

На правах рукописи

**Кропачев Иван Игоревич**

**Амфибии и рептилии Тувы: анализ распространения, таксономия,  
охрана**

03.02.04 – зоология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
**Ананьева Наталия Борисовна**

Официальные оппоненты: **Лада Георгий Аркадьевич,**  
доктор биологических наук, ФГБОУ  
Тамбовский государственный университет  
имени Г. Р. Державина, профессор кафедры  
природопользования и землеустройства

**Литвинчук Спартак Николаевич,**  
кандидат биологических наук, ФГБУН  
Институт цитологии Российской академии наук,  
группа микроэволюции генома и цитозологии,  
старший научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБУН Институт экологии растений и  
животных Уральского отделения Российской  
академии наук

Защита состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 2018 г. в \_\_\_\_ часов \_\_ минут на заседании  
диссертационного совета Д 002.223.03, созданного на базе Федерального  
государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт  
Российской академии наук по адресу: 199034, Санкт-Петербург,  
Университетская набережная, д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического  
института РАН, <http://www.zin.ru/>

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2017 года.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических  
наук

Петрова Екатерина  
Анатольевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### *Актуальность исследования*

Целенаправленное изучение флоры и фауны Тувы началось еще в начале XX века. Тем не менее, на сегодняшний день земноводные и пресмыкающиеся оказались одной из наименее изученных групп животных. Отсутствуют сводки по герпетофауне этого уникального региона, которые бы включали детальную информацию по распространению и экологии всех видов, а имеющиеся данные до настоящего времени представлены немногочисленными разрозненными публикациями. Специальные герпетологические исследования носили лишь эпизодический характер.

Одной из уникальных черт региона является то, что здесь проходит граница двух крупных биогеографических выделов – Евро-Сибирской и Центрально-Азиатской подобластей. (Воронов и др., 1974), что обусловило наличие на относительно небольшой территории республики сразу нескольких герпетофаунистических видовых комплексов. Большинство видов герпетофауны существуют здесь на южных или, напротив, северных границах видовых ареалов и, таким образом, их популяции представляют особый интерес с точки зрения изучения особенностей биологии и охраны. Кроме того, три вида ящериц и один подвид змей встречаются в России исключительно на территории этого региона (в самой южной его части). Таким образом, актуальность работы обусловлена необходимостью получения комплексных данных по герпетофауне региона, включающих в себя уточнение видового состава амфибий и рептилий, изучение особенностей и закономерностей их распространения по территории республики, изучение особенностей биологии видов на северных и южных границах видовых ареалов и оценку природоохранного статуса.

### *Цель и задачи исследования*

Целью данного исследования является комплексное изучение и оценка разнообразия герпетофауны Тувы. Для ее достижения были поставлены следующие задачи:

1. Инвентаризовать герпетофауну Тувы: уточнить видовой состав амфибий и рептилий, в частности установить подвидовую принадлежность широкоареального полиморфного вида *Gloydius halys*; составить кадастр всех находок амфибий и рептилий Тувы с точными географическими привязками; составить цифровые векторные карты распространения амфибий и рептилий на ГИС основе.
2. Проанализировать распространение амфибий и рептилий на территории республики в зависимости от ландшафтных и биоклиматических параметров.
3. Изучить морфологическую изменчивость популяций амфибий и рептилий Тувы.
4. Изучить особенности термобиологии и микроклиматического обитания двух модельных видов – *Eremias przewalskii* и *Phrynocephalus versicolor* на северной границе видовых ареалов.
5. Оценить состояние популяций видов амфибий и рептилий и дать рекомендации по их охране.

## ***Научная новизна***

Уточнен видовой состав амфибий и рептилий Тувы. Впервые установлено наличие на территории республики двух подвидов обыкновенного щитомордника. В ходе проведения исследований был описан новый для науки подвид – *Gloydus halys absunurensis* Kropachev and Orlov, 2017. Впервые составлен кадастр находок всех видов амфибий и рептилий Тувы, известных на сегодняшний день, с точными пространственными привязками и точечными цифровыми векторными картами распространения на ГИС основе. Впервые проведен анализ распространения амфибий и рептилий на территории республики в зависимости от ландшафтных и биоклиматических параметров с применением современных ГИС-программ. Впервые дана морфологическая характеристика всех видов амфибий и рептилий Тувы и выявлены пределы изменчивости пластических и меристических признаков. Также впервые детально изучены микроклиматические характеристики местообитаний и термобиология двух модельных видов – *Eremias przewalskii* и *Phrynocephalus versicolor* на северной границе видового ареала в Туве. На основе анализа данных исторической геологии и палеоклиматологии, предложены возможные сценарии формирования герпетофауны региона. Дана природоохранная оценка амфибий и рептилий Тувы и выявлены виды, требующие охраны.

## ***Теоретическая и практическая значимость работы***

Результаты работы значительно расширяют научные представления о герпетофауне региона: дают сведения о видовом составе, особенностях распространения, экологии и морфологической изменчивости амфибий и рептилий на территории республики.

Практическое значение заключается в уточнении списка требующих охраны видов (и подвидов), который может быть использован при подготовке нового издания Красной книги Республики Тува и Красной Книги России, а информация о биоразнообразии, особенностях распространения и численности – при проектировании новых особо охраняемых природных территорий. Данные по географическому распространению могут быть использованы в вузовских курсах по зоологии позвоночных и герпетологии, а результаты исследования термобиологии и микроклиматических условий обитания двух модельных видов – в курсах экологии и в зоотехнической практике специалистов зоопарков для создания оптимальных условий содержания как этих, так и близкородственных видов.

## ***Положения, выносимые на защиту***

1. Фауна рептилий Тувы характеризуется наибольшим видовым разнообразием по сравнению с соседними регионами, что объясняется стыком на территории республики двух биогеографических подобластей: Евро-Сибирской и Центральноазиатской. Батрахофауна, напротив, обеднена по сравнению с соседними регионами и представлена всего двумя видами.

2. Амфибии Тувы встречаются в 15 типах ландшафтов, а рептилии – в 39 (из более чем 150 зарегистрированных на территории республики) и практически во всех основных формах рельефа – от равнин межгорных суперкотловин до высокогорий. Ключевым биоклиматическим параметром, определяющим возможность существования

вида на той или иной территории для всех амфибий и рептилий Тувы (за исключением обыкновенной гадюки) оказалась среднегодовая температура.

3. Южная группа тувинских популяций обыкновенного щитомордника по результатам специальных исследований, была описана как новый для науки подвид – *Gloydius halys uhsunurensis*.

4. Изучение особенностей термобиологии и микроклиматических условий обитания *Eremias przewalskii* и *Phrynocephalus versicolor* на северной границе видовых ареалов показало, относительную сезонную стабильность и схожесть минимальных термофизиологических температур активности обоих видов: 19.3–21.6°C. В тоже время термофизиологически предпочитаемые температуры тела подвержены сезонной изменчивости по крайней мере для пестрой круглоголовки. Предложен и апробирован оригинальный метод определения важнейших термобиологических показателей – минимальных и максимальных температур среды, при которых активны пресмыкающиеся. Смысл метода заключается в анализе всего комплекса температур (как правило, 3–4 измерения) зафиксированных в данном микробиотопе, которым потенциально может подвергаться рептилия.

5. Оценен природоохранный статус амфибий и рептилий Тувы. На основании имеющихся данных рекомендуется занести в Красную Книгу республики Тува дополнительно 4 вида рептилий (*Phrynocephalus versicolor*, *Eremias multiocellata*, *Lacerta agilis* и *Gloydius halys* (убсунурский подвид) как редкие, обитающие на периферии видового ареала (категория 3), и 3 вида под той же категорией в Красную Книгу России (*Phrynocephalus versicolor*, *Eremias multiocellata*, и *Gloydius halys* (убсунурский подвид).

### ***Степень достоверности и апробация результатов***

Материалы диссертации докладывались на международных научно-практических конференциях и конгрессах: 15-ом конгрессе европейского герпетологического общества «15t Congress of European Herpetological Society» (Kusadasi-Aydm, Turkey, 2009); IV и V съездах Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН (Казань, 2009; Минск, 2012); научно-практической конференции «Фундаментальные, прикладные и образовательные аспекты зоологических исследований» (Пермь, 2014), а также на семинарах лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН (Санкт-Петербург, 2007, 2008, 2009, 2017).

### ***Публикации***

По теме диссертации опубликовано 8 печатных работ, из которых 5 – в изданиях, рекомендованных ВАК; 2 – в других изданиях и 1 – тезисы в сборнике материалов научной конференции.

