

ЧЕТВЕРТЫЙ СЪЕЗД
ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
ИМЕНИ А. М. НИКОЛЬСКОГО

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского.

СПб: Русская коллекция, 2011. 336 с.

Сборник содержит материалы докладов и стендовых сообщения, представленных на Четвертом съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского, который состоялся в г. Казань 12—17 октября 2009 г.

Издание предназначено для специалистов-герпетологов, зоологов широкого профиля (экологов, морфологов, систематиков, специалистов в области охраны природы), студентов биологических специализаций и преподавателей биологических факультетов высших учебных заведений.

Редакционная коллегия сборника:

Н. Б. Ананьева (гл. редактор), Л. Я. Боркин, И. Г. Данилов, И. В. Доронин (секретарь), Е. А. Дунаев, В. И. Ищенко, А. В. Коросов, В. Н. Куранова, Г. А. Лада, С. Н. Литвинчук, Н. Л. Орлов, В. Ф. Орлова, Р. И. Замалетдинов, Б. С. Туниев, Р. Г. Халиков, А. Ю. Целлариус

ISBN 978-5-901440-64-3

© Герпетологическое общество им. А. М. Никольского, 2011

© Зоологический институт Российской академии наук, 2011

Российская академия наук
Герпетологическое общество им. А. М. Никольского
Зоологический институт
Казанский государственный университет

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

Материалы Четвертого съезда
Герпетологического общества им. А. М. Никольского

12—17 октября 2009 г.
Казань

Редакционная коллегия сборника:

Н. Б. Ананьева (гл. редактор), Л. Я. Боркин, И. Г. Данилов,
И. В. Доронин (секретарь), Е. А. Дунаев, В. И. Ищенко,
А. В. Коросов, В. Н. Куранова, Г. А. Лада, С. Н. Литвинчук,
Н. Л. Орлов, В. Ф. Орлова, Р. И. Замалетдинов, Б. С. Туниев,
Р. Г. Халиков, А. Ю. Целлариус

Санкт-Петербург
2011

Russian Academy of Sciences
A. M. Nikolsky Herpetological Society
Zoological Institute
Kazan State University

THE PROBLEMS OF HERPETOLOGY

Proceedings of the 4th Meeting
of the Nikolsky Herpetological Society

12—17 October 2009
Kazan

Editorial Board:

N. B. Ananjeva (editor-in-chief), L. Ja. Borkin, I. G. Danilov,
I. V. Doronin (secretary), E. A. Dunayev, V. G. Ischenko,
A. V. Korosov, V. N. Kuranova, G. A. Lada, S. N. Litvinchuk,
N. L. Orlov, V. F. Orlova, R. I. Zamaletdinov, B. S. Tuniyev,
R. G. Khalikov, A. Yu. Tsellarius

Saint-Petersburg
2011

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сборник содержит материалы докладов и стендовых сообщений, представленных на Четвертом съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского, который состоялся в г. Казань 12—17 октября 2009 г. в соответствии с решением Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (октябрь 2006 г., г. Пушкино-на Оке) согласно Уставу Герпетологического общества им. А. М. Никольского при РАН. Четвертый съезд был организован Казанским государственным университетом и Российской академией наук: Герпетологическим обществом им. А. М. Никольского и Зоологическим институтом РАН.

В сборнике представлены 54 статьи 103 авторов из 43 научных, учебных и природоохранных учреждений и организаций России и Монголии. Тематика материалов отражает современное состояние российской герпетологии и соответствует ее актуальным проблемам и направлениям. Форма подачи материалов сохраняет традиции предыдущих выпусков, за исключением представления цитируемой литературы, которое соответствует правилам для авторов «Ученых записок Казанского государственного университета», где первоначально планировалось, но по техническим причинам не было осуществлено настоящее издание.

Первые выпуски сборника «Вопросы герпетологии», содержащие тезисы и авторефераты докладов Первой, Третьей, Четвертой, Пятой и Шестой Всесоюзной герпетологических конференций, состоявшихся в 1964, 1973, 1977 гг. (Ленинград), 1981 г. (Ашхабад), 1985 г. (Ташкент) были опубликованы в Ленинграде. Седьмая Всесоюзная герпетологическая конференция проходила в Киеве в 1989 г., там же были опубликованы ее материалы.

После организации Герпетологического общества им. А. М. Никольского на Учредительном съезде в 1991 г. в г. Пушкино-на Оке и его регистрации при РАН в 1993 г. Первый съезд вновь созданного общества состоялся после длительного перерыва, в г. Пушкино-на Оке, 4—7 декабря 2000 г. Герпетологическое сообщество поддержало инициативу Президиума общества сохранить преемственность традиций в названии издания. В 2001 году был опубликован сборник материалов Первого съезда под традиционным названием «Вопросы герпетологии». Второй съезд Герпетологического общества им. А. М. Никольского был организован в Санкт-Петербурге 12—16 августа 2003 г. совместно с 12-м съездом Европейского герпетологического общества (*Societas Europaea Herpetologica*), его материалы, представленные в виде полноценных статей с соответствующими списками цитированных литературных источников, опубликованы на английском языке в сборнике «*Herpetologica Petropolitana*» в 2005 г.

Как предыдущий сборник материалов Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (2008), так и настоящее издание сопровождаются списками цитированной литературы.

Представленные материалы расположены в алфавитном порядке по фамилиям авторов. Кроме них, сборник содержит Резолюцию Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского и авторский указатель, а также информацию об официальном веб-сайте общества.

*Президент Герпетологического общества им. А. М. Никольского
Н. Б. Ананьева*

<http://www.zin.ru/societies/nhs/>

Актуальная информация о деятельности Герпетологического общества им. А. М. Никольского представлена на официальном веб-сайте общества по адресу <http://www.zin.ru/societies/nhs/>

На сайте общества размещены анкетные данные и контактная информация действительных членов Герпетологического общества.



РОССИЙСКОЕ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
имени Александра Михайловича Никольского

ГЛАВНАЯ	ИСТОРИЯ	УСТАВ	ЧЛЕНСТВО	МЕРОПРИЯТИЯ	ПУБЛИКАЦИИ	ОБЪЯВЛЕНИЯ	КОНТАКТЫ	ССЫЛКИ
-------------------------	-------------------------	-----------------------	--------------------------	-----------------------------	----------------------------	----------------------------	--------------------------	------------------------

[Главная](#) > Публикации общества



ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского

Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского.

Редакционная коллегия: Н. Б. Ананьева, И. Г. Данилов, Е. А. Дунаев, В. Г. Ищенко, Г. А. Лада, С. Н. Литвинчук, В. Ф. Орлова, Э. М. Смирнова, Б. С. Туниев, Р. Г. Халиков

Санкт-Петербург, 2008. 468 с. 70 илл. ISBN 978-5-98092-021-0

Сборник содержит материалы докладов и стендовых сообщения, представленных на Третьем съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского, который состоялся в г. Пущино (Московская область) 9—13 октября 2006 г.

В сборнике представлено 68 статей 112 авторов из 52 научных и учебных учреждений и организаций России, Беларуси, Украины, Армении, Казахстана, Узбекистана и Ирана. Тематика материалов сохраняет традиции предыдущих выпусков и соответствует актуальным проблемам и направлениям современной герпетологии. Статьи посвящены вопросам систематики, филогении, палеонтологии, морфологии, фаунистики, экологии, эволюции и охраны земноводных и пресмыкающихся.

 [Сборник в формате PDF \(6.1 Мб\)](#)

Последнее изменение: 15 декабря 2009 © Герпетологическое общество им. А. М. Никольского, 2006-09

СОВРЕМЕННЫЙ ВЗГЛЯД НА БИОРАЗНООБРАЗИЕ ТРОПИЧЕСКОЙ АЗИИ: ВКЛАД РОССИЙСКИХ ГЕРПЕТОЛОГОВ

Н. Б. Ананьева, Н. Л. Орлов

Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург

MODERN IDEAS ON BIODIVERSITY OF TROPICAL ASIA: CONTRIBUTION OF RUSSIAN HERPETOLOGISTS

N. B. Ananjeva, N. L. Orlov

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

This paper shortly describes the history of tropical herpetological research in Russia and its current condition. Tropical regions of South and Southeast Asia are characterized by very high level of biological diversity of terrestrial fauna as well as tropical fauna of South and Central America. During the last decade the crucial changes took place in our ideas about taxonomic diversity in these regions, number of taxa of all the groups of animals including amphibians and reptiles. East Indochina (and in particular Vietnam) having one of the more high level of biodiversity of terrestrial fauna in Asia was poorer studied than the western regions of tropical Asia until 80th of XX century. During the last 20 years an increasing interest to the nature of tropical biota shows in particular the key role of mountain ecosystems in the conservation of biodiversity of Southeast Asia and attracts an attention of specialists to survey of this region. Russian scientists make the important contribution to tropical Asiatic herpetological research.

Настоящее сообщение ставит своей целью кратко описать историю тропических исследований в России и их современное состояние. Тропические районы Южной и Юго-Восточной Азии характеризуются высочайшим уровнем биологического разнообразия наземной фауны наряду с тропиками Южной и Центральной Америки. За последнее десятилетие произошли принципиальные изменения в представлениях о количестве таксонов всех групп животных, в том числе амфибий и рептилий, в этих регионах. Обладающий одним из наиболее высоких уровней разнообразия наземной фауны в Азии, восточный Индокитай (и, в частности, Вьетнам) явно уступал в степени изученности западным районам тропической Азии до 80-х годов XX века. В последние 20 лет возросший интерес к природе тропической биоты показал, в частности, ключевое значение горных экосистем в сохранении биоразнообразия Юго-Восточной Азии и привлек внимание исследователей всего мира к изучению этого региона. Среди них важное место занимают российские герпетологи.

Исторически в России не были развернуты столь масштабные путешествия в тропики, как в европейских колониальных державах (Великобритания, Франция, Германия). Географы и путешественники Российской Импе-

рии, среди которых столь прославленные имена как Н. М. Пржевальский, П. К. Козлов, В. И. Роборовский, Г. Н. Потанин, Н. А. Зарудный и другие, приобрели всемирную известность своими географическими, ботаническими и зоологическими исследованиями обширных российских азиатских территорий и сопредельных стран Передней и Центральной Азии. Тем не менее, с полным правом можно говорить также о важном вкладе российских исследователей в изучение биоразнообразия тропической Азии. Герпетологические коллекции, собранные в различных районах Южной и Юго-Восточной Азии и, в первую очередь, во Вьетнаме, которые хранятся преимущественно в Зоологическом институте РАН и Зоологическом музее Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, весьма обширны как по разнообразию представленных таксонов, так и по количеству типовых экземпляров.

Историю регулярных тропических герпетологических исследований можно проследить, начиная с публикаций куратора отдела герпетологии Зоологического института РАН Сергея Александровича Чернова (1903—1964). С. А. Чернов был великолепным знатоком мировой фауны пресмыкающихся и с большим воодушевлением включился в изучение коллекций, собранных в субтропических районах КНР в период первых советско-китайских экспедиций (1955—57) с участием сотрудников Зоологического института АН СССР (герпетологические сборы осуществляли А. К. Загуляев, В. В. Попов, О. Л. Крыжановский, Т. Н. Бушик и другие). В частности, им был описан новый вид ужеобразной змеи рода *Calamaria* [1].

К обработке материалов [2] он подключил своего молодого талантливого ученика Илью Сергеевича Даревского, которому суждено было впоследствии стать лидером азиатских тропических исследований в России. И. С. Даревскому в начале его творческого пути посчастливилось участвовать в советско-индонезийской экспедиции, по результатам которой были подготовлены ряд публикаций [3—5], включая описания [6—7]. В дальнейшем он был приглашен участвовать в советско-вьетнамской программе сотрудничества, начатой в 1978 г. с целью изучения биоты тропических лесов Вьетнама. В рамках этой программы был начат и проект герпетологических исследований. Силами Российской академии наук исследования продолжались до 1990 г. Герпетологические исследования осуществлялись на стационарах и маршрутных поездках по стране. Был подготовлен ряд статей по систематике, зоогеографии и экологии амфибий и рептилий, подробные списки которых представлены в изданных в последние годы монографиях российских и вьетнамских авторов [8—13].

В 1988 г. был создан Советско-Вьетнамский тропический центр для изучения биологического разнообразия тропических лесных экосистем, в работе которого принимали участие В. В. Бобров, Б. Д. Васильев, Э. И. Воробьева, Д. В. Семенов, С. В. Смирнов и Д. Н. Тархнишвили, а в настоящее время включились молодые герпетологи Э. А. Галоян и Н. А. Поярков.

Необходимо отметить вклад в герпетологические исследования Вьетнама украинских зоологов из Зоологического музея Национальной академии наук Украины (в первую очередь, Н. Н. Щербака и И. Б. Доценко), которые нашли свое отражение в ряде публикаций [14—15].

Вьетнамско-советское сотрудничество активно развивалось и в области образования: Чан Кьен подготовил и защитил кандидатскую и докторскую диссертации соответственно в Ленинградском университете (1967) и Зоологическом институте АН СССР (1984), а Нгуен Ван Шанг проходил годичную стажировку в 1983 г. в Зоологическом институте АН СССР, после чего защитил диссертацию в Ханое. Эти и ряд других диссертаций по герпетологии в университетах Ханоя, Виня, Хюэ и Дананга были подготовлены под руководством И. С. Даревского, который в 1999 г. был удостоен высокой правительственной награды Вьетнама за подготовку национальных научных кадров.

Последние 25 лет стремительный рост открытия новых видов обеспечивается достижениями международного сотрудничества, в котором важную роль играют и российские специалисты. Совместные российско-вьетнамские исследования возглавлял ведущий российский герпетолог И. С. Даревский, до 1995 г. лично принимавший участие в тропических экспедициях.

Сотрудники Зоологического института РАН (И. С. Даревский, Н. Л. Орлов, Н. Б. Ананьева, Л. А. Куприянова) начали проводить герпетологические исследования и сбор материалов во Вьетнаме с 1982 г. Начиная с 1993 г. и до настоящего времени они возглавляли международные проекты Общества национальной географии (США), Музея Естественной истории Генри Филда, Чикаго (США), Музея сравнительной зоологии Калифорнийского университета Беркли (США), Королевского музея провинции Онтарио, Торонто (Канада), Гетеборгского университета (Швеция), Дармштадского музея естественной истории (Германия), Российского фонда фундаментальных исследований, Фонда Birdlife International, благодаря которым стала возможной организация и проведение масштабных экспедиций в различные районы Индокитая и южного Китая. Данные по земноводным и пресмыкающимся Вьетнама, полученные в результате этих исследований и международного сотрудничества, позволили принципиально изменить представления о таксономическом разнообразии этой страны и Восточного Индокитая в целом (табл. 1). Начиная с 1997 г., в этих исследованиях и проектах по разработке методов разведения амфибий и рептилий Азии в лабораторных условиях принимают участие Д. А. Мельников (ЗИН РАН), Р. А. Назаров (Зоомузей МГУ), Р. К. Бердыев (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова), С. А. Рябов и К. А. Ширяев (Зооэкзотариум, Тула). В последние годы к исследованиям герпетофауны Лаоса приступил А. Б. Стрельцов (Калужский государственный педагогический университет им. К. Э. Циолковского).

Особо следует отметить вклад в организацию совместных полевых работ и изучение амфибий Вьетнама сотрудников Королевского музея провинции Онтарио в Торонто Р. Мерфи (Robert Murphy), Э. Латроп (Amy Lathrop)

Таблица 1. Описания амфибий и рептилий Вьетнама советских и российских авторов.

№	Авторы	Вид	Авторы и год описания
Amphibia			
1	Орлов Н. Л.	<i>Leptobrachium banae</i>	Lathrop, Murphy, Orlov et Ho, 1998 — Russ. J. Herpetol. 5(1): 58.
2	Орлов Н. Л.	<i>Leptobrachium ngoklinhense</i>	Orlov, 2005 — Russ. J. Herpetol. 12(1): 18.
3	Орлов Н. Л.	<i>Leptobrachium xanthospilum</i>	Lathrop, Murphy, Orlov et Ho, 1998 — Russ. J. Herpetol. 5(1): 57.
4	Орлов Н. Л.	<i>Leptolalax nahanbensis</i>	Lathrop, Murphy, Orlov et Ho, 1998 — Amphibia-Reptilia, 19: 260.
5	Орлов Н. Л.	<i>Leptolalax sungi</i>	Lathrop, Murphy, Orlov et Ho, 1998 — Amphibia-Reptilia, 19: 254.
6	Орлов Н. Л.	<i>Leptolalax tuberosus</i>	Inger, Orlov et Darevsky, 1999 — Field. Zool., N.S., 92: 5.
7	Тархнишвили Д. Н.	<i>Microhyla erythropoda</i>	Tarkhishvili, 1994 — J. Bengal Nat. Hist. Soc. N.S., 13: 24.
8	Орлов Н. Л.	<i>Amolops comptrix</i>	(Bain, Stuart et Orlov, 2006) — Copeia, 1: 52.
9	Орлов Н. Л.	<i>Amolops cucae</i>	(Bain, Stuart et Orlov, 2006) — Copeia, 1: 44.
10	Орлов Н. Л.	<i>Amolops minutus</i>	Orlov et Ho, 2007 — Russ. J. Herpetol. 14(3): 222.
11	Орлов Н. Л., Даревский И. С.	<i>Amolops spinapectoralis</i>	Inger, Orlov et Darevsky, 1999 — Field. Zool., N.S., 92: 12.
12	Орлов Н. Л., Даревский И. С.	<i>Amolops splendissimus</i>	Orlov et Ho, 2007 — Russ. J. Herpetol. 14(3): 212.
13	Орлов Н. Л.	<i>Hylarana attigua</i>	(Inger, Orlov et Darevsky, 1999) — Field. Zool., N.S., 92: 14.
14	Орлов Н. Л.	<i>Odorrana bachoensis</i>	(Bain, Lathrop, Murphy, Orlov et Ho, 2003) — Amer. Mus. Novitates, 3417: 32.
15	Орлов Н. Л.	<i>Odorrana banaorum</i>	(Bain, Lathrop, Murphy, Orlov et Ho, 2003) — Amer. Mus. Novitates, 3417: 46.
16	Орлов Н. Л.	<i>Odorrana gigatympana</i>	(Orlov, Ananjeva et Ho, 2006) — Russ. J. Herpetol. 13(2): 156.
17	Орлов Н. Л.	<i>Odorrana yentuensis</i>	Tran, Orlov et Nguyen, 2008 — Russ. J. Herpetol. 15(3): 214.
18	Орлов Н. Л.	<i>Odorrana khalam</i>	(Stuart, Orlov et Chan-Ard, 2005) — Raffles Bull. Zool. 53(1): 125.
19	Орлов Н. Л.	<i>Odorrana morafkai</i>	(Bain, Lathrop, Murphy, Orlov et Ho, 2003 — Amer. Mus. Novitates, 3417: 44.

20	Орлов Н. Л.	<i>Odorrana trankieni</i>	(Orlov, Le et Ho, 2003) — Russ. J. Herpetol. 10(2): 123.
21	Орлов Н. Л.	<i>Aquixalus ananjevae</i>	(Matsui et Orlov, 2004) — Zool. Sci., 24: 671.
22	Орлов Н. Л., Даревский И. С.	<i>Aquixalus baliogaster</i>	(Inger, Orlov et Darevsky, 1999) — Field. Zool., N.S., 92: 30.
23	Орлов Н. Л.	<i>Aquixalus supercornutus</i>	(Orlov, Ho et Nguyen, 2004) — Russ. J. Herpetol. 11(1): 51.
24	Орлов Н. Л., Даревский И. С.	<i>Philautus abditus</i>	Inger, Orlov et Darevsky, 1999 — Field. Zool., N.S., 92: 26.
25	Орлов Н. Л.	<i>Philautus truongsongensis</i>	Orlov et Ho, 2005 — Russ. J. Herpetol. 12(2): 135.
26	Орлов Н. Л.	<i>Rhacophorus chuyangsinensis</i>	Orlov, Nguyen et Ho, 2008 — Russ. J. Herpetol. 15(1): 68.
27	Орлов Н. Л., Даревский И. С.	<i>Rhacophorus exechopygus</i>	Inger, Orlov et Darevsky, 1999 — Field. Zool., N.S., 92: 35.
28	Орлов Н. Л.	<i>Rhacophorus hoanglinensis</i>	Orlov, Lathrop, Murphy et Ho, 2001 — Russ. J. Herpetol. 8(1): 41.
29	Орлов Н. Л.	<i>Rhacophorus marmoridorsum</i>	Orlov, 2008 — Russ. J. Herpetol. 15(2): 134.
30	Орлов Н. Л.	<i>Theloderma ryabovi</i>	Orlov, Dutta, Ghate et Kent, 2006 — Russ. J. Herpetol. 13(2): 136.

Reptilia

1	Орлов Н. Л.	<i>Acanthosaura nataliae</i>	Orlov, Nguyen et Nguyen, 2006 — Russ. J. Herpetol. 13(1): 62.
2	Орлов Н. Л.	<i>Bronchocela vietnamensis</i>	Hallermann et Orlov, 2005 — Russ. J. Herpetol. 12(3): 176.
3	Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Назаров Р. А.	<i>Pseudocophotis kontumensis</i>	Ananjeva, Orlov, Nguyen et Nazarov, 2007 — Russ. J. Herpetol. 14(2): 154.
4	Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л.	<i>Pseudocalotes ziegleri</i>	Hallermann, Nguyen, Orlov et Ananjeva, 2010 — Russ. J. Herpetol. 17(1): 32.
5	Даревский И. С., Куприянова Л. А.	<i>Leiolepis guentherpetersi</i>	Darevsky et Kupriyanova, 1993 — Herpetozoa, 6(1/2): 9.
6	Орлов Н. Л., Даревский И. С.	<i>Goniurosaurus murphyi</i>	Orlov et Darevsky, 1999 — Russ. J. Herpetol. 6(1): 72.
7	Орлов Н. Л., Рябов С. А.	<i>Goniurosaurus huuliensis</i>	Orlov, Ryabov, Nguyen, Nguyen et Ho, 2008 — Russ. J. Herpetol. 15(3): 233.
8	Даревский И. С., Щербак Н. Н.	<i>Cyrtodactylus paradoxus</i>	(Darevsky et Szczerbak, 1997) — Asiat. Herp. Res., 7: 19.
9	Орлов Н. Л., Даревский И. С.	<i>Cyrtodactylus badenensis</i>	Nguyen, Orlov et Darevsky, 2006 — Russ. J. Herpetol. 13(3): 219.

10	Орлов Н. Л., Даревский И. С.	<i>Cyrtodactylus nigriocularis</i>	Nguyen, Orlov et Darevsky, 2006 — Russ. J. Herpetol. 13(3): 216.
11	Орлов Н. Л., Назаров Р. А., Ананьева Н. Б.	<i>Cyrtodactylus caovansungi</i>	Orlov, Nguyen, Nazarov, Ananjeva et Nguyen, 2007 — Russ. J. Herpetol. 14(2): 146.
12	Орлов Н. Б., Ананьева Н. Б.	<i>Cyrtodactylus chauquangensis</i>	Hoang, Orlov, Ananjeva, Johns, Hoang et Dau, 2007 — Russ. J. Herpetol. 14(2): 99.
13	Назаров Р. А., Орлов Н. Л.	<i>Cyrtodactylus ziegleri</i>	Nazarov, Orlov, Nguyen et Ho, 2008 — Russ. J. Herpetol. 15(2): 143.
14	Назаров Р. А., Орлов Н. Л.	<i>Cyrtodactylus cattienensis</i>	Geissler, Nazarov, Orlov, Bohme, Phung, Nguyen et Ziegler, 2009 — Zootaxa, 2161: 21.
15	Орлов Н. Л., Назаров Р. А.	<i>Cyrtodactylus roesleri</i>	Ziegler, Nazarov, Orlov, Nguyen, Vu, Dang, Dinh, Schmitz, 2010 — Zootaxa, 2413: 25.
16	Щербак Н. Н., Некрасова О. Д.	<i>Gekko badenii</i>	Szczerbak et Nekrasova, 1994 — Vestn. Zool., 1: 49.
17	Даревский И. С., Орлов Н. Л.	<i>Gekko ulikovski</i>	Darevsky et Orlov, 1994 — Salamandra, 30(1): 71.
18	Даревский И. С., Куприянова Л. А.	<i>Hemidactylus vietnamensis</i>	Darevsky et Kupriyanova, 1984 — J. Herpetol., 18(3): 281.
19	Даревский И. С.	<i>Dibamus greeri</i>	Darevsky, 1992 — Asiat. Herp. Res., 4: 5—6.
20	Даревский И. С.	<i>Dibamus kondaoensis</i>	Honda, Ota, Hikida et Daresvsky — Trop. Zool., 14(1): 121.
21	Бобров В. В.	<i>Eutropis darevskii</i>	(Bobrov, 1992) — Zool. Zhur., 71(9): 156.
22	Даревский И. С., Орлов Н. Л.	<i>Leptoseps tetradactylus</i>	Darevsky et Orlov, 2005 — Russ. J. Herpetol. 12(1): 65.
23	Даревский И. С., Орлова В. Ф.	<i>Lygosoma carinatum</i>	Darevsky et Orlova, 1996 — Zool. Zhur., 75(5): 791.
24	Даревский И. С., Орлов Н. Л.	<i>Paralipinia</i> gen. nov. <i>Paralipinia rara</i>	Darevsky et Orlov, 1997 — J. Herpetol., 31(3): 323.
25	Даревский И. С.	<i>Sphenomorphus buenloicus</i>	Darevsky et Nguyen, 1983 — Zool. Zhur., 62(12): 1832.
26	Даревский И. С., Орлов Н. Л.	<i>Sphenomorphus cryptotis</i>	Darevsky, Orlov et Ho, 2004 — Russ. J. Herpetol. 11(2): 111.
27	Даревский И. С., Орлов Н. Л.	<i>Sphenomorphus devorator</i>	Darevsky, Orlov et Ho, 2004 — Russ. J. Herpetol. 11(2): 117.
28	Даревский И. С.	<i>Sphenomorphus rufocaudatus</i>	Darevsky et Nguyen, 1983 — Zool. Zhur., 62(12): 1834.
29	Орлов Н. Л.	<i>Tropidophorus murphyi</i>	Hikida, Orlov, Nabhitabhata et Ota, 2002 — Current Herpetol., 21(1): 16.
30	Орлов Н. Л.	<i>Tropidophorus boehmei</i>	Nguyen, Nguyen, Schmitz, Orlov et Ziegler, 2010 — Zootaxa, 2439: 57.

31	Даревский И. С., Орлов Н. Л.	<i>Vietnascincus</i> gen. nov. <i>Vietnascincus rugosus</i>	Darevsky et Orlov, 1994 — Russ. J. Herpetol. 1(1): 37.
32	Даревский И. С.	<i>Ophisaurus sokolovi</i>	Darevsky et Nguyen, 1983 — Zool. Zhur., 62(12): 1827.
33	Орлов Н. Л.	<i>Calamaria abramovi</i>	Orlov, 2009 — Russ. J. Herpetol. 16(2): 147.
34	Орлов Н. Л.	<i>Calamaria concolor</i>	Orlov, 2010 — Russ. J. Herpetol. 17(3): 237.
35	Орлов Н. Л., Харин В. Е., Ананьева Н. Б.	<i>Colubroelaps</i> gen. nov. <i>Colubroelaps nguyenvansangi</i>	Orlov, Kharin, Ananjeva, Nguyen et Nguyen, 2009 — Russ. J. Herpetol. 16(3): 229.
36	Орлов Н. Л.	<i>Amphiesma leucomystax</i>	David, Bain, Nguyen, Orlov, Vogel, Vu et Ziegler, 2007 — Zootaxa, 1462: 43.
37	Орлов Н. Л., Даревский И. С.	<i>Opisthotropis daovantieni</i>	Orlov, Darevsky et Murphy, 1998 — Russ. J. Herpetol. 5(1): 61.
38	Орлов Н. Л.	<i>Triceratolepidophis</i> gen. nov. <i>Triceratolepidophis sieversorum</i>	Ziegler, Herrmann, David, Orlov et Pauwels, 2000 — Russ. J. Herpetol. 7(3): 201.
39	Орлов Н. Л., Рябов С. А.	<i>Viridivipera truongsoneis</i>	(Orlov, Ryabov, Bui et Ho, 2004) — Russ. J. Herpetol. 11(2): 140.
40	Орлов Н. Л., Рябов С. А.	<i>Protobothrops trungkhanhensis</i>	Orlov, Ryabov, et Tao, 2009 — Russ. J. Herpetol. 16(1): 71.

и Р. Бэйна (R. Bain), работавшего до 1999 г. в этом музее, а в настоящее время продолжающего тропические исследования в Американском музее естественной истории в Нью-Йорке, США.

С 1997 г. во Вьетнаме начали активно работать герпетологи Музея Александра Кенига (Бонн, Германия) и Кельнского зоопарка. Т. Циглер (Thomas Ziegler) и его коллеги активно занимаются изучением и сохранением таксономического разнообразия амфибий и рептилий в Национальном парке Фонг Ня Ке Банг (Phong Nha-Ke Bang National Park) в провинции Кванг Бинь (Quang Binh Province) и в восточных районах Тонкина. Этот исследовательский коллектив активно сотрудничает с российскими специалистами: совместно с Н. Л. Орловым и Р. А. Назаровым описаны новый род гадюковых змей, новые виды ужеобразных змей и новые виды голопалых гекконов, а ряд видов находится в описании.

Успех международных герпетологических исследований в значительной мере обусловлен активным участием в этих программах Института экологии и биологических ресурсов Академии наук и технологий СРВ и сотрудников этого института Нгуен Ван Шанга, Хо Ту Кук и Нгуен Кванг Чунга. В последние годы в реализацию исследовательских и природоохранных проектов активно включились сотрудники Национального музея природы Вьетнама Нгуен Тао Чунг.

В результате совместных исследований с японскими коллегами из университета Киото Н. Л. Орловым описаны новые виды амфибий и рептилий (табл. 1).

В связи с растущим пониманием опасности исчезновения тропических лесов, богатейшей флоры и фауны Индокитая развивается активная работа международных природоохранных организаций (WWF, IUCN, Flora and Fauna International — Vietnam, Birdlife International). Финансируемые этими организациями проекты направлены на выяснение приоритетов при выборе охраняемых природных территорий и населяющих их видов. В ходе их реализации получены многочисленные интересные и важные данные по амфибиям и рептилиям Вьетнама. При участии ведущих экспертов в области изучения земноводных Юго-Восточной Азии в рамках программ по глобальным электронным базам данных МСОП (IUCN) составлена электронная база данных для этого региона. Для этой базы Н. Л. Орловым полностью подготовлена часть по амфибиям Вьетнама (видовое богатство, распространение, особенности экологии и природоохранный статус). База данных издана в виде отдельного тома «Global Amphibian Assessment, Southeast Asia» (2002).

Сравнение списков амфибий и рептилий Вьетнама [10,13] показало, что в 1996 г. было известно 258 видов рептилий и 82 вида амфибий, а в 2009 г. — уже 373 вида рептилий и 173 вида амфибий. Таким образом, количество видов возросло в 1,5 и 2 раза соответственно. Советские и российские авторы описали 30 видов амфибий и 40 видов рептилий (в том числе относящихся к 4 новым для науки родам) (табл. 1).

Полученные результаты суммированы в изданных в России монографиях [9,12], в которых содержится подробная библиография. Обобщены данные по заурофауне Вьетнама [9], приведены данные о 121 виде ящериц. Результаты исследований биоразнообразия земноводных Юго-Восточной Азии [12] содержат аннотированный список амфибий Юго-Восточной Азии и детальную информацию о типовых территориях, типовых экземплярах, синонимике, географическом распространении и экологических особенностях 587 видов амфибий этого региона. Разработана классификация экологических типов земноводных Вьетнама по основным пространственным и временным параметрам; впервые приводятся данные по 15 видам амфибий с прямым развитием, выявлены закономерности географического распространения и центры эндемизма.

На основании сборов российских зоологов получили развитие современные представления о формировании герпетологической фауны островов Океании [16].

В заключение для более полного представления об участии российских специалистов в изучении тропического герпетологического разнообразия следует упомянуть описания из тропических регионов Азии и Африки.

Индонезия:

- Sphenomorphus mertensi* Darevsky, 1964 — Зоол. журн. Т. XLIII (1): 80.
Sphenomorphus oxycephalus Darevsky, 1964 — Зоол. журн. Т. XLIII (1): 82.
Leiolopisma kadarsani Darevsky, 1964 — Зоол. журн. Т. XLIII (1): 84.
L. k. padariensis Darevsky, 1964 — Зоол. журн. Т. XLIII (1): 86.
L. sembalunica rintjana Darevsky, 1964 — Зоол. журн. Т. XLIII (1): 86.
Lepidodactylus intermedius Darevsky, 1964 — Zool. Anz. 173(3): 169.
Cyrtodactylus laevigatus Darevsky, 1964 — Zool. Anz. 173(3): 171.
Boiga tanahjampeana Orlov et Ryabov, 2002 — Russ. J. Herpetol. 9(1): 34.
Boiga bengkuluensis Orlov, Kudryavtzev, Ryabov et Shumakov, 2003 — Russ. J. Herpetol. 10(1): 34.

Лаос:

- Rhacophorus spelaeus* Orlov, Somsy Gnophanxay, Tavi Phimminith et Khamphet Phomphoumy, 2009 — Russ. J. Herpetol. 16(4): 296.

Непал:

- Gonydactylus martinstollii* Darevsky, Helfeberger, Orlov et Karan Shah, 1997 — Russ. J. Herpetol. 4(2): 89.
Gonydactylus markuscombaii Darevsky, Helfeberger, Orlov et Karan Shah, 1997 — Russ. J. Herpetol. 4(2): 91.
Trimeresurus karanshahi Orlov et Helfenberger, 1997 — Russ. J. Herpetol. 4(2): 195.

Индия:

- Theلودerma nagalandensis* Orlov, Dutta, Ghate et Kent, 2006 — Russ. J. Herpetol. 13(2): 141.

Шри Ланка:

- Boiga ranawanei* V. A. M. P. K. Samarawickrama, V. A. P. Samarawickrama, Wijesena et Orlov, 2005 — Russ. J. Herpetol. 12(3): 216.
Cophotis dumbara V.A.M.P.K Samarawickrama, Ranawana, Rajapaksha, Ananjeva, Orlov, Ranasinghe, Samarawaickrama et V.A.P. Samarawickrama, 2006 — Russ. J. Herpetol. 10(1): 34.

Восточная экваториальная Африка:

- Lygodactylus angularis grzimeki* Bannikov et Darevsky, 1969 — Зоол. журн. Т. XLVIII (3): 452.

Полученные российскими исследователями результаты и их анализ вносят важный вклад в совершенствование знаний о фауне тропических лесов Юго-Восточной Азии и процессах видообразования у амфибий и рептилий, а также в планирование мер охраны экосистем тропических лесов этого региона.

1. Чернов С. А. Об одной, еще не известной змее рода *Calamaria* из Юньнани // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. 1962. Т. 30. С. 382—384.
2. Чернов С. А., Даревский И. С. Новые материалы по герпетофауне юго-западного Китая // Бюлл. МОИП. Отд. Биологии. 1956. Т. 61. Вып 5. С. 9—12.
3. Малеев Е. А., Даревский И. С. Драконы острова Комодо // Природа. 1963. №3. С. 24—35.
4. Даревский И. С., Кадарсан С. О биологии гигантского индонезийского варана // Зоол. Журн. 1964. Т. 43. Вып. 9. С. 1355—1360.
5. Darevsky I. S. Die Reptilien der Insel Komodo, Padar, und Rintja im Kleinen Sunda-Archipel, Indonesien // Senckenbergiana biologica. 1964. Bd. 45. Hf. 3/5. S. 563—576.
6. Даревский И. С. Новые виды сцинковых ящериц с островов Зондского архипелага (Восточная Индонезия) // Зоол. Журн. 1964. Т. 43. Вып. 1. С. 80—88.
7. Darevsky I. S. Two new species of gekkonid lizards from the Komodo Island in Lesser Sundas Archipelago. Zool. Anzeiger. 1964. Bd. 173. Hf. 3. S. 169—174.
8. Боброев В. В. История изучения ящериц Вьетнама. Исслед. наземных экосистем Вьетнама. ГЕОС. М-Ханой. 2003. С. 149—166.
9. Боброев В. В., Семенов Д. В. Ящерицы Вьетнама. Сер. Биоразнообразие Вьетнама. Изд. КМК. Москва. 2008. 225 с. + XVIII.
10. Nguyen Van Sang, Ho Thu Cuc. A checklist of reptiles and amphibians of Vietnam. Sci. Tech. Publ. House. Hanoi. 1996. 264 p. (in Vietnamese).
11. Inger R. F., Orlov N. L., and Darevsky I. S. Frog of Vietnam: A report on new collections // Fieldiana. Zool. New Ser. 92. 1999. P. 1—46.
12. Орлов Н. Л., Ананьева Н. Б. Амфибии Юго-Восточной Азии. Тр. Зоол. Ин-та РАН. Т. 309. Изд-во СПб ун-та. СПб. 2007. 271 с. + 54 табл.
13. Nguyen Van Sang, Ho Thu Cuc, Nguyen Quang Truong. Herpetofauna of Vietnam. Chimaira. Frankfurt Contribut. Nat. Hist. Germany. 2009. 768 p.
14. Доценко И. Б. Змеи Вьетнама в коллекции Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Морские змеи — Hydrophiidae // Вестник зоол. Т. 33. №6. 1999. С. 39—51.
15. Щербак Н. Н., Некрасова О. Д. Материалы к познанию gekkonov Южного Вьетнама с описанием нового вида (Reptilia, Gekkonidae) // Вестник зоол. Т. 28. №1. 1994. С. 48—52.
16. Даревский И. С., Орлова В. Ф. Герпетофауна островов Тихоокеанского бассейна (по материалам советских тихоокеанских экспедиций) // Зоол. Журн. 1993. Т. 72. Вып. 5. С. 93—102.

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КРИТЕРИЕВ РЕДЛИСТИНГА МСОП В СОЗДАНИИ ГЛОБАЛЬНОЙ БАЗЫ ДАННЫХ ПО АМФИБИЯМ И РЕПТИЛИЯМ МИРОВОЙ ФАУНЫ И КАВКАЗСКОГО ЭКОРЕГИОНА

Н. Б. Ананьева¹, Б. С. Туниев², Н. Л. Орлов¹, С. Б. Туниев²

¹ Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург

² Сочинский национальный парк, Сочи

EXPERIENCE OF USING IUCN REDLISTING CRITERIA IN GLOBAL DATABASE ON AMPHIBIANS AND REPTILES OF THE WORLD FAUNA AND THE CAUCASIAN ECOREGION

N. B. Ananjeva¹, B. S. Tuniyev², N. L. Orlov¹, S. B. Tuniyev²

¹ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

² Sochi National Park, Sochi

The materials on global redlisting of amphibians and reptiles is presented as well as critical analysis of the latest version of redlisting of herpetofauna of the Caucasian ecoregion. The prospects for regional redlisting are discussed.

Международный союз охраны природы — МСОП (IUCN) был создан в 1948 году, а с 1966 года издаются выпуски международной Красной книги. Красный список МСОП представляет собой периодически обновляющийся глобальный каталог видов, подвидов и популяций животных, распределенных по листам-категориям угрозы исчезновения с указанием основных критериев оценки их состояния (<http://www.iucnredlist.org>). Категории Красного списка МСОП предназначены для облегченного и широкого понимания системы классификации видов с высоким риском глобального вымирания.

Первоначально в Красных книгах и списках МСОП использовалась следующая система Категорий: Extinct (Ex) — Вымерший, Endangered (E) — Находящийся под угрозой исчезновения, Vulnerable (V) — Уязвимый, Rare (R) — Редкий, Indeterminate (I) — Неопределенный, Insufficiently Known (K) — Недостаточно изученный.

В январе 2001 г. Совет МСОП принял новую усовершенствованную версию [1] Категорий и критериев: Extinct (EX) — Исчезнувший, Extinct in the Wild (EW) — Исчезнувший в дикой природе, Critically Endangered (CR) — Находящийся в критическом состоянии, Endangered (EN) — Находящийся под угрозой исчезновения, Vulnerable (VU) — Уязвимый, Near Threatened (NT) — Находящийся в состоянии, близком к угрожаемому, Least Concern (LC) — Вызывающий наименьшее опасение, Data Deficient (DD) — Недостаток данных, Not Evaluated (NE) — Не оцененный.

