее всего переходные размеры между группой крупных и мелких хромосом и представлена нечетко выраженными субметацентриками. Последующие две пары носят субметацентричный характер, уменьшающихся в размерах хромосом. Еще одна (следующая пара) и может быть отнесена также в этой группе и именно она более или менее часто характеризуется наличием спутничных хромосом. Эта пара, скорее всего, в силу разной скорости спирализации хромосом в митозе, может быть помещена на 9-ю или 10-ю позицию в кариограмме. Последние две пары представлены, скорее всего, мелкими метацентриками. Таким образом, кариотип представлен четырьмя парами метацентриков, шестью парами — субметацентриками, двумя парами — субтелоцентриками.

Сравнение морфологии хромосом обоих видов квакш представлено в таблице 2.

Таблица 2. Сравнительная морфология хромосом *H. arborea* и *H. orientalis*

Table 2. Comparative morphology of chromosomes of *H. arborea* и *H. orientalis*

Номера пар	Крупные хромосомы						Мелкие хромосомы					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>H. arborea</i>	sM	M	sM	sT	sM	sT	sM	sM	M	M	M	sM/M спутники
<i>H. orientalis</i>	sM	M	sT	sM	sM	sT	sM	sM	sM	M	M	sM спутники

Материалы таблицы свидетельствуют о том, что единственное принципиальное отличие состоит в морфологии хромосом, характеризующихся наличием спутников: у *H. arborea* эта пара представлена гетероморфными хромосомами, у *H. orientalis* оба гомолога одинаковых размеров (однако см. рис. 6, Б). Отличие в очередности расположения хромосом 3-й и 4-й пар скорее всего несущественное, так как оно скорее всего определено разной скоростью спирализации.

Таким образом, формула кариотипа *H. arborea* может быть представлена, как $8M + 10sM + 4sT + sM/M$, $NF = 48$, *H. orientalis* — $6M + 14sM + 4sT$, $NF = 48$.

Сравнивая хромосомные наборы представителей обыкновенной и восточной квакш с учетом материалов по кариотипам последнего вида из разных выборок, следует отметить отсутствие между ними явных различий в том смысле, что в кариотипах *H. orientalis* из разных выборок (= популяций) почти всегда обнаруживаются те или иные особенности, присущие хромосомам обыкновенной квакши (*H. arborea*).

Вызывают интерес также выявленные кариологические отличия между животными из типового местонахождения (Bedriaga, 1890): «Харьков», Украина и «Тулъча», Румыния. Так, если в окрестностях г. Тулъя были обнаружены амфибии, которые характеризовались наличием или отсутствием спутничных хромосом на 10-й паре гомологов, то у квакш с другого участка типового местонахождения этого вида («Харьков»), кроме такой же особенности, выявлены вторичные перетяжки на одной из хромосом самой крупной пары гомологов.

Сравнивая кариотипы самки и самцов *H. orientalis*, следует отметить, что у представителей обоих полов среди группы мелких хромосом может присутствовать пара со спутничными хромосомами на обоих гомологах или же на одном из них. Вместе с тем у самки не обнаружены гетероморфные хромосомы со спутничными хромосомами, отмеченные у некоторых самцов (рис. 2 и 6 Б).

Особо следует подчеркнуть, что при сравнении хромосомных наборов квакш в рассматриваемом регионе, которые, как ныне утверждается, относятся к двум видам (Stöck et al., 2008; Stöck et al., 2009), достаточно четко прослеживается, что одному из них (который наиболее полно представлен среди наших материалов — *H. orientalis*), присуща существенная изменчивость своего кариотипа. Эта особенность проявляется, во-первых, в присутствии или отсутствии спутничных хромосом на одном или обоих гомологах из группы мелких хромосом, гомо- или гетероморфности пары со спутничными хромосомами и проявлении вторичной перетяжки на крупных хромосомах. Последнее было обнаружено не только у квакш из выборки Харьковской области (рис. 3, А), но и у амфибий этого вида из Предкавказья (рис. 8).

При носящем предварительный характер сравнении материалов, представленных препаратами только с тотальной окраской хромосом с данными других авторов, которые использовали несколько методов окраски, в том числе применение азотнокислого серебра, необходимо учитывать данные обстоятельства. Вместе с тем можно отметить, что наши материалы в целом совпадают с более ранними данными (Schmid, 1978; Anderson, 1991; Манило, Радченко, 2008), в которых отмечается 24-хромосомный диплоидный набор ($NF = 48$) и наличие спутничных хромосом на одной паре из группы мелких гомологов.

Отдельно следует отметить, что у квакш, которых ныне относят (Stöck et al., 2008; Stöck et al., 2009) к двум отдельным видам (*H. orientalis*, *H. arborea*), пока не обнаружены хромосомные маркеры, которые могли бы отличать их как между со-

бою, так и от представителей этого рода из соседних регионов. Так, сравнение кариотипов квакш, представленные в нашем исследовании, с описаниями хромосомных наборов *Hyla savignyi* и *H. arborea schelkownikowi* из Армении (Martirosyan, Stepanyan, 2007), показывает, что они характеризуются существенной близостью. Исключение составляют случаи обнаружение вторичных перетяжек на крупных хромосомах — в цитированной выше работе указывается на вторичную перетяжку на коротком плече 5-й пары хромосом самки *Hyla savignyi* (здесь стоит обратить внимание на вторичную перетяжку на одной из крупных хромосом квакш из Карачаево-Черкесии — рис. 8).

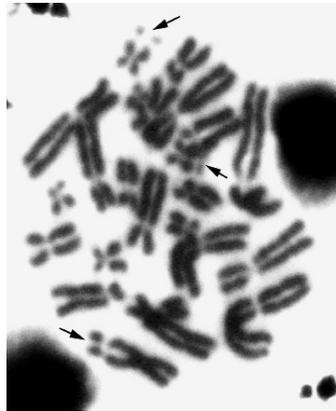


Рис. 8. Метафазная пластинка самца *H. orientalis* (Россия, Предкавказье, Карачаево-Черкесия)

Fig. 8. Metaphase plate of a male of *H. orientalis* (Russia, Ciscaucasia, Karachayevo-Cherkessiya)

С другой стороны, наши данные также говорят об отсутствии половых хромосом у *H. orientalis* и *H. arborea*, что не совпадает с утверждением об их существовании у *Hyla savignyi* из Саудовской Аравии (Al-Shehri, Al-Saleh, 2005). По представлениям этих авторов 9-я пара представляет XX-XY хромосомы. Однако при этом следует указать на последние исследования в этом направлении (Berset-Brändli et al., 2006), согласно которым существуют поло-специфичные маркеры, которые определяют мужскую гетерогаметность у квакш, без дифференциации половых хромосом (сейчас известно менее 4% амфибий, из 1500 проанализированных видов, у которых есть отдифференцированные хромосомы, определяющие пол).

Выводы

1. Материалы исследования позволяют утверждать, что хромосомный набор квакш с территории Восточной Европы, которых ныне на основании молекулярно-генетических данных предложено (Stöck et al., 2008; Stöck et al., 2009) рассматривать в ранге двух видов (обыкновенная, *Hyla arborea* и восточная, *H. orientalis* квакши), характеризуется кариотипом с диплоидным набором в 24 хромосомы ($NF = 48$), наличием спутничных хромосом на одной паре из группы мелких гомологов; у квакш из отдельных выборок также отмечено проявление на отдельных метафазных пластинках вторичных перетяжек на некоторых крупных хромосомах.

2. Маркерные хромосомы, позволяющие различать *Hyla arborea* и восточную, *H. orientalis*, не обнаружены.

3. У представителей обоих видов дифференциация половых хромосом методами тотальной окраски не выявлена.

4. Для представителей разных популяций свойственна изменчивость кариоти-па, которая чаще всего проявляется в незначительных отличиях хромосом в их размерах, морфологии, а также в проявлении вторичных перетяжек.

5. Кавкши разных участков ареала типового местонахождения *Hyla arborea orientalis* Bedriaga, 1890 («Харьков», Украина и «Гульча», Румыния) характеризуются некоторыми отличиями в морфологии хромосом.

Авторы искренне благодарны А. Коришуну, Д. Шабанову, В. Реминному, Н. Смирнову, Г. Микитинец, Е. Талабишке и О. Мануиловой за помощь в коллектировании животных для кариологического анализа. Особая признательность С. Литвинчуку и А. Токарю за рекомендации по современным литературным источникам, связанным с тематикой исследования.

- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР: Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. — М.: Просвещение. — 1977. — 415 с.
- Боркин Л.Я. Класс Амфибии, или Земноводные // Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия России. — М.: АБФ, 1998. — С. 19–174.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. — М.: Т-во науч. изд. КМК., 1999. — 298 с.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. — М.: Т-во науч. изд. КМК., 2006. — 139 с.
- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я. Скоринов Д.В. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии : Материалы 3-го съезда Герпетол. об-ва А.М.Никольского (Пушино-на-Оке, 9-13 октября 2006 г.). — Пушино; Санкт-Петербург, 2008. — С. 247–257.
- Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных. Пер. с англ. — М.: Мир., 1986. — 286 с.
- Манило В.В. Кариотипы гекконов родов *Alsophylax* и *Crossobamon* // Вестн. зоологии., 1986. — № 5. — С. 46–54.
- Манило В.В. Кариологическое исследование рептилий // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. — Киев, 1989. — С. 100–109.
- Манило В.В., Радченко В.И. Кариологическое исследование бесхвостых земноводных Украины // Праці Укр. герпетол. т-ва., 2008. — № 1. — С. 29–38.
- Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю. Аллозимная изменчивость и генетические связи обыкновенной квакши *Hyla arborea* (L., 1758) (Amphibia: Hylidae) Горного Крыма // Цитология и генетика., 1999. — 33(1). — С.44–48.
- Пащенко Ю.Й. Визначник земноводних та плазунів УРСР. — К. : Рад. школа., 1955. — 148 с.
- Писанец Е.М. Основные направления в исследовании р. *Bufo* // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. — Киев, 1989. — С. 46–72.
- Писанець Є.М. Земноводні України (посібник для визначення амфібій України та суміжних територій). — К.: Вид-во Раєвського. 2007. — 192 с.
- Таращук В.І. Земноводні та плазуни. — К. : Вид-во АН УРСР., 1959. —246 с. — (Фауна України; Т. 7).
- Терентьев П.В., Чернов С.А. Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. — Москва-Ленинград: Учпедгиз., 1936. — 96 с.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. — М.: Советская наука., 1949. — 340 с.
- Al-Shehri A.H and Al-Saleh A.A. Karyotype of Amphibians in Saudi Arabia 2: The Karyotype of *Hyla savi-nyi* // Journal of Biological Sciences, 2005. — 5 (6). — P. 768–770.
- Anderson K. Chromosome evolution in Holarctic *Hyla* treefrogs // Amphibian cytogenetics and evolution / Eds D.M. Green, S.K. Sessions, - New York : Academic Press. 1991. — P. 299–331.
- Bedriaga J. *Hyla arborea*, L. 1766. Die Lurchfauna Europa's. In: Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. Anne 1889. Moscou, 1890. — № 3. — P. 466–493.

- Berset-Brandli L., Jaquie'ry J., Dubey S., Perrin N.* A sex-specific marker reveals male heterogamety in European Tree Frogs // *Mol. Biol. Evol.*, 2006. — **23**(6). — P. 1104–1106.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A.* Nomenclature for centromeric position on chromosomes // *Hereditas Genetiskt Arkiv. Berligssks Boktryckeriet. Lund.*, 1964. — **52**. — P. 201–220.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M., Skorinov D.V.* Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii* from the Talysh Mountains // *Russ. J. Herpetol.*, 2006. — **13**(3). — P. 183–206.
- Martirosyan A., Stepanyan I.* The karyotype of *Hyla savignyi* Audouin, 1827 (Amphibia, Anura) from Southern Armenia // *Comparative Cytogenetics*, 2007. — **1**. — № 2. — P. 107–112.
- Schmid M.* Chromosome banding in Amphibia. I. Constitutive heterochromatin and nucleose organizer regions in *Bufo* and *Hyla* // *Chromosoma (Berl.)*, 1978. — **66**. — P. 361–388.
- Stöck M., Dubey V., Klütsch C., Litvinchuk S., Scheidt U., Perrin N.* Mitochondrial and nuclear phylogeny of circum-Mediterranean tree frogs from the *Hyla arborea* group // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2008. — **49**. — P.1019–1024.
- Stöck M., Litvinchuk S.N., Limberakis P. et al.* Distribution and secondary contacts of amphibians in Greece and Eastern Europe – similarities and differences of phylogeographic patterns in green toads (*Bufo viridis* subgroup) and tree frogs (*Hyla arborea* group) // *Abstr. 11th Intern. Congr. of the Zoog., Ecol. and Evol. of the Eastern Mediterranean (Herkleon, 21–25 September 2009, Crete, Greece)*, 2009. — P. 81–82.

УДК 597.8:57.084.1:574.64

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ, *RANA RIDIBUNDA* (AMPHIBIA; ANURA), ПОСЛЕ ЭКСПОЗИЦИИ В РАСТВОРАХ РАЗЛИЧНЫХ КСЕНОБИОТИКОВ

Т.Ю. Пескова, Т.И. Жукова

Государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Кубанский государственный университет»
ул. Ставропольская, 149, г. Краснодар, 350040 Россия
E-mail: peskova@kubannet.ru

Гематологические показатели озерной лягушки, *Rana ridibunda* (Amphibia; Anura), после экспозиции в растворах различных ксенобиотиков. Пескова Т.Ю., Жукова Т.И. – В экспериментальных условиях изучено влияние наиболее распространенных ксенобиотиков на гематологические показатели озерной лягушки. Установлено, что по степени токсичности исследованные вещества можно разделить на 3 группы. В первую группу входят вещества, под действием которых снижаются показатели красной крови озерной лягушки. Это нефть марки Heavy, бензин АИ-76 и АИ-95 и азотные удобрения. Во вторую группу относятся такие загрязнители как нефть марки Light, пиретроидные пестициды - каратэ и децис, а также карбаминный пестицид карбарил. После нахождения в их растворах в крови лягушки возрастает количество эритроцитов и гемоглобина. В третью группу входят вещества, которые не меняют показателей красной крови (карбаминный пестицид феноксикарб и синтетическое моющее средство).

Ключевые слова: озерная лягушка, эритроциты, гемоглобин, нефть, бензин, синтетическое моющее средство, минеральные удобрения, инсектициды.

The Gematological Indicators of a Lake Frog, *Rana ridibunda* (Amphibia; Anura), after an Exposition in Solutions of Different Xenobiotics. – The influence of the most widespread xenobiotics on haematological indicators of a lake frog is studied in experimental conditions. It is established, that on toxicity degree the investigated substances can be separated into 3 groups. The first group includes substances under which the indicators of red blood of a lake frog decrease. It is oil of mark Heavy, petrol AI-76 and AI-95 and nitric fertilizers. The second group be composed of such pollutants as oil of mark Light, pyrethroid pesticides - karate and decis, and also carbamine pesticide carbaril. The quantity of erythrocytes and haemoglobin in blood of a frog increase after a staying in their solutions. The third group includes substances which do not change indicators of red blood (carbamine pesticide phenoxi-carb and synthetic detergent).

Key words: a lake frog, erythrocytes, haemoglobin, oil, petrol, synthetic detergent, mineral fertilizers, insecticides.

Введение

Многие земноводные чутко реагируют на техногенные загрязнения среды обитания. Таким видом является озерная лягушка *Rana ridibunda* Pall., 1771, численность которой в разных водоемах Северного Кавказа достаточно велика. В качестве показателя физиологического состояния озерной лягушки исследователи часто берут кровь как наиболее реактивную ткань внутренней среды. Кровь чувствительна к действию неблагоприятных факторов окружающей среды, поэтому гематологиче-

ские параметры пригодны для оценки состояния животных в условиях загрязнения. Цель данного исследования - сопоставить картины изменения гематологических показателей (количество гемоглобина и эритроцитов) озерной лягушки, предварительно экспонированной в растворах таких ксенобиотиков как нефть, бензин, инсектициды разной природы, синтетические моющие средства, минеральные удобрения.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использована озерная лягушка - *Rana ridibunda Pall.* Животных мы отлавливали в природных водоемах, не загрязненных токсикантами, в окрестностях г. Краснодара. Лягушек содержали в террариуме, откуда их по мере необходимости брали для постановки эксперимента; кормили их мотылем.

Для опытов были взяты половозрелые лягушки, с длиной тела не менее 50-60 мм, так как у них больше объем крови. Земноводных не делили по полу (использовали как самцов, так и самок), так как из литературы известно, что достоверных различий гематологических показателей у озерных лягушек, связанных с полом, нет.

Один сосуд был контрольным, то есть в нем находилась чистая артезианская вода, отстоянная в течение двух-трех суток. Такая же вода была использована в эксперименте. Плотность посадки лягушек - две особи на один литр воды или раствора.

После содержания в соответствующем растворе животных усыпляли эфиром, а затем сразу делали забор крови из сердца, надрезая желудочек. При проведении эксперимента соблюдали правила проведения работ с использованием экспериментальных животных, включая правила содержания животных в эксперименте, а также правила умерщвления животных (Правила ...).

Основные гематологические показатели - количество гемоглобина (г/л), эритроцитов ($10^{10}/л$) - определяли с помощью автомата **Micros (анализатора крови немецкой фирмы Сagmau)**.

Полученные цифровые данные обработаны стандартными статистическими методами. Достоверность различий определяли с помощью критерия Стьюдента; различия считали достоверными, если $t_{факт.} \geq t_{ст.}$ при 5%-ном уровне значимости (Лакин, 1980).

Для исследования нами были взяты следующие ксенобиотики, которые тем или иным путем часто попадают в водоемы. С нефтью марки **Neavy** был заложен трехсуточный опыт, для которого взяты концентрации от 0,0005 до 0,2 мг/л, то есть 0,01-4 ПДК. В опытах использовано 80 лягушек. С нефтью марки **Light** был поставлен пятисуточный опыт с концентрациями от 0,01 до 0,5 мг/л, то есть 0,2-10 ПДК. В опытах использовано 77 лягушек. Также был проведен опыт с тремя концентрациями (0,001; 0,005 и 0,01 мг/л) двух марок бензина - АИ 76 и АИ 95. Продолжительность эксперимента - трое суток, использовано 105 лягушек. Мы исследовали влияние стирального порошка в концентрациях от 1,0 до 25,0 мг/л на гематологические показатели озерной лягушки в течение пяти суток. В опытах использовано 52 лягушки. Гематологические исследования с карбаминовыми пестицидами проводили в течение пяти суток со 180 озерными лягушками. Для исследования были взяты два карбиновых пестицида - карбарил и феноксикарб, для каждого пестицида использовали концентрации, составляющие 1, 2, 4 и 10 ПДК (концентрации карбарила от 0,0005 мг/л до 0,005 мг/л, феноксикарба - от 0,005 мг/л до 0,05 мг/л). В опыте с пиретроидными пестицидами использовано 57 лягушек, длительность опыта со-

ставляла 1 и 10 сут. Были взяты концентрация дециса 0,25 мг/л (4 ПДК) и каратэ 1 мг/л (10 ПДК). Часть животных после 10-суточного выдерживания поместили на 5 сут в чистую воду. Был заложен семисуточный опыт с различными концентрациями минеральных удобрений, в нем использовано 154 лягушки. Учитывая технологические нормы (Москул, 1998) по фосфатам, нитратам и аммонийным удобрениям для воды рыбоводных прудов, мы взяли для опыта концентрации нитрата аммония от 5,0 до 20,0 мг/л; для аммофоса - от 10,0 до 50,0 мг/л; для суперфосфата - 50,0 и 100,0 мг/л. Кроме того, для низких концентраций нитрата аммония и аммофоса мы сделали следующий опыт: лягушек держали 7 сут. в растворах удобрений, а затем пересаживали в чистую воду на 6 сут., после чего у них брали кровь для исследования. Кроме того, были заложены опыты с сульфатом аммония и нитратом кальция концентраций 1, 5 и 10 мг/л.

Результаты и обсуждение

Нефтепродукты относятся к числу наиболее распространенных и опасных веществ, загрязняющих поверхностные воды. Нефтепродукты в воде находятся в различных миграционных формах: растворенной, эмульгированной, сорбированной на твердых частицах взвесей и донных отложений, в виде пленки на поверхности воды. Нефти различных марок различаются соотношением легких, средних и тяжелых фракций. В связи с этим воздействие нефти на живые организмы может быть различным. Результаты воздействия нефти двух марок - **Heavy** и **Light** - на кровь озерной лягушки показаны на рисунках 1 и 2.

При экспозиции в растворе нефти марки **Light** в крови озерной лягушки возрастает дозозависимо в 1,1-1,4 раза количество эритроцитов и гемоглобина по сравнению с контролем (Кармазин, Пескова, 2010). Когда нефтяная пленка покрывает поверхность воды, в ней снижается количество кислорода, как и в присутствии других ксенобиотиков. Чтобы компенсировать гипоксию, у лягушек происходит увеличение количества эритроцитов.

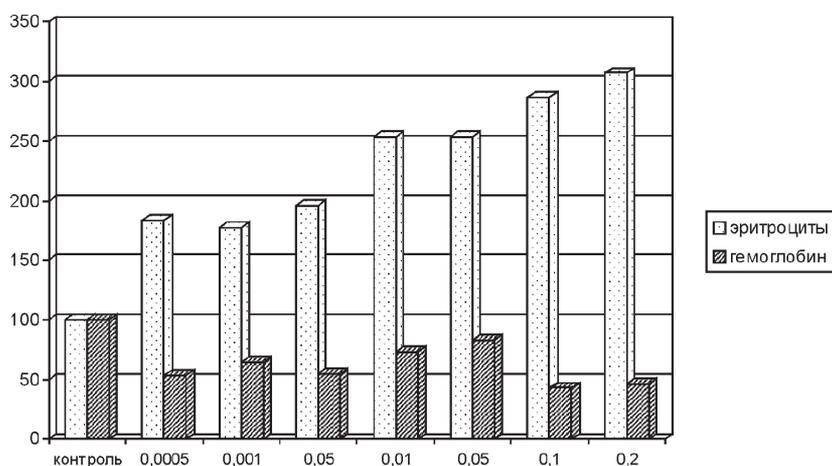


Рис. 1. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах нефти марки Heavy

Fig. 1. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of oil of mark Heavy

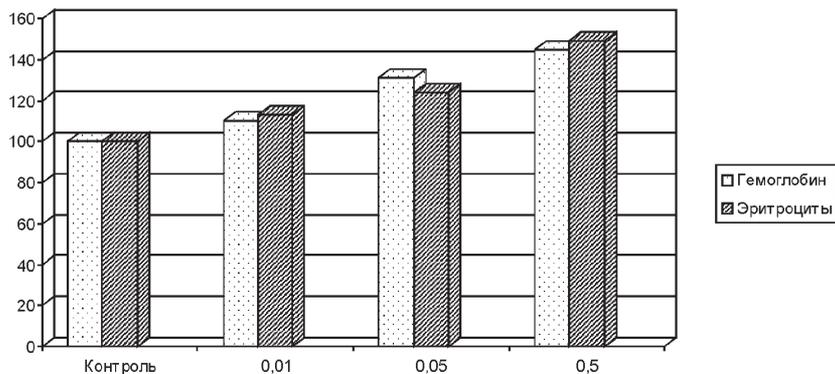


Рис. 2. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах нефти марки Light
Fig. 2. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of oil of mark Light

В то же время пребывание в растворах нефти марки Neavу, содержащей большее количество тяжелых фракций, тоже дозозависимо, но более существенно (в 1,8-3,4 раза) увеличивается количество эритроцитов при одновременном снижении количества гемоглобина (в 1,2-2,2 раза), то есть имеет место гипохромия (Пескова, Шарпан, 2007). Известно, что гипохромия (уменьшение среднего содержания гемоглобина в одном эритроците) может быть следствием либо уменьшения объема эритроцитов (микроцитоз), либо ненасыщенности нормальных по объему эритроцитов гемоглобином (Козловская, Николаев, 1985). Микроцитоза у озерной лягушки в этом эксперименте с нефтью мы не наблюдали, следовательно, к гипохромии приводила относительная ненасыщенность эритроцитов гемоглобином.

Сравнение данных по влиянию двух одинаковых концентраций (0,01 и 0,05 мг/л) нефти разного состава на кровь озерной лягушки свидетельствует об одностороннем изменении количества эритроцитов (в обоих случаях отмечен эритроцитоз), но разнонаправленных изменениях количества гемоглобина - при трехсуточном пребывании лягушек в растворах нефти его количество достоверно снижается, а при пятисуточном - достоверно увеличивается (Пескова, Кармазин, 2010).

Разноплановые изменения количества гемоглобина можно попытаться объяснить разными реакциями животных при воздействии эффективных концентраций токсикантов. Известно, что зона токсического действия любого поллютанта условно подразделяется на три ступени - при низких и при высоких концентрациях вещества все организмы реагируют приблизительно одинаково (либо выживают, либо в большинстве случаев гибнут), а наибольшее разнообразие наблюдается при средних значениях доз токсикантов в пределах зоны токсического действия, когда происходят адаптации гидробионтов к загрязнителю (Лукьяненко, 1984).

Результаты воздействия бензина различных марок на красную кровь озерной лягушки показано на рисунке 3.

Картина изменения показателей красной крови озерной лягушки, описанная выше для марки нефти, содержащей большое количество тяжелых фракций, очень похожа на изменения гематологических показателей в присутствии бензина - отмечено возрастание количества эритроцитов в 1,5-2,7 раза при существенном уменьшении количества гемоглобина, то есть имеет место гипохромия.

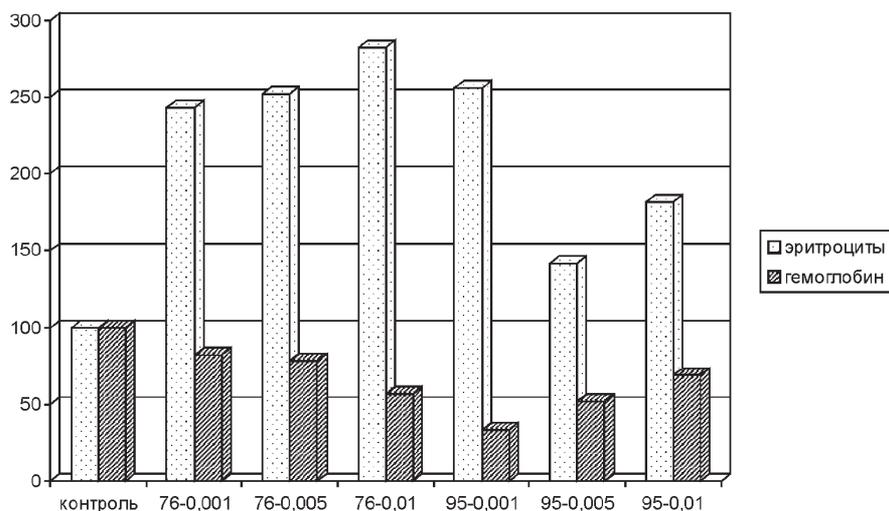


Рис. 3. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах бензина различных марок

Fig. 3. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of petrol of different marks

Под действием бензина АИ-76 и АИ-95 в крови озерной лягушки меняется количество эритроцитов, но меняется оно по-разному в зависимости от марки бензина.

Так, при внесении в воду бензина АИ-76 в самой низкой концентрации (0,001 мл/л) статистически достоверно и резко (в 2,4 раза) возрастает количество эритроцитов по сравнению с контролем. При увеличении концентрации бензина в 5 и 10 раз возрастание количества эритроцитов происходит в 2,5 и 2,8 раза соответственно. Иначе говоря, степень возрастания количества эритроцитов определяется дозой токсиканта.

Одновременно с эритроцитозом наблюдается обратная картина для гемоглобина, его количество в крови озерной лягушки постепенно уменьшается при возрастании концентрации бензина, то есть имеет место гипохромия (Пескова, Вафис, 2007).

При внесении в воду бензина АИ-95 в самой низкой концентрации (0,001 мл/л) увеличение количества эритроцитов у лягушек происходит еще значительно, чем в предыдущем опыте - в 2,6 раза (эритроцитоз). Однако увеличение концентрации бензина АИ-95 в 5 и 10 раз сопровождается заметным снижением количества эритроцитов: оно остается большим, чем в контроле, но только в 1,4-1,8 раза. При самой низкой концентрации бензина АИ-95 на фоне очень высокого количества эритроцитов количество гемоглобина в крови лягушек резко (в 3 раза) падает по сравнению с контролем, а в более высоких концентрациях количество гемоглобина постепенно возрастает. В результате проявление гипохромии несколько уменьшается. Есть мнение, что у рыб уровень гемоглобина не является характерным показателем токсикоза, так как этот показатель может сильно варьировать. Более важным авторы считают количество эритроцитов (Житенева и др., 2004).

В связи с появлением в последние годы относительно новых загрязнителей во внешней среде, в частности синтетических моющих средств (СМС), попадающих вместе с бытовыми стоками, возникла необходимость изучения их влияния на земноводных. Результаты воздействия СМС на красную кровь озерной лягушки приведены на рисунке 4.

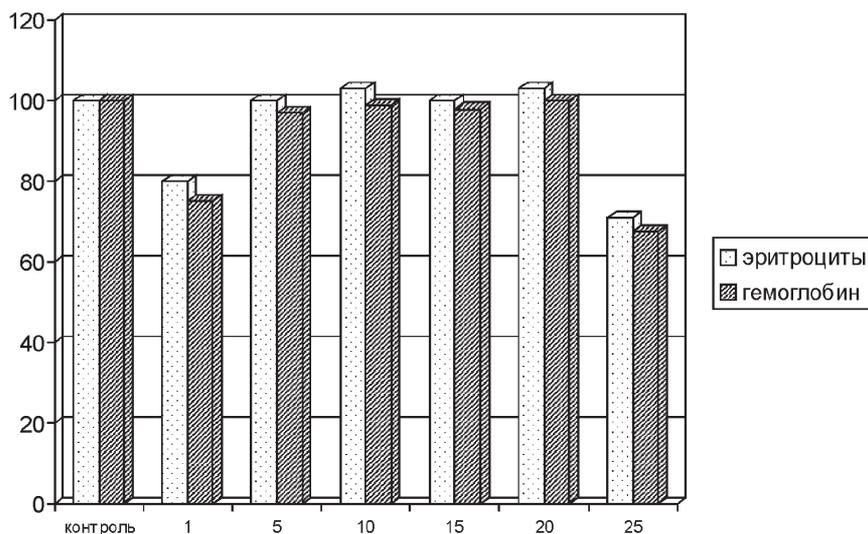


Рис. 4. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах синтетического моющего средства

Fig. 4. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of a synthetic detergent

В растворе СМС самой низкой концентрации - 1,0 мг/л отмечена тенденция к снижению количества гемоглобина, хотя различия лежат в пределах статистической ошибки (по сравнению с контролем $t = 2,09$ при $t_{0,05} = 2,31$). Количество эритроцитов у лягушек из этого раствора понижено на 20,0% в при сравнении с лягушками, содержащимися в чистой воде (хотя за счет большой ошибки среднего арифметического различия статистически не достоверны - $t = 1,67$ при $t_{0,05} = 2,31$). При содержании лягушек в растворах стирального порошка более высоких концентраций (от 5,0 до 20,0 мг/л) количество гемоглобина и эритроцитов у лягушек не меняется по сравнению с контролем. У двух лягушек, выживших в растворе синтетического моющего средства в концентрации 25,0 мг/л, существенно ниже и количество гемоглобина (на 33,0%), и количество эритроцитов (на 28%), чем у контрольных животных. Сравнить статистическую достоверность этих показателей нет возможности, так как в связи с малым количеством выживших особей (9 из посаженных 11 особей погибли через 3 ч.) некорректно считать ошибку среднего арифметического (Шарпан, Жукова, 2011).

Однако при относительном постоянстве количества эритроцитов в мазках крови озерных лягушек после пребывания в растворах СМС концентраций от 5,0 до 20,0 мг/л отмечены нормобласты - предшественники эритроцитов (табл. 1). Нормобласт - одна их клеток эритробластного ряда, предшественница ретикулоцита. В норме из ретикулоцита (по выходе его из костного мозга) образуется эритроцит.

В чистой воде (контроль) и растворах синтетического моющего средства самой низкой и самой высокой из исследованных концентраций нормобласты не обнаружены. По мере увеличения концентраций СМС от 5,0 до 20,0 мг/л возрастает как количество эритроидных предшественников в одном мазке (от 1 до 24 клеток), так и процент особей озерной лягушки, у которых они обнаружены (от 18,2 до 50,1%).

Таблица 1. Количество нормобластов в мазках крови озерной лягушки из контроля и растворов синтетического моющего средства**Table 1. The quantity of normoblasts in blood smears of a lake frog from the control and solutions of a synthetic detergent**

Концентрация СМС, мг/л	Относительное число нормобластов (на 100 клеток)	Количество особей лягушек с нормобластами	
		абсолют-ное	в процентах к общему числу особей в опыте
Контроль, 0 (n = 5)	0	0	0
1,0 (n = 5)	0	0	0
5,0 (n = 11)	1 : 100	1	9,1
	2 : 100	1	9,1
10,0 (n = 11)	1 : 100	2	18,2
	3 : 100	1	9,1
	6 : 100	1	9,1
15,0 (n = 6)	1 : 100	1	16,7
	6 : 100	1	16,7
20,0 (n = 6)	3 : 100	1	16,7
	5 : 100	1	16,7
	24 : 100	1	16,7
25,0 (n = 2)*	0	0	0

Примечание: * - 9 особей из 11, взятых в опыт, погибли через три часа после посадки в раствор данной концентрации.