### ***Структура и объём работы***

Работа состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и 2 приложений. Общий объём рукописи – 312 страниц машинописного текста. Работа содержит 99 рисунков и 98 таблиц. Список литературы состоит из 164 источников, из которых 43 – на иностранных языках.

## ***Благодарности***

Особую благодарность за помощь, поддержку и чуткое руководство выражаю своему научному руководителю Н.Б. Ананьевой.

Автор выражает глубокую благодарность С.Р. Поповой, В.А. Попову (Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов (далее ТИКОПР) СО РАН), Д.В. Черепановой (Геокарта), О.А. Кропачевой (Пермский государственный университет (далее ПГУ)), А.М. Кропачеву (ПГУ), Р. Кужугету (ТИКОПР СО РАН) и многим другим за неоценимую помощь в организации серии экспедиций в Туву. Автор благодарит В.И. Канзая и А.Д. Додука (ГПБЗ «Убсунурская котловина») за организацию работ на территории заповедника. Особую признательность автор выражает В.И. Челпановой и А.Л. Рогалеву (ПГУ), А. М. Лебедевой (Тульский экзотариум), Ч.К. Ойдуп, Л.И. Петровой, А.М. Сугораковой, А.А. Монгушу, С.Г. Прудникову (ТИКОПР СО РАН), А.Н. Непомнящему и многим другим коллегам, делившим трудности и радости экспедиций, за поддержку и помощь во время полевых работ. Автор благодарит К.Д. Мильто (ЗИН РАН), В.Ф. Орлову и Е.А. Дунаева (Зоологический музей МГУ), В.К. Зинченко (Институт систематики и экологии животных СО РАН), И.Б. Доценко и Е.М. Писанца (Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея Национальной академии наук Украины) за возможность изучения коллекционных материалов и ценную информацию. Автор благодарен всем сотрудникам отделения герпетологии ЗИН РАН за постоянную помощь и поддержку. Автор благодарит всех коллег, предоставивших ценную информацию по находкам рептилий и амфибий Тувы.

Автор признателен Т. С. Моисеевой (Тульский экзотариум) за содействие при подготовке диссертации и О. Е. Рижкову за ценные консультации.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГЕРПЕТОФАУНЫ ТУВЫ

В главе проведен обзор истории изучения герпетофауны Тувы с начала XX века до наших дней, начиная с публикации В. Дорогостайского (1909), в которой впервые упоминаются представители Тувинской герпетофауны. Первый список всех известных на момент его публикации видов амфибий и рептилий Тувы приведен в работе А. И. Янушевича (1952), а полный список, актуальный и на сегодняшний день – в работе Н. И. Путинцева (1995).

### Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Территория республики Тува расположена в самом центре Азиатского континента и является частью Алтае-Саянской складчатой области (Метелкин, Верниковский, 2005). Современный горнокотловинный рельеф исследованной территории начал формироваться в верхнем плиоцене с пиком неотектонических движений в эоплейстоцене (1.21 млн. лет) и был преобразован в горную страну по степени расчлененности и абсолютным превышениям близкую к современной уже в верхнем плейстоцене (Прудников, 2004).

По характеру рельефа основная часть территории Тувы отчетливо делится на две части: восточную – горную, охватывающую бассейны двух составляющих Енисея – рек Бий-Хем (Большой Енисей) и Каа-Хем (Малый Енисей) и западную, включающую обширную Тувинскую котловину и окружающие ее хребты (Западный Саян, Шапшальский, Цаган-Шибэту, Западный и Восточный Танну-Ола), а также отроги замыкающих ее с востока гор восточной части Тувы. Западная часть Тувы принадлежит к бассейну Улуг-Хема (Верхний Енисей) и его крупнейшего левого притока – Хемчика, ниже впадения которого начинается собственно Енисей. На юго-западной окраине республики располагается высокогорный массив Монгун-Тайга и северная часть хребта Чихачева.

Главными водными артериями Тувы являются Улуг-Хем (Верхний Енисей) протяженностью 191 км и две его составляющих на востоке – реки Бий-Хем (Большой Енисей) протяженностью 560 км и Каа-Хем (Малый Енисей) протяженностью 680 км, а на западе – крупный левый приток Хемчик (310 км). В Туве насчитывается около 100 значительных озер общей площадью около 370 кв. км. Особенно много озер, главным образом, ледникового и ледниково-тектонического происхождения в Тоджинской котловине (Азас, Маны-Холь, Улуг-Холь и др.) и в пределах гор юго-восточной (Тере-Холь и др.) и западной (Хиндигтиг-Холь, Кара-Холь, Сут-Холь и др.) частей Тувы.

Отдаленность Тувы от морей и океанов, отгороженность от соседних территорий с запада, севера и востока крупными горными хребтами, а так же общий высокий уровень поверхности при сложном ее расчленении обуславливают не только резко континентальный характер климата, но и его разнообразие. Характерны значительные колебания (особенно весной и осенью) температуры воздуха на протяжении суток.

Анализ различий природных условий в целом по республике позволяет выделить здесь три основных ландшафтно-климатических пояса: 1) пояс межгорных котловин и низкогорья (от 500 до 1000–1250 м над уровнем моря); 2) среднегорный пояс (от 1000–1250 до 1900–2000 м); 3) высокогорный пояс (свыше 2000 м).

Согласно К. А. Соболевской (1950), на территории Тувы выделяются следующие зоны и пояса растительности: 1) зона степей; 2) зона опустыненных степей; 3) горно-

лесной пояс; 4) пояс субальпийских степей и кустарников; 5) высокогорно-альпийский пояс; 6) луга и болота.

Большая часть границы республики является также и государственной границей России с Монголией, с которой она граничит на юге и востоке. На северо-востоке на небольшом участке Тува граничит с республикой Бурятия, на севере – с Иркутской областью, Красноярским краем и республикой Хакасия, на западе – с республикой Алтай.

### Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для написания настоящей работы послужили коллекционные сборы и полевые исследования автора, проведенные на стационаре и во время маршрутных экспедиций в весенне–летне–осенние сезоны 2005–2009 и 2011–2013 гг. Наблюдениями были охвачены все основные в ландшафтно-географическом плане территории республики (13 из 17 административных районов: Бай-Тайгинский, Дзун-Хемчикский, Каа-Хемский, Кызыльский, Монгун-Тайгинский, Овюрский, Пий-Хемский, Тандинский, Тес-Хемский, Тоджинский, Улуг-Хемский, Чеди-Хольский, Эрзинский). Суммарная протяженность маршрутов за все годы исследований составила около 12000 км.

Во время многочисленных обследований естественных ландшафтов уточнялся видовой состав, географическое и ландшафтное распределение земноводных и пресмыкающихся. Для определения характера распределения амфибий и рептилий по типам ландшафтов использовался маршрутный метод.

При составлении кадастра, помимо авторских, использовались литературные данные, устные сообщения коллег, а также сведения о коллекционных материалах Зоологического института Российской академии наук, Санкт-Петербург (ЗИН), Зоологического музея Московского государственного университета, Москва (ЗММУ), Сибирского зоологического Музея института систематики и экологии животных, Новосибирск (СЗМ), и зоологического музея Национального научно-природоведческого музея Национальной академии наук Украины, Киев (ННПМ НАН). В некоторых случаях производилось переопределение коллекционного материала. Так, например, экземпляры с номерами ЗИН 6443 и ЗММУ 3928, определенные как *Rana amurensis*, в действительности относятся к виду *Rana arvalis*. Таким образом, находку *Rana amurensis* на территории республики подтвердить не удалось.

Для анализа ландшафтно-высотного распределения амфибий и рептилий республики Тува, на основе сводных таблиц местонахождений был создан электронный комплект таблиц с точными пространственными привязками, высотными отметками и ландшафтными характеристиками каждого местонахождения, а также комплект карт в геоинформационной среде ArcView. За основу был взят тип таблиц, использующийся в работе Н. Б. Ананьевой с соавторами (2006). Непосредственно в качестве графического изображения точечных пространственных привязок, была использована цифровая векторная топографическая карта Тувы. При определении пространственных привязок (географических координат), абсолютных высот и положения местонахождения относительно территориально-административных границ использовался Атлас республики Тува (Республика Тыва, 2003), с топографической основой и картой административного деления республики, масштаба 1:200000 и 1:500000, карта республики Тыва (Республика Тыва, 2001), масштаба 1:1000000, отдельные листы топографической карты военно-топографического управления ГШ СССР 1949 г. с изменениями 1969 г, масштаба 1:100000, спутниковые снимки и данные автора. Для уточнения ряда местонахождений использовался анализ маршрутов исследователей.



