

На правах рукописи



Идрисова Лия Адехамовна

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПТИЛИЙ В
ЕСТЕСТВЕННЫХ И ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ
(НА ПРИМЕРЕ ЧЕШУЙЧАТЫХ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН)**

Специальность 03.02.04 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань – 2019

Работа выполнена на кафедре зоологии и общей биологии института фундаментальной медицины и биологии ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет»

Научный руководитель: **Хайрутдинов Ильдар Зиннурович**
кандидат биологических наук, доцент, главный хранитель музейных предметов Зоологического музея и гербария им. Э.А. Эверсмана ИФМиБ КФУ

Официальные оппоненты: **Вершинин Владимир Леонидович**
доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией функциональной экологии наземных животных Института экологии растений и животных УрО РАН

Лада Георгий Аркадьевич
доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры природопользования и землеустройства ФГБОУ ВО «Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина»

Ведущая организация: **Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии Волжского бассейна РАН**

Защита диссертации состоится 17 мая 2019 г. в 14.00 часов на заседании Диссертационного совета КФУ.03.01 при ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет» по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке им. Н. И. Лобачевского и на официальном сайте Казанского (Приволжского) федерального университета (<http://kpfu.ru>).

Автореферат разослан «__» _____ 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



А.Г. Порфирьев

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Сравнительный анализ изменчивости морфологических структур, различных вариаций и отклонений на внутривидовом и, особенно, на межвидовом уровне важен для понимания причин и закономерностей этих явлений. При исследовании морфологии рептилий мало внимания уделяется различным отклонениям – абберациям чешуйчатого покрова, асимметрии. Показатели флуктуирующей асимметрии рептилий совместно с другими методами мониторинга можно использовать для оценки состояния популяций (Зорина, 2012; Lazić et al., 2013), тем более что исследование данного явления у рептилий в Республике Татарстан (РТ) ранее не проводилось. Особенности топографии щитков используют в таксономии (Константинов, Булдова, 2016), в некоторых случаях при описании видов или подвидов указывают наличие аббераций фолидоза (Korsós et al., 2008; Кукушкин, 2009; Tuniyev et al., 2010). В связи с этим необходимо изучение спектров аббераций чешуйчатого покрова разных видов рептилий. Кроме того, важно понять природу подобных отклонений, выявить причины, обуславливающие их появление, а также выяснить, могут ли они свидетельствовать о нарушениях в развитии и можно ли использовать их для характеристики состояния популяций.

Экспериментальные исследования по выявлению влияния внешних факторов на морфологические характеристики рептилий – первый шаг на пути к пониманию взаимосвязи между внешними условиями и фенотипом. Специальных исследований по влиянию условий эмбриогенеза на фенотип рептилий в России почти не проводится – есть лишь работы В. М. Захарова (1981) и Н. П. Ждановой (2003) по прыткой ящерице. Основная масса подобных исследований – работы зарубежных коллег. Среди них очень мало работ, посвященных выяснению влияния условий развития на окраску и морфологические отклонения (абберации фолидоза, асимметрия признаков фолидоза, аномалии развития). Проведенное исследование в значительной степени дополняет сведения о влиянии условий инкубации яиц на морфологические характеристики и проявление различных отклонений у рептилий, что усиливает актуальность работы.

Цель и задачи исследования. Целью работы является сравнительный анализ морфологической изменчивости, вариаций и отклонений у некоторых видов рептилий, а также выявление закономерностей и причин этих явлений. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Проанализировать характер изменчивости качественных и количественных морфологических признаков рептилий;
2. Исследовать aberrации фолидоза рептилий, провести сравнение количественных показателей aberrаций на внутривидовом и межвидовом уровне;
3. Провести статистический анализ флуктуирующей асимметрии признаков фолидоза рептилий;
4. На примере обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) выяснить, как влияет температура инкубации яиц на морфологические характеристики молодых особей;
5. Проследить динамику изменения морфологических параметров молодых особей обыкновенного ужа, вылупившихся из инкубируемых в разных температурных режимах яиц.

Научная новизна. Впервые составлены спектры aberrаций фолидоза обыкновенного ужа и восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861). Выявлены общие закономерности в топографии aberrаций у видов со сходным фолидозом, а также у представителей разных семейств (Lacertidae, Colubridae и Viperidae). В условиях РТ впервые проведена оценка флуктуирующей асимметрии признаков фолидоза рептилий. Впервые экспериментально выявлена зависимость окраски обыкновенного ужа от температуры инкубации яиц, показано влияние температуры инкубации на разнообразие отклонений в фолидозе. Выявлены закономерности возрастной изменчивости окраски обыкновенного ужа в лабораторных и естественных условиях.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования расширяют научные представления о закономерностях морфологической изменчивости рептилий и влиянии окружающей среды на формирование живых организмов в пренатальный период. Получен оригинальный материал по морфологии рептилий, который может быть использован в сравнительном анализе с данными из других регионов и составления общей картины проявления исследованных явлений в пределах ареала вида. Материалы исследований, проведенных в Волжско-Камском государственном природном биосферном заповеднике (ВКГПБЗ), включены в состав летописей природы за 2009–2016 гг. Некоторые итоги работы отражены в учебно-методическом пособии «Рептилии Республики Татарстан и методы их изучения в полевых условиях».

Положения, выносимые на защиту

1. Аберрации чешуйчатого покрова рептилий носят закономерный характер, что проявляется в сходстве топографии данных отклонений как в пределах одного вида, так и у представителей разных видов и семейств.

2. Температура инкубации яиц влияет на выживаемость, размеры, массу, окраску, темпы роста молодых особей обыкновенного ужа. Появление аберраций фолидоза и аномалий развития обуславливается как температурным режимом инкубации, так и наследственностью.

3. Наблюдается сходство в проявлении различных отклонений у рептилий. В природных популяциях – сходство в проявлении флуктуирующей асимметрии и аберраций фолидоза, в эксперименте – аберраций фолидоза и аномалий развития.

