

МОРОЗЕНКО Наталья Владимировна

**Эколого-морфологическая структура и
фенетический анализ популяции обыкновенного
ужа (Reptilia; Colubridae; *Natrix natrix*)
Нижнего Поволжья**

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Саратов - 2003

Работа выполнена на кафедре морфологии и экологии животных биологического факультета Саратовского государственного университета им.Н.Г. Чернышевского.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Заслуженный деятель науки РФ
Шляхтин Геннадий Викторович

Научный консультант: кандидат биологических наук, доцент
Завьялов Евгений Владимирович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Горбунов Александр Васильевич

доктор биологических наук, профессор
Ильин Владимир Юрьевич

Ведущая организация: Саратовский филиал Института проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Защита диссертации состоится 28 ноября 2003 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 220.061.06 при Федеральном государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Саратовский государственный аграрный университет имени Н.И. Вавилова» по адресу: 410600, г. Саратов, Театральная пл., д.1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ»

Автореферат разослан « ____ » октября 2003 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Данилов А.Н.

Общая характеристика работы

Актуальность исследования. В современных условиях обширные природные территории Нижнего Поволжья подвержены в той или иной степени воздействию широкого спектра антропогенных факторов. Неизбежным следствием такого влияния является изменение пространственной организации экосистем, а также появление новых специфических особенностей их функционирования. В ряде случаев это приводит к разрушению популяционной структуры некоторых видов, ускорению перестроек их развития, ведущих к непредсказуемым микроэволюционным изменениям. Вместе с тем, разнообразие условий обитания животных на селитебных территориях обуславливает адаптивное расхождение эпигенетических систем популяций, что проявляется в усилении их фенотипического, морфологического и экологического своеобразия (Уоддингтон, 1970), в основе изучения которого лежит анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости.

В связи с этим, важной задачей современных эколого-морфологических исследований является проведение сравнительного анализа выборок позвоночных животных с территорий, подверженных различному уровню антропогенной нагрузки. В качестве удобных модельных объектов в этом отношении могут выступать рептилии (Яблоков и др., 1981), в частности, обыкновенный уж (*Natrix natrix* (L., 1768)) - широко распространенный и многочисленный объект, характеризующийся высокой экологической пластичностью. До настоящего времени систематических исследований эколого-морфологической и фенотипической структуры популяций обыкновенного ужа, адаптивных особенностей рептилий в условиях антропогенной трансформации экосистем в Н. Поволжье не проводилось, что определяет актуальность данного исследования.

Цели и задачи исследования. Целью настоящей работы являлось изучение эколого-морфологической структуры природных популяций обыкновенного ужа, обитающих в различных экологических условиях на территории Н. Поволжья. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- выявление особенностей внутри- и межпопуляционной изменчивости качественных и количественных признаков обыкновенного ужа, определение факторов, влияющих на их проявление, а также анализ половых морфологических различий;

- выделение, описание и систематизация фенотипов фенидов;
- определение степени фенотипической разнородности локальных популяций рептилий в пределах распространения их подвидов;

- выделение микрогеографических групп внутри формально признанных подвидов и уточнение границ их распространения в Н. Поволжье;

- разработка и апробация методов фенотипического мониторинга экологического состояния окружающей среды на основе анализа морфологических признаков обыкновенного ужа.

Научная новизна. Впервые в Н. Поволжье осуществлен анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости качественных и количественных признаков обыкновенного ужа из природных популяций, обитающих в разных экологических условиях. Выявлены половые адаптационные различия, а также особенности географической изменчивости рептилий. Определена роль пространственной изоляции в дифференциации популяций, которая ослабляет генетический поток, а также различий в климатических градиентах природной среды биотопического, интразонального и зонального характера. Уточнены границы распространения подвидовых форм обыкновенного ужа: *N. n. natrix*, обитает в Правобережье и на участках Заволжья в бассейне р. Волги, и *N. n. scutata*, распространение которого связано с аридными территориями степного Левобережья. Выявлены индикаторные свойства встречаемости фенотипических признаков фоллидоза, позволяющие идентифицировать последствия антропогенного воздействия на биоту.

Теоретическое значение работы. Проведенный анализ изменчивости, степени фенотипической разнородности локальных популяций рептилий имеет большое значение для понимания механизмов функционирования и динамики популяций, поддержания устойчивости их фенотипа, т.е. закономерностей популяционного гомеостазирования. Выявленные особенности распространения змей в Н. Поволжье применимы для решения спорных вопросов внутривидовой систематики обыкновенного ужа.

Практическое значение работы. Выделенные фены-маркеры, отражающие состояние популяций, рекомендованы к использованию в системе экологического мониторинга и биоиндикации в биоценозах, подверженных различным типам антропогенного воздействия, в особенности, электромагнитного. Собранные сведения могут быть положены в основу разработки мер по рациональному использованию и охране популяций змей в природе. Полученные результаты используются в курсах лекций по охране природы и спецкурсе «Герпетология» в Саратовском, Самарском, Калмыцком государственных университетах и Пензенском педагогическом университете.

Апробация работы. Материалы исследования докладывались и обсуждались на Третьей конференции герпетологов Поволжья (Тольятти, 2003), Международной конференции «Змеи Восточной Европы» (Тольятти, 2003), научных конференциях Саратовского государственного университета (2000-2003).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 4 научные работы, 2 находятся в печати.