Для характеристики ландшафтных условий мест находок была использована ландшафтная карта Алтае-Саянского экорегиона, масштаба 1:2000000 (2001). Иногда тип ландшафта приходилось корректировать исходя из личных наблюдений автора, так как использовавшаяся в работе ландшафтная карта мелкомасштабная и не учитывает всех локальных особенностей территории. Географические координаты соответствуют наиболее вероятному, по экспертной оценке автора, местонахождению вида в указанном локалитете. Подобный метод был выбран из-за сильной мозаичности ландшафтов Тувы одновременно с редкостью населенных пунктов, что, например, при привязке точек находок к последним могло бы привести к полному несоответствию полученных данных действительности.

Моделирование пространственного распространения амфибий и рептилий Тувы по методу максимальной энтропии проведено с использованием программы Maxent 3.3.3e (Phillips et al., 2006; Phillips et Dudik, 2008). С ее помощью, на основании 19 переменных биоклиматических показателей были построены карты наиболее вероятных областей распространения видов амфибий и рептилий и определен вклад каждого фактора в построение модели. Всего было проанализировано 479 точек находок рептилий и амфибий из Тувы и сопредельных регионов. Для моделирования была использована климатическая база WorldClim (www.worldclim.org) (разрешение 30 arc-seconds или ~ 1 км на пиксел), которая позволяет провести интерполяцию наблюдаемых данных с 1960 по 1990 гг. Каждую модель строили в 5 повторностях (репликация по методу "кросс-валидация") (Phillips, Dudik, 2008). Для статистической оценки качества модели выбран показатель AUC (площадь под ROC-кривой) – непараметрический иерархический инструмент, который используется для оценки прогнозной способности модели (Felding, Bell, 1997). Качество моделирования по показателю AUC было отнесено к одной из 5 категорий: 0.9– 1 = «отлично», 0.8–0.9 = «хорошо», 0.7–0.8 = «удовлетворительно», 0.6–0.7 = «плохо», < 0.6 = «очень плохо» (Swets, 1988). Степень вклада факторов среды в модели оценивали по тесту «важность при премутации». В результате были построены карты, на которых градациями цвета показана вероятность нахождения вида в конкретной точке. Окончательная обработка карт проводилась в программе DIVA-GIS 7.5.0.

Для определения характера распределения, а также оценки абсолютной и относительной численности модельных видов (пестрой круглоголовки и ящурки Пржевальского), использовались общепринятые методики с некоторыми изменениями (Новиков, 1949; Динесман, Калецкая, 1952). Общая протяженность учетных маршрутов на территории стационара за все годы исследований составила не менее 360 км. Общее количество учтенных животных – 776 особей пестрой круглоголовки, 312 особей ящурки Пржевальского и 9 особей глазчатой ящурки.

Исследование температурной активности пестрой круглоголовки и ящурки Пржевальского проводилось нами в мае – июне 2005 г., в июне 2006 г., в июне – июле 2007 г., в мае – июне и августе 2008 г., в мае – июне 2009 г., в июле 2011, мае 2012 и сентябре 2013 года. При изучении температурной активности видов во время маршрутных учетов при каждой встрече животного отмечались следующие показатели: температура воздуха на высоте 10 см от поверхности грунта, температура поверхности грунта в тени и температура поверхности грунта на солнце. Измерялся ближайший к животному солнечный участок поверхности грунта, а также ближайший участок поверхности грунта в тени.

Для определения минимальных и максимальных температур среды, при которых активны пресмыкающиеся, был использован оригинальный метод, смысл которого заключается в анализе всего комплекса температур (как правило, 3–4 измерения),

зафиксированных в данном микробиотопе, которым потенциально может подвергаться рептилия, а не отдельных показателей.

При измерении температуры использовался электронный термометр, который представляет собой термисторный датчик, подключенный к цифровому мультиметру. За все время исследований было сделано 2296 замеров температур среды, из которых 431 замер – на метеоплощадке. В 2012 и 2013 годах при встречах пестрой круглоголовки, ящурки Пржевальского и ящурки глазчатой, а также на метеоплощадке, вместе с температурными характеристиками, фиксировались некоторые показатели солнечной радиации: освещенность (видимый спектр) и УФ – спектр (отдельно А, В и С области). Показатели освещенности регистрировались отечественным прибором ТКА-ПКМ-02, который измеряет освещенность в видимой области спектра (380–760 нм) и диапазоне 10–200000 лк. УФ - спектр регистрировался при помощи прибора ТКА-ПКМ-13, в области 200–280 нм (С), 280–315 нм (В) и 315–400 нм (А) и диапазоне 10–200000 мВт/м<sup>2</sup> в спектре С, 10–60000 мВт/м<sup>2</sup> в спектре В и 10–60000 мВт/м<sup>2</sup> в спектре А. Предел допускаемой основной относительной погрешности  $\pm 8.0\%$  для прибора ТКА-ПКМ-02 и  $\pm 10\%$  для прибора ТКА-ПКМ-13. Всего было сделано 790 замеров показателей солнечной радиации.

Сбор данных по температуре тела пестрой круглоголовки и ящурки Пржевальского производился в 2007–2009 и 2011–2013 гг. За все время исследований было сделано 40 измерений температуры тела ящурки Пржевальского и 248 измерений температуры тела пестрой круглоголовки. Все измерения производились электронным термометром, конструкция которого описана выше. Измерялась внутренняя температура тела в клоаке.

Особенности внешней морфологии и окраски были изучены на 60 экз. амфибий и 270 экз. рептилий (из них 77 экз. из других регионов). Для морфологического описания амфибий и рептилий измерялись значения как пластических, так и меристических признаков; на основе промеров для каждой особи были рассчитаны индексы по стандартным схемам (Даревский, 1967; Щербак, 1978; Банников и др. 1977; Аананьева и др., 1997; Ананьева и др., 1998; Litvinchuk, Borkin, 2003; Graham et al., 2005). Измерения пластических признаков рептилий и амфибий производилось при помощи штангенциркуля, с точностью 0.1 мм, за исключением длины тела и хвоста змей, измерения которых производилось при помощи линейки с точностью 1 мм. Для подсчета количества чешуй в некоторых случаях использовался бинокляр фирмы Leica.

Статистическая обработка данных осуществлялась по стандартным методикам, описанным в литературе (Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 2003), а также при помощи методов многомерной статистики – кластерного анализа и канонического дискриминантного анализа (Буреева, 2007; Ефимов, Ковалева, 2008). Вычисления выполнялись в программах Excel и Statistica 6.0.

В ходе исследования была проанализирована существующая литература по биологии земноводных и пресмыкающихся Тувы.

#### **Глава 4. ВИДОВОЙ ОБЗОР**

Герпетофауна Тувы на сегодняшний день включает в себя 2 вида амфибий (*Salamandrella keyserlingii* и *Rana arvalis*) и 9 видов рептилий (*Phrynocephalus versicolor*, *Eremias multiocellata*, *Eremis przewalskii*, *Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Elaphe dione*, *Natrix natrix*, *Vipera berus*, *Gloydius halys*).

## **Амфибии**

### **4.1. *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 – сибирский углозуб**

Впервые для территории Тувы этот вид упоминается А. И. Янушевичем (1948) из окрестностей Кызыла, Кызыльского района и окрестностей пос. Тоора-Хем, Тоджинского района. На основании данных литературы и музейных коллекций нам удалось локализовать 11 местонахождений этого вида из 5 административных районов: Каа-Хемский, Кызыльский, Тандинский, Тоджинский, Улуг-Хемский. Диапазон вертикального распространения вида – 620–1225 м над ур. м. Сибирский углозуб отмечен в 7 типах ландшафтов. Наибольшее количество местонахождений – 5 (36.4%) относится к эрозионно-денудационному ландшафту долин рек, дренированных, террасированных, с комплексом террас разного уровня, сложенных песчано-галечниково-валунным, суглинисто-гравийно-галечниковым материалом, с разнотравно-злаковыми лугами, местами с ивняками, тополевыми на аллювиальных дерновых и луговых почвах. Встречается в низкогорных и среднегорных лесных ландшафтах, а также на равнинах межгорных суперкотловин, где приурочен к пойменным лесам. Обитает непосредственно по берегам разнообразных водоемов, от которых не удаляется на расстояние более 7 м (Путинцев, Куксина, 2000).