Из литературы известно, что адаптации к дыханию в неблагоприятной среде у земноводных могут быть решены как путем увеличения количества крови и гемоглобина, так и путем увеличения количества предшественников эритроцитов (Вершинин, 2004). Автор отмечает возрастание встречаемости эритроидных предшественников у сеголеток травяной лягушки в условиях крупных городов по сравнению с загородными популяциями.

Появление нормобластов в периферической крови озерной лягушки после пребывания в растворах СМС свидетельствует об усилении кроветворения при действии загрязнителя.

Пестициды попадают в водоемы в результате сброса воды с рисовых полей, смыва с обрабатываемых территорий дождевыми и паводковыми водами, обнаруживаются в оросительных каналах, реках и водохранилищах. На рисунках 5 и 6 приведены результаты опытов по выяснению влияния карбаминных пестицидов на показатели красной крови озерной лягушки.

В растворах карбаминных пестицидов наблюдается тенденция к увеличению показателей красной крови, но в присутствии карбарила это явление выражено существенно (особенно количество эритроцитов - в максимальной из исследованных концентраций в 1,5 раза), причем это происходит дозозависимым образом. В

растворах феноксикарба при повышении концентрации до 2 ПДК происходит небольшое увеличение количества эритроцитов, а при дальнейшем возрастании концентрации до 10 ПДК спускается до контрольных величин. Количество гемоглобина в присутствии феноксикарба практически не меняется (Якушева, Пескова, 2010).

Кроме этого, мы рассмотрели влияние пестицидов другой химической природы - пиретроидных - на красную кровь озерной лягушки (рис. 7).

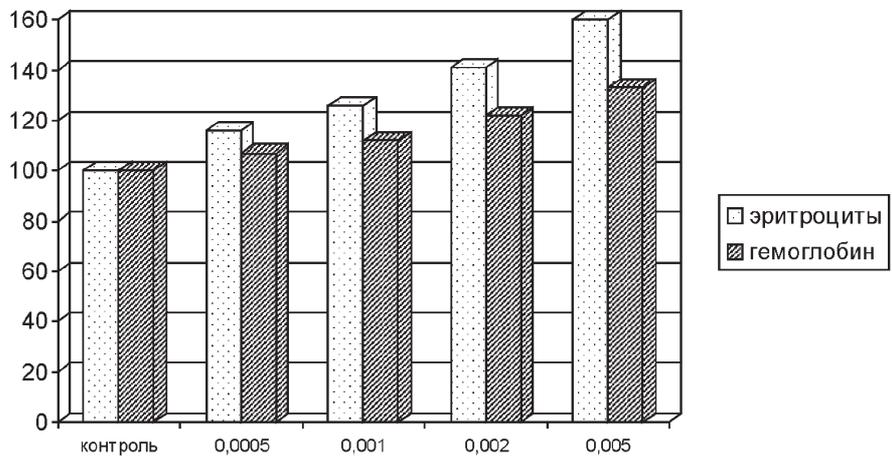


Рис. 5. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах карбарила

Fig. 5. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of carbaril

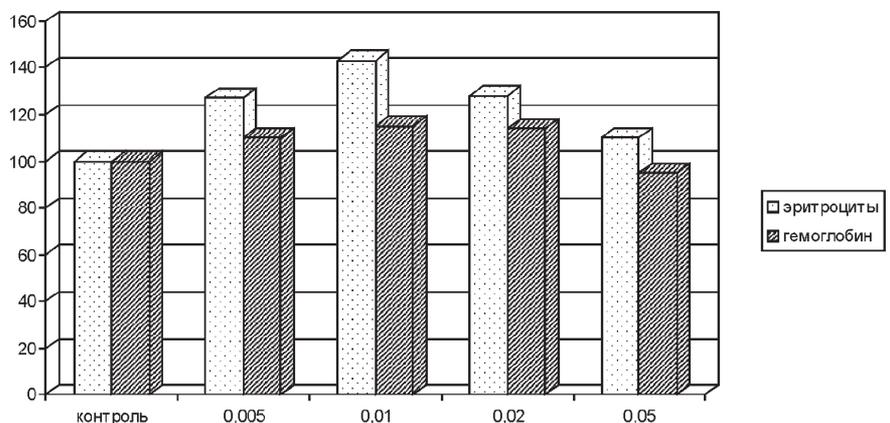


Рис. 6. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах феноксикарба

Fig. 6. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of phenoxycarb

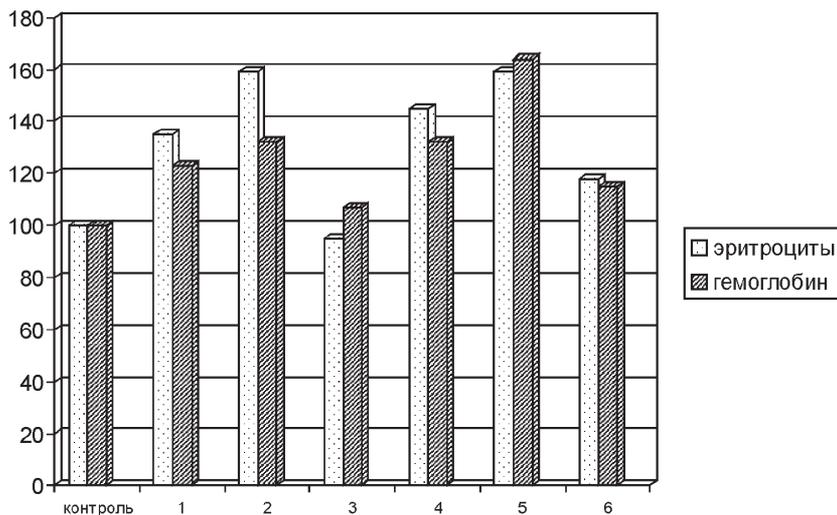


Рис. 7. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах пиретроидных пестицидов (каратэ и дециса): 1 децис, 1 сут.; 2 децис, 10 сут.; 3 децис, 10 сут. + чистая вода; 4 каратэ, 1 сут.; 5 каратэ, 10 сут.; 6 каратэ, 10 сут. + чистая вода

Fig. 7. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of pyrethroid pesticides (karate and decis): 1 decis, 1 days; 2 decis, 10 days; 3 decis, 10 days + pure water; 4 karate, 1 days; 5 karate, 10 days; 6 karate, 10 days + pure water

Под влиянием малых доз пиретроидных пестицидов у подопытных озерных лягушек количество гемоглобина и эритроцитов достоверно увеличивается. Степень этого увеличения пропорциональна времени пребывания лягушек в растворах пестицидов (гемоглобина в 1,2-1,3 раза, эритроцитов в 1,3-1,6 раза в растворах дециса; гемоглобина в 1,3-1,6, эритроцитов в 1,4-1,6 раз в растворах каратэ). Повышение показателей красной крови у лягушек в этих случаях можно считать компенсаторным, так как в воде в присутствии пестицидов уменьшается количество растворенного кислорода (Жукова, Пескова, 1999).

Сравнение действия пиретроидных и карбаминовых пестицидов на кровь озерной лягушки показывает, что пиретроидные пестициды вызывают более значительные изменения в показателях красной крови озерной лягушки, чем карбаминовые пестициды. Последующее выдерживание амфибий в чистой воде в течение 5 сут. после 10-суточного воздействия дециса низкой концентрации и каратэ несколько большей концентрации привело к снижению до контрольных величин количества гемоглобина и эритроцитов (децис) или только гемоглобина (каратэ).

Низкие концентрации таких пестицидов, как карбофос, фозалон, сириус и фудзиван при воздействии на амфибий в течение 1-10 сут., как правило, не только не уменьшают количества эритроцитов и гемоглобина, но обычно увеличивают оба этих показателя или один из них (Жукова, 1993).

В природные экосистемы часто попадают минеральные удобрения, внесенные при обработке посевов сельскохозяйственных растений, в результате их смыва дождевой водой. Для повышения естественной рыбопродуктивности прудов также необходимо применение удобрений при регулярном контроле гидрохимического режима в прудах (Москул, 1998). Влияние азотных минеральных удобрений (нитратных и аммонийных) показано на рисунках 8 и 9.

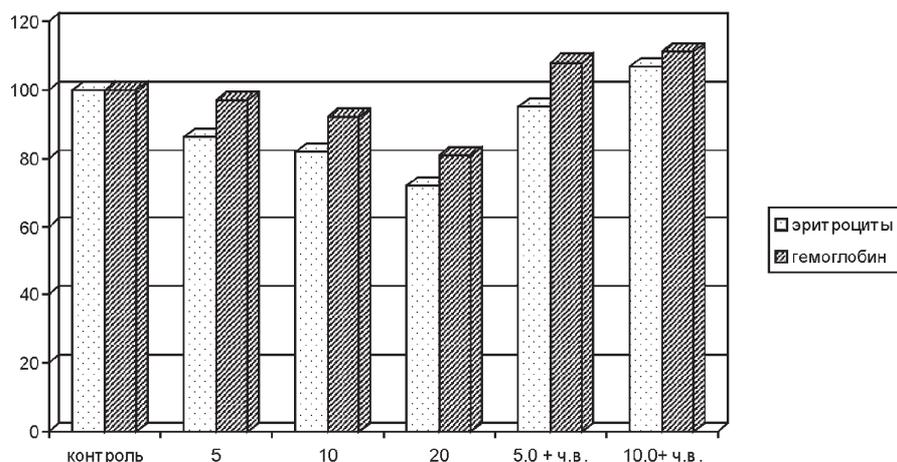


Рис. 8. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах нитрата аммония

Fig. 8. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of ammonium nitrate

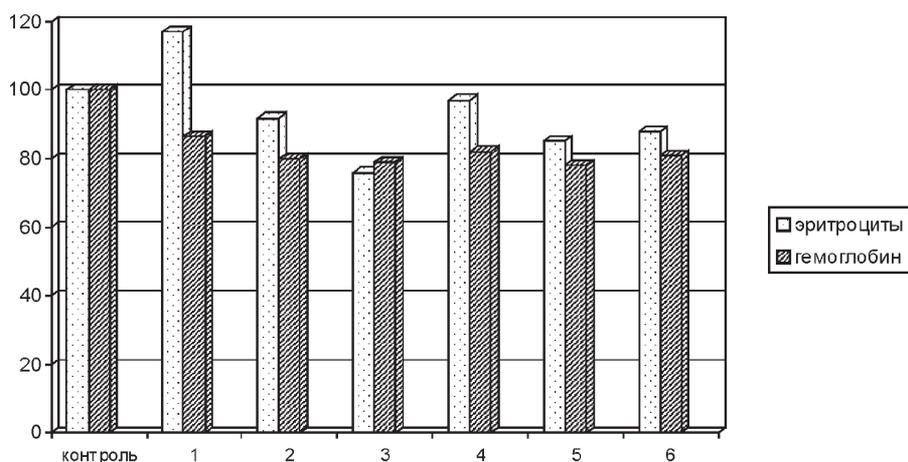


Рис. 9. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах сульфата аммония и нитрата кальция : 1 сульфат аммония, 1 мг/л; 2 сульфат аммония, 5 мг/л; 3 сульфат аммония, 10 мг/л; 4 нитрат кальция, 1 мг/л; 5 нитрат кальция, 5 мг/л; 6 нитрат кальция, 10 мг/л

Fig. 9. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of ammonium sulphate and calcium nitrate : 1 ammonium sulphate, 1 mg/l; 2 ammonium sulphate, 5 mg/l; 3 ammonium sulphate, 10 mg/l; 4 calcium nitrate, 1 mg/l; 5 calcium nitrate, 5 mg/l; 6 calcium nitrate, 10 mg/l

В растворах нитрата аммония снижение в 1,2-1,3 раза показателей красной крови озерной лягушки имеет место только при экспозиции в растворе высокой концентрации (20 мг/л).

В контроле и растворах нитрата аммония концентраций 5,0 и 10,0 мг/л различия в количестве гемоглобина озерных лягушек находятся в пределах статистической ошибки. Последующее шестисуточное выдерживание лягушек в чистой воде приводит к статистически достоверному увеличению в 1,1 раза количества гемоглобина

(после пребывания в растворах нитрата аммония 5,0 мг/л) или показывает тенденцию к повышению количества гемоглобина (после пребывания в растворе удобрения концентрации 10 мг/л), хотя из-за большого разброса исходных данных различия находятся в пределах статистической ошибки. У лягушек, экспонированных в растворах нитрата аммония концентраций (10 и 20 мг/л), наблюдается большой размах колебаний величины гемоглобина у отдельных особей, коэффициент вариации этого показателя повышен в 3,6 и 2,8 раза по сравнению с контролем ($t = 2,61$ и $2,25$ при $t_{0,05} = 2,18$). Изменения количества эритроцитов в наших опытах во многом идентичны изменениям количества гемоглобина. Насыщенность эритроцитов гемоглобином остается одинаковой у всех сравниваемых животных (Братковская, Жукова, 2010).

После пребывания озерных лягушек в растворе самой низкой из исследованных концентраций сульфата аммония (1,0 мг/л) ни количество гемоглобина, ни показатели эритроцитов в крови не изменяются по сравнению с контролем, $t_{\text{факт}} = 1,40$ и $1,95$ при $t_{\text{ст}} = 2,10$. При содержании озерных лягушек в растворе сульфата аммония более высокой концентрации (5 мг/л) количество гемоглобина в крови статистически достоверно снижается в 1,2 раза ($t_{\text{факт}} = 2,10$ при $t_{\text{ст}} = 2,10$); различия количества эритроцитов в крови контрольных и опытных животных находятся в пределах статистической ошибки ($t_{\text{факт}} = 0,89$ при $t_{\text{ст}} = 2,10$). Следовательно, в этой ситуации у лягушек имеет место проявление некоторой гипохромии, когда уменьшается содержание гемоглобина в эритроците.

В самой высокой из исследованных концентраций сульфата аммония (10 мг/л) количество гемоглобина достоверно снижено в 1,3 раза, а эритроцитов в 1,2 раза по сравнению с контрольными лягушками.

Уже в самой низкой из исследованных концентраций нитрата кальция наблюдается тенденция к снижению количества гемоглобина у озерных лягушек, хотя различия средних значений находятся в пределах статистической ошибки ($t_{\text{факт}} = 1,87$ при $t_{\text{ст}} = 2,10$). В растворе концентрации 5,0 мг/л количество гемоглобина достоверно снижается в 1,3 раза ($t_{\text{факт}} = 2,38$ при $t_{\text{ст}} = 2,10$), но при дальнейшем повышении концентрации раствора азотного удобрения нитрата кальция количество гемоглобина остается на том же уровне (различий между показателями гемоглобина двух опытов нет, $t_{\text{факт}} = 1,03$ при $t_{\text{ст}} = 2,10$).

Изменения количества эритроцитов в опытах абсолютно идентичны изменениям количества гемоглобина: в низкой концентрации нитрата кальция снижение количества эритроцитов статистически недостоверно, затем отмечено практически одинаковое снижение этого показателя в двух концентрациях нитрата кальция (5,0 и 10,0 мг/л).

Сравнение наших данных по влиянию сульфата аммония и нитрата кальция с данными по влиянию нитрата аммония показывает, что при общем сходном характере действия трех нитратных удобрений на гематологические показатели озерной лягушки хорошо видна разная степень токсичности этих удобрений для земноводных. Действие растворов трех солей в концентрациях 5 и 10 мг/л на кровь озерной лягушки различно, а именно: нитрат аммония не меняет показателей красной крови, а сульфат аммония и нитрат кальция снижают оба показателя красной крови (количество гемоглобина и эритроцитов) или хотя бы один из них (количество гемоглобина).

Таким образом, судя по показателям красной крови, сульфат аммония и нитрат кальция более токсичны для озерной лягушки, чем нитрат аммония, в плане ухудшения дыхательных свойств крови.

Мы также изучили влияние фосфорных удобрений на показатели красной крови озерной лягушки (рис. 10).

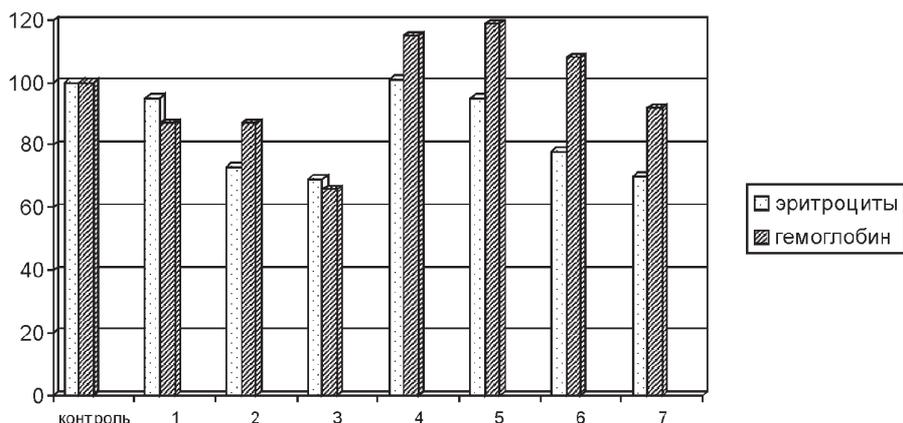


Рис. 10. Показатели красной крови (%) озерной лягушки при экспозиции в растворах фосфорных удобрений : 1 аммофос, 10 мг/л; 2 аммофос, 20 мг/л; 3 аммофос, 50 мг/л; 4 аммофос, 10 мг/л + чистая вода; 5 аммофос, 20 мг/л + чистая вода; 6 суперфосфат, 50 мг/л; 7 суперфосфат, 100 мг/л

Fig. 10. Indicators of red blood (%) of a lake frog at an exposition in solutions of phosphoric fertilizers : 1 ammophos, 10 mg/l; 2 ammophos, 20 mg/l; 3 ammophos, 50 mg/l; 4 ammophos, 10 mg/l + pure water; 5 ammophos, 20 mg/l + pure water; 6 superphosphate, 50 mg/l; 7 superphosphate, 100 mg/l

В растворах обоих исследованных фосфорных удобрений наблюдаются сходные изменения гематологических показателей, а именно: в них снижаются показатели красной крови (количество эритроцитов и/или гемоглобина) по градиенту концентрации, хотя в растворах суперфосфата это снижение выражено в меньшей степени, чем в растворах аммофоса. Последующее пребывание в чистой воде сопровождается увеличением показателей красной крови даже выше контрольных значений.

Следовательно, показатели количества гемоглобина и эритроцитов озерной лягушки практически не меняются под действием низкой концентрации суперфосфата и нитрата аммония, но снижаются под действием аммофоса (всех исследованных концентраций - 10,0-50,0 мг/л), а также более высоких концентраций нитрата аммония и суперфосфата (20,0 и 100,0 мг/л соответственно).

Одновременно с изменением количества эритроцитов и гемоглобина мы наблюдали патологические изменения эритроцитов крови лягушки при экспозиции в растворах некоторых ксенобиотиков.

Так, при действии обоих исследованных карбаминовых инсектицидов (карбарила и феноксикарба) мы обнаружили пойкилоцитоз (изменение формы эритроцитов), агглютинацию эритроцитов с образованием так называемых «монетных столбиков» (рис. 11 и 12).

В растворе нефти марки Light самой низкой из исследованных концентраций - 0,01 мл/л в крови озерной лягушки почти во всех эритроцитах (до 90%) обнаружена вакуолизация, цитоплазма имеет более светлый цвет; относительно слабая токсическая зернистость (25%-ная) в цитоплазме отмечена в 40% клеток. В литературе указывается, что базофильная зернистость эритроцитов видна в фиксированных

мазках крови при свинцовой интоксикации (Козловская, Николаев, 1985). Мы обнаружили зернистость цитоплазмы эритроцитов при интоксикации нефтью. Усиление вакуолизации цитоплазмы происходит под влиянием изменения проницаемости клеточной оболочки при действии токсикантов (Житенева и др., 2004).

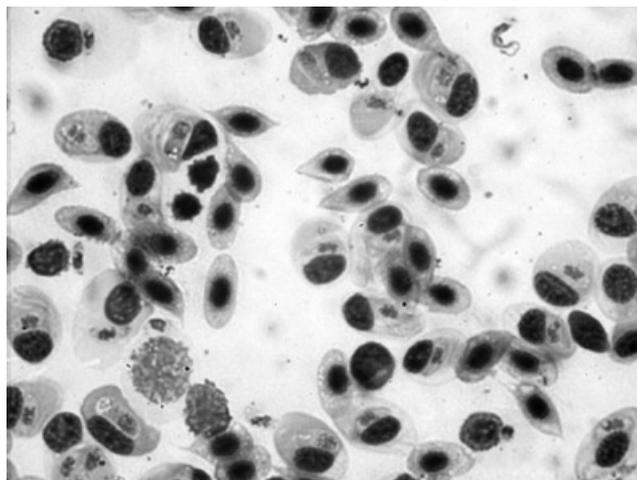


Рис. 11. Пойкилоцитоз эритроцитов озерной лягушки

Fig. 11. Poikilocytosis of erythrocytes of a lake frog

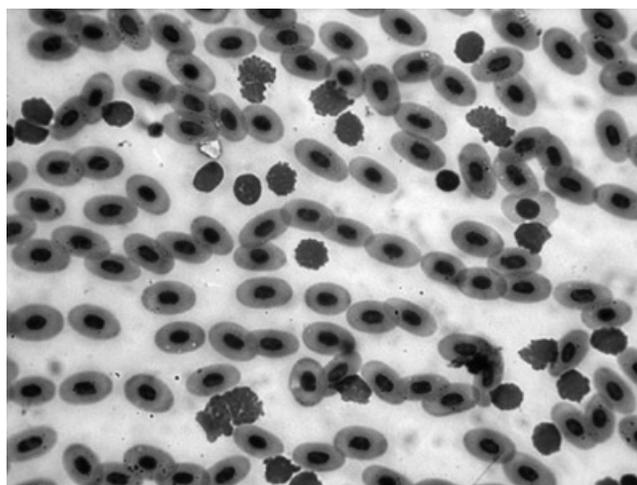


Рис. 12. Агглютинация эритроцитов озерной лягушки с образованием «монетных столбиков»

Fig. 12. Agglutination of erythrocytes of a lake frog with formation of «monetary columns»

В растворе в 5 раз более высокой концентрации нефти (0,05 мл/л) отмечено усиление (до 50%) токсической зернистости цитоплазмы эритроцитов, однако частота проявления этого показателя меньше, чем в более низкой концентрации нефти. Эритроциты разнообразны по форме (пойкилоцитоз), имеет место инвагинация -

«впячивание» цитоплазмы. Часто эритроциты имеют фестончатые контуры, что свидетельствует о нарушении их осмотической резистентности, отмечаемой при токсикозах (Житенева и др., 2004). Наблюдается гипохромасия - посветление окраски цитоплазмы и ее неравномерное окрашивание.

В самой высокой из исследованных концентраций нефти (0,5 мл/л) в эритроцитах озерной лягушки усиливается степень токсической зернистости (до 50-75%) и частота ее проявления возрастает вновь до 40%, наблюдается пойкилоцитоз и вакуолизация цитоплазмы. Кроме того, для многих эритроцитов, как и в предыдущей концентрации нефти, характерны гипохромасия и фестончатые контуры (Пескова, Кармазин, 2010).

Характерное проявление токсикоза земноводных в присутствии нефти - анизоцитоз эритроцитов. Наличие в периферической крови, наряду с нормоцитами, микроцитов и макроцитов говорит о нарушении механизмов, обеспечивающих выход нормальных клеток из кроветворных органов; это было отмечено ранее для рыб (Житенева и др., 2004), мы отмечаем это явление для озерной лягушки.

В мазках крови лягушек, экспонированных в растворах синтетического моющего средства концентраций от 10 до 20 мг/л, в цитоплазме эритроцитов обнаружена слабая (25%) и средняя (50%) токсическая зернистость, частота ее проявления составляет 16,7-36,6%. При выдерживании лягушек в растворах СМС концентраций 5-15 мг/л в мазках наблюдается вакуолизация цитоплазмы эритроцитов.

Изредка мы наблюдали пойкилоцитоз эритроцитов. У рыб значительные изменения морфологии форменных элементов крови является одним из показателей начального периода токсического заболевания [Житенева и др., 2004].

Выводы

Сравнение полученных данных показало, что картина изменений крови под влиянием различных химических веществ очень разнообразна.

Судя по показателям красной крови озерной лягушки, мы можем разделить все исследованные ксенобиотики на 3 группы. В первую группу входят наиболее токсичные вещества, которые снижают либо оба показателя (нитрат аммония, нитрат кальция, аммофос), либо только количество гемоглобина (нефть марки *Heavy*, бензин АИ-76 и АИ-95) или количество эритроцитов (суперфосфат, сульфат аммония). Во вторую группу можно отнести токсиканты, после пребывания в которых происходит компенсация гипоксии за счет возрастания количества эритроцитов и гемоглобина по сравнению с контролем. Это такие вещества как нефть марки *Light*, пиретроидные пестициды - каратэ и децис, а также карбаминовый пестицид карбарил. В третью группу входят вещества, которые не меняют показателей красной крови (карбаминовый пестицид феноксикарб, синтетическое моющее средство). На фоне отсутствия изменений количества эритроцитов и гемоглобина у лягушек из растворов СМС мы отмечали появление в их крови нормобластов (предшественников эритроцитов), то есть мы можем говорить о том, что и в этом поллютанте у лягушек идет интенсивный эритропоэз, но требуется некоторое время для формирования зрелых эритроцитов.

- Братковская Е.А., Жукова Т.И.* Изменение гематологических показателей озерной лягушки под влиянием минеральных удобрений // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. - Краснодар, 2010. - С.79-83.
- Вершинин В.Л.* О роли внутривидового полиморфизма в процессах адаптации и микроэволюции в современной биосфере // Уч. зап. НТГСПА : Материалы 6 Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии». - Нижний Тагил, 2004. - С. 24-28.
- Житенева Л.Д., Макаров Э.В., Рудницкая О.А.* Основы ихтиогематологии (в сравнительном аспекте). - Ростов/н Дону: Эверест, 2004. - 311с.
- Жукова Т.И.* Гематологические показатели озерной лягушки при содержании в воде с различной концентрацией пестицидов сириуса и фудзивана // Вестн. Днепропетр. ун-та. Биология и экология. - Вып.1. - Днепропетровск, 1993. - С.116-117.
- Жукова Т.И., Пескова Т.Ю.* Реакция крови бесхвостых амфибий на пестицидное загрязнение // Экология. - 1999. - № 4. - С.288-292.
- Кармазин А.П., Пескова Т.Ю.* Использование гематологических показателей озерной лягушки *Rana ridibunda* (Pallas, 1771) для определения зоны токсического действия нефти // Современная герпетология. - 2010. - 1/2. - С. 3-7.
- Козловская Л.В., Николаев А.Ю.* Учебное пособие по клиническим лабораторным методам исследования. - М. : Медицина, 1985. - 288с.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. - М., 1980. - 293 с.
- Лукьяненко В.И.* Общая ихтиотоксикология. - М., 1984. - 190 с.
- Москул Г.А.* Приусадебное и фермерское рыбоводство. - Краснодар, 1998. - 134 с.
- Пескова Т.Ю., Вафис А.А.* Влияние бензина на гематологические показатели озерной лягушки // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. - 2007. - Вип.21. - С.100-104.
- Пескова Т.Ю., Шарпан Я.В.* Влияние нефти на гематологические показатели озерной лягушки // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. - 2007. - Вип.21. - С.96-99.
- Правила проведения работ использованием экспериментальных животных* // Медицинский портал <http://gene-on-gene.narod.ru/Rules/animals.htm>
- Шарпан Я.В., Жукова Т.И.* Гематологические показатели озерной лягушки, экспонированной в растворах стирального порошка // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. - Краснодар, 2011. - С.156-159.
- Якушева Я.А., Пескова Т.Ю.* Гематологические показатели озерной лягушки, экспонированной в растворах карбаминных инсектицидов // Тр. Кубан. гос. аграр. ун-та. - 2010. - 3 (24). - С.49-53.

УДК: 591.55:598.112

КОММУНИКАТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ УШАСТОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ *PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS* (PALLAS 1776) (SQUAMATA: AGAMIDAE)

Е. Е. Раимбекова

БИОН Террариум центр
пр. Победы, 10-А, Киев, Украина
E-mail: chuffed88@gmail.com

Коммуникативное поведение ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas 1776) (Squamata: Agamidae). Раимбекова Е. Е. — Коммуникативное поведение рептилий на данный момент изучено слабо. В данной работе с помощью экспериментов и наблюдений в природе выявлены позы, положения и движения хвоста, конечностей и тела *Phrynocephalus mystaceus*, а также их коммуникативная функция. Также выяснена роль окраски в коммуникациях ушастой круглоголовки. Разные половозрастные группы имеют неодинаковую окраску, которая также меняется в разные сезоны года. В ходе экспериментов выяснено, что идентификация особей по видам и половозрастным группам происходит благодаря окраске.

Ключевые слова: ушастая круглоголовка, коммуникативное поведение, позы, движения хвоста и тела, эксперимент.

Communicative Behavior of *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas 1776) (Squamata: Agamidae). Raimbekova E. — The communicative behavior of reptiles is at present poorly investigated. In this work by means of experiments and observations in the wild postures, positions and movements of the tail, limbs and body of *Phrynocephalus mystaceus*, as well as their communicative function, are revealed. Also the role of the coloration in the communications of bearded toad agamas is ascertained. Different sexual-age groups have dissimilar coloration which also changes during various seasons of the year. In the course of the experiments it was found out that the identification of the specimens according to the species and sexual-age groups takes place due to the coloration.

Key words: *Phrynocephalus mystaceus*, communicative behavior, postures, movements of tail and body, experiment.

Введение

Коммуникативное поведение рептилий изучено в меньшей степени, чем у птиц и млекопитающих. Больше известно о коммуникативном взаимодействии агам и игуан, использующих кивки. Достаточно полно исследовано поведение горных агам рода *Laudakia* Zhao, 1998 (Панов, Зыкова 2003). Данных о круглоголовках в этом аспекте гораздо меньше. Выделены позы и движения хвостом для некоторых видов, но мало сведений о том, как они используются (Дунаев, 1989, Семенов 1989). Для ушастой круглоголовки они не описаны до сих пор. Движения хвостом видоспецифичны и используются как один из критериев вида (Dunaev, 1996).

В качестве демонстраций они используют в основном закручивания хвостом. Их репертуар намного шире, чем у большинства других ящериц, поскольку движений хвостом возможно сделать намного больше, чем движений головой, кроме

того, используются также движения телом и конечностями, оттопыривание горлового мешка. В Казахстане насчитывается 7 видов рода *Phrynocephalus* (Дуйсебаева, 2010). Ушастые круглоголовки *P. mystaceus* Pallas, 1776 — самый крупный представитель рода в Казахстане. Это сильно территориальный вид со сложной системой поведения. Они общаются с помощью системы закручиваний и взмахов хвоста (Брушко, 1995, Польшина 1982). Кроме *Phrynocephalus* есть только еще один род ящериц — *Leiocephalus* Cope, 1863, представители которого контактируют схожим образом. Также с помощью хвоста общаются многие виды гекконов, но их движения намного более однообразны — это махание хвостом из стороны в сторону и извивание хвоста.

Материалы и методы

Наблюдения за ушастыми круглоголовками в природе проводили в весенне-летнее время с 2006 по 2011 гг. в Прикаскеленских Мойынкумах — песчаном массиве, расположенном к юго-западу от Капчагайского водохранилища по левобережью р. Каскелен (Алматинская обл.). Наблюдения осуществляли на нескольких изолированных песчаных массивах общей площадью около 1 км², где растительность скудная, разреженная и лишь в некоторых местах более уплотненная. Растительный компонент здесь представлен ксерофитами: кумарчиком песчаным, триострицей перистой, качимом метельчатым, песчаной акацией и жузгунами.

Наблюдения в неволе проводили в террариуме с 2009 по 2011 гг. Условия были приближены к природным, насколько это возможно, чтобы отклонения в поведении были наименьшими. Ящериц содержали в террариумах различного размера, группами и поодиночке. Террариум для опыта № 1 занимал площадью 80 x 100 см. В качестве грунта использовали песок слоем 10 см. В террариумах были коряги и возвышения песка, ограничивающие видимость. Обогрев производили лампами накаливания мощностью 150 Вт, чем обеспечивали прогрев большей части песка до температуры выше 45°C. Террариум освещался совместно неоновыми лампами и лампами накаливания. Круглоголовкам необходим рыхлый песок на поверхности, чтобы закапываться, но во влажном песке они строят норы. Для этого песок увлажнялся снизу с помощью специальной конструкции. На дно террариума в нескольких местах были опущены трубочки, сверху в них вставлены воронки, в которые заливали воду. Таким образом, вода растекалась по дну и впитывалась в нижние слои песка, не попадая на поверхность. Также раз в 1–2 недели террариум опрыскивали из пульверизатора. Круглоголовок кормили несколько раз в день в основном тараканами и сверчками (наиболее предпочитаемый ими корм), реже мучным червем и зоофобасом.