В Анталье (Турция) 22—26 сентября 2008 состоялся воркшоп экспертов по редлистингу в рамках международного проекта «Global Reptile and Amphibian Assessment», в ходе которого была проведена оценка критериев и категорий для 123 вида амфибий и 391 вида рептилий, обитающих в Европе и Передней Азии, включая Турцию, Ирак, Иран и Кавказский перешеек. Рабочие группы рассмотрели данные об иранских, европейских, кавказских и малоазиатских эндемиках, европейско-турецких видах, малоазиатско-кавказско-иранских видах, иранских и турецких эндемиках, а также широко распространенных видах, охватывающих экспертируемый регион. Основное внимание участников воркшопа из СНГ было сосредоточено на видах, распространенных в Кавказском экорегионе и его окрестностях, что нашло свое отражение в итоговом документе.

В интересующем нас регионе к таксонам, подверженным угрозам исчезновения, отнесены 35 видов амфибий и рептилий (табл. 1).

Как видно из таблицы, в число угрожаемых таксонов не попал такой редкий вид, как *Triturus karelinii*, но значится *Darevskia praticola*. Эти очевидные противоречия реального природоохранного статуса видов связаны с субъективным мнением экспертов, которыми указанные виды оценивались без учета мнения российских экспертов, лишь на основании данных по биологии и распространению видов в Европе.

Darevskia praticola отмечена под категорией NT, как вид потерявший не менее 30% популяции и исчезновением биотопов, особенно у западных популяций, в связи с чем предполагается возможность в дальнейшем перевести вид в категорию VUL. Рассматриваемая ситуация имеет место в Румынии и Болгарии, что, безусловно, является веским аргументом для внесения вида в национальные Красные списки. На Кавказе — это не только широко распространенный вид, но и прогрессирующе увеличивающийся ареал и численность. Кроме того, *Darevskia praticola* — один из немногих синантропных видов, способных жить в крупных городах, непосредственно в центральных районах (Краснодар, Новороссийск, Туапсе, Сочи). Т.о., глобальная категория статуса вида необоснованно завышена и он, по нашему мнению, должен рассматриваться с категорией — вызывающий наименьшие опасения (LC).

Противоположный пример представляет *Triturus karelinii*, значащийся с глобальной категорией LC. На самом деле этот вид является самым редким из всех кавказских тритонов и продолжает сокращать численность и ареал. Крайне редок этот вид и в Крыму, всего несколько локалитетов известно из Ирана. Т.о., глобальная категория статуса этого вида должна рассматриваться не ниже NT, а рассуждения о природоохранном статусе должны быть аналогичны таковым у *Ommatotriton ophryticus*.

В ходе обсуждения статусов видов *Pelias darevskii* была отнесена к категории вида, находящегося в критическом состоянии (Critically Endangered), потому что известная площадь распространения не превышала 10 км². В свете последних публикаций [2—4], представления об ареале вида существ-

Таблица 1. Виды амфибий и рептилий Кавказского экорегиона.

№	Виды	Категория рептилства	Критерия рептилства	Обоснование
1	<i>Bufo verrucosissimus</i>	NT		Вид отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT). Несмотря на широкое распространение и предположительно высокую численность, таковая в настоящее время быстро сокращается в некоторых районах за счет потери мест обитания и совсем недавнего усиления хищничества со стороны инвазивного вида — енота-полоскуна. В настоящее время нет достаточных данных о сокращении популяции на 30% для обозначения вида как уязвимого (Vulnerable). Если не будут приняты меры для предотвращения дальнейшего распространения енота-полоскуна, <i>Bufo verrucosissimus</i> скоро может попасть в категорию «Уязвимые».
2	<i>Pelodytes caucasicus</i>	NT		Отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT) в связи с недавним заселением и увеличением численности хищника — енота-полоскуна (интродуцирован в 1970—1980 гг). Численность снижается и в результате разрушения среды обитания (очистка лесного валежа). Нынешние темпы снижения пока недостаточны для присуждения более высокой категории угрозы.
3	<i>Mertensiella caucasia</i>	VU	B2ab(i,ii,iii)	Вид отнесен к категории «уязвимый» (VU), т.к. ареал вида составляет менее 2000 км ² , распределение сильно фрагментировано и ограничивается мелкими ручьями, лиственными рыбами. Происходит ухудшение состояния мест обитания в Турции и Грузии. Ареал вида быстро сокращается и в дальнейшем может претендовать на категорию Vulnerable с критериями A3c.
4	<i>Ommatotriton ophryticus</i>	NT		Вид отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT) в связи с недавним заселением и увеличением численности хищника — енота-полоскуна и незаконным отловом для зооторговли. В Турции отнесен к категории: «вызывающий наименьшее опасение» (LC) в связи с широким распространением и высокой численностью. Отмеченное сокращение численности в восточной части страны недостаточно для оценки вида как «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому». Однако проектируемое строительство плотин в Восточной Турции представляет значительную угрозу дальнейшему состоянию вида.

5	<i>Zamenis persicus</i>	DD	Вид отнесен к категории «недостаток данных» (DD) из-за отсутствия новейшей информации о распространении, статусе и экологических требованиях вида.
6	<i>Natrix megaloccephala</i>	VU A4ce	Вид отнесен к категории «уязвимый» (VU), т.к. численность популяции сократилась более чем на 30% за последние 10 лет. Угрозу представляет распространение инвазионного вида — енота-полоскуна, уничтожающего амфибий (основного объекта питания ужей) и самих змей. Сокращение популяций также происходит из-за антропогенного разрушения среды обитания на Черноморском побережье Кавказа.
7	<i>Montivipera raddei</i>	NT	Вид в масштабах всего ареала отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT) в связи со значительным и продолжающимся снижением численности и сокращением ареала (потеря мест обитания и перевылова менее чем на 30% за последние 3 поколения, т.е. 18 лет). В Турции этот вид отнесен к категории «уязвимый» (VU:A2d), т.к. снижение численности превысило 30% в течение последних 3-х поколений (18 лет). Серьезная угроза — незаконный отлов для зооторговли.
8	<i>Montivipera wagneri</i>	CR A2a+4c	Вид отнесен к категории «находящийся в критическом состоянии» (CR) в связи с сокращением популяции более чем на 80% процентов в результате незаконного вылова для зооторговли за последние 3 поколения (18 лет). Запланированное строительство плотин приведет к гибели более 80% известных для этого вида местообитаний на ареале вида.
9	<i>Pelias barani</i>	NT	Вид на всем ареале отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT), т.к. он испытывает значительное и продолжающееся снижение численности и сокращение ареала из-за потери мест обитания и перевылова (менее чем 30% за последнее десятилетие). Возрастные темпы незаконного отлова для международной зооторговли приближают перспективу перевода вида к категории «уязвимый» (VU). Разрушение биотопов и прямое уничтожение также являются серьезной угрозой.
10	<i>Pelias darevskii</i>	CR B2ab(ii,iii)	Вид отнесен к категории «находящийся в критическом состоянии» (CR), т.к. площадь сильно фрагментированного ареала распространения вида, по-видимому, менее 10 км ² . Сохранению биотопов угрожает эффект перевыпаса домашнего скота.
11	<i>Pelias dimniki</i>	VU B1ab(iii,v)	Вид отнесен к категории «уязвимый» (VU), т.к. площадь ареала менее 20000 км ² и сильно фрагментирована. Продолжается снижение численности из-за прямого уничтожения, вылова для зооторговли и перевыпаса домашнего скота в местах обитания вида.

12	<i>Pelias sbneri</i>	VU	B2ab(iii)	Вид отнесен к категории «уязвимый» (VU), т.к. площадь сильно фрагментированного ареала, вероятно, не превышает 2000 км ² . Продолжается снижение качества мест обитания в альпийских лугах.
13	<i>Pelias erivanensis</i>	VU	B1ab(iii,v)	Вид отнесен к категории «уязвимый» (VU), т.к. площадь сильно фрагментированного ареала не превышает 20000 км ² . Продолжается снижение качества биотопов в горно-степном поясе вследствие перевыпаса и сельскохозяйственного освоения.
14	<i>Pelias kaznakovi</i>	EN	B2ab(ii,iii,v)	Вид отнесен к категории «находящийся в опасном состоянии» (EN), т.к. площадь его сильно фрагментированного ареала менее 500 км ² . Продолжается снижение численности в связи с перевыпасом для зоотрговли и ухудшением качества среды обитания. Развитие различных проектов (туризм, градостроительство, плотины), вероятно, приведет к дальнейшему снижению численности. Сокращение численности и ареала на 50% произойдет в ближайшие 10 лет, если предполагаемые темпы снижения сохранятся.
15	<i>Pelias lotievi</i>	NT		Вид отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT), т.к. ареал, вероятно, незначительно превышает 20000 км ² , а масштабы воздействия и качество биотопов ухудшаются, приближая вид к переводу в категорию «уязвимый» (VU).
16	<i>Pelias magnifica</i>	EN	B1ab(ii,iii,v); C2a(i)	Вид отнесен к категории «находящийся в опасном состоянии» (EN), т.к. его ареал составляет менее 5000 км ² ; находки известны из менее чем из 5 локалитетов, а численность взрослых особей и число подходящих биотопов продолжают снижаться. Кроме того, макропопуляция насчитывает менее 2500 экземпляров, а каждая микропопуляция — менее 250 особей.
17	<i>Pelias orlovi</i>	CR	B1ab(i,v); C2a(i)	Вид отнесен к категории «находящийся в критическом состоянии» (CR), поскольку его сильно фрагментированный ареал составляет менее 100 км ² , а численность взрослых особей продолжает снижаться из-за незаконного отлова для зоотрговли. Предполагается, что сохранилось менее 250 взрослых особей, а численность каждой микропопуляции менее 50 экз.
18	<i>Pelias pontica</i>	CR	B1ab(i,iii,v); C1	Вид отнесен к категории «находящийся в критическом состоянии» (CR), т.к. его сильно фрагментированный ареал не превышает 100 км ² , а численность снижается из-за перевыпаса для зоотрговли. Предполагается, что сохраняется менее 250 взрослых особей со слабыми связями между микропопуляциями, численность каждой из которых менее 50 экз. Существует острая необходимость в организации охраняемой территории, т.к. вид может исчезнуть в ближайшем будущем.
19	<i>Pelias renardi</i>	VU	A1c+2c	Вид отнесен к категории «уязвимый» (VU), поскольку утрачено более 30% ареала за последние 3 поколения (18 лет). Фрагментация и исчезновение биотопов происходит по всему ареалу.

20	<i>Vipera transcaucasiana</i>	NT	Вид отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT), т.к. происходит значительное и продолжающееся снижение численности и сокращение ареала из-за разрушения скальных биотопов и перевылова для зооторговли (менее 30% за последнее десятилетие). В дальнейшем вид может быть переведен в категорию «уязвимый» (VU).	
21	<i>Phrynocephalus hortvathi</i>	CR	A2c	Вид отнесен к категории «находящийся в критическом состоянии» (CR), поскольку утрачено свыше 80% биотопов за последние 3 поколения (12 лет) за счет трансформации земель для сельского хозяйства и урбанизации. Кроме того, ареал сильно фрагментирован, численность крайне низка и продолжает сокращаться.
22	<i>Phrynocephalus persicus</i>	VU	A2c	Вид отнесен к категории «уязвимый» (VU) в связи с утратой более 30% мест обитания за последние 10 лет. При низкой плотности это привело к значительной фрагментации сокращающегося ареала.
23	<i>Darevskia alpina</i>	VU	Blab(i,iii,v)	Вид отнесен к категории «уязвимый» (VU), т.к. ареал не превышает 20000 км ² . Вид известен из менее чем 10 местобитаний. Сохранность биотопов продолжает ухудшаться как под антропогенным воздействием, так и в силу изменения климата, что приводит к сокращению численности взрослых особей.
24	<i>Darevskia bendimahiensis</i>	EN	Blab(ii)	Вид отнесен к категории «находящийся в опасном состоянии» (EN), поскольку площадь сохранившегося ареала менее 5 000 км ² . Известно менее 5 микропопуляций. Наблюдается дальнейшее ухудшение состояния биотопов.
25	<i>Darevskia clarcorum</i>	EN	Blab(i,iii)	Вид отнесен к категории «находящийся в опасном состоянии» (EN), т.к. площадь сохранившегося ареала менее 5000 км ² . Известно менее 5 микропопуляций. Наблюдается дальнейшее ухудшение состояния биотопов в связи с перевыпасом скота.
26	<i>Darevskia dahli</i>	NT		Вид отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT), поскольку хотя он достаточно обычен, но имеет ограниченный ареал менее 5000 км ² . Площадь подходящих биотопов сокращается, а их состояние ухудшается. Современное состояние вида приближает его к категории «уязвимый» (VU). Конкуренция с симпатрическими видами приводит к сокращению численности этого партеногенетического вида.
27	<i>Darevskia derjugini</i>	NT		Вид отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT) в связи с предполагаемым существенным сокращением (вероятно, в размере менее 30% в течение 10 лет) и фрагментацией ареала, что делает оценку вида близкой к категории «уязвимый» (VU).

28	<i>Darevskia dryada</i>	CR	B2ab(iii,v)	Вид отнесен к категории «находящийся в критическом состоянии» (CR), т.к. площадь ареала составляет менее 10 км ² , а все особи относятся к одной субпопуляции. Площадь подходящих лесных биотопов уже значительно сократилась и продолжает сокращаться.
29	<i>Darevskia mixta</i>	NT		Вид отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT), т.к. темпы снижения численности менее 30% за последние 10 лет. Дальнейшее сокращение площади ареала (менее 5000 км ²), возможно, определит перевод вида в категорию «уязвимый» (VU).
30	<i>Darevskia praticola</i>	NT		Вид отнесен к категории «находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» (NT) как потерявший менее 30% популяции в течение 10 лет в связи с разрушением биотопов, особенно в западных популяциях. В дальнейшем возможен перевод вида в категорию «уязвимый» (VU).
31	<i>Darevskia rostombekovi</i>	EN	V1ab(i,iii)	Вид отнесен к категории «находящийся в опасном состоянии» (EN) ввиду сохранения ареала площадью менее 5000 км ² . Все особи сосредоточены менее чем в 5 популяциях; продолжается ухудшение состояния биотопов.
32	<i>Darevskia uzzelli</i>	CR	V1ab(iii) +2ab(iii)	Вид отнесен к категории «находящийся в критическом состоянии» (CR) поскольку область его распространения составляет менее 100 км ² , а площадь обитания — менее 10 км ² . Все особи сосредоточены в единственной популяции, численность которой продолжает сокращаться из-за переизбытка домашнего скота и сбора хвороста.
33	<i>Eremias pleskei</i>	CR	A2c	Вид отнесен к категории «находящийся в критическом состоянии» (CR), т.к. популяция сократилась более чем на 80% за последние 10 лет за счет утраты местообитаний (песчаные анклавы).
34	<i>Iranolacerta brandi</i>	DD		Вид отнесен к категории «недостаток данных» (DD) в силу отсутствия информации об угрозах для его существования, а также о биологии и распространении. Для более точной оценки необходимы дополнительные исследования.
35	<i>Trachylepis septemcaeniatus</i>	DD		Вид отнесен к категории «недостаток данных» (DD), т.к. таксономическое положение этого таксона и <i>Trachylepis auratus</i> остается неясным. До результатов таксономической ревизии этого комплекса видов невозможно определить размер ареала в рамках <i>T. auratus</i> комплекса.

венно изменились, однако малочисленность популяций не позволяют пока рассматривать вид выше категории находящегося в опасном состоянии (EN). Если дальнейшие исследования изменят представления о численности вида, возможно, его помещение в категорию уязвимый (VUL).

Наконец, ряд видов, получивших при оценке глобальных популяций категорию LC, на Кавказе являются редкими, либо сокращающимися в численности, что отражено в соответствующих региональных Красных книгах и монографиях [5—15].

1. Категории и критерии Красного списка МСОП. 2001. Версия 3.1. Всемирный союз охраны природы (МСОП). Ташкент: Chinor ENK. 41+ii с.
2. *Aghasyan L., Aghasyan A.* Must be conserved the Darevsky's viper as an endemic and critically endangered species of Armenia. Yerevan: Ministry of Environment. 2008. 18 p.
3. *Avci A., Ilgaz Ç., Başkaya Ş., Baran I., Yusuf Kumlutaş Y.* Contribution to the distribution and morphology of *Pelias darevskii* (Vedmederja, Orlov & Tuniyev, 1986) (Reptilia: Squamata: Viperidae) in Northeastern Anatolia // Russ. J. Herpetol. 2010. Vol. 16, No. 1. 1—7.
4. *Туниев Б. С., Орлов Н. Л., Ананьева Н. Б., Агасян А. Л.* Змеи Кавказа. Спб.-М.: КМК, 2009. 223 с.
5. Красная книга Армянской ССР. Животные. Ереван: Айастан, 1987. 123 с.
6. Красная книга Грузинской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений, некоторые памятники неорганической природы. Тбилиси: Советская Грузия, 1982. 71 с.
7. Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Изд-во: Астрель, 2001. 860 с.
8. Красная книга Республики Адыгея. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Майкоп: Адыгея, 2000. 416 с.
9. Красная книга Республики Дагестан. Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Махачкала: Дагестан. кн. изд-во, 1998. 338 с.
10. Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Нальчик: Эль-Фа, 2000. 308 с.
11. Красная книга Карачаево-Черкесии. Редкие и исчезающие виды фауны и флоры. Ставрополь: Ставропольское кн. изд-во, 1988. 158 с.
12. Красная книга Республики Северная Осетия — Алания. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Владикавказ: Проект-Пресс, 1999. 248 с.
13. Красная книга Ставропольского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Ставрополь: ОАО Полиграфсервис, 2002. 384 с.
14. Красная книга Краснодарского края (животные). Краснодар: Изд-во Центр развития ПТР Краснодар. края, 2007. Изд. 2-е. 480 с.
15. Красная книга Чеченской республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Грозный: Изд-во Южный издательский дом, 2007. 432 с.

О ВОЗМОЖНОМ ИСЧЕЗНОВЕНИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ ЗМЕЙ В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ

А. Г. Бакиев

Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти

ABOUT EXTINCTION OF SOME SNAKE SPECIES AND POPULATIONS IN VOLGA RIVER BASIN AREA

A. G. Bakiev

Institute of Ecology of The Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, Tolyatti

Comparison of results of the field work conducted in the beginning of XXI centuries with earlier collected specimens and literature allows to assume that *Eryx jaculus* and *Gloydius halys* have disappeared from the fauna of the Volga River basin area. Occurrence of populations of *Natrix tessellata* in Middle Volga River area (on northern periphery of distribution range) and *Vipera berus* in Kamyshinsky district of the Volgograd region (on southern periphery of distribution range) are not confirmed.

Из многочисленных литературных источников последних лет следует, что офидиофауна Волжского бассейна включает западного удавчика *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758) и обыкновенного щитомордника *Gloydius halys* (Pallas, 1776). Отмечаются встречи водяного ужа *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) севернее 54° с.ш. в Ульяновской области, что является северным пределом распространения для ареала в целом. Считается, что в Правобережье бассейна Нижней Волги южная граница распространения обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) достигает почти 50° в Волгоградской области. При этом не учитываются сравнительно недавно произошедшие изменения ареалов. Уточнение состава современной фауны змей Волжского бассейна и их распространения в регионе является целью настоящего сообщения.

Материалом для работы послужили все доступные источники информации о распространении змей в Волжском бассейне, включая коллекционные материалы, а также многолетние (2001—2009 гг.) полевые исследования автора.

Западный удавчик в пределах Волжского бассейна встречался на территории Калмыкии еще в конце прошлого столетия. В. А. Киреев [1, с. 66] писал о западном удавчике: «В Калмыкии встречается на юге в урочищах Манджекины и Джеджекины, по балке Дарма — в полупустынной зоне с ковыльно-типчаковой растительностью». В коллекции Зоомузея Московского государственного университета хранятся сборы Киреева западных удавчиков из Калмыкии. В 2006—2007 гг. мы обследовали указанные Киреевым места находок западного удавчика (все они находятся в Ики-Бурульском районе Калмыкии и примыкают к горе Шаред), но данный вид нами здесь не был обнаружен. Другие

исследования последних лет [2] также не подтвердили обитание этого вида на территории Республики Калмыкия, что позволяет сделать предположение о том, что он исчез в Волжском бассейне.

Обыкновенный щитомордник под названием *Coluber halys* отмечен в междуречье Волги и Урала, в песчаной пустыне Салтан-Мурат (Sandwüste Saltan-Murat), в записях П. С. Палласа, датированных им 9 мая 1793 г. [3]. Если обратиться к современной карте, то урочище Салтамурат находится в Казахстане, на западе Атырауской области, почти на границе с Россией, Енотаевским районом Астраханской области. Информация про обитание щитомордника в других пунктах бассейна Нижней Волги фигурирует во многих других литературных источниках, но при этом основывается на недоразумениях или неверной трактовке сведений, приведенных Палласом [4]. Однако удалось найти забытую информацию, относящуюся к концу XIX в. Из материалов официального сайта Зоологического музея Томского государственного университета [5] следует, что в музее хранится влажный препарат обыкновенного щитомордника *Gloydius halys*: место сбора — Саратовская обл. (Россия), дата сбора — 1900 г., коллектор — Ламысаков. Разумеется, приведенные сведения о щитоморднике из Саратовской области, которая была образована как область только в 1934 г., нуждаются в уточнении. Так или иначе, достоверные находки щитомордников в границах Волжского бассейна в XIX и XX вв. неизвестны. По имеющимся данным, последняя встреча щитомордника в Волжском бассейне зафиксирована в конце XVIII в. или в конце XIX в.

Через Волжский бассейн проходит северная граница распространения водяного ужа. В бассейне Средней Волги находятся самые северные в мире популяции данного вида, где граница распространения поднимается до 53°30' с. ш. около устья р. Уса в Ставропольском и Шигонском районах Самарской области. Указания на более северное обитание данного вида — в некоторых пунктах Республик Чувашия, Мордовия, Татарстан и Башкортостан, Ульяновской и Самарской областей — не подтверждаются коллекционными сборами и полевыми исследованиями. Исключение составляет Мелекесский район Ульяновской области: в Ульяновском областном краеведческом музее хранится экземпляр водяного ужа, добытый в окрестностях п/л «Юность» В.А. Кривошеевым 20 июля 2004 г. В 2002—2007 гг. мы проводили поиск водяного ужа в Мелекесском районе, уделяя особое внимание окрестностям п/л «Юность», но змеи данного вида здесь обнаружены не были.

Судя по литературным данным [6], самым южным пунктом обитания обыкновенной гадюки в Волжском бассейне в настоящее время следует считать Камышинский район Волгоградской области, точнее — природный парк «Щербаковский». Обыкновенная гадюка достигает здесь обилия на локальных участках до 1000 ос./га и представлена черной лесостепной формой, которую многие герпетологи признают самостоятельным видом *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986. В 2003—2008 гг. мы много-

кратно обследовали всю территорию парка, но ни одной обыкновенной гадюки там не встретили. Можно заметить, что коллекционных сборов, подтверждающих обитание вида в Камышинском районе, найти не удалось. По имеющейся информации о коллекционных экземплярах, самая южная точка в границах Волжского бассейна — это окрестности с. Алексеевка Базарно-Карабулакского района Саратовской области. Добытые оттуда А. С. Усовым 22 апреля 1989 г. два взрослых самца хранятся в Зоологическом музее Саратовского государственного университета.

Наши исследования 2001—2009 гг. подтверждают данные других авторов о том, что Волжский бассейн населяют следующие виды змей: песчаный удавчик *Eryx miliaris* (Pallas, 1773); обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758); водяной уж *N. tessellata* (Laurenti, 1768); обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti, 1768; узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773); палласов полоз *E. sauromates* (Pallas, 1814); каспийский полоз *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789); ящеричная змея *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804); обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758); гадюка Ренарда *V. renardi* (Christoph, 1861). В то же время результаты проведенных исследований ставят под сомнение современное обитание в Волжском бассейне западного удавчика и обыкновенного щитомордника, а также существование популяций водяного ужа севернее устья р. Уса, находящегося в Ставропольском и Шигонском районах Самарской области, и популяции обыкновенной гадюки в Камышинском районе Волгоградской области. Конечно, отмеченное отсутствие находок еще не означает факта реального исчезновения указанных видов и популяций в Волжском бассейне. Для такого вывода нужны более длительные стационарные наблюдения.

Киреев В. А. Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста: Калмыцкое кн. изд-во, 1983. 112 с.

Ждокова М. К., Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В. Герпетофауна Калмыкии: видовой состав, относительная численность, внутривидовая динамика распространения // Поволжский экологический журнал. 2002. №2. С. 158—162.

Pallas P. S. Bemerkungen auf einer Reise in die südlichen Statthalterschaften des Russischen Reichs in den Jahren 1793 und 1794. Bd. 1. Leipzig: G. Martini, 1799. 516 S.

Бакиев А. Г. Вряд ли щитомордник *Gloydus halys* обитает сейчас в Волжском бассейне // Проблемы и стратегия сохранения аридных экосистем Российской Федерации: Сб. науч. статей. Ахтубинск: Царицын, 2007. С. 68—70.

Зоологический музей Томского государственного университета: Карточка экспоната [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.tsu.ru/WebDesign/BIO/Pamatnik.nsf/cf408bfe54374508c6257236001989be/e3ac9b3cd4faa7c625742700191121?OpenDocument>, свободный. Проверено 17.02.2010.

Шляхтин Г. В., Рузанова И. Е., Любуценко С. Ю., Завьялов Е. В. К уточнению южной границы распространения гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) на юго-западе России // Вопросы герпетологии. Пушино; М.: МГУ, 2001. С. 347—349.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ ПРИДНЕСТРОВЬЯ

О. С. Безман-Мосейко

Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург

ECOLOGICAL AND FAUNISTIC SURVEY OF AMPHIBIANS AND REPTILES OF THE DNIESTR RIVER REGION

O. S. Bezman-Moseyko

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

The herpetofauna of the left bank of the middle and lower part of Dniester River Region consists of 11 species of amphibians and 10 species of reptiles. Species composition, their distribution and habitats are briefly analysed.

Приднестровский регион входит в состав юго-западного склона Восточно-Европейской равнины. Наибольшую часть его занимает плоская равнина левобережного Приднестровского плато, характеризующаяся небольшой высотой над уровнем моря, неглубокой врезанностью балочной сети и средней площадью склоновых земель 50—60% с преобладанием склонов крутизной 2—6%. К северу от нее лежит Приднестровская возвышенность, для которой характерна большая глубина вреза долин, более высокий гипсометрический уровень (250—300 м), большая доля склоновых земель (70%) и большая крутизна склонов. В южной части Приднестровья лежит Южно-Приднестровская низменность, характеризующаяся исключительной выравненностью поверхности, склоновые земли занимают всего около 12%. Долина реки Ягорлык разделяет Приднестровье на две области: область лесостепи на севере, к ней относится Каменская лесостепная равнина, и степная область на юге, включающая Дубоссарскую и Кучурганскую степные равнины [1].

Основной материал для данной работы был получен автором в ходе полевых исследований 2006—2009 гг. на левобережье среднего и нижнего течения р. Днестр, 48°10' N — 46°33' N (см. Безман-Мосейко, 2008). Помимо этих сборов, были также обработаны коллекции ЗИН РАН, Кишиневского и Приднестровского государственных университетов. Видовая идентификация амфибий подтверждена методом проточной ДНК цитометрии (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург).

Видовой состав современной герпетофауны Приднестровья включает 11 видов земноводных и 10 видов пресмыкающихся, распределение, встречаемость и биотопическая приуроченность которых различны в северной и южной областях региона.

Амфибии распространены следующим образом: на всей территории Приднестровья обитают *Triturus cristatus*, зеленые лягушки *Rana esculenta* и

Rana ridibunda, формирующие популяционную систему RE-типа (см. Боркин и др., 2008), *Hyla arborea*, *Bombina bombina*, *Bufo viridis* и *Pelobates fuscus* (западная форма). Данные виды придерживаются увлажненных биотопов, часто встречаются в антропогенных ландшафтах.

Bufo bufo распространена на территории Приднестровья в лесных массивах, удаленных от урбанизированных территорий. Только в зоне лесостепи обнаружены *Rana temporaria* и *Rana dalmatina*. При этом травяная лягушка населяет облесенные склоны притоков Днестра, а прыткая лягушка обнаружена на равнинном участке, удаленном от лесных массивов (Каменский р-н, 48°05'35.92" N, 28°40'00.10" E).

Обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris*) был обнаружен только в двух пунктах: село Дойбаны Дубоссарского района (47°25' N, 29°11' E) [4] и с. Гершуновка, Рыбницкий район (47°43'33.39" N, 29°10'52.49" E). Обе находки приурочены к природным водоемам, не подверженным значительному антропогенному прессу.

Вследствие ландшафтных отличий выход из зимовки и начало периода активности амфибий, населяющих каньонообразные участки притоков Днестра в лесостепной зоне, наступает на 10—12 дней позже, чем в зоне степи.

Из 10 видов рептилий, распространенных на территории Приднестровья, только *Emys orbicularis* и *Natrix natrix* обитают повсеместно и практически во всех типах биотопов, в том числе антропогенного происхождения. 9 видов змей можно встретить в зоне лесостепи и на границе со степной зоной (самые южные находки *Natrix tessellata* и *Hierophis caspius* приурочены к территории заповедника «Ягорлык», (47°25' N, 29°11' E)). Эскулапов полоз (*Elaphe longissima*) был найден на севере в одном из каньонообразных ущелий (урочище Бугорня Каменского р-на, 45°58'05.72" N, 28°51'48.71" E). Также в лесостепной зоне, главным образом на опушках и границах лесных массивов, распространена медянка *Coronella austriaca*, найденная в Дубоссарском районе (самец — 47°17'15.57" N, 29°15'50.91" E; самка — 47°15'02.02" N, 29°14'54.37" E). На границе перехода лесостепной области в степь обитает небольшая популяция обыкновенной гадюки *Vipera (Pelias) berus* (балка Тамашлык, самец — 47°17'15.57" N, 29°15'50.91" E; самка — 47°15'02.02" N, 29°14'54.37" E).

Согласно устному сообщению орнитолога А. А. Тищенко, веретеница (*Anguis fragilis*) обитает в умеренно-увлажненных биотопах всего Приднестровья, однако мною подтверждено ее наличие лишь в одном из лесных массивов Каменского р-на (окрестности с. Катериновка, 47°56'59.54" N, 28°53'00.18" E). *Lacerta agilis* и *Lacerta viridis* обитают на всей территории Приднестровья. В степной части зеленая ящерица держится вблизи притоков Днестра, отдавая предпочтение облесенным склонам в лесостепи; а прыткая ящерица придерживается исключительно равнинных биотопов на всем ареале.

Полученные данные были использованы при составлении раздела по амфибиям и рептилиям Красной книги Приднестровской Молдавской Республики. В нее были включены следующие 10 видов: *Lissotriton vulgaris*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Rana dalmatina*, *Emys orbicularis*, *Coronella austriaca*, *Hierophis caspius*, *Elaphe sauromates*, *Elaphe longissima* и *Vipera (Pelias) berus* [5].

Автор благодарен Л. Я. Боркину за научное руководство работой и редактирование данной статьи, Н. Б. Ананьевой, К. Д. Мильто, Д. А. Мельникову и А. И. Зиненко за советы в ходе подготовке к полевым исследованиям и помощь в обработке собранного материала. Отдельно хочется поблагодарить С. Н. Литвинчука и Ю. М. Розанова (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург) за изучение выборок животных методом проточной ДНК-цитометрии, а Г. А. Ладу (Тамбовский государственный университет) за полезные советы в ходе совместных полевых исследований. Работа финансировалась по гранту НШ-4724.2010.4.

1. *Гейдеман Т. С.* Типы леса и лесные ассоциации Молдавской ССР. - Кишинев: Карта Молдовеняскэ, 1964. 130 с.
2. *Безман-Мосейко О. С.* О видовом составе герпетофауны Приднестровья (предварительные данные) // Праці Українського герпетологічного товариства. - К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2008. №1. С. 43—46.
3. *Боркин Л. Я., Безман-Мосейко О. С., Мазена Г. А., Зиненко А. И., Коришунов А. В., Лада Г. А., Шабанов Д. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М.* О южной границе распространения гибридной *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на территории Украины и Молдовы: данные проточной ДНК-цитометрии // Праці Українського герпетологічного товариства. К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2008. №1. С. 5—10.
4. *Безман-Мосейко О. С.* Видовое разнообразие герпетофауны заповедника «Ягорлык»: краткий обзор // Региональные проблемы охраны окружающей природной среды, рационального природопользования и пути их решения. Материалы международной научно-практической конференции. Тирасполь, 2009. 191 с.
5. Красная книга Приднестровской Молдавской Республики. Министерство природных ресурсов и экологического контроля ПМР, 2010. С. 243—256.

РАЗНООБРАЗИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ (AMPHIBIA) ФАУНЫ РОССИИ

В. В. Бобров, А. А. Варшавский

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
Российской академии наук, Москва

BIODIVERSITY OF AMPHIBIANS OF FAUNA OF RUSSIA

V. V. Bobrov, A. A. Warshawsky

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

The analysis of the taxonomic diversity of the amphibians of the fauna of Russia is carried out. The regions, which are characterized by the greatest taxonomic diversity of each order of these animals (Caudata and Anura); regions with the greatest taxonomic diversity of all amphibians; and regions with the greatest concentration of the rare and threatened species, included into the Red Data Book of Russia, are revealed. The greatest diversity of Caudata is noted in the Western Caucasus, in the South Ural, in the Middle Kama River Region, in the east of Kostroma region and the north of the Nizhny-Novgorod region, where there are three species of these animals. The greatest diversity of the Anura of its maximum (9—10 species) reaches in the zone of broad-leaved forests (including Kaliningrad region). The maximum range of all amphibian species (11—12 species), coincides with the region of the maximum range of species of Anura. There are one well expressed center of taxonomic diversity of species included in the Data Book of Russia — Western Caucasus (5 rare and threatened species).

Разработке приоритетов в области сохранения биоразнообразия придается в настоящее время огромное значение во всем мире. Природоохранные мероприятия, проводимые соответствующими организациями и фондами, направляют первоочередные действия на районы с наибольшим таксономическим разнообразием («Hot Spots» в зарубежной литературе [9]), либо на территории с наибольшим процентом эндемичных видов (например, «Endemic Bird Areas» [8]). На наш взгляд, в число приоритетных для первоочередных природоохранных действий необходимо включить также и районы с наибольшей концентрацией редких и исчезающих видов животных, внесенных в Международную и национальную Красные книги.

В настоящем сообщении нами, путем наложения ареалов, проведен анализ видового разнообразия земноводных фауны России. Выявлены районы, характеризующиеся наибольшим видовым разнообразием каждого отряда этих животных (хвостатые (Caudata) и бесхвостые (Anura)), районы с наибольшим видовым разнообразием всех земноводных, и районы с наибольшей концентрацией редких и исчезающих видов, внесенных в Красную книгу РФ.

Ранее подобный анализ видового разнообразия проводился для млекопитающих (Mammalia) [7], птиц (Aves) [3] и пресмыкающихся (Reptilia) [1].

Ареалы земноводных были получены в базе данных на сайте Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН («Позвоночные животные России») [6], из Всемирной базы земноводных (Global Amphibian Assessment), и из литературы [4, 5, 10]). Всего в фауне России известно 6 видов хвостатых земноводных, относящихся к 3 родам и двум семействам, и 23 вида бесхвостых земноводных из 6 родов и 6 семейств [6]. Таким образом, общее биоразнообразие земноводных фауны России составляет 29 видов, относящихся к 9 родам и 8 семействам.

Полученные в результате наложения ареалов карты представлены на рис. 1—4. На основе полученных карт видового богатства можно сделать следующие выводы:

1.1. Разнообразие хвостатых земноводных (Caudata): на большей части ареала хвостатых земноводных на территории России присутствует только один вид — сибирский углозуб (*Salamandrella keiserlingii*), и лишь на Западном Кавказе, на Южном Урале, в Среднем Прикамье, на востоке Костромской и севере Нижегородской областей обитают по три вида этих животных (рис. 1);

1.2. Разнообразие бесхвостых земноводных (Anura): на значительной части северной половины России распространен только один (сибирская лягушка, *Rana amurensis* — в Восточной Сибири и на севере Дальнего Вос-



Рис. 1. Число видов хвостатых земноводных фауны России.



Рис. 2. Число видов бесхвостых земноводных фауны России.

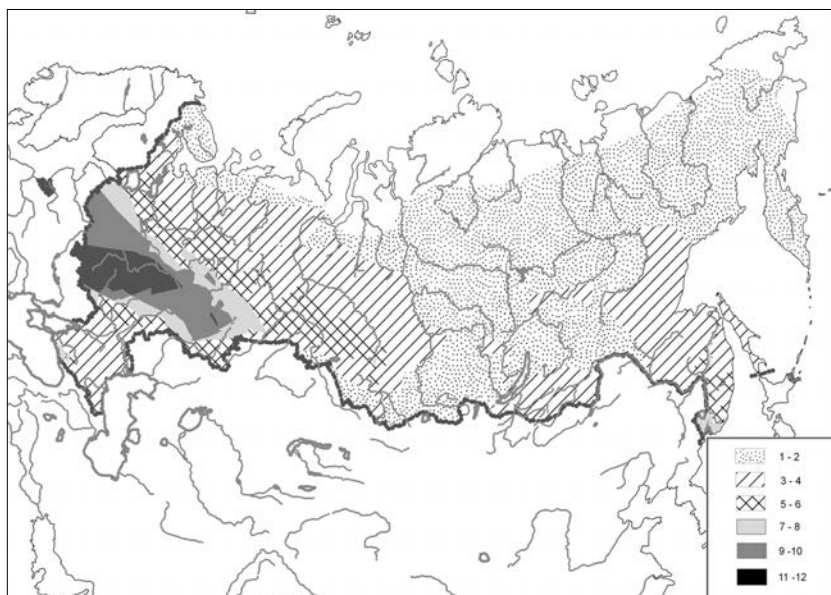


Рис. 3. Число видов всех земноводных фауны России.

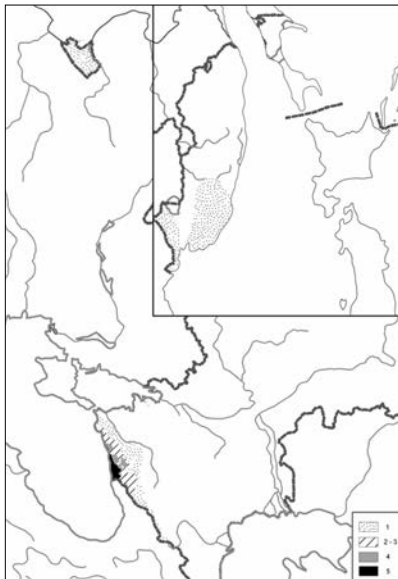


Рис. 4. Число видов земноводных, внесенных в Красную книгу России.

морского края (по 9—10 видов). Максимальное видовое богатство, зарегистрированное для всех земноводных (11—12 видов), совпадает с районом максимального видового богатства бесхвостых и приходится на зону широколиственных лесов в Европейской части России (включая Калининградскую область) (рис. 3);

1.4. Разнообразие земноводных, внесенных в Красную книгу РФ: в Красную книгу РФ [2] включены 4 вида хвостатых земноводных, представляющих два рода из двух семейств, и 4 вида бесхвостых земноводных, представляющих 3 рода из трех семейств. Всего 8 видов земноводных (из 5 родов и 5 семейств), что составляет 27.8% от всей фауны России. У «краснокнижных» видов земноводных есть один хорошо выраженный очаг видового разнообразия — Западный Кавказ (5 редких и исчезающих видов) (рис. 4).

По расположению очагов видового разнообразия земноводные заметно отличаются от млекопитающих и пресмыкающихся. Наибольшего видового разнообразия млекопитающие достигают в Алтае-Саянской горной стране и на юге Дальнего Востока, где зарегистрировано по 77 видов [7], птицы — также в Алтае-Саянской горной стране [3] — более 210 видов, а пресмыкающиеся — на западном побережье Каспийского моря, с максимальным видовым богатством, равным 24 видам (на юге Дагестана, на границе с Азербайджаном) [1].

тока) или два вида (остромордая, *R. arvalis* и травяная, *R. temporaria*, лягушки на севере Европейской части и Западной Сибири) бесхвостых земноводных. Наибольшее разнообразие бесхвостых наблюдается в Средней полосе Европейской части России (7—8 видов) и своего максимума (9—10 видов) достигает в зоне широколиственных лесов (включая Калининградскую область) (рис. 2);

1.3. Разнообразие всех земноводных (Amphibia): на большей части России распространено 1—2 вида земноводных (рис. 3). На значительных пространствах севера и юга Европейской части, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке число их увеличивается до 3—4 видов. Наибольшее разнообразие свойственно Средней полосе Европейской части России и крайнему югу При-

Работа была поддержана Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» (проекты 1.4.2 и 3.6.1).

Бобров В. В., Варшавский А. А. Разнообразие пресмыкающихся фауны России // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Тольятти. 2007. Вып. 10. С. 15—20.

Красная книга Российской Федерации (животные). (Предс. ред. коллегии В. И. Данилов-Данильян). М.: АСТ: Астрель, 2001. 864 с.