### **4.2. *Rana arvalis* Nilsson, 1842 – остромордая лягушка**

Для Тувы впервые упоминается А. И. Янушевичем (1948) как *Rana terrestris*. В коллекции Зоологического института РАН было обнаружено 2 экземпляра, собранных участниками Тувинской экспедиции. Первый экземпляр был добыт А. А. Стенниковым 16.06.1945 в Тере-Хольском районе в окрестностях оз. Тере-Холь, а второй – И. Н. Гловым (ЗИН 3923) 11.07.1946 в Улуг-Хемском районе в окрестностях города Шагонар. Всего удалось локализовать 23 местонахождения этого вида из 8 административных районов: Каа-Хемский, Кызыльский, Пий-Хемский, Тандинский, Тере-Хольский, Тоджинский, Улуг-Хемский, Чаа-Хольский. Остромордая лягушка встречается в 13 типах ландшафтов, в диапазоне высот 535–1395 м над ур. м. Наибольшее количество местонахождений – 8 (33.3%) относится к эрозионно-денудационному ландшафту долин рек, дренированных, террасированных, с комплексом террас разного уровня, сложенных песчано-галечниково-валунным, суглинисто-гравийно-галечниковым материалом, с разнотравно-злаковыми лугами, местами с ивняками, тополевыми на аллювиальных дерновых и луговых почвах. Встречается в среднегорных, низкогорных и межгорнокотловинных луговых, кустарниковых и лесных ландшафтах. Так же, как и сибирский углозуб, придерживается водоемов и увлажненных мест обитания. В межгорнокотловинных степных ландшафтах встречается непосредственно по берегам водоемов.

## **Рептилии**

### **4.3. *Prynocephalus versicolor* Strauch, 1876 – пестрая круглоголовка**

Для Тувы впервые упоминается А. И. Янушевичем (1948) как *Phrynocephalus guttatus*. Первые 6 экземпляров (СЗМ 13а) вида в Туве были добыты А. И. Янушевичем 4–5; 13.08.1945 в Тес-Хемском районе в долине р. Тес-Хем без более точного указания на

место сбора. 15.07.1946 в Овюрском районе в долине р. Ирбитей этим же коллектором был найден еще один экземпляр (ЗИН 15845). Всего удалось локализовать 32 местонахождения этого вида из 3 административных районов: Овюрский, Тес-Хемский, Эрзинский. Диапазон вертикального распространения вида – 770–1300 м над ур. м. Пестрая круглоголовка встречается в 6 типах ландшафтов. Наибольшее количество местонахождений – 16 (50%) относится к ландшафту равнин межгорных суперкотловин, денудационно-аккумулятивному, аккумулятивному, с бугристо-грядовыми (эоловыми) равнинами; степному, с песками грядовыми, кучевыми, бугристыми барханными, ячеистыми, с опустыненными степями, дерновинно-злаковыми, с кустарниками на светлокаштановых супесчаных и песчаных почвах. Все местонахождения пестрой круглоголовки в Туве связаны с различными типами ландшафтов равнин межгорных суперкотловин, а также ландшафтами мелкосопочников. Встречаются как на песчаных, так и на каменистых грунтах. Наибольшее количество местонахождений именно на песчаных бугристо-грядовых равнинах связано с более детальной изученностью этой территории автором настоящей работы.

#### **4.4. *Eremias multiocellata* Günther, 1872 – глазчатая ящурка**

Для Тувы впервые упоминается А. И. Янушевичем (1948) как *Eremias argus*. В коллекции ЗИН РАН имеется экземпляр (ЗИН 15843) с территории Тувы добытый им 16.08.1946 в Тес-Хемском районе, «р. Тес-Хем». Всего удалось локализовать 15 местонахождений этого вида из 4 административных районов: Монгун-Тайгинский, Овюрский, Тес-Хемский, Эрзинский. Диапазон вертикального распространения вида – 770–2250 м над ур. м. Глазчатая ящурка встречается в 8 типах ландшафтов. Наибольшее количество местонахождений – 16 (26.7%) относится к ландшафту равнин межгорных суперкотловин, денудационно-аккумулятивному, аккумулятивному, представляющему собой возвышенные, наклонные, плоские, местами с мелкосопочниками, мелко-, веерообразно расчлененные, разнообразного генезиса равнины, на аккумулятивных отложениях; степной, с опустыненными степями, местами с кустарниками на светлокаштановых почвах, псаммофитными и галофитными вариантами. Встречается в ландшафтах равнин межгорных суперкотловин и ландшафтах мелкосопочников как на твердых каменистых, так и песчаных грунтах. Одно местонахождение известно из высокогорного степного и криопетрофитного ландшафта с дерновинно-злаковыми степями. В целом, наибольшее количество местонахождений относится к ландшафтам, связанным с твердыми типами грунтов, что объясняется как их гораздо большей площадью по сравнению с бугристо-грядовыми эоловыми песчаными равнинами, так и тем, что песчаные массивы в южной Туве заселены, как правило, ящуркой Пржевальского – более крупным видом, вероятно составляющим конкуренцию глазчатой ящурке.

#### **4.5. *Eremias przewalskii* (Strauch, 1876) – ящурка Пржевальского**

Для Тувы впервые упоминается В. Е. Флинтотом (1960) как *Eremias kessleri*. В коллекции ЗИН РАН (ЗИН 17106) и коллекции ЗММУ (ЗММУ 9453) хранятся соответственно 7 и 5 экземпляров вида, собранные В. Е. Флинтотом 06.–07.1958 в Эрзинском районе Тувы в окрестностях оз. Торе-Холь. Диапазон вертикального распространения вида 1045–1305 м над ур. м. Ящурка Пржевальского является наиболее стенотопным видом герпетофауны Тувы. Нами была найдена в единственном типе ландшафта – денудационно-аккумулятивном, аккумулятивном ландшафте равнин

межгорных суперкотловин, представляющем собой бугристо-грядовые (эоловые) равнины, с песками грядовыми, бугристыми, кучевыми, барханными, ячеистыми; степном, с опустыненными степями, дерновинно-злаковыми, с кустарниками, на светлокаштановых супесчаных и песчаных почвах. Всего локализовано 18 местонахождений этого вида. Отмечена в Эрзинском районе, между оз. Торе-Холь и р. Тес-Хем, на юго-западном берегу оз. Торе-Холь и в Тес-Хемском районе, между оз. Шаранур и р. Нарын. Находки приурочены к полужакрепленным и закрепленным песчаным барханам, поросшим кустами караганы, лоха, редкими куртинами злаков и полыни.

#### **4.6. *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 – прыткая ящерица**

В коллекции ЗИН РАН (ЗИН 16289) хранится 1 экземпляр этого вида, собранный В. Дорогостайским 10.07.1907 во время его экспедиции в Туву. Как удалось установить из анализа маршрута исследователя (Дорогостайский, 1909), экземпляр был собран в Каа-Хемском районе в районе устья р. Кызыл-Хем. В литературе впервые упоминается А. И. Янушевичем (1948). Экземпляр, собранный этим автором также в Каа-Хемском районе в окрестностях села Сарыг-Сеп, хранится в коллекции ЗИН РАН под номером № 15844. Всего удалось локализовать 13 местонахождений этого вида из 5 административных районов: Каа-Хемского, Кызыльского, Пий-Хемского, Тоджинского, Эрзинского. Диапазон вертикального распространения вида 670–1460 м над ур. м. Прыткая ящерица встречается в 8 видах ландшафтов. Наибольшее количество местонахождений – 3 (23.1%) относится к низкогорному ландшафту, эрозионно-денудационному, представляющему собой крутосклонные среднерасчлененные, с маломощным щебнисто-суглинистым покровом, местами скалистые низкогорья; лесостепному, с сочетанием мелколиственных, березово-лиственничных, лиственничных, березово-сосновых лесов на горно-лесных серых, дерново-слабоподзолистых почвах по северным склонам и луговых, умеренно сухих и сухих степей и их петрофитных вариантов на горно-степных темноцветных почвах и горных черноземах по склонам соляных экспозиций (экспозиционные лесостепи или «перистепи»). В основном отмечается в низкогорном степном, лесостепном и лесном ландшафте. Встречается по долинам рек с комплексом террас разного уровня, с развитыми на них разнотравно-злаковыми лугами, ивняками и тополевыми либо с осоково-галофитно-разнотравными, вейниковыми, бескильничиевыми лугами в сочетании с тополевыми. Одно местонахождение известно из среднегорного лесного ландшафта.