Декларация личного участия автора. Автор лично участвовал в экспедициях по сбору полевого материала в 1998-2002 гг., проведении камеральной обработки, постановке экспериментов, анализе личных сборов и коллекционных материалов Зоологического музея Саратовского государственного университета и Зоологического института РАН. Обработка полученных данных, их интерпретация и оформление осуществлены автором самостоятельно, по плану, согласованному с научным руководителем. В совместных публикациях вклад автора составил 60-80%.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и приложения. Объем работы 195 страниц, в том числе 42 таблиц и 59 рисунков. Список литературы включает 208 работ, из которых 54 на Иностранных языках.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Популяционная структура и дифференциация поселений обыкновенного ужа в Н. Поволжье по морфологическим признакам в основном обуславливаются их пространственной изоляцией.

2. Диверсификация популяций рептилий связана с климатическими градиентами природной среды: неодинаковые условия обитания при разных направлениях отбора приводят к адаптивному расхождению эпигенетических систем популяций, что проявляется в их своеобразии.

3. На уровне популяций элементами биоразнообразия выступают классы сходных фенотипов, а на индивидуальном - оригинальные фенотипы

4. На территории Н. Поволжья обитают две формы обыкновенного ужа: *N. n. natrix* и *N. n. scutata*.

5. С помощью анализа фенотипических и неметрических признаков фоллидоза можно выявить последствия антропогенного загрязнения, в частности, электромагнитного.

Содержание работы

Во введении обосновывается актуальность исследования, его практическая и теоретическая значимость. Сформулированы цель, основные задачи и пути их реализации.

Глава I. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЫКНОВЕННОГО УЖА (обзор литературы)

В главе проанализирована современная литература по экологическим особенностям обыкновенного ужа: биотопической приуроченности,

сезонной и суточной активности, размножению, линьке, питанию, миграциям, а также некоторым аспектам его физиологии (Шляхтин, 1989; Шляхтин и др., 1995; Табачишин и др., 1995; Бакиев, 1998 и др.).

Показано, что подавляющее большинство морфологических признаков обыкновенного ужа подвержено широкому диапазону изменчивости, для изучения которого перспективно использовать сочетание методов фенетического и многомерного статистического анализов.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевые исследования осуществлены автором в период с 1998 по 2002 гг. на территории Саратовской (Александрово-Гайский - I, Аркадакский - II, Ровенский - III, Воскресенский - IV, Аткарский - V, Саратовский - VI административные районы) и Волгоградской (Светлоярский район - VIII) областей, собранные материалы переданы на хранение в Зоологический музей Саратовского университета. В работе использованы также сборы из фондов Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург) и Зоологического музея Саратовского университета по Астраханской области (Красноярский район - VII) и Калмыкии (IX). За период исследований было проанализировано 1450 экземпляров из девяти географических точек Н. Поволжья. Объем изученного материала и используемые методы представлены в табл. 1 и 2.

Таблица 1
Методы полевых и лабораторных исследований,
объем проанализированных материалов

Полевые исследования	Объем материала	Лабораторные исследования	Объем материала
Места сбора материалов	9 районов	Изучение метрических признаков	596 особей / 28 признаков
Протяженность учетных маршрутов	608 км	Анализ признаков фоллидоза	320 особей / 18 признаков
Обследованная с учетами площадь	3.7 км ²	Фенетический анализ	9 популяций / 13 признаков
Заложение стационарных площадок	4 площадки / 57.9 га	Анализ содержимого пищеварительного тракта	326 пищевых проб
Наблюдения за экологией животных (суточной и сезонной активностью, брачным и территориальным поведением, питанием и др.)	750 ч	Наблюдения за экологией животных в неволе (поведением, размножением, линькой, развитием, питанием и др.)	570 ч
Коллекционные сборы автора	784 экз.	Анализ коллекционных сборов:	
Регистрация состояния основных абиотических факторов (температуры, влажности и др.)	940 измерений	- ЗМ СГУ;	647 экз.
		- ЗИИ РАН	19 экз.
		Передано на хранение:	
		- ЗМ СГУ	701 экз.

Количественный учет проводился с использованием стандартных методик (Динесман, Калецкая, 1952; Новиков, 1953). Специфика питания изучалась с применением метода искусственных отрыжек; некоторые данные по питанию, размножению и линьке получены при содержании животных в неволе.

Таблица 2
Биотопическая приуроченность полевых сборов

Местообитания	Длина маршрутов, км	Площадь площадок, га	Всего отмечено, экз.	Количество животных в среднем	
				на 1 км	на 1 га
Берега водоемов	73	6.8	2256	30.9	31.2
Луга	58	4.2	267	4.6	5.5
Поляны, вырубки	45	5.4	270	6.0	6.2
Леса:					
хвойные	84	9.4	966	11.5	13.4
смешанные	95	6.2	456	4.8	5.0
широколиственные	92	12.0	819	8.9	9.6
мелколиственные	71	3.5	94	1.3	1.5
Населенные пункты	22	-	16	0.7	-
Прочие биотопы	68	10.4	41	0.6	0.9

В ходе кадастровой оценки распространения и численности обыкновенного ужа на территории Саратовской области использована карта-схема, выполненная в системе UTM (проекция Меркатора). При этом территория региона была разбита на квадраты со сторонами 100 км, каждый из которых был закодирован сочетанием двух латинских букв, как этого требуют правила Атласа амфибий и рептилий Европы (Atlas..., 1997). В свою очередь каждый большой квадрат подразделялся на 16 равных частей площадью 625 км со своим порядковым номером (121 полных и 78 редуцированных квадратов). Картографирование полученных данных выполнялось с применением программы Mapinfo Professional.