Криволицкий Д. А., Мяло Е. Г., Огуреева Г. Н. География биологического разнообразия // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 1998. №4. С. 81—86.

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

Кузьмин С. Л., Маслова И. В. Земноводные Российского Дальнего Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 434 с.

Позвоночные животные России (информационно-поисковая система) [Электронный ресурс]. 2010. Режим доступа: <http://www.sevin.ru/vertebrates/>, свободный. Проверено 19.02.2010.

Шварц Е. А., Пушкарев С. В., Кревер В. Г., Островский М. А. География видового богатства млекопитающих Северной Евразии (в пределах территории бывшего СССР) // Докл. Акад. наук. 1996. Т. 346, №5. С. 682—686.

Bibby C. J., Collar N. J., Crosby M. J., Heath M. F., Imboden Ch., Johnson T. H., Long A. J., Stattersfield A. J., Thirgood S. J. Putting biodiversity on the map: Priority Areas for Global Conservation. Cambridge: International Council for Bird Preservation. 1992.

Mittermeier R. A., Robles-Gil P., Mittermeier C. G. (Eds.). Megadiversity. Earth's Biologically Wealthiest Nations. Mexico City: CEMEX, 1997.

Tarkhnishvili D. N., Gokhelashvili R. K. The amphibians of the Caucasus // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 1999. V. 4. 239 p.

**АМФИБИИ И РЕПТИЛИИ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ МОНГОЛИИ
(НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ СОВМЕСТНОЙ
РОССИЙСКО-МОНГОЛЬСКОЙ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЙ
ЭКСПЕДИЦИИ 2008 ГОДА)**

**Л. Я. Боркин¹, С. Н. Литвинчук², Х. Мунхбаяр³, М. Мунхбаатар³,
П. Золжаргал³**

¹ Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург

² Институт цитологии Российской академии наук, Санкт-Петербург

³ Монгольский государственный педагогический университет, Улан-Батор

**AMPHIBIANS AND REPTILES OF EASTERN MONGOLIA
(SOME RESULTS OF THE JOINT RUSSIAN-MOGOLIAN
HERPETOLOGICAL EXPEDITION, 2008)**

**L. J. Borkin¹, S. N. Litvinchuk², Kh. Munkhbayar³, M. Munkhbaatar³,
P. Zoljargal³**

¹ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

² Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

³ Mongolian State University of Education, Ulaanbaatar

Main results of the field research in 2008 obtained by the Joint Russian-Mogolian Herpetological Expedition in the eastern part of Mongolia are given. 14 species of amphibians (5) and reptiles (9) from 9 families were registered. Geographic distribution of some amphibians and reptiles especially at the range periphery was outlined. The first record of the Far-Eastern treefrog (*Hyla japonica*) for eastern Mongolia (Halhyn-gol River) is mentioned. The central and eastern (steppe) parts of Mongolia are characterized by less richness of reptilian species in comparison with Gobi desert region. The distribution of amphibians across water pH values is briefly described. Mass frequency of anomalous toadlet, *Bufo raddei* (hindleg deficiency) was found in the sand pit near Choybalsan Town. The syntopic occurrences of species among amphibians and reptiles, particularly *Eremias* lizard species, are listed.

По инициативе руководства Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции Российской Академии наук и Академии наук Монголии после долгого перерыва, в 2008 г. были возобновлены полевые исследования по герпетофауне Монголии в виде специального герпетологического отряда экспедиции. Маршрут нашего отряда был намечен таким образом, чтобы провести зоогеографическое обследование восточной половины Монголии (рис. 1), которая в герпетологическом плане была изучена явно недостаточно [1—6]. Были учтены также пожелания, высказанные на международном совещании по герпетофауне Монголии [7, 8]. Помимо анализа изменений в составе герпетофауны при переходе от пустыни Гоби к обширным степям востока Монголии, мы также стремились уточнить географическое распространение отдельных видов амфибий и рептилий.

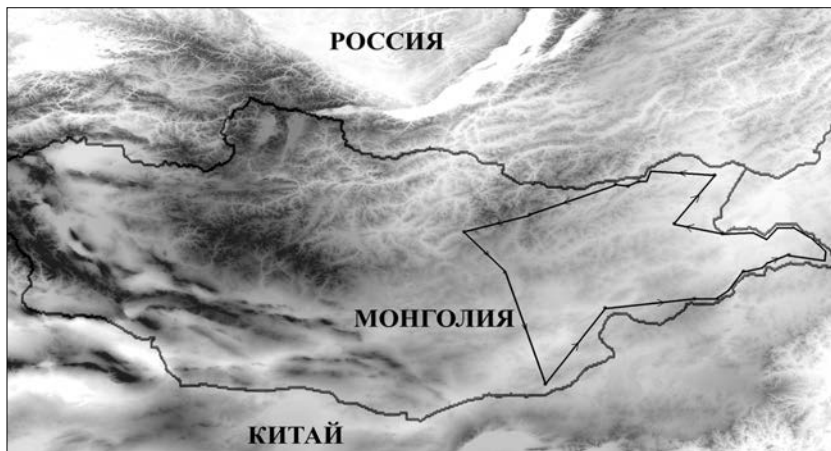


Рис. 1. Маршрут отряда под руководством Л. Я. Боркина монгольской герпетологической экспедиции 2008 года.

Необходимо было также собрать материал для изучения географической изменчивости и выяснения таксономического положения ряда изолированных популяций с помощью цитогенетических и молекулярных методов.

Наш отряд выехал из Улан-Батора 21 июня и вернулся в столицу Монголии 28 июля 2008 г., за 38 дней проехав 4694 км. Сначала он двигался на юг в сторону пустыни Гоби, затем вдоль границы с Китаем на северо-восток до подножья Хингана, оттуда на север до границы с Россией и, наконец, на запад вдоль границы к Улан-Батору. Более детально путь следования был следующим (рис. 1): Улан-Батор (21.06) — урочище Баян-Дзурх — город Чойр (Говь-Сумбэр аймак) — пос. (сомон) Айраг (22.06, Дорноговь, или Восточно-Гобийский аймак) — пос. Шивээговь — колодец Жаргалант-Худаг — пос. Сайхандулаан (23.06) — пос. Мандах — долина Оошинговь (24.06) — колодец Улдзийт-худук (25.06) — обрывы Эргилийн-Дзо — пос. Хатанбулаг (26.06) — пос. Сулин-Хээр — пески Бургэдийн-Элм (28.06) — пос. Улаанбадрах (29.06) — пос. Онгон (1.07, Сухэ-Батор аймак) — пос. Наран — пос. Дарьганга (2.07) — река Хонгорын-Гол (3.07) — пос. Матад (4.07, Дорнод, или Восточный аймак) — пос. Тамсагбулаг — река Нумруг-Гол (8.07) — река Дэгэ-Гол (10.07) — пос. Халхин-Гол (= Сумбэр) — пос. Халхгол (13.07) — озеро Буйр-Нуур — город Чойбалсан (14.07) — река Керулен, пос. Чойбалсан (15.07) — ж.-д. ст. Хавирга (16.07) — озеро Хухэ-Нуур (17.07) — пос. Мандал-Обо (18.07) — пос. Чулунхорот — озеро Галутийн-Нуур — река Турчийн-Гол (19.07) — река Улдза-Гол — пос. Дашбалбар — пос. Баяндун — пос. Баян-Уул (= Баян-Ула, 20.07) — пос. Норовлин (Хэнтий, или Хэнтэйский аймак) — перевал к реке Онон — мост на реке Онон (21.07) — пос. Дадал — река Балдж-Гол (22.07) — пос. Биндэр (23.07) — пос. Батширэт

(25.07) — озеро Хангал-Нуур (26.07) — переход из бассейна реки Керулен в бассейн реки Тола (= Туул) — горы Чингиз-хана (= Чингиз-Уул) — Улан-Батор. Названия даны по карте [9].

Следует отметить, что экспедиция проходила в несколько необычных погодных условиях. В течение 6 предшествующих лет в Монголии была сильная засуха. Поэтому при первой встрече в Улан-Баторе высказывалось даже предложение сменить маршрут и не ехать на юг, а сосредоточиться на северной территории. Однако лето 2008 г. оказалось весьма дождливым, и в ряде южных районов прошли наводнения, что могло сказаться на активности и распределении животных.

В данной статье представлены наиболее интересные данные, полученные в полевых условиях. Некоторые результаты уже были опубликованы нами ранее на монгольском языке [10]. Географические координаты получены с помощью навигатора (Garmin). Все высоты даны в метрах над уровнем моря.

Сведения о распространении видов

В ходе экспедиции нами были обнаружены 14 видов амфибий (5) и рептилий (9) из 9 семейств, в том числе 1 вид хвостатых амфибий (Hynobiidae), 4 вида бесхвостых амфибий (Bufonidae, Hylidae и Ranidae), 5 видов ящериц (Gekkonidae, Agamidae и Lacertidae) и 4 вида змей (Colubridae и Viperidae).

1. Сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870. Этот единственный в Монголии вид хвостатых амфибий включен в Красную книгу Монголии [11] и распространен в северной части страны. Нами было подтверждено его обитание в окрестностях п. Биндэр (Хэнтэйский аймак), где углозуб был относительно недавно обнаружен [6]. Две особи были пойманы 24 июля в корнях ивы на берегу старицы ($t_{\text{воды}} = 22.4$ °C), лежащей в пойме р. Онон недалеко от переправы (48°36' N, 110°44' E, 1040 м). Эта наиболее восточная находка сибирского углозуба в географическом отношении интересна еще и тем, что она относится к бассейну Амура, тогда как практически все другие связаны с бассейном р. Селенга (включая Орхон), впадающей в оз. Байкал [3, 11].

2. Монгольская жаба, *Bufo raddei* Strauch, 1876. Этот вид широко распространен в центральной и восточной частях Монголии. Однако на юге в пустынной зоне он редок и представлен немногими географически обособленными популяциями [3]. Поэтому обнаружение нами 27 июня явно изолированной популяции монгольской жабы в небольшой речушке в овраге в Восточно-Гобийском аймаке (42°43' N, 109°54' E, 1037 м), несомненно, представляет большой интерес. Эта находка в районе Сулин-Хээр заполняет заметную брешь в распространении *B. raddei* между ранее известными южно-гобийскими (Ханбогд) и восточно-гобийскими (р-н Дэлгэрэх) пунктами [3, 6]. Заметим, что ранее [1, с. 117] даже предполагали, что монгольская жаба «совершенно отсутствует» в юго-восточной Монголии (к востоку от

хр. Хурх-Ула = Хурхе-Уул). Таким образом, наша экспедиция опровергла это утверждение. Судя по наблюдениям, жабы все еще находились в брачном периоде, хотя в этих же водоемчиках плавали также и мелкие головастики (рН 7.76—8.73, $t_{\text{воды}}=24.6—25.3$ °С).

Следующая наша находка 1 июля монгольской жабы в красивой котловине с множеством водоемов, в 6 км от п. Наран (45°07' N, 113°45' E, 1253 м) уточняет распространение вида в полупустыне на юге Сухэ-Баторского аймака к юго-западу от плато Дарьганга. В этом же аймаке жабы (взрослые и личинки) были пойманы также на оз. Ганга-Нуур (45°16' N, 113°58' E, 1259 м) и в кочковатом болоте близ п. Дарьганга (45°17' N, 113°50' E, 1258 м), в сайре у горы Цурхалын-Ула (45°37' N, 114°49' E, 1266 м; 45°37' N, 114°50' E, 1258 м), в травянистой степи (45°44' N, 115°01' E, 1150 м), на р. Хонгорын-Гол (45°52' N, 115°03' E, 1058 м), на травянистой степной равнине (46°22' N, 115°17' E, 809 м).

В Восточном аймаке 4—6 июля *B. raddei* была встречена в нескольких местах холмистой степи в районе Матад (46°49' N, 115°18' E, 792 м, и другие), а также в самом поселке (46°57' N, 115°17' E, 910 м), на р. Нумрэгийн-Гол (47°00' N, 119°22' E, 865 м), на р. Дэгэ-Гол (47°06' N, 119°09' E, 891 м), в заболоченной местности близ соснового бора (47°13' N, 119°03' E, 887 м), в п. Халхин-Гол (ранее Сумбэр, 47°37' N, 118°36' E, 682 м). Множество жаб заселяло мелкие теплые заливные участки с растительностью вдоль песчаного берега оз. Буйр-Нуур (47°54' N, 117°51' E, 594 м). При въезде в город Чойбалсан в песчаном карьере около моста через р. Керулен (48°04' N, 114°37' E, 729 м) обитало множество жаб (от сеголеток до взрослых жаб). В одном из водоемчиков (рН 9.53) было обнаружено большое количество (46 %) особей, заканчивающих метаморфоз, и сеголеток, у которых частично или целиком отсутствовали задние конечности. Это — единственное место, где за всю экспедицию мы встретили амфибий с массовыми аномалиями развития. *Bufo raddei* обитают также в окрестностях поселка (не путать с городом!) Чойбалсан (48°27' N, 115°05' E, 682 м), в глинистой степи к востоку (48°30' N, 115°03' E, 676 м), на ж.-д. ст. Хавирга (48°49' N, 115°12' E, 705 м) и рядом с расположенном недалеко соленым озером (48°50' N, 115°13' E, 694 м), в котловине оз. Хухэ-Нуур (49°36' N, 115°42' E, 600 м), около ж.-д. ст. Мандал-Обо (49°48' N, 115°92' E, 631 м), на р. Тэлийн-Гол (49°49' N, 115°42' E, 618 м). Жабы довольно обычны по маршруту на запад вдоль р. Улдза-Гол на озерах Галугийн-Нуур (49°43' N, 115°17' E, 624 м) и Хайчин-Цаган-Нуур (49°43' N, 115°17' E, 624 м), р. Турчийн-Гол (49°40' N, 113°15' E, 888 м), самой р. Улдза-Гол (49°30' N, 113°15' E, 850 м).

В Хэнтэйском аймаке монгольская жаба была встречена в окрестностях п. Норовлин на р. Улдза-Гол (48°43' N, 111°59' E, 1020 м), в пойме р. Онон (48°50' N, 111°38' E, 924 м), в санатории «Три озера» (Чингисийн гурван нуур, 49°01' N, 111°39' E, 948 м), где родился Чингиз-хан, на р. Балдж-Гол (49°04' N, 111°28' E, 931 м), на небольшой пересыхающей речушке Шуу-

сийн-Гол по дороге на п. Биндэр (48°43' N, 111°09' E, 1035 м), на р. Манхаадай близ этого поселка (48°40' N, 110°52' E, 1055 м) и в пойме р. Онон (48°35' N, 111°44' E, 1040 м) близ переправы. Кроме того, жабы были обнаружены по пути от п. Биндэр на Улан-Батор на озере в долине р. Хурхын-Гол (48°32' N, 110°27' E, 1059 м), на р. Баян-Гол (48°26' N, 110°16' E, 1092 м) и на оз. Хангал-Нуур (48°08' N, 109°23' E, 1326 м).

Таким образом, наши данные позволили уточнить распространение *B. raddei* на юго-востоке, востоке и северо-востоке Монголии. Заметим, что, возможно, широкому распространению монгольской жабы способствуют наводнения, которые время от времени случаются и могут разносить животных (личинок и взрослых). Так, в конце июня — начале июля 2008 г. в восточной Монголии прошли ливневые дожди, вызвавшие сильное затопление многих низменных мест, включая ранее сухие русла рек, временных водотоков и котловины, что способствует перемещению жаб через сухие местности-преграды.

3. Дальневосточная квакша, *Hyla japonica* Günther, 1859. Этот вид известен лишь по нескольким находкам в лесостепной зоне, весьма редок и включен в Красную книгу Монголии. Обитает на лугах и в болотистых местах бассейна р. Селенга. Нами *H. japonica* была обнаружена на самом востоке страны на правом (низком) берегу р. Халхин-Гол (47°34' N, 118°49' E, 706 м). Вечером 10 июля сначала были зарегистрированы характерные крики квакши, а затем ночью 11 июля после долгих поисков на лугу была поймана взрослая самка. Таким образом, наша находка резко изменяет представления об ареале дальневосточной квакши в Монголии.

4. Сибирская лягушка, *Rana amurensis* Boulenger, 1886. Достаточно широко распространена на севере центральной и восточной части Монголии. Нами встречена в Восточном аймаке в старицах и в пойме р. Нумрэгийн-Гол у западного подножья Хингана (47°00' N, 119°22' E, 865 м), на р. Дэгэ-Гол (47°06' N, 119°09' E, 891 м), в заболоченной местности близ соснового бора (47°13' N, 119°03' E, 887 м), на обоих берегах р. Халхин-Гол (47°34' N, 118°49' E, 706 м), близ оз. Буйр-Нуур (47°55' N, 117°51' E, 588 м), в песчаном карьере около моста через р. Керулен в город Чойбалсан (48°04' N, 114°37' E, 729 м), восточнее п. Чойбалсан (48°27' N, 115°05' E, 682 м). Однако мы не смогли найти *R. amurensis* на речке Мандлын-Гол, впадающей в оз. Хухэ-Нуур (49°36' N, 115°42' E, 600 м), где этот вид был известен раньше, в 1999 г. (Х. Мунхбаатар). На севере Монголии сибирская лягушка попадалась в траве на берегу оз. Галутийн-Нуур (49°43' N, 115°17' E, 624 м), на р. Улдза-Гол (49°30' N, 113°15' E, 850 м). В Хэнтэйском аймаке данный вид встречается на р. Улдза-Гол (49°14' N, 113°02' E, 930 м), в пойме р. Онон (48°50' N, 111°38' E, 924 м), на р. Балдж-Гол (49°04' N, 111°28' E, 931 м). Последняя находка сибирской лягушки была сделана нами в старицах поймы р. Тола (Туул) около гор Чингиз-Уул (47°49' N, 107°26' E, 1394 м).

5. Дальневосточная лягушка, *Rana chensinensis* David, 1875. Этот вид достоверно известен лишь в двух географических удаленных друг от друга районах на востоке Монголии. Это — плато Дарьганга на юге Сухэ-Баторского аймака, а также район рек Нумрэгийн-Гол и Халхин-Гол на востоке Восточного аймака [3, 6]. Указываемые в литературе другие находки нуждаются в подтверждении. В виду весьма ограниченного распространения вид занесен в Красную книгу Монголии [11]. Нами лягушки были собраны в обоих аймаках. 2 июля они были найдены в кочковатом травянистом болоте близ п. Дарьганга (45°17' N, 113°50' E, 1258 м); одна самка была с икрой. Однако вдоль ручейка и по берегам оз. Ганга-Нуур (45°16' N, 113°58' E, 1259 м), где вид был отмечен в 1968 г., нам его обнаружить не удалось. Кроме того, *R. chensinensis* (1 взрослый экз.) была поймана в зарослях чия на степном берегу р. Хонгорын-Гол (45°52' N, 115°03' E, 1058 м). На самом востоке страны 9 июля лягушки были собраны вдоль небольшой речки Нарын-Гол, притока р. Нумрэгийн-Гол (47°00' N, 119°22' E, 865 м) восточнее заставы, 11 июля на правом (низком) берегу р. Халхин-Гол (47°34' N, 118°49' E, 706 м), а 12 июля в большой луже рядом с бензоколонкой на краю п. Халх-Гол (47°37' N, 118°36' E, 682 м). Нам не удалось найти этот вид на северо-востоке страны в котловине оз. Хухэ-Нуур, где ранее он указывался [см. 3, 6, 12].

Изучение размер генома показало, что лягушки из Дарьганги и Хингана, по-видимому, относятся к одному виду, который заметно отличается от собственно дальневосточной лягушки, распространенной на Дальнем Востоке России. Поэтому видовое название в данной статье используется условно, до более точного выяснения их таксономического статуса.

6. Пискливый геккончик, *Alsophylax pipiens* (Pallas, 1814). Ареал этого широко распространенного в Монголии вида ящериц не выходит за пределы зоны пустынь и полупустынь (остепненных пустынь). Нами геккончики были обнаружены в трех пунктах Восточно-Гобийского аймака. 24 июня они были пойманы среди камней в небольших останцах в песках Джирэмийн-Элс (43°51' N, 108°13' E, 945 м) долины Оошин-Говь. 25 июня попались в глиняных развалинах монастыря Хоньчийн-Туурь (43°43' N, 108°38' E, 863 м) в суглинистой пустыне. 28 июня один экземпляр был найден в остепненной пустыне под лежащим сухим деревом в сайре с группой вязов (43°05' N, 110°32' E, 974 м). Все три находки расположены на восточной границе ареала в пределах Монголии [1, 4, 5], причем последняя немного сдвигает ее далее к востоку.

7. Пестрая круглоголовка, *Phrynocephalus versicolor* Strauch, 1876. Этот вид ящериц имеет наибольшее распространение в Монголии [1, 4, 5] со сплошным ареалом к югу от 46-й параллели. Нами первые круглоголовки были обнаружены 21 июня южнее города Чойр, Говь-Сумбэр аймак (46°16' N, 108°29' E, 1191 м). Три ящерицы были пойманы на освещенном солнцем песчаном склоне остепненной пустыни с разреженной злаковой растительностью рядом с кочковатым болотом. Это, по-видимому, — одна из

северных изолированных популяций вида [см. 4, 5]. Начиная с п. Шивээговь, Говь-Сумбэр аймак (45°55' N, 109°04' E, 1107 м), *P. versicolor* стала попадаться практически повсеместно в Восточно-Гобийском аймаке вплоть до запада Сухэ-Баторского аймака в песчаной полупустыне (45°11' N, 112°31' E, 1037 м). Последняя на востоке находка этого вида зарегистрирована нами 2 июля в песках Молцог-Элс близ п. Дарьганга (45°16' N, 113°58' E, 1259 м), что совпадает с опубликованными данными [4, 5]. Любопытно, что по краям ареала на севере (Чойр) и востоке (Дарьганга) пестрая круглоголовка предпочитает заселять песчаные, а не типичные для нее щебнистые грунты.

8. Монгольская ящурка, *Eremias argus* Peters, 1869. Первая ящурка этого вида попала нам 22 июня на окраине п. Шивээговь, Говь-Сумбэр аймак (45°55' N, 109°04' E, 1107 м) в пустынном ландшафте, лишенном растительности. В Восточно-Гобийском аймаке ящурки были отловлены 23 июня среди сланцевого мелкосопочника к северо-востоку от п. Сайхандулаан в ложбине с суглинисто-щебнистым грунтом и редкими кустиками монгольского миндаля, золотистой караганы и чия (44°45' N, 109°03' E, 1209 м). Кроме того, на юге аймака *E. argus* была встречена 26 июня в суглинистой пустыне по дороге от п. Хатанбулаг к Сулин-Хээр с караганой и чиём (43°05' N, 109°18' E, 1218 м) или чиём и селитрянкой (43°03' N, 109°22' E, 1177 м), близ родника Долийн-Дзугийн-Булаг (43°01' N, 109°23' E, 1130 м), 27 июня в бугристой пустыне с селитрянкой, чиём и караганой в р-не Сулин-Хээр (42°40' N, 109°31' E, 1048 м), на самой границе близ родника на участке с чиём (42°39' N, 109°58' E, 1160 м), 28 июня в супесчаной пустыне с реомюрией, солянками и чиём (42°59' N, 110°23' E, 1014 м), 30 июня в сайре с чиём около оз. Их-Нуур (44°41' N, 111°20' E, 945 м) и в полупустыне с угнетенной растительностью, включая полынь, селитрянку и злаки (45°03' N, 111°53' E, 1092 м). Перечисленные находки заметно уточняют распространение вида в Восточно-Гобийском аймаке.

В Сухэ-Баторском аймаке монгольская ящурка была отмечена нами 1 июля в остепненной пустыне с реомюрией около останца Тухмийн-Баян-Обо (45°11' N, 112°28' E, 1031 м), в песчаной полупустыне (45°11' N, 112°31' E, 1037 м). В Восточном аймаке 6 июля мы нашли ее в степи в окрестностях п. Магад (47°00' N, 115°22' E, 970 м), в сухой степи близ п. Тамсагбулаг (46°54' N, 116°10' E, 639 м), 7 июля в луговой степи на границе с Китаем (46°44' N, 118°18' E, 888 м) и 8 июля в травянистой степи (46°55' N, 118°48' E, 848 м). На северо-востоке Монголии *E. argus* была поймана 17 июля среди зарослей чия близ оз. Хух-Нуур (48°50' N, 115°13' E, 694 м), а 18 июля в ковыльной степи по дороге от озера на п. Мандал-Обо (49°37' N, 115°36' E, 620 м). Последний раз монгольская ящурка наблюдалась нами в траве на сопке близ переправы через р. Онон около п. Биндэр (48°35' N, 110°44' E, 1050 м). Это — первая находка вида на севере Хэнтэйского аймака [см. 4, 5].

9. Глазчатая ящурка, *Eremias multiocellata* Günther, 1872. Первая находка этого вида была сделана нами 22 июня на севере Восточно-Гобийского айма-

ка в 10 км южнее п. Шивээговь ($45^{\circ}50' \text{ N}$, $109^{\circ}15' \text{ E}$, 1058 м), когда появились небольшие песчаные бугры с чахлой селитрянкой. 23 июня вид был обнаружен в буграх с селитрянкой немного южнее п. Сайхандулаан ($44^{\circ}39' \text{ N}$, $108^{\circ}54' \text{ E}$, 1191 м), 24 июня в долине Оошинговь ($43^{\circ}57' \text{ N}$, $108^{\circ}14' \text{ E}$, 954 м). На юге Восточно-Гобийского аймака глазчатая ящурка была поймана 28 июня в супесчаной пустыне с реомюрией, солянками и чиём ($42^{\circ}59' \text{ N}$, $110^{\circ}23' \text{ E}$, 1014 м). Две самки оказались беременными. *Eremias multiocellata* была также обнаружена в щебнистой полупустыне с ковылем и полынью ($43^{\circ}18' \text{ N}$, $110^{\circ}49' \text{ E}$, 1167 м), в закрепленных бугристых песках Бургэдийн-Элс с караганой, полынью, ковылем и чиём ($43^{\circ}22' \text{ N}$, $110^{\circ}47' \text{ E}$, 1201 м), а 29 июня на участке с буграми с селитрянкой в злаковой полупустыне к северо-востоку от п. Улаанбадрах ($43^{\circ}53' \text{ N}$, $110^{\circ}28' \text{ E}$, 995 м) и на расположенном неподалеку холме с необычным ово с 8 лучами из камней, под которыми прятались ящерицы (1018 м), а также в низких песчаных буграх с караганой и полынью ($43^{\circ}54' \text{ N}$, $110^{\circ}57' \text{ E}$, 1011 м). В Восточно-Гобийском аймаке проходит восточная граница вида в Монголии [см. 4, 5].

10. Ящурка Пржевальского, *Eremias przewalskii* (Strauch, 1876). Впервые этот вид был встречен нами 23 июня в буграх с селитрянкой немного южнее п. Сайхандулаан ($44^{\circ}39' \text{ N}$, $108^{\circ}54' \text{ E}$, 1191 м), 24 июня у северной кромки долины Оошинговь ($43^{\circ}57' \text{ N}$, $108^{\circ}14' \text{ E}$, 954 м), немного южнее в сайре с вязом ($43^{\circ}54' \text{ N}$, $108^{\circ}15' \text{ E}$, 980 м) и щебнисто-суглинистой пустыне ($43^{\circ}38' \text{ N}$, $108^{\circ}33' \text{ E}$, 928 м) в той же долине. В двух последних пунктах бугры были покрыты плотной коркой. Кроме того, ящурка Пржевальского попала нам близ обрывов Эргилийн-Дзо в пустыне с чахлой эфедрой ($43^{\circ}19' \text{ N}$, $109^{\circ}08' \text{ E}$, 1077 м). На юге Восточно-Гобийского аймака *E. przewalskii* встречается в бугристой пустыне с селитрянкой, чиём и караганой в р-не Сулин-Хээр ($42^{\circ}40' \text{ N}$, $109^{\circ}31' \text{ E}$, 1048 м), а также в окр. п. Улаанбадрах ($43^{\circ}53' \text{ N}$, $110^{\circ}28' \text{ E}$, 995 м). В этом аймаке проходит восточная граница вида в Монголии [см. 4, 5].

11. Полосатый полоз, *Coluber spinalis* (Peters, 1866). Этот эlegantный полоз, занесенный в Красную книгу Монголии [11], нами был пойман дважды: 26 июня на юге Восточно-Гобийского аймака в чахлой суглинистой пустыне с чиём и селитрянкой в 22 км юго-восточнее п. Хатанбулаг ($43^{\circ}03' \text{ N}$, $109^{\circ}22' \text{ E}$, 1177 м) и в пустыне с редкими кустами караганы недалеко от колодца Дзост-Ус ($42^{\circ}48' \text{ N}$, $109^{\circ}31' \text{ E}$, 1057 м). Наши находки примерно совпадают с известными ранее [4, 5, 13].

12. Узорчатый полоз, *Elaphe dione* (Pallas, 1773). Этот вид был зарегистрирован нами в 4 местах. 23 июня молодая змея была поймана на юге Восточно-Гобийского аймака в ложбине с суглинисто-щебнистым грунтом среди сланцевого мелкосопочника к северо-востоку от п. Сайхандулаан ($44^{\circ}45' \text{ N}$, $109^{\circ}03' \text{ E}$, 1209 м). Это — первая находка *E. dione* в данном аймаке, которая заметно дополняет известную картину распространения вида на юге Монголии [4, 5, 12]. Другой экземпляр 9 июля залез под палатку на стоянке на

высокой травянистой террасе близ р. Нумрэгийн-Гол (47°00' N, 119°22' E, 865 м) в Восточном аймаке. Еще один полоз был пойман 21 июля в пойме р. Онон (близ моста) в Хэнтэйском аймаке на севере Монголии (48°50' N, 111°38' E, 924 м). Змея находилась на иве на высоте примерно 170 см. 22 июля две змеи были встречены недалеко от р. Балдж-Гол (49°04' N, 111°28' E, 931 м), левом притоке р. Онон.

13. Стрела-змея, *Psammophis lineolatus* (Brandt, 1838). Два экземпляра этой изящной змеи, питающейся ящерицами, были пойманы нами 25 июня на юге Восточно-Гобийского аймака среди кустов с селитрянкой на щебнистой равнине в пустыне (43°39' N, 108°54' E, 792 м). У одной змеи удалось выдавить из желудка круглоголовку (*Phrynocephalus versicolor*) длиной в 11 см (тело + хвост).

14. Палласов щитомордник, *Agkistrodon halys* (Pallas, 1776). Выползок щитомордника был найден нами 25 июня на юге Восточно-Гобийского аймака в обрыве Эргилийн-Дзо в чахлой пустыне с эфедрой (43°19' N, 109°08' E, 1077 м). В Восточном аймаке близ р. Нумрэгийн-Гол (47°00' N, 119°22' E, 865 м) было встречено 8 особей. Еще один щитомордник был отмечен на притопленной траве в 1.5 м от берега в небольшом пойменном водоеме, другой залез в один из рюкзаков рядом с палаткой на высокой травянистой террасе. На севере Монголии в Хэнтэйском аймаке два экземпляра были отловлены 21 июля в пойме р. Онон близ моста (48°50' N, 111°38' E, 924 м). 26 июля крупная беременная самка была встречена на берегу расположенно-го в горах оз. Хангал-Нуур (48°08' N, 109°23' E, 1326 м).

Некоторые фаунистические комментарии

Наши полевые исследования подтвердили заметную обедненность герпетофауны восточной части пустыни Гоби. Так, нами в Восточно-Гобийском аймаке было встречено всего 9 видов рептилий и 1 вид амфибий, тогда как в Заалтайской Гоби обитает 14 видов, а в Джунгарской Гоби 10 видов пресмыкающихся [4]. Нам, как ранее и другим исследователям [1, 4, 5], не удалось обнаружить здесь такие характерные для Гоби виды ящериц и змей, как сцинковый геккон Пржевальского (*Teratoscincus przewalskii*), центральноазиатская ящурка (*Eremias vermiculata*) и восточный удавчик (*Eryx tataricus*). С другой стороны, подтверждено прохождение через Восточно-Гобийский аймак восточной границы ареала у пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens*), глазчатой ящурки (*Eremias multiocellata*), ящурки Пржевальского (*Eremias przewalskii*) и полосатого полоза (*Coluber spinalis*). На востоке аванпостом гобийской герпетофауны можно считать плато Дарьганга с песками Молцог-Элс (Сухэ-Баторский аймак), где найдены самые восточные популяции пестрой круглоголовки и стрелы-змеи [см. 4, 5].

Обширная восточная часть Монголии, покрытая травянистой степью (за исключением прегорий Хингана), поражает своей бедностью в отношении пресмыкающихся, как по числу их видов, так и по встречаемости особей.

Возможно, это связано с биотопической и ландшафтной монотонностью этого района. Среди рептилий характерным видом восточной Монголии, несомненно, следует считать монгольскую ящурку (*Eremias argus*), а среди амфибий — монгольскую жабу (*Bufo raddei*).

Центральная часть Монголии, расположенная примерно между Улан-Батором и Восточно-Гобийским аймаком, также не отличается большим разнообразием герпетофауны. Представители гобийской фауны начинают регулярно встречаться южнее 46° северной широты.

Наиболее неожиданным результатом нашей экспедиции следует считать обнаружение дальневосточной квакши (*Hyla japonica*) на правом берегу реки Халхин-Гол. На наш взгляд, было бы весьма полезно в будущем тщательно обследовать в фаунистическом отношении весь этот относительно крупный правобережный участок, принадлежащий Монголии. Мы не исключаем возможности нахождения там новых для фауны страны видов.

Синтопичные виды амфибий и рептилий

Термином «синтопия» обозначают обитание разных видов в одном и том же месте (биотопе). Чаще всего виды амфибий в водоемах или на суше попадались по одному, однако нередко встречались и пары видов. Это — сибирский углозуб и монгольская жаба (пойма р. Онон близ п. Биндэр), монгольская жаба и сибирская лягушка (Нумрэгийн-Гол, Буйр-Нуур, город Чойбалсан, восточнее п. Чойбалсан, Галутийн-Нуур, Улдза-Гол, Онон, Балдж-Гол), монгольская жаба и дальневосточная лягушка (Хонгорын-Гол, п. Халх-Гол). Совместное обитание сразу 3 видов было отмечено лишь дважды. Монгольская жаба, сибирская и дальневосточная лягушки были обнаружены в траве по берегам речки Нарын-Гол в подножье Хингана (застава Нумруг-Гол). Другая тройка видов (квакша, сибирская и дальневосточная лягушки) была найдена в заливных лугах на правом берегу реки Халхин-Гол.

В ходе экспедиции нами были проведены измерения pH многочисленных водоемов, в которых обитают амфибии. Получены следующие данные: pH = 8.87 для сибирского углозуба, 7.51—10.00 для монгольской жабы, 8.09 для дальневосточной квакши, 7.51—9.26 для сибирской лягушки и 7.62—7.98 для дальневосточной лягушки. Среди изученных видов *Bufo raddei*, имеющая наиболее широкое географическое распространение, встречается в водоемах с наибольшим диапазоном значений pH. Отметим также, что только жабы были найдены в водоемах с температурой воды до 30.5 °C.

Среди рептилий на юге страны чаще всего в одном месте встречались пестрая круглоголовка и какой-нибудь из видов ящурок. На севере (мост через реку Онон) и востоке (Нумрэгийн-Гол) вместе были зарегистрированы только два вида змей (узорчатый полоз и щитомордник). Максимальное число видов рептилий, встреченное нами в одной точке никогда не превышало 3. Преимущественно это были два вида ящурок и пестрая круглоголовка (окр. п. Сайхандулаан, долина Оошинговь). Другой вариант — пестрая

круглоголовка, монгольская ящурка и узорчатый полоз (к северо-востоку от п. Сайхандулаан, 44°45' N, 109°03' E) или пестрая круглоголовка, ящурка Пржевальского и Палласов щитомордник (Эргилийн-Дзо).

Особый интерес представляют находки синтопии у разных видов ящурок рода *Eremias* — явление в Монголии нечастое [14]. На юго-востоке страны перекрываются ареалы трех видов этого рода. Нами отмечено всего 5 случаев их синтопического существования. В трех из них это были *E. multiocellata* и *E. przewalskii*, населяющие песчаные или лессовые бугры с селитрянкой (окр. п. Сайхандулаан, долина Оошинговь, окр. п. Улан-Бадрах). По одному разу зарегистрированы *E. argus* + *E. multiocellata*, отмеченные на юге Восточно-Гобийского аймака в супесчаной пустыне с реомнурией, солянками и чиём (42°59' N, 110°23' E, 1014 м), а также *E. argus* + *E. przewalskii* (близ Сулин-Хээр). Чаще всего синтопичные находки ящурок были привязаны к характерным буграм с селитрянкой. Крупные бугры с кустами чаще всего были заняты *E. przewalskii*, по-видимому, как более крупным видом, а более мелкие — *E. multiocellata*. В отличие от двух других видов ящурок, *E. argus* явно тяготеет к зарослям чия (*Achnatherum splendens*), а не селитрянки (*Nitraria* sp.).

1. Семенов Д. В., Шенбром Г. И. Материалы по герпетофауне Юго-Восточной Монголии // Воробьева Э. И. (ред.). Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике. М.: Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. 1986. С. 110—119.
2. Боркин Л. Я. Общая характеристика распространения земноводных Монголии // Воробьева Э. И. и Даревский И. С. (ред.). Земноводные и пресмыкающиеся МНР. Общие вопросы. М.: Наука. 1988. С. 213—229.
3. Боркин Л. Я., Кузьмин С. Л. Земноводные Монголии: видовые очерки // Воробьева Э. И. и Даревский И. С. (ред.). Земноводные и пресмыкающиеся МНР. Общие вопросы. М.: Наука. 1988. С. 30—197.
4. Боркин Л. Я., Мунхбаяр Х., Орлов Н. Л., Семенов Д. В., Тэрбиш Х. Распространение рептилий в Монголии // Боркин Л. Я. (ред.). Рептилии горных и аридных территорий: систематика и распространение. Ленинград. 1990. С. 22—138 (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 207).
5. Ананьева Н. Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н. Л., Орлова В. Ф., Семенов Д. В. и Тэрбиш Х. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: КМК Лтд. 1997. 416 с.
6. Мунхбаатар М. Дорнод Монголын хоёрнутагтан, мулхугчид. Улаанбаатар: Соёмбо принтинг. 2004. 76 х.
7. Terbish Kh., Munkhbayar Kh., Clark E. L., Munkhbat J., Monks E. M., Munkhbaatar M., Baillie J.E. M., Borokin L. J., Batsaikhan N., Samiya R., Semenov D. V. (compilers and editors). Summary Conservation Action Plans for Mongolian Reptiles and Amphibians. London: Zoological Society of London. 2006. [4]+43 p. (Regional Red List Series, vol. 6).

8. Боркин Л. Я. Международный рабочий семинар по оценке охранного статуса амфибий и рептилий Монголии (Улан-Батор, 11—15 сентября 2006 года). Современная герпетология. Саратов. 2007. Т. 7. Вып. 1/2. С. 136—140.
9. Монголия. Справочная карта. Масштаб 1:3 000 000. М.: Федеральная служба геодезии и картографии России. 2002.
10. Мунхбаатар М., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мунхбаяр Х., Золжаргал П. Дорнод Монголын герпетологийн судлагаа // Байгалийн Ухааны Сургуулийн эрдэм шинжилгээний бичиг. Улаанбаатар. 2008. №1. Х. 37—46.
11. Monkhubayar Kh., Terbish Kh. Reptilia. Amphibia // Mongolian Red Book. Ulaanbaatar: Ministry for Nature and the Environment of Mongolia. 1997. P. 135—148 (на монгольском и английском языках).
12. Terbish Kh., Munkhubayar Kh., Munkhbaatar M. A Guide to the Amphibians and Reptiles of Mongolia. Ulaanbaatar. 2006. 72 p.
13. Мунхбаяр Х. Новые данные о распространении некоторых амфибий и рептилий Монгольской Народной Республики // Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я. (ред.). Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Ленинград. 1981. С. 52—56. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 101).
14. Боркин Л. Я. О взаимоотношениях ящурок рода *Eremias* (Lacertidae) в пустыне Гоби, Монголия // Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я. (ред.). Систематика и экология амфибий и рептилий. Ленинград. 1986. С. 185—192 (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 157).

РАЗВЕДЕНИЕ АВСТРАЛИЙСКОГО КОВРОВОГО ПИТОНА ЧЕЙНИ (*Morelia spilota cheynei*) В ЛЕНИНГРАДСКОМ ЗООПАРКЕ

А. Х.-М. Валеев

Ленинградский зоопарк, Санкт-Петербург

BREEDING OF THE AUSTRALIAN JUNGLE CARPET PYTHON CHENEY (*Morelia spilota cheynei*) IN THE LENINGRAD ZOO

A. H.-M. Valeev

Leningrad Zoo, St. Petersburg

The Carpet Jungle pythons *Morelia spilota cheynei* (Barker et Barker, 1994) have long been kept and bred in many collections in captivity, including in the Moscow Zoo and Tula Exotarium. Captive breeding of this booid species is not regular in Russia. This paper presents some new results which could improve the methods of captive breeding of *Morelia spilota cheynei*.