Ушастая круглоголовка часто, по сравнению с большинством других видов рода, использует хвост. Коммуникации с помощью хвоста используются главным образом в территориальных и брачных взаимоотношениях (Польшина, 1981). Закручивания хвостом являются коммуникативными, однако выполняют и другую функцию. Круглоголовки закручивают хвост и тогда, когда некому понять их сигналы, например, убегая от хищника или человека или после удачной охоты. Вероятнее всего движения хвостом высвобождают внутреннее напряжение (Панов, и др., 2004).

Круглоголовки могут использовать одни и те же движения хвостом в различных ситуациях, поэтому я сначала привожу типы положений и движений хвоста и тела, а затем позы и сигналы. Позы складываются из различных сочетаний положения тела и хвоста. Сигналы складываются из положений тела и движений хвостом.

Не все положения тела являются коммуникативными. Они могут также выполнять терморегуляторную функцию, регулируя соприкосновение с субстратом.

По моему мнению, положения хвоста выражают состояние ящерицы, движения хвостом и некоторые движения тела выражают эмоциональную возбужденность животного. Положение головы — показатель статуса круглоголовки в данный момент. Ящерица с высоко поднятой головой доминирует, а с опущенной — подчиняется.

Движения и положения хвоста почти не зависят от положения тела. Положение конечностей тоже не зависит от положения тела. По большей части положения тела выполняют не коммуникативную функцию, а терморегуляторную — в холодное время суток ящерица прижимается к песку, а в жаркое — наоборот, максимально отдалается от него и стоит на пяточках.

Часто те или иные движения хвостом выполняются безо всякой нужды, а просто как следствие эндогенных процессов. Например, патрулирование территории выполняется не в ответ на какой-то стимул, а вероятно под воздействием гормонов.

Нами выделяются следующие **позы**:

Поза расслабления. Ящерица лежит на песке, реже сидит. Конечности расслаблены и находятся в различном положении. Хвост чаще всего не закручен, однако иногда ящерицы закручивают хвост в этом положении, но никогда не бывают настроены агрессивно. Глаза, как правило, закрыты, если ящерица лежит, и открыты — если сидит. Голова обычно тоже прижата к песку. В этой позе ящерица расслабляется. При малейшем волнении она меняет позу. Она не крутит хвостом в этом положении за редкими исключениями (рис. 1, 1).

Поза питья. Ящерица стоит. Передние конечности полусогнуты, задние максимально выпрямлены. Тело оказывается наклонено вперед. Ящерица при этом растопыривает ребра насколько возможно, чтобы увеличить поверхность тела. Хвост поднят вверх и находится на той же линии, что и тело. Кончик его опущен вниз. Эта поза характерна для многих пустынных ящериц. Повышение влажности и попадание на круглоголовку каплей воды стимулирует принятие такой позы. Круглоголовки охотно остаются на поверхности во время кратковременного дождя, чтобы напиться (рис. 1, 2).

Поза доминирования. Доминирующая ящерица держит голову высоко, когда ящерица стоит, ее тело поднято высоко над землей, когда сидит — грудь поднята высоко над землей. Отчетливо видно грудное пятно. Эта поза наблюдается в сидячем и стоячем положениях. Часто круглоголовка стоит при этом на возвышении. Ящерица в такой позе провоцирует нападение хозяина территории (рис. 1, 3).

Поза подчинения. Эта поза прямо противоположна предыдущей. Ящерица держит голову намного ниже, иногда параллельно земле. Тело прижимает к земле или же лежит на земле всем телом. Грудное пятно в этой позе почти незаметно. Иногда зарывается в землю, чтобы не провоцировать противника. Находясь в этой позе, ящерица меньше всего провоцирует других круглоголовок к нападению (рис. 1, 4).

Поза отказа от спаривания. Самка лежит животом вверх. Глаза при этом открыты. Эта поза характерна только для ящериц рода *Phrynocephalus* (рис. 1, 5). Впервые эта поза описана Польшовой (Польшова, 1989).

Поза отпугивания хищника. Ящерица стоит, часто хвост закручен, ушные складки раскрыты. Эта поза характерна только для ушастой круглоголовки (рис. 1, 6).

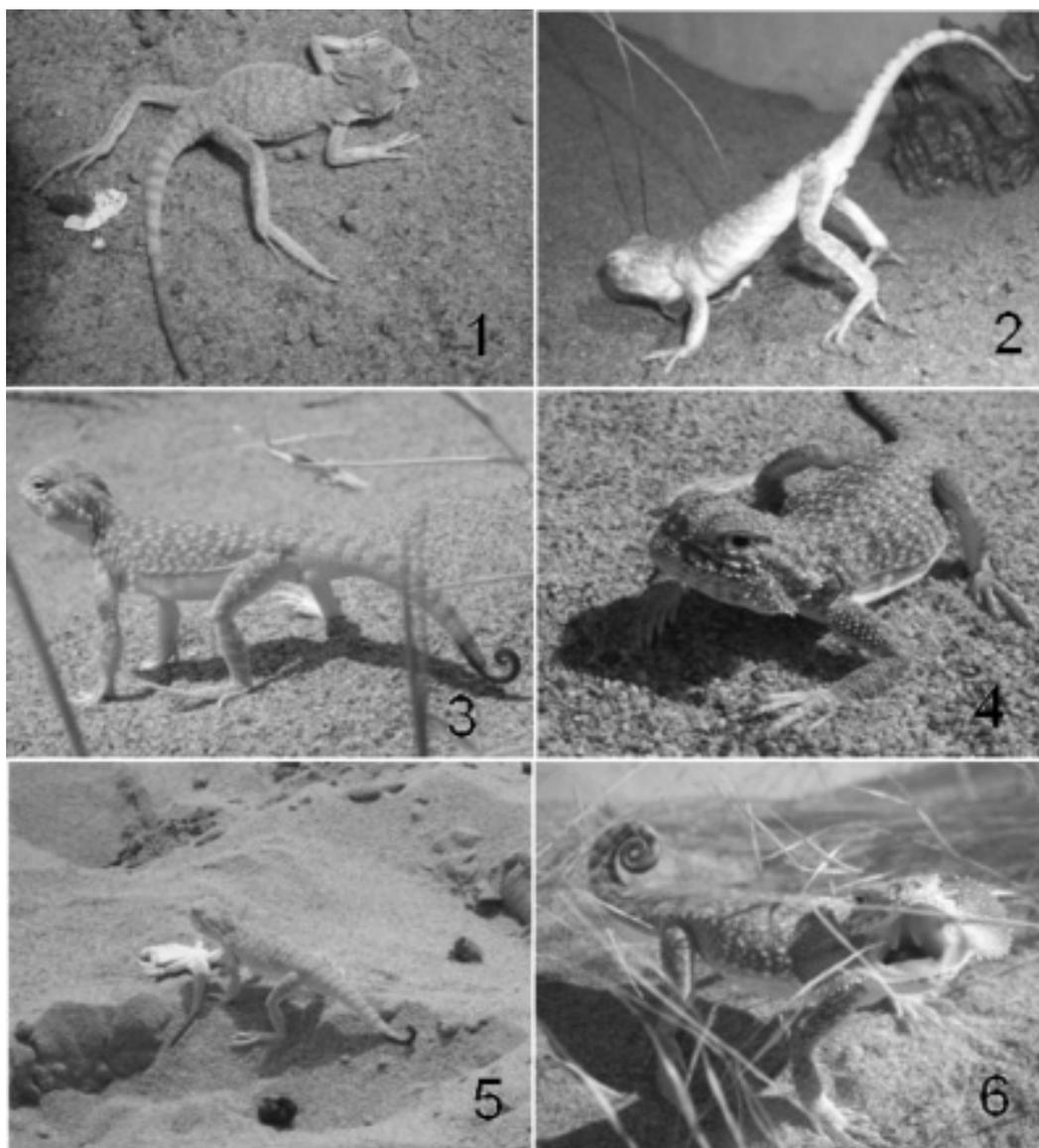


Рис. 1. Различные позы ушастой круглоголовки

Fig. 1. Different postures of *Phrynocephalus mystaceus*

Движения хвоста. *Движения хвостом А* — закручивание хвоста в вертикальной плоскости. При этом на начальной стадии хвост лежит или прикасается к субстрату, на конечной — закручен в спираль и поднят высоко. При закручивании хвост сначала отрывается от земли. Первой приподнимается середина. Чаще всего хвост закручивается несколько раз. Перед следующим закручиванием хвост не раскручивается до конца, а остается приподнятым, но его конец немного загибается вниз, если ящерица стоит. При этом самый кончик обычно остается немного закручен. Движения

производятся стоя или сидя, чаще стоя. Иногда самец, производящий эти движения, закапывается в песок и продолжает производить их лежа. Этот тип движения используется всеми половозрелыми группами в различных ситуациях (Рис. 2, А).

Движения хвостом Б — дергание кончика хвоста. Хвост поднят высоко вверх, его кончик может быть немного загнут, иногда образует кольцо. Конец хвоста то опускается вниз, то поднимается. Иногда производится пружинящими толчками, а иногда дрожашими движениями в вертикальной плоскости на очень высокой скорости. Движения производятся только стоя и всегда совмещены с движениями А. Эти движения используются только самцом во время патрулирования территории (Рис. 2, Б).

Движения хвостом В — завивание хвоста без подъема. Завивание горизонтально расположенного хвоста в вертикальной плоскости. На начальной стадии хвост находится в горизонтальном положении, его кончик обычно немного загнут. Иногда производится толчками. Часто происходит с затуханием - каждый раз закручивается все меньшая часть хвоста. Используется всеми половозрелыми группами (Рис. 2, В).

Движения хвостом Г — размахивание хвостом из стороны в сторону. Круглоголовка обычно стоит или сидит, реже лежит. Кончик хвоста может быть несильно вертикально закручен. Часто махи хвостом переходят в движения Д или А. хвост может быть поднят вверх. Чаще всего эти движения начинаются, когда хвост лежит на земле, далее хвост поднимается вверх, но не закручивается, и интенсивность маханий увеличивается. Эти движения обычно использует только самец во время патрулирования территории, ухаживания за самкой и взаимодействий с другим самцом (Рис. 2, Г).

Движения хвостом Д — качание петель хвоста. Горизонтальное размахивание закрученного хвоста. Хвост закручен и спираль раскачивается из стороны в сторону. Часто происходят после движений А. Выполняются обычно стоя, реже сидя. У самцов часто переходит в опускание хвоста с раскручиванием, и хвост при этом немного продолжает вилять из стороны в сторону. Используется всеми половозрелыми группами. Молодые особи используют этот сигнал в случае преследования самцом (Рис. 2, Д).

Движения хвостом Е — поднимание и опускание хвоста. Ящерица поднимает хвост вверх и закручивает его, потом раскручивает. Движение повторяется небольшое количество раз, часто на бегу или в позе Г. Эти движения никогда не производятся много раз, максимум 2 раза, а чаще 1. Используются только молодыми особями. Функция этого движения остается непонятной. (Рис. 2, Е).

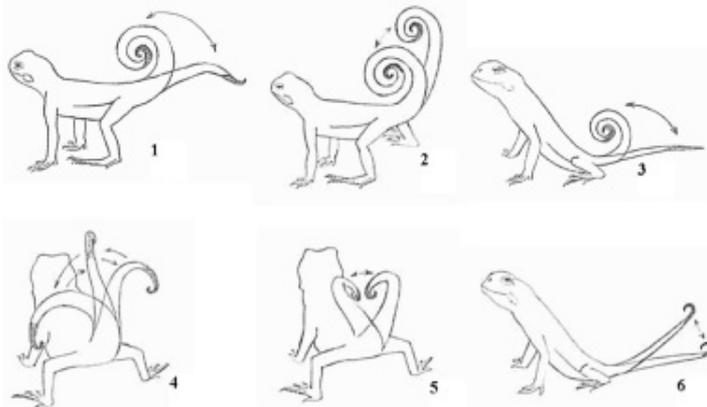


Рис. 2. Движения хвостом ушастой круглоголовки

Fig. 2. Movements of tail of *Phrynocephalus mystaceus*

Движения конечностей и тела. Некоторые движения конечностей являются сигнальными. У ушастой круглоголовки наблюдается топотание и отбрасывание песка задними ногами.

Из движений тела для ушастой круглоголовки характерны *приседания*. Ящерица лежит на песке и периодически быстро приподнимает и опускает переднюю часть тела за счет сгибания и разгибания передних конечностей. При этом ящерица переходит из положения сидя в положение стоя. Это характерные движения молодых особей при виде крупного самца. В его присутствии на расстоянии в несколько метров ювенильные особи выполняют приседания, чередующиеся с движениями хвостом В. Вероятно это поза подчинения. Также приседания выполняют самки при виде самцов. Быстрые приседания, чередующиеся с закручиваниями хвостом, по-видимому, сигнал отказа от спаривания, а медленные – наоборот поза готовности к спариванию.

Во время стычек круглоголовки часто *демонстрируют спину*. Все конечности выпрямлены, но с одной стороны ящерица опирается на кончики пальцев, таким образом наклоняя тело в одну сторону. При этом ящерица двигается или на противника, или же они вместе в этой позе ходят по кругу.

Также к движениям тела можно отнести *поднимание головы и выпячивание горлового мешка и изменение его цвета*. Поднимание головы используется особями всех возрастов как сигнал доминирования. Выпячивание горлового мешка обычно сопровождается изменением его цвета и используется особями всех возрастов в опасной ситуации: при поимке или при агрессивных социальных взаимодействиях.

Иногда в случае опасности круглоголовки *раздувают тело* путем наполнения воздушных мешков. Это увеличивает объем. Как правило, это поведение не используется в социальном общении.

Самцы *проползают на брюхе*, патрулируя территорию и ухаживая за самкой. По-видимому это является демонстративным элементом, поскольку у самца на животе нет никаких желез. В условиях незакрепленных песков ольфакторные сигналы не могут передаваться, поскольку частицы песка постоянно перемещаются. У некоторых агам есть специальные железы, образующие так называемые брюшные мозоли. Эти виды агам трутся брюхом. Возможно, проползание на брюхе у круглоголовок эволюционно произошло от этих форм агам, но, к сожалению, я не смогла проанализировать литературу о наличии брюшных желез у предков круглоголовок.

Также у ушастой круглоголовки замечены некоторые другие элементы поведения, предположительно, смещенная активность. Это элементы очистительного поведения, пищевого и норостроительного. В случаях, когда ящерица сильно возбуждена или же не решила, как ей поступить, используется один из 3 элементов: *намеренное поедание песка, очищение головы об песок, норостроительное поведение*. Во всех случаях у ящерицы нет необходимости в данных элементах поведения, более того, оно является неуместным. После непродолжительного выполнения такого поведения, ящерица переключается на что-то другое. Смещенная активность замечена только у самцов и молодых особей, в природе у самок не наблюдалось смещенной активности, а в неволе наблюдалось поедание песка. Норостроительное поведение наблюдалось только в природе, зарывание головой в песок наблюдалось в неволе крайне редко. Скорее всего эти элементы поведения являются и демонстративными. Некоторые элементы были замечены и у других видов круглоголовок.

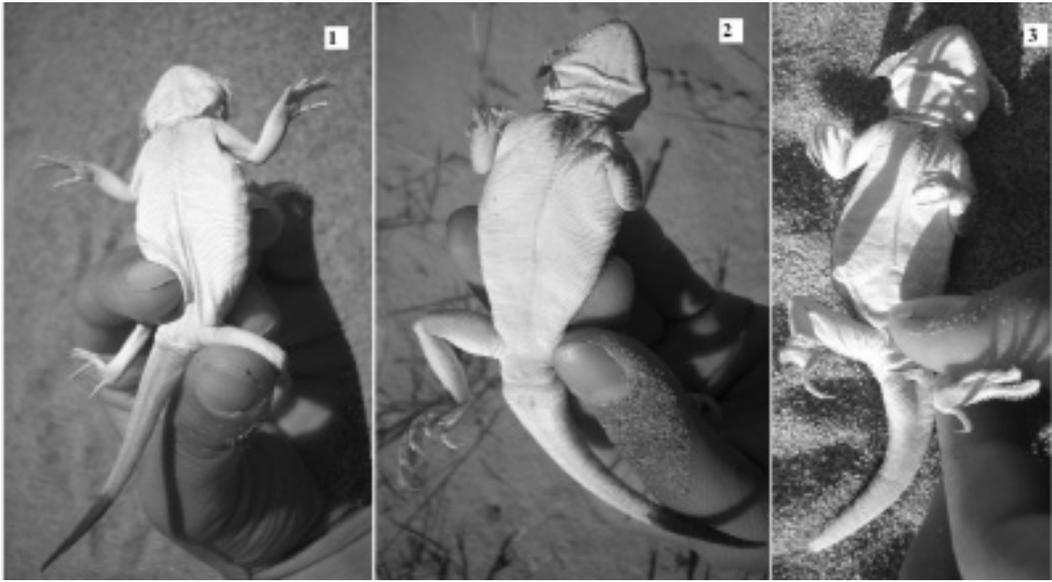


Рис. 3. Различия в окраске у разных половозрастных групп

Fig. 3. The difference in color of different age and gender groups

Роль окраски в коммуникациях. У круглоголовок разных видов подхвостье окрашено в различные цвета. Вероятно, эта окраска позволяет круглоголовкам различать другие виды от своего в местах, где водится несколько видов одного рода. Ушастая круглоголовка встречается совместно с круглоголовкой-вертихвосткой и с песчаной круглоголовкой, но при этом нет никаких взаимодействий между этими тремя видами. Были замечены взаимодействия между такырной и сетчатой круглоголовками. Вероятно, это обусловлено схожестью окраски подхвостья (Роговин, 1989).

У круглоголовок группы *guttatus* подхвостье снизу полосатое, так же как и у песчаных круглоголовок, у других же оно может быть фиолетовым, малиновым, голубым. У ушастой круглоголовки кончик хвоста угольно-черный, а подхвостье белое у самцов и оранжевое у самок и молодых (в изучаемой популяции, в других же популяциях окраска может быть иной). Например, ушастые круглоголовки могут демонстрировать спину и нападать на другие виды круглоголовок, но никогда не отвечают на закручивания хвоста других видов.

Самец практически сразу пытается спариться с подсаженной самкой, когда она еще не успела даже сделать никаких движений, но сразу же атакует подброшенного самца. Однако если подбросить круглоголовку ниже него, таким образом, что он видит подброшенную ящерицу сверху, самец демонстрировал сигнал угрозы. Возникло предположение, что его реакция определяется цветом подхвостья, которое хорошо видно сбоку, но не видно сверху. Для проверки этого факта были проведены следующие эксперименты.

Эксперимент № 1

В эксперименте использовалось 8 взрослых самцов и столько же неполовозрелых особей.

В террариум к взрослому самцу подсаживали молодых круглоголовок. Самец сначала бежал в сторону молодого, чтобы атаковать, а затем останавливался сразу после того, как молодой показывал ярко-оранжевый хвост и воспроизводил движения хвостом Д (Рис. 5).

Эксперимент № 2

В этом эксперименте использовались только взрослые самцы. Одному хвост красили, а второму — нет.

При подсаживании взрослого с оранжевым хвостом, агрессия не проявляется, поскольку подсаженный самец убегает, находясь на чужой территории. Если оба самца живут в террариуме, разделенном перегородкой, то при убирании перегородки самец с неокрашенным хвостом проявляет агрессию ко второму самцу, несмотря на то, что его хвост окрашен. Я думаю, это связано с позой агрессии данного самца. Это объясняет случаи нападения взрослых на молодых самцов в природе — все они отвечали на агрессию взрослого самца.

Эксперимент № 3

В этом эксперименте молодым красили хвосты в различные цвета с помощью маркера и белой краски. Цвета: белый, желтый, красный, синий, зеленый.

Реакция была наиболее выраженной, если хвост был красным или желтым. Когда хвост был белым, самец нападал до тех пор, пока молодой не начинал убегать. Когда хвост был окрашен в синий или зеленый, самец смотрел в сторону молодого, но не реагировал никак.

В некоторых случаях взрослые самцы атакуют молодых самцов. По моим наблюдениям, это происходит только тогда, когда молодой самец отвечает взрослому позами угрозы, а не подчинения.

Из этих 3 экспериментов следует, что прекращение атаки стимулируется двумя признаками: окраской хвоста и сигналом к прекращению атаки. Причем окраска хвоста должна быть не обязательно оранжевой, она может быть похожих цветов — от красного до желтого. Но остается открытым вопрос, как действует этот механизм в других популяциях, в которых хвост самок и молодых окрашен очень слабо или вообще белый.

Эксперимент № 4

Подхвостье молодого было окрашено в белый цвет, кончик оставался черным. На груди рисовалось черное пятнышко — отличительный признак самцов. Молодой подбрасывался ко взрослому самцу. Было 10 повторений опыта с 4 разными самцами. На всех окрашенных годовалых особей самец реагировал агрессивно, даже когда хвост их был прижат к земле. Производились движения А и Г. Далее следовало нападение с укусом, после чего опыт прекращали. Взрослый начинал реагировать на молодого с расстояния около 6–7 м, если тот находился к нему передом и было отчетливо видно грудное пятно.

На молодого, подхвостье которого было белым, но не было пятна на груди, самец реагировал менее интенсивно. Также менее интенсивно он реагировал на молодого с грудным пятном, если этого пятна не было видно (молодой сидел не передом, а боком или задом). Движения хвоста оценивались в 2 балла. Хвост закручивался максимально сильно. Использовались в основном движения А, меньше Г.

Взрослый не нападал на молодых и самок, у которых было грудное пятно, но оранжевое подхвостье. Однако он не пытался спариться с самками. Если они крутили хвостом, то реакция была такой же, как при подбрасывании неокрашенных подростков.

При контрольном подбрасывании молодых он закручивал хвост только движениями А в ответ на их закручивания, интенсивность была 2 балла, но хвост закручивался не до конца.

Из этого эксперимента следует, что самец определяет пол и возраст по цвету подхвостья а также по наличию грудного пятна.

Эксперимент № 5

В неволе. В эксперименте 2 самца содержались в разных террариумах, разделенных непрозрачной перегородкой. Хвост одного из самцов был покрашен в следующие цвета: весь хвост окрашен в белый цвет, весь хвост окрашен в черный цвет, весь хвост окрашен в голубой цвет, кончик хвоста окрашен в светло-синий и темно-синий цвета, в светло-красный и темно-красный цвета. Спустя сутки после окраски хвоста перегородка убирается и проводятся наблюдения за поведением.

Самец не реагировал на другого самца, хвост которого был окрашен в синий и черный цвета. Когда хвост был полностью белым, он реагировал намного слабее (менее интенсивными были его движения). Была практически нормальная реакция на самца с темным кончиком хвоста, независимо от цвета (использовали темно-синий и темно-красный). Не было никакой реакции на самца со светлым кончиком хвоста (голубой, розовый).

В природе. Чтобы провести тот же эксперимент в природе, один самец был подсажен к другому. Однако при попытке посадить самца на чужую территорию эксперимент не удался, поскольку подсаженный самец убежал сразу при виде другого самца. Но поскольку реакция на молодую особь была такой же, как на взрослого самца, если ее подхвостье было окрашено в белый цвет, а на груди было черное пятно, то использовались молодые особи. Также молодые особи с хвостами разных цветов подсаживались к другим молодым особям.

На особей с голубым подхвостьем ни у самцов, ни у других годовалых особей не было агрессивной реакции. Но и те и другие довольно продолжительное время изучали ящериц с такой странной окраской. При посадке особи с ярко-розовым подхвостьем самец также не реагировал агрессивно. Молодые же, напротив, реагировали особенно агрессивно. Это проявлялось в том, что с большего расстояния проявлялась агрессия, интенсивнее были нападения. Вероятно, это связано с тем, что эта окраска была более интенсивной, чем естественная. На особей с желтым подхвостьем реакция была куда меньше.

На ящериц с белым подхвостьем у молодых не было агрессии. Не было агрессии ни у молодых, ни у взрослых на особей с черным хвостом, белым хвостом и голубым кончиком хвоста, с полосатым хвостом. Зато если кончик хвоста был темно-синим, агрессия проявлялась как при обычной окраске самца.

Из этих двух экспериментов следует, что ушастая круглоголовка идентифицирует свой вид по окраске хвоста. За представителей своего вида она принимает особей с темным кончиком хвоста, с белым или красным, розовым, оранжевым, желтым подхвостьем, т. е. с цветом подхвостья, близким к оранжевому.

Выводы

В результате проведенных исследований были сделаны следующие выводы:

1. Не все положения тела являются коммуникативными. Они могут также выполнять терморегуляторную функцию.
2. Положения хвоста выражают состояние ящерицы, движения хвостом и некоторые движения тела выражают эмоциональную возбужденность животного. Положение головы — показатель статуса круглоголовки в данный момент.

3. Окраска играет значительную роль в коммуникациях. Идентификация особей по видам и половозрастным группам происходит благодаря окраске. Самец определяет пол и возраст других особей по цвету подхвостья, а также по наличию черного грудного пятна. Идентификация своего вида происходит по окраске хвоста. За представителей своего вида принимаются особи с темным кончиком хвоста, с белым или красным, розовым, оранжевым, желтым подхвостьем. Прекращение атаки взрослым самцом молодой особи стимулируется двумя признаками: окраской подхвостья (оно должно быть красным, оранжевым или желтым) и сигналом к прекращению атаки.



Рис. 4. Самец, закручивающий хвост

Fig. 4. A male, circling its tail

Брушко З. К. Ящерицы пустынь Казахстана - Алматы: Конжык, 1995. — 231 с.

Дүйсебаева Т. Н. Краткий обзор последних изменений в систематическом списке амфибий и рептилий Казахстана // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. — Алматы, 2010 — 260 с.

Дунаев Е. А. Систематическое положение, особенности экологии и поведения зайсанской круглоголовки *Phrynocephalus melanurus* Eichwald, 1831 (Reptilia: Agamidae) // Бюл. Моск. О-ва испытателей природы. Отд. Биол. — 1989. — **94**, Вып. 4.

Панов Е. Н., Целлариус А. Ю., Непомнящих В. А. Моторные координации в поведении ушастой круглоголовки — *Phrynocephalus mystaceus* (Reptilia, Agamidae): Сигнальные функции и эндогенные ритмы // Зоол. журн. — 2004, — **83**, № 8. — С. 971–982.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. Гл. 5. Кавказская агама: социальное поведение и коммуникация // Горные агамы Евразии / М.: Лазурь. — 2003. С. 202–220.

Польнова Г. В. Демонстрационное поведение ушастой круглоголовки // Зоологический журнал. — 1982. — **61**. Вып. 5. — С. 734–741.

Польнова Г. В. Новые сведения о функциональной роли позы отказа от спаривания у круглоголовок: Вопросы герпетологии: Автореф. докл. Седьмой Всес. герпетологической конф. — Киев, 1989. — С.200–201.

Польнова Г. В., Лобачев В. С. Территориальные отношения у ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) // Зоол. журн. — 1981. — **60**, вып. 11. — С. 1649–1657.

Роговин К. А. Межвидовые взаимоотношения у такырных и сетчатых круглоголовок: Вопросы герпетологии: Автореф. докл. Седьмой Всес. герпетологической конф. — Киев, 1989. — С. 210–211.

Семенов Д. В. Сравнительный анализ поведения круглоголовок: Вопросы герпетологии: Автореф. докл. Седьмой Всес. герпетологической конф. — Киев, 1989. — С. 229–230.

Дудаев Е. А. On the possible use of the ethological features in the taxonomy and phylogeny of toad agamas, *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae) // Russian Journal of Herpetology. — 1996. — **3**, № 1. — P. 32–38.

УДК: 502.743:598.1

НАУЧНАЯ И ПРИРОДООХРАННАЯ РАБОТА МЕЖДУНАРОДНОГО ЦЕНТРА ПО РАЗВЕДЕНИЮ И ИЗУЧЕНИЮ РЕПТИЛИЙ ПРИ БИОН ТЕРРАРИУМ ЦЕНТРЕ

С. А. Рябов

БИОН Террариум центр
пр. Перемоги, 10-А, Киев, Украина
E-mail: sryabov@bion.com.ua, sergryabov@mail.ru

Научная и природоохранная работа международного центра по разведению и изучению рептилий при Бион террариум центре. Рябов С. А. – Международный центр по разведению и изучению рептилий при БИОНе создан в 2010 г. Выработана стратегия развития, основными объектами исследований выбраны проблемные виды из Центральной и Южной Америки, Южной и Юго-Восточной Азии. Проведена большая работа по оборудованию новых лабораторий, получению маточного поголовья редких видов змей и ящериц, получено потомство от 15 редких видов, из них впервые в СНГ – от пяти видов. Приводятся данные по репродуктивной биологии *Abronia taeniata*, *Petrosaurus thalassinus*, *Oreocryptophis porphyraceus pulchra*.

Ключевые слова: рептилии, содержание и разведение в неволе, редкие виды, *Abronia taeniata*, *Petrosaurus thalassinus*, *Oreocryptophis porphyraceus pulchra*.

Scientific and Conservational Work from International Reptile Breeding and Researching Center. Ryabov Sergey A. - The International Center on breeding and researching reptiles at BION was established in 2010. The strategy of development focuses mainly on the problematic desert and mountain species from Central and South America, West, South and South-East. Great work on equipping new laboratories and receiving breeding stock of rare snake and lizard species was carried out. Offspring from 15 rare species were received and five of them were brought into the Union of Independent States for the first time. Data on the reproductive biology of *Abronia taeniata*, *Petrosaurus thalassinus* and *Oreocryptophis porphyraceus pulchra* are reported in this artical.

Key words: reptilian, keeping and breeding in captivity, rare species, *Abronia taeniata*, *Petrosaurus thalassinus*, *Oreocryptophis porphyraceus pulchra*.

Введение

Содержание в неволе рептилий и амфибий становится все более популярным, и сейчас в террариумах и аквариумах по всему миру живет много миллионов змей, ящериц, черепах, лягушек, тритонов и др. Эти животные являются объектами научных исследований, коммерческой торговли, их изучают ученые-герпетологи, охраняют в заповедниках и национальных парках, экспонируют почти во всех зоопарках мира и на многочисленных передвижных выставках, огромное количество любителей-террариумистов содержит их дома (de Vosjoli, 2009). В каждом из этих направлений есть хорошие перспективы для получения конкретных новых данных о различных сторонах жизнедеятельности рептилий и амфибий: особенностей их репродуктивной биологии, систематике, потенциале размножения и выживания и т. п.

Центр по изучению и разведению рептилий при БИОНе создан с целью активного участия во всех этих процессах. Такая организация будет заниматься введением в зоокультуру многих, в первую очередь редких видов рептилий и амфибий, их стабильным разведением, изучением разных аспектов их биологии, в том числе и во время полевых экспедиций (Рябов, Орлов, 2002). Также Центр является полезной базой для проведения различных экспериментов, например генетических (Sideleva et al., 2003); источником получения проб ДНК многих видов и пополнения фондов академических музеев новыми ценными экспонатами.

Материалы и методы

Основными объектами нашей работы мы выбрали некоторые виды из пустынных и тропических горных регионов. Большинство из них недостаточно изучены, имеют небольшой ареал и часто статус видов, которым угрожает исчезновение в дикой природе. Например, императорский удав, *Boa constrictor* ssp. с острова Хогг в Карибском море сохранился только в зоопарках, а в природе исчез полностью (Hitch, 2011).

В настоящее время по уровню биологического разнообразия наземной фауны явно выделяются субтропики и тропики Центральной и Южной Америки, Южной и Юго-Восточной Азии. Увеличение количества таксонов в этих регионах очень показательно на примере изучения амфибий и рептилий. Так, в последние 20 лет возросший интерес к природе южного Китая и Индокитая показал ключевое значение горных экосистем в сохранении биоразнообразия всего региона. Горные тропические и субтропические леса выступают здесь как самостоятельный фауногенный центр с высоким уровнем эндемизма. Нельзя не отметить, что эти уникальные экосистемы подвержены усиливающейся угрозе уничтожения. В связи с ускоряющимся антропогенным воздействием на природу всех стран региона инвентаризация и изучение наземной фауны Китая и Индокитая еще отстает от темпов исчезновения лесов и, прежде всего, горных рефугиумов первичных лесов и их обитателей. Значительная часть узкоэндемичных видов исчезает вместе с лесами еще до их открытий и описаний (Орлов, Ананьева, 2007, Das, 2010). Помимо особого значения инвентаризации фауны, оценки приоритетных природоохранных территорий и выработки природоохранных стратегий, создание резервного генофонда методом введения в зоокультуру редких и исчезающих видов становится здесь чрезвычайно актуальным.

Существенный интерес при оценке биоразнообразия и выбора для зоокультуры объекта сохранения представляет возможность анализа согласованности и противоречивости морфологических, цитогенетических и молекулярных данных, а также изучение экологических особенностей и биологии развития (Сиделева и др., 2003, Sideleva et al., 2003). Базой для таких сложных анализов также является Центр.