Апробация работы. Материалы исследований докладывались и обсуждались на российских и международных научных конференциях: V (Минск, 2012) и VII (Махачкала, 2018) съездах Герпетологического общества им. А. М. Никольского, VI Международной конференции Украинского герпетологического общества (Киев, 2011), II Международной конференции «Аномалии и патологии амфибий и рептилий» (Екатеринбург, 2016), II Международной научной конференции «Популяционная экология животных» памяти академика И. А. Шилова (Томск, 2016), на 20-х, 22-х, 24-х, 25-х и 27-х (Казань, 2009, 2011, 2013, 2014, 2016) чтениях памяти эколога и зоолога проф. В. А. Попова, на итоговых научно-образовательных конференциях студентов КГУ 2009, 2010 и 2011 годов (Казань), на итоговых научных конференциях КФУ за 2014, 2015, 2016, 2017, 2018 и 2019 годы (Казань).

Личный вклад автора. Полевые и лабораторные исследования, статистическая обработка материала проводились лично автором. Доля участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу соавторов.

Публикации. По теме диссертации опубликована 21 работа, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных ВАК, из них 2 – в изданиях, индексируемых в базе данных Scopus.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 198 страницах и состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы (243 источника, в том числе 110 на иностранных языках); включает 40 таблиц, 29 рисунков и 22 приложения.

Благодарности. Я искренне признательна моему научному руководителю к.б.н., доценту И. З. Хайрутдинову за всестороннюю помощь и поддержку,

обсуждение работы, ценные замечания и рекомендации. Особую признательность выражаю к.б.н., доценту В. И. Гаранину за внимание к работе, поддержку и ценные советы. Я благодарна к.б.н., доценту А. В. Павлову за помощь в организации полевых исследований в ВКГПБЗ; к.б.н., А. О. Свинину и А. Н. Беляеву за консультации по вопросам статистической обработки данных; А. А. Фурман за помощь в сборе материала в ходе совместных экспедиций. Также хочу поблагодарить свою семью за понимание, поддержку и терпение.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ВНЕШНЯЯ МОРФОЛОГИЯ РЕПТИЛИЙ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОВРЕМЕННЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Приведен обзор исследований фолидоза и окраски рептилий, явления флуктуирующей асимметрии; указаны возможные факторы нарушения стабильности развития, обобщены сведения о методах выявления и оценки флуктуирующей асимметрии. Проведен анализ современных экспериментальных исследований по выявлению влияния факторов среды на фенотип рептилий в эмбриональный период, указаны основные проблемы в этой области. Рассмотрены причины возникновения различных aberrаций фолидоза рептилий, проблемы терминологии и классификации aberrаций.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

На основе анализа литературных данных приведена характеристика района исследования. Рассмотрены климат, рельеф, почвы, растительность. Кроме того, приведена краткая характеристика отдельных районов исследования, указаны обследованные территории и предпочитаемые рептилиями биотопы.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЯ

Представлена морфологическая характеристика трех видов рептилий РТ – прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758), обыкновенного ужа и восточной степной гадюки. Приведены литературные сведения по размерным характеристикам, фолидозу, окраске, питанию, предпочитаемым биотопам указанных видов.

ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала проводили в период с мая по август 2009–2016 гг. в западной части РТ (рисунок 1): окрестности дер. «Алан-Бексерь» (далее Бексерь) (Высокогорский р-н РТ), окрестности пос. «Сухая река» (далее Сухорецкая) (г. Казань, Авиастроительный р-н), Раифский участок ВКГПБЗ (далее Раифа) (Зеленодольский р-н), Саралинский участок ВКГПБЗ (далее Саралы) (Лайшевский р-н), окрестности базы отдыха «Кордон» (далее Кордон) (Лайшевский р-н), учебно-научная база КФУ «Свияжская» (далее Свияжская) (Верхнеуслонский р-н), лес на ул. Дубравная (далее Дубравный) (г. Казань, Приволжский р-н), Государственный природный комплексный заказник «Спасский» (ГПКЗ «Спасский») (далее Спасск) (Спасский р-н).

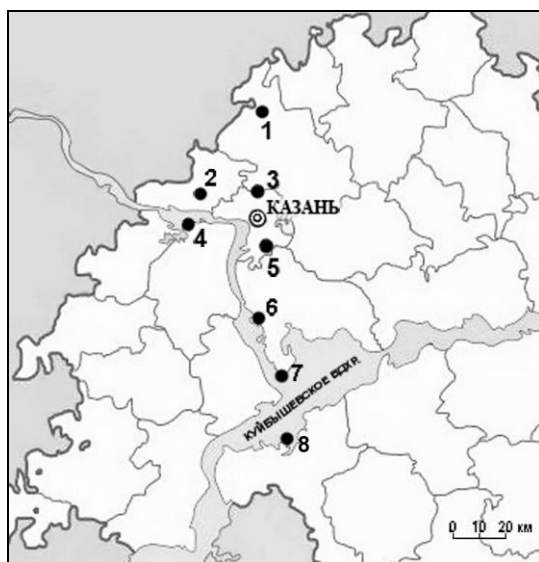


Рисунок 1. Места сбора материала: 1 – окрестности дер. Алан-Бексерь, 2 – Раифский участок ВКГПБЗ, 3 – окрестности пос. Сухая река, 4 – УНБ «Свияжская», 5 – лес на ул. Дубравная, 6 – окрестности базы отдыха «Кордон», 7 – Саралинский участок ВКГПБЗ, 8 – ГПКЗ «Спасский»

Исследованы три обитающие в Республике Татарстан вида рептилий, было отловлено 1547 особей (таблица 1). Деление рептилий на возрастные группы «половозрелых» и «молодых» проводили с учетом размеров согласно литературным данным (Яблоков и др., 1976; Бакиев и др., 2004; Табачишина, 2004; Малюк, 2010).