Австралийские ковровые питоны Чейни (*Morelia spilota cheynei*) уже долгие годы содержатся во многих герпетологических коллекциях. Это достаточно неприхотливый представитель боид, однако, разводится в России не регулярно. *Morelia spilota cheynei* обитает в тропических лесах Атертон Тимберленд штата Квинсленд, Австралия. Особи этого вида вырастают в среднем примерно до двух метров. Размножаются питоны Чейни в природе зимой или ранней весной, причем существует отчетливый сезонный репродуктивный цикл со спариванием в августе и сентябре, откладкой яиц с ноября по январь и вылуплением с декабря по февраль [3].

Впервые в России питоны Чейни были разведены в Тульском областном экзотариуме [1]. В связи с отсутствием систематического опыта разведения данного вида и была поставлена задача усовершенствовать методику разведения австралийского коврового питона в неволе.

В экзотариуме СПбГУП «Ленинградский зоопарк» содержатся 3 (2:1) особи австралийского питона Чейни. В 2003 и 2005 годах сотрудникам Экзотариума удалось получить кладки от единственной самки питона, но все попытки разведения заканчивались на икубационном этапе. Следует отметить, что помимо австралийского подвида в Экзотариуме содержится новогвинейский подвида коврового питона (*Morelia spilota variegata*), для которого были удачные разведения.

В 2007 году были внесены изменения в температурный режим и рацион питания питонов. Змей кормились реже, а в террариумах был создан оптимальный для данного вида градиент температуры — 25—35 °С [2]. Осенью 2007 года с 29 октября по 13 ноября содержались при пониженных температурах 25—26 °С. По окончании данного периода змей кормили крысами

еженедельно и облучали УФ-облучателем «Солнышко» по 5 минут в день в течение недели. Ссаживание всех трех змей проводилось в течение трех месяцев с 04.12.07 в крупном террариуме с дождевальной установкой; самцы конкурировали друг с другом, тем самым стимулируя самку к спариванию [2]. С 25.12.07 по 03.07.08 у самки наблюдались отказы от еды; 03.07.08 она отложила 17 яиц, вес кладки — 760 г. Яйца были изъяты из кладки и перемещены в инкубатор с влажностью 90% и постоянной температурой 31 °С; в качестве субстрата использовался вермикулит. Вылупление началось 05.09.08. Средний вес новорожденных питонов составил 23.3 г. Всего из данной кладки вышло 16 питонов.

К началу зимы 2008 года змеи были готовы к зимовке для следующего разведения. Зимовка проходила в тех же условиях, при вышеуказанной температуре с 28.01.09 по 04.03.09. По окончании зимовки, 14.03.09 питоны были вновь ссажены при оптимальной температуре и при уровне влажности более 80%. Наблюдались регулярные спаривания самки с обоими самцами. Через два с половиной месяца самка отложила 2 нормальных яйца и четыре жировых. Однако на последних стадиях инкубации оплодотворенные яйца погибли. Возможной причиной неудачной попытки разведения является слишком краткий период откармливания самки после предыдущего разведения, не исключено также, что второй раз самка была оплодотворена другим самцом, что могло стать причиной слабой кладки [3].

Изучение оптимальных условий для регулярного разведения питонов Чейни будет продолжено в нашем отделе.

Я выражаю благодарность дирекции зоопарка СПбГУП «Ленинградский зоопарк» и сотрудникам отдела Экзотариум за помощь при написании данной работы.

1. *Астрейко Е. А.* Первое разведение ромбического питона *Morelia cheynei* (Wells & Wellington, 1984) в России // Научные исследования в зоологических парках. 2003. Вып. 16. С. 14—17.
2. *Кудрявцев С. В., Фролов В. Е., Королев А. В.* Террариум и его обитатели. М.: «Лесная промышленность», 1991. 350 с.
3. *R. Ross, G. Marzec.* Reproductive husbandary of pythons and boas. I.N.R.Publication, 1990. 270 p.

СТРУКТУРА ОБЩИХ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ У ТРЕХ ВИДОВ ДНЕВНЫХ ЯЩЕРИЦ

А. С. Вдовин¹, А. Ю. Иванова-Дятлова¹, А. С. Жуков²,
О. И. Исаева³, И. Л. Окштейн⁴

¹ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет, Москва

² Школа №15, Тольятти

³ Школа «Интеллектуал», Москва

⁴ Институт теоретической и экспериментальной физики им. А. И. Алиханова, Москва

STRUCTURE OF THE GENERAL FORMS OF BEHAVIOUR AT THREE SPECIES OF DIURNAL LIZARDS

A. S. Vdovin¹, A. Yu. Ivanova-Dyatlova¹, A. S. Zhukov²,
O. I. Isaeva³, I. L. Okshtein⁴

¹ M. V. Lomonosov Moscow State University, Department of Biology, Moscow

² School №15, Tolyatti

³ School «Intellectual», Moscow

⁴ A. I. Alikhanov Institute for Theoretical and Experimental Physics, Moscow

The structure of the general forms of behaviour (GFB) is considered: morning heating (MH), thermostabilization behaviour (TSB), thermoneutral behaviour (TNB), behavioural cooling (BC) and evening cooling (EC) in the nature and in a terrarium at *Phrynocephalus guttatus*, *Eremias arguta* and *Darevskia praticola*. At *Ph. guttatus* GFB with the same names in the nature and a terrarium differ poorly. All elementary behaviors (EB), observed in the nature, are observed and in a terrarium. Set «minor» EB (HI, BV, RH, SBT, RW, MB, WD, JMP, DD), in the nature meeting seldom, and in a terrarium forming «behavioural noise» is allocated: everyone concrete EB from this set on time percent (TP), spent for performance given EB, doubtfully differs from zero, but totally they occupy from 1,1 (MH) to 21,1 (TNB) time % (average values TP are summarised). Sets GFB at three studied species are similar, but reflect their ecological and behavioural specificity.

Детальный анализ структуры выделенных В.А.Черлиным [1] общих форм поведения рептилий (далее ОФП) в литературе практически отсутствует. Структура поведения ящериц семейства Lacertidae подробно исследована только в природе: у *Darevskia saxicola* [2] и нами ранее у *Eremias arguta* [3]. В настоящей работе рассматривается структура 5-ти из 7-ми ОФП в природе и в террариуме: утреннего нагревания (далее — УН), термостабилизирующего поведения (ТСП), термонеutralного поведения (ТНП), поведенческого охлаждения (ПО) и остывания (О) у разноцветной ящурки *Eremias arguta*, круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus* и луговой ящерицы *Darevskia praticola*.

Съемки производились видеокамерой Sony Digital 8 в окрестностях пос. Досанг Астраханской области и в террариуме Института теоретической и экспериментальной физики в конце апреля—июне 2006—09 гг, продолжительность видеозаписей достаточного качества составила не менее 300 мин для каждого вида.

При обработке видеозаписей поведение было представлено в виде посекундных этограмм (последовательностей элементарных двигательных актов (ЭДА) и моторных конструкций 2-го уровня (см. [4]), ежесекундно определяляя выполняемый в этот момент двигательный акт). Этограммы были объединены по формам поведения.

Из фрагментов этограмм продолжительностью по 5 мин. были сформированы выборки по 5 фрагментов для каждой ОФП указанных видов. Достоверность различий по проценту времени (далее ПВ), затраченного на выполнение данного ЭДА, между этими выборками рассчитана по t-критерию Стьюдента (программа Statistica 6.0).

У *Ph. guttatus* выделено 30 ЭДА и моторных конструкций 2-го уровня:

AP: поза внимания, ящерица лежит на грунте, но голова расположена параллельно поверхности;

AP1: явная поза внимания, голова параллельно грунту, передняя часть тела приподнята, но передние лапы не выпрямлены, шея вытянута;

AP2: очень явная поза внимания, передние лапы выпрямлены, передняя часть тела поднята, шея вытянута, (часто встречается при остывании когда круглоголовка поворачивается спиной к солнцу и ставит свое тело под большим углом к солнцу);

SL: лежание, вертихвостка лежит, прижимаясь к земле, голова может быть приподнята под углом к поверхности земли;

DD: рытье задними и передними ногами;

HT: поворот головы (параллельно земле);

HI: наклон головы вбок;

E: тело поднято на выпрямленных ногах, иногда хвост приподнят;

SBT: шаг с поворотом туловища;

R: бег (более 5 корпусов в секунду);

WU: ходьба с поднятой головой;

WD: ходьба с опущенной головой;

BT: поворот туловища;

MB: пятится;

PU: подбирание, ящерица подбирает что-то в точке, на которую обратила внимание издалека, что проявляется направленным движением к этой точке и характерным «вытянутым» опусканием головы;

TC: подняла хвост вверх, свернув в спираль, и сразу же опустила (TCup — поднятие без опускания, TCdown — опускание);

JMP: прыжок;

T: поворот больше чем на 90 градусов прыжком на месте;

TS: поднятие кончика лежащего хвоста (сворачивается и разворачивается);

BV: вибрация телом, закапывание;

TD: хвост закручивается в спираль и раскручивается обратно, движение повторяется несколько раз, но постепенно угасают;

JM: движение челюстями;

TUP: хвост расположен перпендикулярно поверхности, его кончик загнут;

CL: карабкање по стенке;

RH: отдых в норе;

RW: бег вдоль стенок террариума, голова направлена к стенке;

NW: тычет мордой в стенку террариума;

TK: хвост лежит неподвижно, но его кончик загнут;

FL: хлопок по субстрату передней лапой;

DD: копание;

LD: ящерица лежит на земле, но задняя нога выпрямлена, очень часто тело расположено полумесцем.

Перечисленные виды активности в разной степени присутствуют в разных ОФП в природе и террариуме (табл. 1). Подавляющую часть времени круглоголовка-вертихвостка находится в 4-х различных позах (S1 и позы внимания), периодически совершая при этом движения хвостом и головой.

Структуры одноименных ОФП в природе и террариуме в целом отличаются слабо. Нагревание и остывание в террариуме у круглоголовки-вертихвостки различаются только по времени суток, набор ЭДА не отличается.

Во время нагревания круглоголовки-вертихвостки в природе основная поза AP, во время остывания — AP2, а в террариуме — S1. Возможно, это объясняется низким положением солнца над горизонтом в природе в начале и в конце дня.

Четкого статистического различия по набору ЭДА, связанных с терморегуляцией, между ТСП и ТНП мы не выявили. Обычно во время ТСП ящерица находится в позе внимания или лежит таким образом, что она при этом нагревается (например, AP2 спиной к лампе), а при ТНП она не нагревается и может располагаться спиной в любую сторону.

Все ЭДА, наблюдающиеся в природе, наблюдаются и в террариуме. Выделяется совокупность «минорных» ЭДА (HI, BV, RH, SBT, RW, MB, WD, JMP, DD), в природе практически не встречающихся, а в террариуме образующих «поведенческий шум»: каждый конкретный ЭДА из этой совокупности по ПВ недостоверно отличается от нуля, но все вместе они занимают от 1,1 (УН) до 21,1 (ТНП) % времени (суммированы средние значения ПВ).

Наборы ЭДА у трех изученных видов похожи, но отражают их экологическую и поведенческую специфику (табл. 2). Круглоголовка-вертихвостка обитает на открытых участках песка, ольфакторных меток не использует, при фуражировке реализует в основном стратегию «sit and wait». Этим объясня-

Таблица 1. Сравнение структуры общих форм поведения *Rhynchoserphalus guttatus*. Для каждого ЭДА указано среднее значение ПВ в % \pm стандартное отклонение. В двойных столбцах жирным шрифтом выделены достоверно отличающиеся величины ($p < 0,05$).

ЭДА и группы ЭДА	В природе										В террариуме				
	УН	ТСП	ТНП	ПО	О	УН	ТСП	ТНП	О	УН	ТСП	ТНП	О		
Неподв	97,1 \pm 3,2	94,4 \pm 8,1	85,9 \pm 7,3	94,7 \pm 3,2	99,7 \pm 0,8	97,8 \pm 2,3	70,3 \pm 3,8	72,5 \pm 13,0	80,1 \pm 18,6	94,9 \pm 2,4					
SI	21,5 \pm 21,9	2,6 \pm 4,3	8,2 \pm 14,6	2,5 \pm 5,7	1,3 \pm 2,8	82,5 \pm 15,1	0	8,3 \pm 6,0	80,1 \pm 18,6	0	0	0	0,4 \pm 0,5		
SIhi	0	0	0	0	0	0,4 \pm 0,2	0	0	0	0	0	0	0,4 \pm 0,5		
AP	58,6 \pm 24,5	28,9 \pm 22,9	44,2 \pm 20	1,0 \pm 0,9	3,9 \pm 4,4	6,5 \pm 7,5	0,7 \pm 1,1	12,7 \pm 17,4	6,2 \pm 7,3	52 \pm 8,8	0,7 \pm 1,1	12,7 \pm 17,4	6,2 \pm 7,3		
API	11,8 \pm 12,4	27,4 \pm 18,4	16,7 \pm 16,4	3,0 \pm 3,1	3,7 \pm 3,5	0,9 \pm 1,9	0	45,6 \pm 24,3	3,2 \pm 5,9						
APIhi	0	0,1 \pm 0,2	0	0	0	0	0	1,3 \pm 0,4	0,2 \pm 0,3				0,2 \pm 0,3		
APIht	0,3 \pm 0,3	1,5 \pm 1,5	0,8 \pm 0,9	0,3 \pm 0,4	0,2 \pm 0,3	0,1 \pm 0,3	0	8,0 \pm 2,4	0,7 \pm 1,0				0,7 \pm 1,0		
AP2	0,5 \pm 0,9	30,8 \pm 22,8	10,9 \pm 15,4	88,1 \pm 10,0	86,1 \pm 8,4	0	0	7,7 \pm 6,2	0,5 \pm 1,1				0,5 \pm 1,1		
BV	0	0	0	0	0	0,3 \pm 0,3	0	0	0,8 \pm 0,5				0,8 \pm 0,5		
RH	0	0	0	0	0	0	0	5,6 \pm 5,3	0				0		
SBT	0	0	0	0	0	0,3 \pm 0,2	0	4,0 \pm 1,1	0,4 \pm 0,3				0,4 \pm 0,3		
RW	0	0	0	0	0	0,0 \pm 0,1	0	0,4 \pm 0,6	0				0		
MB	0	0	0	0	0	0,1 \pm 0,1	0	0,1 \pm 0,2	0,1 \pm 0,1				0,1 \pm 0,1		
WD	0	0	0	0	0	0	0	0,4 \pm 0,5	0				0		
R	0,1 \pm 0,2	0,9 \pm 0,6	0,4 \pm 0,3	0,2 \pm 0,3	0,3 \pm 0,2	0	0	2,2 \pm 1,1	0,1 \pm 0,2				0,1 \pm 0,2		
BT	0,6 \pm 0,4	0,3 \pm 0,3	0,7 \pm 0,3	0,3 \pm 0,4	0,3 \pm 0,2	0,2 \pm 0,2	0	1,4 \pm 0,7	0,5 \pm 0,4				0,5 \pm 0,4		
JMP	0	0	0	0	0	0	0	0,3 \pm 0,2	0				0		
DD	0	0	0,5 \pm 1,0	0	0	0	0	1,3 \pm 2,5	0,7 \pm 1,0				0,7 \pm 1,0		

ется отсутствие клевок TF и медленной ходьбы Ww, используемой *E. arguta* и *D. praticola* при осматривании оснований кустов, камней и других объектов при фуражировке. *D. praticola* — мелкая зарослевая форма, в отличии от ящурки и круглоголовки, способна уплощать тело, увеличивая поверхность нагрева солнцем (DB) и не использует быструю ходьбу Wu. *E. arguta* — намного более крупная зарослевая форма, способная, впрочем, проводить много времени на участках открытого песка, при активном поведении значительно чаще использует повороты туловища BD. Друмминг в явном виде встречается только у *D. praticola*, а у двух других видов, видимо, представлен лишь в виде хлопков по субстрату передней лапой FL [3].

Представленные данные позволяют предполагать, что набор ЭДА и структура рутинной активности видоспецифичны, отражают экологическую и поведенческую специфику вида и мало изменяются в контрастных условиях (природа и содержание в террариуме), хотя этот вопрос, безусловно, нуждается в дополнительном изучении. Если так, использование этой информации в филогенетических построениях, особенно на внутривидовом уровне, также вполне реально. Совершенно неизученным остается вопрос о зависимости структуры рутинной активности от пола, возраста, физиологического состояния и т.п.

Благодарим школьников Ксению Арнаутову, Асю Минервину и Любовь Шубину за помощь в сборе и обработке материала.

1. Черлин В. А. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды. // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44 (6). С. 753—764.
2. Целларуус Е. Ю. Пространственно-этологическая структура популяционных парцелл у скальной ящерицы [Электронный ресурс]: *Darevskia saxicola* (Eversmann, 1834): Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. М.: РГБ, 2005 (Из фондов Российской Государственной библиотеки) 204 с. Режим доступа: <http://diss.rsl.ru/diss/05/050478024.pdf>, ограниченный. Проверено 20.02.2010.
3. Иванова-Дятлова А. Ю., Окитейн И. Л. Структура общих форм поведения у разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Lacertidae) // Актуальные проблемы экологии и природопользования. 2008. Вып. 10 (1). С. 4—8.
4. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. Горные агамы Евразии. М.: Лазурь, 2003. 304 с.
5. Regalado R. Roles of Visual, Acoustic, and Chemical signals in Social Interactions of the tropical House Gecko (*Hemidactylus mabouia*) // Carib. J. Sci. 2003. 39. P. 307—320.

Таблица. 2. Сравнение структуры общих форм поведения круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus*, разноцветной ящурки *Eremias arguta* и луговой ящерицы *Darevskia saxicola*.

Дополнительные обозначения: НТсумм — повороты головы при разных позах; DB — распластывание; АРсумм — все позы внимания; TF — «клевок»: ящерица быстро касается земли языком и поднимает голову в прежнее положение, Wu — быстрая ходьба (скорость 2—5 корпусов в секунду); Ww — медленная ходьба (меньше двух корпусов в секунду); R — бег.

ОФП		<i>Ph. guttatus</i> (в природе)	<i>Ph. guttatus</i> (в террариуме)	<i>E. arguta</i> (в природе)	<i>D. praticola</i> (в террариуме)
УН	HTcyMM	3,4± 1,2	7,5± 4,0		9,0± 5,7
	DB	0	0		0,3± 0,6
	SI	21,5± 21,9	82,5±15,1		0,1± 0,3
	APcyMM	71,0± 22,7	7,3± 9,3		68,9± 20,8
	TF	0	0		1,0± 0,7
	BT	0,6± 0,4	0,2± 0,2		1,0± 1,6
	Ww	0	0		13,1± 14,6
	Wu	0,9± 0,5	0,9± 1,6		0
	R	0,1± 0,2	0		2,0± 3,5
	DD	0	0		0
ТСП	HTcyMM	4,4± 2,0	10,0±3,4	5,4± 2,5	4,9± 1,3
	DB	0	0	0	12,8± 23,0
	SI	2,6±4,3	0	39,5±20,1	6,7± 14,6
	APcyMM	87,1±9,2	60,4±3,4	21,7±12,1	45,8± 15,0
	TF	0	0	4,2±2,8	1,1± 1,3
	BT	0,3±0,3	1,4±0,7	5,2±1,2	0,3± 0,3
	Ww	0	0	4,2±3,8	24,8± 12,3
	Wu	0,8± 0,8	2,8±2,2	5,1±1,8	0
	R	0,9±0,6	2,2±1,1	0,1±0,2	3,1± 2,3
	DD	0	1,3±2,5	0,2±0,2	0
ТНП	HTcyMM	5,0± 1,8	5,6±1,1	2,4± 1,2	4,8± 2,7
	DB	0	0	0	1,6± 2,3
	SI	8,2± 14,6	8,3±6,0	3,2± 4,1	27,1± 25,7
	APcyMM	71,7±21,8	58,3±18,5	38,5±9,5	25,9± 15,1
	TF	0	0	11,8±4,3	1,0± 1,0
	BT	0,7±0,3	0,9±0,9	26,0±1,9	0,7± 0,3
	Ww	0	0	18,2±3,6	27,8± 12,8
	Wu	1,3± 1,0	1,5± 0,7	8,0±1,9	0
	R	0,4±0,3	0,2± 0,3	20,9±0,7	6,4± 8,2
	DD	0,5± 1,0	0,9±0,8	5,9±5,5	0,8± 1,8
ПО	HTcyMM	3,9±2,7			1,1±0,7
	DB	0			2,0±4,5
	SI	2,5±5,7			86,3±11,5
	APcyMM	92,2±7,3			1,0±1,8
	TF	0			0,1±0,2
	BT	0,3±0,4			0,2±0,3
	Ww	0			3,9±3,9
	Wu	0,9±1,2			0
	R	0,2±0,3			0
	DD	0			1,9±2,7
О	HTcyMM	3,7± 2,2	4,2±3,6	1,1±0,7	
	DB	0	0	2,0±4,5	
	SI	1,3± 2,8	80,1±18,6	86,3±11,5	
	APcyMM	93,7± 3,4	10,0±13,9	1,0±1,8	
	TF	0	0	0,1±0,2	
	BT	0,3±0,2	0,5±0,4	0,2±0,3	
	Ww	0	0	3,9±3,9	
	Wu	0,7± 0,6	1,3±1,4	0	
	R	0,3±0,2	0,1±0,2	0	
	DD	0	0,7±1,0	1,9±2,7	

УРБАНИСТИЧЕСКИЙ ГРАДИЕНТ И ЕГО МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА КАК ОСНОВА ЭФФЕКТИВНОГО КОНТРОЛЯ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ АМФИБИЙ

В. Л. Вершинин

Институт экологии растений и животных Уральского отделения
Российской академии наук, Екатеринбург

GRADIENT OF URBANIZATION AND IT'S LONG-TERM DYNAMICS AS A BASIS OF AN EFFECTIVE AMPHIBIAN POPULATION CONTROL

V. L. Vershinin

Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Science, Ural Division, Ekaterinburg

The analysis of results of long-term monitoring of amphibian populations on the territory of urban agglomeration were carried out. It is shown, that the condition of environment well reflects presence of urbanization gradient on important for amphibians parameters — water chemistry of spawning ponds, their temperature mode, structure of plant communities. The features of urban environment determine long-term vectorized transformation of communities and populations structure, that gives serious influence on functional specificity of city biota.

Механизм поддержания гомеостатичности популяций и видовых сообществ реализуется в результате канализации вариантов жизненных стратегий разных уровней в конкретных условиях среды. Складывающаяся структура отражает функциональные связи, определяющие динамическое равновесие надорганизменных систем. Изучение структурно-функциональной специфики сообществ реализуется только в ходе продолжительного и комплексного экологического мониторинга.

Мониторинг состояния местообитаний земноводных на территории городской агломерации (г. Екатеринбург) проводится с 1977 года по настоящее время параллельно с комплексными популяционными исследованиями трех видов бесхвостых амфибий: *Rana ridibunda* Pall., *R. arvalis* Nilss., и *R. temporaria* L., населяющих урбанизированные территории, типизированные [1] в соответствии со степенью освоенности их человеком и уровнем загрязнения (II — многоэтажная застройка, III — малоэтажная застройка, IV — лесопарк, K — загородная популяция). Изучали температурный режим, гидрохимию нерестовых водоемов, альгофлору, состояние растительной компоненты, видовой состав и структуру сообществ амфибий трофические связи, определение потребления кислорода личинками озерной лягушки, встречаемость и спектр морфологических девиаций [1].

Контроль за динамикой температурного режима водоемов осуществлялся при каждом посещении мест обитания спиртовым термометром с це-

ной деления 0,5 °С. Для оценки химизма нерестовых водоемов определялась общая минерализация воды, содержание ионов Cl^- , SO_4^{2-} , CO_3^{2-} , NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , биологическое потребление кислорода (БПК₅), перманганатная окисляемость, содержание нефтепродуктов и экстрагируемых веществ. Автор выражает глубочайшую благодарность сотрудникам Проектно-технологического бюро при Уральском научно-исследовательском институте водного хозяйства, выполнявшим анализы. Определение состава

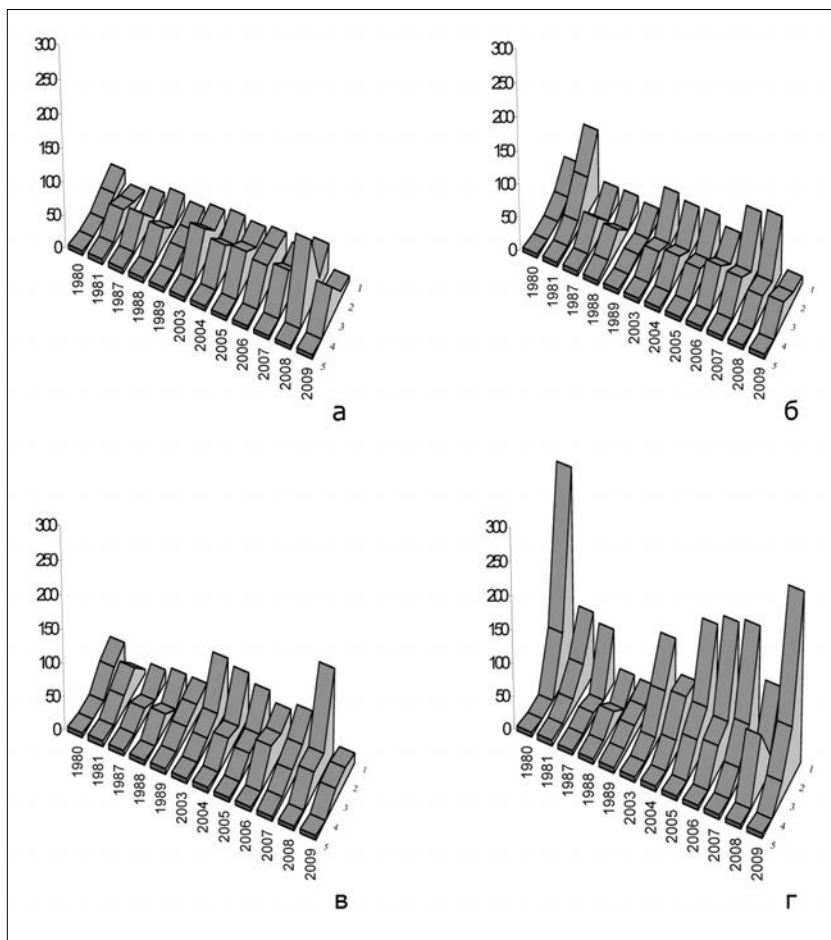


Рис. 1. Многолетняя динамика химизма нерестовых водоемов (а — многоэтажная застройка, б — малоэтажная застройка, в — лесопарк, г — загородная популяция; 1 — сульфаты, мг/л; 2 — хлориды, мг/л; 3 — окисляемость, мг/л; 4 — БПК-5 (биологическое потребление кислорода) мг/л; 5 — рН).

альгофлоры проведено в Уральском научно-исследовательском институте водных биоресурсов и аквакультуры. Описание растительной компоненте выполнено с.н.с., к.б.н. Е. А. Шуровой и С. В. Криницыным (ИЭРЖ УрО РАН).

Проводились учеты численности почвенных беспозвоночных. При каждом учете отбиралось 6 кернов почвы площадью 0,045 м² и толщиной 0,05 м. Пробы переворачивали, устанавливали в стеклянных воронках под электрическими лампами и беспозвоночных выгоняли в сосуды с 70%-ным раствором этанола. Всего было обработано 89 суммарных проб (534 керна). Проводилось полярнографическое определение потребления кислорода личинками *R. ridibunda*. Полярнограф — UNIVERSAL POLAROGRAPH TYPE OH.105 (Produced by Radelkis Electrochemical Instruments H1300. Budapest P.O.B. 103/III. Laboreu. I/ Hungary. Budapest).

Установлено, что наряду с сохранением межзональных различий наблюдается усиление градиентной дифференциации химической и растительной компонент (рис. 2 и 3) на фоне различий в температурном режиме (табл. 1).

Изучение кормовой базы сеголеток в начале и в конце метаморфоза показало, что структура сообществ почвенных беспозвоночных в эти периоды в околородных экосистемах лесопарковой зоны и вне урбанизированных территорий обладает большей стабильностью (рис. 5); сколько-нибудь существенные изменения отмечены в 1—2 группах потенциальных пищевых объектов.

В структуре сообществ амфибий урбанизированных территорий наряду с отсутствием лесных видов (*Salmandrella keuserlingii* и *Bufo bufo*) ускорился процесс исчезновения травяной лягушки и заполнение освобождающихся ниш видом-вселенцем — озерной лягушкой. Спектр питания *R. ridibunda* включает беспозвоночных-гидробионтов, не потребляемых аборигенными видами бесхвостых амфибий. Доля водных форм в пищевом спектре сеголеток озерной лягушки варьирует от 0,05 до 22%. В питание взрослых *R. ridibunda* при дефиците других пищевых объектов включаются позвоночные животные (рыба, головастики и сеголетки собственного вида, грызуны и насекомоядные), что существенно меняет структуру трофических связей наземных и водных экосистем.

Таблица 1. Среднемесячные температуры начальных этапов развития амфибий в градиенте урбанизации (суммарно за 1980—2007 гг.).

Зона	t °C	Размах значений	N
II	14.7 ± 0.29 (SE)	4.5—28.5	254
III	13.3 ± 0.28	3.5—27.0	277
IV	11.7 ± 0.28	1.0—28.0	275
K	11.7 ± 0.52	2.0—28.0	156

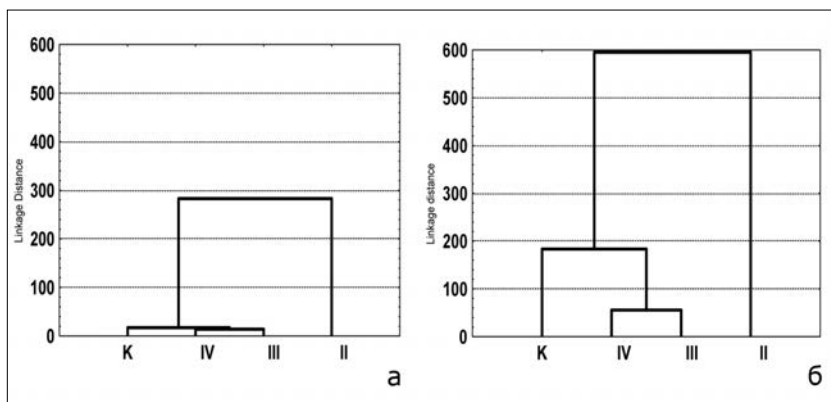


Рис. 2. Зональная дистанционность нерестовых водоемов по химизму (а — 1980, б — 2007 гг).

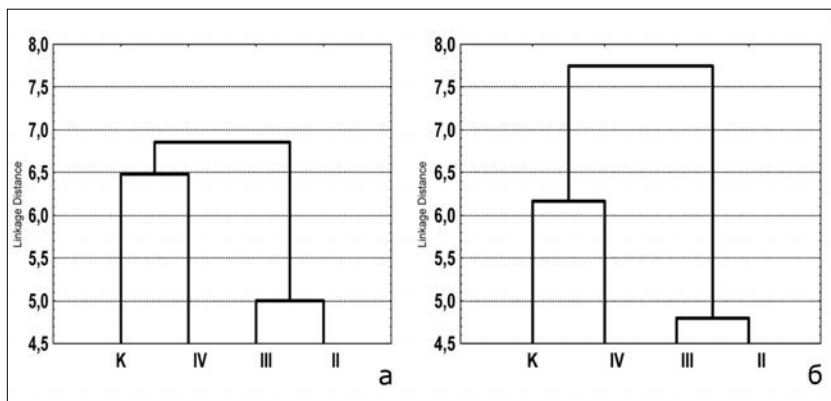


Рис. 3. Зональная дистанционность местообитаний по составу растительных сообществ (а — 1980, б — 2007 гг).

Наличие сероводорода в воде городских водоемов, связанное с большим количеством органики, вызывает снижение концентраций растворенного кислорода, что приводит к изменению видового разнообразия, численности и биомассы микроскопических водорослей в сторону — β -мезосапробов (75%). Минерализованность и обилие органики в нерестовых водоемах способствуют формированию специфической альгофлоры характерной для эвтрофных соленых вод.

Полярнографическое определение потребления кислорода у головастиков озерной лягушки показало значительное ($F = 13.47$; $p < 0.0043$) угнетение дыхания в загрязненной воде городских водоемов (рис. 6), характеризующее явление гипоксигении [2].

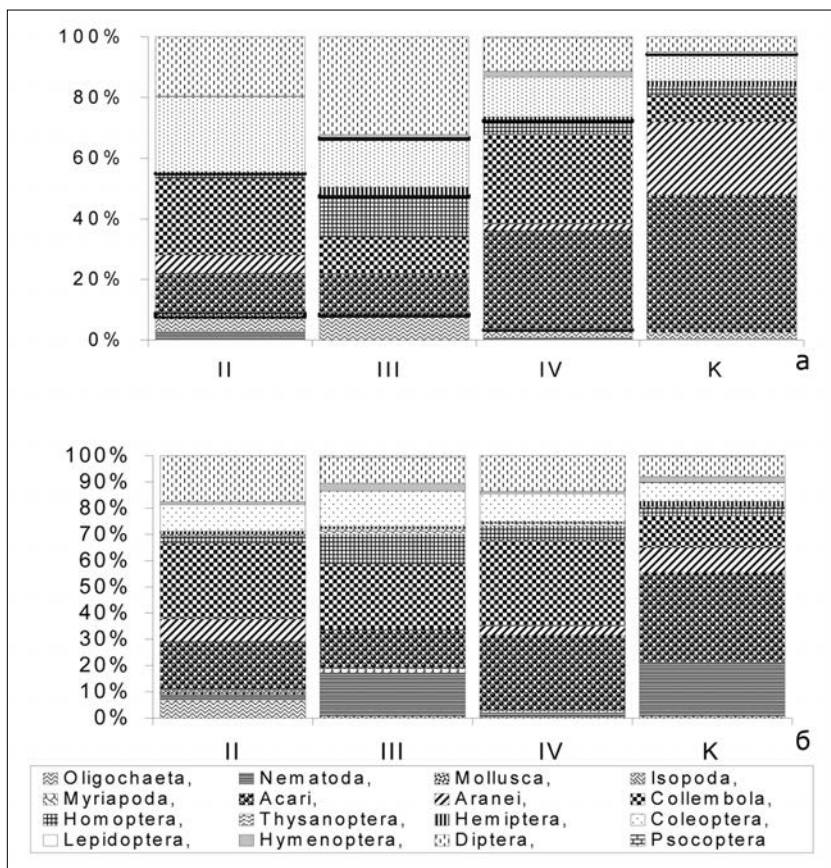


Рис. 4. Соотношение почвенных беспозвоночных в кормовой базе сеголеток *R. arvalis* в начале (а) и в конце (б) метаморфоза.

Урбанизированные территории отличают высокие майские среднемесячные температуры водоемов в зонах много- и малоэтажной застройки ($F = 23.78$; $p < 0.00001$), предел их минимальных значений больше на 2.5—3.5 °C (табл. 1).

Следует отметить, что по температурному режиму (в отличие от градиента загрязнения и трансформации растительного компонента) за тридцатилетний период наблюдений произошло сглаживание межзональных различий.

Для нормального развития амфибий наиболее важными факторами в водную фазу жизненного цикла являются количество кислорода, растворенного в воде и температурный режим нерестовых водоемов. Скорость роста и

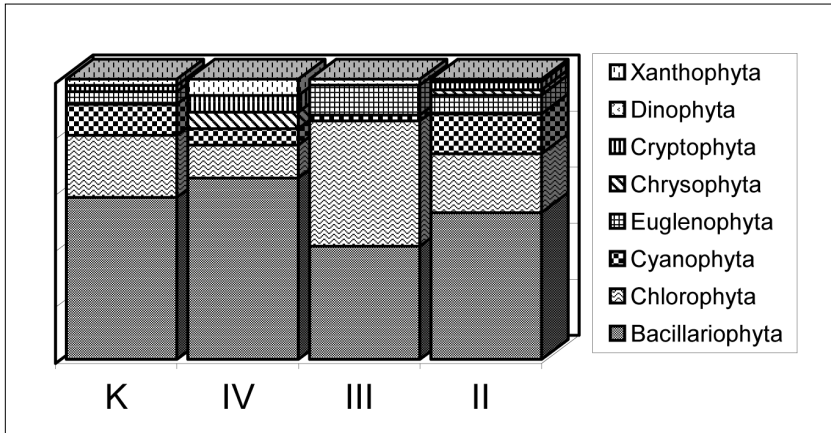


Рис. 5. Соотношение групп микроскопических водорослей в нерестовых водоемах амфибий, находящихся на урбанизированной территории (II—IV) и за городом (K).

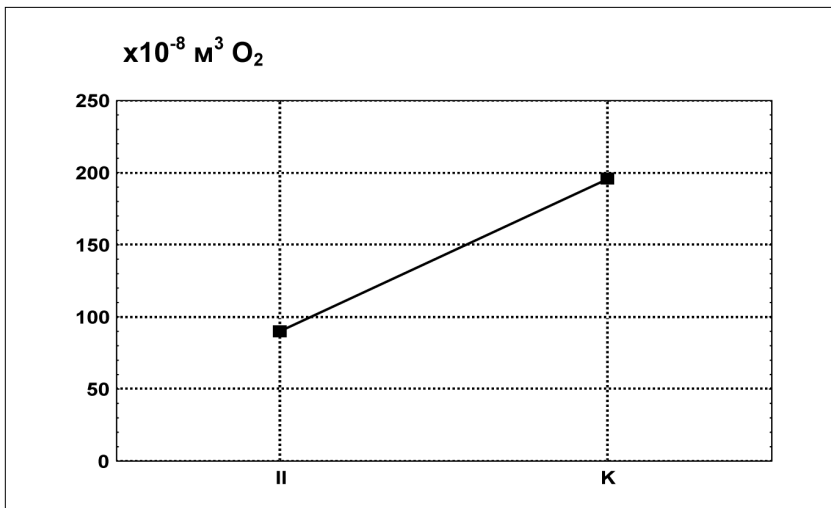


Рис. 6. Потребление кислорода головастиками озерной лягушки (на мг массы), населяющей водоемы, находящиеся на урбанизированной территории (II) и за городом (K).

развития земноводных в значительной степени (рис. 7) определяются температурными условиями [3, 4]. Размножение на урбанизированных территориях начинается раньше, что связано с более ранним прогревом.

Высокая разнородность среды обитания в городской черте, в том числе и температурного режима, приводит к расширению лимитов сроков размножения, в сравнении с загородными популяциями.

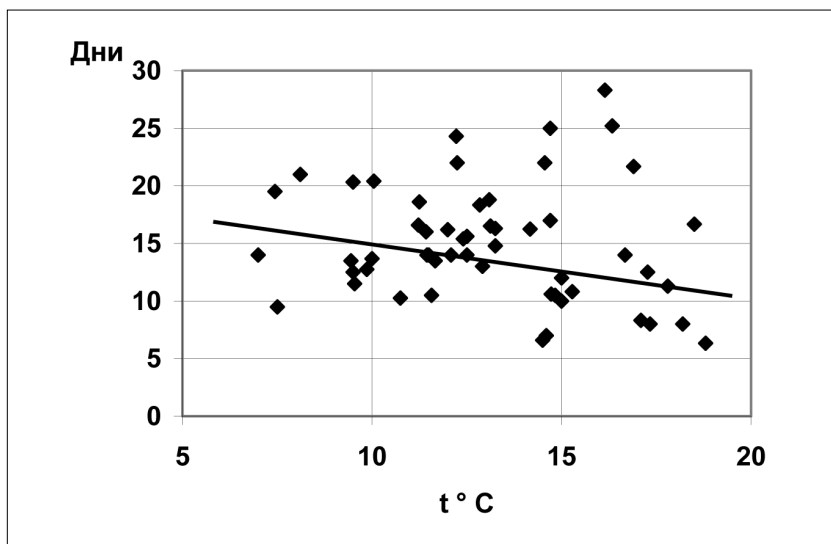


Рис. 7. Зависимость продолжительности эмбриогенеза от температуры.

Длительность эмбрионального развития у *R. arvalis* с ростом урбанизации изменяется в меньших пределах (табл. 2) по сравнению с длительностью личиночного развития, что объясняется большей стабильностью условий на эмбриональной стадии. Значимые различия в продолжительности эмбрионального развития от откладки икры до начала самостоятельного питания выявлены только между зонами III и IV (соответственно 14.0 и 16.6 суток, $p < 0.05$), но отмечается тенденция к сокращению сроков эмбрионального

Таблица 2. Средние сроки (в сутках) основных этапов развития остромордой лягушки.