В ходе исследования морфологической (индивидуальной, межпопуляционной и географической) изменчивости применяли схему измерений и взвешиваний, наиболее полно характеризующих вид. Окраска пресмыкающихся описывалась по шкале цветов А.С. Бондарцева (1954). Измерения проводились по схеме, принятой в руководстве по изучению земноводных и пресмыкающихся (Щербак и др., 1989) с дополнениями. При фенетическом анализе внутривидовой изменчивости применялся алгоритм, предложенный Г.В. Шляхтиным и В.Л. Голиковой (1986). Статистическая обработка морфометрических данных проводилась с использованием комбинированного метода многомерной статистики, где последовательно

применялись методы соответствий и многомерного шкалирования (Елисеев, 2001).

Глава 3. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОГО УЖА В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Обыкновенный уж является одним из доминирующих видов герпетофауны Н. Поволжья, который обнаружен во многих районах изучаемого региона. В Правобережье при продвижении от северных районов к южным его численность несколько уменьшается. Максимальные показатели обилия зарегистрированы в пределах Турковского, Аркадакского, Саратовского, Воскресенского и Вольского административных районов Саратовской области (рис. 1). Обыкновенный уж населяет различные биотопы, отдавая предпочтение увлажненным, осваивает также антропогенный ландшафт: отмечен в черте гг. Саратова и Волгограда.

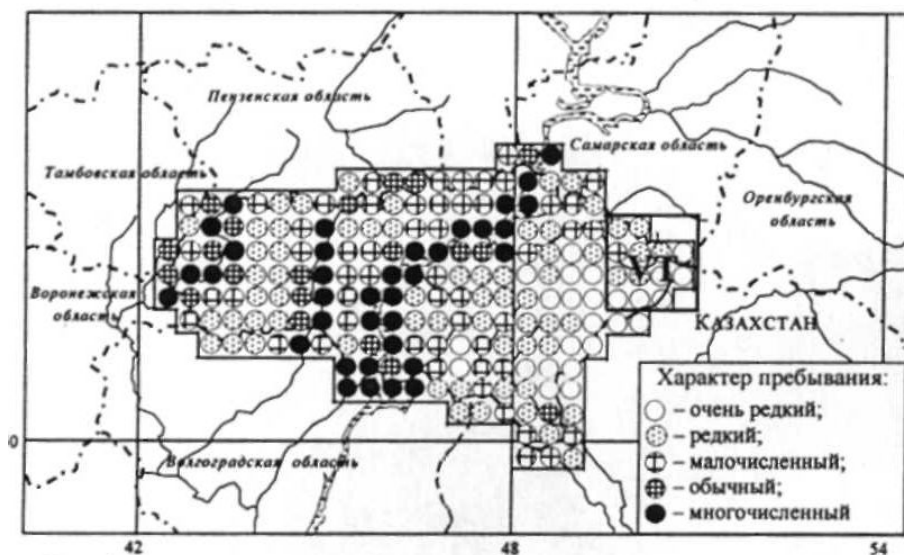


Рис. 1. Распространение обыкновенного ужа в Саратовской области (квадраты 25 × 25 км в системе UTM)

Проведенные наблюдения за образом жизни обыкновенного ужа показали тесную зависимость сезонной активности от погодных условий. Наиболее поздняя дата регистрации ужа в пределах Саратовской области приходится на 08.10.2000 г., когда сеголеток был отмечен в пойме р. Чардым Новобурасского района. Самая ранняя находка зарегистрирована 09.03.2001 г. на р. Медведица Аткарского района. Период сезонной активности длится в среднем 183 дня, максимальный - 213 дней. Суточный цикл активности тесно связан с абиотическими факторами. Первые встречи отмечены в 6 ч 45 мин,

последние - в 22-23 ч. Наиболее активны ужи при температуре воздуха +20...+26°C.

В результате исследований описаны особенности размножения обыкновенного ужа. Самая большая, очевидно, совместная кладка из 90 яиц обнаружена в береговой зоне р. Хопер (Аркадакский район). С целью изучения пищевого рациона применялся метод спровоцированного отрыгивания. Результаты анализа содержимого желудков (n=326) представлены в табл. 3. Следует подчеркнуть, что в 55% случаев желудки анализируемых змей оказались пустыми.

Таблица 3.

Содержание желудков обыкновенных ужей

Пищевые объекты	Количество экземпляров	
	абсолютное	%
Озерная лягушка	92	62.6
Остромордая лягушка	24	16.3
Обыкновенная чесночница	14	9.5
Зеленая жаба	10	6.8
Краснобрюхая жерлянка	4	2.7
Обыкновенный тритон	3	2.1
Всего	147	100

При изучении этологических особенностей обыкновенного ужа выявлено, что при опасности он использует в основном два способа защиты: агрессивность (60%) и имитацию смерти (40%).