Таблица 1

Объем выборок рептилий

Вид	Самцы	Самки	Неполовозрелые особи	Всего
<i>L. agilis</i>	195	254	217	666
<i>N. natrix</i>	329	207	167	703
<i>V. renardi</i>	69	83	26	178

Для исследования морфологии применяли стандартную методику обработки чешуйчатых (Павлов, Замалетдинов, 2002) с дополнениями. Для характеристики флуктуирующей асимметрии использовали дискретные признаки фолидоза и интегральные показатели *ЧАПП* (Захаров и др., 2001) и *ЧАПО* (Желев, 2011). При исследовании аберраций фолидоза в качестве условной нормы топографии щитков приняли наиболее часто встречающееся состояние признаков фолидоза у исследованных видов, подобная топография в целом соответствует иллюстрациям, приведенным другими исследователями (Банников и др., 1977; Захаров, 1987; Ройтберг, 1991). Для количественной характеристики аберраций фолидоза и аномалий развития использовали показатели и индексы, предложенные для анализа морфологических аномалий у амфибий (Боркин и др., 2012; Вершинин, 2015), которые также применяются для рептилий (Галицын, 2014; Гнетнева и др., 2014).

Экспериментальная инкубация яиц обыкновенного ужа и наблюдение за сеголетками. Отлов беременных самок ужа проводили в мае-июне 2014–2016 гг. в следующих точках: окрестности дер. «Алан-Бексерь», Раифский участок ВКГПБЗ, ГПКЗ «Спасский».

Известно, что в естественных условиях температура инкубации яиц обыкновенного ужа может варьировать в довольно широких диапазонах – от 17°C до 31°C (Моднов, 2010), от 19°C до 31°C (Löwenborg et al., 2010). Обычно наблюдается флуктуация температур: 27–31°C днем и 17–19°C ночью (Моднов, 2010), однако в некоторых субстратах (навоз) температура постоянна (Löwenborg et al., 2012). Поскольку у обыкновенного ужа при низких температурах инкубации 19–21°C отмечена высокая смертность, а наибольшая выживаемость наблюдается при температурах 25–29°C (Löwenborg et al., 2010), в качестве условно оптимальной выбрали температуру 29°C.

Использовали пять режимов инкубации: оптимальная температура 29°C, постоянные температуры 24°C и 34°C и флуктуирующие с периодическим (на 8 часов) понижением (29–5°C) или повышением (29+5°C). Яйца от каждой самки делили на пять групп, соответствующих пяти режимам инкубации. Для поддержания заданной температуры использовали инкубаторы «Lucky Reptile Herp Nursery II» и «Несушка». В качестве субстрата использовали влажный вермикулит; влажность поддерживали на определенном уровне – 1,5 г воды на 1 г вермикулита. Чтобы исключить влияние температурного градиента в инкубаторе, контейнеры раз в 3–4 дня меняли местами.

Было проинкубировано 251 яйцо от 28 самок ужа, получено 225 сеголетков от 26 самок (таблица 2).

Таблица 2

Объем материала, использованного в эксперименте

Проведено	Режимы инкубации					Всего
	24°C	29-5°C	29°C	29+5°C	34°C	
Инкубация яиц, штук	49	49	50	50	53	251
Получение сеголетков, особей	45	44	45	45	46	225
Содержание в террариуме, особей	20	20	20	20	20	100

Для содержания в террариуме были взяты 100 сеголетков ужа. Наблюдение проводили в течение 9 месяцев с момента вылупления молодых особей. В качестве корма использовали мальков рыб, лягушек, мясо птицы; также использовали комплекс витаминов (А, D₃, Е) и глицерофосфат кальция. Каждый месяц, начиная с момента вылупления, проводили измерение (*L.corp.*, *L.cap.*, *L.cd.*) и взвешивание сеголетков, а также отмечали особенности окраски.

При анализе результатов эксперимента использовали многофакторный дисперсионный анализ (Multifactor ANOVA) и метод общих линейных моделей (General Lineal Models); учитывали три фактора: «режим» (температура инкубации), «кладка» (принадлежность особи к потомству той или иной самки) и «район» (место отлова беременной самки). Статистическую обработку материала осуществляли с помощью программ Excel, STATISTICA и StatGraphics.

ГЛАВА 5. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

5.1 Окраска рептилий. Самцы прыткой ящерицы характеризуются тенденцией на снижение пятнистости рисунка спины и его четкости со временем ($\chi^2=58,81$; $df=3$; $p=0,0001$). Выборки обыкновенного ужа со Спасска и Саралов характеризуются присутствием особей без височных пятен (меланистов) (соответственно 10,5% и 6,2%), а также высокими частотами встречаемости особей с оранжевыми височными пятнами (соответственно 20,7% и 25,6%). Выборка восточной степной гадюки характеризуется полиморфностью окраски и высокой долей меланистов (27% особей). Высокая частота встречаемости темноокрашенных особей в целом соответствует предположению о феномене меланизма у змей островных и прибрежных территорий Куйбышевского водохранилища, что может быть связано с влиянием более теплого и влажного микроклимата (Павлов, Петрова,

2005). Следует отметить, что высокий процент меланизма змей также отмечен на Самарской Луке и прилегающих островах (Бакиев и др., 2009).

5.2 Фолидоз и размеры рептилий. В исследованных выборках рептилий выявлены признаки фолидоза, характеризующиеся наибольшей вариабельностью: у прыткой ящерицы – количество бедренных пор (11–19), чешуй в воротнике (8–15), верхнересничных (3–7) и скуловых (0–4) щитков; у обыкновенного ужа – количество заглазничных (1–4) и нижнегубных (7–10) щитков; у восточной степной гадюки – количество предлобных (1–9), скуловых (2–7), нижнегубных (7–12) щитков и чешуй вокруг глаза (7–12). Наблюдаются половые различия количественных признаков рептилий: самки характеризуются большей длиной тела ($p \leq 0,0001$), самцы – длиной хвоста ($p < 0,01$) и числом пар подхвостовых щитков ($p \leq 0,0001$).

5.3 Аберрации фолидоза рептилий. Наблюдаемые аберрации можно объединить в следующие основные типы (рисунок 2): сегментация, слияние, редукция, неполное разделение, смещение, уменьшение, асимметрия щитков, образование дополнительного щитка, борозды на щитках. У видов со сходным фолидозом многие аберрации совпадают по конфигурации и топографии. Выявлены области, более всего подверженные изменениям: у прыткой и живородящей *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) ящериц это верхнегубные, надглазничные, верхнересничные, лобноносовой, теменные и брюшные щитки (Идрисова, 2017); у обыкновенного ужа и медянки (*Coronella austriaca* Laurenti, 1768) – скуловые, брюшные, подхвостовые щитки и щитки, прилегающие к теменным; у восточной степной и обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) – носовые, брюшные щитки и щитки, прилегающие к теменным (Идрисова, Фурман, 2016).