Зоны	Икреметание		Эмбриогенез lim	Личиночное развитие lim	Общий срок развития
	lim начала	— lim конца			
II	5.35 ± 0.6		14.7 ± 0.79	53.1 ± 2.1	67.8 ± 2.2
	13.04—10.05 21.04—16.05		20.04—26.05	8.06—23.07	
	n = 55		n = 51	n = 35	n = 35
III	6.06 ± 0.9		14.0 ± 1.1	56.4 ± 2.8	71.2 ± 2.9
	14.04—12.05 24.04—24.05		24.04—26.05	3.06—28.08	
	n = 26		n = 23	n = 20	n = 20
IV	6.97 ± 0.54		16.6 ± 0.69	54.7 ± 1.7	71.4 ± 1.7
	14.04—12.05 24.04—24.05		3.05—30.05	14.05—10.08	
	n = 73		n = 67	n = 57	n = 57
K	5.18 ± 0.75		16.0 ± 0.92	51.9 ± 2.3	67.5 ± 2.5
	13.04—12.05 26.04—14.05		2.05—28.05	16.06—20.07	
	n = 38		n = 38	n = 28	n = 28

развития в городской черте. Это объясняется иным температурным режимом городских территорий, что обусловлено тепловым загрязнением среды.

Регрессионным анализом обнаружена тенденция к слабой обратно-пропорциональной зависимости (реципрокная модель, $R = 0.30$; $p = 0.027$) между средней длительностью эмбриогенеза и среднемесячными температурами первого месяца развития календарный месяц с момента откладки икры, эмбриональное и начало личиночного развития. Удлинение сроков личиночного развития и общих сроков развития в городских популяциях амфибий может быть связано с ингибирующим действием поллютантов [5]. Значительная неоднородность температурного режима в пределах города ведет к большому разбросу в фенологии всех этапов жизненного цикла, по сравнению с загородными популяциями. Низкая численность животных обуславливает укорочение сроков размножения в каждом конкретном местообитании.

Инсуляризация популяций амфибий под действием урбанизации на мелкие изоляты может существенно менять фенооблик популяций, приводя к расширению спектра девиантных форм. Сравнение взрослых травяных лягушек из ряда природных популяций Урала по степени перекрывания спектров аномалий с помощью индекса Мориситы показало, что большинство природных популяций сходны между собой ($C = 0.88—0.99$), при общей встречаемости 4.7—6.7%. Исключение составила популяция, населяющая геохимическую аномалию на юге Башкортостана ($C = 0.58—0.72$) с суммарной частотой девиаций — 19.4%. Популяция с урбанизированной территории (Екатеринбург), в целом, значительно обособлена от негородских ($C = 0.29—0.14$, при суммарной частоте 6.4% и спектре аномалий из 5 типов (эктродактилия, дефекты глаз, депигментация радужины, необычные цветковые варианты, диссипация меланина). Спектр морфологических отклонений в природных популяциях невелик — 1—3 типа (эктро-, клино-, синдактилия). Дистанционированность городской популяции в данном случае обусловлена не столько частотой, сколько широтой и спецификой спектра девиаций.

Ретроспективный анализ позволил также установить, что, несмотря на высокую скоординированность процессов онтогенеза в популяциях зоны многоэтажной застройки, претерпевших процесс «синурбизации» [6], в последние годы стало отмечаться такое явление, как массовые морфологические аномалии. Так, у сеголеток *R. arvalis* генерации 2003 года отмечалась

Таблица 3. Средние температуры периода эмбрионального развития амфибий в градиенте урбанизации.

Зона	t °C	N
II	15.6 ± 0.4	143
III	14.3 ± 0.5	93
IV	11.1 ± 0.3	200
K	12.4 ± 0.5	85

сочетанная [7], аномалия (нарушение пигментации кожных покровов, отсутствие век, деформация височного пятна) с частотой 30.8% (n = 39). У сеголеток *R. ridibunda* в 2005 г. отмечалась незакрытая оперкулярная камера в 26.7% случаев (n = 56). Одновременно, в популяциях *R. arvalis* и *R. ridibunda* на урбанизированных территориях отмечены специфические признаки патологии печени [8, 9], не встречавшиеся ранее (с 1977 по 2002 гг.) и свидетельствующие о принципиальных качественных изменениях состояния среды. Многолетняя динамика доли эозинофилов в крови сеголеток *R. arvalis* свидетельствует о низком уровне паразитарных инвазий в популяциях селитебной части города.

На урбанизированных территориях существует устойчивый геохимический, температурный и хорологический градиент, которым определяется длительное векторизованное изменение структуры популяций, сообществ, а также соотношения основных функциональных блоков. Отмечаемые изменения функциональных связей могут существенно влиять на средообразующую деятельность биоты. Постоянный долгосрочный мониторинг необходим для эффективного сохранения биоразнообразия, поскольку эффективная природоохранная политика может проводиться только при условии получения надежной информации на основе комплексного исследования антропогенно трансформированных сообществ.

Работа выполнена при поддержке РФФИ-Урал, проект №10-04-96084, программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

1. Вершинин В. Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1980. С. 5—6.
2. Тестов Б. В. Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов. Автореф... дис. д-ра биол. наук. Пермь, 1993. 48 с.
3. Doms H. Über den einfluss der temperatur auf wachstum und differenzierung der organe während der entwicklung von *Rana esculenta* // Arch. Mikr. Anatom. 1916. Bd. 87. S. 60.
4. Douglas R. Temperature and rate of development of the eggs of British Anura // Journ. Anim. Ecology. 1948. V. 17, №2. P. 189—192.
5. Baker J. M., Waights V. The effects of nitrate on tadpoles of the tree frog (*Litoria caerulea*) // Herpetol. J. 1994. V. 4. №3. P. 106—108.
6. Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszczynski J. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta Theriologica. 1978. V. 23. P. 341—358.
7. Dubois A. Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana «esculenta»* complex (Amphibia, Anura) // Mitt. zool. Mus. Berlin. 1979. V.55. P. 59—87.
8. Калашикова М. М. Ультраструктура клеток печени рыб и амфибий при катаболизме погибающих эритроцитов // Бюл. эксперим. биол. и мед. 2000. 129, №1. С. 117—120.

9. Акуленко Н. М. Гистологические изменения в печени зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia) антропогенных ландшафтов // Научные ведомости. 2005. Сер. экология. №1 (21). Вып. 3. С. 76—78.

ХАРАКТЕРИСТИКА КРОВИ РЕПТИЛИЙ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

А. С. Воробьева, С. В. Ганщук

Пермский государственный педагогический университет, Пермь

CHARACTERISTICS OF THE BLOOD OF REPTILES OF THE VOLGA RIVER BASIN

A. S. Vorobyeva, S. V. Ganschuk

Perm State Pedagogical University, Perm

Blood as a mobile system provides the constancy of the internal environment of the organism, so the fluctuations of its qualitative and quantitative parameters depend on environmental conditions. Peripheral blood of various species of reptiles is characterized by wide variability of indices and species-specific cellular composition.

Правильное представление о кроветворении, составе и свойствах крови позволяет распознавать нормальные и патологические процессы в организме, а так же выяснять функциональные и морфологические особенности гемопоэтических рядов, как разных систематических групп, так и внутри отдельных видов. В целом, изучение крови пресмыкающихся, как эктотермных амниот, позволяет лучше понять биологию кроветворения и иммунный статус эндотермных, поскольку предшественники современных рептилий были предками птиц и млекопитающих [1].

В разных группах рептилий имеются значительные различия в морфологии циркулирующих клеток и физиологических нормах гематологических показателей. Нормальные показатели крови варьируют в зависимости от пола, возраста, времени года, условий содержания и кормления. Кроме того, на результаты значительно влияет техника взятия материала и лабораторные методы. Поэтому «нормы», которые публикуют разные авторы, могут заметно отличаться друг от друга [2]. В тоже время, отмечены некоторые морфологически идентичные типы клеток, которые встречаются у многих видов рептилий разных систематических групп.

Кровь, как подвижная система, обеспечивает постоянство состава внутренней среды организма, поэтому колебания её качественных и количественных параметров сильно зависят от условий внешней среды.

Так, количество лейкоцитов и эритроцитов у различных видов змей Предуралья колеблется в зависимости от времени года и пола [3; 4], также выявлены половые и возрастные отличия в лейкоцитарной формуле и уровне гемоглобина у степной гадюки *Vipera renardi* [5].

Таким образом, при сравнении межвидовых и внутривидовых особенностей морфологических и биохимических параметров крови используются

следующие критерии различий: половые, возрастные, сезонные, популяционные. У обыкновенной гадюки отмечены достоверные различия по всем этим критериям [6].

Кроме того, существование у обыкновенной гадюки двух цветовых морф (светлой и темной) может считаться ещё одним критерием внутривидового различия и дает возможность выявить зависимость между окраской и составом крови [7].

В данном исследовании представлены результаты анализа периферической крови 7 видов рептилий, обитающих в Волжском бассейне: *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789) (n = 34); *Eremias arguta* (Pallas, 1773) (n = 90); *Lacerta agilis*, Linnaeus, 1758 (n = 145); *Zootoca vivipara*, Jacquin 1787 (n = 59); *Natrix natrix*, Linnaeus, 1758 (n = 138); *Vipera berus*, (Linnaeus, 1758) (n = 79); *Vipera renardi*, (Christoph, 1861) (n = 64). Всего обследовано 609 экземпляров рептилий (табл. 1).

Исследования проводились в Камском Предуралье (Кишертский, Кунгурский, Пермский, Уинский районы Пермского края) Нижнем Поволжье (Красноярский район Астраханской области). Изучались лейкоцитарная формула, количество лейкоцитов и эритроцитов, размеры эритроцитов. Кровь для анализа брали из верхнечелюстной вены по стандартной методике [1]. Мазки окрашивали по Романовскому-Гимза. Количество эритроцитов и лейкоцитов подсчитывали в камере Горяева.

Эритроидный ряд крови представлен как зрелыми ядросодержащими клетками, так и молодыми формами, включая эритробласты. В зрелых эритроцитах встречается почкование ядра, доходящее до частичной сегментации. Просматриваются безъядерные формы эритроцитов, эритроциты неправильной формы (полумесяц, веретено), а так же эритроциты более крупного (макроциты) и маленького (микроциты) размера, чем прочие окружающие их клетки.

Лейкоцитарный ряд крови рептилий также представлен всеми стадиями развития клеток, начиная с бластных форм. В периферической крови часто наблюдается амитотическая и митотическая активность всех групп клеток.

Следует отметить, что у всех исследованных рептилий преобладающими в крови являются клетки агранулоцитарного ряда — лимфоциты: от $42,3 \pm 1,12\%$ — разноцветная ящурка до $52,3 \pm 0,19\%$ — прыткая ящерица ($t = 9,09$; $P < 0,001$) и от $43,7 \pm 1,84\%$ — обыкновенная гадюка до $52,6 \pm 0,30\%$ — степная гадюка ($t = 94,23$; $P < 0,001$).

Реже всего в периферической крови исследованных видов встречаются моноциты и эозинофилы. Моноциты: от $1,9 \pm 0,36\%$ — круглоголовка-вертихвостка до $17,7 \pm 0,23\%$ — прыткая ящерица ($t = 14,36$; $P < 0,001$) и от $17,6 \pm 1,22\%$ — обыкновенная гадюка до $23,1 \pm 1,70\%$ — обыкновенный уж ($t = 1,98$; $P < 0,05$). Эозинофилы: от $7,6 \pm 0,83\%$ — живородящая ящерица до $14,2 \pm 0,70\%$ — разноцветная ящурка ($t = 6,00$; $P < 0,001$) и от $7,3 \pm 0,87\%$

— обыкновенный уж до $14,3 \pm 1,55\%$ — обыкновенная гадюка ($t = 3,68$; $P < 0,001$). Их общее количество, как правило, составляет около 20%.

Среди ящериц самые длинные эритроциты у круглоголовки-вертихвостки ($1,48 \pm 0,01$ мк), самые короткие — у прыткой ящерицы ($1,42 \pm 0,11$ мк) ($t = 0,05$; $P > 0,05$). При этом у прыткой ящерицы наиболее широкие эритроциты ($0,95 \pm 0,01$ мк), а самые узкие у живородящей ящерицы ($0,81 \pm 0,01$ мк) ($t = 4,66$; $P < 0,001$).

У змей наиболее длинные красные клетки принадлежат обыкновенной гадюке ($1,63 \pm 0,02$ мк), самые короткие — степной гадюке ($1,44 \pm 0,21$ мк) ($t = 3,16$; $P < 0,01$). У обыкновенной гадюки также и самые широкие эритроциты ($1,10 \pm 0,01$ мк), а самые узкие характерны для обыкновенного ужа ($0,93 \pm 0,01$ мк) ($t = 0,08$; $P > 0,05$).

Количество эритроцитов в крови разных видов рептилий колеблется в достаточно широких пределах — от $0,85 \pm 0,66$ млн. (живородящая ящерица) до $2,11 \pm 1,60$ млн. (разноцветная ящурка) ($t = 0,13$; $P > 0,05$); и $0,97 \pm 0,37$ млн. (обыкновенная гадюка) до $1,76 \pm 0,86$ млн. (степная гадюка) ($t = 19,75$; $P < 0,01$) в 1 мм^3 .

Количество лейкоцитов также колеблется в широких пределах — от $5,00 \pm 0,14$ тыс. (круглоголовка-вертихвостка) до $11,30 \pm 0,10$ тыс. (прыткая ящерица) ($t = 7,31$; $P < 0,001$); и $4,50 \pm 0,02$ тыс. (степная гадюка) до $13,97 \pm 1,23$ тыс. (обыкновенный уж) ($t = 7,83$; $P < 0,001$) в 1 мм^3 .

Таким образом, периферическая кровь различных видов рептилий характеризуется широкой вариабельностью показателей и видоспецифичностью клеточного состава. В каждом ряду клеток (эритроцитарный, гранулоцитарный и агранулоцитарный) присутствуют, кроме зрелых дифференцированных клеток, молодые формы всех стадий созревания.

В целом, лейкоцитарная формула исследованных видов рептилий имеет явно выраженный лимфоидный характер. Из гранулоцитов преобладают базофилы и гетерофилы, что свидетельствует о высокой бактерицидной и регенерационной активности крови.

Внутри подотрядов Ящерицы (Sauria) и Змеи (Serpentes) можно выделить достоверные различия по некоторым количественным показателям крови: процентному содержанию лимфоцитов, моноцитов и эозинофилов, размерам эритроцитов, количеству эритроцитов и лейкоцитов.

1. Соколова Ф. М., Павлов А. В., Юсупов Р. Х. Гематология пресмыкающихся: Методическое пособие к курсу герпетологии, большому практикуму и спецсеминарам. Казань, 1997. 30 с.
2. Васильев Д. Б. Ветеринарная герпетология: ящерицы. М.: Проект-Ф, 2005. С. 26—27.
3. Воробьева А. С., Ганицук С. В. Сезонные изменения периферической крови у гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) и ужа обыкновенного (*Natrix natrix*) в Преду-

- ралье // VI Молодежная научная конференция Института физиологии Коми НЦ УрО РАН: тезисы докладов. Сыктывкар, 2007. С. 24—26.
4. Ганицук С. В., Литвинов Н. А. Характеристика некоторых показателей змей Предуралья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сборн.науч.труд. Вып. №7. Тольятти, 2004. С. 35—37.
 5. Воробьева А. С., Ганицук С. В., Литвинов Н. А. Характеристика периферической крови степной гадюки (*Vipera renardi*) // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сборн.науч.труд. Вып. №9. Тольятти, 2006. С. 28—32.
 6. Ганицук С. В., Воробьева А. С. Характеристика периферической крови обыкновенной гадюки // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам сред: Материалы III регион. науч. конференции. Челябинск, 2006. С. 172—175.
 7. Воробьева А. С., Ганицук С. В. Характеристика периферической крови двух цветовых морф обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Камском Предуралье // Вестник Уральской медицинской академической науки. Материалы IV съезда физиологов Урала (с международным участием). 28—30 сентября 2009. С. 228—229.

ЛЕОНИД ДМИТРИЕВИЧ МОРИЦ (1886—1938): БИОГРАФИЯ И ВКЛАД В ОТЕЧЕСТВЕННУЮ ГЕРПЕТОЛОГИЮ

И. В. Доронин

Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург

LEONID D. MORITZ (1886—1938): THE BIOGRAPHY AND THE CONTRIBUTION IN DOMESTIC HERPETOLOGY

I. V. Doronin

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

The biography of zoologist Leonid D. Moritz (1886—1938) is considered. Its contribution to studying of reptiles of Caucasus and Central Asia is analyzed. The list of the known published works of the scientist is given.

Имя Леонида Дмитриевича Морица, исследователя, внесшего значительный вклад как в отечественную энтомологию, так и в герпетологию (в современном понимании он был «классическим» герпетологом, изучавшим только рептилий), после 1930-х годов было предано забвению. Несмотря на частое цитирование его трудов по изучению герпетофауны Кавказа [1—3 и др.] и Средней Азии [4—9 и др.], только сейчас мы узнаем страницы биографии ученого, анализируем научное наследие.

Леонид Дмитриевич Мориц родился в 1886 году в Рязанской губернии (в обвинительных списках местом его рождения значится Московская губерния [10]). Уже в юном возрасте он проявлял интерес к животному миру, сбору полевого материала. В 15 лет, в 1901 году Мориц посетил Самарскую губернию, где в Жигулевских горах наблюдал 4 вида змей, в том числе и четырехполосого полоза «*Coluber quatuorlineatus* var. *sauromates*», делая примечание о точности его видового определения. В настоящее время эту находку относят к узорчатому полозу, *Elaphe dione* (Pallas, 1773) [11]. Вероятно, что при определении добытых экземпляров Мориц ориентировался на работу А. М. Никольского 1905 года «Herpetologia Rossica» [12], в которой четырехполосый полоз признавался вариантом узорчатого [13].

Высшее образование Мориц получил в Императорском Санкт-Петербургском университете на естественном отделении физико-математического факультета, который окончил в 1914 году. Будучи студентом, работал практикантом по прикладной энтомологии Департамента земледелия.

С 1911 года он работал на Тульской энтомологической станции, затем переехал в Кишинев, где на Бессарабской энтомологической станции вел деятельность по борьбе с садовыми вредителями. В 1913—1914 годах Леонид Дмитриевич участвовал в кампании по борьбе с саранчой в Терской (занимала большую часть современных северокавказских субъектов России)

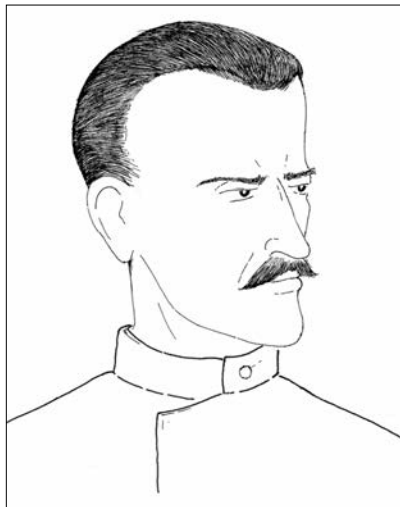


Рис. 1. Леонид Дмитриевич Мориц. Реконструкция портрета по фотоматериалам из архива СГМЗ. Автор — А. А. Острошабов.

и Тургайской (в настоящее время — территория Казахстана) областях, работая инструктором Департамента министерства земледелия Российской Империи. На территории этих областей по поручению Зоологического музея Императорской Академии Наук он делал зоологические сборы. В Зоологическом институте РАН хранятся каспийский геккон из Бакинской губернии (Азербайджан), желтобрюхий полоз, водяной уж, степные гадюки из окрестностей Хасавь-Юрта Терской области и разноцветная ящурка из Дагестанской области, пойманные Морицем в июне—сентябре 1913 года, а в Ставропольском государственном музее-заповеднике им. Г. Н. Прозрителева и Г. К. Пправе — узорчатые полозы и обыкновенный щитомордник, пой-

манные в Тургайской области в 1914 году.

В 1915 году Л. Д. Мориц занимался в Петроградской опытно-хозяйственной бактериологической лаборатории изучением бактериологического способа борьбы с грызунами, а в 1916 году был назначен старшим специалистом по борьбе с вредителями сельского хозяйства и заведующим первой на Северном Кавказе и в России Станцией защиты растений, имевшей название «Ставропольское энтомологическое бюро по борьбе с вредителями сельского хозяйства». Супруга Леонида Дмитриевича — З. Е. Мориц-Романова, активно изучавшая насекомых, также поступила на Станцию защиты растений в должности инструктора. Отметим, что первым руководителем Станции (с 1912 по 1914 год) был выпускник Санкт-Петербургского университета Борис Петрович Уваров (1888—1970), ставший после эмиграции в Великобританию всемирно известным зоологом.

В Ставрополе семья Морицев (Леонид Дмитриевич, его супруга, двое детей и его мать) проживала с 1915 по 1923 гг. в доме №47 по ул. Невинномысской (в настоящее время — ул. Лермонтова). По воспоминаниям старожилов, это был глиняный турлучный дом, обшитый деревянными досками, выкрашенными голубой краской и крытый железом. В наше время он облицован кирпичом.

В должности заведующего Станцией Мориц проявил себя как талантливый руководитель, организатор научно-прикладной деятельности. Будучи по долгу службы энтомологом-ортоптерологом, Леонид Дмитриевич не остав-

лял герпетологические исследования. В рабочих поездках по Восточному Предкавказью в Туркменской степи, Бажиганских и Бакылзанских песках он вел сбор герпетологического материала, нашедшего отражение в ряде его печатных работ. С 1916 года в журнале «Любитель природы», издаваемом Петроградским обществом любителей природы, Мориц публикует серию своих герпетологических статей: «О змеях Северного Кавказа», «Черепяхи Кавказа», «Степной удав *Eryx milliaris* subsp. *nojaorum* Nik. в Ставропольской губернии», «К фауне *Orphidia* Ставропольской губернии», в которых приводилась обширная информация о 3 видах черепах, 4 видах ящериц и 11 видах змей.

Отдельную работу он посвятил ящеричной змее, впервые обнаруженной им на юге Европейской части России. Единственный экземпляр был пойман 8 октября в «<...> Туркменских степях Кумского надела, на левом берегу реки Кумы, приблизительно в десяти верстах от границы Терской области (Территория Республики Калмыкия — И. Д.)» [с. 18, Мориц, 1917]. Год поимки автор не указывал, однако, судя по отчетам о поездках персонала Станции защиты растений, это был 1916. В описании экземпляра Леонид Дмитриевич указал на ряд отличий от диагноза, предложенного А. М. Никольским [11]: ширина межчелюстного щитка на половину больше его высоты, при этом он хорошо заметен; длина лобного щитка равна его расстоянию от конца головы. Кроме того, его диагноз не соответствовал описанию *Malpolon monspessulanus fuscus* (Fleischmann, 1831). Основываясь на этих фактах и на географической удаленности локалитета, Мориц описал в качестве нового подвида туркменскую ящеричную змею, *Coelopeltis monspessulana turcomana* Moritz, 1917. В последующих работах автор заменял «*turcomana*» на «*turkmena*». Данный таксон был упомянут в работе П. В. Терентьева и С. А. Чернова в качестве вариетета [12, 13], но позднее [13] был сведен в синонимы *Malpolon monspessulanus insignitus* (Geoffroy, 1827); в последней работе была использована неправильная комбинация, не описываемая автором — *Coelopeltis turkmena*.

Обобщив накопленный материал, Мориц публикует «Обзор животного мира Ставропольской губернии», в котором, помимо приведенных ранее видов герпетофауны, пишет о закавказском степном удавчике, *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758), «<...> добытого из района села Степного Святокрестовского уезда (Степновский район Ставропольского края — И. Д.) <...> в глинистой степи» [с. 9, Мориц, 1920].

В мае 1919 года был организован Ставропольский сельско-хозяйственный институт, который с 28 апреля 1922 года стал называться Ставропольский институт сельского хозяйства и мелиорации (СИСХ). Его основной функцией являлась подготовка специалистов сельского хозяйства, осуществление научно-исследовательской деятельности по изучению природных особенностей важнейшего сельско-хозяйственного района Северного Кавказа. Институт обслуживал Ставропольскую губернию, часть Кубанской об-



Рис. 2. Сотрудники Ставропольского энтомологического бюро по борьбе с вредителями сельского хозяйства. Второй слева — Л. Д. Мориц. Ставрополь, примерно 1916 г. Из архива СГМЗ.

ласти, а с мая 1923 года Астраханскую область и Калмыкскую республику. Занятия велись по 68 курсам, в том числе по общей и прикладной зоологии, борьбе с массовыми вредителями и малярией. В октябре 1919 года Мориц подает заявление в Институт с просьбой принять его на работу в качестве ассистента кафедры зоологии и энтомологии с правом преподавания тех же предметов. В октябре 1920 года он был избран доцентом. Примечательно, что по инициативе Морица с января 1921 года в институте были организованы специальные «добавочные работы» по зоологии — «Лягушка», «Черепашка», «Определение пресмыкающихся».

Вместе с Морицем на кафедре зоологии СИСХ трудились талантливые ученые: заведующий кафедрой был выпускник Санкт-Петербургского университета, профессор Иван Николаевич Филиппев (1889—1940), работавший до этого на Севастопольской биологической станции, изучавший чешуекрылых Северного Кавказа; должность профессора занимал Владимир Александрович Вагнер (1849—1934), известный зоопсихолог, основоположник сравнительной психологии в России, профессор Петербургского (затем Ленинградского) университета, один из организаторов Психоневрологического института в Петрограде и Музея эволюции нервной системы и психики при Институте мозга в Ленинграде; ассистент — Виктор Николаевич

Лучник (1892—1936), в будущем профессор Ставропольского педагогического института, директор Ставропольского музея имени Праве, выдающийся энтомолог, специалист по жужелицам Евразии.

В это время научная общественность Ставрополя повлияла на создание в мае 1920 года Кавказского общества естествоиспытателей при СИСХ. На его заседаниях заслушивались доклады по естественно-научным дисциплинам: результаты экспедиционных и лабораторных исследований, новости науки. За время существования общества Мориц сделал ряд примечательных докладов: «О поездке по инородческим степям Ставропольской губернии», «О некоторых наблюдениях над членистоногими», «Об интересных животных Северного Кавказа», «О воспитании саранчи в лабораторных условиях», «Борьба с саранчой в Кубанской области в 1922 году», «О коллекции пресмыкающихся Ставропольского городского музея». Все они неизменно сопровождались демонстрацией наглядного материала, в том числе фотографий, сделанных автором и пойманных животных. К сожалению, за отсутствием средств общество не имело своего издания. Лишь часть докладов была опубликована в Трудях СИСХ.

Значимым событием в научной биографии Л. Д. Морица стала поездка в Закаспийскую область, Туркестан и северную Персию. «Уже давно мне хотелось побывать в этой сказочной стране непроходимых песчаных пустынь и высоких гор со своеобразным животным и растительным миром» [с. 209, Мориц, 1922], — писал Мориц в отчете о поездке. Еще в 1914 году он делал попытки попасть в Туркестан, но сначала война, а затем неблагоприятная обстановка не позволили осуществить задуманное.

В книге протоколов общих собраний Кавказского общества естествоиспытателей (протокол №13 от 20 (7) марта 1921 г.) секретарем В. Н. Лучником сделана следующая запись: «<...> было услышано заявление Л. Д. Морица о том, что, предполагая совершить по поручению и на средства Ставропольского Сельского-Хозяйственного Института поездку с научными целями в Закаспийскую область и Туркестан, он просит Общество, со своей стороны, командировать с ним вновь избранного члена-сотрудника об-ва Е. В. Алексева с субсидией в размере 200.000 рублей. После обсуждения этого вопроса общее собрание постановило командировать Е. В. Алексева, ассигновав на его поездку 100.000 рублей с тем условием, что часть материалов, собранных во время поездки, поступит в распоряжение Общества» [18].

Согласно постановлению Совета института от 12 марта 1921 года, Л. Д. Мориц командировается на два месяца в Закаспийскую область и Туркестан для сбора зоологического материала, пополнения коллекций и ознакомления с энтомологическими организациями Туркестана. Маршрут экспедиции был следующим: 12 апреля Мориц по железной дороге из Ставрополя отправился в Петровск-Порт, откуда 16 апреля на пароходе прибыл в Баку, затем 19 апреля в Красноводск. Так как пароход отправлялся из Красноводска на южное побережье Каспийского моря в персидские города Мешедесер

и Бентер-Гязь, он с 21 по 24 апреля воспользовался случаем посетить указанные пункты. После Мориц продолжил путешествие по Средне-Азиатской железной дороге в Полторацк (с 1919 по 1927 гг. — название г. Ашхабада), сделал 26 апреля остановку на станции Джебел. Далее — город Мерв, станции Таш-Кепри, Кушка, Репетек. Из Репетека, после недельной остановки, 19 мая выехал в Самарканд, проезжая через станцию Фараб. Из Самарканда 1 июня выехал в Ташкент, конечный пункт экспедиции, в котором пробыл до 17 июня. На обратном пути Мориц совершил продолжительную экскурсию со станции Джизак по Нурагинскому хребту до Кизил-Кумских песков, посетив озеро Туз-Кан. Вся экспедиция заняла три с половиной месяца: в Ставрополь Мориц и Алексеев прибыли 29 июля. Ее результатом стал сбор 223 экземпляров 35 видов рептилий, свыше 6000 экземпляров насекомых и около 100 паукообразных, изучение зоологических коллекций ряда музеев, включая Самаркандского. В определении полученного материала по беспозвоночным приняли участие Виктор Николаевич Лучник и Алексей Андреевич Бялыницкий-Бируля (1864—1937). Часть собранного материала в настоящее время хранится в фондах Ставропольского государственного музея-заповедника им. Г. Н. Прозрителева и Г. К. Праве. Подробный отчет о поездке и список собранного материала по рептилиям был опубликован Морицем в Трудах СИСХ. В нем мы находим физико-географические очерки, натуралистические и этнографические наблюдения, значительный материал по герпетофауне региона. Так, Леонид Дмитриевич впервые привел для Северного Кавказа (скалы близ Чир-Юрта Дагестанской области) кавказскую агаму, *Laudakia caucasia* (Eichwald, 1831); его находки пискливого геккончика, *Alsophylax rhipiens* (Pallas, 1814) на станциях Джебел, Кизил-Тепе и Репетек расширили представление о южной границе его ареала; кроме того для Репетека он при-

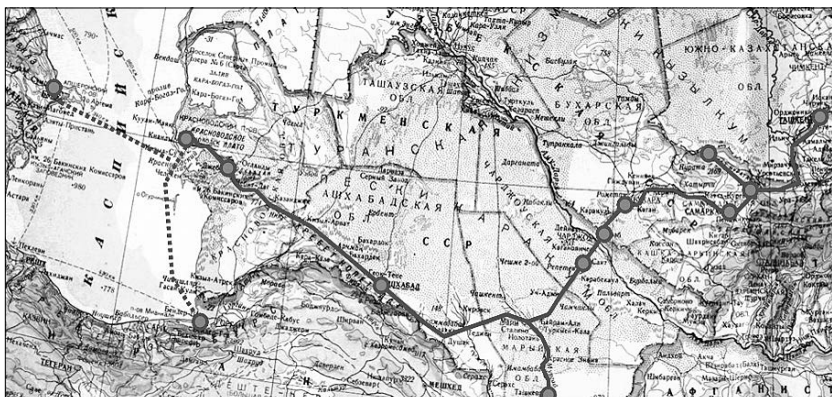


Рис. 3. Маршрут экспедиции Л. Д. Морица в Закаспийскую область, Туркестан и северную Персию (12 апреля — 29 июля 1921 г.).

вел закаспийскую ящурку, *Eremias intermedia transcaspica* Nikolsky, 1905, а для Мешедесере — узорчатого полоза.

Мориц сделал ряд примечаний к систематическому положению собранных экземпляров: «*Emus orbicularis* из г. Мешедесера настолько отличается своей окраской от кавказских и южнорусских черепах этого вида, что вероятно ее можно выделить как сорт, а может быть и подвид <...> Один экземпляр *Scapterga scripta* настолько отличается от типичной формы, что его можно было бы выделить в особый вид» [с. 47, Мориц, 1922]. При этом, не имея сравнительного материала, Мориц не сделал поспешных таксономических выводов, оставив вопрос систематического положения данных форм открытым.

Осенью 1921 года в Петрограде прошел Третий Всероссийский энтомо-фитопатологический съезд, в котором Леонид Дмитриевич принял участие, сделав три доклада. В письме В. Н. Лучнику Н. Н. Богданов-Катьков писал: «Петроград, 29/ХІІІ — 1921 г. Дорогой Виктор Николаевич. Несколько дней тому назад кончился 3-ий Всероссийский энтомо-фитопатологический Съезд. Прошел он не только не хуже, но даже лучше, чем прошлогодний. Ряд докладов имели исключительный интерес. Четвериков, Щербинский, Казанский, Догель были в нынешнем году гвоздями <...> Вы вероятно уже знаете из моей телеграммы, что заболел сыпняком (сыпной тиф — И. Д.) Леонид Дмитриевич. Это нас очень опечалило. Мы его хорошо устроили, он не будет ни в чем нуждаться и теперь ему уже лучше, я думаю, он сможет выехать из Петрограда после 15-го января». Отметим, что знакомство Морица и Богданова-Катькова состоялось еще в студенческие годы: оба — выпускники одного факультета, обучались в одно время, оба работали на Ставропольской станции защиты растений. Кроме Н. Н. Богданова-Катькова и А. А. Бялыницкого-Бирули, консультацию и помощь в работе Л. Д. Морицу оказывали и другие сотрудники Зоологического музея АН. В своих публикациях он, в частности, выражал благодарность Александру Константиновичу Мордвилко (1867—1938), Георгию Георгиевичу Якобсону (1871—1926), Александру Николаевичу Кириченко (1884—1971).

Деятельность первого аграрного института в Ставрополе была непродолжительной. В октябре 1923 году из-за недостатка денежных средств Ставропольский институт сельского хозяйства и мелиорации был закрыт. Здание, где он размещался, передали Сельскохозяйственному техникуму, а студентов отправили в Орджоникидзевский и Новочеркасский институты для окончания обучения. Мориц с семьей выехал в Туркменскую ССР, где возглавил Отдел защиты растений Народного комиссариата земледелия (ОЗРА). Новым заведующим Ставропольской станцией защиты растений был назначен Лучник.

Свои наблюдения конца 1920-х — начала 1930-х гг. Леонид Дмитриевич опубликовал в Отчетах ОЗРА и в историко-краеведческом журнале Института туркменской культуры «Туркменоведение». В последнем были напеча-

таны наиболее известные герпетологические работы Морица — две статьи «Пресмыкающиеся Туркменистана и сопредельной Персии». В них автор продолжил свои наблюдения, начатые в 1921 году. Список герпетофауны региона был доведен Леонидом Дмитриевичем до 62 видов. Были сделаны примечательные фаунистические находки: для территории Персии приводилась степная агама, *Trapelus sanguinolentus* (Pallas, 1814) (Турбент-и-Хендари) и пряткая агама, *Trapelus agilis* (Oliver, 1804) (Бирджанд); для Туркменистана (Фирюза, скалистые вершины Копет-Дага в 15 км к югу от станции Гяуре) — эльбурская, или иранская скальная ящерица, *Darevskia deflippii* (Camerano, 1877). Правильность определения коллектора была подтверждена С. А. Черновым [14] и И. С. Даревским [15]. Впоследствии Ч. А. Атаев [16], не обнаружив скальных ящериц в Копет-Даге, высказал предположение либо о ее вымирании в данном районе, либо о возможной ошибке Морица при этикетировании коллекционного материала.

С последним выводом мы не можем согласиться в связи с приведенными Морицем полевыми наблюдениями. В дальнейшем Ю. Д. Хомустенко обнаружил популяцию *D. deflippii* в центральном Копет-Даге [17, 18]. Впервые для хребта Койтен-Даг (Карлюк = Гарлык), представляющего собой юго-западный отрог Гиссарского хребта, Мориц привел поперечнополосатого полоза, *Coluber karelini* Brandt, 1838 [19]. Интересна находка на высокогорном плоскогорье Копет-Дага щитомордника, определенного сборщиком как *Ancistrodon h. halys* (Pallas 1776); по-видимому, это — *Gloydus h. caucasicus* (Nikolsky, 1916) [20].

Неординарность и принципиальность не могли не привлечь внимания, в том числе и недоброжелателей, к Леониду Дмитриевичу и его соратникам. В 1937 году в Алма-Ате был арестован И. Н. Филипьев [21], а 8 марта 1938 года Л. Д. Мориц был приговорен к высшей мере наказания через расстрел. Сведения о судьбе его родных нам не известны. Единственная информация — это изданная в Новосибирске в 1941 году З. Е. Мориц-Романовой с соавторами монография «Вредители и болезни сельскохозяйственных растений Западной Сибири и борьбы с ними» [22].

Член Русского энтомологического и Кавказского общества естествоиспытателей, Кавказского отделения Русского географического общества, разносторонне одаренный зоолог и неутомимый путешественник — Леонид Дмитриевич Мориц был посмертно реабилитирован решением Военной коллегии Верховного суда Союза ССР в 1958 году [27].

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Президента РФ по поддержанию ведущих научных школ (НШ-47.24.2010.4).

Список известных работ Леонида Дмитриевича Морица

1913

1. Некоторые данные из биологии долгоносиков рода *Apion*, вредящих культурным клеверам // Защита растений от вредителей (Приложение к «Любитель Природы»). Санкт-Петербург, 1913. №4—5. С. 16—17.

1914

2. Из наблюдений над саранчой // Защита растений от вредителей (Приложение к «Любитель Природы»). Санкт-Петербург, 1914. №1 (19). С. 1—7.

3. Из жизни жука-оленья // Любитель Природы. Санкт-Петербург, 1914. №4. С. 138—148.

4. Отчет о борьбе с саранчой посредством парижской зелени и мышьяковисто-кислого натра в Хасав-Юртовском округе Терской области в 1913 году. Петроград, 1914. 19 с.

5. Биологические наблюдения над прусиком или итальянской саранчой *Caloptenus (Calliptanus) italicus* L. // Любитель Природы. Петроград, 1914. №11. С. 322—332.

6. Несколько слов о каракурте *Lathrodectus tredecimguttatus* Rossi. // Любитель Природы. Петроград, 1914. №12. С. 365—372.

1915

7. Биологические наблюдения над саранчовыми Тургайской области // Любитель Природы. Петроград, 1915. С. 1—29.

8. Об окраске личиночных возрастов и половозрелой самки каракурта *Lathrodectus tredecimguttatus* Rossi. (*L. erebus* Walck, *Theridium lugubris* Motch.) // Любитель Природы. Петроград, 1915. №12. С. 366—374.

1916

9. О змеях Северного Кавказа // Любитель Природы. Петроград, 1916. №1—2. С. 1—21.

10. Черепахи Кавказа // Любитель Природы. Петроград, 1916. №5. С. 113—121.

11. Черепахи Кавказа // Любитель Природы. Петроград, 1916. №6—7. С. 145—150.

12. Степной удав *Eryx miliaris* subsp. *nogajorum* Nik. в Ставропольской губернии // Любитель Природы. Петроград, 1916. №9—10. С. 243—251.

1917

13. Ящеричная змея *Coelopeltis monspessulana turcomana* subsp. *nova* из Ставропольской губернии // Любитель Природы. Петроград, 1917. №1. С. 18—23.

14. К фауне *Orphidia* Ставропольской губернии // Известия Кавказского отделения Русского географического общества. Тифлис, 1917. Т. XXV, Вып. 1. С. 105—117.

1920

15. Разрешение саранчового вопроса в Ставропольской губернии в связи с мелиоративными работами в нижнем течении р. Кумы // Сборник сведений о Северном Кавказе. Ставрополь, 1920. Т. XII. 6 с.

16. Проект организации учреждений по борьбе с вредителями и болезнями сельско-хозяйственных растений // Сборник сведений о Северном Кавказе. Ставрополь, 1920. Т. XII. 6 с.

17. Обзор животного мира Ставропольской губернии // Сборник сведений о Северном Кавказе. Ставрополь, 1920. Т. XII. 12 с.

18. Биологические наблюдения над плодовой сатурнией *Saturnia pyri* Schiff. // Сборник сведений о Северном Кавказе. Ставрополь, 1920. Т. XII. 13 с.

19. Полевые вредители и меры борьбы с ними. Ставрополь: 1-я Советская типография, 1920. 18 с.

1922

20. К фауне Reptilia России и сопредельных стран. I. Список пресмыкающихся собранных в 1921 г. в Закаспийской области, Туркестане и северной Персии // Труды Ставропольского Сельско-Хозяйственного Института. Ставрополь, 1922. Т. 1. №11—12. С. 35—47.