Глава 4. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ И ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ОБЫКНОВЕННОГО УЖА В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Обыкновенный уж, как и многие другие пресмыкающиеся, характеризуется относительно низкой способностью к расселению, в связи с этим локальные популяции нередко оказываются в условиях репродуктивной изоляции, масштабы которой в значительной степени связаны с мозаичностью ландшафтов и агрегированностью поселений. Это обстоятельство в разных условиях обитания и при разных векторах давления отбора неотвратно приводит к адаптивному расхождению эпигенетических систем популяций и проявляется в нарастании их генетической и эколого-морфологической специфичности.

В результате сравнительного анализа выборок выявлены межпопуляционные различия в размерах особей и установлена клинальная изменчивость для некоторых исследованных признаков. Она выражается в увеличении данных показателей в широтном (*L*, *L.cd*, *L.cap*, *L.fr*, *L.int.m.ant*, *L.int.m.post*) и долготном (*Lt.fr*, *L.par*, *Lt.par*, *L.fr.ros*) направлениях, что не характерно для рассчитанных индексов.

При изучении полового диморфизма получены данные о значительных различиях абсолютных размеров ряда признаков у самцов и самок. Самки характеризуются относительно более крупными размерами тела, головы и соответственно лобных, теменных, передних и задних нижнечелюстных щитков и имеют более короткий хвост.

Для оценки различий между выборками по всему комплексу размерных признаков и рассчитанных индексов был использован комбинированный метод многомерной статистики (Елисеев, 2001) отдельно по половым группам. Полученные результаты представлены в виде метрических конфигураций распределения выборок и двумерном пространстве (рис. 2).

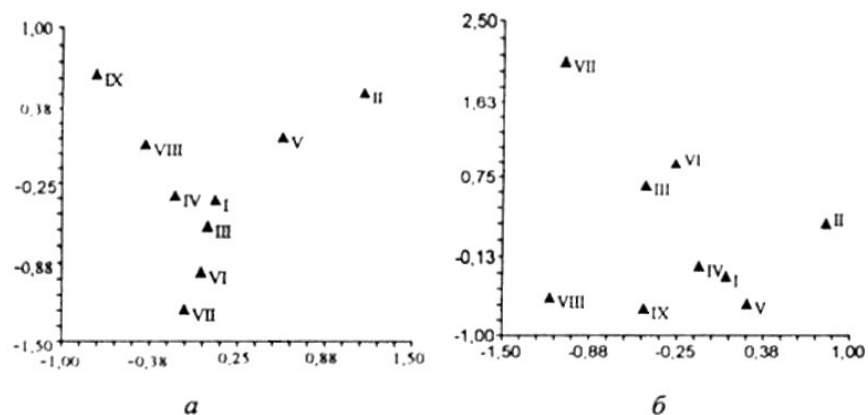


Рис. 2. Ранжирование выборок обыкновенного ужа в двумерном пространстве по комплексу размерных признаков и индексов: *а* – самцы, *б* – самки. Нумерацию выборок (I-IX) см. в тексте на стр. 6

Расстояние между точками на графиках тем больше, чем значительнее различаются особи по исследуемым морфометрическим признакам. Диверсификации популяций обыкновенного ужа по данной группе признаков и становлению популяционной структуры вида в Н. Поволжье способствует в первую очередь пространственная изоляция, которая ослабляет генетический поток. В этой связи максимальные различия обнаружены между крайними выборками, находящимися на значительном удалении друг от друга, а между промежуточными популяциями различия меньше. Таким образом, прекращение относительно свободного обмена мигрантами и возникновение эколого-географической преграды ведет к усилению дифференциации группировок и, по-видимому, к формированию своеобразной эпигенетической системы. Отсюда логично вытекает второй вывод: дифференциация популяций связана с существующими климатическими градиентами природной среды. Третий, не менее значимый вывод,

заключается в том, что значительная географическая изменчивость размеров обыкновенного ужа ограничивает использование данных признаков в таксономических целях при изучении подвидового статуса рептилий.

Большое диагностическое значение при решении вопросов систематики имеет анализ чешуйчатого покрова тела обыкновенного ужа. Сравнение выборок по всему комплексу признаков фolidоза с применением выше указанного комбинированного метода статистического анализа позволило выявить разнонаправленность клинальной изменчивости по половым группам (рис. 3), что является вполне закономерным результатом в связи с существованием значимых различий в щитковании самцов и самок обыкновенного ужа в первую очередь по брюшным и подхвостовым чешуям.