#### **4.7. *Zootoca vivipara* Jacquin, 1787 – живородящая ящерица**

В коллекции ЗИН РАН (ЗИН 13280) хранится 1 экземпляр этого вида, собранный В. Дорогостайским 10.07.1907 во время его экспедиции в Туву. Как удалось установить из анализа маршрута исследователя, экземпляр был добыт в Каа-Хемском районе в районе устья р. Кызыл-Хем. В литературе впервые упоминается А. И. Янушевичем (1948). Участниками Тувинской экспедиции А. К. Безсоновым, А. А. Стенниковым и Е. П. Столяровым было собрано 5 экземпляров (СЗМ 83) в Каа-Хемском районе, «р. Каа-Хем, прииски Бий-Хем и Каргы». Данное местонахождение нам локализовать не удалось. Еще две находки принадлежат самому А. И. Янушевичу и были сделаны в Каа-Хемском районе в верховьях р. О-Хем и в долине р. Каа-Хем, в окрестностях села Сарыг-Сеп (ЗИН 15846 и ЗИН 15847 соответственно). Всего удалось локализовать 40 местонахождений этого вида из 13 административных районов: Бай-Тайгинского, Барун-Хемчикского, Каа-Хемского, Кызыльского, Монгун-Тайгинского, Овюрского, Пий-Хемского, Сут-

Хольского, Тандинского, Тес-Хемского, Тоджинского, Улуг-Хемского, Эрзинского. Диапазон вертикального распространения вида 675–2700 м над ур. м. Живородящая ящерица является самым эврибионтным видом рептилий в Туве. Встречается по всей территории республики – от котловин до высокогорий. Найдена в 14 типах ландшафтов. Наибольшее количество местонахождений – 14 (35%) относятся к среднегорному ландшафту, эрозионно-денудационному, представляющему из себя крутосклонные среднегорья, глубокорасчлененные, с маломощным покровом дефлюкционных отложений, местами каменисто-осыпные; лесному, с кедрово-лиственничными лесами с примесью ели, мелколиственных пород на горных перегнойных оподзоленных почвах. В целом, наибольшее количество местонахождений относится к среднегорному лесному ландшафту с лесами разного типа. Встречается также по долинам рек с комплексом террас разного уровня с развитыми на них разнотравно-злаковыми лугами, местами с ивняками и тополевыми; в низкогорных луговых и лесостепных ландшафтах, в межгорнокотловинном тундрово-криофитно-степном, с лишайниково-моховыми, ерниковыми тундрами ландшафте, а также в высокогорном ландшафте с осоково-мохово-кустарниковой (ерниковой), луговой, осоково-кобрезиевой, местами заболоченной тундрой.

#### **4.8. *Elaphe dione* (Pallas, 1773) – узорчатый полоз**

Для Тувы впервые упоминается в работе А. И. Янушевича (1948). Вид был добыт этим автором в Кызыльском районе в окрестностях гор. Кызыла 12.05.1946 г. в количестве 4 экземпляров (ЗИН 15840, 1 экземпляр и СЗМ R-116, 3 экземпляра), в Каа-Хемском районе, р. Каа-Хем в окрестностях с. Сарг-Сеп, 29.06.1946 г – 1 экземпляр (СЗМ 116) и 1 экземпляр 16.08.1946 под этим же номером без более точного указания локалитета. Всего удалось локализовать 28 местонахождений этого вида из 11 административных районов: Барун-Хемчикского, Каа-Хемского, Кызыльского, Овюрского, Пий-Хемского, Сут-Хольского, Тандинского, Тес-Хемского, Тоджинского, Улуг-Хемского, Эрзинского. Диапазон вертикального распространения вида 625–1620 м над ур. м. Узорчатый полоз встречается в 12 типах ландшафтов. Наибольшее количество местонахождений – 8 (27.6%) относятся к ландшафту равнин межгорных суперкотловин, денудационно-аккумулятивному, аккумулятивному, представляющему собою возвышенные, наклонные, плоские, местами с мелкосопочниками, мелко-, веерообразно-расчлененные, разнообразного генезиса равнины, на аккумулятивных отложениях; степному, с опустыненными степями, местами с кустарниками на светлокаштановых почвах, псаммофитными и галофитными вариантами. Узорчатый полоз в Туве известен главным образом из ландшафта равнин межгорных котловин, степного, с опустыненными степями и пустынного. Также достаточно часто встречается в низкогорном лесостепном, изредка лесном ландшафте. Отмечен в среднегорном лесостепном ландшафте и в долинах рек с комплексом террас разного уровня с развитыми на них разнотравно-злаковыми лугами, местами с ивняками и тополевыми, а также в межгорнокотловинном ландшафте, с разнотравно-злаковыми луговыми, мелкодерновинно-злаковыми умеренно-сухими степями. В целом в Туве отмечается приуроченность узорчатого полоза к открытым типам ландшафтов, хотя известны находки вида и из лесных районов.

#### **4.9. *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный уж**

Для Тувы впервые упоминается в работе Н. Н. Щербака (Щербак, 1981) из окрестностей села Кочетово Тандинского района. В Зоологическом музее ННПМ НАН Украины хранится экземпляр № 51/334 пойманный 06.1968 г. в указанном месте и полученный из Кызыльского педагогического института. Всего удалось локализовать 6 местонахождений этого вида из 2 административных районов: Пий-Хемского и Тандинского. Диапазон вертикального распространения вида 620–1005 м над ур. м. Обыкновенный уж встречается в 4 типах ландшафтов. Вид известен из межгорнокотловинного степного ландшафта, из ландшафта равнин межгорных котловин и долин рек с пойменными, суглинисто-галечниковыми долинами и озерными котловинами и с террасированными долинами, с комплексом террас разного уровня с развитыми на них разнотравно-злаковыми лугами, местами с ивняками и тополевыми кочковидными лугами. Долины рек, из которых известны находки обыкновенного ужа, расположены в пределах равнин межгорных суперкотловин. Все известные находки приурочены к тем или иным водоемам, что, вероятно, обусловлено наличием здесь основной добычи ужей – бесхвостых амфибий.

#### **4.10. *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенная гадюка**

Для республики впервые упоминается А. И. Янушевичем (1948). Один экземпляр был пойман им 13.06.1946 г. в Тоджинском районе, р. Азас (ЗИН 15841). В коллекции зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН хранятся еще 2 экземпляра, добытых этим же автором (СЗМ 10) в Туве, но без более точного указания на место сбора. Всего удалось локализовать 20 местонахождений этого вида из 10 административных районов: Бай-Тайгинского, Каа-Хемского, Пий-Хемского, Сут-Хольского, Тандинского, Тере-Хольского, Тес-Хемского, Тоджинского, Чаа-Хольского, Эрзинского. В Туве обыкновенная гадюка встречается в диапазоне высот 963–1900 м над ур. м. Встречается в 9 типах ландшафтов. Наибольшее количество местонахождений – 8 (40%) относится к среднегорному ландшафту, эрозионно-денудационному, представляющему собой крутосклонные, глубокорасчлененные среднегорья, с маломощным покровом дефлюкционных отложений, местами каменисто-осыпные; лесному, с кедрово-лиственничными лесами с примесью ели, мелколиственных пород на горных перегнойных оподзоленных почвах. Обыкновенная гадюка наиболее обычна в среднегорном ландшафте с лесами разного типа, главным образом с кедрово-лиственничными лесами, с примесью ели и мелколиственных пород. Также известна из низкогорного лесного ландшафта и террасированных долин рек с комплексом террас разного уровня, с развитыми на них еловыми, лиственничными и мелколиственными лесами.

#### **4.11. *Gloydus halys* (Pallas, 1776) – обыкновенный щитомордник**

Специальные исследования широкоарельного полиморфного вида *Gloydus halys* выявили на территории Тувы наличие двух подвидов: номинативного, обитающего к северу от хребтов Западный и Восточный Танну-Ола и самостоятельного подвида – *Gloydus halys ubsunurensis*, распространенного к югу от этой горной системы. Подвиды хорошо диагностируются по морфологическим признакам, а также различаются ареалами (Кропачев, Орлов, 2017) (Рис 1, 2).