Результаты и обсуждение

В 2011 г. нам удалось получить потомство от следующих редких видов:

- *Abronia taeniata* из Мексики – 26 молодых ящериц – разведены впервые в СНГ! Это древесный вид из сем. Anguidae, очень разнообразный по окраске и рисунку. В апреле потомство получено от 3 самок (9, 6 и 11). Интересно, что одна самка приносит живых детенышей в течение 3-4 дней (по 1-3). Питаются взрослые ящери-

цы различными насекомыми, предпочитают сверчков, личинок огневки и зоофобуса. Молодые стартуют с мелких мучных червей. В любом возрасте абронии охотно поедают мелких улиток вместе с частью раковины. Сезон спариваний начинается в августе и продолжается до ноября. Затем ящерицы, в том числе беременные самки, уходят в зимнюю диапаузу. Они зимуют при температуре +14-17 С в течение 2 месяцев в небольших отсадниках. После возвращения в террариумы и в обычные режимы содержания (+23-26 С днем и +18-20 С ночью), самки начинают очень активно питаться и набирать массу. Прекращают они принимать корм за 25-35 сут. до родов. В Мексике места обитания вида находятся под активным антропогенным прессом, и введение вида в зоокультуру может иметь большое значение для его сохранения.-

- *Petrosaurus thalassinus*, узкоареальный вид из Байя Калифорния – 5 молодых, разведены впервые в СНГ! В БИОНе содержится единственная пара, выращенная здесь же. Ящерицы достигли половозрелого размера осенью 2010 г. Для стимуляции размножения их поместили в зимовку при 18 С на 2 мес. (декабрь-январь). Террариум для содержания использовался большой (размеры 120 x 60 x 60см). Дневная температура +26-32 С, в точке выгрева +45 С, ночью +20-22 С. В рацион ящериц входят насекомые (сверчки, тараканы, зоофобус, мучняк). Зеленые корма (салат, одуванчики) поедаются только взрослыми экземплярами. В марте были замечены ухаживания. В начале апреля наблюдалось спаривание. 29.04 самка отложила 6 яиц (одно из них помятое). Температура инкубации 28,5-30 С. Инкубация продолжалась 61-62 сут., яйца за это время увеличились в 2 раза. Молодые петрозаурусы активно питаются и растут.

- *Oedura castelnaui* из Австралии – 9 молодых – разводятся в БИОНе с 2008 г. (впервые в СНГ);

- *Egernia stokesii* из Австралии – 2 молодых – разводятся в БИОНе с 2009 г. (впервые в СНГ);

- *Uroplatus henkeli* (Мадагаскар) – 2 молодых;

- *Uroplatus phantasticus* (Мадагаскар) – 10 молодых и 16 яиц;

- *Uroplatus sikorae* (Мадагаскар) – 8 молодых;

- *Furcifer pardalis* (Мадагаскар) – 112 молодых и 685 яиц;

- *Calumna parsoni* (Мадагаскар) – 52 яйца;

- *Shinisaurus crocodylurus* из Китая и Вьетнама – 3 молодых, разводятся в БИОНе с 2009 г.;

- *Morelia spilota cheynei* из Северного Квинсленда, Австралия – 20 молодых;

- *Oreocryptophis porphyraceus pulchra* из провинции Юннань, Китай – 5 молодых, разведены впервые в СНГ. В начале января была получена взрослая пара этих редких полозов. Сразу же они были помещены на зимовку при температуре +10-14 С на два месяца. Вскоре после возвращения к нормальным режимам (+23-29С днем и +18-22С ночью), змеи начали активно питаться молодыми мышами. Периодически самка подсаживалась к самцу. Спаривание произошло 10 апреля. Самка жадно питалась в течение двух недель после этого. Она отложила 5 яиц 28 мая, через 7 сут. после последней линьки. Размеры яиц 43-48мм (длина) x 17-20мм (диаметр). Температура в инкубаторе колебалась от 25 до 29С. Инкубация продолжалась 57-58 дней. Новорожденные полозы имели длину тела 250-265 мм, хвоста – 45-50 мм, массу 8,65-10,08г. 4 из 5 начали питаться новорожденными мышами до первой линьки, на 2-3-й день после вылупления,

- *Euprepiophis mandarinus* из провинции Лао Кай, Вьетнам – 6 молодых;
 - *Theلودerma bicolor*, очень узкоареальный вид из Северо-Западного Вьетнама – 25 молодых;
 - *Theلودerma corticale* из Северного Вьетнама – пока 32 головастика.
- Также получены для формирования маточного поголовья:
- зеленые питоны, *Morelia viridis* из различных локалитетов индонезийской части Новой Гвинеи;
 - украшенные шипохвосты, *Uromastyx ornatus* с Ближнего Востока;
 - полозы Меллендорфа, *Orthriophis moellendorffi* из Вьетнама;
 - разные подвиды бамбукового полоза, *Oreopcryptophis porphyraceus (vaillanti, coxi, laticincta)* из Китая, Вьетнама, Таиланда и Малайзии;
 - редчайшие полозы беллус, *Maculophis bellus chapaensis* из Северо-Западного Вьетнама;
 - гигантские жабовидные ящерицы, *Phrynosoma asio* из Мексики;
 - очень редкие бирманские протогадюки, *Azemiops feae* из Вьетнама и Китая.

В рамках участия в международном проекте по изучению лазающих полозов, *Elaphe sensu lato* были осуществлены специальные поездки для описания биотопов таких редчайших видов змей, как полоз Давида, *Elaphe davidi*, в 60 км к северу от Пекина (Китай), и полоз беллус, *Maculophis bellus chapaensis*, в окрестностях поселка Са Па (Северо-Запад Вьетнама), на высоте 1750 метров.

Также продолжена работа по изучению географической изменчивости и таксономического статуса различных форм узорчатых полозов, начатая в Тульском зоопарке в 1995 г. (Смирнова и др., 2003). В 2011 г. в БИОНе получено потомство от 10 самок *Elaphe dione*, в том числе от особей из Китая (окр. Пекина), из Приморья (Россия), с Алтая (Усть-Каменогорск, Казахстан, Барнаул, Россия), из Северной Осетии (Моздок), Кореи и др. Продолжено исследование механизмов наследования, например, различных типов альбинизма (Т+, Т-, амеланизм). В общей сложности вывелось 60 молодых полозов 11 цветовых вариаций.

Заключение

За 2010-2011 гг. оборудованы лаборатории «Редкие виды ужеобразных змей Азии», «Зеленые питоны», «Ящерицы пустынь», 3 - «Древесные ящерицы» (две теплые, одна холодная), 2 зимовальные комнаты для разных режимов, отремонтирована и переоборудована кормовая часть.

Подписан договор о научном сотрудничестве с Национальным музеем природы Вьетнама (г. Ханой). Продолжаются активные переговоры о дальнейшем формировании групп для размножения с коллегами из Никарагуа, Мексики, Перу, Китая, Вьетнама, Индонезии, Германии, Австрии, Голландии и других стран.

Налажено активное сотрудничество с Московским, Черкасским, Ялтинским и др. зоопарками.

В 2011-2012 гг. Центр разрабатывает и осуществляет новые проекты по разведению и изучению редких видов рептилий и амфибий мировой фауны и пропаганде террариумистики и экологических знаний.

- Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б. Амфибии Юго-Восточной Азии. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2007. - С. 238-256.
- Рябов С.А., Орлов Н.Л. Стратегия научных исследований, проводимых в Тульском экзотариуме // Науч. исследования в зоологических парках. – Самара, 2002. - Вып.15. - С. 50-54.
- Сиделева О.Г., Рябов С.А., Ананьева Н.Б., Смирнова Ю.А. Принцип наследования РАПД-ДНК-маркеров в семейных группах змей рода *Elaphe* // Змеи Восточной Европы // Мат. междунар. конф. - Тольятти, 2003. - С. 78-79.
- Смирнова Ю.А., Рябов С.А., Ананьева Н.Б. Изучение внутривидовой структуры в комплексе *E. di-one* – *E. bimaculata* с использованием молекулярных маркеров РАПД // Змеи Восточной Европы, Мат. международной конференции, Тольятти, 2003. - С. 80-82.
- Das I., Reptiles of South-East Asia. - New Holland Publishers (UK) Ltd, 2010. - P. 15.
- de Vosjoli Philippe. Events that Rocked the Herp World // Reptiles USA, 2009 – p. 102-111.
- Hitch R. Hogg Island Boa (*Boa constrictor* ssp.) // Internet, Herp.Center Network, 2011.
- Sideleva O., Ananjeva N., Ryabov S., Orlov N. The comparison of morphological and molecular characters inheritance in family groups of rat snakes of *Elaphe* genus (Serpentes: Colubridae) // Russ. J. Herpetol. - 2003. - 10, N. 2. - P. 149-156.

УДК 597.94:591.5(477)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ КАРПАТСКОГО ТРИТОНА *LISSOTRITON MONTANDONI* (CAUDATA; SALAMANDRIDAE) В УКРАИНЕ

Н. А. Смирнов, И. В. Скильский

¹Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

E-mail: nazarsm@rambler.ru

²Черновицкий краеведческий музей

ул. О. Кобылянской, 28, Черновцы, 58002 Украина

E-mail: skilsky@rambler.ru

Современное состояние популяций карпатского тритона *Lissotriton montandoni* (Caudata; Salamandridae) в Украине. Смирнов Н. А., Скильский И. В. – Рассматривается современное состояние популяций карпатского тритона (*Lissotriton montandoni*) в Украине. Показано, что *L. montandoni* является широко распространенным и часто встречающимся видом амфибий в Карпатском регионе. Тенденции к сокращению ареала и численности не обнаружены, что свидетельствует о стабильном состоянии его популяций.

Ключевые слова: карпатский тритон, *Lissotriton montandoni*, распространение, численность, Украина.

Modern state of populations of Carpathian Newt *Lissotriton montandoni* (Caudata; Salamandridae) in Ukraine. Smirnov N. A., Skilsky I. V. – Modern state of populations of Carpathian newt (*Lissotriton montandoni*) in Ukraine is considered. It is shown that *L. montandoni* is the wide-spread and abundant species of amphibians in the Carpathians region. Tendencies to reduction of area and abundance aren't find what testifies to stability of his populations.

Key words: Carpathian Newt, *Lissotriton montandoni*, distribution, abundance, Ukraine.

Введение

В настоящее время карпатский тритон – *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880) встречается в пяти странах Европы: Польше, Словакии, Румынии, Украине и Чешской Республике, где он обитает на территории Карпат и смежных участках. На юге Западной Украины (Закарпатская, Ивано-Франковская, Львовская и Черновицкая¹ области) расположена центральная часть его ареала (Щербак, Щербань, 1977, 1980; Кузьмин, 1999; Писанец и др., 2005; Писанец, 2007 и др.). Карпатский тритон отнесен к категории «уязвимые» виды третьего издания Красной книги Украины (Писанец, 2009).

Спустя столетие после описания вида основные сведения о нем, собранные на территории Украинских Карпат, были обобщены в монографии Н.Н. Щербака и М.И. Щербаня (1980). В книге приведены более 70 пунктов находок карпатского

¹ В некоторых справочных изданиях вместо Черновицкой ошибочно указана Черниговская область (Даревский, Орлов, 1988: с. 68).

тритона и данные о плотности его населения в регионе. Позже они были дополнены новой информацией о распространении и численности вида, а также о влиянии на состояние его популяций факторов различного (в том числе и антропогенного) происхождения (Таращук, 1985; Полушина и др., 1989; Татаринов, 1989; Заброта, 1993; Шайтан, 1999; Гассо та ін., 2001; Мисюра и др., 2001; Горбань І. та ін., 2002; Мисюра та ін., 2002; Гринчишин, 2003; Писанец, 2003; Куртяк, 2004 а, б; Писанец и др., 2005; Скільський, 2005; Смірнов, Хлус, 2005; Федонюк, 2005 а, б, 2007, 2010; Куртяк, Крулько, 2006; Смирнов, Хлус, 2006; Хлус та ін., 2006; Скільський та ін., 2007; Коцержинська, 2008; Литвинчук, 2008; Смірнов, Скільський, 2008; Смірнов, 2009; Крулько, 2010 и мн. др.).

Несмотря на довольно обширную литературу, посвященную этому виду, многие аспекты его экологии остаются недостаточно изученными. Например, оценки обилия вида в Украинских Карпатах различными авторами заметно отличаются. Одни исследователи считают его относительно редким, отмечая, что локальная плотность населения может быть весьма высока (Щербак, Щербань, 1977; Кузьмин, 1999 и др.), по мнению других этот тритон является обычной (Луговой, 1988; Решетило, 2006; Дейнека та ін., 2008 и др.) и даже многочисленной (Кушнирук, 1968; Татаринов, 1973; Межжерін та ін., 1997; Загороднюк, 1999; Горбань Л. та ін., 2000; Горбань І. та ін., 2002; Litvinchuk et al., 2003; Гринчишин, 2005; Смірнов та ін., 2007; Федонюк, 2008; Гаврилюк, 2009 и др.) амфибией региона. Такие разногласия побудили нас провести оценку современного состояния популяций карпатского тритона в Украине путем обобщения имеющихся сведений о его распространении, численности и относительном обилии, а также динамике этих характеристик.

Материалы и методы

Настоящее исследование базируется на анализе литературных источников и результатах собственных полевых исследований. Материалы были собраны авторами в 2000, 2001, 2003–2007 и 2009–2011 гг. в восточной части Украинских Карпат на территориях двух административных областей: Ивано-Франковской (Верховинский, Коломыйский и Надворнянский районы) и Черновицкой (Вижницкий, Глыбокский, Путильский и Сторожинецкий районы).

Обычно плотность населения карпатских тритонов определяют двумя методами: в небольших нерестилищах (лужах, придорожных канавах, колеях и пр.) проводят абсолютные учеты (Щербак, Щербань, 1980; Litvinchuk et al., 2003; Федонюк, 2007, 2010; Литвинчук, 2008; Гаврилюк, 2009 и др.), в значительных по площади водоемах (пруды, озера, реки, ручьи), а также в наземных местообитаниях вне периода размножения, их учитывают на маршрутах (Щербак, Щербань, 1980; Куртяк, 2004 а, б; Куртяк, Крулько, 2006 и др.). Поскольку в период размножения особи карпатского тритона распределены неравномерно, концентрируясь в дискретных микробиотопах (нерестовых водоемах), мы в своих исследованиях использовали первый метод (Смірнов, Хлус, 2005; Смирнов, Хлус, 2006; Хлус та ін., 2006; Скільський та ін., 2007; Смірнов та ін., 2007; Смірнов, Скільський, 2008 и др.). Его можно считать вариантом мозаичных учетов, которые являются модификацией учетов на площадках (Измерение..., 2003).

В общей сложности провели 321 учет численности в нерестовых водоемах на протяжении сезона размножения (апрель–июль), во время учетов зарегистрировали почти 3800 особей карпатского тритона. Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием пакета программ Statistica 6.0. Рассчитывали минимальное (min) и максимальное (max) значения, среднее и его ошибку ($M \pm m$), уровень значимости (p). Достоверность различий показателей обилия определяли с помощью непараметрического U -критерия (Mann–Whitney U -test). Для изучения сопряженности параметров использовали коэффициент корреляции Спирмена (R).

Результаты и обсуждение

Распространение и флуктуации ареала. По имеющимся сведениям в настоящее время карпатский тритон известен более чем из 200 пунктов на территории Западной Украины (рис. 1). В основном находки вида приурочены к предгорным и горным районам Украинских Карпат. Также вид обнаружен за пределами Карпатского региона – на левом берегу р. Днестр (Полушина и др., 1989; Татаринцов, 1989; Шайтан, 1999; Писанец, 2003; Писанец и др., 2005; Федонюк, 2005 а, б; Литвинчук, 2008 и др.). Известно, что в Закарпатье граница ареала этого тритона проходит приблизительно по краю предгорий и равнины (Писанец и др., 2005). На северо-восточном макросклоне Украинских Карпат область сплошного распространения вида простирается приблизительно до границы гор и предгорий (Щербак, Щербань, 1980). Карпатский тритон обнаружен в ряде пунктов центральной и северной частей Предкарпаття, а также на прилежащих территориях – в Расточье и Ополе (Полушина и др., 1989; Татаринцов, 1989; Шайтан, 1999; Litvinchuk et al., 2003; Писанец и др., 2005; Федонюк, 2005 а, б; Литвинчук, 2008 и др.). Известна одна находка вида на территории Малого Полесья в середине 1930-х гг. (Писанец и др., 2005). По уточненным сведениям, в границах Черновицкой области этот вид распространен в горной зоне, изредка встречаясь в предгорьях (Хлус та ін., 2006; Скільський та ін., 2007); современные исследования не подтвердили имеющиеся в литературе сообщения об его обитании в окрестностях г. Черновцы². Нуждается в уточнении граница ареала карпатского тритона в центральной части Ивано-Франковской и Львовской областей, поскольку картина его распространения в этих регионах пока не совсем ясна.

В целом имеющиеся данные не дают основания утверждать, что происходят заметные изменения ареала. Факты, свидетельствующие об исчезновении локальных популяций, как в Карпатском регионе, так и в относительно изолированных местообитаниях за его пределами, неизвестны. Наличие множества пунктов, в которых за последние несколько десятилетий вид не был обнаружен (см. рис. 1), по нашему мнению, объясняется не его исчезновением там, а недостаточным уровнем изученности отдельных участков Украинских Карпат и прилежащих территорий. Нет никакого сомнения, что при надлежащем обследовании региона карпатские тритоны будут обнаружены фактически во всех известных ранее локалитетах, а также во

¹ Полвека назад М.Ф. Никитенко (1959: с. 169) писал о находках карпатских тритонов «в больших количествах» в окрестностях г. Черновцы, но в настоящее время вид здесь не обнаружен. Мы считаем, что сообщение о встречах вида возле этого города является результатом ошибки при определении (Хлус та ін., 2006; Скільський та ін., 2007), и, соответственно, говорить о сужении ареала вида в восточной части Украинских Карпат нельзя.

многих новых пунктах. Таким образом, можно считать, что во второй половине XX – в начале XXI вв. ареал карпатского тритона в Украине не претерпел заметных изменений.



Рис. 1. Распространение карпатского тритона в Западной Украине (● – находки до 1980 г.; ● – находки после 1980 г.). Обобщено по: Щербак, Щербань, 1980; Писанец и др., 2005; Федонюк, 2005 а, б; Скильский та ін., 2007

Fig. 1. Distribution of Carpathian newt in Western Ukraine (● – finds before 1980; ● – finds after 1980)

Плотность населения и географические особенности ее изменения. По результатам абсолютных учетов, проведенных нами на территориях Ивано-Франковской и Черновицкой областей, средняя плотность населения карпатского тритона в нерестовых водоемах составляет $5,87 \pm 0,59$ ос./м² ($n = 321$; учтено 3777 особей на площади 1365,45 м²). Значения этого параметра изменялись от 0,04 до 140,00 ос./м² (в 66,1% случаев показатель обилия не превышал 5 ос./м², в 19,9% он составил 5–10 ос./м², в 7,5% – 10–15 ос./м² и лишь в 6,5% был больше 15 ос./м²). Результаты абсолютных учетов, проводившихся в 1980–2011 гг. на территории Западной Украины различными исследователями, обобщены нами в табл. 1. Анализ этих данных свидетельствует о том, что плотность населения карпатского тритона в нерестовых водоемах достигает наибольших значений в пунктах, расположенных на территории Буковинских Карпат и Гринявских гор (восточная часть Карпатского региона), где показатели обилия во многих локалитетах заметно выше, чем в среднем по региону. В районе Сколевских Бескид, Горган и Черногоры средняя числен-

ность вида обычно не превышает 5 ос./м², а зачастую бывает даже заметно ниже. На Ополье по некоторым оценкам показатель обилия немного превышает зарегистрированное нами среднее значение, а по другим – несколько ниже последнего.

Таблица 1. Плотность населения карпатского тритона в Западной Украине по результатам абсолютных учетов в водоемах (1980–2011 гг.)

Table 1. Abundance of Carpathian newt in Western Ukraine on results of account in reservoir (1980–2011)

Дата и тип водоема	n	Плотность населения, ос./м ²	Источник
Украинские Карпаты (локалитет не указан)			
Июнь 1980 г., придорожная канава	1	13,8*	Заброда, 1993
Украинские Карпаты (Закарпатская, Ивано-Франковская и Львовская области)			
Весна 2001 г., небольшие водоемы	–	до 15–25	Мисюра и др., 2001
Украинские Карпаты, Черногорский массив, 820–1900 м.			
Весна–лето 2007–2008 гг., лужи и колеи	≥ 14	0,03–47,5 (в среднем 4,3 ± 1,7)	Гаврилюк, 2009
Закарпатская область			
Карпатский заповедник			
1982–1985 гг., водоемы на полонинах	–	около 5	Луговой, 1988
Тогда же, мелкие искусственные водоемы	–	до 17	Луговой, 1988
Межгорский р–н, окр. с. Синевир			
31.05.1994, лужи	–	в среднем 2,15	Литвинчук, 2008
Хустский р–н, окр. с. Крива			
25.04.2000, колеи	2	5,17–18,13 (11,65)	Литвинчук, 2008
Перечинский р–н, Комсомольское озеро			
7.05.2005, прибрежная зона озера	–	2.5	Куртяк, Крулько, 2006
Перечинский р–н, окр. с. Лумшоры			
12.05.2005, болота	–	0,40*	Куртяк, Крулько, 2006
Раховский р–н, склон г. Бребенескул, 1873 м н. у. м.			
20.07.2008, озерцо	1	0,03*	Гаврилюк, Микітчак, 2009
Львовская область			
Николаевский р–н, окр. сел Красов и Поляна			
Апрель 1985 и позже, потоки	–	до 18–20	Полушина и др., 1989

Продолжение табл. 1

Дата и тип водоема	n	Плотность населения, ос./м ²	Источник
Николаевский р-н, окр. с. Поляна			
1990–1992 гг.	–	до 14,30	Шайтан, 1999
Сколевский р-н, бассейн р. Каменка			
13.05.1994, лужа	1	0,53*	Гринчишин, 2003
Пустомытовский р-н, окр. с. Раковец			
Апрель–май 1994–1996 гг., колеи	10	0,50–22,67 (6,71)	Литвинчук, 2008
Сколевский р-н, НПП «Сколевские Бескиды»			
2000-е гг., озера	–	до 0,52*	Дейнека та ін., 2008
Тогда же, пруды	–	до 0,50*	Дейнека та ін., 2008
Тогда же, карьеры	–	до 0,20*	Дейнека та ін., 2008
Тогда же, пойменные лужи	–	до 0,15	Дейнека та ін., 2008
Перемышлянский р-н, окр. сел Глебовичи и Суходол			
29.04.2000, колеи и лужи	3	2,60–83,50 (29,75)	Литвинчук, 2008
Сколевский р-н, (между селами Коростов и Козево)			
2.05.2001	1	114,67*	Гринчишин, 2005
Пустомытовский р-н, окр. с. Раковец			
5.06.2005, лужа	1	15,0*	Федонюк, 2005б
Пустомытовский и Перемышлянский р-ны			
2005–2007 гг., лужи, ручьи, озера	13	4,06 ± 0,47	Федонюк, 2007
Сколевский р-н, НПП «Сколевские Бескиды»			
2005–2007 гг., лужи, ручьи, озера	10	1,50 ± 0,54	Федонюк, 2007
Ивано-Франковская область			
Надворнянский р-н, окр. с. Микуличин, Карпатский НПП, 750–800 м			
26.06.2002, колея и лужа	2	1,60–2,47 (2,04 ± 0,44)*	Скільський, Киселюк, 2003
Верховинский р-н, лесозащитный участок Перкалаб, 970–990 м н. у. м.			
18–21.05.2003, колеи и лужи	28	0,14–18,75 (6,17 ± 1,00)*	Скільський, 2005
Надворнянский р-н, окр. г. Добошанка, ПЗ «Горгань», 1520 м н. у. м.			
30.07.2003, копанка	1	0,40	Хлус, Смирнов, 2005

Продолжение табл. 1

Дата и тип водоема	n	Плотность населения, ос./м ²	Источник
Надворнянский р-н, окр. сел Быстрица и Максимец, 700–730 м			
9–11.04.2004, лужи и колеи	8	0,04–6,67 (2,12 ± 0,83)*	Хлус, Смірнов, 2005
8.05.2005, пруды и лужи	5	0,50–4,00 (1,92 ± 1,37)	наши неопубл. данные
Надворнянский р-н, ур. Воуча, Карпатский НПП, 1030 м			
2.05.2004, колея	1	8,00	Смірнов, Скільський, 2008
16.04.2005, колея	1	0,80	Смірнов, Скільський, 2008
Надворнянский р-н, окр. с. Татаров, долина р. Женец, Карпатский НПП, 650–850 м			
17.04.2005, колеи	11	1,25–75,00 (10,88 ± 6,51)	наши неопубл. данные
1.05.2006, болото, ямы, канавы	7	0,14–10,71 (4,17 ± 1,33)	наши неопубл. данные
Надворнянский р-н, долина р. Прутец-Яблуницкий, Карпатский НПП, 770 м			
5.05.2005, канава и ручей	2	0,50–8,33 (4,42 ± 3,92)	наши неопубл. данные
Надворнянский р-н, полонина в окр. г. Хомяк, Карпатский НПП, 1320 м н. у. м.			
5.05.2005, ручей	1	1,78	наши неопубл. данные
Надворнянский р-н, верховья р. Зубровка, ПЗ «Горганы», 860–1060 м н. у. м.			
7.05.2005, колеи	12	0,37–4,00 (1,45 ± 0,35)	наши неопубл. данные
Коломыйский р-н, окр. с. Княждвор, Княждворский заказник, 440 м н. у. м.			
6.05.2011, канава	1	0,17	наши неопубл. данные
Черновицкая область			
Глыбокский р-н, окр. с. Корчивцы, 450 м			
10.05.2000, болотце	1	6,67	Хлус та ін., 2006
Сторожинецкий р-н, окр. с. Банилов-Подгорный, бассейн р. Гильча, 590–620 м			
26.05.2000, лужи на дороге	10	2,86–15,00 (9,05 ± 1,21)*	Хлус та ін., 2006
17.04.2001, то же	1	1,33	Хлус та ін., 2006
Путильский р-н, окр. с. Селятин, 840–1150 м			
8–9.06.2000, лужи	10	0,67–12,00 (4,65 ± 1,20)*	Хлус та ін., 2006
21.05.2003, то же	1	14,29	Хлус та ін., 2006
Путильский р-н, окр. с. Шепот, 1150 м			
9.06.2000, ручей	1	5,00	Хлус та ін., 2006
Путильский р-н, перевал Джоголь, 1150 м			
11.06.2000, лужи	2	4,29–4,58 (4,44 ± 0,15)*	Хлус та ін., 2006

Продолжение табл. 1

Дата и тип водоема	n	Плотность населения, ос./м ²	Источник
30.04.2001, то же	2	0,40–0,83 (0,62 ± 0,22)*	Хлус та ін., 2006
Сторожинецкий р–н, окр. пгт Красноильск, заказник «Лунковский», 630–680 м н. у. м.			
27.04.2001 г., лужи и яма	5	3,00–16,00 (7,46 ± 2,23)*	Хлус та ін., 2006
Сторожинецкий р–н, окр. с. Банилов-Подгорный, ур. Струнгил, 430–450 м			
28.04.2001, лужи	5	0,83–9,52 (3,36 ± 1,59)*	Хлус та ін., 2006
Вижницкий р–н, окр. пгт Берегомет, ур. Стебник, НПП «Вижницкий», 500–560 м			
3.05.2001, лужи	13	0,33–10,00 (2,40 ± 0,80)*	Хлус та ін., 2006
8.05.2004, лужи, ямы, ручьи	8	1,17–7,75 (4,96 ± 0,88)*	Смирнов, Хлус, 2006
20.05.2006, лужи, колеи, ручьи, ямы	32	0,19–25,71 (6,57 ± 1,14)*	Скильский та ін., 2007
13.05.2010, колеи, ручьи	28	0,56–20,00 (3,74 ± 0,73)	наши неопubl. данные
9.06.2011, канава	1	0,28	-//-
Вижницкий р–н, окр. с. Черешенка, ур. Солонец, НПП «Вижницкий», 470–500 м			
9.05.2001, лужи	9	0,10–11,00 (3,02 ± 1,13)*	Хлус та ін., 2006
8.06.2011, лужа	1	0,57	наши неопubl. данные
Сторожинецкий р–н, окр. пгт Красноильск, ур. Лаура, 530 м			
11.05.2001, лужа	1	2,00	Хлус та ін., 2006
Путильський р–н, окр. с. Рипень, 510–540 м			
29.05.2001, лужи	2	3,33–4,80 (4,07 ± 0,73)*	Хлус та ін., 2006
Путильський р–н, окр. с. Сарата, 1100–1130 м			
14.06.2001, лужи	4	0,17–6,67 (3,17 ± 1,58)*	Хлус та ін., 2006
Путильський р–н, лесочасток Перкалаб, 970–990 м			
18–21.05.2003, лужи	3	0,57–9,00 (3,47 ± 2,77)*	Хлус та ін., 2006
Путильський р–н, окр. с. Русская, 750–800 м			
21.05.2003, лужа	1	12,50	Хлус та ін., 2006
13.06.2010, то же	2	0,33–0,51 (0,42 ± 0,09)	наши неопubl. данные
Вижницкий р–н, окр. с. Долишний Шепот, 720–1100 м			
12–15.07.2003, лужи	3	0,17–1,05 (0,59 ± 0,26)*	Скильский та ін., 2007
Вижницкий р–н, окр. пгт Берегомет, ур. Сухой, НПП «Вижницкий», 490–530 м			
9.05.2004, ручьи и лужи	7	3,17–140,00 (36,38 ± 18,25)*	Смирнов, Хлус, 2006
21.05.2006, колеи и лужи	13	0,28–12,50 (4,67 ± 0,94)*	Скильский та ін., 2007
8.06.2011, колеи и ручьи	3	0,59–1,08 (0,87 ± 0,15)	наши неопubl. данные

Окончание табл. 1

Дата и тип водоема	n	Плотность населения, ос./м ²	Источник
Вижницкий р–н, с. Лопушна, 520–600 м			
8.06.2005, лужи	2	1,67–4,25 (2,96 ± 1,29)	Скільський та ін., 2007
13.06.2010, ручей	1	0,16	наши неопубл. данные
Вижницкий р–н, перевал Шурдин, 1150–1170 м			
8.06.2005, колеи, водоемы	4	1,35–2,17 (1,75 ± 0,22)	Скільський та ін., 2007
13.06.2010, колея	1	1,33	наши неопубл. данные
Сторожинецкий р–н, окр. с. Банилов-Подгорный, ур. Кошава, заказник «Зубровица», 500–580 м			
25–26.05.2007, колеи, ручьи	25	0,27–32,67 (11,30 ± 2,08)*	Скільський та ін., 2007
Вижницкий р–н, окр. с. Виженка, ур. Лужки, НПП «Вижницкий», 480–520 м			
8.05.2009, колеи	3	5,00–7,50 (5,83 ± 0,83)	наши неопубл. данные
Путильский р–н, с. Плоская, 780 м н. у. м.			
13.06.2010, канава	1	2,22	наши неопубл. данные
Сторожинецкий р–н, окр. смт Красноильск, 670–690 м			
2.06.2011, рвы, колеи, лужи	23	1,48–33,33 (6,91 ± 1,60)	наши неопубл. данные
Вижницкий р–н, окр. с. Виженка, долина р. Малая Виженка, НПП «Вижницкий», 510 м			
7.06.2011, ручей	1	0,04	наши неопубл. данные
Вижницкий р–н, окр. смт Берегомет, окр. полонины Волотив, НПП «Вижницкий», 755–795 м			
8.06.2011, колеи	5	0,63–1,70 (0,98 ± 0,21)	наши неопубл. данные
Вижницкий р–н, окр. смт Берегомет, ур. Лекечи, НПП «Вижницкий», 600–640 м			
9.06.2011, колеи, ручьи, лужи	6	0,27–1,54 (0,90 ± 0,20)	наши неопубл. данные

Примечание. * Рассчитано нами по представленным в публикациях данным. Здесь и в табл. 2 НПП – национальный природный парк, ПЗ – природный заповедник.

Как свидетельствуют представленные материалы (см. табл. 1), **обилие карпатского тритона в различных водоемах даже в одном локалитете может весьма существенно изменяться** – иногда в десятки раз (в апреле 2004 г. между селами Быстрица и Максимец Надворнянского района Ивано-Франковской области разница между минимальным и максимальным показателем превышала 166 крат). А в целом для региона (зарегистрированный к настоящему времени максимум – 140,0 (ур. Сухой, национальный природный парк (НПП) «Вижницкий»), минимум – 0,03 ос./м² (г. Бребенескул, Черногорский массив)) эта разница превышает 4666 крат.

Говоря об обилии карпатского тритона, стоит привести результаты маршрутных учетов, проводившихся рядом исследователей. Так, численность вида в 1999–2004 гг. в равнинном Закарпатье составила $1,06 \pm 0,06$, в лесных массивах предгорий –

0,68 ± 0,15, в водоемах – 0,50 ± 0,10 ос./100 м (Куртяк, 2004 а). В конце июня 2004 г. на Ужокском перевале (граница Львовской и Закарпатской областей) учитывали около 120 ос./100 м маршрута (Писанец и др., 2005). В горной части Закарпатской области в первой половине мая 2005 г. показатели обилия изменялись от 0,2 до 3,4 ос./100 м маршрута вдоль прибрежных участков Комсомольского озера (Куртяк, Крулько, 2006). В Карпатском НПП учитывали от 1 до 15 ос./км маршрута (Грицюк та ін., 2009)³. Для территорий трех объектов природно-заповедного фонда Закарпаття (Ужанский НПП, НПП «Синевир» и Карпатский биосферный заповедник) этот показатель составлял соответственно 1,2, 1,06 и 10 ос./км маршрута или 2,9, 2,64 и 25 ос./га (Крулько, 2010).