Отмечены закономерности в расположении аберраций, характерные для близких видов со сходным фолидозом. У прыткой и живородящей ящериц изменениям чаще подвержены 2 и 3 верхнегубные (рисунок 3, a–b), 1 и 4 надглазничные щитки (рисунок 3, f), сегменты и борозды на теменных щитках во всех случаях располагаются в задней части щитка (рисунок 3, d–e) (Идрисова, 2017). На это же указывают другие исследователи (Хабибуллин, 2003; Корнейчук, Чирикова, 2005). У обоих видов ящериц сегменты в ряду верхнегубных щитков чаще расположены сверху (рисунок 3, a). У ужа и медянки сегменты верхнегубных

щитков чаще располагаются между 5 и 6 щитками (рисунок 3, с) (Идрисова, работа в печати); то же упоминается в других работах (Хабибуллин, 2005).

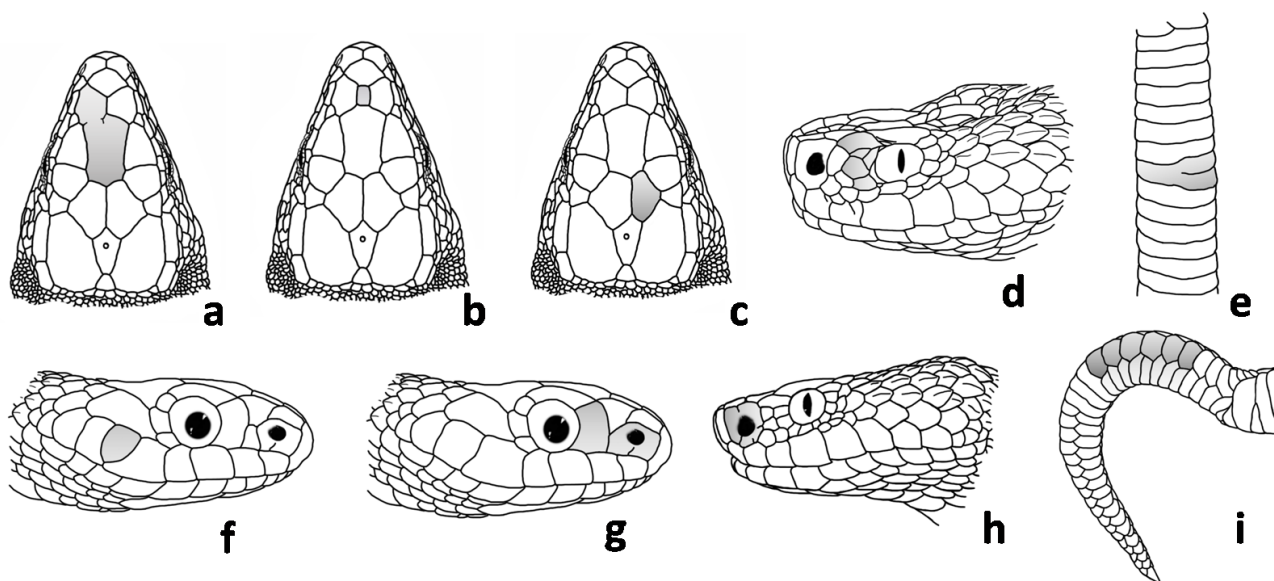


Рисунок 2. Основные типы aberrаций фолидоза рептилий: сегментация (f), слияние (a), редукция (g), неполное разделение (e), смещение (d), уменьшение (c), асимметрия (i), образование дополнительного щитка (b), борозды на щитках (h)

Помимо этого, отмечены общие закономерности в топографии отклонений. У всех исследованных видов ящериц и змей aberrации брюшных щитков чаще располагаются в конце туловища (рисунок 3, g–i), aberrации подхвостовых у змей – в начале хвоста (рисунок 3, j–l). Эти закономерности также упоминаются другими исследователями у черепах (Zangerl, Johnson, 1957) и у змей (Хабибуллин, 2005). Предполагается, что сходство в топографии aberrаций фолидоза, в том числе у представителей разных видов рептилий, обусловлено механизмами морфогенеза данных структур (Ройтберг, 1991). Известно, к примеру, что изменчивость фолидоза панциря черепах обусловлена нарушениями эмбриогенеза – закладки эпидермальных плакод (Черепанов, 2016).

Наибольшее количество различных aberrаций фолидоза характерно для восточной степной гадюки (46 типов aberrаций) и прыткой ящерицы (45 типов) (у обыкновенного ужа – 37 типов). Это может быть обусловлено строением пилеуса рептилий. Пилеус гадюк и ящериц включает множество небольших щитков, тогда как пилеус ужей образован несколькими крупными щитками. Отклонения наблюдаются у 55% ужей и у 59,6% ящериц, тогда как в выборке гадюки они обнаружены практически у всех особей (95,5%). Высокая частота встречаемости aberrаций у восточной степной гадюки может быть связана с влиянием межвидовой

гибридизации с обыкновенной гадюкой (Павлов и др., 2011), обитанием популяции гадюк на периферии ареала, географической изоляцией.