### ***Gloydus halys halys* (Pallas, 1776)**

В коллекции ЗИН РАН (№ 11549) хранится 1 экземпляр обыкновенного щитомордника, добытый В. Дорогостайским 03.07.1907 во время его экспедиции в Туву. Как удалось установить из анализа маршрута исследователя, экземпляр, скорее всего, был добыт в Тере-Хольском районе в среднем течении р. Блыктыг-Хем (на этикетке «р. Хаа-Кем»). В литературе впервые упоминается А. И. Янушевичем (1948). Два экземпляра, собранные одним из участников Тувинской экспедиции И. Н. Глотовым 21.06.1946 г. в Дзун-Хемчикском районе в пойме р. Чиргакы, «20 км южнее р. Кельчек» (=Хемчик – прим. автора) и 15.07.1945 г. в Тандинском районе в окрестностях с. Сосновка, хранятся в коллекции зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН под номером 147 (полевые номера 172 и 176 соответственно). Всего удалось локализовать 16 местонахождений этого подвида из 9 административных районов: Бай-Тайгинского, Барун-Хемчикского, Дзун-Хемчикского, Каа-Хемского, Пий-Хемского, Тандинского, Тере-Хольского, Тоджинского, Чаа-Хольского. Диапазон вертикального распространения вида 585–1385 м над ур. м. Номинативный подвид обыкновенного щитомордника встречается в Туве в 10 типах ландшафтов. Наибольшее количество местонахождений – 3 (18.8%) относится к эрозионному и эрозионно-аккумулятивному ландшафту долин рек, дренированных, террасированных, с комплексом террас разного уровня, сложенных песчано-галечниково-валунным, суглинисто-гравийно-галечниковым материалом, с разнотравно-злаковыми на луговых почвах, осоково-галофитно-злаковыми лугами с дэрисниками, ирисниками на аллювиальных засоленных луговых, лугово-каштановых почвах. Как правило, встречается в ландшафтах равнин межгорных суперкотловин и долин рек с комплексом террас разного уровня, которые в большинстве случаев также расположены в пределах межгорных котловин. Также вид встречается в степном ландшафте мелкосопочников, низкогорных степных и лесных ландшафтах, среднегорных степных, лесостепных и лесных ландшафтах и в степных межгорнокотловинных ландшафтах.

### ***Gloydus halys ubsunurensis* Kropachev and Orlov, 2017**

В литературе впервые упоминается А. И. Янушевичем (1948). Экземпляр собранный этим автором 13.08.1945 г. в Тес-Хемском районе, «среднее течение р. Тес-Хем», хранится в коллекции ЗИН РАН под № 15842. Всего удалось локализовать 12 местонахождений этого вида из 3 административных районов: Овюрского, Тес-Хемского, Эрзинского. Диапазон вертикального распространения вида 785–1285 м над ур. м. Убсунурский щитомордник встречается в 4 типах ландшафтов. Наибольшее количество местонахождений – 6 (50%) относится к ландшафту равнин межгорных суперкотловин, денудационно-аккумулятивному, аккумулятивному, представляющему собою возвышенные, наклонные, плоские, местами с мелкосопочниками, мелко-, веерообразно-расчлененные, разнообразного генезиса равнины, на аккумулятивных отложениях; степной, с опустыненными степями, местами с кустарниками на светлокаштановых почвах, псаммофитными и галофитными вариантами. Встречается от среднегорного ландшафта со скалистыми и скалисто-осыпными элементами, с сухими, мелкодерновинно-злаковыми степями до равнин межгорных суперкотловин с сухими и опустыненными степями с псаммофитными и галофитными вариантами.



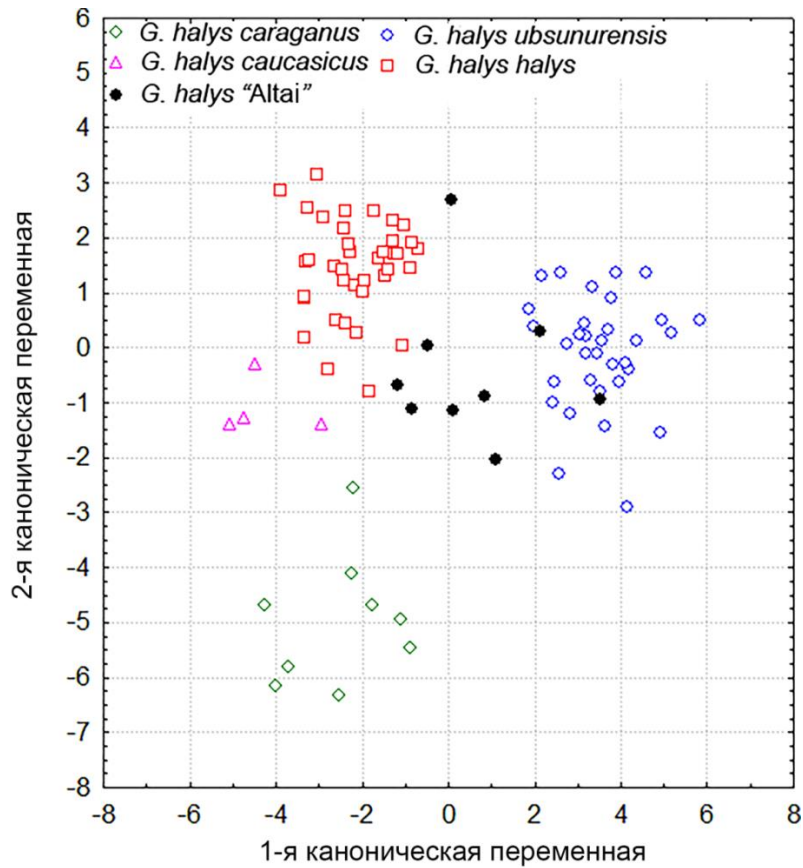


Рисунок 1. График рассеяния канонических значений для первых двух дискриминантных функций объединенной выборки самцов и самок 4 таксонов подвидового ранга *Gloydius halys* и группы алтайских популяций комплекса «*Gloydius halys*» по совокупности признаков фоллидоза.

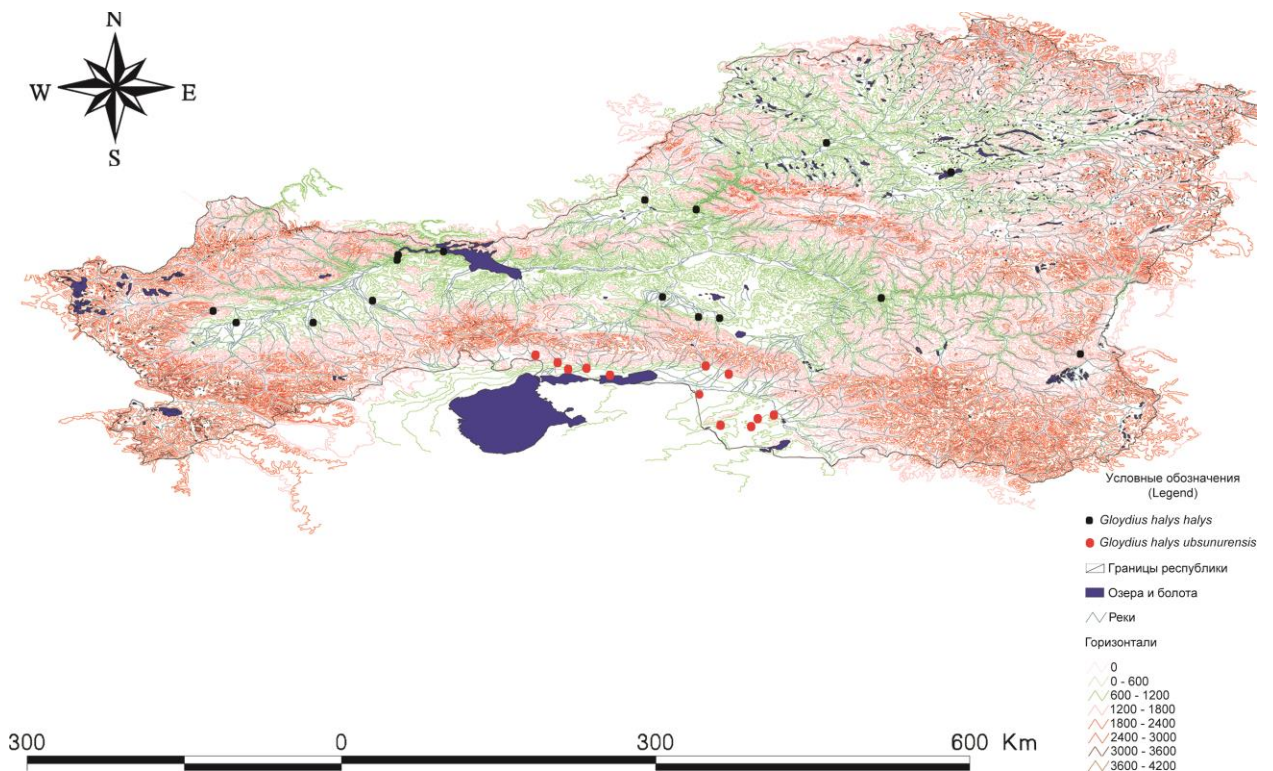


Рисунок 2. Распространение двух подвидов обыкновенного щитомордника в Туве

## Глава 5. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ОХРАНА АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ ТУВЫ

Республика Тува весьма разнообразна как в климатическом, так и в ландшафтном отношении. На ее территории находится мировой водораздел, проходящий по хребтам Западный и Восточный Танну-Ола между замкнутыми котловинами Центральной Азии и бассейном р. Енисей. Эта горная система является важным природным рубежом, к северу от которого на всех чертах природы Тувы сказывается сильное влияние Сибири, а к югу – полупустынных и пустынных пространств Монголии (Кудрявцев, Кузнецов, 1966). С точки зрения биогеографического районирования по территории Тувы проходит граница между выделами ранга подобластей: Евро-Сибирской и Центральноазиатской (Воронов и др., 1999).