Высотные закономерности динамики численности. Изменение обилия карпатского тритона в градиенте высот изучалось нами с помощью корреляционного анализа. Были выделены четыре условных высотных яруса, которые приблизительно соответствуют основным растительным поясам на северо-восточном макросклоне Украинских Карпат (Стойко, 2009): 1 – до 500 м (широколиственные леса); 2 – 500–800 м (широколиственные и смешанные леса с преобладанием бука); 3 – 800–1000 м (смешанные леса с преобладанием хвойных пород); 4 – более 1000 м н. у. м. (хвойные леса). Проведенные расчеты не обнаружили связи между плотностью населения и расположением водоема в определенном высотном поясе ($R = -0,058$; $p = 0,299$; $n = 321$). Согласно нашим данным (рис. 2), наибольшая средняя плотность населения отмечена во втором высотном поясе (более 6 ос./м²). Показатель обилия здесь превысил значения в поясах 1 и 3 в 2,1 и 1,5 раза соответственно ($p > 0,05$), а по сравнению с поясом 4 – в 2,6 раза ($p = 0,018$).

Таким образом, наибольшая плотность населения вида зарегистрирована в регионах, где распространены широколиственные и смешанные леса со значительной долей участия бука, а наименьшая – в зоне с преобладанием хвойных монокультур. Наши данные в определенной степени подтверждают наблюдения других исследователей о меньшей численности карпатского тритона в хвойных лесах (Щербак, Щербань, 1980; Федонюк, 2010 и др.) и о наличии оптимальных условий для обитания вида в диапазоне высот около 500–800 м н. у. м.

Динамика плотности населения во времени и ее тенденции. В литературе есть сведения, что в 2000-х гг., по сравнению с 1970-ми, наблюдается существенное снижение численности карпатского тритона на территории Закарпаття. Отмечено, что за этот период количественные показатели вида снизились в 33 раза на равнине (Куртяк, 2004 а)⁴, и в 42 – в некоторых пунктах, расположенных в горах (Куртяк,

³ По нашему мнению маршрутные учеты карпатского тритона следует проводить лишь в период размножения вдоль береговой линии крупных водоемов. Для учетов этой небольшой, скрытной и малоподвижной амфибии в наземных биотопах уместнее использовать метод площадок (Измерение..., 2003). Применение же маршрутных учетов в модификации, когда амфибий в период размножения обнаруживают в небольших водоемах, а пересчет полученных данных проводят на общую длину маршрута (как сделано в цитируемой работе), нельзя считать правильным. Такой подход мог привести к существенному смещению количественных показателей.

⁴ К выводам автора о столь существенном снижении обилия вида стоит относиться осторожно. Так, представленный в работе материал, а именно сравнение двенадцати собственных учетов с результатами одного (!), известного по литературным источникам, вряд ли можно считать достаточными для корректного анализа. Примечательно, что, несмотря на отмеченные тенденции, в одной из последующих работ Ф.Ф. Куртяк оценивает состояние популяций карпатского тритона в Украинских Карпатах как «стабильное» (Куртяк, 2006: с. 75).

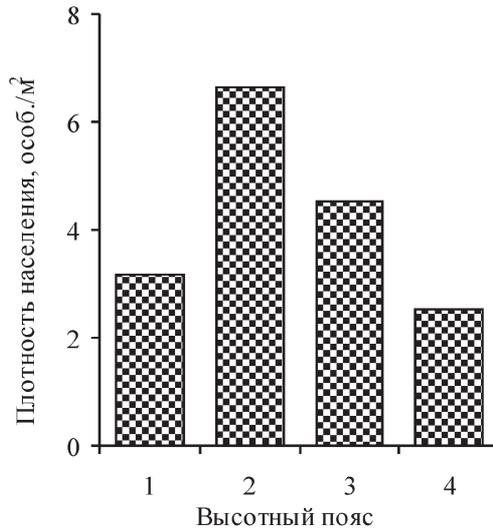


Рис. 2. Распределение средних значений плотности населения карпатского тритона в Прикарпатье по высотным поясам: 1 – до 500 м; 2 – 500–800 м; 3 – 800–1000 м; 4 – более 1000 м н. у. м.

Fig. 2. Distribution of the average density of population of Carpathian Newt in the Prycarpattia by altitude zones: 1 – less than 500 m; 2 – 500–800 m; 3 – 800–1000 m; 4 – more than 1000 m.

Крулько, 2006). Аналогичные сравнения на других участках ареала в Украине ранее не проводились. Это объясняется, скорее всего, скудностью материалов, позволяющих с помощью количественных показателей сравнить численность вида в различные периоды времени. В то же время во многих работах представлены словесные описания, которые дают возможность хотя бы приблизительно оценить обилие вида в различные периоды. Так, в начале прошлого века карпатский тритон был довольно обычным («bardzo rozpólna») в долинах рек Прут и Опор (Bayer, 1909: с. 282). В.И. Тарашук (1959) отмечал, что эта амфибия в большом количестве встречается в горных районах Карпат. И.И. Яременко (1959), основываясь на собственных наблюдениях в 1947–1957 гг. в Станиславской (теперь Ивано-Франковской) области, считал вид редким. В 1960–1966 гг. он был многочислен в Карпатах и редок – в Прикарпатье (Кушнирук, 1968). По мнению К.А. Татарина (1973) карпатский тритон является самым многочисленным представителем хвостатых амфибий Украинских Карпат, который в период размножения скапливается в водоемах в огромных количествах. Подобные оценки давали виду и многие исследователи, работавшие в регионе на протяжении нескольких последних десятилетий (Межжерін та ін., 1997; Загороднюк, 1999; Горбань Л. та ін., 2000; Горбань І. та ін., 2002; Litvinchuk et al., 2003; Гринчишин, 2005; Смірнов та ін., 2007; Федонюк, 2008; Гаврилюк, 2009 и др.). Таким образом, большинство авторов, изучавших амфибий запада Украины на протяжении последнего столетия, считают карпатского тритона весьма обычным представителем батрахофауны.

Количественные оценки обилия вида на северо-восточном макросклоне Украинских Карпат до 1980 г. ограничены учетами участников Карпатской экспедиции Зоомузея АН УРСР, проведенными на территории Ивано-Франковской области в июне 1978 г. (Щербак, Щербань, 1980). Сравнение этих данных с нашими наблю-

дениями (Ивано-Франковская и Черновицкая области, I–II декады июня) показало уменьшение в 1,5 раза средних показателей в 2000-х гг. ($3,87 \pm 0,65$; $n = 68$) по сравнению с 1978 г. ($5,74 \pm 3,39$; $n = 8$), но эти различия оказались статистически недостоверными ($p > 0,05$).

С целью проследить межгодовую динамику обилия тритонов в водоемах мы провели анализ количественных показателей для суммарной выборки из восточной части Украинских Карпат (рис. 3), а также в некоторых локалитетах (см. табл. 1). Оказалось, что средние значения плотности населения вида подвержены заметным межгодовым колебаниям как на региональном, так и на локальном уровнях. Так, отношение максимума (2004 г.) к минимуму (2001 г.) составило 4,0 для объединенной выборки (см. рис. 3). В отдельных локалитетах эти различия были еще больше (ур. Сухой, см. табл. 1), хотя в других пунктах численность подвергалась не столь заметным флуктуациям (ур. Стебник, см. табл. 1). В целом же для региона не обнаружены заметные тренды в динамике показателей обилия карпатского тритона, что, возможно, свидетельствует об их определенной стабильности во времени, несмотря на существенные колебания в отдельные годы.

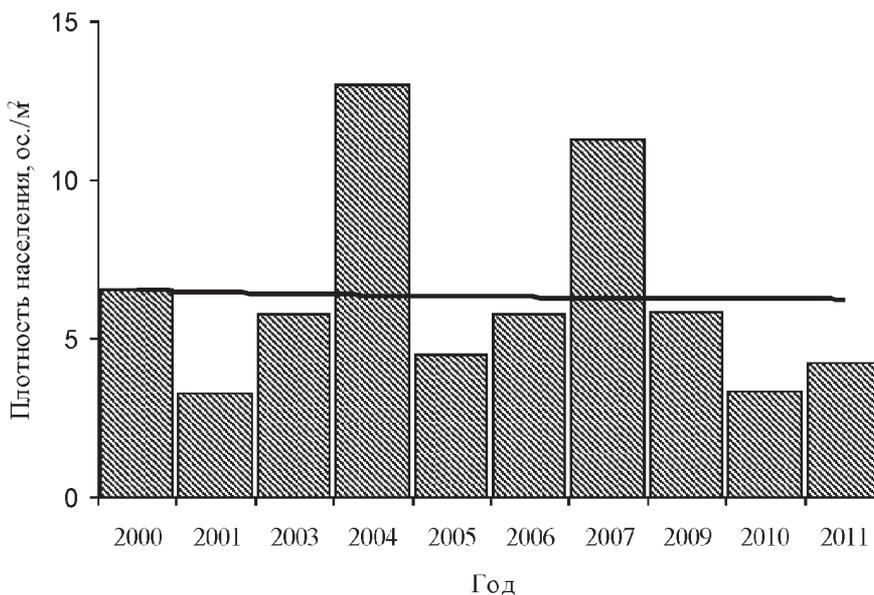


Рис. 3. Динамика плотности населения карпатского тритона в нерестовых водоемах в 2000–2011 гг. (восточная часть Украинских Карпат, обобщенные данные авторов)

Fig. 3. The dynamics of population density in the Carpathian newt spawning waters in 2000-2011. (eastern part of the Ukrainian Carpathians, authors summarized data)

Относительное обилие карпатского тритона в ассамблеях амфибий. Участие вида в ассоциациях земноводных в определенной степени отображает его приспособленность к условиям существования. Этот показатель, наравне с численностью и структурой, является важной характеристикой состояния популяции.

По имеющимся литературным данным, карпатский тритон отличается самым высоким показателем относительного обилия (44,55%), по сравнению с другими редкими представителями батрахофауны Карпат (Гассо та ін., 2001). Он принад-

лежит к наиболее многочисленным хвостатым земноводным региона (34% в тексте, 39,1% на рис. 1 в цитируемом источнике) (Мисюра та ін., 2002). На территории равнинного Закарпатья относительное обилие вида в настоящее время составляет $0,50 \pm 0,03\%$, в предгорьях – $2,26 \pm 0,50\%$ (Куртяк, 2004 а, б), а в горах он преобладает (51,69%) в амфибийных сообществах (Куртяк, Крулько, 2006). Этот вид отнесли к доминантам (в среднем его доля составила 14,4%) на территориях трех объектов природно-заповедного фонда Закарпатья: Ужанского НПП (8%⁵), НПП «Синевир» (7,4%) и Карпатского биосферного заповедника (8%) (Крулько, 2010). Результаты обследования разнотипных водоемов в Сколевских Бескидах (бассейн р. Опор, Львовская обл.) показало, что карпатский тритон принадлежит здесь к наиболее многочисленным амфибиям (Горбань Л. та ін., 2000, Горбань І. та ін., 2002), но авторы не приводят количественные данные. На территории Малого Ополя (Львовская обл.) этот вид также существенно доминировал в водоемах, составив 75–90% общего количества обнаруженных тритонов (Litvinchuk et al., 2003).

Как показали наши исследования, в период размножения карпатский тритон обычно встречается совместно с альпийским тритоном, *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768), и желтобрюхой жерлянкой, *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758); значительно реже – с другими видами амфибий. По результатам 213⁶ учетов в водоемах, в которых были обнаружены карпатские тритоны, они составили 72,6% совокупной выборки (в целом 3107 особей земноводных, прошедших метаморфоз). В отдельных локалитетах относительное обилие этого вида также весьма значительно. Во многих водоемах, заселенных карпатским тритоном, он доминирует в ассамблеях амфибий, составляя более 70% общего количества обнаруженных животных, а в некоторых локалитетах даже свыше 90% (табл. 2).

Таблица 2. Относительное обилие карпатского тритона в нерестовых водоемах в восточной части Украинских Карпат (данные авторов)

Table 2. The abundance of the Carpathian newt in spawning waters in the eastern part of the Ukrainian Carpathians (authors' data)

Дата и местность	Общее количество учтенных земноводных	% особей карпатского тритона в выборке
Ивано-Франковская область		
Надворнянский р–н, окр. сел Быстрица и Максимец		
9–11.04.2004	175	68,6
8.05.2005	59	72,9
Надворнянский р–н, окр. г. Яремча, ур. Воуча, Карпатский НПП		
2.05.2004	44	72,7
Надворнянский р–н, окр. с. Татаров, долина р. Женец, Карпатский НПП		
17.04.2005	35	91,4

⁵ Эта цифра приводится на с. 11 (Крулько, 2010), но на с. 19 цитируемого источника указано, что вид составляет 34,4% (!) в Ужанском НПП и он отнесен уже к эудоминантам.

⁶ В остальных случаях учитывали только карпатских и альпийских тритонов, а другим видам амфибий внимание не уделялось.

Окончание табл. 2

Дата и местность	Общее количество учтенных земноводных	% особей карпатского тритона в выборке
1.05.2006	44	100,0
Надворнянский р–н, верховья р. Зубровка, ПЗ «Горганы»		
7.05.2005	78	96,2
Черновицкая область		
Вижницкий р–н, окр. пгт Берегомет, ур. Стебник, НПП «Вижницкий»		
8.05.2004	242	82,2
20.05.2006	471	71,1
13.05.2010	269	70,6
Вижницкий р–н, окр. пгт Берегомет, ур. Сухой, НПП «Вижницкий»		
9.05.2004	273	96,3
21.05.2006	172	95,3
Вижницкий р–н, окр. с. Долишний Шепот, пер. Шурдин		
8.06.2005	213	27,2
Вижницкий р–н, окр. с. Лопушна		
8.06.2005	67	55,2
Сторожинецкий р–н, окр. с. Банилов-Подгорный, ур. Кошива, заказник «Зубровица»		
25–26.05.2007	597	75,7
Сторожинецкий р–н, окр. смт Красноильск		
2.06.2011	140	80,7
Вижницкий р–н, окр. смт Берегомет, ур. Лекечи, НПП «Вижницкий»		
9.06.2011	104	45,2

Таким образом, имеющиеся данные указывают на то, что карпатский тритон в нерестовых водоемах горных районов характеризуется наибольшими показателями относительного обилия по сравнению с сопутствующими видами земноводных. Из этого можно сделать вывод, что состояние его популяций является относительно благополучным.

Заключение

Подводя итог вышесказанному, отметим следующее. В Украинских Карпатах и на прилежащих территориях карпатский тритон является широко распространенным видом амфибий, не обнаруживающим тенденций к сокращению ареала. Плотность населения этого земноводного в нерестовых водоемах довольно значительна, хотя

и подтвержена заметным колебаниям в пространстве и времени. В период размножения вид явно доминирует в сообществах амфибий разнотипных водоемов. В настоящее время нет убедительных свидетельств того, что на территории Украины он находится под угрозой существенного сокращения ареала и/или снижения численности. Учитывая тот факт, что в последних версиях Красных списков МСОП (IUCN 2010) и Европы (Temple, Cox, 2009) этот вид получил статус «LC» (Least Concern / относительно благополучный), как и практически все остальные виды земноводных отечественной фауны, представляется уместным пересмотр его статуса в Красной книге Украины. На наш взгляд использование по отношению к нему категории «уязвимые» виды вряд ли оправдано. Мы считаем, что карпатского тритона уместнее отнести к категории «редких» (т. е. видов, «популяции которых небольшие и в настоящее время не принадлежат к категории исчезающих или уязвимых, хотя им и угрожает опасность»).

Гаврилюк О.В. Оцінка чисельності та щільності популяцій хвостатих земноводних роду *Triturus* (Rafinesque, 1815) в Чорногорі та їх охорона // Збереження та відтворення біорізноманіття природно-заповідних територій. Матеріали міжнар. наук.-практ. конф., присвяч. 10-річчю Рівненського природного заповідника (м. Сарни, 11–13 червня 2009 року). – Рівне: ВАТ «Рівненська друкарня», 2009. – С. 366–369.

Гаврилюк О.В., Микитчак Т.І. Верхня межа поширення біотопів репродукції тритона карпатського, *Lisotriton montandoni*, та тритона альпійського, *Mesotriton alpestris* (Caudata, Salamandridae), в Україні // Вестн. зоології. – 2009. – № 3. – С. 230.

Гаско В.Я., Місюра А.М., Гринчишин Т.Ю., Вінников А.І., Марченковська О.О., Пономаренко О.Л. Рідкісні й зникаючі види земноводних Карпат в умовах антропогенного впливу // Міжнар. наук.-практ. шк. для молодих вчених і спеціалістів «Природні екосистеми Карпат в умовах посиленого антропогенного впливу» (м. Ужгород, 4–7 жовтня 2001 р.). – Ужгород, 2001. – С. 282–284. – (Наук. вісник УжНУ. Сер. Біологія; – № 9).

Горбань І., Царик Й., Бокотей А. та ін. Сучасний стан орніто- та батрахокомплексів басейну верхнього Дністра // Вісн. Львівськ. ун-ту. Сер. біол. – 2002. – Вип. 28. – С. 177–187.

Горбань Л., Горбань І., Решетило О. Формування батрахокомплексів басейну верхнього Дністра в умовах інтенсивної трансформації ландшафту // Дослідження басейнової екосистеми верхнього Дністра. – Львів, 2000. – С. 139–144.

Гринчишин Т.Ю. До застосування «басейнового» підходу у вивченні батрахофауни в умовах гір // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Матеріали II Междунар. науч. конф. (28–31 октября 2003 г., г. Днепропетровск). – Днепропетровск : ДНУ, 2003. – С. 197–198.

Гринчишин Т.Ю. Зауваження до статусу деяких видів амфібій Червоної книги України за результатами досліджень у Львівській та суміжних областях // Матер. Першої конф. Укр. Герпетол. т-ва. – К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. – С. 39–44.

Грицюк І.В., Стефанюк В.Ю., Стефанюк Х.Б., Тимочко В.Б. Поширення рідкісних представників герпетофауни на території Карпатського НПП // Природні комплекси й екосистеми верхів'я річки Прут: функціонування, моніторинг, охорона. – Матеріали наук.-практ. регіон. конф., присвяч. 30-річчю навч. і наук. діяльності Чорногірського географічного стаціонару Львівського національного університету імені Івана Франка (15–17 травня 2009 р.). – Львів : Вид. центр ЛНУ ім. Івана Франка, 2009. – С. 270–272.

Даревский И.С., Орлов Н.Л. Редкие и исчезающие животные. Земноводные и пресмыкающиеся. – М. : Высш. шк., 1988. – 463 с.

Дейнека А.М., Бандерич В.Я., Баишта А.-Т.В. та ін. Національний природний парк «Сколівські Бескиди». Тваринний світ. – Львів : СПОЛОМ, 2008. – 184 с.

Заброда С.Н. Хвостатые земноводные в условиях Восточных Карпат // Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона. Матеріали міжнар. конф. (Ужгород, 13–16 червня 1993 р.). – Ужгород, 1993. – С. 146–147.

Загороднюк І. «Бернські» види хвостатих у Червоній книзі України // Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. – К., 1999. – С. 27–28. – (Каталог флори і фауни бернської конвенції; Вип. 3). Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. – М.: Изд-во КМК, 2003. – 380 с.

- Коцержинська І.М. Реєстрації в Закарпатській і Чернігівській областях видів герпетофауни, які занесені до Червоної книги України // Знахідки тварин Червоної книги України. – К., 2008. – С. 171.
- Крулько Л.В. Амфібії заповідних екосистем південно-західних мегахилів Східних Карпат : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Чернівці, 2010. – 24 с.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 1999. – 298 с.
- Куртяк Ф.Ф. Амфібії рівнинного Закарпаття : стан фауни та аналіз проблемних груп: Автореф. дис. ... канд. біол. наук – К., 2004 а. – 20 с.
- Куртяк Ф.Ф. Уніфікація бальних оцінок та аналіз змін чисельності амфібій на території Закарпатської низовини та передгір'їв // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер.: Біологія. – 2004 б. – Вип. 15. – С. 115–122.
- Куртяк Ф.Ф. Тритон карпатський – *Triturus montandoni* (Boulenger, 1880) // Плани заходів щодо збереження популяцій видів флори та фауни, що занесені до Червоної книги України та в міжнародні Червоні переліки, в межах установ природно-заповідного фонду. – Харків : ВД «Райдер», 2006. – С. 75–79.
- Куртяк Ф.Ф., Крулько Л.В. Батрахо- та герпетофауна Рунського підрайону Полонинського хребта Українських Карпат // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. – 2006. – Вип. 19. – С. 189–194.
- Кушнирук В.А. Земноводные западных областей Украины : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Черновцы, 1968. – 20 с.
- Литвинчук С.М. Знахідки амфібій та рептилій, занесених у Червону книгу України // Знахідки тварин Червоної книги України. – К., 2008. – С. 183–192.
- Луговой О.А. Земноводные и пресмыкающиеся // Фауна Карпатского заповедника (оперативно-информационный материал). – М., 1988. – С. 14–19.
- Межжерін С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Пionтковська О.А. Алозимна мінливість ендемічних видів амфібій Східних Карпат // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – К. : Інтер-екоцентр, 1997. – С. 352–367.
- Мисюра А.Н., Гаско В.Я., Гринчишин Т.Ю. Современное состояние популяций карпатского *Triturus montandoni* и альпийского *Triturus alpestris* тритона в Карпатском регионе // Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах : Тез. I междунар. конф. (17–20 сентября 2001 г., г. Днепропетровск). – Днепропетровск : ДНУ, 2001. – С. 176–177.
- Мисюра А.М., Гаско В.Я., Булахов В.Л. та ін. Деякі показники екології хвостатих земноводних регіону Українських Карпат // Гори і люди (у контексті сталого розвитку). Матеріали Міжнар. конф. (м. Рахів, 14–18 жовтня 2002 р.). – Рахів, 2002. – 2. – С. 414–416.
- Никитенко М.Ф. Земноводные Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. – Черновцы: ЧГУ, 1959. – С. 160–205. – (Тр. экспед. по компл. изуч. Карпат и Прикарпатья. Сер. биол. наук; Т. 7).
- Писанец Е.М. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Хвостатые земноводные (Amphibia: Caudata). – К.: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2003. – 148 с.
- Писанец Е.М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). – К. : Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2007. – 312 с.
- Писанець Е.М. Тритон карпатський *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880) // Червона книга України. Тваринний світ / Під ред. І.А. Акімова. – К. : Глобалконсалтинг, 2009. – С. 383.
- Писанец Е.М., Литвинчук С.Н., Куртяк Ф.Ф., Радченко В.И. Земноводные Красной книги Украины (справочник-кадастр). – К.: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2005. – 230 с.
- Полушина Н.А., Боднар Б.Н., Матковская Л.И. Новые данные о распространении и численности земноводных Красной книги на западе Украины // Вопр. герпетологии : Автореф. докл. VII Всесоюз. герпетол. конф. (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). – К. : Наук. думка, 1989. – С. 199–200.
- Решетило О.С. Клас земноводні – Amphibia // Рідкісні види тварин Львівської області. – Львів, 2006. – С. 117–120.
- Скильский И.В. До вивчення раритетної фауни Чивчинських гір (басейни Чорного та Білого Черемошів) // Музейний щорічник. 2004–2005 / Чернів. краєзн. музей. – Чернівці : Золоті литаври, 2005. – Вип. 3–4. – С. 120–123.
- Скильский И.В., Киселюк О.І. Нові знахідки раритетних тварин на території Карпатського національного природного парку // Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття: Матеріали конф., присвяч. 80-річчю Канівського природного заповідника (м. Канів, 9–11 вересня 2003 р.). – Канів, 2003. – С. 276–277.
- Скильский И.В., Хлус Л.М., Череватов В.Ф., Смирнов Н.А., Чередарик М.І., Худий О.І., Мелещук Л.І. Червона книга Буковини. Тваринний світ. – Чернівці : ДрукАрт, 2007. – Т. 2, ч. 1. – 260 с.
- Смирнов Н.А. Земноводні та плазуни природного заповідника «Горгани»: огляд фауни та деякі аспекти екології // Запов. справа в Україні. – 2009. – 15, вип. 2. – С. 81–84.

- Смірнов Н.А., Скільський І.В. Виявлення раритетних видів наземних хребетних тварин в Українських Карпатах // Знахідки тварин Червоної книги України. – К., 2008. – С. 359–361.
- Смірнов Н.А., Скільський І.В., Хлус Л.М. Оцінка стану популяцій рідкісних видів земноводних Буковинських Карпат та проблеми їх охорони // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 21. – С. 136–142.
- Смірнов Н.А., Хлус Л.М. Сучасний стан популяцій раритетних видів хвостатих земноводних (Caudata; Amphibia) на території об'єктів природно-заповідного фонду в районі Зовнішніх Карпат // Матеріали Першої конф. Укр. герпетол. т-ва. – К. : Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. – С. 154–157.
- Смирнов Н.А., Хлус Л.Н. Батрахофауна национального природного парка «Вишницкий» // Современная герпетология. – 2006. – 5/6. – С. 111–116.
- Стойко С.М. Дубові ліси Українських Карпат: екологічні особливості, відтворення, охорона. – Львів : Меркатор, 2009. – 220 с.
- Таращук В.І. Земноводні та плазуни. – К. : Вид-во АН УРСР, 1959. – 246 с. (Фауна України; Т. 7).
- Таращук В.И. Зависимость численности некоторых видов земноводных Карпат от особенностей технологии лесовывоза // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. VI всесоюз. герпетол. конф. (Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.). – Л. : Наука, 1985. – С. 204–205.
- Татаринов К.А. Фауна хребетных западу України (екологія, значення, охорона). – Львів : Вид-во Львівськ. ун-ту, 1973. – 257 с.
- Татаринов К.А. Экологическая пластичность карпатского и альпийского тритонов // Вопр. герпетол. : Автореф. докл. VII всесоюз. герпетол. конф. (Киев, 26–29 сентября 1989 г.). – К. : Наук. думка, 1989. – С. 251–252.
- Федонюк О.В. Нові дані про поширення карпатського (*Triturus montandoni*) та гірського (*T. alpestris*) тритонів у лісах Львівської області // Екологічні дослідження у промислових регіонах України : Матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. (м. Дніпропетровськ, 8–9 листопада 2005 року). – Дніпропетровськ : Вид-во ДНУ, 2005 а. – С. 130–131.
- Федонюк О.В. Проблема охорони карпатського і альпійського тритонов на Україні // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. – Тольятти, 2005 б. – Вып. 8. – С. 188–191.
- Федонюк О.В. Состояние популяций амфибий и рептилий в лесных экосистемах Львовской области (Западная Украина) // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. – Тольятти, 2007. – Вып. 10. – С. 165–168.
- Федонюк О.В. Земноводні та плазуни в лісах Львівщини : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Львів, 2008. – 17 с.
- Федонюк О.В. Вплив лісокористування на популяції карпатського тритона (*Lissotriton montandoni*) // Проблеми вивчення й охорони тваринного світу у природних і антропогенних екосистемах. Матер. Міжнар. наук. конф., присвяч. 50-річчю з часу опублік. регіон. зведення «Животний мир Советської Буковини» (м. Чернівці, 13 листопада 2009 р.). – Чернівці : ДрукАрт, 2010. – С. 186–188.
- Хлус Л.М., Скільський І.В., Хлус К.М., Смірнов Н.А. Морфологічні й екологічні особливості хвостатих земноводних у Чернівецькій області. 1. Карпатський тритон // Запов. справа в Україні. – 2006. – 12, вип. 2. – С. 58–67.
- Хлус Л.М., Смірнов Н.А. Морфологічна та біологічна характеристика хвостатих земноводних (Amphibia: Caudata) природного заповідника «Горгани» // Біорізноманіття Українських Карпат : Матеріали наук. конф., присвяч. 50-річчю Карпатського високогірного біол. стаціонару Львівського національного університету імені Івана Франка (30 липня–3 серпня 2005 року). – Львів : ЗУКЦ, 2005. – С. 83–87.
- Шайтан С.В. Особенности распространения и экологии земноводных и пресмыкающихся (Amphibia, Reptilia) Западной лесостепи Украины // Вестн. зоологии. – 1999. – 33, № 4–5. – С. 95–98.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И. Карпатский тритон // Природа. – 1977. – № 12. – С. 104–106.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. – К. : Наук. думка, 1980. – 268 с.
- Яременко И.И. Материалы к видовому составу и экологии амфибий Прикарпатья // Фауна и животный мир Советских Карпат. – Ужгород, 1959. – С. 85–88. – (Науч. зап. Ужгород. гос. ун-та. – Т. 40).
- Bayger J.A. Gady i płazy Galicyi z uwzględnieniem ich geograficznego rozmieszczenia // Kosmos. – 1909. – R. 34. – S. 263–285.
- IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.2. Mode of access – <http://www.iucnredlist.org>. 3.08.2010.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M. On distribution of and hybridisation between the newts *Triturus vulgaris* and *T. montandoni* in western Ukraine // Alytes. – 2003. – 20, N. 3–4. – P. 161–168.
- Temple H.J., Cox N.A. European Red List of Amphibians. – Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, 2009. – VIII + 32 p.

УДК: 591.615

ТЕРРАРИУМИСТИКА В УКРАИНЕ ВЧЕРА, СЕГОДНЯ, ЗАВТРА: К ИСТОРИИ ВОПРОСА

Д.А. Ткачев

БИОН Террариум центр,
пр. Победы, 10-А, Киев, Украина
E-mail: dt@bion.com.ua

Террариумистика в Украине вчера, сегодня, завтра: к истории вопроса Ткачев Д.А. — Приводятся данные о развитии террариумистики в Украине с начала 20-го в. Освещается роль в этом направлении известных украинских ученых-герпетологов, прежде всего Н.Н. Щербака. В последние 18 лет решающий вклад в развитие террариумистики внес БИОН Террариум центр. Показана история возникновения и развития этой компании, ее структура, достижения и основные направления работы, в том числе международное сотрудничество, участие в экспедициях, выставках и конференциях.

Ключевые слова: террариумистика, Украина, БИОН Террариум центр, международное сотрудничество.

Terrariums in Ukraine Yesterday, Today, Tomorrow: the History. Tkatchev Dmitriy A. — Data about development of terrarium-keeping in the Ukraine since the beginning of the 20th century is given. The role of famous Ukrainian scientists-herpetologists, especially N. N. Shcherbak, is enlightened. During the last 18 years BION Terrarium Center have been making a key role in this area. The history and development of the company, its structure, achievements and main directions of its work, including international cooperation, participation in the field trips, animal exhibitions and conferences are shown.

Key words: terrarium-keeping, Ukraine, BION Terrarium Center, international collaboration.

Занятие террариумистикой на территории Украины уходит своими корнями в начало 20-го ст. В 1911 г. Киевское общество любителей природы начало издавать журнал «Вестник любителя аквариума и террариума». Издание выходило ежемесячно на протяжении двух лет под редакцией Б.В. Тимофиевича. 15 декабря 1912 г. журнал прекратил свое существование.

В марте 1982 г., по инициативе одного из ведущих советских герпетологов Н.Н. Щербака, была организована секция террариумистов на базе Зоологического музея АН УССР.

Секция объединила под одной крышей наиболее активных террариумистов-любителей Киева, долгое время державшихся разобщенно и, безусловно, способствовала обмену опытом, получению ценной информации, профессиональных знаний и развитию террариумистики в Украине в целом.

Программой целью работы секции была разработка методик содержания и разведения редких и исчезающих амфибий и рептилий фауны СССР.

Например, были проведены комплексные работы по изучению биологии и учету численности леопардового полоза *Zamenis situla* (Linnaeus, 1758) в Крыму, а также его содержания в неволе.

Благодаря научным связям и авторитету Зоомузея и его непосредственного руководителя, члены секции террариумистов имели счастливую возможность участвовать в некоторых экспедициях музея, а также проводить самостоятельные полевые исследования.

Секция вела активную деятельность до 1987 г. Ее существование не случайно совпало с периодом расцвета Киевской школы герпетологов, ключевыми представителями которой были Н.Н.Щербак, М.Л. Голубев, В.П. Шарпило, Е.М. Писанец.

Научное руководство работы секцией осуществлял профессор Н.Н.Щербак. Николай Николаевич принимал непосредственное участие во всех заседаниях, сам координировал научно-исследовательскую работу. Председателем секции был Дмитрий Ткачев.

Позднее, на базе Киевского зоопарка, была организована лаборатория по разведению редких видов пресмыкающихся, которая, по ряду причин, проработала совсем недолго.

В 90-х г. также функционировала секция террариумистов при Государственном музее природы Харьковского национального университета им. Каразина. Еще 20 лет назад Харьков был городом с самой «высокой плотностью» террариумистов-любителей в Украине.

Новая история

В настоящее время в Украине существует несколько центров содержания и разведения рептилий, включая мини-зоопарк в Донецке, крупный центр разведения хамелеонов в Харькове и редких видов гекконов в Одессе.

Из 10 украинских зоопарков Черкасский и Ялтинский сегодня имеют интересные экспозиции террариумных животных. Также существует не менее 10 выездных и стационарных выставок экзотических рептилий, работающих по всей стране.

В 2000–2005 гг. свою лепту в популяризацию террариумистики внес журнал «ЭКЗО», который регулярно печатал статьи о разных аспектах биологии амфибий и рептилий. «ЭКЗО» выходил 10 раз в год большим тиражом и пользовался высокой популярностью среди любителей живой природы не только в Украине, но и в России.

Практически во всех крупных городах Украины, включая областные центры, сегодня имеются террариумные секции в больших зоомагазинах. Этому во многом способствует присутствие в Украине мировых брендов оборудования и продуктов для содержания рептилий торговых марок «Zoo med» и «Exoterra».