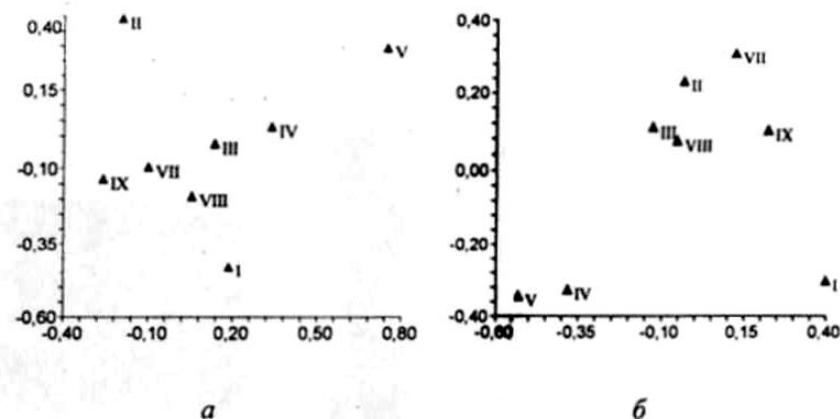


Рис. 3. Ранжирование выборок обыкновенного ужа по комплексу признаков фolidоза в двумерном пространстве: *а* – самцы, *б* – самки. Нумерацию выборок (I-IX) см. в тексте на стр. 6

Одна из осей графика отражает межпопуляционные различия фolidоза рептилий, проявляющиеся при продвижении по изучаемой территории в меридиональном направлении. У самцов с севера на юг увеличивается число подхвостовых щитков и щитков вокруг туловища около головы. Кроме того, в том же направлении увеличивается доля особей с девятнадцатью щитками вокруг середины туловища, десятью нижнегубными, пятью нижнегубными, касающимися первой пары нижнечелюстных, и тремя височными. Вдоль выделенной клины повышается степень внутривидового разнообразия (μ) щитков заглазничных, височных и вокруг туловища.

С севера на юг выявлено увеличение доли самок с девятнадцатью щитками вокруг середины тела. В этом же направлении возрастает количество щитков вокруг туловища около головы, а также участие в популяциях самок с девятью нижнегубными и четырьмя височными щитками. Вместе с тем вторая ось характеризует географические различия популяций змей в широтном направлении. Вполне очевидно, что размах межпопуляционных различий выражен в большей степени в долготном направлении, нежели в широтном. Это косвенно подтверждает ранее высказанное мнение о наличии широкой (до несколько десятков км) зоны первичной интерградации номинативной (*N. n. natrix*) и восточной (*N. n. scutata*) подвидовых форм, граница между которыми, по-видимому, пролегла в саратовском и волгоградском Заволжье в меридиональном направлении (Zavialov, Tabachishin, 1998). В этой ситуации морфологические различия, в частности особенности щиткования, косвенно отражают степень генетических популяционных различий.

Широкий диапазон изменчивости чешуи по местоположению, форме, строению и размеру позволяет выделить 38 фенотипов фоллидоза. Для анализа структуры фенетического разнообразия получены метрические конфигурации (рис. 4), которые свидетельствуют в пользу более высоких адаптивных способностей самок по отношению к самцам. Этот вывод основывается на достаточно значимых половых различиях в распределении выборок на построенных графиках. Фенетическая структура фоллидоза самок более тесно связана с градиентом климатических условий региона. Расположение выборок на графиках отражает влияние комплекса эдификаторных факторов, определяющих зональность природных условий изучаемой территории. Применительно к настоящему исследованию более уместно говорить не об изоляционной роли мозаичности ландшафтов, а, напротив, о нивелировании широтных различий фенооблика на основе общности экологических условий занимаемых змеями пойменных биотопов.

Таким образом, в связи со сходством значений большого спектра абиотических факторов на участках обитания ужей в Воскресенском и Ровенском районах Саратовской области, Волгоградской и Астраханской областях эти выборки на метрических конфигурациях оказались практически в одном секторе. В итоге, связь обыкновенных ужей в волжской пойме с однотипными станциями и возможность практически беспрепятственного расширения эпигенетического ландшафта популяций определяют относительную фенетическую близость рептилий сравниваемых выборок. Значительное влияние микростациональных экологических показателей, в частности обводненности территории, на фенооблик популяций обыкновенного ужа наглядно подтверждается примером значительной

вариабельности фенетических признаков животных (самцов и самок) из Калмыкии, где обширные аридные территории были подвержены ирригационными работами относительно недавно.

При изучении фенетической изменчивости рептилий важное значение имеет окраска животных, которая позволяет выявлять закономерности онтогенетической адаптации организмов к условиям существования и проследить их эволюционные последствия в пространстве и во времени. Исследованные популяции характеризуются высокой степенью изменчивости рисунка и окраски покровов. В результате проведенного анализа данных признаков были выделены варианты: 3 по цвету и 4 по рисунку спинной поверхности, 12 по окраске брюшной стороны, 8 по рисунку и 3 по проявлению центральной продольной белой полосы на вентральной части хвоста, 4 по цвету и 9 по форме затылочных пятен. В качестве примера на рис. 5 показаны выделенные фенотипы рисунка брюшной поверхности обыкновенного ужа.