Все это обусловило наличие на столь ограниченной по площади территории сразу нескольких герпетофаунистических комплексов или групп видов, выделенных на основании долготно-широтного распространения и привязанности к определенным ландшафтными зонам и сгруппированных по типу ареала, названия которых приводятся в соответствии с работами Л. Я. Боркина (1986а) и К. Д. Мильто (2010).

Согласно предложенной схеме классификации ареалов (Городков, 1984) вид *Gloydius halys* имеет Евро-Сибиро-Центральноазиатский ареал, а *Elaphe dione* – Трансевроазиатский суббореальный ареал и, следовательно, их можно отнести к Евро-сибирской группе видов.

Таким образом, основываясь на особенностях современного распространения и типе ареала, характерного для каждого вида, земноводных и пресмыкающихся, населяющих Туву, можно распределить в три группы:

- 1) Евро-сибирская группа видов – *Zootoca vivipara*, *Vipera berus*, *Elaphe dione*, *Gloydius halys*, *Rana arvalis*, *Salamandrella keyserlingii* – условно.
- 2) Западно-палеарктическая группа видов – *Natrix natrix*, *Lacerta agilis*.
- 3) Центральноазиатская группа видов – *Phrynocephalus versicolor*, *Eremias multiocellata*, *Eremias przewalskii*.

### **Анализ распространения амфибий**

На территории Тувы обитают 2 вида амфибий (6.5% от фауны амфибий России), которые встречаются в 15 типах ландшафтов и почти во всех основных формах рельефа: от равнин межгорных суперкотловин до среднегорного ландшафта в диапазоне высот 535–1395 м над ур. м. Обе крайние высотные отметки местонахождений относятся к остромордой лягушке *Rana arvalis*. Наибольшее количество местонахождений амфибий отмечено в Тоджинском (8), Каа-Хемском (7) и Тандинском (7) районах, что связано как с наличием в них наиболее благоприятных биотопов, так и с доступностью территории для исследователей.

### **Анализ распространения рептилий**

В Туве обнаружено 9 видов рептилий (11.3% от фауны рептилий России), которые распространены в 39 типах ландшафтов и, как и амфибии, встречаются почти во всех основных формах рельефа: от равнин межгорных суперкотловин до высокогорий в диапазоне высот 585–2700 м. При анализе распределения рептилий по административным районам республики выяснилось, что наибольшее количество местонахождений (57), как и наибольшее количество видов (8), относится к Эрзинскому району. Такое видовое богатство объясняется наличием на этой территории самых разнообразных ландшафтов:

от аридных пустынь межгорных суперкотловин до высокогорной тундры, а максимальное число местонахождений, которое в несколько раз больше, чем в других районах республики, помимо видовой разнообразия обусловлено достаточно хорошей изученностью территории и наличием массовых видов.

В результате построения моделей потенциальных ареалов амфибий и рептилий в Туве на основе 19 биоклиматических переменных ключевым фактором, определяющим возможность распространения амфибий и рептилий на той или иной территории с точки зрения климата, оказалась среднегодовая температура. Вклад этого показателя в модель составил более 50 % для 10 видов герпетофауны. Исключение – обыкновенная гадюка, наибольший процентный вклад в построение модели ареала которой вносят температурная сезонность (стандартная девиация \*100) (38.5%) и среднегодовая температура (26.3%).

### ***Анализ формирования герпетофауны Тувы***

Современный рисунок ареалов видов герпетофауны Тувы начал формироваться после окончания эпохи последнего крупного верхнеплейстоценового оледенения – Чибитского, то есть не ранее 50 тыс. лет назад. Из всех видов герпетофауны, встречающихся в Туве в настоящее время, последнее крупное оледенение могли пережить обыкновенная гадюка, живородящая ящерица и сибирский углозуб, сохранившись в рефугиумах центральной и южной Тувы с плиоцена.

Остромордая лягушка, прыткая ящерица, обыкновенный уж, обыкновенный щитомордник и узорчатый полоз если и обитали на территории современной Тувы до начала четвертичного периода, то потом исчезли и реколонизировали эту территорию после окончания последнего крупного оледенения и потепления климата, в верхнем плейстоцене.

Виды пустынно-степной фауны пресмыкающихся пустынно-степного центральноазиатского очага происхождения появились в южной Туве, видимо, еще позже. Возможны два варианта развития событий: а) пустынно-степные элементы герпетофауны Тувы существовали на территории южной и центральной частях республики в условиях сухого климата до начала четвертичного периода, а затем исчезли в связи с его переходом к более влажному состоянию еще до начала активного вздымания хребтов Западного и Восточного Танну-Ола и периода оледенений; б) пустынно-степной элемент герпетофауны появился на юге Тувы после периода оледенений, вздымания горных хребтов и становления засушливого климата и, таким образом, не мог проникнуть на территорию Тувинской котловины.

### ***Охрана амфибий и рептилий Тувы***

Тува подвержена достаточно низкой антропогенной нагрузке. Амфибии и рептилии в Туве не являются объектами целенаправленного промысла. Можно отметить лишь истребление змей местным населением вблизи населенных пунктов, что вряд ли оказывает существенное влияние на численность. На колебания численности популяций амфибий и рептилий Тувы оказывают влияние, главным образом, естественные причины.

В Красную книгу республики Тува занесены 4 вида рептилий – 2 вида ящериц *Eremias multiocellata* (категория 3) и *Eremias przewalskii* (категория 3) и 2 вида змей *Natrix natrix* (категория 1) и *Vipera berus* (категория 3).

В Красную книгу России включен один вид тувинских рептилий – *Eremias przewalskii* под категорией 3 (редкий узкоареальный периферийный вид).

Остромордая лягушка и сибирский углозуб, по версии Красного списка МСОП

(The IUCN Red List, версия 2016.3), имеют категорию «Least Concern, LC» – виды, вызывающие наименьшие опасения. Из 9 видов рептилий, известных с территории Тувы, 4 по версии Красного списка МСОП (The IUCN Red List, версия 2016.3) имеют категорию «Least Concern, LC» – виды, вызывающие наименьшие опасения: *Lacerta agilis*, *Natrix natrix*, *Phrynocephalus versicolor* и *Zootoca vivipara*. Остальные виды рептилий Тувы имеют статус «Not Evaluated, (NE)» – таксоны, не оцененные по критериям IUCN и соответственно не относящиеся ни к одной из категорий.

Оба вида амфибий и 7 из 9 видов рептилий (за исключением обыкновенного ужа и прыткой ящерицы) находятся под охраной заповедников «Азас» и «Убсунурская котловина».

С целью дальнейшего сохранения уровня биоразнообразия герпетофауны республики рекомендуется следующее:

- включение в Красную книгу республики Тува прыткой ящерицы, как редкого вида с низкой численностью, находящегося на периферии видового ареала (категория 3);
- включение в Красную Книгу России глазчатой ящурки, как редкого вида с низкой численностью, находящегося на периферии видового ареала (в Туве и в России) (категория 3);
- включение в Красную Книгу России пестрой круглоголовки, как редкого вида находящегося на периферии видового ареала (в Туве и в России) (категория 3);
- включение в Красную Книгу России убсунурского щитомордника (подвид обыкновенного щитомордника), как редкого подвид с низкой численностью, находящегося на периферии подвидового ареала (в Туве и в России) (категория 3).

## **Глава 6. ТЕРМОБИОЛОГИЯ И МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПЕСТРОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ И ЯЩУРКИ ПРЖЕВАЛЬСКОГО В ТУВЕ**

Изучение особенностей термобиологии и микроклиматических условий обитания проводилось на двух модельных видах: *Eremias przewalskii* и *Phrynocephalus versicolor*, которые обитают в Туве на северной границе видовых ареалов. Выделены и охарактеризованы с точки зрения отношения к температуре основные формы поведения в течение суточного цикла для обоих видов (температуры тела и среды) в разные сезоны года (Табл. 1, 2).