Другим объективным фактором развития террариумистики как направления зообизнеса являются регулярные легальные поставки широкого ассортимента экзотических беспозвоночных, амфибий и рептилий, осуществляемые компанией «БИОН Террариум центр». Начиная с 2006 г. учредителем БИОНа создано направление — «Live exotics», основная задача которого — продвижение и развитие террариумистики как направления зообизнеса, регулярная работа с зоомагазинами, включая проведение обучающих тренингов для продавцов; помощь в оформлении террариумных секций; создание и бесплатное распространение в зоомагазинах методик по содержанию террариумных животных для начального уровня; создание и поддержка специализированного сайта.

Кроме животных, покупателям предлагаются продукты ТМ Zoo med и собственной ТМ Live exotics. При этом руководителем направления «Live exotics» является профессиональный маркетолог, проработавший в структурах БИОНа более 6 лет и имеющий практическое представление об организации рептильной индустрии в Китае, Европе и США. Сегодня у «Live exotics» 75 постоянных покупателей в Украине и их число продолжает расти. Добавим, что «БИОН Террариум центр» является эксклюзивным дистрибьютором ТМ «Zoo med» в Украине.

БИОН Террариум центр

Теперь хотелось бы подробнее рассказать о самой крупной в Украине и одной из самых больших в Европе компаний, имеющих прямое отношение к рептильной индустрии — ООО «БИОН Террариум центр».

Краткая информация об истории развития компании ООО «БИОН Террариум центр»

Основана в 1993 г.

- 1993 г. — организация выставок экзотических рептилий ;
- 1994 г. — организация импорта–экспорта амфибий и рептилий;
- 1996 г. — организация лабораторий по разведению рептилий;
- 1998 г. — начало сотрудничества с крупными разводчиками;
- 1998–2007 г. — приобретение и достройка собственного здания для офиса и лабораторного корпуса, карантинных помещений;
- 2005 г. — начало работы с зоомагазинами;
- 2009 г. — разработка собственной торговой марки и линейки продуктов для рептилий Live exotic;
- с 2010 г. — эксклюзивный дистрибьютор торговой марки Zoo med ;
- 2010 г. — создание центра изучения и разведения амфибий и рептилий;
- 2011 г. — возобновление выставочной деятельности на новом качественном уровне.

Структура БИОН Террариум центра:

- отдел маркетинга и продаж;
- отдел работы с зоомагазинами;
- show room для покупателей;
- центр разведения и изучения рептилий (6 лабораторий);
- карантин (11 лабораторий);
- отдел логистики и снабжения;
- инженерно-техническая служба.

В настоящее время в БИОН Террариум центре работает 25 человек.

Сотрудники БИОНа принимали участие в тематических выставках в Европе, США, Китае и рабочих поездках в Индонезию, Вьетнам, Мадагаскар, Пакистан, страны Средней Азии и Ближнего Востока, Перу, Никарагуа, Гватемалу, Мексику и другие регионы.

Сегодня деятельность «БИОН Террариум центра» можно разделить на несколько отдельных направлений:

— импорт–экспорт членистоногих, амфибий и рептилий (мы импортируем из 15 стран и экспортируем в 37 стран. Кроме того ряд продаваемых нами видов разводится в Украине и их количество постоянно растет);

— разведение и изучение редких и ценных видов рептилий (центр изучения и разведения рептилий, о котором подробно расскажет его руководитель — С.А.Рябов);

— пропаганда ответственного содержания амфибий и рептилий (подготовка методик и статей, проведение тренингов и семинаров, наполнение англо- и русскоязычных сайтов и т.д.);

— продажа и продвижение качественных товаров и продуктов для террариумных животных (TM Zoo med и Live exotics);

— работа с зоомагазинами (помощь в организации террариумных секций; поставки полного цикла: товары – продукты – оборудование – корма; программы партнерства);

— развитие выставочного направления: создана оригинальная экспозиция в экзотариуме Ялтинского зоопарка, в рамках партнерства; готовится к запуску новый проект в Киеве.

Каждый год мы инвестируем в новые проекты — от покупки оборудования до приобретения маточного поголовья ценных видов.

Только в 2011 г. мы оборудовали 5 новых лабораторий для содержания разведения животных. Обновили Show room.

Отремонтировано помещение для разведения кормовых насекомых, комнаты для зимовки. На очереди ввод новых инкубаторов, помещения карантина.

Ведется постоянная работа по приобретению маточного поголовья плановых видов.

Вложены средства в реконструкцию «Экзотариума» Ялтинского зоопарка и организацию новой экспозиции.

Международное сотрудничество и перспективы

БИОН Террариум центр много лет активно сотрудничает с коллегами из разных стран мира.

Это регулярный обмен информацией, визитами и животными.

Хочется отдельно сказать о партнерстве с Россией.

Сегодня террариумистика в России, наряду с Китаем и Мексикой, находится на подъеме и имеет прекрасные перспективы для дальнейшего развития.

Мы продуктивно работаем с партнерами из Москвы, Санкт-Петербурга, Екатеринбурга, Краснодара и других городов.

Общая история, интересы и язык открывают большие возможности для эффективного взаимодействия.

Конкретно, мы заинтересованы:

— в перспективных специалистах по изучению и разведению определенных групп рептилий для стажировки и работы в БИОНе;

— в осуществлении программ, связанных с отловом и изучением интересующих нас видов, включая организацию экспедиций и полевых исследований;

— в совместной подготовке публикаций;

— организации семинаров по вопросам террариумистики;

- в издании современного справочника на русском языке;
- по вопросам содержания и разведения амфибий и рептилий.

Также мы предлагаем для рассмотрения идею создания профессионального и качественного электронного журнала, посвященного вопросам герпетологии и террариумистики на русском языке.

Подробную информацию о BION Terrarium center вы найдете на этом сайте www.bion.com.ua на английском языке.

Более подробную информацию на русском языке (+ оригинальные и переводные статьи, методики для начинающих, описание товаров, продуктов и оборудования для террариумистов) смотрите на сайте www.exotics.com.ua.

УДК 502.72:[597.6+598.1](470.322)

ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ МОРОЗОВОЙ ГОРЫ (ЗАПОВЕДНИК «ГАЛИЧЬЯ ГОРА», РОССИЯ), ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ КАТАСТРОФИЧЕСКИХ СОБЫТИЙ

М. В. Ушаков

Воронежский государственный университет, заповедник «Галичья гора»
п/о Донское, Задонский район, Липецкая область, 399240 Россия
E-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru

Динамика населения земноводных и пресмыкающихся Морозовой горы (заповедник «Галичья гора», Россия), влияние на нее катастрофических событий. Ушаков М. В. — Приведены результаты наблюдений и учетов земноводных и пресмыкающихся на территории урочища Морозова гора (заповедник «Галичья гора») и его окрестностей. Показано, что состав земноводных заповедника, прежде всего, состоит из мигрантов из сопредельных территорий. Выявлены циклические составляющие в динамике земноводных, а также сходство ряда элементов динамики численности у земноводных и прыткой ящерицы, которые могут иметь климатическое объяснение. Наблюдения, проведенные на следующий год после пожара, охватившего места исследования, показали, что огонь имел селективное действие на герпетофауну, связанное преимущественно с образом жизни животных.

Ключевые слова: земноводные, пресмыкающиеся, численность, заповедник, Липецкая область.

The Population Dynamics of Amphibians and Reptiles of Morozova Gora (Galich'ya Gora Reserve, Russia), the Influence on it Catastrophic Events. Ushakov, M. V. — The paper presents the results of observations and accounts of amphibians and reptiles on the territory of Morozova Gora (Galich'ya Gora Reserve) and its surrounding territory. It is shown that the structure of amphibians of the reserve is primarily composed of migrants from adjacent areas. The cyclical components in the dynamics of amphibians were identified, as well as the similarity of some elements of the population dynamics of amphibians and the sand lizard, which can have a climatic explanation. Also, observations made in the year following a fire that engulfed the place of studies have shown that the fire have had selective effect on herpetofauna, associated mainly with the lifestyle of the animals.

Key words: amphibians, reptilians, abundance, Lipetsk region.

Введение

Изначально при формировании заповедной системы на территории России ведущее значение имела разработка комплекса научных исследований для изучения естественных природных процессов во времени, в основе которых лежали сформулированные Г. А. Кожевниковым задачи (1909, 1911, 1928). «Абсолютная заповедность» была необходимым условием для такого рода работ. Основной формой научной работы в заповедниках на современном этапе является ведение Летописи природы (Филонов, Нухимовская, 1990), которая базируется на этих положениях. Однако за время формирования заповедной системы и ее существования часто происходило уклонение от заповедных принципов в сторону утилитарных задач. Также выяс-

нилось, что заповедание травянистых биомов снимает ограничения с сукцессионных процессов, из-за чего степные заповедники столкнулись с необходимостью искусственного поддержания «коренного» облика (Веденьков, Дрогобыч, 1995; Генев, 1995; Данилов, Недосекина, 1995 и др.). При этом заповедные принципы также не соблюдаются в полной мере.

Заповедник «Галичья гора», организованный в 1925 г. в западной части Липецкой области (Россия), имеет кластерную структуру из 6 участков общей площадью в 231 га. Все они расположены на Среднерусской возвышенности. Местность здесь представлена сельскохозяйственным ландшафтом, расчлененным балками с луговой и остепненной растительностью и разбросанными островными плакорными и байрачными лесами, как правило, небольших площадей. Облесенность территории низкая с преобладающими ксерофитными условиями. Наиболее крупный участок заповедника — урочище Морозова гора (100 га) — несет в себе перечисленные черты местности, и включает пойменные биотопы с древесным ярусом из ивы ломкой, *Salix fragilis* L. и клена ясенелистного, *Acer negundo* L., **остепненные и луговые биотопы** и нагорную дубраву. В западной части участок граничит с рекой Дон, на противоположном берегу которой находится урочище Галичья гора. В окрестностях Морозовой горы имеется лесной массив, носящий название Казенный лес и состоящий преимущественно из дуба черешчатого, *Quercus robur* L.

Заповедник позиционируется, прежде всего, как ботанический и степной. По этой причине его история связана с разного рода биотехническими и другими мероприятиями. Однако природоохранная роль резервата определяется его экологической автономностью (Матюшкин, 1999; Соколов и др., 1997). К сожалению, маленькая площадь и ленточная конфигурация большинства урочищ, в т. ч. и Морозовой горы, определяют свойства островного эффекта и высокую экологическую проницаемость заповедника, а также зависимость состояния его биоты от таковой на сопредельной территории (Ушаков, 2005 б, в).

На территории заповедника встречаются 8 видов земноводных и 5 видов пресмыкающихся (Ушаков, 2005 а, в). Из них на территории Морозовой горы (Ушаков, 2007 б) и ее окрестностей отлавливались обыкновенный тритон, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758)¹, гребенчатый тритон, *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), краснобрюхая жерлянка, *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761), чесночница Палласа, *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771)², зеленая жаба, *Bufo viridis* Laurenti, 1768, **остромордая лягушка**, *Rana (Rana) arvalis* Nilsson, 1842, озерная лягушка, *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771, вереница ломкая, *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758, **прыткая ящерица**, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, обыкновенная медянка, *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768), обыкновенный уж, *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758), и водяной уж, *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768).

Настоящая работа посвящена изучению динамики населения земноводных и пресмыкающихся урочища Морозова гора заповедника и его окрестностей за последние 16 лет.

¹ Систематика земноводных приводится по С. Л. Кузьмину и Д. В. Семёнову (2006), пресмыкающихся — по Н. Б. Ананьевой и др. (2004).

² Видовое название приведено по С. Н. Литвинчук и др. (2008), G. Lada et al. (2005).

Материалы и методы

Постоянные наблюдения и учеты земноводных и пресмыкающихся в заповеднике «Галичья гора» начались в 1995 г. Работы проводились на территории урочища Морозова гора, а также у Казенного леса, где расположены нерестовые водоемы.

Для учета земноводных использовались ловчие канавки, расположенные в нагорной дубраве Морозовой горы. Ловчие канавки достаточно эффективно выявляют состав фауны мелких позвоночных, а также хорошо улавливают межгодовые колебания численности (Кучерук, Коренберг, 1961). Учеты проводили с 1995 по 2008 гг. Всего отработано 2593 канавко-суток непрерывных учетов, продолжающихся с апреля по октябрь включительно.

С 1996 г. на территории Морозовой горы в конце мая – начале июня проводятся ежегодные учеты численности прыткой ящерицы маршрутным методом. Так как местообитания рептилии характеризуются относительно низкой плотностью животных (менее 30-40 экз./га) и неравномерностью распределения животных, используется модифицированный метод трансект с маршрутом в виде сильно изломанной траектории (маршрут с «галсами») (Ушаков, 2007 а). В небольшом местообитании или при низкой численности объекта увеличивая количество «галсов» и, удлиняя таким образом маршрут, по охвату площади можно приблизиться к учетной площадке.

Результаты и обсуждение

Чаще всего в ловчих канавках отмечались чесночницы (табл. 1). На них приходилось 58,7% всех отловов. Другим массовым видом является озерная лягушка, доля которой составляла 34,2% отловов. Их совокупная доля включала 92,9% всех отлавливаемых земноводных.

Ранее отмечался миграционный состав земноводных заповедника (Ушаков, 2005 б, в). Изучение сезонной динамики вносит некоторую ясность в этот вопрос (табл. 1; рис. 1). Прежде всего, обращает внимание, что большинство видов отлавливается канавками весной, во второй половине лета и осенью. В первом случае фиксируется миграция животных из мест зимовок и на места нереста. Осенняя активность связана с миграциями на места зимовки. Позднелетние отловы также связаны с перемещением животных. Как правило, это расселяющиеся сеголетки после прошедшего метаморфоза. Единственный вид, у которого в летний период возрастала активность — зеленая жаба, для которой Морозова гора являлась летней стацией. Для большинства остальных видов эта территория скорее служила случайным местообитанием или зимним убежищем. Следует также заметить, что лишь у озерной лягушки весь жизненный цикл проходит в пределах заповедника (одной из границ урочища является река Дон). Поэтому видовой состав земноводных Морозовой горы формируется за счет сопредельных окрестностей.

Исходя из приведенных выше соображений, многолетнюю динамику у встречающихся в заповеднике видов земноводных, наверное, следует рассматривать как динамику репродуктивного успеха.

Многолетняя динамика численности земноводных в заповеднике за прошедший период наблюдений при всем своем разнообразии имеет ряд сходных черт

(рис. 2). Это, например, хорошо заметные циклические колебания у большинства видов. Это 2-летние циклы у остромордой лягушки, неясные 2–3-летние циклы у гребенчатого тритона и озерной лягушки и 3-летние циклы у чесночницы Палласа.

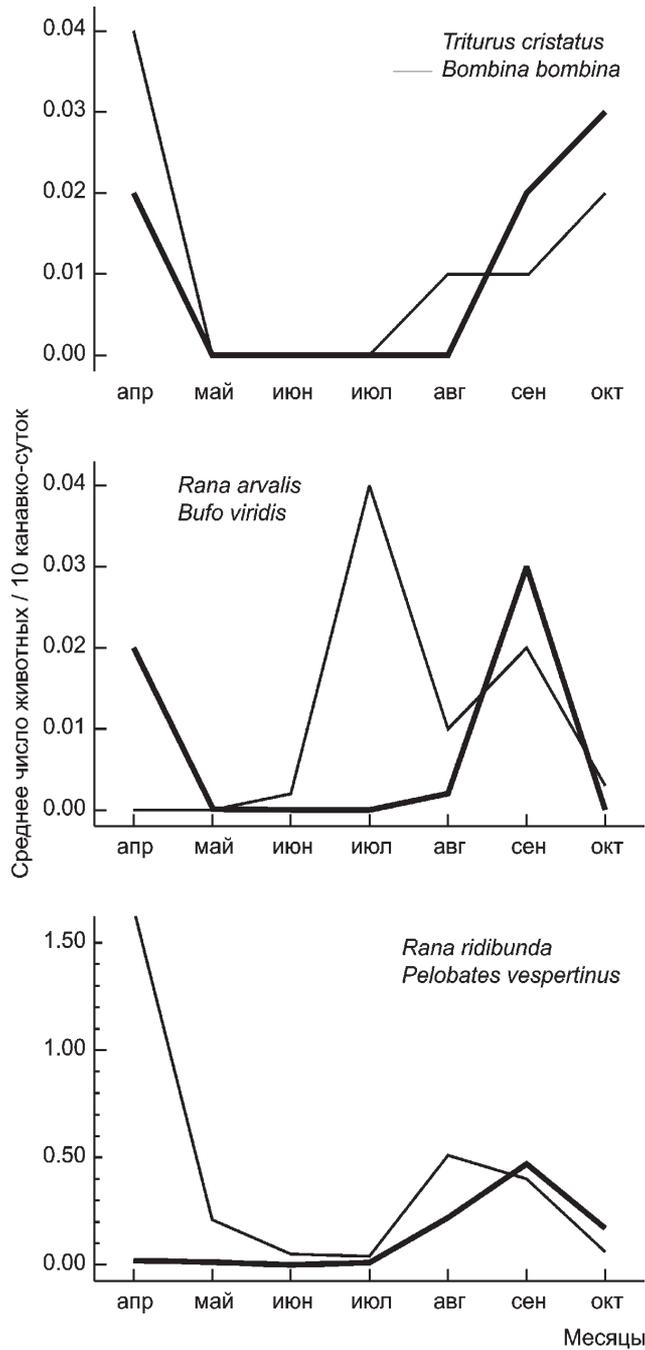


Рис. 1. Сезонные изменения численности земноводных в заповеднике «Галичья гора» по данным ловчей канавки

Fig. 1. Seasonal changes in numbers of amphibians in the Galich'ya Gora Reserve according to the trap channel

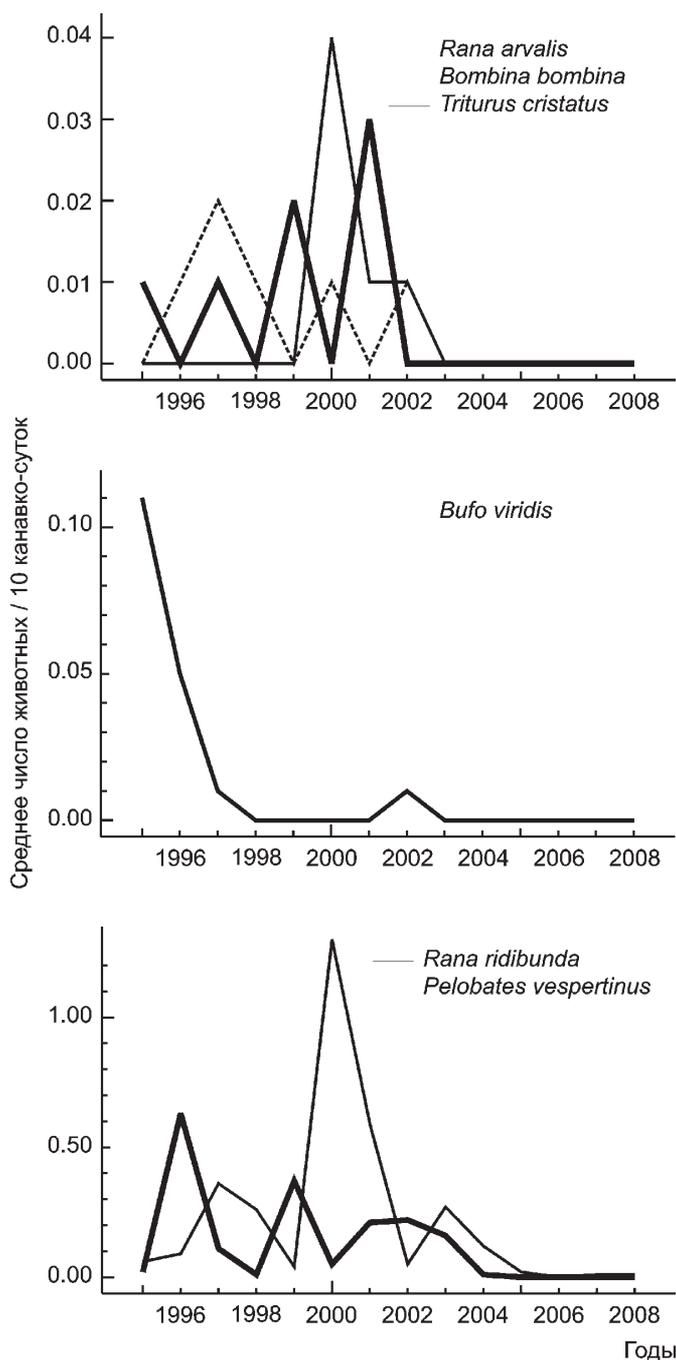


Рис. 2. Многолетние изменения численности земноводных в заповеднике «Галичья гора» по данным ловчей канавки

Fig. 2. Perennial changes in numbers of amphibians in the Galich'ya Gora Reserve according to the trap channel

Обращает внимание также совпадение подъемов численности у остромордой лягушки, чесночницы Палласа и краснобрюхой жерлянки, приходящиеся на 1999–2001 гг. Надо заметить, что краснобрюхую жерлянку отлавливали в заповеднике только в этот период. Рассмотрим постоянное сокращение численности в ряде

лет одновременно у зеленой жабы, остромордой и озерной лягушек. Наиболее резкое падение численности наблюдалось у зеленой жабы, количество отловов которой резко сократилось к 1997 г., а с 1998 г. она практически перестала отмечаться в канавках. Визуальные наблюдения зеленой жабы в заповеднике в 1988 г. и с 1995 г. по настоящее время также свидетельствуют о депрессии численности вида. Если в 1988 г. по наблюдениям в ночное время на территории усадьбы заповедника половозрелые особи отмечались в достаточно большом количестве, то после 1995 г. встречаются единичные неполовозрелые особи. Если еще в 2000 г. в нерестовый период в окрестных водоемах наблюдалось массовое размножение жаб, то в последующие годы амфибии размножались уже спорадически, а после 2005 г. на нересте перестали отмечаться вовсе.

Таблица 1. Среднегодовые показатели отловов земноводных ловчей канавкой (ос./10 канавко-суток) в дубраве урочища Морозова гора за период с 1995 по 2008 гг

Table 1. Annual averages of trapping amphibians along a trap channel (ind./10-days in a trap) in the oak forest of Morozova Gora for the period 1995 to 2008 years

Вид	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
<i>Triturus cristatus</i>	0.00	0.01±0.005	0.02±0.012	0.01±0.005	0.00	0.01±0.007	0.00
<i>Bombina bombina</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04±0.018	0.01±0.008
<i>Pelobates vespertinus</i>	0.06±0.028	0.09±0.029	0.36±0.158	0.26±0.114	0.04±0.016	1.30±0.562	0.59±0.338
<i>Bufo viridis</i>	0.11±0.053	0.05±0.023	0.01±0.005	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rana arvalis</i>	0.01±0.005	0.00	0.01±0.005	0.00	0.02±0.021	0.00	0.03±0.030
<i>Rana ridibunda</i>	0.02±0.016	0.63±0.348	0.11±0.046	0.01±0.005	0.37±0.204	0.005±0.025	0.21±0.092
Вид	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
<i>Triturus cristatus</i>	0.01±0.005	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Bombina bombina</i>	0.01±0.011	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pelobates vespertinus</i>	0.05±0.019	0.27±0.197	0.12±0.080	0.02±0.010	0.00	0.01±0.007	0.01±0.007
<i>Bufo viridis</i>	0.01±0.005	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rana arvalis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rana ridibunda</i>	0.22±0.143	0.16±0.092	0.01±0.009	0.00	0.00	0.00	0.00

И, наконец, характерной особенностью динамики отловов земноводных в заповеднике является то, что после 2002–2004 г. они перестали отмечаться в ловчих канавках.

Приведенная синхронизация процессов динамики земноводных свидетельствует о наличии общих факторов, управляющих жизнью рассматриваемых животных. Подобная синхронизация также наблюдалась и у мелких млекопитающих (Ушаков, 2007 б).

При рассмотрении изменения численности прыткой ящерицы на территории Морозовой горы также обращает внимание сокращение количества учитываемых особей после 2000 г. (рис. 3). При этом на 1999 г. приходится максимальное количество учтенных рептилий. Если принять во внимание подъем численности ряда земноводных на этом отрезке времени, то можно предположить, что здесь многолетние наблюдения позволяют увидеть некий максимальный рост населения ящериц, который затем сменяется падением, продолжающимся до 2005 г. После численность колеблется на предельно низком уровне.

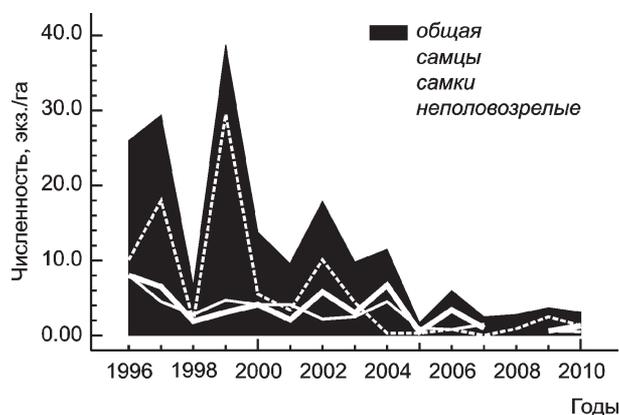


Рис. 3. Изменение численности прыткой ящерицы в заповеднике «Галичья гора» за период с 1996 по 2010 годы

Fig. 3. Changes in numbers of the sand lizard in the Galich'ya Gora Reserve from 1996 to 2010 years

Численность прыткой ящерицы складывается из численностей половозрелых самцов и самок и неполовозрелых особей. Динамика численности самцов зависит от динамики доступных ресурсов, определяемых степенью гетерогенности местообитаний (Ушаков, 2001, 2007 а). Численность самцов с 1996 по 2004 гг. колеблется приблизительно на одном уровне и лишь позже несколько сокращается. Это говорит о том, что объем доступного экологического пространства для этой группы на первом отрезке времени практически не меняется и уменьшается на втором отрезке. В то же время для неполовозрелых особей, которые и делали основной вклад в общую численность прыткой ящерицы до 2004 г., во временном процессе происходит сначала рост, достигая максимума в 1999 г., а затем уменьшение их доли, свидетельствуя сначала об увеличении объема ресурсов для этой группы, а затем его существенном уменьшении.

Предложенная ранее версия (Ушаков, 2007 а) о роли биотехнических мероприятий в заповеднике во «вспышке» численности прыткой ящерицы может лишь частично объяснить временную динамику рептилии и при этом не объясняет изменения численности у земноводных. В то же время сходство элементов динамик у экологически разных групп мелких позвоночных позволяет выдвинуть климатическую

версию (2007 б), заключающуюся в том, что на рубеже 2000 г. в природной среде стали происходить качественные изменения, которые и предопределили процессы динамики численности земноводных и пресмыкающихся заповедника.

На рисунке 4 показаны межгодовые изменения средней температуры и количества выпавших осадков в летние месяцы. На них видно, что, с одной стороны, идет систематическое повышение межсезонной температуры, с другой — периодически появляются все более и более засушливые годы. Возможно, климатические тренды обуславливают изменения хода популяционных процессов у земноводных и пресмыкающихся. Так, «пики» численности ряда земноводных и прыткой ящерицы в 1999–2001 гг. можно объяснить резким увеличением среднесезонной температуры лета начиная с 1995 г. после предшествующего «холодного» лета в 1993-94 гг. Это могло вызвать рост кормовой базы, на который, в свою очередь отреагировали популяции земноводных и пресмыкающихся в виде подъема своей численности.

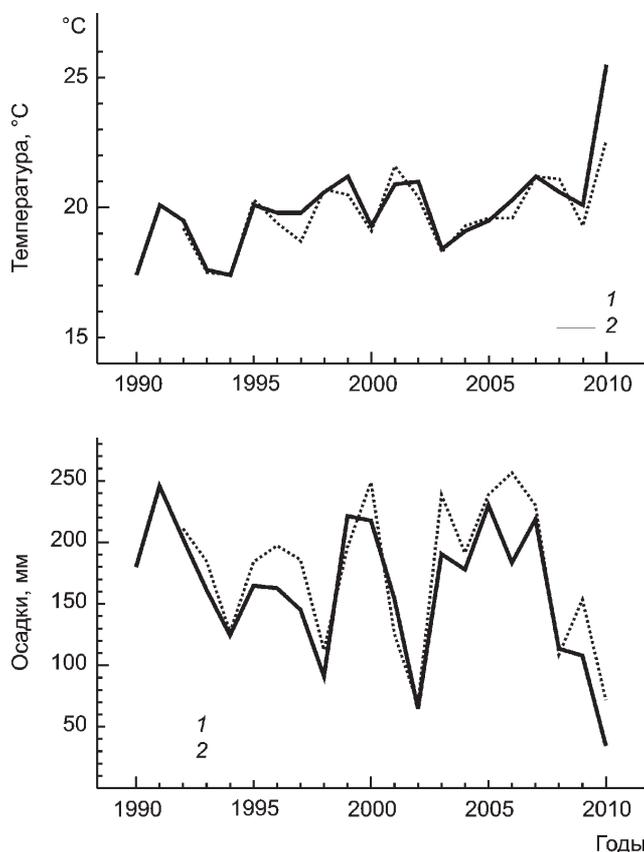


Рис. 4. Изменение среднесезонных температуры и количества осадков за календарное (1) и климатическое (2) лето по данным метеопоста заповедника «Галичья гора»

Fig. 4. Mean seasonal change in temperature and precipitation for the calendar (1) and climatic (2) summer according to information of meteoropost of the Galich`ya Gora Reserve

Также дальнейший увеличивающийся тренд среднесезонной температуры лета одновременно с более засушливыми годами могли повлиять на сокращение ресурсной базы герпетофауны и, соответственно, на снижение ее репродуктивного успеха. Некоторые виды, похоже, наоборот положительно отреагировали на климатиче-

ские изменения. Так, обитающий в дальних окрестностях заповедника водяной уж стал встречаться значительно южнее своих основных поселений (на 20–30 км). В 2007 г. в урочище Галичья гора (напротив урочища Морозова гора) были обнаружены норы, занимаемые этой теплолюбивой змеей. Сейчас есть основания предполагать, что водяной уж заселяет и Морозову гору.

Аномальная жара 2010 г., что, полагаем, представляет собой природную катастрофу, способствовала значительному перемещению видов герпетофауны. Вместе с тем, она послужила катализатором захлестнувших Россию антропогенных пожаров. 28.07.2010 г. в результате такого пожара сгорело урочище Морозова гора, а также окрестности на площади по приблизительным оценкам в 400–500 га. Во время весенних наблюдений 2011 г. на нерестовых водоемах на сгоревшей территории не было обнаружено остромордой лягушки, двух видов тритонов и краснобрюхой жерлянки, которые отмечались ранее. Видимо, виды, скрывающиеся днем в лесной подстилке и трухлявых деревьях, в результате пожара погибли. Такая же участь, похоже, постигла и веретеницу ломкую, интродуцированную в нагорной дубраве Морозовой горы в 1996 г. (Ушаков, 2005 в). Тогда было выпущено 9 особей (2 самца, 3 самки и 4 неполовозрелые особи). По нашим оценкам интродукция прошла успешно: с 2002 г. стали отмечаться встречи ящериц, в т.ч. и беременных.

Тем не менее, на нересте были отмечены чесночницы. Во время пожара (основная часть пожара произошла в дневное время) они скрывались в почве, поэтому огонь им не нанес ущерба. Также были отмечены ужи, обыкновенная медянка. При проведении ежегодного учета прыткой ящерицы в 2011 г. на маршруте она не была отмечена, хотя вне маршрута она неоднократно встречалась. Из этого можно сделать вывод, что прыткая ящерица от пожара пострадала, но все же часть особей сумела сохраниться.

Выводы

Состав земноводных Морозовой горы не является самоподдерживающимся. Он формируется за счет сопредельных территорий и состоит в основном из особей, связанных с миграциями на зимовку и с нее, а также с расселением сеголеток после метаморфоза из нерестовых водоемов. Поэтому многолетняя динамика земноводных в заповеднике представляется как динамика репродуктивного успеха, в которой прослеживаются циклические составляющие.

Вместе с тем в динамике численности земноводных, а также прыткой ящерицы на территории урочища Морозова гора прослеживаются сходные черты, которые могут быть объяснены общими факторами. Предполагается, что изменения климата влияют на популяционные процессы земноводных и пресмыкающихся, где ключевую роль играет период с 1999 по 2001 гг., когда произошли качественные изменения в среде обитания герпетофауны.

Ряд земноводных и пресмыкающихся, жизнь которых связана с лесным опадом и наличием трухлявой древесины, скорее всего, погибли под действием огня. Другие виды, связанные с роющим образом жизни, а также наличием нор и других укрытий в почве, смогли в той или иной степени пережить неблагоприятные события.

- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г. и др. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). — СПб : ЗИН, 2004. — 232 с.
- Веденьков В. П., Дрогобыч Н. Е. О самостабилизации степной экосистемы в условиях абсолютной заповедности по наблюдениям в Аскания-Нова // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов: Материалы российско-украинской науч. конф., посвящ. 60-летию Центр.-Чернозем. зап-ка, пос. Заповедный, Курская обл., 22–27 мая 1995 г. — М. : КМК Scientific Press Ltd., 1995. — С. 63–64.
- Генов А. П. К вопросу оптимизации режимов охраны заповедных степных экосистем // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. Матер. Российско-Украинской науч. конф., посвящ. 60-летию Центр.-Чернозем. зап-ка, пос. Заповедный, Курская область, 22–27 мая 1995 г. — М. : КМК Scientific Press Ltd., 1995. — С. 64–65.
- Данилов В. И., Недосекина Т. В. О применении разных режимов сохранения степной растительности в заповеднике «Галичья гора» // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов: Матер. российско-украинской науч. конф., посвящ. 60-летию Центр.-Чернозем. зап-ка, пос. Заповедный, Курская обл., 22–27 мая 1995 г. — М. : КМК Scientific Press Ltd., 1995. — С. 66–67.
- Кожевников Г. А. О необходимости устройства заповедных участков для охраны русской природы. — М., 1909. — 10 с.
- Кожевников Г. А. О заповедных участках. — М., 1911. — 7 с.
- Кожевников Г. А. Задачи охраны природы в СССР // Охрана природы. — 1928. — № 1. — С. 6–7.
- Кузьмин С. Л., Семенов Д. В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2006. — 140 с.
- Кучерук В. В., Коренберг Э. И. Количественный учет важнейших теплокровных носителей болезней // Методы изучения природных очагов болезней человека. — М. : Медицина, 1961. — С. 129–153.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопр. герпетологии: Материалы Третьего съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. — СПб, 2008. — С. 247–257.
- Матюшкин Е. Н. О приоритетах научных исследований в заповедниках России // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках: Сб. докл. семинара-совещания. — М., 1999. — С. 5–18.
- Соколов В. Е., Филонов К. П., Нухимовская Ю. Д., Шадрин Г. Д. Экология заповедных территорий России. — М. : Янус-К, 1997. — 576 с.
- Ушаков М. В. О факторной структуре демографических данных прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) // Вопр. герпетологии. — Пущино–Москва : Изд-во Моск. ун-та, 2001. — С. 303–305.
- Ушаков М. В. К истории изучения герпетофауны заповедника «Галичья гора» // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны : Материалы междунар. науч.-практич. конф., посвящ. 70-летию Центр.-Чернозем. зап-ка (пос. Заповедный, Курская обл., 22–26 мая 2005 г.). — Курск, 2005 а. — С. 354–365.
- Ушаков М. В. Предварительные результаты изучения представленности земноводных заповедника «Галичья гора» // Матеріали Першої конференції Українського герпетол. тов-ва (10–12 жовтня 2005 р., Київ). — К. : Зоомузей ННПМ України, 2005 б. — С. 169–172.
- Ушаков М. В. Фауна земноводных и пресмыкающихся заповедника «Галичья гора» // Состояние особо охраняемых природных территорий европейской части России : Сб. науч. статей, посвящ. 70-летию Хоперск. зап-ка (пос. Варварино, Воронежская обл., 20–23 сентября 2005 г.). — Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2005 в. — С. 437–441.
- Ушаков М. В. О многолетней динамике численности прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) в заповеднике «Галичья гора» // Роль особо охраняемых природных территорий лесостепной и степной природных зон в сохранении и изучении биологического разнообразия : Материалы науч.-практич. конф., посвящ. восьмидесятилетию Воронеж. гос. природ. биосфер. зап-ка. Воронеж, ст. Графская, 17–21 сентября 2007 года. / Воронежский государственный природный биосферный заповедник. — Воронеж : ВГПУ, 2007 а. — С. 166–168.
- Ушаков М. В. Особенности динамики численности мелких позвоночных в нагорной дубраве заповедника «Галичья гора» // Поволж. экол. журн. — 2007 б. — № 3. — С. 278–284.
- Филонов К. П., Нухимовская Ю. Д. Летопись природы в заповедниках СССР. Методическое пособие. — М. : Наука, 1990. — 143 с.
- Lada G. A., Borokin L. J., Litvinchuk S. N. Morphological Variations in Two Cryptic Forms of the Common Spadefoot Toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe // Herpetologia Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12–16, 2003, St. Petersburg. — St. Petersburg, 2005. — P. 64–73.

УДК 591:595.4

О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЯХ БЕСХВОСТЫХ ЗЕМНОВОДНЫХ (ANURA, AMPHIBIA) ВОЛЖСКОГО БАСЕЙНА

А. И. Файзулин

Институт экологии Волжского бассейна учреждения Российской академии наук,
ул. Комзина, 10, г. Тольятти, Самарская область, 445003, Россия
E-mail: alexandr-faizulin@yandex.ru

О морфологических аномалиях бесхвостых земноводных (Anura, Amphibia) Волжского бассейна. Файзулин А. И. – У бесхвостых земноводных на территории Волжского бассейна обнаружены следующие аномалии: полимелия, экстремелия, полидактилия, эктродактилия, клинодактилия, циклопия, аномалии внутреннего пяточного бугра (отсутствие, смещение, нарушение формы). В одном географическом пункте отмечена массовая симметричная полидактилия озерной лягушки. Не установлена связь случаев полимелии краснобрюхой жерлянки и озерной лягушки с воздействием паразитов.

Ключевые слова: бесхвостые земноводные, морфологические аномалии, Волжский бассейн.

About the morphological anomalies of anurans (Anura, Amphibia) of the Volga basin. Fayzulin A. I. – In anuran amphibians in the Volga basin revealed the following anomalies: polymeliya, ectromelia, polydactyly, ectrodactyly, clinodactyly, cycloopia, abnormal internal calcaneal tuber (absence, displacement, violation of the form). In a geographical point marked by massive symmetrical polydactyly Marsh Frog. Not a relation of cases polymelii Fire-Bellied toads and Marsh Frog exposure of parasites.

Key words: anurans, morphological abnormalities, the Volga basin.

Введение

Земноводные, отличаются от других наземных позвоночных, более высокой частотой встречаемости отклонений в строении — морфологических аномалий. Возникновение аномалий, связано со многими независимыми и взаимодействующими факторами (Guex et al., 2001). В качестве одного из факторов, влияющих на частоту аномалий, выделяют антропогенную нагрузку, например, урбанизацию, химическое загрязнение водоемов, где идет личиночное развитие (Вершинин, 1990; 1997). В ряде исследований, предлагается использование параметра встречаемости, аномалии (Вашетко, Сартаяев, 2001) и разнообразия аномалий (Файзулин, 2005; Спирина, 2009) с нарушением стабильности развития популяций. Однако в настоящее время частота встречаемости всех аномалий не считается однозначно связанной с нарушением стабильности развития (Коваленко, 2001).

На территории Волжского бассейна аномалии исследовались в Республике Татарстан, г. Казань (Замалетдинов, 2003), Пензенской области, г. Пенза (Закс, 2008), Среднем Поволжье, Самарской и Ульяновской областях (Файзулин, Чихляев, 2006; Спирина, 2006), Центрально-Черноземном регионе, Тамбовской области (Lada, 1999). Особи с аномалиями отмечались в Рязанской области, в Окском государственном заповеднике (Borkin, Pikulik, 1986) и в Московской области (Dunayev, 1997).

Цель нашего сообщения – обобщить собственные и литературные данные по встречаемости аномалий земноводных Волжского бассейна.

Материал и методика

Обработанный нами материал собран в 1995 – 2011 гг. в 14 регионах Волжского бассейна: 8 областях – Калужской, Московской, Ульяновской, Самарской, Оренбургской, Саратовской, Волгоградской, Астраханской; 4 республиках – Мордовия, Чувашия, Татарстан, Башкортостан, Калмыкия и Пермском крае.

Для выявления аберраций просмотрено 2616 экз. (табл. 1). Обнаруженные особи с отклонениями фиксировались в 2%-ном растворе формалина, и затем переводились в 75%-ный раствор этанола. Некоторые нарушения строения, нами не рассматриваются как морфологические аберрации, это включаемые в число «повреждений и болезней» в публикации (Dubois, 1979 a): **травматические ампутации пальцев** и части конечностей, повреждения кожи, сросшиеся переломы конечностей, грибковые наросты и опухоли.

Результаты и обсуждение

В результате исследования обнаружены следующие аномалии: полидактилия, эктродактилия, брахидактилия, клинодактилия, отсутствие, и неправильная форма внутреннего пяточного бугра, полимелия, эктромелия, отсутствие глаз и век.

Полимелия. Единичные (изолированные) случаи полимелии – в форме развития дополнительной конечности отмечены у краснобрюхой жерлянки ($n = 1; 0,84 \pm 0,84$) и озерной лягушки ($n = 2; 0,12 \pm 0,08$) (рис. 1). В Московской области, в окр. Щелково («Shchelkovo») добыт 1 экз. **зеленой жабы с дополнительной конечностью** (Dunaev, 1997). В г. Казани, отмечена у 1 экз. озерной лягушки (Замалетдинов, 2003). Для Средней Волги отмечен 1 экз. озерной лягушки с полимелией (Borkin, Pikulik, 1986).

Эктромелия. Отмечена у 4 видов: краснобрюхой жерлянки ($n = 1; 0,84 \pm 0,84\%$), обыкновенной чесночницы ($n = 1; 0,94 \pm 0,94\%$), серой жабы ($n = 1; 0,91 \pm 0,90\%$) и озерной лягушки ($n = 4; 1,61 \pm 0,80\%$). В ряде случаев за недоразвитие конечности может быть принята травма, например у обыкновенной чесночницы и зеленой жабы, которые травмируются на сельскохозяйдых (пашни, огороды). В коллекции ИЭВБ РАН обнаружен 1 экземпляр, у которого часть передней конечности – предплечье скрыто под кожей (рис. 2). Подобные аномалии ранее были отмечены у *Litoria aurea* и *B. variegata* (Dubois, 1979 b).

Симметричная полидактилия. Отмечена только у зеленой жабы ($n = 1; 1,15 \pm 1,14\%$) (рис. 3) и озерной лягушки ($n = 10; 0,59 \pm 0,18\%$). Из аберраций билатеральных признаков симметричные нарушения доминируют при развитии добавочных пальцев — развитие 5-го дополнительного пальца на передних, 6–7-го на задних конечностях. В популяции озерной лягушки, обитающей на территории Мордовенской поймы Саратовского водохранилища (окр. пос. Мордово, Самарской области), отмечен 1 случай симметричной полидактилии с развитием дополнительных пальцев на всех конечностях. В данном географическом пункте, симметричная полидактилия является массовой аномалией, которая отмечалась в 1997 г. ($n = 8; 5,93 \pm 2,03; N = 135$).

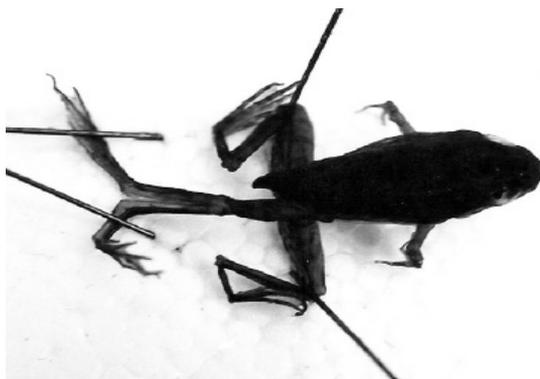


Рис. 1. Полимелия задней конечности озерной лягушки *Rana ridibunda*

Fig. 1. Polimeliya hindlimb of the Marsh Frog *Rana ridibunda*



Рис. 2. Экстремелия передней конечности краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina*

Fig. 2. Ectromelia forelimb Fire-Bellied toads *Bombina bombina*

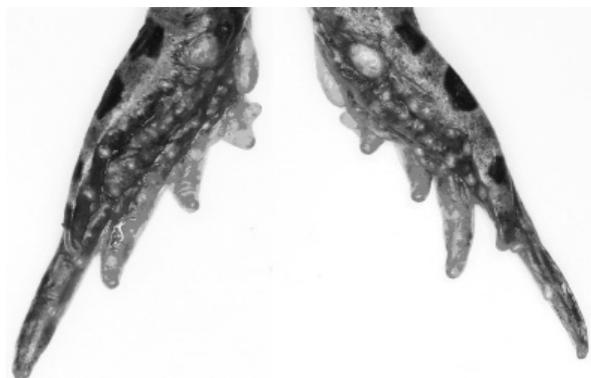


Рис. 3. Симметричная полидактилия задних конечностей зеленой жабы *Bufo viridis*

Fig. 3. Symmetrical polydactyly of the hindlimbs of Green toad *Bufo viridis*

Таблица 1. Встречи аномалии видов бесхвостых амфибий в обследованных географических пунктах Волжского бассейна

Table 1. Meetings anomalies of anurans in the surveyed geographical locations of the Volga basin

Виды	к-во станций	к-во станций, где отмечены аномалии	к-во особей в общей выборке	к-во особей с аномалиями	
				экз.	P ± Sp %
<i>Bombina bombina</i> (Linnaeus, 1761)	6	4	119	4	3,36 ± 1,32
<i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	5	2	106	2	1,89 ± 1,32
<i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758)	6	3	110	2	1,82 ± 1,27
<i>Bufo viridis</i> Laurenti, 1768	6	3	87	6	6,90 ± 2,72
<i>Rana (Pelophylax) ridibunda</i> Pallas, 1771	22	12	1708	62	3,63 ± 0,45
<i>Rana (Pelophylax) esculenta</i> Linnaeus, 1758	3	0	36	-	0
<i>Rana (Pelophylax) lessonae</i> Camerano, 1882	13	2	24	2	0,80 ± 0,57
<i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842	8	2	143	2	1,40 ± 0,98
<i>Rana temporaria</i> Linnaeus, 1758	5	1	146	5	3,42 ± 1,51

Ранее массовая симметричная полидактилия (с развитием дополнительного одного и двух пальцев) была зарегистрирована у серой жабы в Окском заповеднике (Рязанская обл.) в выборке, собранной в период размножения (8–9 апреля 1975; n = 11) с частотой 7,2% (N = 153) (Borkin, Pikulik, 1986). В г. Казани отмечена только симметричная полидактилия в форме удвоения фаланг первого пальца, дополнительного пальца между первым и вторым пальцами, сочетанием первого и второго вариантов (Замалетдинов, 2003).

Несимметричная полидактилия. Зарегистрирована у краснобрюхой жерлянки (n = 2; 1,68 ± 1,18%), травяной (n = 1; 0,68 ± 0,68%), остромордой (n = 1; 0,70 ± 0,70%) и озерной (n = 10; 0,59 ± 0,18%) лягушек. Несимметричная полидактилия (развитие 6-го пальца на правой ноге) отмечена примерно из 4 тыс. просмотренных экземпляров в регионе г. Казани. В том же районе отмечены 3 экз. озерной лягушки с несимметричной полидактилией (Borkin, Pikulik, 1986). В Окском заповеднике 2 экз. с полидактилией обнаружены в выборке почти из 10 тыс. особей прудовой (съедобной) *Rana lessonae/esculenta* лягушек (Borkin, Pikulik, 1986).

Эктродактилия. Отмечена для передних конечностей обыкновенной чесночницы (n = 1; 0,94 ± 0,94%) и зеленой жабы (n = 1; 1,15 ± 1,14%). Для задних конечностей остромордой (n = 1; 0,70 ± 0,70) и травяной (n = 1; 0,68 ± 0,68) лягушек. У

озерной отмечена как на передних ($n = 2; 0,12 \pm 0,08\%$), так и на задних конечностях ($n = 7; 0,41 \pm 0,15\%$). Эктродактилия в г. Казани отмечена у зеленой жабы (2 экз.) и остромордой лягушки (1 экз.) (Замалетдинов, 2003).

Брахидактилия. Несимметричная брахидактилия задних конечностей отмечена у серой жабы ($n = 1; 0,91 \pm 0,90$), травяной ($n = 1; 0,68 \pm 0,68$) и прудовой ($n = 1; 0,40 \pm 0,40$) лягушек. У озерной лягушки несимметричная брахидактилия отмечена на передних ($n = 1; 0,06 \pm 0,06$) и задних ($n = 4; 0,23 \pm 0,12$) конечностях.

Клинодактилия. Несимметричная клинодактилия пальцев задних конечностей. Отмечена у травяной ($n = 1; 0,68 \pm 0,68$), озерной ($n = 4; 0,23 \pm 0,12$) и прудовой ($n = 1; 0,40 \pm 0,40$) лягушек.

Утолщение пальца. Отмечено несимметричное для задних конечностей у травяной ($n = 1; 0,68 \pm 0,68$) и озерной ($n = 1; 0,06 \pm 0,06$) лягушек.

Дубликация сочленовых бугорков. Симметричная дубликация передних конечностей ($n = 2; 2,30 \pm 1,61$) и задних конечностей ($n = 1; 1,15 \pm 1,14$) отмечена у зеленой жабы. У озерной лягушки, отмечена только для передних конечностей ($n = 5; 0,29 \pm 0,13$).

Ряд аномалий отмечены только у озерной лягушки – отсутствие пяточного бугра ($n = 1; 0,06 \pm 0,06$), смещение пяточного бугра ($n = 1; 0,06 \pm 0,06$), дубликация пяточного бугра ($n = 1; 0,06 \pm 0,06$), двугорбый пяточный бугор ($n = 1; 0,06 \pm 0,06$), развитие пальца на месте пяточного бугра ($n = 2; 0,12 \pm 0,08$).

Циклопия. Отмечена у озерной лягушки ($n = 2; 0,12 \pm 0,08$). В г. Казани обнаружена у одной особи прудовой лягушки (Замалетдинов, 2003). Симметричное отсутствие век ($n = 1; 0,06 \pm 0,06\%$) и несимметричное глаз (недоразвитие), отмечены только у метаморфизирующих сеголеток. Аномалия вызвана нарушением развития прехордальной части первичной кишки, при котором теряется симметрия в образовании глазных зачатков (Шмальгаузен, 1982).

Нарушение пигментации (депигментация) радужины. Регистрировалась у зеленой жабы ($n = 1; 1,15 \pm 1,14\%$) и озерной лягушки ($n = 1; 0,06 \pm 0,06\%$). Ранее подобные аномалии – депигментации радужины регистрировались в г. Екатеринбурге в популяциях остромордой лягушки (Вершинин, 2004).

Отсутствие зрачка. Отмечено у озерной лягушки ($n = 2; 0,12 \pm 0,08$).

Полидактилия и полимелия относятся к наиболее упоминаемым в литературе аномалиям бесхвостых земноводных (Borkin, Pikulik, 1986; Спирина, 2006, 2009; Guex et al., 2001; Claiton Machado et. al, 2010). В качестве основных факторов вызывающих недоразвитие пальцев и конечностей, а также приводящих к развитию дополнительных пальцев и конечностей, указываются следующие (Guex et al., 2001): 1) неправильная регенерации поврежденных конечностей в результате травм или повреждений хищников (Ballengee, Sessions 2009); 2) влияние высокой дозы (экспозиции) ультрафиолетового излучения (Baud 2005); 3) влияние химических веществ (тератогенов) и трансформация среды обитания (Dubois, 1979 a); 4) инвазии, вызванные трематодами, например *Ribeiroia* sp. (Johnson, Sutherland 2003, Johnson, Chase 2004, Johnson et al. 1999, 2002, 2006). В качестве еще одного фактора называют мутации и взаимодействия генов (Guex et al., 2001).

Появление единичных и несимметричных морфологических аберраций – полимелии и полидактилии в районе исследования, по-видимому, связано с травмирующим воздействием хищных водных насекомых (взрослых или личинок) (Dubois,

1979 а). По литературным данным, доминируют изолированные случаи полимелии у бесхвостых земноводных *Bufo gargarizans* (окр. Владивостока), *B. viridis* (Северный Кавказ, Московская обл.), *Rana temporaria* (Карелии), *R. chensinensis* (Уссурийск) (Borkin, Pikulik, 1986; Dunayev, 1997). Полимелия зарегистрирована у озерной лягушки, *R. ridibunda* (в зеленой зоне Казани) (Замалетдинов, 2003). Массовая полимелия на территории Волжского бассейна по нашим данным не выявлена. На территории бывшего СССР отмечалась очень редко (Borkin, Pikulik, 1986) в популяциях озерной лягушки в окрестностях Алма-Аты (Войткевич, 1960) и Киева (Некрасова и др., 2007).

Происхождение массовых аномалий остается неразрешенной проблемой (Dubois, 1974, 1979; Borkin, Pikulik, 1986). Доказанной считается связь массовой полимелии *Hyla regilla* с инвазией цистами трематодой (Sessions, Ruth, 1990). При анализе случая несимметричной полимелии у озерной лягушки, цисты метацеркарий трематод в области дубликации не обнаружены (Файзулин, Чихляев, 2007). Отсутствие связи возникновения массовой полимелии с воздействием паразитов также отмечено для озерной лягушки г. Киева (Некрасова и др., 2007).

Кроме аномалий внешнего строения обнаружены аберрации внутренних органов. У краснобрюхой жерлянки ($n = 1; 0,84 \pm 0,84$) отмечена дубликация селезенки (у половозрелой самки, отловленной в окр. пос. Красносамарский Кинельского р-на Самарской обл.). Нарушение в строении внутренних органов образование спайки лопасти печени с брюшиной ($n = 1; 0,15 \pm 0,15$), асимметрия по размерам левого и правого семенника ($n = 6; 0,92 \pm 0,37$); скелета – отсутствие хрящевых элементов грудины ($n = 1; 0,15 \pm 0,15$) и искривление позвоночника ($n = 1; 0,15 \pm 0,15$) встречаются, по нашим данным, очень редко. Отдельные отклонения в строении, встречаются у особей с избыточной инвазией конечностей и брюшки цистами гельминтов. В частности обнаружены 2 экз. озерной лягушки с явными нарушениями в пропорциях задних конечностей — очень короткими и утолщенным бедром и голенью, очень сильно инвазированы метацеркариями *Pharyngostomum cordatum* (Файзулин, Чихляев, 2006). Карманообразные выросты 12-перстной кишки озерных лягушек образуются на участке локализации взрослой трематоды *Brandesia turgida*. Из перечисленных аномалий в литературе сообщается о асимметрии семенников зеленых лягушек (Вашетко, Сартаева, 2001; Реминный, 2005) и искривления позвоночника (осевого скелета) в условиях экспериментального нефтяного загрязнения (Пястолова, Данилова, 1990) и природных популяциях (Спирина, 2006). Отмеченные в публикациях (Реминный, 2005) нарушения строения половой системы у самцов съедобной лягушки, *Rana esculenta*: аномалии семенников (нарушение формы, атрофия, отсутствие и смещение) и гермафродитизм, в обследованных популяциях нами не выявлены.

Выводы

1. Из 9 обитающих в Среднем Поволжье видов бесхвостых земноводных морфологические аномалии не обнаружены только у съедобной лягушки.
2. Наибольшее разнообразие аберраций отмечено у озерной лягушки
3. Большей частью аномалии являются изолированными, а у билатеральных признаков – асимметричными.
4. Обнаруженная полимелия краснобрюхой жерлянки и озерной лягушки не связана с инвазией метацеркариями трематод.

- Вашетко Э. В., Сартаева Х. М. Влияние антропогенного воздействия на земноводных // Вопр. герпетологии (Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского, 4-7 декабря 2000 г., г. Пушкино). — Пушкино; Москва: Изд-во Моск. ун-та, 2001. — С. 53–55.
- Вершинин В.Л. Морфологические аномалии амфибий городской черты // Экология. — 1989. — № 3. — С. 58–66.
- Вершинин В. Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Екатеринбург, 1997. — 47 с.
- Вершинин В. Л. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // Экология — 2004. — № 1. — С. 69–73.
- Войткевич А.А. Своеобразие морфологических деформаций при дублировании конечностей у лягушек // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — Вып. 4. — 1960. — С. 70–76.
- Закс М.М. О морфологических аномалиях зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *R. lessonae*) г. Пензы // Изв. ПГПУ им. в. г. Белинского. — 2008. — № 10 (14). — С. 63–65.
- Замалетдинов Р.И. Морфологические аномалии в городских популяциях бесхвостых амфибий (на примере г.Казани) // Современная герпетология. — 2003. — 2. — С. 148–153.
- Коваленко Е. Е. Методологические проблемы биоиндикации // Вопр. герпетологии (Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского, 4-7 декабря 2000 г., г. Пушкино). — Пушкино; Москва: Изд-во Моск. ун-та, 2001 — С. 124–126.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М.: Тов-во научн. изд. КМК, 1999. — 298 с.
- Некрасова О. Д., Межжжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Сытник Ю. М. Случай массовой полимелии у озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pall., 1771) Киева // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 2007. — Вип. 21 — С. 92–95.
- Пястолова О.А., Данилова М.Н. Рост и развитие *R. arvalis* в условиях имитации нефтяного загрязнения // Экология. — 1986. — № 4. — С. 27–34.
- Реминный В. Ю. Аномалии развития гонад у самцов зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестн. зоологии. — 2005. — 39. № 4. — С. 59–65.
- Спирина Е.В. Морфологические аномалии у бесхвостых амфибий // Материалы докладов XIII междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2006». Сер. Биология (12 – 15 апреля, г. Москва). — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2006. — С. 215–216.
- Спирина Е.В. Морфологические аномалии *Rana ridibunda* Pall. как индикаторы качества окружающей среды // Изв. Оренбург. гос. аграр. ун-та. — 2009. — 1, № 21. — С. 228–230.
- Файзулин А. И. Анализ разнообразия морфологических аномалий как критерия оценки состояния популяции озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura, Amphibia) в Самарской области // Популяции в пространстве и времени : Сб. материалов VIII Всерос. популяц. семинара (11 – 15 апреля 2005 г., г. Н. Новгород) — Н. Новгород. — 2005. — С. 433–434.
- Файзулин А. И., Чихляев И. В. Морфологические аномалии бесхвостых земноводных (Anura, Amphibia) Среднего Поволжья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии : (Сб. науч. трудов.) — Вып. 9. — Тольятти : ИЭВБ РАН, 2006. — С. 178–182.
- Borkin L. J., Pikulik M. M. The Occurrence of Polymely and Polydactyly in Natural Populations of Anurans of the USSR // Amphibia-Reptilia. — 7, N 3. — 1986. — P. 205–216.
- Dubois A. Polydactylie massive, associee e la clinodactylie, dans une population de *Rana graeca*. Remarques sur la polydactylie faible et la clinodactylie chez *Bufo bufo* (Amphibiens, Anoures) // Bull. Soc. Zool. France. — 1974. — 99, N 3. — P. 505–521.
- Dubois A. Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana* “*esculenta*” complex (Amphibia, Anura) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1979 a. — 55, N. 1. — S. 59–87.
- Dubois A. Néoténie et pédogenèse. A propos d'une anomalie du développement chez *Bombina variegata* (Amphibiens, Anoures) // Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4 Ser., 1. — 1979 b. — sect. A, N. 2. — P. 537–546.
- Dunayev E. A. A Record of the Green Toad (*Bufo viridis*) with Five Legs in Moscow Province // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. — 2. — 1997. — P. 169–171.
- Flax N. L., Borkin L. J. High of incidence in anurans in contaminated industrial areas (eastern Ukraine) // Herpetologica Bonnensis (Proceedings of the 8th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica 23–27 August 1995, Bonn, Germany) — Bonn : SHE 1997. — P.119–123.
- Guex G.-D., Hotz H., Uzzell T. et al. Developmental disturbances in *Rana esculenta* tadpoles and metamorphs // Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 2001. — 77, N 1. — S. 79–86.
- Lada G. A. Polydactyly in anurans in the Tambov Region (Russia) // Russian Journal of Herpetology. — 1999. — 6, N. 2. — P.104–106.
- Mizgirev I. V., Flax N. L., Borkin L. J., Khudoley V. V. Dysplastic lesion and abnormalities in amphibians associated with environmental conditions // Neoplasma. — 1984. — 31, N. 2 — P. 175–181.
- Sessions S.K., Ruth S.B. Explanation of naturally occurring supernumerary limbs in amphibians // Journal of Experimental Zoology. — 1990. — 254. — P. 38–47.

УДК 598.1:591.139/526:57.017.5

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ *LACERTA AGILIS* (REPTILIA; SQUAMATA) УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ ТАТАРСТАНА (НА ПРИМЕРЕ г. КАЗАНИ)

И. З. Хайрутдинов

Казанский (Приволжский) Федеральный университет.
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань 420008 Россия, Татарстан
E-mail: ildar_hairutd@mail.ru

Характеристика популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Reptilia; Squamata) урбанизированных территорий Татарстана (на примере г. Казани). Хайрутдинов И. З. – В работе представлены результаты исследования популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*, Linnaeus, 1758), обитающих на территории г. Казани в условиях с разным характером антропогенного воздействия на среду. Отмечены межпопуляционные различия в возрастном составе популяций, продолжительности жизни особей, а также в соотношении полов. Приведены данные по плотности населения ящериц и косвенной оценке пресса хищников на популяции рептилий.

Ключевые слова: рептилии, популяция, возрастной состав, продолжительность жизни, соотношение полов, *Lacerta agilis*.

Description of the population of the sand lizard *Lacerta agilis* (Reptilia; Squamata) of the urbanized territories of Tatarstan (on an example of the city Kazan). Khayrutdinov I. Z. – This article presents the results of study of sand lizard (*Lacerta agilis*, Linnaeus, 1758) populations, dwelling on territory of the Kazan in condition with different nature of the human influences. Interpopulation differences in age structure of populaions, the specimens longevity and sexes correlation are marked. Density of the population of the lizards and indirect estimation of predator pressure materials are given.

Key words: reptilian, population, age structure, specimens longevity, sexes correlation, *Lacerta agilis*.

Введение

Популяционная структура является важной характеристикой, отражающей условия существования вида на данной территории. Популяционная структура может значительно различаться в разных популяциях внутри вида и в разные годы для одной и той же популяции. Причиной таких различий являются многочисленные влияния биотического и абиотического окружения популяции, в той или иной степени затрагивающие факторы, определяющие структуру (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Одним из важных показателей популяции служит половая структура. Соотношение полов в панмиктных популяциях выступает как регулятор филогенетической пластичности вида и численности популяции (Геодакян, 1973). В этой связи особый интерес представляют структура популяций, населяющих трансформированные территории, поскольку, изучая её, мы можем понять механизмы приспособления и выживания вида в условиях антропогенного преобразования среды.

Не менее важным является возрастной состав популяции. Он отражает условия существования вида на данной территории. Разновозрастные животные играют различную роль в популяции, по-разному реагируя на изменения окружающей среды. Без выявления возрастной структуры и её динамики невозможно определить биологическую продуктивность популяции, место и роль вида в конкретных биоценозах.

Цель наших исследований — изучение особенностей популяций прыткой ящерицы на территориях с различным характером антропогенного воздействия.

Материалы и методы

Материалом для данного сообщения послужили исследования, проведенные с 2005 по 2007 гг. на территории г. Казани. Особое внимание уделяется районированию территории города по характеру антропогенного воздействия (Вершинин, 2007; Клаусницер, 1990). Выделено четыре зоны (Замалетдинов, Хайрутдинов, 2005):

1. **Промышленная зона** — участки, примыкающие к промышленным предприятиям. Основной характер антропогенного воздействия – промышленное загрязнение окружающей среды, а также застройка производственными объектами.

2. **Зона многоэтажной застройки.** Антропогенный пресс связан в первую очередь с коренным преобразованием природного ландшафта. Сохраняются небольшие изолированные участки с рудеральной растительностью.

3. **Зона малоэтажной застройки.** Преобладают дома малой этажности, как правило, с наличием придомовой территории, используемой в хозяйственных или иных целях. Характерно сохранение отдельных небольших участков с естественными почвами и растительностью.

4. **Рекреационная зона,** к которой относятся городские и пригородные лесопарки и леса. Основной характер антропогенного воздействия — рекреационная нагрузка.

5. В качестве **чистой зоны** был избран Раифский участок Волжско-Камского государственного природно-биосферного заповедника (ВКГПБЗ).

Поскольку распределение рептилий по территории города неравномерно, и в некоторых случаях находки рептилий в какой либо точке города ограничиваются лишь единичными особями, то при изучении пространственных группировок прыткой ящерицы, обитающих в различных зонах города Казани, в каждой из выделенных нами зон был выбран участок, где наблюдается постоянное и устойчивое во времени обитание данного вида. Проводили отлов ящериц с целью анализа частоты встречаемости особей с аутоамированными хвостами для косвенной оценки воздействия хищников в условиях урбанизации. Определяли соотношение (%) самцов и самок среди таких животных. Всего отловлено 842 особи. Отмечали присутствие видов птиц и млекопитающих, в питании которых зарегистрирована прыткая ящерица (по Гаранину, 1976). Отмечено 23 вида потребителей прыткой ящерицы.

Учитывали плотность населения прыткой ящерицы (ос/га). Ширина учетной полосы составляла два метра. В среднем длина маршрута равнялась 1,5 км. Общая протяженность маршрутов составила более 190 км.

Половую принадлежность особей определяли визуально по комплексу внешних признаков: окраска туловища, наличие утолщений у основания хвоста, соответствующих расположению гемипенисов у самцов, размеры бедренных пор.

Для первоначальной оценки встречаемости различных возрастных групп особей в популяциях прыткой ящерицы применяли маршрутные учеты (Шляхтин, Голикова, 1986). Критерием возраста служили размерные характеристики и окраска (преимущественно для самцов). Особи условно подразделялись на три основные группы: juvenis (juv.) – сеголетки, semiadultus (sad.) – полувзрослые и adultus (ad.) – взрослые особи.

Точное определение возраста ящериц проводили при помощи скелетохронологического метода (Смирин, 1989). Использовали дистальные фаланги четвертого пальца правой задней конечности. Поперечные срезы через середину диафиза кости изготавливали по общепринятой методике (Клевезаль, 1988). На срезах измеряли наибольший и наименьший диаметры костномозговой полости, диаметр кольца, образованного линией резорбции, диаметры годовых линий и общий диаметр кости.