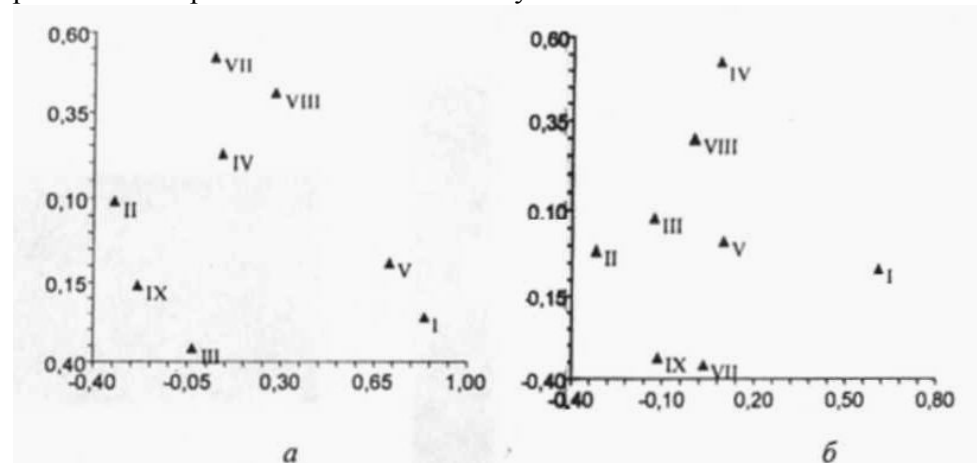


Рис. 4. Ранжирование выборок обыкновенного ужа по комплексу фенетических признаков в пространстве главных компонент: а – самцы, б – самки. Нумерацию выборок (I-IX) см. в тексте на стр. 6

Полиморфизм окраски обыкновенного ужа, как показали наши исследования, обусловлен различными особенностями внешней среды: характером растительности, фоном субстрата, условиями увлажнения и др., т.е. имеет адаптивную значимость. Такие изменения позволяют обеспечивать адекватную реакцию популяций как целостной системы на пространственную гетерогенность среды.

Благодаря этому возможно как широкое географическое распространение обыкновенного ужа, так и успешное освоение им созданной человеком среды обитания. Однако определить селективную ценность тех

или иных морф, присутствующих в чрезвычайно изменчивых популяциях, можно только в результате специальных экспериментов.

Изучение изменчивости окраски обыкновенного ужа позволяет, тем не менее высказать некоторые суждения относительно ее происхождения. Во-первых, следует отметить, что животные (самцы и самки) умеренных широт имеют более темную окраску. Так, у ужей из Ардакского района преобладает черный и темно-серый фон спинной поверхности и окраска в целом однотонная. В южном и юго-восточном направлениях увеличивается пестрота покровов и уменьшается доля ужей с черным фоном спинной поверхности, что наиболее отчетливо проявляется у самцов. Это объясняет близость «астраханской», «волгоградской» и «алтайской» выборок по отношению друг к другу и одновременную их удаленность от остальных. Наибольшая частота встречаемости особей со светло-серой окраской отмечена в «алтайской» выборке. Полученные результаты убедительно подтверждают известное правило Глогера.

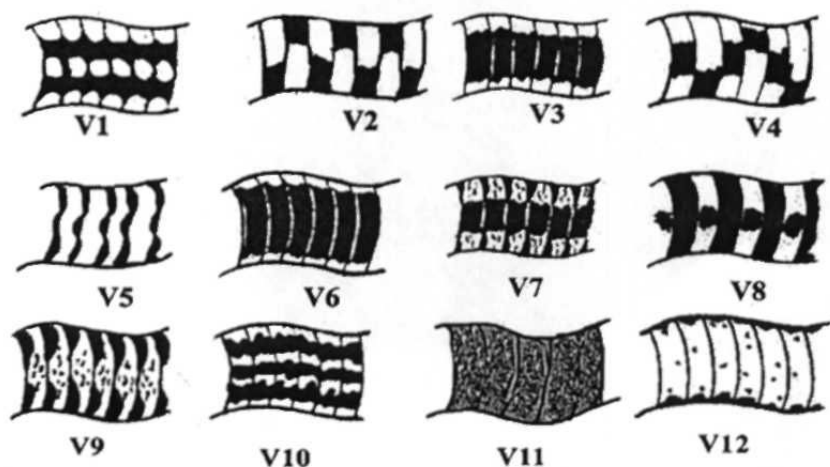


Рис. 5. Основные фенотипы рисунка брюшной поверхности обыкновенного ужа в Н. Поволжье: V_1 – две продольных черных полосы; V_2 – шахматный рисунок; V_3 – центральная черная полоса; V_4 – ступенчатый рисунок; V_5 – узкие черные пятна по бокам и в центре каждого щитка; V_6 – широкая черная полоса; V_7 – узкая черная полоса в центре и черные пятна по бокам щитков; V_8 – чередование черных щитков со щитками, имеющими центральные черные пятна; V_9 – щитки с крупными черными пятнами по бокам и с черными крапинками в центре; V_{10} – три узких черных полосы; V_{11} – размытый рисунок, фон мраморный; V_{12} – белые щитки с отдельными черными крапинами

Сравнение выборок обыкновенных ужей из Н. Поволжья с целью выявления морфометрических различий между право- и левобережными популяциями показало, что пресмыкающиеся из Правобережья более длиннохвостые и характеризуются низкими значениями некоторых индексов: $L/L.cap$, $L.pil/Lat$ морды, $L.from/L.par$. Сравнимые популяционные группировки отличаются и по окраске: в выборках из Правобережья выше доля особей с желтыми затылочными пятнами, а в заволжских - с ярко-оранжевыми. Однако, максимальные значения коэффициента различия несколько не достигают принятого показателя подвидового уровня, что указывает на промежуточный характер ($N. n. natrix$ x $N. n. scutata$) поселений змей, обитание которых приурочено к долине Волгоградского и Саратовского водохранилищ («ровен-ская» и «волгоградская» выборки), а также Калмыкии.