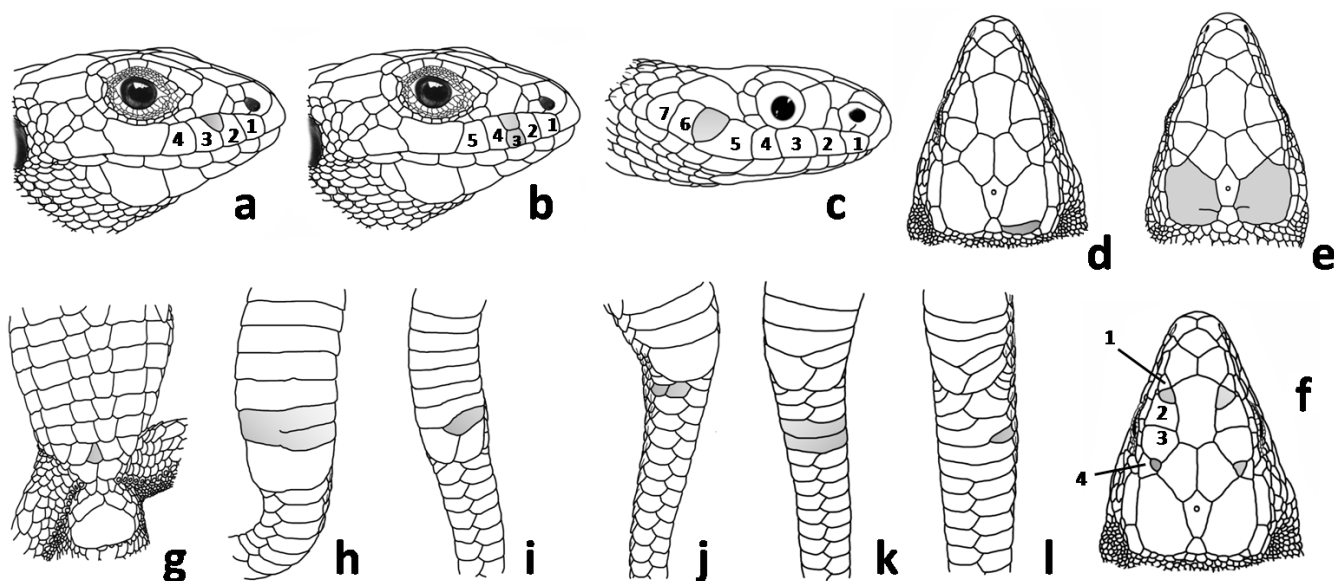


Рисунок 3. Закономерности в топографии aberrаций фолидоза рептилий. У ящериц изменения чаще подвержены 2 и 3 верхнегубные (a–b), 1 и 4 надглазничные (f) щитки, сегменты и борозды на теменных щитках всегда располагаются сзади (d–e). Сегменты верхнегубных щитков у ужей чаще находятся между 5 и 6 щитками (c). Aberrации брюшных щитков чаще располагаются в конце тела (g–i), подхвостовых – в начале хвоста (j–l)

Сравнительный анализ спектров aberrаций выборок из разных районов РТ выявил специфику «спасской» выборки прыткой ящерицы (меньшее разнообразие aberrаций, высокие частоты встречаемости отдельных типов), «спасской» и «саралинской» выборок обыкновенного ужа (часто встречается слияние подхвостовых щитков; некоторые aberrации отмечены только в этих выборках) (рисунок 4). Это может быть связано с частичной изоляцией данных выборок.

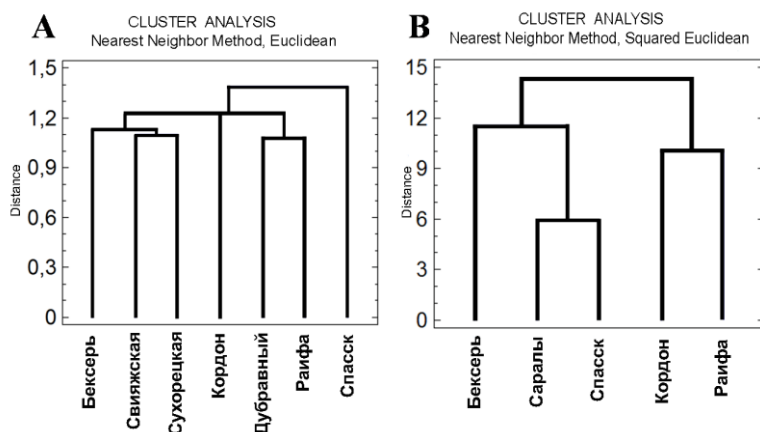


Рисунок 4. Сходство выборок прыткой ящерицы (А) и обыкновенного ужа (В) из разных районов РТ по частотам встречаемости aberrаций

5.4 Флуктуирующая асимметрия признаков фолидоза рептилий.

Наибольшие значения интегральных показателей флуктуирующей асимметрии отмечены у восточной степной гадюки ($ЧАПП=0,27$; $ЧАПО=0,88$), которая в Республике Татарстан представлена единственной популяцией, обитающей на северной границе ареала *V. renardi* (гадюка Башкирова (*Vipera renardi bashkirovi* Garanin et al., 2004)). Для широко распространенных в пределах республики видов – обыкновенного ужа ($ЧАПП=0,11$; $ЧАПО=0,36$) и прыткой ящерицы ($ЧАПП=0,12$; $ЧАПО=0,48$) – характерны меньшие значения этих показателей. У половозрелых особей обыкновенного ужа и восточной степной гадюки значения интегральных показателей больше, чем у молодых; это может быть связано с неодинаковыми условиями развития особей разных поколений. У прыткой ящерицы наблюдаются различия между выборками: самые высокие значения показателей отмечены в выборках из Бексери, Кордона и Спасска ($H=23,57$; $df=6$; $p=0,0006$).

5.5 Влияние температуры инкубации на морфологические характеристики обыкновенного ужа.

Температурный режим инкубации яиц влияет на продолжительность инкубационного периода, выживаемость, размеры и массу вылупившихся особей, некоторые элементы окраски, появление аберраций фолидоза и аномалий развития. Для появления эффекта важна продолжительность воздействия, при этом наиболее четко проявляется влияние постоянных температур. Особи, развивавшиеся в режимах с флуктуацией температур, в большинстве случаев имеют промежуточные характеристики.