21. Отчет о поездке в Туркестан летом 1921 г. // Труды Ставропольского Сельско-Хозяйственного Института. Ставрополь, 1922. Т. 1. №18. С. 209—226.

22. Биологические наблюдения над каракуртом *Lathrodectus tredecimguttatus* Rossi. // Труды Ставропольского Сельско-Хозяйственного Института. Ставрополь, 1922. Т. 1. №19. С. 227—234.

23. Отчет о деятельности Ставропольской Станции Защиты растений от Вредителей с 1916 по 1921 год включительно // Труды Третьего Всероссийского энтомо-фитопатологического съезда в Петрограде 18—25 декабря 1921 года. Петербург, 1922. С. 83—103.

24. Отчет о борьбе с перелетной саранчой (*Pachytylus migratorius* L.) в Ставропольской губернии за 1917—1921 годы // Труды Третьего Всероссийского энтомо-фитопатологического съезда в Петрограде 18—25 декабря 1921 года. Петербург, 1922. С. 104—114.

25. Обзор вредителей Ставропольской губернии // Труды Третьего Всероссийского энтомо-фитопатологического съезда в Петрограде 18—25 декабря 1921 года. Петербург, 1922. С. 114—130.

1923

26. Отчет о деятельности Ставропольской Станции Защиты растений от Вредителей с 1916 по 1921 год включительно // Отдельный оттиск из Трудов Третьего Всероссийского энтомо-фитопатологического съезда в Петрограде 18—25 декабря 1921 года. Петроград, 1923. С. 3—22.

27. Отчет о борьбе с перелетной саранчой (*Pachytylus migratorius* L.) в Ставропольской губернии за 1917—1921 годы // Отдельный оттиск из Трудов Третьего Всероссийского энтомо-фитопатологического съезда в Петрограде 18—25 декабря 1921 года. Петроград, 1923. С. 23—33.

28. Обзор вредителей Ставропольской губернии // Отдельный оттиск из Трудов Третьего Всероссийского энтомо-фитопатологического съезда в Петрограде 18—25 декабря 1921 года. Петроград, 1923. С. 34—49.

1924

29. Отчет по борьбе с массовыми вредителями сельского хозяйства в 1922—23 и в 1923—24 операционных годах. Ташкент: ОЗРА Управления сельского хозяйства Наркомзема ТССР, 1924. 32 с.

1925

30. Вредные саранчовые Туркестана и борьба с ними. Ташкент: ОЗРА Управления сельского хозяйства Наркомзема ТССР, 1925. 14 с.

1927

31. Отчет о работах ОЗРА Управления сельского хозяйства Наркомзема ТССР в Туркменистане и сопредельном Хоросане за 1924—1925 год // Отчет о деятельности ОЗРА за 1924—25 и 1925—26 операционные года. Ленинград, 1927. С. 3—17.

32. Отчет о работах ОЗРА Управления сельского хозяйства Наркомзема ТССР в Туркменистане и сопредельном Хоросане за 1925—1926 год // Отчет о деятельности ОЗРА за 1924—25 и 1925—26 операционные года. Ленинград, 1927. С. 18—35.

33. Список саранчовых насекомых Туркменистана и сопредельного Хоросана // Отчет о деятельности ОЗРА за 1924—25 и 1925—26 операционные года. Ленинград, 1927. С. 79—93.

1929

34. Пресмыкающиеся Туркменистана и сопредельной Персии // Туркменоведение. Ашхабад, 1929. №4. С. 17—19.

35. Пресмыкающиеся Туркменистана и сопредельной Персии // Туркменоведение. Ашхабад, 1929. №6—7. С. 30—35.

Архивные источники

Ставропольский государственный историко-культурный и природно-ландшафтный музей-заповедник им. Г. Н. Прозрителева и Г. К. Праве — СГМЗ. Ф. №9.

Государственный архив Ставропольского края — ГАСК. Ф.Р. 89, оп. 1.

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

2. *Тертышников М. Ф.* Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. 240 с.

3. *Туниев Б. С., Орлов Н. Л., Ананьева Н. Б., Агасян А. Л.* Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб.–М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 223 с.
4. *Шестоперов Е. Л.* Фауна Репетекского заповедника ТССР // Известия ТМК по охране природы и развитию природных богатств. 1934 №1. С. 199—232.
5. *Геттнер В. Г.* Фауна позвоночных животных Бадхыза (Южный Туркменистан). Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1956. 336 с.
6. *Богданов О. П.* Фауна Узбекской ССР. Т. I. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд-во АН УССР, 1960. 260 с.
7. *Шаммаков С.* Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1981. 312 с.
8. *Атаев Ч. А.* Пресмыкающиеся гор Туркменистана / Под ред. А. К. Рустамова. Ашхабад: Ылым, 1985. 344 с.
9. *Атаев Ч. А., Шаммаков С.* Земноводные и пресмыкающиеся Туркменистана (состав, распределение, сходство и различия). Ашхабад: Ылым, 1994. 24 с.
10. Архив Президента РФ (АП РФ), оп. 24, д. 415, л. 164.
11. *Шаммаев А. Г.* К истории изучения змей Самарской Луки: узорчатый полоз // Самарская Лука: Бюл. 2006. №18. С. 177—181.
12. *Никольский А. М.* Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи (Herpetologia Rossica). СПб., 1905. 442 с.
13. *Никольский А. М.* Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia): В 2 т. Пг.: Рос. Император. акад. наук, 1916. Т. 2. 350 с.
14. *Никольский А. М.* Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской Империи. Харьков: Русская типография и литография, 1907. 184 с.
15. *Терентьев П. В., Чернов С. А.* Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М.–Л.: Учеб.–пед. изд-во, 1936. 96 с.
16. *Терентьев П. В., Чернов И. С.* Стислий визначник земноводних і плазунів СРСР. Київ-Харків, 1937. 96 с.
17. *Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н.* Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
18. Ставропольский государственный музей-заповедник им. Г. Н. Прозрителева и Г. К. Праве (СГМЗ), ф. №9, ед. хр. 12, л. 15.
19. *Чернов С. А.* Пресмыкающиеся Туркмении // Труды Совет по изучению производительных сил, серия туркменская. 1934. Вып. 6. С. 255—289.
20. *Даревский И. С.* Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Arhaeolacerta*). Л.: Наука, 1967. 214 с.
21. *Атаев Ч. А.* О скальной ящерице на Копетдаге // Герпетология. Межвузовский сборник научных трудов. Краснодар, 1976. С. 97—99.
22. *Рустамов А. К., Шаммаков С.* Редкие и исчезающие виды рептилий Туркменистана // Охрана природы Туркменистана. Ашхабад, 1979. Вып. 5. С. 139—146.
23. *Хомустенко Ю. Д., Атаев Ч. А.* О находке азербайджанской ящерицы (*Lacerta raddei* Voet.) в Туркменистане // Известия АН ТССР. Серия биологических наук. 1979. №6. С. 72—74.

24. Хабибуллов М. Р. Исследования герпетофауны Койтендага и прилегающих территорий // Проблемы освоения пустынь. Международный научно-практический журнал. Ашхабад, 2008. №1. С. 37—40.
25. Орлов Н. Л., Барабанов А. В. Обзор палеарктических щитомордников рода *Gloydinus* Hoge et Romano-Hoge, 1981 // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Пушкино-М., 2001. С. 216—219.
26. Цалолыхин С. Я. Иван Николаевич Филиппев — последние годы // Репрессированная наука / ред. М. Г. Ярошевский. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1991. С. 454—460.
27. Мориц-Романова З. Е., Бережков Р. П., Давыдов П. Н. Вредители и болезни сельскохозяйственных растений Западной Сибири и борьбы с ними. Новосибирск: ОГИЗ, 1941. 208 с.
28. Книга Скорби — Азалы Кітап. Расстрельные списки. Алма-Ата, Алматинская область. Алматы: Казахстанское историко-просветительское общество «Адилет» («Справедливость»), 1996. 360 с.

ЧИСЛЕННОСТЬ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ РАЗНОЦВЕТНОЙ ЯЩУРКИ *Eremias arguta* НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Г. В. Епланова

Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти

NUMBER AND POPULATION STRUCTURE OF THE STEPPE RUNNER *Eremias arguta* IN THE NORTHERN PERIPHERY OF ITS DISTRIBUTION RANGE

G. V. Eplanova

Institute of Ecology of The Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, Tolyatti

The data on the population of *Eremias arguta* (Pallas, 1773) from the vicinity of Togliatti in this article are presented. Age structure and sex ratio in populations studied is determined.

Популяция разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Pallas, 1773) из окрестностей г. Тольятти (53°29' с. ш.) — самая северная в ареале. Она является изолированной и занимает часть надпойменного склона р. Волги между селами Федоровка и Пискалинский Взвоз. Расстояние между крайними на востоке и на западе участками, на которых нами отмечены ящурки, составляет около 8 км; между нижними и верхними границами встреч — не более 150 м по склону в северо-южном направлении. Описание местообитания, общую площадь которого можно ориентировочно оценить в 30—40 га, приведено нами ранее [1].

Цель настоящей работы — оценка численности и плотности, анализ размерно-возрастной структуры и соотношения полов в популяции разноцветной ящурки на северном пределе распространения.

Актуальность проведенной работы определяется тем, что данных о численности и ее динамике у данного вида в разных частях ареала до сих пор немного, а сведений о структуре популяций (возрастном и половом составе) крайне мало [2].

Изучение численности и структуры популяции разноцветной ящурки в окрестностях г. Тольятти проводилось в 2001, 2002 и 2009 г. В работе использовался метод мечения ящериц с повторным отловом. Площадки для учетов закладывались на одном и том же участке местообитания. Площадь их составляла: 5750 м² — в сентябре 2001 г., 5850 и 5300 м² — соответственно, в июне и сентябре 2002 г., 2700 м² — в мае и сентябре 2009 г. Для оценки численности использовалась формула Бейли $N = M(n+1)/(m+1)$, где M — это число меченых животных в популяции общей численностью N ; m — число меченых животных в повторно отловленной выборке общей численностью n [3].

Результаты учетов численности ящериц приведены в табл. 1, где приведены цифры о числе помеченных и пойманных особей. Так, в начале сезона активности в 2002 г. было отмечено уменьшение численности и плотности разноцветных ящурок на том же участке наблюдения в 3 раза. Вероятно, это связано с естественной смертностью сеголетков во время зимовки, подтверждением чему может быть уменьшение доли годовиков в оценке абсолютной численности.

В конце сезона активности 2002 г. было зарегистрировано увеличение численности и плотности популяции разноцветной ящурки по сравнению с таковыми в начале сезона. Но как видно из табл. 1, оценки численности и плотности, полученные осенью 2002 г., почти в 2 раза меньше этих показателей за осенний период 2001 г. Отмеченное снижение численности и плотности разноцветной ящурки произошло из-за занятий парапланеристов летом 2002 г, вследствие чего был разрушен почвенный покров и уничтожены норы ящериц почти на половине обследуемого участка.

По результатам весенних учетов 2009 г. абсолютная численность разноцветных ящурок составила 150 особей, что соответствует плотности 556 экз./га. Осенью 2009 г. на том же участке наблюдалось увеличение численности до 343 экз. и плотности ящериц до 1271 экз./га из-за естественного прироста популяции за счет сеголетков.

В целом оценки абсолютной и относительной численности разноцветной ящурки на участке постоянного наблюдения весной и осенью 2009 г. сходны с таковыми, полученными летом в 2002 г и осенью в 2001 г., до того, как местообитание подверглось антропогенной нагрузке.

Возрастная структура популяции разноцветной ящурки анализировалась на основании сведений о темпах роста сеголетков и годовиков. По нашим данным, к окончанию сезона активности максимальная длина тела сеголетков составляет 40 мм, годовики ко времени ухода на зимовку имеют

Таблица 1. Результаты учета численности разноцветной ящурки в окрестностях г. Тольятти в 2001—2002 и 2009 гг. В скобках показана численность сеголетков (в трех осенних выборках) и годовиков (в весенней и летней выборках).

Этапы учета	Даты проведения				
	03—15.09. 2001 г.	01—03.06. 2002 г.	07—09.09. 2002 г.	23—29.05. 2009 г.	12—15.09. 2009 г.
Первичный отлов (экз.)	57 (41)	19 (6)	47 (36)	25 (5)	47(33)
Повторный отлов (экз.)	75(46)	52 (16)	40 (22)	77 (26)	72 (41)
Количество особей с метками в повторном отлове (экз.)	6 (5)	4 (1)	5 (4)	12 (2)	9 (7)
Оценка абсолютной численности (экз.)	619 (321)	201 (48)	321 (165)	150 (45)	343 (173)
Оценка плотности населения (ос./га)	1076	344	606	556	1271

Таблица 2. Встречаемость особей трех возрастных групп в выборках разноцветных ящурок из окрестностей г. Тольятти.

Время отлова	Возрастные группы					
	1		2		3	
	Количество		Количество		Количество	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Осень 2001 г.	92	61,7	13	8,8	44	29,5
Весна 2002 г.	—	—	37	45,7	44	54,3
Осень 2002 г.	57	65,5	10	11,5	20	23,0
Весна 2009 г.	—	—	28	36,4	49	63,6
Осень 2009 г.	52	47,3	18	16,4	40	36,4

длину тела 55 мм. Минимальный размер тела самок разноцветных ящурок из окрестностей г. Тольятти, участвующих в размножении, равен 55 мм. Эти сведения позволили выделить несколько возрастных групп в популяции: 1) сеголетки — особи этого года рождения, с длиной тела менее 41 мм; 2) годовики — перезимовавшие, не участвующие в размножении особи от 41 до 54 мм; 3) взрослые особи старше 1 года, с длиной тела 55 мм и более.

Анализ встречаемости разных возрастных групп в выборках разноцветной ящурки (табл. 2) показал, что в начале сезона активности доля взрослых особей преобладает, по сравнению с годовиками, и составляет, соответственно, 54,3% и 59%. Осенняя размерно-возрастная структура меняется вследствие естественного прироста, и преобладающей группой являются сеголетки — от 47,3% до 65,5%, в разные годы. Доля годовиков значительна весной — 36—46%, в конце сезона активности она меньше — от 8,8% до 16,4% от общего количества отловленных особей.

Для характеристики соотношения самцов и самок в популяции разноцветной ящурки анализировали две выборки особей — весеннюю и осеннюю (табл. 3). В первую выборку вошли особи, пойманные с мая по первую декаду июня (2002, 2009 гг.), во вторую — со второй декады августа по вторую декаду сентября (2001, 2002, 2009 гг.). Парное сравнение выборочных долей взрослых особей отдельно в двух весенних и трех осенних выборках, в результате которого не выявлено статистически значимых различий, позволило их объединить.

Как видно из табл. 3, в выборке, относящейся к началу сезона активности, соотношение самцов и самок равно 1,3:1, что, вероятно, связано с боль-

Таблица 3. Встречаемость самцов и самок в популяции разноцветной ящурки из окрестностей г. Тольятти.

Время года	Самцы		Самки		Соотношение самцов и самок
	Кол-во, экз.	Кол-во, %	Кол-во, экз.	Кол-во, %	
Весна	61	57	46	43	1,3:1
Осень	63	49	65	51	1,0:1

шей активностью и встречаемостью самцов в период размножения. В конце августа — начале сентября соотношение самцов и самок становится равным 1,0:1. При статистическом сравнении долей самцов и самок в выборках разноцветной ящурки весной и осенью не выявлено достоверных различий.

Наши данные о соотношении самцов и самок в популяции разноцветной ящурки из окрестностей г. Тольятти подтверждают литературные сведения для популяций из других регионов о том, что истинное соотношение полов близко 1:1 (см. [2]).

Выводы:

1. Плотность изолированной популяции разноцветной ящурки по полученным данным меняется в начале и окончании сезона активности в интервале от 344 до 1271 экз./га.

2. В начале сезона активности в размерно-возрастном составе популяции разноцветной ящурки преобладают взрослые особи, до 64%, а ко времени ухода на зимовку в размерно-возрастном составе популяции разноцветной ящурки доля неполовозрелых особей увеличивается и может составлять до 77% за счет сеголетков и годовиков.

3. Соотношение доли самцов и самок в популяции разноцветной ящурки весной и осенью не отличается достоверно и близко 1:1.

1. Епланова Г. В., Бакиев А. Г., Лысенко Т. М. О распространении и распределении разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Pallas, 1773) в Среднем Поволжье, особенно в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. Тольятти, 2001. С. 50—56.
2. Щербак Н. Н., Котенко Т. И., Тертышников М. Ф. и др. Разноцветная ящурка. Киев: Наук. думка, 1993. 238 с.
3. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.

ИЗУЧЕНИЕ КЛЕТОЧНЫХ И ГУМОРАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ ИММУНИТЕТА И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИММУННОГО СТАТУСА У ЖЕЛТОПУЗИКОВ (*Pseudopus apodus*) ПРИ ГЕЛЬМИНТОЗЕ, ВЫЗВАННОМ НЕМАТОДАМИ *Entomelas* sp.

Р. В. Желанкин

ФГОУ ВПО Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии им. К. И. Скрябина

STUDYING OF THE CELLULAR AND HUMORAL FACTORS OF IMMUNITY AND DEFINITION OF IMMUNE STATUS AT LIZARDS *Pseudopus apodus* AT HELMINTHOSIS CAUSED TO THE NEMATODES *Entomelas* sp.

R. V. Zhelankin

K. I. Skryabin Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology

In the article, immune status of *P. apodus* lizards is estimated on such indexes as a general amount of lymphocytes, heterophils phagocytic activity, T- and B-lymphocytes amount, complement haemolytic activity. Parametres of the immune status of *P. apodus* are described at helminthosis, and also its changes after dehelminthization by a preparation «Reptilife-plus» contains ivermectin and subsequent immunocorrection by a preparation «Immunofan». At application «Reptilife-plus» the quantity of heterophils in blood raised, and values of other indicators decreased. At application of «Immunofan» appreciable increase of all indicators of the immune status of lizards was observed.

Учеными установлено, что рептилии способны как к клеточному, так и к гуморальному иммунному ответу. К врожденным факторам гуморального иммунитета рептилий относятся лизоцим, система комплемента, интерферон-подобные факторы и трансферрины, а к клеточным — фагоцитирующие клетки: гетерофилы и другие гранулоциты, моноциты и макрофаги, а также НК-клетки.

К факторам адаптивного иммунитета рептилий относятся Т- и В-подобные лимфоциты и различные классы иммуноглобулинов: М, Y, у некоторых X [1, 2, 11, 12]. Параметры иммунного статуса желтопузиков были определены впервые в данном исследовании. Лечение нематодоза желтопузиков препаратом «Рептилайф-плюс», также, как и иммунокоррекция препаратом Иммунофан, проводилась впервые.

Цель работы: оценить клиническое состояние и иммунный статус ящериц *Pseudopus apodus* (желтопузиков), зараженных нематодами *Entomelas* sp., а также при использовании антгельминтика «рептилайф-плюс» и иммунокоррекции иммунофаном, используя ряд клинико-лабораторных методов исследования, принятых в ветеринарии.

Задачи:

1. Провести гельминтоскопию фекалий ящериц и аспирата из трахеи с целью обнаружения личинок нематод до и после применения препаратов.

2. Провести общий анализ крови желтопузиков с подсчетом лейкограммы до и после применения препаратов.

3. Исследовать показатели иммунного статуса ящериц: оценить фагоцитарную активность гетерофилов крови, определить показатели: процент фагоцитоза, фагоцитарный индекс, индекс завершенности фагоцитоза, провести количественную оценку Т- и В- лимфоцитов крови ящериц, установить функциональную активность В-лимфоцитов косвенным методом - путем определения гамма-глобулиновой фракции сыворотки крови, оценить гемолитическую активность комплемента сыворотки крови до и после применения препаратов.

Объектами для исследования послужили желтопузики *P. apodus* — 4 самца весом 300 до 340 г. Все ящерицы были отловлены на территории г. Сочи, в Адлере, в гористой местности, после чего содержались в неволе 2 года.

Кровь для анализа у ящериц получали из вентральной хвостовой вены в объеме 0,6 мл на 100 г массы тела с помощью шприца с гепарином.

При подсчете лейкограммы в мазках крови желтопузиков учитывалось количество гетерофилов и лимфоцитов [6].

Для проведения исследования фагоцитарной активности гетерофилов из кала ящериц была выделена тест-культура бактерий *Escherichia coli*. Методика исследования основана на учете фагоцитирующих клеток в мазках крови и определения показателей поглощающей и переваривающей их способности по отношению к тест-микробу [3]. При микроскопировании в нашем случае определялось 25 гетерофилов (основных фагоцитирующих клеток крови рептилий), а также количество захваченных ими микробов. Поглощающая способность клеток крови характеризуется определением следующих показателей: процент фагоцитоза — отношение числа гетерофилов, участвующих в поглощении микробных тел, к числу всех подсчитанных в поле зрения гетерофилов; фагоцитарный индекс — количество микробов, захваченных одним гетерофилом.

Переваривающую способность оценивали нахождением индекса завершенности фагоцитоза, который определяли следующим образом. При микроскопировании мазков крови в 25 фагоцитировавших лейкоцитах находили отношение числа поврежденных микробных тел к числу всех поглощенных (показатель «а»). То же отношение определяли и в мазках-отпечатках (показатель «б»). Индекс завершенности фагоцитоза выражается разницей между показателями «б» и «а». Чем ближе показатель индекса завершенности фагоцитоза к 1, тем выше оценивается фагоцитарная активность.

Проводилось исследование общей гемолитической активности комплемента сыворотки крови ящериц, включавшее приготовление изотонического

веронального буфера, консерванта Олсвера, приготовление сенсibilизированных эритроцитов, соединение эритроцитов с сыворотками. Гемолитическую активность оценивали путем подсчета не лизированных эритроцитов в камере Горяева. Вычисление результатов проводили по формуле: $X = ((B-a)/B)*100$, где X — общая гемолитическая активность комплемента; a — число эритроцитов в опытных пробирках; B — число эритроцитов в контрольных пробирках. Результат выражали в литических единицах (4).

При определении количества Т- и В-лимфоцитов проводилось выделение лимфоцитарной фракции в градиенте фиколл-верографина и среде 199. Определение количества Т-лимфоцитов проводили методом Е-розеткообразования, включающим приготовление 0,5% взвеси эритроцитов барана и соединение их с лимфоцитами с применением глутаральдегида. «Розеткой» считается лимфоцит, на поверхности которого прикрепилось 3 и более эритроцитов. Определение количества В-лимфоцитов проводили методом ЕАС-розеткообразования, включающим приготовление комплекса ЕАС (эритроциты барана, кроличья гемолитическая сыворотка, комплемент), и соединение его с лимфоцитами с применением глутаральдегида. Подсчет Т- и В-клеток проводился под микроскопом на фиксированных и окрашенных по Романовскому-Гимзе мазках [3].

Электрофорез белков сыворотки крови ящериц проводился с целью оценки гамма-глобулиновой фракции сыворотки крови ящериц в агарозном геле (Cormay gel protein 100). После помещения 10 мкл сыворотки в гель его подвергали электрофорезу в течение 20 минут при 100 В, окрашивали, высушивали и сканировали в денситометре при 600 нм. Относительный и абсолютный (г/дл) размер белковых фракций определяли на основании данных об уровне общего белка [7].

Для лечения нематодоза всех ящериц применен комплексный инъекционный антигельминтный препарат «Рептилайф-плюс», разработанный на базе отдела герпетологии Московского зоопарка научно-внедренческим центром «Агроветзащита». В состав препарата входят ивермектин, празиквантель и дексаметазон. Препарат вводился внутримышечно однократно в дозе 0,4 мл/кг [5]. Препарат «Иммунофан» применялся через 5 дней с целью иммунокоррекции внутримышечно в дозе 0,1 мл/кг через день в течение 2 недель.

Для постановки диагноза на гельминтоз проведено исследование кала, а также аспирата из трахеи, где обнаруживались личинки разного возраста легочных нематод *Entomelas* sp. из семейства Rhabdiasidae. Половозрелые формы этих гельминтов обитают в легких ящериц, вызывая экссудативное воспаление [5,8].

У большей части животных выявлен гетерофильный профиль крови. Снижение иммунологических показателей при применении антигельминтиков, содержащих ивермектина и авермектина, было показано на млекопитающих — кроликах, мышах и телятах [9]. Повышение иммунологических

показателей при применении иммуномодуляторов было показано на телятах [10]. В выводах проводится сравнение полученных нами результатов на рептилиях с данными литературных источников на млекопитающих.

Выводы:

1. Всестороннее клиническое обследование ящериц *P. apodus* (желтопузиков) показало, что содержание их в неволе в течение 2 лет привело к обострению легочного нематодоза, вызванного нематодами *Entomelas* sp.

2. Антгельминтик «Рептилайф-плюс» оказывает антипаразитарное действие на *Entomelas* sp. и выраженное иммуносупрессорное действие на рептилий (табл. 1), вызывая резкое снижение показателей фагоцитарной активности гетерофилов — процента фагоцитоза (ПФ) на 37,5% (у кроликов — на 12,8%), фагоцитарного индекса (ФИ) на 44% (у кроликов — на 2%), индекса завершенности фагоцитоза (ИЗФ) на 94,5% (у кроликов — на 51%), гемолитической активности комплемента на 69%, количества Т- и В-лимфоцитов на 33% (у кроликов — на 20%), количества гамма-глобулинов на 75% (у кроликов — на 8%), увеличение количества гетерофилов на 29% (у кроликов количество нейтрофилов увеличивалось на 16%) и уменьшение количества лимфоцитов на 40,5% (у кроликов — на 7,7%).

Таблица 1. Гематологические и иммунологические показатели крови желтопузиков (*Pseudopus apodus*) при заражении нематодами (до лечения), после применения препарата «Рептилайф-плюс» (после лечения) и после применения препарата «Иммунофан» (после иммуностимуляции).

Показатели	Единицы измерения	До лечения	После лечения	После иммуностимуляции
Количество лимфоцитов	% в лейкоформуле	42 ± 7	25 ± 5	34 ± 3
Количество гетерофилов	% в лейкоформуле	58 ± 7	75 ± 5	66 ± 3
Процент фагоцитоза	%	91 ± 2	67 ± 6	85 ± 2
Фагоцитарный индекс	—	16,8 ± 2	9,3 ± 0,8	14,2 ± 1,6
Индекс завершенности фагоцитоза	—	0,22 ± 0,05	0,04 ± 0,01	0,05 ± 0,01
Количество В-лимфоцитов	% всех лимфоцитов	21 ± 3	13 ± 1	20 ± 3
Количество Т-лимфоцитов	% всех лимфоцитов	18 ± 3	13 ± 2	21 ± 2
Активность комплемента	Литические единицы	70,1 ± 1,3	24,2 ± 2,2	35,2 ± 2,8
Количество гамма-глобулинов	% всех белков сыворотки	3,3 ± 0,5	0,8 ± 0,1	2,0 ± 0,4

3. Иммуномодулятор «Иммунофан» активизирует клеточные и гуморальные факторы врожденного иммунитета рептилий: показатели фагоцитарной активности гетерофилов — процента фагоцитоза (ПФ) на 10% (у телят на 43%), фагоцитарного индекса (ФИ) на 30% (у телят на 90%), индекса завершенности фагоцитоза (ИЗФ) на 50%, гемолитической активности комплемента на 60%, увеличивается количество лимфоцитов на 36% (у телят на 16%), и снижается количество гетерофилов на 22% (у телят на 12%).

4. Иммунофан вызывает резкое возрастание показателей адаптивного иммунитета: количества Т- и В-лимфоцитов на 50% (у телят на 56%), гамма-глобулинов — на 30% (у телят на 36%).

5. В рамках данных исследований применяемый иммуномодулятор не позволил восстановить активность большинства факторов иммунной защиты ящериц *P. apodus* до исходного уровня, что говорит о необходимости отработки курсов лечения.

6. Апробация методов оценки иммунного статуса, принятых в ветеринарии млекопитающих, показала, что методы определения: фагоцитарной активности гетерофилов, оценки гемолитической активности комплемента, количественного определения В-лимфоцитов крови могут быть применены для исследования иммунного статуса рептилий, а метод определения количества Т-лимфоцитов у рептилий требует дополнительной оптимизации.

1. Желанкин Р. В., Павлов Г. В. Иммунная и кроветворная система рептилий. М.: Исследовательский центр качества подготовки специалистов Минобразования РФ, 2008. 53 с.: ил.
2. Купер Э. Сравнительная иммунология. Пер. с англ. А. М. Оловникова. М.: Мир, 1980. 380 с., ил.
3. Емельяненко П. А. и др. Методические указания по тестированию естественной резистентности телят. М.: ВАСХНИЛ, 1980. 122 с.
4. Земсков А. М. Клиническая иммунология. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2005. 455 с.
5. Васильев Д. Б. Гельминтозы рептилий в неволе и современные паразитоцидные препараты, используемые в террариумной практике. // «Научные исследования в зоологических парках», М.: 1996. Вып. 5, С. 96—117.
6. Хайрутдинов И. З., Павлов А. В., Соколова Ф. М. Сравнительная морфология крови двух видов рептилий. // Вопросы герпетологии: мат. 3-го съезда Рос. герпетол. общ. им. А. М. Никольского. СПб, Изд-во СПбГУ, 2008. С. 415—423.
7. Масопуст Я. Долежалова В. Основы иммунохимических методов исследования. Прага., 1979.
8. Шартило В. П. 1976. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. Киев: Наукова Думка. 287 с., ил.
9. Мирзаева К. М. Действие препарата «Ниацит плюс» на иммунобиологические параметры животных // Ветеринарная медицина. 2007. №2—3. С. 35—37.
10. Мамыкова О. И. Оценка иммунобиологического статуса животных после дегельминтизации и пути его коррекции // Автореф. дисс. канд. вет. наук. М., 1989, 20 с.

11. *Kollias G. V.* 1984. Immunologic aspects of infectious diseases, in Hoff G. L., Frye F. L., Jacobson E. R., Diseases of amphibians and reptiles. Plenum Press, London, New York, P. 660—691.
12. *Origgi F. C.* Reptile immunology, in Jacobson E. R., Infectious diseases and pathology of reptiles. CRC Press, Taylor & Francis group, 2007, P. 131—166.

СЪЕДОБНАЯ ЛЯГУШКА (*Rana esculenta*, L., 1758) В ЧУВАШИИ: БИОАКУСТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

М. М. Закс¹, М. К. Рыжов², О. А. Ермаков¹

¹ Пензенский государственный педагогический университет, Пенза

² Мордовский государственный университет, Саранск

THE EDIBLE FROG (*Rana esculenta* L., 1758) IN CHUVASHIYA: THE BIOACOUSTIC DATA

M. M. Zacks¹, M. K. Ryzhov², O. A. Ermakov¹

¹ Penza State Pedagogical University, Penza

² Mordovian State University, Saransk

Parameters of sound signals of three *Rana esculenta* complex species were studied. On their basis training samples were generated and by using the discriminant analysis the specific belonging of specimen from two localities of national park Chavash-Varmane (Republic Chuvashiya) was confirmed, in one of which the edible frog was identified.

Изучение распространения видов гибридогенного происхождения остается одним из актуальных направлений в современной биологии. Это в полной мере относится к видам зеленых лягушек (*Rana esculenta*-complex), и в первую очередь к съедобной лягушке (*R. esculenta*), идентификация которой в связи с гибридогенным происхождением затруднена. На территории Поволжья достоверные находки съедобной лягушки известны из Нижегородской [1] и Ульяновской [2] областей, республик Мордовия [3], Удмуртия [4] и Чувашия [5]. На территории Чувашии этот вид отмечен в двух точках Алатырского района в окрестностях п. Алтышево (А. Б. Ручин, личное сообщение).

В настоящей работе нами предпринята попытка видовой идентификации зеленых лягушек из Чувашии (Национальный парк «Чаваш Вармане») с использованием в качестве маркера параметров звуковых сигналов – метода диагностики, хорошо зарекомендовавшего себя при изучении этого комплекса видов в Западной Европе [5, 6].

Материалом для работы послужили записи голосов трех видов зеленых лягушек. Всего проанализирован 91 звук из 8 выборок: сигналы трех видов *R. ridibunda* (n = 8), *R. lessonae* (n = 8), *R. esculenta* (n = 15) с компакт-диска «Heimische Froschlurche, Rufe zur Paarungszeit» (Der Naturschutzbund, Deutschland); записи с территории Пензенской области: *R. ridibunda* — п. Чирчим Камешкирского р-на (n = 15), г. Пенза (n = 14), *R. lessonae* — г. Пенза (n = 13) (колл. М. М. Закс); сигналы неопределенных видов зеленых лягушек из Шемуршинского р-на Чувашии — кордон Кирилстан (n = 11), п. Бичурга-Баишево (n = 7) (колл. М. К. Рыжов).

Звуковые сигналы записывались в полевых условиях. Фиксировались как индивидуальные, так и хоровые крики. Оцифровка звуков производилась с помощью программы Sound Forge 6.0. Частотные и временные характеристики сигналов получены с помощью программы SpectraLab v.4.32.11 for Windows.

Для каждого звука измеряли общую длительность в миллисекундах (мс), промежуток между пиками (мс), количество пульсов, отношение длительности к количеству пульсов, доминантную частоту в начале сигнала в герцах (Гц), доминантную частоту в конце сигнала (Гц), максимальную доминантную частоту сигнала (Гц) и амплитуду сигнала (Гц). Таким образом, для каждого звука измеряли 8 параметров. Дальнейшая обработка данных производилась методом пошагового дискриминантного анализа в программе Statistica 6.0.

На первом этапе на основе записей сигналов зеленых лягушек из Германии, взятых с компакт-диска «Heimische Froschlurche, Rufe zur Paarungszeit», были сформировано три обучающие выборки: *R. ridibunda*, *R. lessonae* и *R. esculenta*. Различия между всеми обучающими выборками были достоверными ($p < 0.0001$). Спроецированные на плоскость первой и второй дискриминантной функции обучающие выборки не перекрывались (рис. 1). Основные отличия (около 90%) приходятся на первую дискриминантную функцию (наиболее скоррелирована с количеством пульсов и интервалом между ними).

В дальнейшем в анализ были добавлены собственные записи озерной и прудовой лягушек с территории Пензенской области. После проведения пошагового дискриминантного анализа было выявлено перекрывание эллипсов рассеивания прудовых лягушек из Пензы и Германии, озерных лягушек из Чирчима и Германии, что предполагает отсутствие существенных различий между ними. Однако выборка *R. ridibunda* из Пензы достоверно отличалась от наложившихся друг на друга выборок *R. ridibunda* (Германия) и *R. ridibunda* (Чирчим) (рис. 1), что, возможно, объясняется наличием у озерной лягушки так называемых диалектов, то есть внутривидовых различий в голосовых реакциях [7].

На втором этапе к трем обучающим выборкам из Германии и трем из Пензенской области в качестве неопределенных были добавлены биоакустические данные зеленых лягушек Национального парка Чаваш-Вармане (Чувашия) из двух точек — Кирилстан и Бичурга-Баишево. Пошаговый дискриминантный анализ показал, что квадраты индивидуальных дистанций Махаланобиса (между отдельными экземплярами и центроидами выборок) не превышают дистанций между центроидами выборок. В результате неопределенные экземпляры зеленых лягушек из Чувашии по основным биоакустическим параметрам распределились следующим образом (рис. 1). Все звуки ($n = 7$), записанные в точке Бичурга-Баишево, по характеристикам сигналов совпали с выборкой *R. ridibunda* (г. Пенза). В точке Кирилстан 5

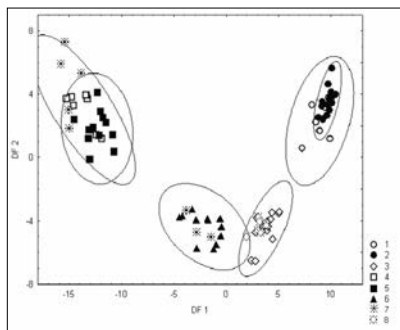


Рис. 1. Эллипсы рассеивания параметров биоакустических сигналов зеленых лягушек в пространстве первых двух дискриминантных функций. *R. ridibunda*: 1 — Германия, 2 — Чирчим, 3 — Пенза; *R. lessonae*: 4 — Германия, 5 — Пенза; *R. esculenta*: 6 — Германия, *R. sp.*: 7 — Киристан, 8 — Баишево.

тельных скрининговых исследований; во-вторых, подтвердили обитание съедобной лягушки на территории Чувашии; в-третьих, уточнили распространение этого вида на юге республики на территории Национального парка «Чаваш-Вармане».

Исследование поддержано ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009—2013 гг. (госконтракт №П170).

1. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Mannapova E. I., Pestov M. V., Rosanov J. M. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod province, central European Russia // Russian Journal of Herpetology. 2002. V. 9, No. 3. P. 195—208.
2. Кривошеев В. А. О находке нового вида съедобной лягушки *Rana kl. esculenta* (L., 1758) на территории Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья: Сб. науч. трудов. Ульяновск: Изд-во УлГТУ, 2001. Вып. 2. С. 154—156.
3. Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии // Бюллетень МОИП, отд. биолог. 2005. Т. 110, Вып. 2. С. 3—10.
4. Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. 2001. №5. С. 51—63.
5. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Лада Г. А., Ручин А. Б., Файзулин А. И., Замалетдинов Р. И. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли «волжский парадокс»? // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы региональной конференции. Тольятти, 2003. С. 7—12.

звучков были отнесены к *R. lessonae* и 3 звука — к *R. esculenta*, что позволяет предположить существование в данном локалитете популяционной системы LE-типа.

Отметим, что данные, полученные после обработки звуковых сигналов, записанных независимыми коллекторами в разных локалитетах, оказались сопоставимы, что указывает на незначительность различий, определяемых личными особенностями коллекторов, в сравнении с различиями между объектами исследования.

Полученные результаты, во-первых, показали перспективность использования биоакустического метода для проведения предвари-

6. Lode T. Character convergence in advertisement call and mate choice in two genetically distinct water frog hybridogenetic lineages (*Rana* kl. *esculenta*, *Rana* kl. *grafi*) // J. Zool. Syst. Evol. 2001. No. 39. С. 91—96.
7. Roesli M., Reyer H.-U. Male vocalization and female choice in the hybridogenetic *Rana lessonae/Rana esculenta* complex // Animal behaviour. 2000. No. 60. P. 745—755.
8. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. 2004. Т. 83, №8. С. 936—960.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СКОРОСТИ РОСТА ПРУДОВОЙ ЛЯГУШКИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И УРБАНИЗИРОВАННЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Р. И. Замалетдинов¹, Е. И. Кузьмина², А. В. Павлов³,
Д. А. Файзуллин⁴, Р. И. Михайлова⁵

¹ Центр содействия занятости студентов и трудоустройству выпускников, Казанский государственный университет, Казань

² Торговый комплекс «Проспект», Казань

³ Казанский государственный университет, Казань

⁴ КБ «Навигационные технологии», Казань

⁵ Казанская государственная академия ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана, Казань

COMPARATIVE ANALYSIS OF GROWTH RATE IN POND GREEN FROGS IN NATIVE AND URBANIZATION CONDITIONS

R. I. Zamaletdinov¹, E. I. Kuzmina², A. V. Pavlov³,
D. A. Faizulin⁴, R. I. Mikhajlova⁵

¹ Center for Employment Promotion of Students and Employment of Graduates, Kazan State University, Kazan

² Trade Complex «Prospect», Kazan

³ Kazan State University, Kazan

⁴ CB «Navigation Technologies», Kazan

⁵ N. E. Bauman Kazan State Academy of Veterinary Medicine, Kazan

We tested an influence of ambient temperature on growth rate of *Rana lessonae*. The analysis of mean temperatures in period, when amphibians are active, showed significant differences between Kazan City and in Raifa forest area of Volzhsko-Kamsky Nature Reserve. The return calculation of *R. lessonae* growth dynamics showed that ambient temperature has no influence to growth rate.

Важную роль в формировании условий жизнедеятельности организмов в окружающей среде играет температура. Она является также интегрирующим фактором природно-климатических особенностей того или иного региона.

Принято считать, что температура воздуха в г. Казани на несколько градусов выше, чем в Волжско-Камском государственном природном биосферном заповеднике [4].

Амфибии — пойкилотермные организмы, линейный рост которых продолжается на протяжении всей жизни. В связи с этим можно предположить, что эта разница может повлиять на рост амфибий в том или ином месте обитания.

Целью нашего исследования являлось выявление влияния температурного фактора на рост амфибий, на примере прудовой лягушки.

Материалом для настоящей работы послужили выборки прудовой лягушки *Rana lessonae* (Camerano, 1881), собранные авторами в 2008 г. в оз. Ванюшино на территории г. Казани и оз. Круглое на территории Раифского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГПБЗ). В общей сложности было отловлено 208 особей, в том числе 109 (46 самцов и 44 самки) на озере Ванюшино и 99 (38 самцов и 29 самок) на озере Круглое.