Таким образом, на изученных участках ареала зарегистрировано обитание двух форм обыкновенного ужа: $N. n. natrix$, отмечаемого в Правобережье и на участках Заволжья в бассейне р. Волги, и $N. n. scutata$, распространение которого связано с аридными территориями степного Левобережья. В пределах обоих подвидов выделяется несколько морф (цветовых aberrаций), степень доминирования которых может служить косвенным признаком при таксономической диагностике форм.

Глава 5. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОБЫКНОВЕННОГО УЖА В МОНИТОРИНГЕ СОСТОЯНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Исследование популяций обыкновенного ужа проводилось на территориях с различной степенью антропогенной нагрузки. При сравнительном анализе по морфометрическим признакам щиткования и фенам фолидоза (рис. 6) выделяется популяция из Саратовского района, которая длительное время обитает в условиях повышенного электромагнитного излучения. Возможно поэтому, высокое значение фенетической дистанции этой популяции, отделяющей ее от других выборок, обусловило тесное расположение в одной части метрического пространства всех остальных точек.

Одним из главных показателей изменений гомеостаза с морфологической точки зрения является степень флуктуирующей асимметрии, для оценки которой учитывали проявление щитков с правой и левой сторон тела и рассчитывали частоту ассиметричного проявления (в %). Этот показатель оказался достоверно выше в выборке из Саратовского района ($p < 0.05$) (табл. 4).

Таблица. 4
Частота встречаемости особей с симметричным и асимметричным проявлением признаков, %

Выборки	n	Пол	Lab		Sub.lab		Tempr		Sublab. + Infram. anter.	
			Сим.	Асим.	Сим.	Асим.	Сим.	Асим.	Сим.	Асим.
«алгайская»	27	♂	66.67	33.33	77.78	22.22	77.78	22.22	55.56	44.44
	30	♀	90.0	10.0	86.67	13.33	46.67	53.33	80.0	20.0
«аткарская»	14	♂	100	-	57.14	42.86	85.71	14.29	57.14	42.86
	17	♀	100	-	75.0	25.0	100	-	75.0	25.0
«аркалакская»	27	♂	100	-	59.26	40.74	74.07	25.93	77.78	22.22
	42	♀	96.08	3.92	78.43	21.57	80.39	19.61	82.35	17.65
«воскресенская»	17	♂	83.33	16.67	75.0	25.0	66.67	33.33	91.67	8.33
	17	♀	91.67	8.33	83.33	16.67	50.0	50.0	91.67	8.33
«ровенская»	14	♂	93.75	6.25	75.0	25.0	50.0	50.0	81.25	18.75
	11	♀	94.12	5.88	88.24	11.76	70.59	29.41	76.47	23.53
«волгоградская»	24	♂	75.0	25.0	75.0	25.0	58.33	41.67	75.0	25.0
	22	♀	92.86	7.14	78.57	21.43	71.43	28.57	78.57	21.43
«астраханская»	16	♂	88.89	11.11	66.67	33.33	77.78	22.22	77.78	22.22
	17	♀	100	-	66.67	33.33	83.33	16.67	83.33	16.67
«калмыцкая»	17	♂	100	-	82.35	17.65	76.47	23.53	85.29	14.71
	18	♀	100	-	77.78	22.22	66.67	33.33	72.22	27.78
«саратовская»	10	♂	33.33	66.67	50.0	50.0	16.67	83.33	33.33	66.67
	15	♀	40.0	60.0	-	100	40.0	60.0	60.0	40.0

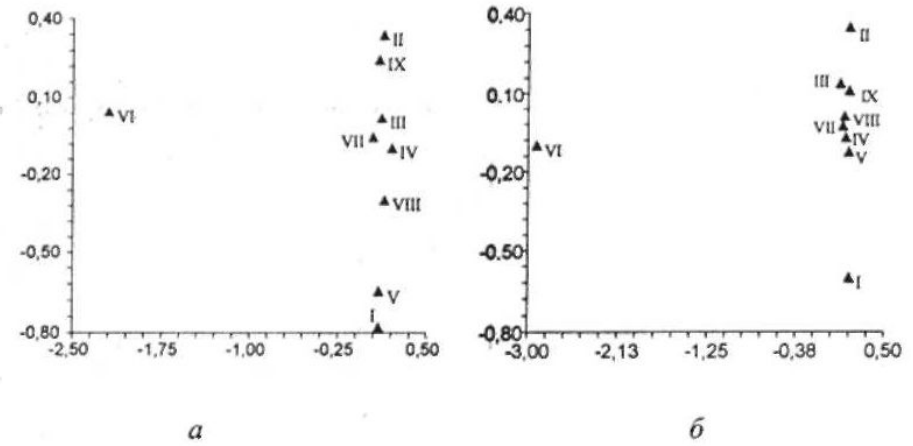


Рис. 6. Ранжирование выборок обыкновенного ужа по фенам фолидоза в пространстве главных компонент: а – самцы, б – самки. Нумерацию выборок (I-IX) см. в тексте на стр. 6

Это можно объяснить стрессующим изменением экологической среды в данном месте обитания, что в итоге приводит к перестройке морфогенетической системы животных и сопровождается дестабилизацией развития. Таким образом, результаты проведенного анализа хорошо согласуются с представлениями о флуктуирующей асимметрии как показателе дестабилизации и разбалансировки развития (Захаров, 1987) и являются прямым и убедительным доказательством такой связи.