С ростом температуры инкубации яиц уменьшается продолжительность инкубационного периода («режим»: $F=2157,44$, $p<0,0001$; «кладка»: $F=20,01$, $p<0,0001$). Высокие температуры инкубации отрицательно влияют на выживаемость рептилий ($\chi^2=34,38$; $df=4$; $p<0,001$): некоторые особи из режимов $29+5^{\circ}\text{C}$ (13% особей) и 34°C (28% особей), не смогли выбраться из яиц или же погибли в течение некоторого времени после вылупления. Чем выше температура инкубации, тем меньше длина тела («режим»: $F=16,28$, $p<0,0001$; «кладка»: $F=8,62$, $p<0,0001$; масса яйца – ковариата) и длина хвоста («режим»: $F=2,48$, $p=0,0451$; «район»: $F=1,63$, $p=0,1988$) сеголетков. Наибольшее (3,34 г) среднее значение массы сеголетков наблюдаются при оптимальной температуре 29°C , наименьшее (2,9 г) – при высокой 34°C («режим»: $F=11,39$, $p<0,0001$; «кладка»: $F=5,34$, $p<0,0001$; масса яйца – ковариата).

Несмотря на то, что у сиблингов (особей из одной кладки) ужа наблюдается сходная окраска, влияние температурного режима проявляется даже в пределах одной кладки: чем выше температура инкубации, тем больше наблюдается насыщенных, оранжевых и желтых тонов в окраске височных пятен ($\chi^2=91,12$; $df=4$; $p=0,001$), горла ($\chi^2=20,86$; $df=4$; $p=0,001$) и радужной оболочки глаз ($\chi^2=74,81$; $df=4$; $p=0,001$) (рисунок 5). Сходная зависимость была обнаружена у гекконов: при высокой температуре инкубации яиц особи обладают более яркой окраской (Viets et al., 1993). В популяциях обыкновенного ужа отмечено увеличение пестроты покровов в южном и юго-восточном направлениях (Морозенко, 2003), возможно, эта изменчивость также связана с воздействием температуры в эмбриональный или постнатальный период.



Рисунок 5. Окраска сеголетков: а – окраска височных пятен (потомство самки №11), б – пигментация радужной оболочки глаз (потомство самки №22). Режимы инкубации: 1 – 24°C, 2 – 29-5°C, 3 – 29°C, 4 – 29+5°C, 5 – 34°C

Отмечено пять видов аномалий развития: сколиоз (2,7% особей) (рисунок 6, б), кифоз (4% особей) (рисунок 6, а), искривление хвоста (5,8% особей) (рисунок 6, с), деформация головы (0,4% особей) (рисунок 6, d), микрофтальмия (0,4% особей) (рисунок 6, е). Большая часть аномалий отмечена у особей из режима 34°C (у 30% особей) («режим»: $F=8,19$, $p<0,0001$; «кладка»: $F=1,98$, $p=0,005$), реже отклонения встречаются в режиме 29+5°C (6,8%), один случай – в режиме 29-5°C (2,3%) в остальных температурных режимах аномалии не отмечены. У особей с искривлением позвоночника наблюдалось большое количество аберраций брюшных щитков (рисунок 6, f).



Рисунок 6. Аномалии развития обыкновенного ужа: а – кифоз, б – сколиоз, с – искривление хвоста разной степени, d – деформация головы, е – микрофтальмия; f – множество aberrаций брюшных щитков (выделены зеленым) у особи с искривлением позвоночника

Среди особей, развивавшихся при высокой температуре, aberrации фоллидоза отмечаются гораздо чаще, чем в других режимах ($\chi^2=12,3$; $df=4$; $p<0,025$) (рисунок 7). Кроме того, у особей из режима 34°C наблюдается наибольшее разнообразие отклонений (спектры S_{ai} и S_{ap}) (таблица 3), и чаще, чем в других режимах встречаются aberrации в области брюшных ($\chi^2=17,7$; $df=4$; $p=0,002$) и подхвостовых ($\chi^2=19,9$; $df=4$; $p<0,001$) щитков.

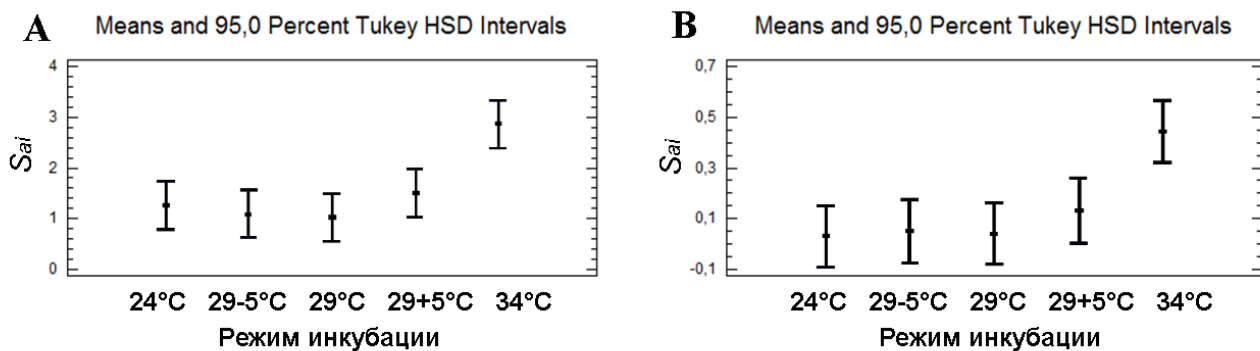


Рисунок 7. Зависимость индивидуального спектра (S_{ai}) aberrаций фоллидоза (A) и аномалий развития (B) сеголетков от температуры инкубации яиц

Таблица 3

Количественные характеристики встречаемости aberrаций фоллидоза при разных режимах инкубации

Показатели	Режимы инкубации										Все (n=225)	
	24°C (n=45)		29-5°C (n=44)		29°C (n=45)		29+5°C (n=45)		34°C (n=46)			
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
P_{as}	35	77,8	28	63,6	28	62,2	36	80	41	89	167	74,6
S_{ap}	17		21		21		17		26		37	
S_{ai}	1,5		1,3		1,2		1,7		3,1		1,8	
$M / min-max$	0–5		0–6		0–5		0–7		0–9		0–9	

Примечание: P_{as} – встречаемость особей с aberrациями; S_{ap} – общий спектр aberrаций; S_{ai} – индивидуальный спектр aberrаций.