В настоящей работе нами был применен модифицированный метод, позволяющий работать с одним пальцем [2]. Для определения возраста был использован скелетохронологический метод [5], основанный на изучении слоистой структуры в костях животных, образованной в период замедления процессов жизнедеятельности. Гистологические срезы были выполнены на микротоме-криостате МК-25 [1] на кафедре зоологии КГАВМ им. Н. Э. Баумана.

Сопоставление диаметров поперечного сечения среза у сеголеток и годовиков с диаметром эндостальной полости у взрослых животных (табл. 2, 3) показало, что у прудовых лягушек из исследуемых популяций в результа-

Таблица 1. Ширина (среднее \pm ошибка среднего) костномозговой полости и кости в середине диафиза фаланги четвертого пальца правой задней конечности прудовой лягушки (озеро Ванюшино).

Возраст (годы)	костно-мозговой полости с эндостальным кольцом (у взрослых особей)	кости, ограниченной			кости у сеголеток
		1-й линией склеивания	2-й линией склеивания	3-й линией склеивания	
1	34,09 \pm 0,66	17,76 \pm 0,56	—	—	11,74 \pm 0,28
2	22,23 \pm 0,86	15,06 \pm 0,64	19,19 \pm 0,81	—	
3	25,73 \pm 1,04	15,78 \pm 0,76	20,07 \pm 0,91	23,39 \pm 0,97	

Таблица 2. Ширина (среднее \pm ошибка среднего) костномозговой полости и кости в середине диафиза фаланги четвертого пальца правой задней конечности прудовой лягушки (озеро Круглое).

Возраст (годы)	костно-мозговой полости с эндостальным кольцом (у взрослых особей)	кости, ограниченной			кости у сеголеток
		1-й линией склеивания	2-й линией склеивания	3-й линией склеивания	
1	19,23 \pm 1,27	15,43 \pm 1,18	—	—	7,69 \pm 1,37
2	27,01 \pm 1,33	17,14 \pm 0,7	22,46 \pm 0,85	—	
3	32,83 \pm 1,65	16,8 \pm 0,67	22,13 \pm 1,08	28,8 \pm 1,56	

Таблица 3. Усредненный годовой относительный прирост в популяциях прудовой лягушки.

	2004	2005	2006	2007
оз. Круглое	0,157676	0,255904	0,263116	0,201806
оз. Ванюшино	0,185022	0,205447	0,220921	0,190825

те резорбции костной ткани до наступления половозрелости полностью или частично исчезают первые две линии склеивания. Половозрелыми лягушки становятся после первых двух зимовок, т.е. на третьем году жизни. Кроме того, нами было выявлено, что у *R. lessonae* в г. Казани число основных возрастных групп несколько больше (5), чем в ВКГПБЗ (4).

Для расчета относительного прироста длины тела мы использовали уравнение обратного расчисления скорости относительного прироста длины тела: $\Delta L = 2(L_{i+1} - L_i)/(L_{i+1} + L_i)$, где L_{i+1} — рассчитанная длина тела перед данной зимовкой, а L_i — рассчитанная длина тела перед предыдущей зимовкой [3].

Проведенный нами корреляционный анализ между диаметром кости в середине диафиза фаланги четвертого пальца правой задней конечности и длиной тела показал, что ранговый коэффициент корреляции Спирмена составляет 0,82 для популяции, обитающей на оз. Ванюшино, и 0,93 для популяции, обитающей на оз. Круглое.

Кроме того, нами был проведен сравнительный анализ средних температур (2004—2008 гг.) по месяцам (апрель—октябрь) в г. Казани и ВКГПБЗ. Оказалось, что в мае, июле, августе, сентябре и октябре в Казани было достоверно теплее, чем в ВКГПБЗ. Для каждого из указанных годов нами был проведен анализ связи усредненного годового относительного прироста у *R. lessonae* (табл. 3) с температурой окружающей среды. Ранговый коэффициент Спирмена для оз. Круглое составил 0,09, а для оз. Ванюшино — 0,14.

Для пойкилотермных животных, которыми являются амфибии, характерна изменчивость скорости обменных процессов (в том числе и роста) в зависимости от температуры окружающей среды. Нами показано, что в 2004—2008 гг. в период активности лягушек среднемесячные температуры воздуха в городе достоверно выше, чем в ВКГПБЗ. Таким образом, вполне логично было ожидать, что скорость прироста линейных размеров тела в популяции, обитающей на оз. Ванюшино будет выше, чем на оз. Круглое. Однако оказалось, что у *R. lessonae* зависимость между скоростью прироста и температурой окружающей среды отсутствует.

Авторы выражают искреннюю благодарность заместителю директора по науке ВКГПБЗ О. В. Бакину, заведующему кафедрой метеорологии, климатологии и экологии атмосферы КГУ проф. Ю. П. Переведенцеву за любезно предоставленные данные по температуре воздуха, а также всем сотрудникам кафедры зоологии КГАВМ им. Н. Э. Баумана.

1. *Белявский В. И., Замалетдинов Р. И., Анисина О. С., Михайлова Р. И.* Применение микроатома-криостата в зоологических исследованиях. / Учебно-методическое пособие. Казань: Фолиантъ, 2007. 72 с.
2. *Замалетдинов Р. И., Хайрутдинов И. З.* Модификации метода прижизненного мечения амфибий и рептилий в популяционных исследованиях // Актуальные вопросы герпетологии и токсикологии. Тольятти, 2006. Вып. 9. С. 66—72.
3. *Лятков С. М.* Географическая и возрастная изменчивость половых различий по длине тела и темпам роста бурых лягушек. // Вопросы герпетологии. Материалы третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. С-Пб., 2008. С. 262—267.
4. *Переведенцев Ю. П., Верещагин М. А., Наумов Э. П., Шанталинский К. М., Шафикова Р. Б.* Климат Казани и его изменения в современный период. Казань, 2006. 216 с.
5. *Смирин Э. М.* Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 144—153.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana arvalis*) ГОРОДА СУРГУТ

Д. В. Ибрагимова, В. П. Стариков

Сургутский государственный университет, Сургут

MORPHOLOGICAL SPECIALITY OF *Rana arvalis* OF SURGUT CITY

D. V. Ibragimova, V. P. Staricov

Surgut State University, Surgut

Morphological anomalies of *Rana arvalis* and coloration peculiarities of groupings in Surgut city are shown.

Одной из главных проблем современности является сохранение окружающей природной среды в условиях прогрессирующих темпов урбанизации, развития промышленности, роста населения. Эта проблема стоит особенно остро для крупных городов промышленно развитых регионов. Расширение территорий населенных пунктов и их агломераций, приводящее к сокращению угодий, относительно нетронутых человеческой деятельностью, инициирует снижение качества среды внутри населенных пунктов [1].

Задача исследования — оценить влияние урбанизации на морфологию *Rana arvalis*. Выбран город Сургут, как один из наиболее крупных, быстроразвивающихся городов Ханты-Мансийского автономного округа.

Исследование проводилось с мая по август 2009 г. Контрольный участок располагался в 28 км севернее города, в окрестностях п. Федоровский. В городе учеты осуществлены в 12 биотопах, в 4-х зонах. К промзоне отнесены 5 биотопов: в пос. Взлетный — вейниково-осоковое переходное болото и экотон: березово-сосновый кустарничково-зеленомошный лес — осоково-сфагновое болото, осиново-березовый хвощево-мелкотравный лес на Нефтеюганском шоссе, осиново-березово-кедровый кустарничково-разнотравно-злаковый лес и кустарничково-осоково-зеленомошное переходное болото в пос. ПСО-34 (поселок Плавстройотряд-34). К зоне многоэтажной застройки отнесены: верховое сосновое кустарничково-сфагновое болото в парке Кедровый лог, березово-осиновый кустарничково-чернично-зеленомошный лес и ивняк разнотравно-злаковый в парке «За Саймой». К лесопарковой зоне приурочен березняк кустарничково-разнотравный в парке Орбита. В пойме р. Обь располагались: разнотравно-злаковый луг — протока Боровая; разнотравно-осоковый луг — протока Бардыковка и разнотравный луг — протока Кривуля.

Отлов животных производился с помощью ловушек-конусов без направляющих канавок. Обработка биоматериала выполнена по стандартным методикам, предложенным Г. А. Лада и А. С. Соколовым [2] (использовали

фиксированный материал). Все измерения размерных показателей проводились с использованием штангенциркуля с точностью 0,01 мм. По методике В. Г. Ищенко [3] описывали элементы окраски тела. Животные были разделены на две возрастные группы (взрослые и молодые).

Всего проанализировано 129 особей остромордой лягушки из городских местообитаний и 21 — из контрольного биотопа.

В ходе первичного осмотра внешних признаков, нами обнаружены следующие морфологические аномалии (табл. 1).

Наиболее подвержены негативным изменениям конечности остромордой лягушки (таумелия и этродактилия). В 13,97% случаев описывался частичный альбинизм, отсутствие пигментации на бедрах и туловище лягушек. Такого рода аномалии отмечены у амфибий в городе Нижний Тагил [4], в антропогенных ландшафтах Узбекистана и Южного Казахстана [5].

Высокий процент описанных нами аномалии отмечен в п. Взлетный и парке «За Саймой». Вероятно, это связано с загрязнением нерестилищ сточными водами от гаражного кооператива, расположенного в п. Взлетный и засоренностью нерестилищ твердыми бытовыми отходами (ТБО) в парке «За Саймой». На контрольном участке аномалий не выявлено.

Установлены и некоторые особенности фенооблика остромордой лягушки из городских местообитаний и на контрольном участке (табл. 2).

В работе Д. В. Андреевой и В. П. Старикова [6] приведены результаты двухлетних исследований фенооблика группировки остромордой лягушки парка «За Саймой». Сопоставив наши результаты с предыдущими, мы получили значительные различия в фенооблике *R. arvalis*. Отмечаем, что лишь частота морфы *maculata* (M) остается примерно на одном уровне, в то время как остальные морфы претерпевают значительные изменения. Так, частота морфы *punctata* (P) на 40%, *striata* (S) на 10%, *rugosa* (R) на 40%, *nigricollis* (Nc) на 40%, *nigriventris* (Nv) на 55% больше в наших исследованиях; в то же время в результатах Д. В. Андреевой и В. П. Старикова частота морфы *hemipunctata* (hP) на 35%, *albicollis* (Ac) на 40%, *albiventris* (Av) на 60% больше, полученных нами, а животные морфы *hemimaculata* (hM) и *burnsi* (B) в наших учетах отсутствуют, тогда как в предыдущие годы они встречались.

Таблица 1. Встречаемость (в процентах) морфологических аномалий *Rana arvalis* г. Сургута.

Территория	n	Морфологическая аномалия			Всего
		таумелия	этродактилия	дефекты пигментации	
поселок Взлетный	12	8,3	16,7	8,3	41,7
поселок Плавстройотряд-34	37	2,7	8,1	2,7	13,5
парк «За Саймой»	34	5,9	8,8	2,9	23,5

Таблица 2. Частота (в процентах) проявления морф в группировках *Rana arvalis* (I — п. Взлетный; II — п. ПСО-34; III — парк Кедровый лог; IV — парк «За Саймой»; V — пойма р. Обь, протока Боровая; VI — пойма р. Обь, протока Бардыковка; VII — пойма р. Обь, протока Кривуля; VIII — контроль).

Морфа	Территория							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	n							
	12	37	8	34	8	21	6	21
M	75,0	51,4	75,0	50,0	50,0	57,1	33,3	52,4
hM	0	0	12,5	0	0	0	0	4,8
P	25,0	51,4	50,0	52,9	50,0	61,9	66,7	33,3
hP	0	5,4	0	2,9	0	0	0	14,3
R	100	100	100	97,1	87,5	95,2	100	100
S	58,3	73,0	75,0	64,7	37,5	81,0	100	19,05
hS	33,3	18,9	25,0	29,4	12,5	9,5	0	33,3
Nc	100	100	100	97,1	87,5	90,5	83,3	85,7
Nv	91,7	75,7	62,5	82,4	75,0	71,4	66,7	61,9
Ac	0	0	0	0	0	4,8	16,7	14,3
Av	8,3	24,3	37,5	14,7	12,5	23,8	33,3	38,1
B	0	0	0	0	0	0	0	9,5

Вероятнее всего, причиной таких значительных изменений является повышение уровня рекреационной нагрузки, интенсивная застройка территории окружающей парк, загрязнение ТБО местообитаний и нерестилищ лягушек, что ведет к исчезновению животных с менее приспособленным генотипом к ухудшающимся условиям. По данным Б. Ф. и Т. В. Свириденко [7] водохранилище на р. Сайма испытывает техногенное загрязнение нефтепродуктами, что ведет к снижению содержания растворенного кислорода. Важной экологической проблемой является накопление железа в донных грунтах и воде водохранилища. Преобладание цианобактерий в толще воды и на дне реки приводит к накоплению в водных экосистемах токсинов, вторичным звеном в их аккумуляции и передаче являются водные животные (моллюски, рыбы, амфибии). Все эти факторы увеличивают частоту встречаемости животных полосатой морфы, т.к. они более приспособлены к данным условиям [8].

Из табл. 2 также следует, что морфа *burnsi* в городских группировках остромордой лягушки отсутствует, а на контрольном участке она обнаружена. Вероятно, для Среднего Приобья характерна и малая доля животных с морфотипами *hemimaculata* и *albicolis*, что мы неоднократно наблюдали [9]. По данным Р. И. Замалейдинова [10] частота морфы *maculata* уменьшается по мере роста антропогенной нагрузки, однако, в наших исследованиях прослеживается обратная зависимость. Фенооблик городских лягушек значительно отличается от контрольных по признаку *striata*. В. Л. Вершинин [8] для г. Екатеринбурга также отмечает возрастание доли данной морфы в популяциях амфибий, населяющих антропогенные ландшафты, причем встре-

чаемость лягушек с этим признаком в нашей работе выше. Мы это связываем с более высокой широтой г. Сургута.

Мы также проанализировали группировки остромордой лягушки по семи морфологическим параметрам и четырем индексам пропорций тела. Однако, различия в морфологических показателях лягушек из разных местобитаний оказались статистически недостоверны.

Группировки *R. arvalis* г. Сургута испытывают негативное влияние антропогенного воздействия. Это выражается в различном рода морфологических аномалиях, внешне проявляющихся в дефектах опорно-двигательного аппарата и кожного покрова, что, на наш взгляд, может сказаться на репродуктивном успехе самцов и нарушении теплообмена.

За последние 6 лет выявлены значительные изменения в фенетической структуре группировки лягушек парка «За Саймой». Это выражается в исчезновении животных морф *burnsi* и *albicolis*, и повышением частоты встречаемости пятнистых, крапчатых, бугорчатых и полосатых особей. Эти изменения, на наш взгляд, определяются все более возрастающей рекреационной нагрузкой.

1. Бутов Г. С. Биоэкология земноводных и пресмыкающихся в урбанизированных условиях (на прим. Г. Воронежа) [Текст] : Автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Воронеж, 2004. 22 с.
2. Лада Г. А., Соколов А. С. Методы исследований земноводных: научно-методическое пособие. Тамбов: Изд-во ТГУ им. Г. Р. Державина, 1999. 75 с.
3. Иценко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек. М.: Наука, 1978. 148 с.
4. Камкина И. Н. Популяции земноводных в городе Нижний Тагил // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда герпетологического общества имени А. М. Никольского. 4—7 декабря 2000 г. Пушкино-Москва, 2001. С. 115—117.
5. Вашишко Э. В., Сартаева Х. М. Влияние антропогенного воздействия на земноводных // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда герпетологического общества имени А. М. Никольского. 4—7 декабря 2000 г. Пушкино-Москва, 2001. С. 53—57.
6. Андреева Д. В., Стариков В. П. Полиморфизм остромордой лягушки *Rana arvalis* Сургута и Сургутского района // Северный регион: наука, образование, культура. 2003. №2. С. 46—54.
7. Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Фототрофный компонент экосистемы водохранилища на р. Сайма (г. Сургут) // Северный регион: наука, образование, культура. 2008. №2. С. 89—99.
8. Вершинин В. Л. Морфа *striata* у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды // Журнал общей биологии. 2008. Том 69, №1. С. 65—71.
9. Ибрагимова Д. В. Фенетическая изменчивость *Rana arvalis* Ханты-Мансийского автономного округа // Мат-лы VIII Окружной конференции молодых ученых «Науки и инновации XXI века». 2008. Т. 1. С. 56—57.
10. Замалетдинов Р. И. Особенности городских популяций земноводных // Сибирская экологическая конференция, посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН 15—22 сентября 2004 г. Новосибирск, 2004. С. 256—257.

ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ В КРАСНОЙ КНИГЕ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ: СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ И КРИТЕРИИ

В. Ю. Ильяшенко, Д. В. Семенов

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
Российской академии наук, Москва

AMPHIBIANS AND REPTILES IN RED DATA BOOK OF RUSSIA: ACTUAL APPROACHES AND CRITERIA

V. Y. Ilyashenko, D. V. Semenov

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

Concepts of rare species categories for future Red Data Book of Russia are discussing. Application of the IUCN categories and criteria to the 29 amphibian and reptile species included in the previous Red Data Book of Russia shows that only 8 of them could be considered as endangered. On the other hand the flexible IUCN rules give opportunities to diverse approaches to object ranking on regional level.

В соответствии с действующим законодательством Красная книга Российской Федерации (КК РФ) издается не реже одного раза в десять лет, то есть очередное издание должно быть подготовлено к 2010 г. В связи с этим особенно актуальной становится дискуссия [напр., 1] о выборе методов оценки редкости и угроз исчезновения объектов дикой природы, их ранжировании, а также о концепции занесения таких объектов в КК РФ.

Необходимо подчеркнуть, что КК РФ является юридическим документом и что правовой статус занесенных в нее объектов не зависит от категорий, установленных для них в самой КК РФ. Национальное законодательство не предусматривает дифференциации правового статуса объектов, занесенных в КК РФ, по признакам их редкости и специфическим угрозам исчезновения. Само занесение объектов в КК РФ является одним из юридических формализующих признаков редких или исчезающих видов (подвидов, популяций), как объектов правовой охраны, формально отграниченных от всех других представителей животного и растительного мира [2, 3]. При этом не все редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного мира подлежат занесению в КК РФ. Охрану и использование объектов, не занесенных в КК РФ (в том числе редких и исчезающих) регулируют иные нормативные правовые акты. В России такие редкие и исчезающие виды заносят в Приложения к КК РФ.

При всем разнообразии подходов и мнений, в разработке концепций классификации объектов животного мира по степени их редкости разделяют две стратегические линии: сугубо экспертная оценка степени редкости объекта авторами видовых очерков, и комплексная оценка по стандартным качественным и количе-

ственным критериям, совокупность которых, позволяет более объективно определять степень редкости конкретного объекта по отношению к другим.

Именно большой набор качественных и количественных признаков, комплексность и стандартизация их оценок — главное достоинство системы категорий и критериев, предложенных экспертами Международного союза охраны природы (МСОП) [4] и эффективно используемых как в международной природоохранной практике, так и во многих странах.

Использовавшиеся до сих пор в СССР и в России категории [обзор см. 5], хотя номинально во многих случаях совпадают с категориями МСОП (табл. 1, 3), концептуально от них отличаются. В первую очередь — отсутствием количественных критериев и субъективным отнесением того или иного объекта к конкретной категории. Кроме того, в большинстве случаев не учитывается состояние популяций за пределами России.

Красный список МСОП — постоянно развивающаяся система. В настоящее время в него включено около 40 тыс. объектов животного мира, ранжированных по 9 категориям. В 2003 г. МСОП рекомендовал добавить две категории для использования в региональных списках редких животных [6]. При этом рекомендовано создавать региональные (национальные) «списки редких видов», но в красные книги, имеющие «природоохранный» статус, включать те объекты из таких списков, которые подпадают под критерии только трех категорий — находящиеся в критическом состоянии, находящиеся в опасном состоянии и уязвимые (табл. 1).

Основные рекомендации МСОП по применению критериев на региональном уровне:

Таблица 1. Категории, принятые МСОП (жирным шрифтом выделены категории, определяющие принятие решения о занесении объектов в национальные или региональные Красные книги).

Русское название категорий	Название, используемое МСОП	Сокращенное обозначение
Глобальный уровень		
Исчезнувшие	Extinct	EX
Исчезнувшие в дикой природе	Extinct in the Wild	EW
Находящиеся в критическом состоянии	Critically Endangered	CR
Находящиеся в опасном состоянии	Endangered	EN
Уязвимые	Vulnerable	VU
Находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому	Near Threatened	NT
Вызывающие наименьшие опасения	Least Concern	LC
Недостаток данных	Data Deficient	DD
Неоцененные	Not Evaluated	NE
Добавление для регионального уровня		
Исчезнувший в регионе	Regionally Extinct	RE
Определение статуса неприменимо	Not Applicable	NA

1) Если часть ареала объекта, приходящаяся на территорию данного региона, изолирована от остальных частей его ареала, оценка производится так же, как для глобального ареала;

2) Если изоляции нет, по стандартным критериям определяется категория данного объекта на региональном и глобальном уровнях, а также оценивается доля глобальной популяции, приходящаяся на данный регион. Обычно соотношение этих показателей приводит к понижению региональной категории на один уровень (например, с EN на VU).

Для сравнительного анализа двух подходов мы провели оценку по критериям МСОП видов земноводных (8 видов) и пресмыкающихся (21 вид), занесенных в последнее издание КК РФ [7] (табл. 2). При этом использована информация, приведенная в соответствующих видовых очерках, а также на сайте МСОП [8]. Пример такого анализа для конкретных видов приведен в таблице 3. Обобщающий результат приведен в таблице 4.

Таким образом, по критериям МСОП в КК РФ могло бы быть формально занесено только 8 видов пресмыкающихся, остальные виды — только в Приложение к КК РФ. Однако, в соответствии с рекомендациями МСОП [6], учитываются региональные особенности и традиции в составлении КК. В нее могут быть включены объекты, подпадающие и под категории RE, NT и NA, кроме того, возможно введение особых национальных категорий. Поэтому число видов, занесенных в КК РФ, может быть увеличено.

Основные предложения к готовящейся Красной книге РФ:

1) Классифицировать объекты фауны России по признакам редкости и угрозам выживания, основываясь на критериях МСОП — составить Каталог редких животных;

2) Определить категории, по которым, с учетом российских особенностей и традиций, выделить виды, предлагаемые к занесению в КК РФ и занесению в Приложение к КК РФ.

Таблица 2. Распределение видов земноводных и пресмыкающихся по категориям КК РФ [7].

Категория вида	Amphibia	Reptilia
0 — вероятно исчезнувший	0	2
1 — находящийся под угрозой исчезновения	0	2
2 — сокращающийся в численности	5	5
3 — редкий	2	10
4 — неопределенный по статусу	1	2

Таблица 4. Распределение видов КК РФ [7] по категориям МСОП (срав. Табл. 2).

	EX	EW	CR	EN	VU	NT	LC	DD	NE	RE	NA
Amphibia	0	0	0	0	0	3	5	0	0	0	0
Reptilia	0	0	0	3	5	2	6	2	0	1	2

Применение концепции и критериев МСОП к герпетофауне России затрудняет явный недостаток информации по реальным площадям ареалов, демографическим характеристикам, динамике популяций, миграционным процессам.

Работа проведена при поддержке Программы Президиума РАН «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение», проект №3.3.1.

1. Кузьмин С. Л., Павлов Д. С., Степанян Л. С., Рожнов В. В., Мазин Л. Н. Состояние и перспективы развития Красной книги животных Международного союза охраны природы // Зоол. журн. 1998. Т. 77, №10. С. 1093—1102.
2. Колбасов О. С., Дичюте Д. П. Юридическое значение красной книги // Проблемы охраны редких животных. Материалы к красной книге. Сб. науч. трудов. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. С. 14—24.
3. Ильяшенко В. Ю., Ильяшенко Е. И. Красная книга России: Правовые акты. М., 2000. 143 с.
4. IUCN. IUCN Red List categories and criteria: version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland and Cambridge, 2001. 30 p.
5. Семенов Д. В. Красная книга. БРЭ. Т. 15. М.: БРЭ, 2010.
6. IUCN, Guidelines for application of IUCN Red List Criteria at regional levels: version 3.0. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland and Cambridge, 2003. 26 p.
7. Красная книга Российской Федерации. (Животные). М.: АСТ Астрель, 2001. 862 с.
8. IUCN. 2009 IUCN Red List of threatened species. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.iucnredlist.org>, свободный. Проверено 19.09.2009.

Таблица 3. Сопоставление категорий статуса для нескольких видов КК РФ [7].

Вид	Категория в Красной книге РФ	Категория для РФ, определенная по критериям МСОП	Ключевые критерии по МСОП	Категория для вида на всем ареале по МСОП	Принимаемая категория для РФ
Малоазийский тригон (<i>Ommatotriton ophryticus</i>)	3 — редкий подвид на периферии ареала, представленный на Кавказе эндемичной формой	VU	A4c,e	LC	NT
Средиземноморская черепаха (<i>Testudo graeca</i>)	1 — вид с неуклонно сокращающейся численностью	VU	A2c,d	VU	VU
Экулапов полоз (<i>Zamenis longissimus</i>)	2 — вид с сокращающейся численностью и реликтовым ареалом	VU	A4c,d	LC	NT

К РАСПРОСТРАНЕНИЮ ЛУГОВОЙ ЯЩЕРИЦЫ***Darevskia praticola* (EVERSMANN, 1834)****(REPTILIA: SAURIA: LACERTIDAE) В ЛЕСНОМ ПОЯСЕ ТАЛЫША****А. А. Кидов**

Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева, Москва

NOTES ON THE DISTRIBUTION OF MEADOW LIZARD***Darevskia praticola* (EVERSMANN, 1834) (REPTILIA: SAURIA: LACERTIDAE)****IN FOREST ZONE OF TALYSH****A. A. Kidov**

K. A. Timiryazev Agricultural Academy, Moscow

Presents the new finds of Meadow Lizard at the upper course of Tangerju river in the territory of Astara region of Azerbaijan. It is noted that Meadow Lizard in the surveyed area inhabits moist open habitats at altitudes of 800—1700 m above sea level. At the lower altitude limits of Meadow Lizards distribution was single finding of this species, at an altitude of 1600 m was recorded 32 individuals per 100 m of the route.

Луговая ящерица *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834) — экологически пластичный вид с балкано-кавказским распространением [1]. Несмотря на длительную историю изучения вида, большинство работ посвящено его зоогеографическому статусу и изменчивости [2—4]. Несомненный интерес представляют популяции луговой ящерицы, изолированно обитающие в юго-восточной части Азербайджана и на северо-западе Иране, преимущественно — в горах Талыша и Эльбурса [2, 5].

Первые сведения о находках луговой ящерицы в Зуванде (селение Розанов у подножия г. Бююк-Даг в Лерикском районе, ныне не жилое)[6] и низинной части Ленкоранского уезда [7] были критично восприняты последующими исследователями [8—9]. Позднее А. М. Алекперовым [10] луговые ящерицы отлавливались на лесных полянах, а также во фруктовых садах близости от лесных массивов в бассейне р. Ленкоранчай на территории Лерикского района: на левом берегу р. Лякарчай в окрестностях селения Сиов (у А. М. Алекперова «Сиев») и в верховьях р. Веричай в селении Вери. По сведениям, приводимым К. Любисавлевич с соавторами [2], в коллекции Зоологического института РАН хранятся экземпляры луговой ящерицы из Ленкоранской низменности — окрестностей сел Каладагна (в настоящее время селения с таким названием не сохранилось, название «Каладегна» носят река и урочище в 4 км восточнее поселка Кижоба в Астаринском районе) и Надус-Галаш. Нами в 2008 г луговая ящерица была найдена в горно-степном поясе г. Ляжи (1700 м) в Астаринском районе [11]. В данной работе мы

представили новые данные о распространении луговой ящерицы в азербайджанской части горно-лесного пояса Талыша.

Исследования проводили в апреле и августе 2009 г. на северном склоне Талышского хребта в верховьях р. Тангерю (Сымарю) Астаринского района Азербайджанской республики. Сборы луговой ящерицы из приведенных нами новых локалитетов переданы в коллекционные фонды Сочинского национального парка и отдела герпетологии Зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова.

Луговая ящерица нами была обнаружена в урочищах Зарбюлюн (780 м, 38°29' N, 48°38' E) и Гада-Зыга-Хи (1510 м, 38°28' N, 48°35' E) (рис. 1).

В горно-лесном поясе Талыша ящерицы этого вида населяют, в основном, открытые участки — пастбища и сенокосы, причем максимальной плотности достигают на картофельных полях и в окрестностях летовий (яйлагов). На окраине поля в урочище Гада-Зыга-Хи нами было учтено 32 особи на 100 м маршрута. В слаботрансформированных человеком биотопах (на лесных полянах и прогалинах возле ручьев) луговые ящерицы встречаются единично. Характерными чертами их местообитаний являются высокая влажность грунта (название Ляжи происходит от талышского «ляж» — болото; а Гада-Зыга-Хи — буквально «малое мокрое место») или близость водоема (проточный пруд в урочище Зарбюлюн), а также выравненность ландшафта (рис. 2).

Учитывая схожесть биотопов на существенной части верхнего лесного пояса Талышских гор, мы предполагаем нахождение других локалитетов луговой ящерицы в Астаринском и Лерикском районах Азербайджана. Интересным также представляется изучение распространения этого вида на

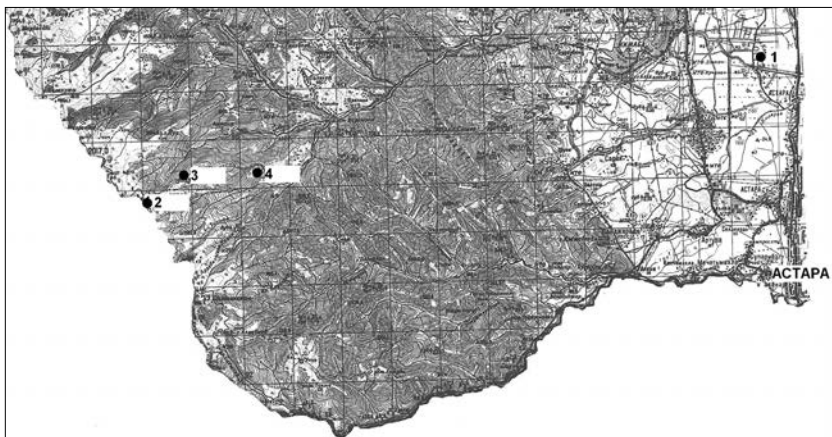


Рис. 1. Распространение луговой ящерицы в Астаринском районе Азербайджана (1 — с. Каладагна [2]; 2 — г. Ляжи [12]; новые точки находок: 3 — урочище Гада-Зыга-Хи; 4 — урочище Зарбюлюн).



Рис. 2. Биотоп луговой ящерицы в урочище Гада-Зыга-Хи.

Ленкоранской низменности (0—200 м), так как подавляющее большинство находок в Талыше и Эльбурсе до настоящего времени сделано в высотных пределах 800—1700 м [2, 5, 6, 10, 11]. Стоит отметить, что нами луговая ящерица не была найдена в низинных локалитетах (урочище Кала-Дегна, окрестности села Арчеван и поселка Кижабя Астаринского района), указанных К. Любисавлевич с соавторами [2].

Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую благодарность сотрудникам Зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова В. Ф. Орловой и Е. А. Дунаеву за предоставленную литературу.

1. *Darevsky I. S. Lacerta praticola* Eversmann, 1834 // Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Paris: Museum National d'Histoire Naturelle, 1997. P. 254—255.
2. *Ljubisavljevic K., Orlova V. F., Dzukic G., Kalezic M. L.* Geographic patterns in morphological variation of the meadow lizard, *Darevskia praticola* (Lacertidae): taxonomical and biogeographical implications // Periodicum biologorum. 2006. V. 108(1). P. 47—55.
3. *Ryabinina N. L., Bannikova A. A., Kosushkin S. A., Ciobanu D. G., Milto K. D., Tuniyev B. S., Orlova V. F., Grechko V. V., Darevsky I. S.* Estimation of the subspecific level of differentiation in caucasian lizards of the genus *Darevskia* (syn. «*Lacerta saxicola complex*», Lacertidae, Sauria) using genome DNA markers // Russian Journal of Herpetology. 2002. V. 9(3). P. 185—194.
4. *Ilgaz C., Kumlutas Y.* The Amphibian and Reptile species of Igneada (Kirkklareli) and its vicinity // Pakistan Journal of Biological Sciences. 2005. V. 8(4). P. 558—560.
5. *Anderson S. C.* The Lizards of Iran. Contribution to Herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1999. No 15. 442 p.
6. *Boettger O.* Die Reptilien und Amphibien des Talysh-Gebietes // Radde, G., Die Fauna und Flora des Sud-westliche Caspigebietes. Leipzig: 1886. P. 30—82.

7. Никольский А. М. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (Herpetologia Caucasia). Тифлис: Тип. наместн. Его Императ. Велич. на Кавказе, 1913. 272 с.
8. Соболевский Н. Н. Герпетофауна Талыша и Ленкоранской низменности (опыт зоогеографической монографии) // Мемуары зоол. отд. Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. М.: 1929. Вып. 5. 143 с.
9. Джафаров Р. Д. Пресмыкающиеся Азербайджанской ССР (Herpetologia Azerbaijanica) // Тр. Естеств.-истор. музея им. Г. Зардаби. Баку: АН АзССР, 1949. Вып. III. С. 3—85.
10. Алекперов А. М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Элм, 1978. 264 с.
11. Кидов А. А., Пыхов С. Г., Дернаков В. В. Новые находки талышской жабы (*Bufo eichwaldi*), луговой ящерицы (*Darevskia praticola*) и персидского полоза (*Elaphe persica*) в Юго-Восточном Азербайджане // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ, 2009. №2. С. 21—26.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ В ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ

С. Н. Кочетков, Ю. Э. Шубина

Липецкий государственный педагогический университет, Липецк

DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF THE COMMON FROG IN LIPETSK OBLAST'

S. N. Kochetkov, J. E. Shubina

Lipetsk State Pedagogical University, Lipetsk

The common frog (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) is spread in Lipetsk Oblast' near the southern borders of specific range. The data of the species' distribution, morphology and nutrition peculiarities in the area are given in the article. Coleoptera and Mollusca predominate in nutrition.

В центре европейской части России травяная лягушка *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 считается многочисленным видом земноводных, лишь в некоторых местах уступающим *R. arvalis* [1]. Ближе к южным границам ареала в зоне лесостепи вид становится малочисленным и распространенным спорадически, о чем свидетельствует включение его в Красные книги Липецкой и Рязанской областей [2].

Территория Липецкой области может служить модельной для изучения состояния популяций травяной лягушки вблизи южной границы ареала. Для нее характерны сочетание лесных и степных ландшафтов, высокий уровень антропогенной трансформации экосистем.

Задачами работы были анализ распространения травяной лягушки в лесостепных ландшафтах Липецкой области и выяснение некоторых экологических особенностей местных популяций вида.

Учеты численности травяной лягушки проводились с сентября по октябрь 2005—2009 г. маршрутным методом. Всего проведено 18 учетов. Общая протяженность маршрута — около 37 км. Размеры взрослых особей исследовались прижизненно. Всего измерены 22 самца и 41 самка.

Для анализа трофических связей получено содержимое желудков 12 взрослых самцов и 26 самок. Отлов производился в популяции, обитающей на границе Липецкой и Тульской областей, на территории Тульской области, где данный вид не относится к числу охраняемых. Определение беспозвоночных осуществлялось на базе лаборатории беспозвоночных животных заповедника «Галичья гора» кандидатом биологических наук М. Н. Цуриковым, за что авторы выражают ему глубокую благодарность. Всего определено 523 экз. пищевых объектов.

В пределах ареала травяная лягушка является достаточно эврибионтным видом, населяющим хвойные, смешанные и лиственные леса, заболоченные

гари и сфагновые болота, сырые луга речных долин, овраги с кустарником и антропогенные ландшафты различных типов [1].

На территории Липецкой области биотопическая приуроченность вида является очень узкой. Травяная лягушка обитает здесь в островных лесах на известняковых склонах по берегам рек, а также в балках и оврагах с обнажениями известняка с выходами грунтовых вод, постоянными и временными водотоками. Такие места характерны только для западной части области, расположенной на территории Среднерусской возвышенности, более возвышенной, сухой и относительно безлесной (рис. 1).

В работах авторов прошлого столетия имеются указания на более широкое распространение вида на территории, входящей в данное время в состав Липецкой области [3]. Травяная лягушка в начале XX века, по всей видимости, была распространена и в восточной ее части, находящейся в пределах Окско-Донской низменности, более лесистой, с обширными пойменными угодьями по р. Воронеж и ее притокам.

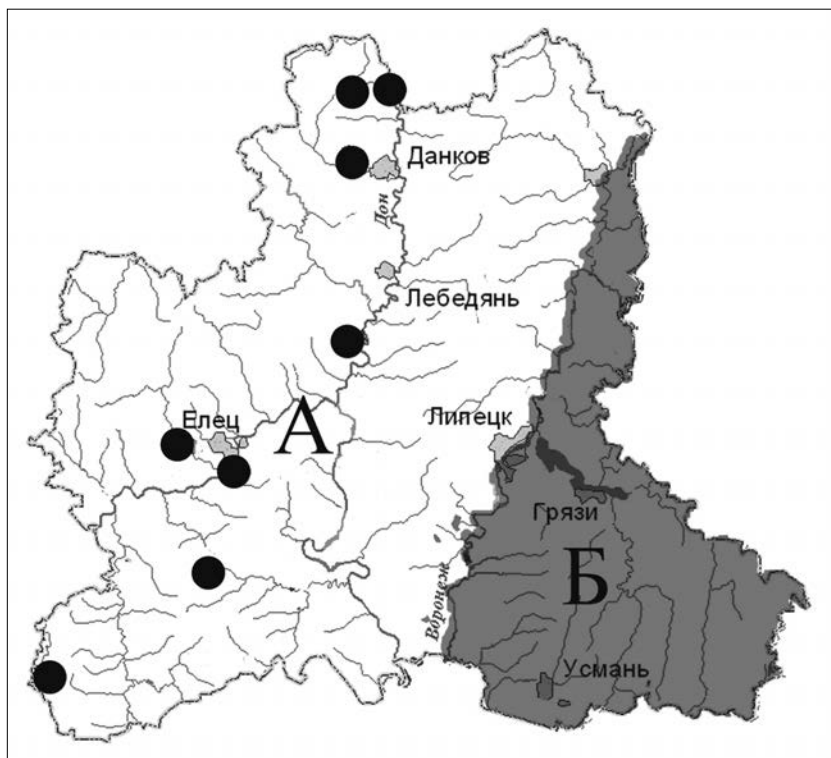


Рис. 1. Распространение травяной лягушки на территории Липецкой области: А — Среднерусская возвышенность; Б — Окско-Донская низменность.

Учеты численности травяной лягушки показывают, что в большинстве мест обитания она может быть оценена в единицах экземпляров на гектар. В то же время, численность отдельных популяций в благоприятных местах обитания может достигать больших значений. Так, например, в окрестностях с. Верхняя Павловка Данковского района Липецкой области на пойменном участке и в нижней части берегового склона с выходами грунтовых вод в начале июня 2008 г. отмечено более 200 экз. на 1 га [3]. Ранее С. М. Климов с соавторами [4] отмечали высокую плотность населения данного вида в степных балках с постоянными водотоками — 230 экз./га и на торфяных болотах — 185 экз./га.

На территории области травяная лягушка выходит из состояния покоя в середине — конце апреля, на водоемах появляется в конце апреля — начале мая, в это же время наблюдается икрометание. Молодые особи появляются в июне—июле. Уход на зимовку происходит в середине сентября — первых числах октября.

Во всех обследованных местах обитания у вида преобладает ночная активность, но многие особи бывают активны и в дневное время.

Анализ морфологических особенностей особей местных популяций показывает, что линейные размеры взрослых самцов травяной лягушки в регионе достаточно велики (более крупные самцы отмечены только на Полярном Урале). Самки, напротив, имеют в области сравнительно небольшие размеры (более мелкие взрослые самки отмечены в Белоруссии) (табл. 1, 2).

Пищевой рацион травяной лягушки в Липецкой области весьма разнообразен и отличается некоторой специфичностью по сравнению с данными из других регионов (табл. 3). Доля членистоногих от общего числа экземпляров добычи значительно меньше, а доля моллюсков, напротив, очень высока.

Основными пищевыми объектами особей рассматриваемой популяции травяной лягушки являются жуки (38,4% от общего числа экземпляров добычи) и моллюски (34,8%), довольно значимы в составе пищи дождевые

Таблица 1. Некоторые абсолютные и относительные морфологические показатели самцов и самок травяной лягушки в Липецкой области.