Таблица 1. Температурные границы форм поведения у пестрой круглоголовки в течение суток за весь период наблюдений.

Форма поведения	Диапазон температур тела (°C)				
	Май n=116	Июнь n=12	Июль n=86	Август n=14	Сентябрь n=12
Нагревание	19.3–36.9 Mo=35	21.8–34.1 Mo=28	25.8–37.7 Mo=36	31.7 -	21.6–32.4 -
Комплексное поведение	35.0–40.3 Mo=36	-	36.0–42.0 Mo=37	39.0–42.0 Mo=41	33.3–35.9 -
Остывание	-	-	42.6–42.8 (45.5) Mo=43	43.6–44.3 Mo=44	-
Вторичное нагревание	26.0–37.7 Mo=35	-	23.4–37.3 Mo=30	-	22.3–32.8 Mo=30
Ночной сон	6.4–16.8	-	13.5–22.0	-	11.4–19.9

Таблица 2. Температурные границы форм поведения ящурки Пржевальского в течение суток в Туве.

Форма поведения	Диапазон температур тела
Нагревание	19.6–35.9
Комплексное поведение	33.9–40.3
Остывание	44.3
Вторичное нагревание	23.2

Определены минимальные и максимальные температуры среды, при которых активны исследованные виды ящериц. Диапазоны температур тела и среды для пестрой круглоголовки составили 19.3–45.5°C и 19.9–42.6°C соответственно, а для ящурки Пржевальского – 19.6–44.3°C и 22.5–42.0°C.

Показана относительная сезонная стабильность и схожесть минимальных термофизиологических температур активности обоих видов: 19.3–19.6°C (Табл. 1, 2). Для пестрой круглоголовки показана сезонная изменчивость термофизиологически предпочитаемых температур тела (в частности снижение этого показателя на несколько градусов в осеннее время). Подобные целенаправленные сезонные изменения термофизиологически предпочитаемых температур известны и для других видов рептилий (Naualeaw, 1979).

Впервые для пестрой круглоголовки детально охарактеризованы некоторые значимые для рептилий показатели солнечной радиации (С, В и А спектры ультрафиолетового излучения, а также видимая область спектра). Выявлено, что на северной границе ареала максимальная активность соответствует максимуму значений всех показателей.

## ВЫВОДЫ

1. Уточнён видовой состав герпетофауны Тувы, включающий 2 вида земноводных (*Rana arvalis* и *Salamandrella keyserlingii* и 9 видов пресмыкающихся (*Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedrjaga, 1909, *Eremias multiocellata bannikowi* Szczerbak, 1973, *Eremias przewalskii tuvensis* Szczerbak, 1970, *Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1981, *Zootoca vivipara sachalinensis* (Pereleshin & Terentjev, 1963), *Elaphe dione*, *Natrix natrix scutata* (Pallas, 1771), *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) и *Gloydius halys*). Специальные исследования выявили на территории Тувы наличие двух подвидов обыкновенного щитомордника: номинативного, обитающего к северу от хребтов Западный и Восточный Танну-Ола и самостоятельного подвида – *Gloydius halys ubsunurensis*, распространенного к югу от этой горной системы. Впервые составлены кадастры всех известных находок амфибий и рептилий Тувы, с точными географическими привязкам (35 местонахождений амфибий и 202 – рептилий) и точечные карты находок на ГИС-основе.

2. При помощи современных ГИС-программ проведен анализ и выявлены особенности распространения амфибий и рептилий в зависимости от типа ландшафта и биоклиматических параметров, а также определены потенциально подходящие для обитания районы всех видов герпетофауны на территории Тувы. Амфибии Тувы встречаются в 15 типах ландшафтов, а рептилии в 39 и практически во всех основных формах рельефа – от равнин межгорных суперкотловин до высокогорий. Ключевым биоклиматическим параметром, определяющим возможность существования вида на той или иной территории для всех амфибий и рептилий Тувы (за исключением обыкновенной гадюки) оказалась среднегодовая температура.

3. Южная группа тувинских популяций обыкновенного щитомордника по результатам специальных исследований была описана как новый для науки подвид – *Gloydius halys uhsunurensis*, который хорошо диагностируется по морфологическим признакам, а также отличается ареалом.
4. Изучение особенностей термобиологии *Eremias przewalskii* и *Phrynocephalus versicolor* на северной границе видовых ареалов показало относительную сезонную стабильность и схожесть минимальных термофизиологических температур активности обоих видов: 19.3–19.6°C. В то же время, термофизиологически предпочитаемые температуры тела подвержены сезонной изменчивости, по крайней мере, для пестрой круглоголовки. Отмечается целенаправленное понижение предпочитаемых температур тела в осенний период на 2–3 градуса по сравнению с весенним и летним периодами активности. Выявлено, что на северной границе ареала, максимальная активность соответствует максимуму значений всех наиболее значимых для рептилий показателей солнечной радиации (С, В и А спектры ультрафиолетового излучения, а также видимая область спектра). Выделены и охарактеризованы с точки зрения отношения к температуре основные формы поведения в течение суточного цикла для пестрой круглоголовки и ящурки Пржевальского. Предложен и апробирован альтернативный метод определения минимальных и максимальных температур среды, при которых активны пресмыкающиеся. Смысл метода заключается в анализе всего комплекса температур (как правило, 3–4 измерения), зафиксированных в данном микробиотопе, которым потенциально может подвергаться рептилия, а не отдельных показателей.
5. Оценен природоохранный статус амфибий и рептилий Тувы. На основании имеющихся данных рекомендуется занести в Красную Книгу Республики Тува дополнительно 4 вида рептилий (*Phrynocephalus versicolor*, *Eremias multiocellata*, *Lacerta agilis* и *Gloydius halys* (убсунурский подвид) как редкие, обитающие на периферии видового ареала, и 3 вида под той же категорией в Красную Книгу России (*Phrynocephalus versicolor*, *Eremias multiocellata* и *Gloydius halys* (убсунурский подвид).

### Список публикаций по теме диссертации

#### Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

**Кропачев И. И.** Термобиология пестрой круглоголовки Кулагина, *Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedriaga, 1909 (Squamata: Agamidae) на северной границе ареала вида в Туве / **И. И. Кропачев** // Известия Самарского научного центра РАН. – 2013. – Т. 15, № 3(7). – С. 2319–2327.

**Кропачев И. И.** Некоторые особенности термобиологии ящурки Пржевальского *Eremias przewalskii* (Strauch, 1876) (Squamata: Lacertidae) в Туве / **И. И. Кропачев** // Известия Самарского научного центра РАН. – 2013. – Т. 16, № 5(1). – С. 439–442.

**Кропачев И. И.** Анализ географического распространения и ландшафтного распределения амфибий и рептилий в республике Тува / **И. И. Кропачев** // Труды Зоологического института РАН. – 2014. – Т. 318, № 4. – С. 371–381.

**Кропачев И. И.** Новый подвид обыкновенного щитомордника *Gloydius halys* (Pallas, 1776) (Viperidae, Crotalinae) из Тувы и западной Монголии / **И. И. Кропачев**, Н. Л. Орлов // Труды Зоологического института РАН. – 2017. – Т. 321, № 2. – С. 129–179.

**Kropachev I. I.** *Gloydius ussuriensis* (Emelianov, 1929) [Serpentes: Viperidae: Crotalinae] – a new snake species for the herpetofauna of Mongolia / **I. I. Kropachev**, N. L. Orlov // Russian Journal of Herpetology – 2016. – Vol. 23, № 2. – P. 108–114.

**Публикации в прочих научных изданиях, сборниках  
и материалах конференций:**

**Кропачев И. И.** Ящерицы песков Цугер-Элисс / **И. И. Кропачев** // Состояние и освоение природных ресурсов Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии. Геоэкология природной среды и сообщества. Научные труды ТувИКОПР СО РАН. – 2010. – Т. 10, 11. – С. 135–138.

**Кропачев И. И.** К герпетофауне северо-западной Монголии / **И. И. Кропачев** // Вопросы герпетологии. Материалы Пятого съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского 24 – 27 сентября 2012 г. Минск, Беларусь. – Минск : ИООО «Право и экономика», 2012. – С. 126–129.

**Kropachev I. I.** Adaptation of desert-steppe lizard species to the extreme environmental conditions of the extra-continental climate of Central Asia / **I. I. Kropachev** // 15th European Congress of Herpetology (22.09 – 2.10.2009, Kusadasi – Aydin, Turkey). Programm and Abstracts. - Kusadasi – Aydin. – 2009. – P. 184–185.