Вместе с тем, сходные аномалии и aberrации часто встречаются у сиблингов. Не совместимые с жизнью аномалии (сильное искривление позвоночника) и множество aberrаций фоллидоза наблюдались в одних и тех же кладках, в них же отмечались живые особи с аномалиями, деформированные и погибшие яйца. Вероятно, есть некая предрасположенность к отклонениям, и неоптимальные условия развития ведут к проявлению аномалий, aberrаций, а иногда к гибели детенышей. В литературе есть сведения, что у сиблингов аномальных особей снижена выживаемость по сравнению с кладками, где все детеныши нормальные (Olsson et al., 2002).

5.6 Наблюдение за темпами роста и изменением окраски обыкновенного ужа. Особи, развивавшиеся при высоких и оптимальной температурах, растут быстрее; зависимость прироста L_{cap} . ($H=14,12$; $df=4$; $p=0,0069$), прироста L_{corp} . ($H=11,66$; $df=4$; $p=0,0201$) и прироста L_{cd} . ($H=10,67$; $df=4$; $p=0,0305$) от режима инкубации подтверждается статистически.

Наблюдение за сеголетками показало, что окраска височных пятен и спины меняется с возрастом. При вылуплении височные пятна у всех особей имеют четко очерченные контуры. Со временем контуры височных пятен темнеют, что ведет к сокращению площади окрашенной в желто-оранжевые тона поверхности и к увеличению расстояния между пятнами (рисунок 8). У некоторых особей спина постепенно темнеет и становится полностью черной. Это отмечено у части сеголетков из потомства самок, привезенных со Спасска, где часто встречаются особи с той или иной степенью меланизации.



Рисунок 8. Изменение контуров височных пятен: а, с – форма пятен при вылуплении; b, d – в возрасте 9 месяцев

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило выявить закономерности морфологической изменчивости рептилий в пределах исследуемого региона. Лабораторное исследование показало, что большое влияние на морфологические характеристики оказывают условия развития, и позволило объяснить закономерности, наблюдающиеся в природных популяциях.

В ходе эксперимента по содержанию молодых особей обыкновенного ужа в террариуме установлено, что форма и размеры височных пятен со временем меняются. Это объясняет различие частот встречаемости особей с различной формой височных пятен в разных возрастных группах, наблюдаемое нами в природных популяциях обыкновенного ужа. Специфика окраски ужей (височные пятна насыщенного оранжевого цвета) в двух самых южных из исследованных выборок (Саралы и Спасск) может быть связана с воздействием температуры в эмбриональный или постнатальный период.

Выявлено сходство в проявлении различных отклонений. В природных популяциях у видов, характеризующихся наибольшими количественными показателями аберраций фолидоза, чаще отмечаются особи с флуктуирующей асимметрией. В ходе эксперимента с инкубацией яиц отмечено сходство в проявлении аномалий развития и аберраций фолидоза: у особей с искривлением позвоночника наблюдалось большое количество аберраций брюшных щитков. В кладках, где отмечены аномальные сеголетки, наблюдается большое количество разнообразных аберраций фолидоза. Опираясь на результаты проведенного эксперимента, можно предположить наличие предрасположенности к отклонениям, которая при неоптимальных условиях развития ведет к формированию аномалий, аберраций, а иногда и к гибели детенышей.

ВЫВОДЫ

1. Выявлена специфика окраски рептилий в некоторых районах республики. В «спасской» и «саралинской» выборках змей высока доля меланистов, что можно объяснить влиянием микроклиматических условий островных и прибрежных территорий. У обыкновенного ужа в этих выборках наблюдается насыщенная окраска височных пятен. У самцов прыткой ящерицы со временем снижается пятнистость и четкость рисунка спинной стороны тела.
2. Отмечены общие закономерности в топографии аббераций фолидоза: абберации брюшных щитков чаще располагаются в конце туловища, подхвостовых – в начале хвоста. У видов со сходным фолидозом многие абберации совпадают по конфигурации и расположению. Наибольшие значения количественных показателей аббераций характерны для восточной степной гадюки ($P_{as}=95,5\%$, $S_{ap}=46$, $S_{ai}=3,3$), что может быть обусловлено строением пилеуса (много небольших щитков), а также влиянием межвидовой гибридизации и условий обитания на периферии ареала. Сравнительный анализ спектров аббераций выявил специфику выборок рептилий из Спасска и Саралов, что может быть связано с их частичной изоляцией.
3. Флуктуирующая асимметрия у рептилий чаще наблюдается по признакам фолидоза, характеризующимся наибольшей вариабельностью. Наибольшие значения интегральных показателей флуктуирующей асимметрии отмечены у восточной степной гадюки ($ЧАПП=0,27$; $ЧАПО=0,88$), что может быть связано с изоляцией, гибридизацией и обитанием исследуемой популяции на северной границе ареала вида.
4. На примере обыкновенного ужа показано, что высокие температуры инкубации ($29+5^{\circ}\text{C}$ и 34°C) отрицательно сказываются на выживаемости сеголетков, обуславливают появление более мелких особей. Чем выше температура, тем меньше продолжительность инкубационного периода и в окраске височных пятен, горла и радужной оболочки глаз наблюдается больше насыщенных, оранжевых и желтых тонов. Встречаемость аббераций фолидоза максимальна (89% и 77,8% соответственно) при высокой и низкой температуре инкубации и минимальна (62,2%) при оптимальной температуре. Высокая температура инкубации обуславливает появление аномалий развития, вместе с тем, множество аббераций фолидоза, летальные аномалии, деформированные и погибшие яйца отмечены в одних и тех же кладках, что позволяет предположить наличие предрасположенности к отклонениям.