ВЫВОДЫ

1. У обыкновенного ужа выявлена высокая степень внутри- и межпопуляционной изменчивости локальных популяций по абсолютным размерам, неметрическим пороговым признакам фолидоза и окраске покровов. Абсолютные размеры увеличиваются в широтном и долготном направлениях, что ограничивает использование данных признаков в диагностике внутривидовых форм.

2. Обнаружена географическая изменчивость признаков фолидоза: с севера на юг и запада на восток увеличивается число подхвостовых щитков, повышается степень внутривидовой изменчивости щитков заглазничных, височных и вокруг туловища. С севера на юг выявлено увеличение доли самок с девятнадцатью щитками вокруг середины туловища, девятью нижнегубными и четырьмя височными, изменчивость которых у самцов имеет обратную направленность. При продвижении с

запада на восток увеличивается доля ужей с семью верхнегубными, четырьмя височными и тремя заглазничными чешуями.

3. Дифференциация поселений по морфометрическим признакам и структура популяций обыкновенного ужа в Н. Поволжье в основном определяется пространственной изоляцией, которая ослабляет генетический поток. Поэтому максимальные различия выявлены между крайними выборками, находящимися на достаточном удалении друг от друга, а между промежуточными популяциями различия невелики. Прекращение относительно свободного обмена мигрантами и возникновение эколого-географических преград ведет к усилению дифференциации группировок и формированию их уникальной эпигенетической системы. Различия ландшафтно-климатических условий зонального характера проявляются в фенотипе змей и достигают значимых величин через относительно продолжительные исторические промежутки времени и в достаточно разобщенных между собой районах. Установлено, что процесс адаптации к изменяющимся условиям среды у самок протекает быстрее, чем у самцов.

4. Половой диморфизм обыкновенного ужа проявляется по абсолютным размерам и ряду индексов. Самки отличаются от самцов относительно более крупными размерами тела, головы, лобных, теменных, передних и задних нижнечелюстных щитков и имеют более короткий хвост. Значимые половые различия отмечены по количеству брюшных и подхвостовых щитков.

5. Выделены, описаны и систематизированы дискретные альтернативные варианты различных признаков фоллидоза и окраски обыкновенного ужа: выделены новые фены в проявлении анальных и горловых щитков, формы затылочных пятен, рисунка брюшной и вентральной поверхностей, которые определяются различными микростациональными климатическими и экологическими условиями среды. На популяционном уровне элементами биоразнообразия выступают классы сходных фенотипов, а на индивидуальном - целостные фенотипы: в южном и юго-восточном направлениях увеличивается пестрота покровов и уменьшается доля ужей с черным фоном спинной поверхности.

6. На территории Н. Поволжья уточнены границы распространения подвидов обыкновенного ужа: *N. n. natrix*, обитает в Правобережье и на участках Заволжья в бассейне р. Волги, и *N. n. scutata*, распространение которого связано с аридными территориями степного Левобережья; граница между ними проходит в саратовском и волгоградском Заволжье в меридиональном направлении.

7. Установлено, что влияние электромагнитного излучения на фенотип популяций обыкновенного ужа проявляется в условиях длительного и высокого по интенсивности (значительно превышающего ПДУ) воздействия.

Выявлены индикаторные свойства встречаемости фенов неметрических признаков фоллидоза, позволяющие уловить последствия влияния электромагнитного излучения на морфогенез животных, что определяет возможность использования фенетических методов анализа фоллидоза рептилий в мониторинге состояния окружающей среды селитебных территорий.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Морозенко Н.В., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Елисеев Д.В., Табачишина И.Е. Степень межпопуляционных различий обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в Нижнем Поволжье на основе многомерного анализа признаков фоллидоза // Поволжский экологический журнал. 2002. №3. С. 288-292.

2. Морозенко Н.В., Шляхтин Г.В. Завьялов Е.В. Изменчивость окраски ужа (*Natrix natrix*) в Нижнем Поволжье // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. Тольятти, 2003. С. 57-60.

3. Морозенко Н.В., Завьялов Е.В. Шляхтин Г.В. Популяционная изменчивость фоллидоза обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в Нижнем Поволжье // Змеи Восточной Европы Материалы междунар. конф. Тольятти, 2003. С. 60-62.

4. Шляхтин Г.В., Морозенко Н.В., Сомов А.Ю., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Елисеев Д.В. Использование морфологических особенностей обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в диагностике состояния окружающей среды // Вопросы биологов экологии, химии и методики обучения. Саратов, 2003. Вып. 6. С. 43-50.

5. Морозенко Н.В., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В. Анализ популяционной изменчивости окраски покровов обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в Нижнем Поволжье // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова. 2003. № 4 (в печати)

6. Морозенко Н.В., Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В. Анализ флуктуирующей асимметрии обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в популяциях Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. 2003. № 3 (в печати).