Поскольку материалом для определения возраста рептилий послужили фаланги пальцев, то традиционная методика мечения рептилий путем ампутации пальцев (Martof, 1953) оказалась в нашем случае неудобной. В связи с этим в наших исследованиях мы разработали методику фиксирования индивидуальных особенностей животных. Отмечали особенности фоллидоза (15 признаков), окраски и рисунка, наличие травм. Пойманных особей, преимущественно полувзрослых и взрослых, сканировали на планшетном сканере EPSON Perfection 660 со спинной и брюшной сторон с целью изучения сезонной и возрастной изменчивости окраски, а также для выявления повторных выловов.

Результаты и обсуждение

По результатам изучения плотности населения прыткой ящерицы на пяти модельных участках, находящихся в различных зонах города и характеризующихся различным характером трансформации ландшафта, установлено, что наибольшей плотностью населения прыткой ящерицы характеризуется участок в зоне малоэтажной застройки, где в среднем учитывается до 354 ос/га (рис. 1).

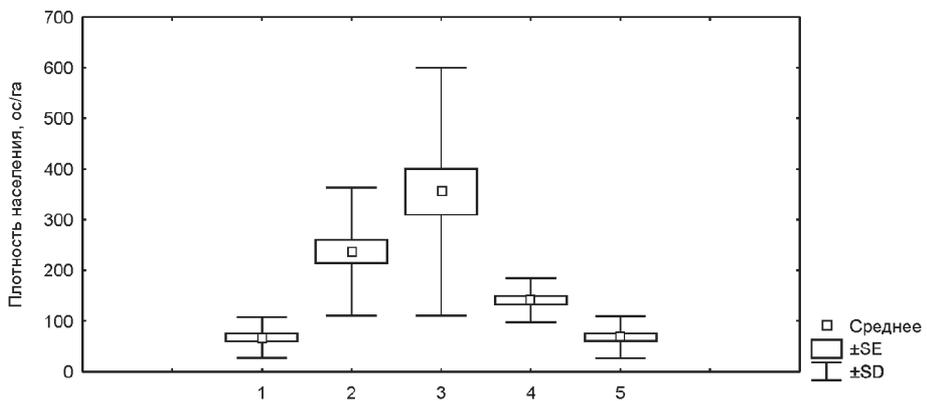


Рис. 1. Плотность населения (ос/га) прыткой ящерицы на пяти выбранных нами участках, находящихся на территориях с различным характером антропогенного воздействия. Обозначения: 1 – промзона города; 2 – многоэтажная застройка; 3 – малоэтажная застройка и окрестности; 4 – пригородные парки и окрестности; 5 – ВКГПБЗ

Fig. 1. The density of the population of the sand lizards on 5 model areas with different nature of the human influences. Notes: 1 – industry territory; 2 – high-rise building territory; 3 – low-rise building territory; 4 – squares and gardens; 5 – Volga-Kama Government Nature Biosphere Reserve (VKGNBR)

Минимальная плотность населения прыткой ящерицы фиксируется в территориальных группировках из промышленной зоны города и Раифского участка ВКГПБЗ, где в среднем отмечается 68 ос/га. Плотность населения прыткой ящерицы в территориальной группировке из зоны многоэтажной застройки (микрорайон Азино) сравнительно высока, поскольку занимаемый этой группировкой участок представляет собой пустырь с преимущественно травянистой рудеральной растительностью и небольшим количеством древесно-кустарниковых насаждений. Здесь учитывается в среднем до 235 ос/га.

Лесопарковая часть города слаботрансформирована, несет в основном рекреационную нагрузку, характеризуется отсутствием застройки и сохранением искомого, преимущественно древесного типа растительности и малым количеством открытых биотопов. Здесь для выбранной нами территориальной группировки ящериц отмечены более низкие показатели плотности населения – в среднем 140 ос/га.

По-видимому, это связано с предпочтением прыткой ящерицей ландшафтов открытого типа, хорошо освещенных и прогреваемых. Облесенные участки, в основном это леса с преобладанием сосны, при этом заселяются в последнюю очередь. В этом случае прыткая ящерица придерживается опушек, просек, полей, находя приемлемые для существования микростанции. Таким образом, облесенные территории являются для этого вида «границей» зоны экологического оптимума, в качестве которой для прыткой ящерицы признаны открытые, остепнённые участки, поэтому лесные биотопы территории Раифского участка ВКГПБЗ по сравнению с биотопами открытого типа, преобладающими в зоне частного сектора и зоне многоэтажной застройки города, имеют низкую плотность населения прыткой ящерицы.

Низкая плотность населения прыткой ящерицы в промышленной зоне связана не только с наличием застройки зданиями промышленных организаций, но, видимо, в большей мере с химическим загрязнением, а также влиянием выпаса скота. Облесенность данного участка низкая, древесная растительность представлена отдельными группами березы плакучей и клена американского, травянистая растительность преимущественно рудерального типа. В целом преобладают открытые, хорошо освещенные и прогреваемые биотопы, типичные для прыткой ящерицы.

Полученные результаты по плотности населения прыткой ящерицы на территориях, относящихся к зонам с различным характером антропогенного воздействия, говорят о ее повышении преимущественно в трансформированных ландшафтах. В сравнении с ними приграничные территории города, а также Раифский участок ВКГПБЗ, представляющий собой пример формации, существовавшей на месте современной Казани, характеризуются относительно низкими показателями плотности населения прыткой ящерицы.

Различия по плотности населения прыткой ящерицы на разных изученных нами участках подтверждены статистически, за исключением пары «Промышленная зона – ВКГПБЗ».

Повышенная плотность населения прыткой ящерицы на антропогенно-преобразованных территориях – важное свойство этой рептилии. Она легко приспосабливается к жизни в трансформированных ландшафтах; деятельность человека, как правило, не ведет к ее уничтожению, как некоторых других видов. Это качество прыткой ящерицы делает её не только важным компонентом агроценозов и антропогенных ландшафтов, но и определяет интерес ее исследования как модельного вида при определении состояния биоценозов изучаемых территорий.

Известно, что городская среда характеризуется обедненной биотой (Клауснитцер, 1990). В связи с этим возникает необходимость более детальных исследований по выявлению взаимоотношений рептилий с их естественными врагами в условиях урбанизированных ландшафтов. Прыткая ящерица имеет определенное значение как консумент. В биоценозах, где численность ее велика, значение прыткой ящерицы как консумента может превышать аналогичное значение птиц и млекопитающих. В некоторых биоценозах биомасса прыткой ящерицы превышает биомассу других позвоночных животных. В годы понижения численности грызунов она является пищей для многих хищных птиц и млекопитающих (Тертышников и др., 1976 а).

Явление аутомии хорошо известно, и среди позвоночных описано для *Caudata* и некоторых групп *Scuamata*, в том числе и для прыткой ящерицы. Хвост у прыткой ящерицы отбрасывается только при нападении хищника. Как показывают длительные наблюдения, при ритуальных схватках между самцами или серьезных повреждениях самцами самок (во время спаривания) хвост не отбрасывается. Таким образом, количество особей с регенерировавшими хвостами косвенно указывает на интенсивность преследования со стороны хищников (Тертышников и др., 1976 б).

Нами были проанализированы данные по встречаемости прытких ящериц с поврежденными и регенерировавшими хвостами на территории Казани и Приказанья. Учитывали встречи потенциальных потребителей этого вида (Гаранин, 1976) на данных участках (табл. 1). Мы не располагаем данными о встречаемости прыткой ящерицы и других видов рептилий в питании позвоночных с территории города Казани. Нами наблюдались лишь единичные случаи охоты домашних кошек на ящериц. Также нами отмечены случаи, когда ящерицы отлавливались детьми, что часто наблюдалось в зоне жилых массивов. Этот факт заслуживает особого внимания, поскольку в условиях урбанизации может частично заменять естественную элиминацию особей из популяций и служить одним из негативных антропогенных факторов.

По данным таблицы 1, наибольшим видовым разнообразием потребителей прыткой ящерицы характеризуются пригородные участки Казани и Раифский участок ВКГПБЗ, что объясняется их наименьшей трансформированностью. В сравнении с этими участками промышленная зона города и территория с многоэтажной застройкой бедны видами, в питании которых может отмечаться прыткая ящерица. Это так же объясняется в первую очередь трансформацией исходного ландшафта, которая здесь достигает наивысшей степени.

В связи с этим было бы справедливо ожидать, что доля особей с аутомированными хвостами в выборке с определенной территории будет повышаться одновременно с возрастанием количества видов-потребителей прыткой ящерицы, обитающих на данной территории, т.е. в ряду от промышленной зоны к чистой зоне (ВКГПБЗ). Однако результаты наших исследований этого не подтвердили. По нашим данным, доля ящериц с аутомированными хвостами в выборках снижается в направлении от сильно трансформированных территорий к слабо трансформированным (рис. 2). Выборка прытких ящериц Раифского участка ВКГПБЗ при этом характеризуется наименьшей долей особей с аутомированными хвостами. Тенденция к преобладанию таких особей отмечена в зоне многоэтажной застройки Казани.

Таким образом, большое видовое разнообразие потребителей прыткой ящерицы не всегда означает наличие высокого пресса хищников на популяцию ящериц. Возможно, что здесь играет роль плотность населения ящериц и показатели чис-

ленности. С другой стороны, трансформированная среда в целом беднее в видовом составе. Это характерно для всех уровней пищевой цепи. Возможно, что в условиях урбанизации пресс на прыткую ящерицу со стороны хищников возрастает из-за обеднения видового состава и сокращения численности других компонентов их питания – ряда видов беспозвоночных и позвоночных животных. Так, по данным М.Ф. Тертышникова и соавторов (1976 б), в естественной среде в годы с низкой численностью грызунов многие пернатые хищники переходят на питание именно прыткой ящерицей. В культурных ландшафтах, по сравнению с естественными территориями, наряду с общим снижением видового разнообразия наблюдается рост численности отдельных видов (Клауснитцер, 1990). Рост численности какого-либо одного вида, в рационе которого отмечена прыткая ящерица, может привести к усилению давления на популяцию этой рептилии. Например, вблизи крупных колоний птиц ящерицы подвергаются значительно более частым нападениям (Тертышников и др., 1976 б). Таким образом, в условиях урбанизации возрастает роль прыткой ящерицы как источника пищи для более высоких уровней трофических цепей.

Таблица 1. Виды птиц и млекопитающих, отмеченные на территории г. Казани, в питании которых встречается прыткая ящерица (по Гаранину, 1976)

Table 1. Species of the birds and mammals, noted on the territory of Kazan, meets sand lizard in feeding (Garantin, 1976)

Вид	Территории города, на которых зафиксированы встречи.				
	Промзона города	Многоэтажная застройка	Малозэтажная застройка	Пригородные участки	ВКГПБЗ
Речная крачка				+	+
Серая цапля			+	+	+
Обыкновенная пустельга				+	
Кобчик			+	+	+
Полевой лунь			+	+	
Черный коршун	+	+	+	+	+
Сарыч	+		+	+	+
Обыкновенная неясыть					+
Серый сорокопуд				+	+
Певчий дрозд				+	+
Скворец	+	+	+	+	+
Серая ворона	+	+	+	+	+
Грач	+	+	+	+	+
Сорока	+	+	+	+	+
Сойка				+	+
Обыкновенный ёж			+		+
Обыкновенная бурозубка		+	+	+	+
Белка				+	+
Лисица			+	+	+
Енотовидная собака					+
Лесная куница				+	+
Барсук					+
Домашняя кошка	+	+	+		
Итого:	7	7	13	18	20

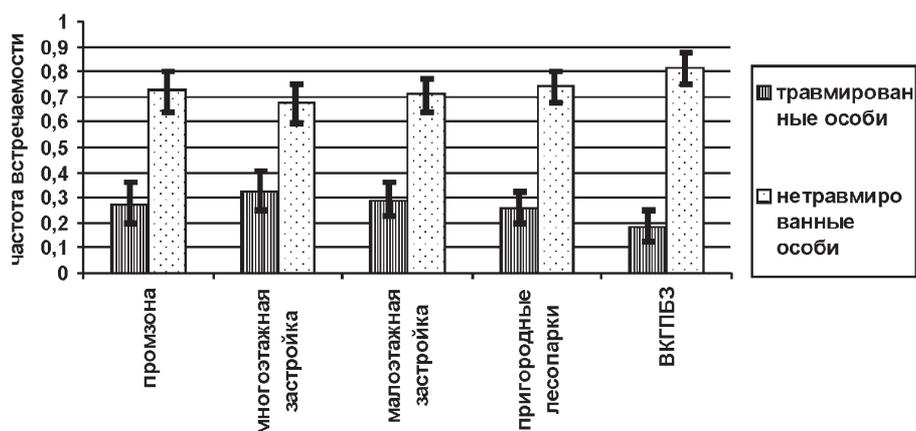


Рис. 2. Частота встречаемости травмированных и не травмированных особей на участках с различным характером антропогенного воздействия

Fig. 2. The frequency of occurrence of the traumatized and non-traumatized specimens on the areas with different nature of the human influences

Также отмечен тот факт, что в выборке с территории многоэтажной застройки среди особей с травмированными хвостами наблюдается преобладание самок над самцами, чего не наблюдалось в других случаях (рис. 3).

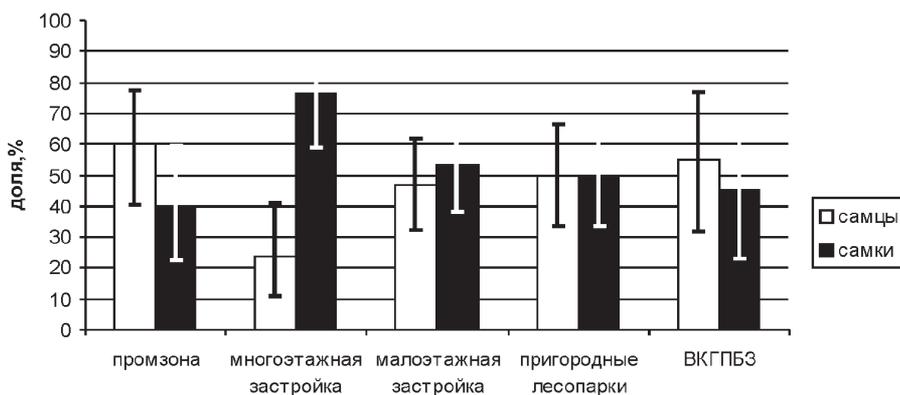


Рис. 3. Доля самцов и самок среди травмированных особей на участках с различным характером антропогенного воздействия

Fig. 3. The share of males and females among the traumatized specimens on the areas with different nature of the human influences

Подобное описано и в литературе (Гертышников и др., 1976 б). Не исключено, что данный факт определяется простым соотношением встречаемости в популяции особей разного пола. Преобладание самок в популяции приводит к тому, что они чаще подвергаются атаке хищников и получают травмы. В то же время отмечено, что доля

травмированных особей среди самцов в среднем выше, чем среди самок. У самцов она колеблется от 29,6 до 58%, у самок – от 15,5 до 47%. При этом отмечено, что выборка из зоны многоэтажной застройки характеризуется минимальной долей травмированных самцов – 29,6% и максимальной долей травмированных самок – 47%.

Преобладание в зоне малоэтажной застройки травмированных самок может указывать на то, что атаки производит хищник, не специализирующийся на поедании особей данного вида рептилий. То есть хищник отлавливает тех особей, которые численно преобладают и которых он способен поймать, затрачивая минимум усилий.

По имеющимся данным прыткая ящерица характеризуется довольно сложной возрастной структурой популяций. Известно, что в разных популяциях и в различных частях ареала наблюдаются повторные кладки, либо растянутость сроков яйцекладки. В результате, каждое поколение может состоять из двух приплодов, а возрастная группа может включать в себя особей нескольких поколений.

В то же время для всех популяций признано наличие трех главных групп особей – сеголеток, полувзрослых особей в возрасте 1–2 лет, и старшей возрастной группы свыше 2 лет.

На возрастной состав популяции и продолжительность жизни особей влияют множество самых разнообразных факторов. Среди них следует упомянуть и факторы антропогенного происхождения, в связи с чем, метод скелетохронологии может быть использован для косвенной оценки состояния окружающей среды.

В наших исследованиях по максимальной продолжительности жизни прыткой ящерицы в различных популяциях мы делали акцент на изучение возраста взрослых особей.

Основываясь на результатах исследований скелетохронологического материала, можно говорить о том, что среди половозрелых особей прытких ящериц преобладают в основном животные 4 и 5-летнего возраста (рис. 4, 5, 6, 7, 8).

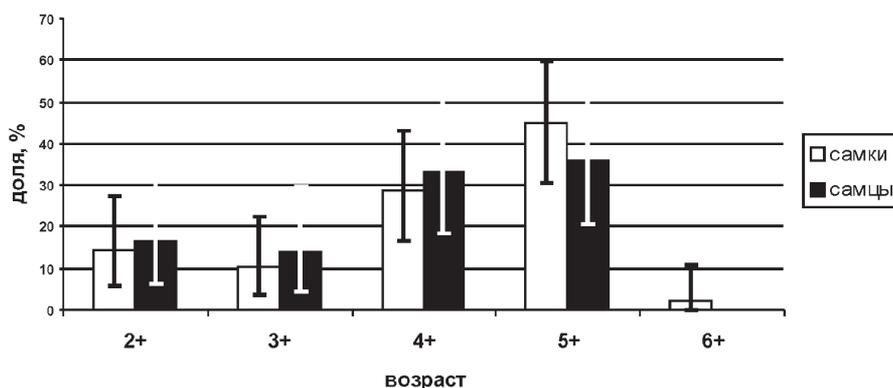


Рис. 4. Возрастной состав самцов и самок прыткой ящерицы в выборке из промышленной зоны города
Fig. 4. The age composition of males and females of the sand lizard in the sample from industry territory of Kazan

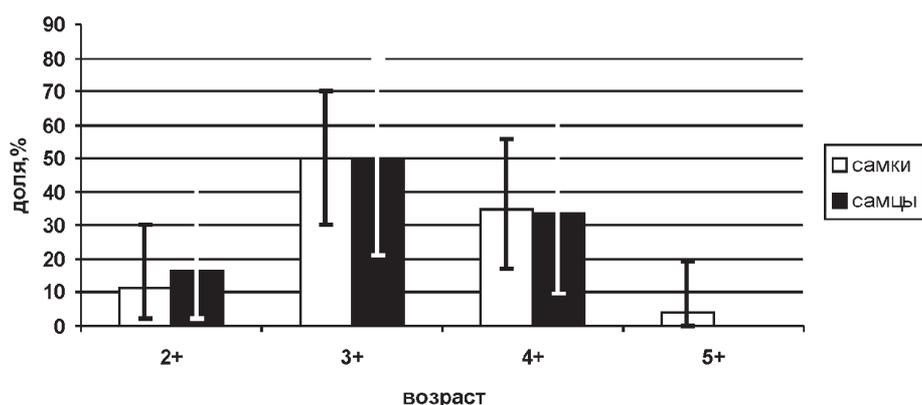


Рис. 5. Возрастной состав самцов и самок прыткой ящерицы в выборке из зоны многоэтажной застройки города

Fig. 5. The age composition of males and females of the sand lizard in the sample from high-rise building territory of Kazan

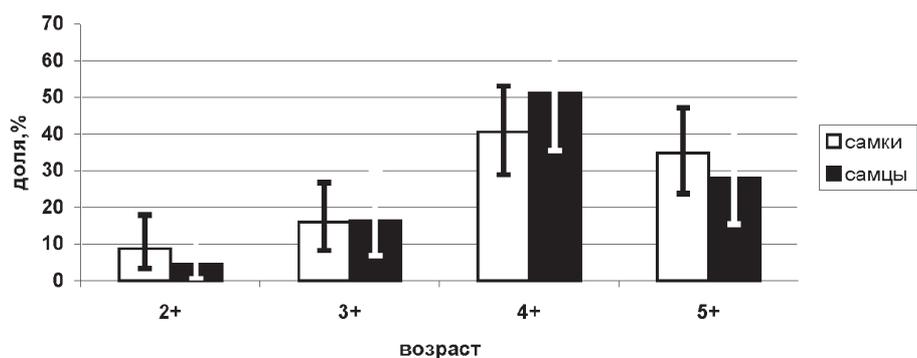


Рис. 6. Возрастной состав самцов и самок прыткой ящерицы в выборке из зоны малоэтажной застройки города

Fig. 6. The age composition of males and females of the sand lizard in the sample from low-rise building territory of Kazan

Эти особи составляют своего рода ядро, обеспечивающее воспроизводство. При этом роль животных 3 и 6 лет незначительна. Но в случае с выборкой из зоны многоэтажной застройки г. Казани наблюдается несколько иная картина. В данном случае среди половозрелых особей преобладают животные в возрасте 3 и 4 лет, пятилетние особи редки. По-видимому, здесь сказываются условия существования данной группировки особей, поскольку она населяет довольно ограниченный участок, окруженный многоэтажными жилыми домами. В результате ежегодного сокращения площади этой территории и интенсивной рекреационной нагрузки популяция прыткой ящерицы, по-видимому, находится в угнетенном состоянии, и общая продолжительность жизни животных сокращается.

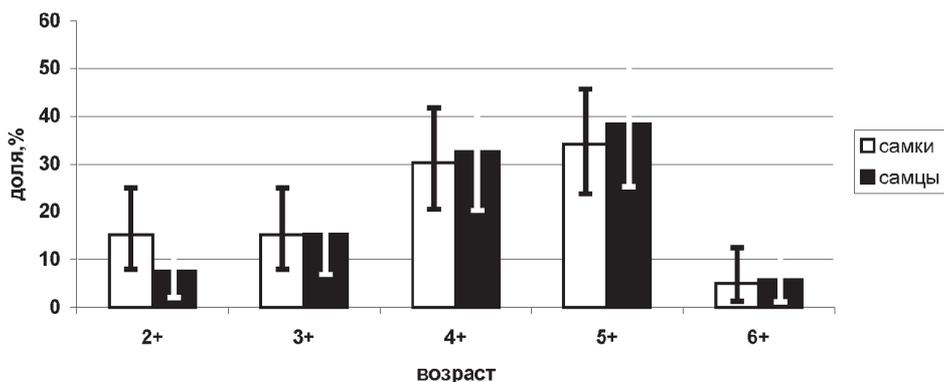


Рис. 7. Возрастной состав самцов и самок прыткой ящерицы в выборке из зоны пригородных парков города

Fig. 7. The age composition of males and females of the sand lizard in the sample from square and garden territories of Kazan

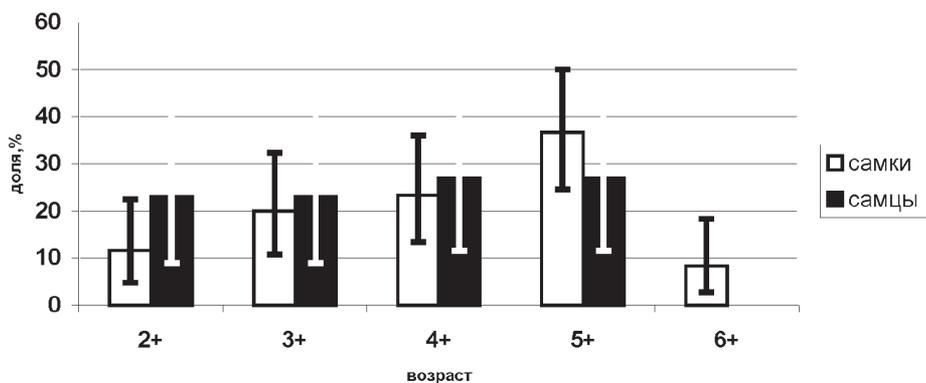


Рис. 8. Возрастной состав самцов и самок прыткой ящерицы в выборке из зоны пригородных парков города

Fig. 8. The age composition of males and females of the sand lizard in the sample from VKGNBR

Проводимые нами ежегодные учеты показали, что максимальная продолжительность жизни прыткой ящерицы в некоторых популяциях может достигать 7 лет. Эти данные получены в результате мечения животных и их повторного отлова в течение следующих сезонов исследований. Особи этой возрастной группы были отмечены на территории Раифского участка ВКГПБЗ (условно чистая зона) и в зоне малоэтажной застройки. Средний возраст особей в выборках с данных территорий оценивается в 5 лет. В целом, средняя продолжительность жизни для этого вида оценивается в 5 лет (Яблоков и др., 1976).

Таким образом, в условиях урбанизации наблюдается сокращение продолжительности жизни рептилий. Возрастная структура особей, населяющих слаботрансформированные территории, может считаться нормой при сравнении с таковой популяций, населяющих урбанизированные ландшафты.

Важным показателем популяции является половая структура. Соотношение полов в панмиктных популяциях выступает как регулятор филогенетической пластичности вида и численности популяции (Геодакян, 1973). Принято считать, что соотношение полов 1 : 1 в репродуктивной части свободноскрещивающихся популяций животных наиболее оптимально, поскольку максимально обеспечивает в период размножения встречу особей противоположного пола и снижает степень инбридинга.

Известно, что генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление зигот по полу в отношении 1 : 1 (первичное соотношение полов). В силу разной жизнеспособности мужского и женского организмов первичное соотношение обычно отличается от вторичного, характерного при родах, и тем более третичного соотношения полов, характерного для взрослых половозрелых особей (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

По результатам маршрутных учетов за 2005–2007 гг. (табл. 2) можно говорить о том, что для промышленной зоны, зоны малоэтажной застройки и пригородных лесопарков характерно приблизительно равное соотношение самцов и самок прыткой ящерицы (без учета возраста особей). В Раифском участке ВКГПБЗ в различные годы наблюдались соотношение полов близкое к 1 : 1 и 1 : 2 с преобладанием самок. Наибольшее преобладание самок отмечено в зоне многоэтажной застройки города; соотношение самцов и самок в различные годы колебалось от 1 : 2 до 1 : 3 (табл. 2).

Таблица 2. Соотношение полов в популяциях прыткой ящерицы

Table 2. Sexes correlation in the population of the sand lizard

годы	Промзона		Многоэтажная застройка		Малоэтажная застройка		Пригородные участки		ВКГПБЗ	
	♂:♀	χ ²	♂:♀	χ ²	♂:♀	χ ²	♂:♀	χ ²	♂:♀	χ ²
2005	1:1	0,72	1:3	0,13	1:1,5	0,47	1:1	0,47	1:1	1,03
2006	1:1	2,01	1:2	0,11	1:1	3,26	1:1	0,68	1:2	0,02
2007	1:1	0,01	1:2	0,54	1:1	0,43	1:1	0,69	1:2	0,80

По мнению А.В. Яблокова с соавторами (1976), соотношение полов в популяциях всегда приблизительно равно 1 : 1. Соотношение полов 1 : 1 чаще всего наблюдается в многочисленных выборках мелких неполовозрелых животных (как весной после зимовки, так и у сеголеток), а также в многочисленных выборках, собранных на протяжении нескольких дней в одной популяции. В то же время имеются данные о явном численном преобладании самок в отдельных популяциях прыткой ящерицы, что позволяет высказать предположение, о достаточно сложной половой структуре популяций у этого вида, возможно различающейся в разных популяциях и в разных частях ареала. Данные по половому диморфизму в размерах тела в неко-

торых популяциях характеризуют прыткую ящерицу как территориальный и полигамный вид, что чаще наблюдается у высших позвоночных. По-видимому, сказанное выше характерно для старших возрастных групп, участвующих в размножении; имеются сведения о преобладании самок в старших возрастных группах по сравнению с самцами, о существовании различных уровней смертности среди старших возрастных групп самцов и самок. Смертность самцов во всех возрастных группах выше (Яблоков и др., 1976).

В.А. Геодакяном (1973) была предложена концепция дифференциации полов, рассматривающая половую принадлежность как специализацию по двум главным альтернативным аспектам эволюционного процесса: сохранения (консервативный) и изменения (оперативный) генетической информации популяции в ее взаимоотношениях со средой; т. е. специализацию по двум основным формам естественного отбора: стабилизирующего и движущего.

Разделение популяции на два пола, один из которых теснее связан со средой, и поэтому более изменчив и подвижен (мужской пол), а другой более изолирован от среды, и поэтому более стоек и стабилен (женский), повышает эволюционную устойчивость популяции (Геодакян, 1985). Концепция рассматривает повышенную смертность мужского пола как выгодную для популяции форму информационного контакта со средой, как «плату» за новую информацию, получаемую популяцией от среды о происшедших в ней изменениях.

С точки зрения этого подхода соотношение полов в популяции – переменная величина, тесно связанная, с одной стороны, с условиями среды, с другой – определяющая эволюционную пластичность вида. Чем больше доля самцов в популяции, тем она пластичнее, и наоборот.

Однако в экстремальных условиях среды третичное соотношение полов смещается в сторону преобладания самок (высокая смертность мужского пола), а вторичное – наоборот, в сторону преобладания самцов (повышается как бы «оборачиваемость» самцов) (Геодакян, 1973, 1987). С этой точки зрения, в отличие от теорий хромосомного дисбаланса и метаболической, которые рассматривают дифференциальную смертность полов как пассивное следствие хромосомной конституции или уровня метаболизма, в неблагоприятных условиях повышенная смертность мужского пола и выживаемость самок, обеспечивающее сохранение репродуктивного потенциала, являются активным средством, повышающим устойчивость популяции (Вершинин, 2007; Геодакян, 1973, 1987).

Согласно результатам исследований, наблюдаемое нами существенное преобладание самок над самцами в выборке из зоны многоэтажной застройки является следствием повышенной смертности мужских особей в данных условиях, о чем говорит минимальная продолжительность жизни самцов из данной выборки. На наш взгляд, причиной этого является специфика условий обитания данной группировки особей – ограниченная территория, площадь которой ежегодно сокращается в ходе застройки, активная рекреация и т. д.

В то же время, в условиях ограниченности территории и ресурсов преобладание самок может рассматриваться как специфическое приспособление данной группировки особей, обеспечивающее сохранение репродуктивного потенциала в условиях многоэтажного жилого массива.

Подтверждением тому, что указанная группировка особей прыткой ящерицы находится в «экстремальных» для данного вида условиях, могут служить и результаты изучения общей продолжительности жизни ящериц. Как было сказано выше, ящерицы из зоны многоэтажной застройки отличаются наименьшей продолжительностью жизни.

Таким образом, в условиях урбанизации половозрастная структура популяций рептилий претерпевает существенные изменения. Преобладание самок прыткой ящерицы над самцами в выборке из зоны многоэтажной застройки г. Казани, на наш взгляд, является следствием высокой смертности мужских особей и в то же время может рассматриваться как специфическое приспособление данной группировки особей к жизни на ограниченной территории в условиях урбанизации.

В целом проведенные нами исследования выявили ряд интересных закономерностей, наблюдаемых в сообществах и территориальных группировках рептилий, населяющих трансформированные ландшафты. Изучение фауны, населения, структуры территориальных группировок пресмыкающихся, роли рептилий в сообществах в условиях урбанизации имеет огромное теоретическое и практическое значение для сохранения видового разнообразия. Становится очевидным необходимость регулярных наблюдений за состоянием герпетофауны урбанизированных территорий.

Автор выражает глубокую благодарность Элле Моисеевне Смириной (ИБР им. Н.К. Кольцова РАН) и Ренату Ирековичу Замалетдинову (КГАВМ им. Н.Э. Баумана) за консультации и поддержку при обработке материалов и интерпретации данных.

- Вершинин В.Л.* Биота урбанизированных территорий. – Екатеринбург, 2007. – 85 с.
- Гаранин В.И.* Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. – Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та. Вып. 4, 1976. – С. 86–111.
- Геодакян В.А.* Дифференциальная смертность полов и норма реакции // Биол. журн. Армении. – 1973. – 26, № 6. – С. 3–11.
- Геодакян В.А.* О некоторых закономерностях и явлениях, связанных с полом. // Вероятностные методы в биологии. – Киев : Ин-т математики АН УССР, 1985. – С. 19–41.
- Геодакян В.А.* Эволюционная логика дифференциации полов в филогенезе и онтогенезе : Автореф. ... дис. док. биол. наук. – М., 1987. – 20 с.
- Замалетдинов Р.И., Хайрутдинов И.З.* Земноводные и пресмыкающиеся // Экология города Казани. – Казань : Фэн, 2005. – С. 191–204.
- Клауснитцер Б.* Экология городской фауны: Пер. с нем. – М. : Мир, 1990. – 246 с.
- Клевезаль Г.А.* Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. – М. : Наука, 1988. – 288 с.
- Смирин Э.М.* Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. – Киев, 1989. – С. 144–153.
- Тертышников М.Ф., Баранов А.С., Яблоков А.В. и др.* Поведение и активность / Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Под ред. А.В. Яблокова. – М. : Наука, 1976 а. – С. 252–272.
- Тертышников М.Ф., Баранов А.С., Яблоков А.В. и др.* Прыткая ящерица как консумент и продуцент / Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Под ред. А.В. Яблокова. – М. : Наука, 1976 б. – С. 292–302.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В.* Очерк учения о популяции. – М. : – 1973. – 280 с.
- Шляхтин Г.В., Голикова В.Л.* Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий : Учебное пособие. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. – 79 с.
- Яблоков А.В., Баранов А.С., Валецкий А.В. и др.* Структура популяции / Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Под ред. А.В. Яблокова. – М. : Наука, 1976. – С. 273–283.
- Martof B.* Territoriality in the green frog *Rana clamitans* // Ecology. – 1953. – 34. N. 1. – P. 165–174.