5. Температурный режим инкубации влияет на темпы роста сеголетков обыкновенного ужа: быстрее растут особи, вылупившиеся из яиц, инкубируемых при температуре 29°C и 34°C. С возрастом у обыкновенного ужа меняется форма и выраженность височных пятен: наблюдается тенденция к уменьшению их размеров и размыванию контуров.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Идрисова, Л. А. Вариации фолидоза прыткой *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) и живородящей *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) ящериц в западной части Республики Татарстан / Л. А. Идрисова // Современная герпетология. – 2017. – Т. 17, вып. 1/2. – С. 28-35.
2. Идрисова, Л. А. Анализ асимметрии фолидоза степной гадюки Башкирова (*Vipera (Peliass) renardi bashkirovi*, Garanin et al. 2004) в ГПКЗ «Спасский» / Л. А. Идрисова, А. А. Фурман, И. З. Хайрутдинов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т.16, № 5 (1). – С. 424-429.
3. Идрисова, Л. А. Флуктуирующая асимметрия фолидоза обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) в западной части Республики Татарстан / Л. А. Идрисова, И. З. Хайрутдинов // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. – 2016. – Т.16, вып. 2. – С. 190-197.
4. Идрисова, Л. А. Асимметрия билатеральных признаков фолидоза прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*, Reptilia, Squamata) в Республике Татарстан / Л. А. Идрисова, И. З. Хайрутдинов // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95, № 10. – С. 1165-1172.
5. Idrisova, L. A. The effect of incubation temperature on the morphological features of grass snake *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) (OPHIDIA: COLUBRIDAE) / L. A. Idrisova, I. Z. Khairutdinov // Russian Journal of Herpetology. – 2018. – Vol. 25, № 4. – P. 283-292.

В прочих изданиях:

6. Идрисова, Л. А. Девиации в фолидозе змей на территории Волжско-Камского заповедника / Л. А. Идрисова, А. А. Фурман // Труды Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. – 2016. – Вып. 7. – С. 250-255.

7. Петрова, И. В. Морфологическое описание двух видов ужеобразных *Coronella austriaca* и *Natrix natrix* (Ophidia, Colubridae) Волжско-Камского заповедника / И. В. Петрова, А. В. Павлов, **Л. А. Идрисова** // Труды Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. – 2016. – Вып. 7. – С. 237-249.

В сборниках тезисов и материалов конференций:

8. Идрисова, Л. А. Некоторые особенности внешней морфологии прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* и обыкновенного ужа, *Natrix natrix* (Reptilia, Squamata) в Приказанье / Л. А. Идрисова // Праці Українського герпетологічного товариства. – Киев, 2011. – № 3. – С. 36-49.

9. Идрисова, Л. А. К изучению физиологии крови и морфологии рептилий Приказанья / Л. А. Идрисова // Итоговая научно-образовательная конференция студентов КГУ 2011 года: сборник тезисов. – Казань, 2011. – С. 9.

10. Идрисова, Л. А. Возрастная изменчивость окраски обыкновенного ужа (*Natrix natrix*, L., 1758) в Татарстане / Л. А. Идрисова // Материалы XVIII международной экологической студенческой конференции «Экология России и сопредельных территорий». – Новосибирск, 2013. – С. 38.

11. Idrisova, L. A. Pecularity of external morphology of colubrid snakes (Colubridae) found on Saralinsky District of the Volga-Kama Wildlife sanctuary / L. A. Idrisova // Herpetological Facts Journal. – Daugavpils, 2014. – № 1. – P. 33-41.

12. Идрисова, Л. А. О влиянии температуры инкубации на окраску обыкновенного ужа (*Natrix natrix* Linnaeus, 1758) / Л. А. Идрисова // Чтения имени эколога и зоолога, профессора В. А. Попова. Материалы XXV-XXVII чтений. – Казань: ООО «Фолиант», 2016. – С. 55-59.

13. Идрисова, Л. А. Девиации в фolidозе степной гадюки Башкирова (*Vipera (Peliias) renardi bashkirovi*, Garanin et al., 2004) / Л. А. Идрисова // Материалы III Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблем эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова. – СПб: ЗИН РАН, 2016. – С. 53-54.

14. Идрисова, Л. А. Подвидовая принадлежность особей обыкновенного ужа *Natrix natrix* (L., 1758) в Высокогорском и Лаишевском районах Республики Татарстан / Л. А. Идрисова // Материалы III Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблем эволюционной морфологии животных» к

110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова. – СПб: ЗИН РАН, 2016. – С. 54-55.

15. Идрисова, Л. А. Морфологическая характеристика обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) в Высокогорском районе Республики Татарстан / Л. А. Идрисова // II Международная научная конференция «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика И. А. Шилова (Томск) // Принципы экологии. – 2016. – Т. 5, № 3 (19). – С. 55.

16. Idrisova, L. A. The effect of incubation temperature on deviations of pholidosis and malformations in grass snake *Natrix natrix* (L. 1758) and sand lizard *Lacerta agilis* (L. 1758) / L. A. Idrisova // The Second International conference “Amphibian and reptiles anomalies and pathology: methodology, evolutionary significance, monitoring and environmental health” (Ekaterinburg) // KnE Life Sciences. – 2018. – Vol. 2018. – P. 70-74.

17. Idrisova, L. A. Deviations in pholidosis of the grass snake *Natrix natrix* (L. 1758) from the Tatarstan Republic / L. A. Idrisova // The Second International conference “Amphibian and reptiles anomalies and pathology: methodology, evolutionary significance, monitoring and environmental health” (Ekaterinburg) // KnE Life Sciences. – 2018. – Vol. 2018. – P. 75-79.

18. Идрисова, Л. А. Офидиофауна некоторых ООПТ Приказанья / Л. А. Идрисова, И. З. Хайрутдинов // Чтения памяти профессора А. А. Попова. Сборник трудов. – Казань: Издательство «Печать-Сервис-XXI век», 2012. – С. 72-75.

19. Идрисова, Л. А. Некоторые данные по морфологии обыкновенного ужа (*Natrix natrix*, L., 1758) в ГПКЗ «Спасский» / Л. А. Идрисова, И. З. Хайрутдинов // Чтения памяти профессора А. А. Попова. Сборник трудов. – Казань: Издательство «Печать-Сервис-XXI век», 2012. – С. 75-78.

20. Идрисова, Л. А. Особенности внешней морфологии степной гадюки в Татарстане / Л. А. Идрисова, И. З. Хайрутдинов // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Минск: Право и экономика, 2012. – С. 93-96.

21. Идрисова, Л. А. О возможности использования сегментации щитков в интегральной оценке флуктуирующей асимметрии фолидоза прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*, L. 1758) / Л. А. Идрисова, И. З. Хайрутдинов // Чтения имени эколога и зоолога, профессора В. А. Попова. Материалы XXV-XXVII чтений. – Казань: ООО «Фолиант», 2016. – С. 59-63.