Параметры	Самцы, n = 22		Самки, n = 41	
	Lim	X ± m	Lim	X ± m
Масса тела, г	9,15—36,85	24,4 ± 2,4	5,10—37,00	18,9 ± 1,5
Длина тела, мм	46,9—77,7	67,4 ± 1,5	37,8—80,6	61,7 ± 1,4
Длина головы, мм	14,2—23,1	19,0 ± 0,3	22,6—13,0	17,4 ± 0,3
Ширина головы, мм	12,4—24,6	20,5 ± 0,5	11,4—24,3	18,8 ± 0,4
Длина бедра, мм	38,1—22,2	33,1 ± 0,7	18,3—36,5	30,0 ± 0,7
Длина голени, мм	41,4—21,8	34,6 ± 0,8	38,1—19,7	30,9 ± 0,7
Отношение длины тела к длине головы	2,9—4,0	3,5 ± 0,05	2,7—4,2	3,5 ± 0,05
Отношение длины тела к длине голени	1,6—2,2	2,0 ± 0,02	1,7—2,2	2,0 ± 0,02
Отношение длины бедра к длине голени	0,9—1,1	1,0 ± 0,01	0,7—1,1	1,0 ± 0,01

Таблица 2. Размеры тела травяной лягушки в разных частях ареала.

Регион, автор, год	Самцы		Самки	
	n	X ± m, мм	n	X ± m, мм
Белоруссия, М. М. Пикулик, 1974*	70	61,1 ± 0,6	67	60,8 ± 0,9
Ленинградская область, В. Г. Ищенко, 1972*	40	62,5 ± 0,9	67	64,1 ± 0,8
Полярный Урал, Л. Я. Топоркова, 1958—1960*	61	69,5 ± 0,7	50	70,3 ± 0,7
Северный Урал, хребет Оббе, г. Свердловск, Л. Я. Топоркова, 1958*	46	60,1 ± 1,2	19	67,1 ± 2,5
Нижний Новгород, А. А. Лебединский, Е. Н. Поморина, 1982—2002**	55	57,4 ± 3,00	82	49,0 ± 3,61
Липецкая область, данные авторов, 2007—2009	22	67,4 ± 1,5	41	61,7 ± 1,4

* — данные приведены по работе В. Г. Ищенко «Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР» [5]; ** — данные А. А. Лебединского, Е. Н. Помориной [6].

Таблица 3. Доля основных групп беспозвоночных (в % от общего числа экземпляров добычи) в пищевом спектре травяной лягушки в различных частях ареала.

Таксоны добычи	Калужская область, n = 83*	Московская область, n = 770**	Липецкая область, n = 38
Annelida	4,92	—	8,77
Mollusca	8,81	3,40	35,09
Arthropoda, в т.ч.:	86,27	93,40	56,14
Crustacea	4,15	—	0,39
Arachnida	11,66	19,70	6,63
Myriapoda	1,55	—	1,36
Insecta	68,91	73,70	47,76

* — данные А. Б. Ручина, С. К. Алексеева [7]; ** — данные О. А. Леонтьевой [8].

черви (9%) и пауки (6,9%), остальные группы беспозвоночных составляют сравнительно небольшую долю.

Среднее количество объектов в желудке земноводного составило 14 экз.

По частоте встречаемости в желудках преобладают жесткокрылые (94,7%), моллюски (78,9%), пауки (52,6%) и дождевые черви (50,0%) (табл. 4).

На территории Липецкой области распространение травяной лягушки связано с небольшим числом благоприятных биотопов, где численность вида может достигать более 200 экз. на га.

Размеры особей местных популяций в целом сходны с таковыми из других частей ареала вида. Не обнаружено достоверных различий в размерах самок и самцов.

В пищевом рационе вида преобладают Coleoptera (38,4%) Mollusca (34,8%), Annelida (9%) и Arachnida (6,9%). По частоте встречаемости в желудках преобладают жесткокрылые (94,7%) и моллюски (78,9%).

Таблица 4. Встречаемость (в %) представителей разных групп беспозвоночных в желудках самцов и самок травяной лягушки Липецкой области.

Таксоны добычи	Самцы (n = 12)	Самки (n = 26)	Общее (n = 38)
Annelida	58,3	46,2	50,0
Mollusca	75,0	80,8	78,9
Crustacea	0,0	7,7	5,3
Aranei	66,7	46,2	52,6
Myriapoda	25,0	11,5	15,8
Dermaptera	0,0	3,8	2,6
Homoptera	0,0	3,8	2,6
Blattodea	0,0	3,8	2,6
Heteroptera	16,7	26,9	23,7
Coleoptera в т.ч.:	100,0	84,6	94,7
Carabidae	83,3	61,5	68,4
Silphidae	16,7	7,7	10,5
Scarabaeidae	8,3	3,8	5,3
Staphylinidae	25,0	26,9	26,3
Cantharidae	0,0	3,8	2,6
Elateridae	41,7	53,8	47,4
Coccinellidae	8,3	3,8	5,3
Meloidae	8,3	0,0	2,6
Cerambycidae	16,7	3,8	7,9
Chrysomelidae	33,3	11,5	18,4
Curculionidae	50,0	34,6	36,8
Apionidae	0,0	3,8	2,6
Coleoptera sp.	16,7	3,8	7,9
Trichoptera	0,0	3,8	2,6
Lepidoptera	8,3	11,5	10,5
Hymenoptera	8,3	19,2	15,8
Diptera	25,0	19,2	21,1

1. Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. 298 с.
2. Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. (2-й выпуск). Часть 1. Позвоночные животные. Лаборатория Красной книги Всероссийского научно-исследовательского института охраны природы; отв. ред. Присяжнюк В. Е. М., 2004. 304 с.
3. Позвоночные Липецкой области. Кадастр / Отв. ред. В. С. Сарычев. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, 2009. 494 с.
4. Климов С. М., Климова Н. И., Александров В. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Липецкой области. Липецк: ЛГПИ, 1999. 82 с.
5. Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 148 с.

6. Лебединский А. А., Поморина Е. Н. Некоторые особенности популяции травяной лягушки в связи с ее обитанием на урбанизированной территории // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского, 2008, №2. С. 91—95.
7. Ручин А. Б., Алексеев С. К. Материалы к питанию травяной лягушки — *Rana temporaria* (Anura, Amphibia) в Калужской области // Современная герпетология. Саратов, 2008. Т. 8, вып. 1. С. 62—66.
8. Леонтьева О. А. Трофические связи бесхвостых земноводных в природных и антропогенных ландшафтах Подмосковья // Животный мир Европейской части России, его изучение, использование и охрана: Межвузовский сборник научных трудов. М.: МОПИ им. Н. К. Крупской, 1991. 157 с.

**ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ И ОХРАНЫ
ПИСКЛИВОГО ГЕККОНЧИКА (*Alsophylax pipiens*)
НА ТЕРРИТОРИИ БОГДИНСКО-БАСКУНЧАКСКОГО
ЗАПОВЕДНИКА**

К. А. Кудрявцева¹, Г. В. Полынова²

¹ ГПУ «Природно-исторический парк «Битцевский лес», Москва

² Российский университет дружбы народов, Москва

**ECOLOGY AND CONSERVATION OF THE CASPIAN THICK-TAILED GECKO,
Alsophylax pipiens, IN THE BOGDO-BASCUNCHAK STATE RESEARVE**

K. A. Kudryavtseva¹, G. V. Polynova²

¹ «Bitsevski Les» Nature-historical Park, Moscow

² Russian Peoples' Friendship University, Moscow

Alsophylax pipiens is the rare species of Russia. It inhabits a tiny area within the Bogdo-Baskunchak State Reserve (Astrakhan Region), but the anthropogenic pressure on its population is sufficiently strong. The investigation deals with the spatial structure, tail autotomy and fluctuating asymmetry of anal pores as the indexes of the anthropogenic factor influence in this population. The authors propose the main steps in the species conservation.

В течение 10 полевых сезонов нами были собраны материалы по биотопическому распределению, динамике пространственной и половозрастной структуры популяции, а также по уровню аутономии хвоста и флуктуирующей асимметрии анальных пор как показателей антропогенной нагрузки на популяцию пискливого геккончика. В целом исследования были начаты в 1998 году и ежегодно дополняются новыми материалами. Всего было отловлено и измерено 1021 особь, проведено более 800 часов полевых наблюдений.

Задачи исследования диктовали выбор следующих стандартных методик: картирование материалов маршрутных учетов, встреч и перемещений особей; отлов, измерение и мечение животных; определение пола и возраста; описание признаков морфологической асимметрии [1]; геоботаническое описание территории поселений; микроклиматические исследования и измерение температуры тела ящериц.

Данные по рекреационной нагрузке на территорию популяции за период с 1998 по 2008 год были любезно предоставлены администрацией заповедника и дополнены нашими наблюдениями и подсчетами.

Как показывают материалы заповедника и наши наблюдения антропогенная (рекреационная) нагрузка на его территорию была и остается высокой и не соответствует заповедному статусу этой природной территории

(рис. 1). Территория горы Б. Богдо и озера Баскунчак традиционно посещалась туристами и паломниками до создания заповедника в 1997 году. В настоящее время разрешение на посещение территории легко получить в дирекции заповедника, кроме того существует постоянный поток нелегальных туристов.

Пик численности туристов приходится на ключевые моменты в сезонном цикле активности как пискливого геккончика, так и большинства других обитателей заповедной территории: май — сезон размножения, август — время выхода молодняка (рис. 2).

На данный момент (данные 2009 года) территория популяции пискливого геккончика тянется дугой по гребню горы Большое Богдо с юго-запада на северо-восток, где включает в себя вершину горы и спускается далее на 200 м на северо-запад, а также на 300 м на восток и северо-восток на красные скалы.

Популяция занимает типичный для вида биотоп: засоленные участки белых пермских глин, покрытые разреженной растительностью (проективное покрытие менее 40%), состоящей, главным образом, из галофита биоргунна (*Anabasis salsa*) с незначительным включением черной и белой полыни (*Artemisia* spp.) и грудницы татарской (*Galatella tatarica*). Со стороны склонов горы распространение популяции ограничивается житняковыми сообществами с проективным покрытием от 50 до 80%. Типичные местообитания обязательно включали в себя убежища. Полноценное убежище пискливого геккончика – это пространство под камнем и сеть трещин, уходящую вглубь субстрата, где ящерицы проводят самую жаркую часть дня, куда переселяются на самое жаркое время сезона и где зимуют [2].

С 2006 года в территорию, занимаемую популяцией, также вошли участки красных скал на восточном и северо-восточном склонах горы, которые в некоторых местах практически полностью лишены растительности. Они, очевидно, являются станциями расселения в условиях завышенной антропогенной нагрузки.

Популяция в настоящее время включает три поселения: северо-восточное, восточное и юго-западное (рис. 3).

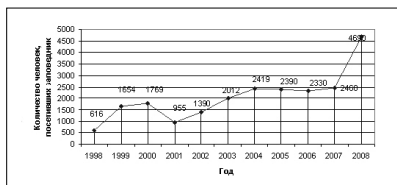


Рис. 1. Количество посетителей заповедника за период исследований.

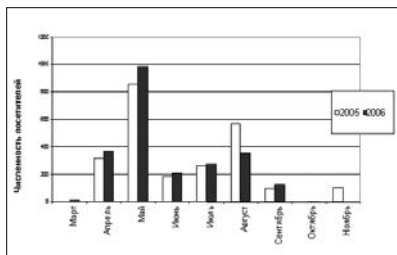


Рис. 2. Численность посетителей заповедника по месяцам (2005, 2006 гг.).

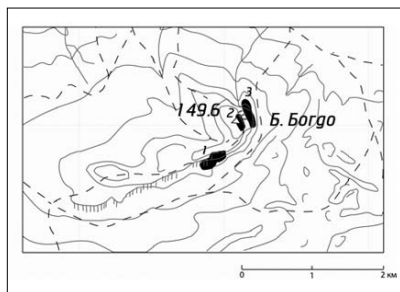


Рис. 3. Схема расположения основных поселений пискливого геккончика, 2009 г.: 1 — юго-западное; 2 — северное; 3 — северо-восточное.

изменялась и к 2009 году состояла из 3 группировки: группировки на старом месте на юго-западе (0,33 га), на северо-востоке (0,3 га), на красных глинах, и небольшой группировки около вершины горы (0,075 га). Описанные изменения расположения поселений, несомненно, были напрямую связаны с антропогенным прессом: животные гибли под ногами туристов и были вынуждены частично переселиться на менее экологически пригодную, но более спокойную территорию красных глин.

Изменялась по годам и плотность населения группировок. В весенние сезоны она составляла 62, 92, 57, и 50 ос/га (2001, 2003, 2007 и 2009 гг. соответственно), т.е. была тенденцию к снижению.

Показателями антропогенного пресса являются и еще два измеренных нами параметра самих животных: процент животных с аутономией хвоста и асимметрия анальных пор.

В благоприятных условиях в популяции процент особей с регенерированным хвостом закономерно увеличивается в каждой последующей возрастной группе, то есть минимальное значение этого показателя характерно для неполовозрелых особей, а максимальное — для особей самых старших возрастных групп [3]. При повышенной рекреационной нагрузке на территорию, занимаемую популяцией, процент аутономии резко возрастает в младших возрастных группах (табл. 1).

В целом показатель величины аутономии хвоста в богдинской популяции на протяжении наших исследований имеет тенденцию к снижению. Вероятно, это связано с переселением животных с неблагоприятных территорий в станции расселения, на красные глины.

Влияние антропогенной нагрузки на показатель флуктуирующей асимметрии, вероятно, опосредованно связано со стрессом, обусловленным воздействием неблагоприятных факторов внешней среды [4,5].

В результате предварительных исследований для оценки флуктуирующей асимметрии нами был выбран один параметр — асимметрия аналь-

Расположение группировок и их структура на территории популяции за период наблюдений претерпели некоторые изменения. Так, в 2001 году территория популяции включала в себя 4 внутривидовые группировки: две небольшие, на северо-западе от вершины (0,24 га) и в районе вершины горы (0,25 га), и две, лежащие недалеко друг от друга и расположенные на юго-западе от вершины (0,34 и 0,3 га каждая). В последующие годы исследований территория популяции постепенно

Таблица 1. Аутотомия хвоста *Alsophylax pipiens*.

Без антропогенной нагрузки			Под антропогенной нагрузкой		
№ группы	Пол и возраст	% аутотомии хвоста	№ группы	Пол и возраст	% аутотомии хвоста
1	Sad	14,0	1	Sad	100
2	♂♂	25,0	2	♂♂	53,0
3	♂♂	37,5	3	♂♂	60,0
4	♂♂	75,0	4	♀♀	16,7
5	♂♂	50,0	5	♀♀	100
6	♀♀	62,5	6	♀♀	87,5
7	♀♀	81,8	7	♀♀	83,3
8	♀♀	100	—	—	—
Итого:		55,7			60,9

ных пор – хорошо проявляющийся у вида и удобный для прижизненных морфологических исследований. Проанализированные материалы собраны в течение пяти полевых сезонов, выборка составляет более 500 особей.

Частота проявления асимметрии в популяции в исследуемые сезоны колеблется незначительно, в пределах 29—38%. Очевидно, на эту величину влияет комплекс экологических факторов и антропогенный — лишь один из них, но прослеживается следующая закономерность: рост величины дисперсии следует за годом, с завышенной антропогенной нагрузкой на территорию популяции (рис. 4).

У неполовозрелых особей величина дисперсии флуктуирующей асимметрии выше, чем у половозрелых, что, вероятно, связано с большим процентом гибели особей с нарушениями в развитии в раннем возрасте. У самцов величина асимметрии в два раза выше, чем у самок. В последнем случае, очевидно, проявился известный для многих видов животных более низкий уровень адаптивности самцов.

В целом следует отметить, что, несмотря на сохраняющийся антропогенный пресс, популяция пискливого геккончика на горе Большое Богдо остается достаточно стабильной, адаптивно реагируя на существующие нагрузки. Тем не менее, для сохранения вида следует предпринять следующие шаги:

1. Ввести ограничения на посещение заповедника, прежде всего, в мае (брачный период) и в августе (выход молодняка). Это благотворно скажется на всем видовом разнообразии заповедника;

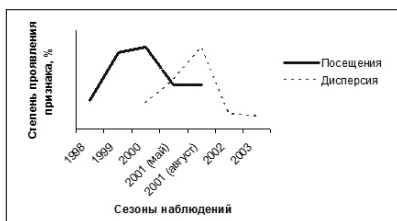


Рис. 4. Дисперсии флуктуирующей асимметрии и количества туристов на территории заповедника.

2. Оборудовать маршрут, проходящий через вершину горы и красные скалы; и обеспечить строгий контроль экскурсий госинспекторами;

3. Обеспечить мониторинг популяции пискливого геккончика. В качестве показателей использовать материалы маршрутных учетов, процент аутомии хвоста и частоту проявления флуктуирующей асимметрии в группе неполовозрелых особей;

4. Вести эколого-просветительскую деятельность, как среди туристов, так и среди местного населения.

1. *Захаров В. М.* Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.

2. *Полынова Г. В., Кудрявцева К. А., Полынова О. Е., Соломатина Т. А.* Богдинская популяция пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens* Pall.), территория и характерные биотопы // Вестник Российского университета дружбы народов. 2006. №1. С. 47—50.

3. *Полынова Г. В., Полынова О. Е., Кудрявцева К. А.* Аутомия хвоста в популяции пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens* Pall.) как показатель антропогенной нагрузки на территорию Богдинско-Баскунчакского заповедника // Актуальные проблемы экологии и природопользования. М.: изд-во РУДН, 2003. С.135—137.

4. *Кудрявцева К. А., Полынова Г. В.* Флуктуирующая асимметрия как показатель антропогенной нагрузки на богдинскую популяцию пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens* Pall.) // Вестник Российского университета дружбы народов. 2007. №3. С. 26—31.

5. *Кудрявцева К. А., Полынова Г. В.* Использование величины флуктуирующей асимметрии анальных пор для оценки антропогенного воздействия на популяцию пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens* Pall.) в Богдинско-Баскунчакском заповеднике // Вопросы герпетологии. 2008. Материалы II-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского, октябрь 2006. С. 222—226.

**ПИТАНИЕ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*Rana esculenta* COMPLEX)
В СМЕШАННОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЕ REL-ТИПА
В ХОПЕРСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

Е. Ю. Кулакова, Г. А. Лада, М. В. Резванцева

Тамбовский государственный университет имени Г. Р. Державина, Тамбов

**DIET OF WATER FROGS (*Rana esculenta* COMPLEX)
IN THE MIXED REL-POPULATION SYSTEM
IN CHOPYOR RESERVE (VORONEZH PROVINCE)**

E. Yu. Kulakova, G. A. Lada, M. V. Rezvantseva

G. R. Derzhavin Tambov State University, Tambov

On the basis of original data collected in 2006—2008, the comparative taxonomical and ecological description of the feed organisms of three species of water frogs (*Rana esculenta* complex) of Khopyor State Reserve (Novokhoporsky District, Voronezh Province) is presented. It was established that qualitative composition of diet of different frog species is similar on the whole. The distinctions in the diet of three frog species were in different quantitative composition of many food components.

Зеленые лягушки (*Rana esculenta* complex) представлены в Черноземье двумя родительскими видами (*Rana ridibunda* Pallas, 1771 и *Rana lessonae* Cramerano, 1882) и их гибридом (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758). Для комплекса характерны такие необычные явления, как гибридогенез, полиплоидия и мероклональное наследование [1—3]. Одной из важных задач изучения этих амфибий является выявление экологической дифференциации отдельных видов. В этом плане перспективно изучение питания лягушек, которые, к тому же, играют важную роль в трофических сетях водных и наземных экосистем. Цель работы: сравнительная характеристика питания трех видов зеленых лягушек в смешанной популяционной системе REL-типа в условиях Центрального Черноземья.

Материал собирали в июне—августе 2006—2008 гг. в Хоперском заповеднике (окрестности с. Варварино Новохоперского р-на Воронежской обл.). Видовую принадлежность лягушек определяли по внешним признакам [2]. Ранее она была подтверждена с помощью проточной ДНК-цитометрии [4]. Содержимое желудков извлекали прижизненно методом промывания, временно наркотизируя лягушек эфиром [5]. Для количественной оценки компонентов пищи использовали показатели встречаемости в желудках лягушек и среди экземпляров добычи.

Суммарно обследовали 580 особей (*R. ridibunda* — 263, *R. lessonae* — 254, *R. esculenta* — 63). 77 желудков были пусты, из остальных 503 желудков извлекли 6331 экземпляр добычи. Определялись таксономическое положение

ние и экологическая группа каждой жертвы. Достоверность различий определялась по t-критерию разности между долями.

Среди жертв лягушек обнаружены представители 4-х типов: кольчатые черви, моллюски, членистоногие и хордовые (рис. 1). Членистоногие составляют 92.53% общего числа экземпляров добычи. Заметную роль в рационе лягушек, особенно *R. lessonae*, играют моллюски (в основном янтарки, резе катушки). Дождевые черви встречены только в пище *R. lessonae*. Позвоночные (рыбы, сеголетки *R. ridibunda* и *Lacerta agilis*) найдены в желудках озерной и прудовой лягушек. Растительные остатки, встречающиеся в желудках, вероятно, поедаются случайно.

Среди членистоногих наибольшее значение имеют насекомые (87.16% общего числа жертв), представленные 14 отрядами. Их качественный состав в рационе разных видов лягушек сходен, различается их количественное соотношение. Большинство этих различий статистически достоверны.

Большую роль в питании всех трех видов лягушек играют жесткокрылые, представленные 21 семейством. Они встречены в желудках большинства лягушек и составляют более 1/5 рациона *R. ridibunda* и *R. esculenta*. Только в пище *R. lessonae* они занимают второе место после равнокрылых. Последние, почти исключительно за счет тлей, по встречаемости среди эк-

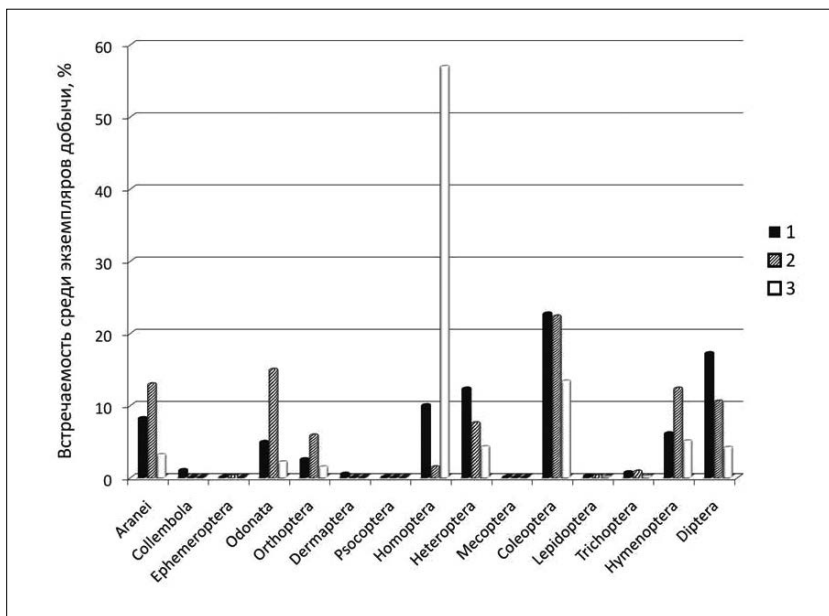


Рис. 1. Таксономический состав кормовых организмов трех видов зеленых лягушек (по встречаемости среди экземпляров добычи, %): 1 — *Rana ridibunda*; 2 — *R. esculenta*; 3 — *R. lessonae*.

земляных добычи составляют более половины рациона *R. lessonae*. Важным компонентом питания лягушек являются двукрылые (15 семейств из подотрядов длинноусых и короткоусых). Их роль в рационе трех видов лягушек различна. Особое место в питании лягушек принадлежит стрекозам: их доля в рационе *R. esculenta* велика (16.7%), *R. ridibunda* и *R. lessonae* потребляют их явно реже (5.7% и 2.5% соответственно). Заметное место в рационе лягушек, особенно *R. esculenta*, занимают перепончатокрылые (7 семейств). Определенную роль играют прямокрылые, особенно саранчовые в рационе *R. esculenta* и прыгунчики в пище *R. lessonae*. Остальные отряды насекомых представлены в рационе лягушек в незначительных количествах.

Помимо насекомых, среди членистоногих заметную роль в питании лягушек играют пауки. Их встречаемость в желудках разных видов лягушек сходна: они отмечены примерно в третьей части осмотренных желудков.

Экологическая характеристика жертв включила среду обитания, способ передвижения и тип питания кормовых организмов лягушек (табл. 1).

Существенную часть рациона лягушек, особенно *R. lessonae*, составляют растительные атмобионты — имаго жесткокрылых, перепончатокрылых, двукрылых и др. Значительно реже (особенно у *R. lessonae*) встречаются наземно-воздушные атмобионты — в основном, имаго стрекоз и поденок, складчатокрылые осы, пчелы. Еще реже попадаются организмы, обитающие в воде, а также на пленке ее поверхностного натяжения (водомерки, вельи). Чаще других их поедает *R. ridibunda*. Реже всех обнаруживаются норные атмобионты (медведки, сверчки) и эдафобионты (дождевые черви).

Среди объектов питания численно преобладают ходяче-бегающие формы (67.4%). К ним относятся пауки, клопы, жуки (жужелицы, мягкотелки, щелкуны, долгоносики, листоеды), муравьи. В особенности активно поедает их *R. lessonae*. Реже встречаются активно-летающие насекомые (в основном, имаго стрекоз, двукрылых, перепончатокрылых). Они в меньшей степени интересуют *R. lessonae*. Активно плавающие животные (плавунцы, плавты, мальки рыб) составили 2.2% всех жертв лягушек, чаще других ими питается *R. ridibunda*. Малоподвижные беспозвоночные представлены личинками двукрылых и брюхоногими моллюсками, ползающие — дождевыми червями, гусеницами чешуекрылых, прыгающие — в основном, прямокрылыми. Таким образом, добычей лягушек становятся в основном активно движущиеся организмы, встречающиеся преимущественно на суше.

Добычей амфибий в большинстве своем становятся фитофаги и зоофаги (62.7% и 21.2% от общего числа жертв, соответственно). При этом *R. lessonae* предпочитает фитофагов, а *R. esculenta* — зоофагов. Доля в рационе детритофагов, зоодетритофагов, фитодетритофагов и фитозоофагов незначительна. Афаги представлены имаго поденок, ручейников, короткоусых двукрылых. Их чаще, чем другие лягушки, потребляет *R. ridibunda*.

Встречаемость большинства экологических групп кормовых организмов в пище разных видов лягушек достоверно различается. При этом, как

Таблица 1. Экологическая характеристика кормовых организмов разных видов зеленых лягушек (по встречаемости среди экземпляров добычи, в %).

Экологические группы кормовых организмов	Виды лягушек		
	<i>Rana ridibunda</i>	<i>Rana esculenta</i>	<i>Rana lessonae</i>
Среда обитания			
Наземно-воздушные	22.7%	28.2%	6.2%
Наземные	4.7%	6.2%	5.3%
Растительные атмобионты	40.6%	29.4%	75.4%
Пленочные атмобионты	3.3%	4.4%	2.6%
Гидробионты	5.5%	3.8%	1.8%
Норные атмобионты	0.1%	0.3%	0.2%
Эдафобионты	—	—	0.1%
Среда не установлена	20.5%	27.6%	8.4%
Способ передвижения			
Активно летающие	23.2%	29.4%	6.7%
Ходяче-бегающие	51.2%	41.8%	78.6%
Прыгающие	2.6%	5.6%	1.4%
Активно плавающие	4.1%	3.2%	1.2%
Ползающие	0.1%	0.3%	0.2%
Малоподвижные	7.6%	7.3%	7.7%
Способ передвижения не установлен	11.1%	12.3%	4.2%
Тип питания			
Фитофаги	43.8%	35.3%	75.3%
Зоофаги	30.1%	44.1%	15.2%
Фитодетритофаги	1.9%	0.9%	1.3%
Фитозоофаги	1.1%	1.5%	0.4%
Детритозоофаги	0.1%	—	0.2%
Детритофитофаги	1.1%	0.6%	0.7%
Афаги	5.6%	2.0%	1.2%
Тип питания не установлен	16.2%	15.6%	5.6%

правило, наиболее высоко достоверные различия обнаружены между родительскими видами *R. ridibunda* и *R. lessonae*, на втором месте — различия между *R. lessonae* и *R. esculenta*, наименьшими являются различия между *R. ridibunda* и *R. esculenta*.

Авторы благодарны М. Н. Цурикову (Галичья Гора) за проверку определения беспозвоночных, А. И. Зобову, Н. А. Карпову и Н. Ф. Марченко (Хоперский заповедник) за содействие в организации исследования, Д. С. Аксенову, А. В. Гончарову и М. П. Зеленской (Тамбов) за помощь в сборе материала.

Работа проводилась при поддержке РФФИ (гранты №08-04-00945 и № 11-04-90424).

1. Günther R. Die Wasserfrösche Europas (Anura — Froschlurche). A. Ziemsen, Wittenberg — Lutherstadt. 1990 (Die Neue-Brehm-Bücherei, 600).
2. Лада Г. А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов, 1995. С. 88—109.
3. Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche. Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. 161 s.
4. Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia // Russ. J. Herp. 1995. V. 2. №1. P. 46—57.
5. Борисовский А. Г. Экология земноводных и пресмыкающихся Удмуртии: распространение, распределение, питание. Автореф. дис. ... к.б.н. Ижевск, 2000. 18 с.

**РОЛЬ ЯЩЕРИЦ (SAURIA, LACERTIDAE)
В ОЧАГАХ ПРИРОДНЫХ ИНФЕКЦИЙ
АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ЭКОСИСТЕМ
ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

**В. Н. Куранова¹, В. В. Ярцев¹, Ю. В. Кононова², Е. В. Протопопова²,
С. Н. Коновалова², В. А. Терновой², И. С. Тавкина¹, В. Н. Романенко¹,
В. Б. Локтев², Н. С. Москвитина¹**

¹Томский государственный университет, Томск

²ФГУН ГНЦ ВБ «Вектор», Кольцово, Новосибирская область

**LACERTIDS (SAURIA, LACERTIDAE) IN NATURAL FOCI
OF INFECTIONS HUMAN-TRANSMITTED ECOSYSTEMS
OF THE SOUTH-EAST TERRITORIES OF WESTERN SIBERIA**

**V. N. Kuranova¹, V. V. Yartsev¹, Yu. V. Kononova², E. V. Protopopova²,
S. N. Konovalova², V. A. Ternovoi², I. S. Tavkina¹, V. N. Romanenko¹,
V. B. Loktev², N. S. Moskvitina¹**

¹Tomsk State University, Tomsk

²State Research Center of Virology and Biotechnology «Vector», Koltsovo, Novosibirsk Region

The investigations in 2006—2009 showed up that Lacertidae lizards (*Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara*) are the constituent of the tick-born infection focus in Tomsk and its suburbs (Western Siberia). They take a part of the feeders of the pre-imaginal stages of two species of the Ixodidae ticks (*Ixodes persulcatus*, *I. pavlovskiy*) and serve as reservoir-host of viral and bacterial tick-born infections (virus of the tick-borne encephalitis and virus of West Nile, borrelias, rickettsias). Different variants of the mixed-infected lizards were described.

Антропогенная трансформация лесных ландшафтов вблизи крупных городов создает благоприятные условия для роста численности клещей — переносчиков инфекций, увеличивая частоту контактов населения с ними. Томская область характеризуется очень высоким уровнем заболеваемости природно-очаговыми инфекциями (клещевой энцефалит и боррелиоз). Особенно актуально это для Томска и Томского района, где проживает половина населения области и регистрируется до 80% заболеваний клещевым энцефалитом и боррелиозом [1]. При этом имеет место сочетание этих двух инфекций, уровень которых достигает в некоторые годы 40% случаев [2]. Здесь находятся значительные территории, пригодные для существования иксодовых клещей и их хозяев, и могут сложиться антропогенные очаги ряда заболеваний с природной очаговостью. Современную ситуацию по природно-очаговым инфекциям нельзя понять без изучения всего комплекса взаимоотношений переносчиков и их прокормителей, которыми являются позвоночные животные. В поддержании природных очагов инфекций основ-

ную роль играют теплокровные животные: среди прокормителей различных стадий иксодовых клещей зарегистрировано 15 видов мелких млекопитающих и 18 видов птиц [1]. Значение холоднокровных, в частности, ящериц менее изучено. Сведения о роли их как резервуарных хозяев клещевых инфекций отсутствуют.

Цель исследований — показать роль прыткой (*Lacerta agilis*) и живородящей ящериц (*Zootoca vivipara*) в прокормлении клещей и зараженности патогенными агентами. Работа является составной частью коллективных комплексных исследований, позволивших изучить все составные компоненты очагов — возбудителей (вирусы и бактерии), переносчиков (иксодовые клещи) и их прокормителей (мелкие млекопитающие, птицы и пресмыкающиеся) [1].

Материалы получены в период с третьей декады апреля по август 2006—2009 гг. в г. Томске и его окрестностях. Район наблюдений расположен на юго-востоке Западной Сибири, на стыке подзоны южной тайги и мелколиственных лесов [3]. Исследования проведены на четырех ключевых участках, находящихся на южной периферии города и пригородных зонах: северной — с крупным промышленным узлом, южной, лежащей в зоне сельскохозяйственного освоения и юго-западной, где расположен сосновый бор и дачный поселок.

Для оценки видового состава и численности ящериц использовался метод учета на трансектах и площадках. Учено 935 особей: 185 — прыткой ящерицы, *L. agilis*; 750 — живородящей, *Z. vivipara*. Для оценки степени заклещевленности осмотрено 552 особи. Использованы стандартные зоопаразитологические методы [4]. Расчитаны показатели заклещевленности: индекс обилия (Io), индекс прокормления (Iпр), индекс встречаемости (Iв). Для анализа на наличие возбудителей из природы изъято 117 особей, от которых получены 362 пробы органов (мозг, селезенка, печень, мочевой пузырь). При выявлении и исследовании возбудителей использованы иммуноферментный анализ (ИФА), метод полимеразной цепной реакции (ПЦР), определение нуклеотидных последовательностей выделенных ПЦР-фрагментов на секвенаторе «Beckman CEQ2000XL». Математическая обработка материала осуществлена с использованием электронных таблиц Excel 7.0 и пакета статистических программ Statistica 6.0. Значимость различий оценена критериями Манн-Уитни, Фишера ($\varphi_{эмп.}$), использован коэффициент корреляции Спирмена (R_s).

Видовой состав возбудителей и их генетическая вариабельность. У личинок, нимф, имаго клещей, собранных на флаг, а также снятых с ящериц, птиц и млекопитающих на территории Томска и его пригородов обнаружена РНК и ДНК инфекционных агентов, имеющих вирусное (вирусы клещевого энцефалита — ВКЭ и Западного Нила — ВЗН) и бактериальное (боррелии и риккетсии) происхождение [5]. Уровень смешанных инфекций достигал 5,7%. ВЗН представлен генотипом Ia, возбудители клещевого боррелиоза

(КБ) — *Borrelia garinii*, клещевого риккетсиоза (КР) — *Rickettsia tarasevichiae* и *R. raoultii*, клещевого эрлихиоза — *Ehrlichia* spp. [5]. Вирус КЭ отличается высокой генетической вариабельностью, представлен двумя генотипами — сибирским с семью субгруппами (72%) и дальневосточным с двумя (27,8%). В пригородных биотопах доминирует сибирский генотип ВКЭ (89,5%), на городских участках возрастает доля дальневосточного (47%). Последний сравнительно недавно проник на территорию города, возможно, в результате деятельности человека (перевозка грузов, ввоз товаров, миграция населения) и постепенно проникает в пригородную зону. Наличие вируса ЗН в подтаежной зоне Западной Сибири отмечено впервые [5, 6].

В нимфах таежного клеща *Ixodes persulcatus*, снятых весной 2006 г. с половозрелых самок живородящей ящерицы зарегистрированы вирусы КЭ и ЛЗН, риккетсии. При этом нимфы являлись микстинфицированными переносчиками с вариантами: ВКЭ + риккетсии (северный пригород), ВЗН + ВКЭ (южный пригород). Естественная микстзараженность иксодовых клещей различными возбудителями природно-очаговых заболеваний — это нормальное и широко распространенное явление. Именно оно обеспечивает относительную автономность паразитарных систем, образуемых возбудителями клещевых инфекций, и возможность существования смешанных природных очагов [7].

Видовой состав переносчиков. На ключевых участках города и пригорода обнаружено 5 видов клещей: *I. persulcatus*, *I. pavlovskiyi*, *I. trianguliceps*, *Dermacentor reticulatus* и *Haemaphysalis concinna*. В пригородах доминирует *I. persulcatus*, на городских участках — *I. pavlovskiyi* [8]. Иксодовые клещи паразитируют на рептилиях лишь в преимагинальных фазах. За весь период исследований на ящерицах отмечено паразитирование нимф и личинок двух видов клещей — *I. persulcatus* и *I. pavlovskiyi*. При этом в 2006—2008 гг. встречались личинки и нимфы только *I. persulcatus*, в 2009 г. — впервые зарегистрированы нимфы *I. pavlovskiyi*.

Видовое разнообразие клещей — переносчиков, паразитирующих на пресмыкающихся Западной Сибири, значительно шире. На рептилиях были отмечены личинки и нимфы следующих видов клещей: *I. persulcatus*, *D. pictus* и *D. marginatus* на прыткой и живородящей ящерицах, *I. apronophorus* на живородящей ящерице и обыкновенной гадюке, *I. trianguliceps* и *D. silvarum* — на живородящей ящерице [9, 10].

Роль ящериц в прокормлении нимф и личинок клещей. Три сообщества лацертидных ящериц (южная окраина города, южный и юго-западный пригород) представлены двумя видами: «степным» яйцекладущим — *L. agilis* и «лесным» яйцеживородящим — *Z. vivipara*. В северном пригороде встречается только *Z. vivipara*. Наибольшей нестабильностью отличается сообщество южного пригорода: в 2008 и 2009 гг. на ключевом участке встречалась исключительно *Z. vivipara*. Плотность ящериц на разных ключевых участках неодинакова и определяется требованиями, предъявленными вида-

ми к биотопу. В течение сезона активности плотность фоновых видов — *Z. vivipara* возрастала на трех пригородных участках, как следствие успешного размножения, и снижалась — на южной окраине Томска, где много открытых сухих мест и высок уровень антропогенной нагрузки (движение автомобильного и железнодорожного транспорта, вырубка леса, интенсивное жилищное строительство, сады и дачи, спортивные сооружения, бродячие животные). Основу популяций *L. agilis* и *Z. vivipara* составляют взрослые животные. Соотношение встречаемости самцов и самок, а также взрослых и неполовозрелых особей у обоих видов за весенне-летний период сильно варьирует, что обусловлено половыми и возрастными особенностями их сезонной динамики активности.

В весенне-летний период 2006—9 гг. в прокормлении преимагинальных стадий иксодовых клещей (*I. persulcatus* и *I. pavlovskiy*) участвовали особи разного пола и возраста только *Z. vivipara*. Зараженность нимфами и личинками на разных участках обследованной территории незначительна и варьирует от 3.8 до 33% (Iv) и от 0.05 до 0.88 (Io). Индекс прокормления колеблется от 1.6 до 42. Локализация паразитов — подмышечные впадины, участки туловища, воротниковая складка, фаланги пальцев. На прыткой ящерице не отмечено паразитирование клещей, что связано с мозаичностью распределения и низкой численностью данного вида на периферии его ареала, а также теплолюбивостью вида и предпочтением сухих микростаций с хорошо дренированным грунтом. Вид тяготеет к антропогенному ландшафту, заселяя железнодорожные насыпи, обрывистые склоны берегов реки Томи, опушки и расчищенные просеки ЛЭП в сосновых борах, т.е. места, где на поверхности почвы подстилка, необходимая для существования клещей, слабо развита и не увлажнена.

Личинки и нимфы *I. persulcatus* питаются на ящерицах в среднем по 15 дней, что в 5 раз дольше, чем на птицах [11]. При этом вирус клещевого энцефалита в ящерицах способен к размножению [10, 12]. На юге Западной Сибири в Северо-Восточном Алтае (сосново-березовые леса долины р. Бия) в оптимальных условиях активности клещей на единицу территории (1 км²) живородящие ящерицы прокармливают около 18 тысяч личинок и примерно 8 тысяч нимф *I. persulcatus* [9]. Роль ящериц как прокормителей иксодовых клещей возрастает в периоды депрессии численности мышевидных грызунов, что влияет на динамику заболеваемости в очагах. В июле и августе за счет появления сеголеток обилие пресмыкающихся увеличивается в 1.5—2 раза, что делает их одними из основных прокормителей иксодид [13].

Роль прыткой и живородящей ящерицы в поддержании патогенов.

Исследование органов ящериц на наличие маркеров возбудителей подтвердило циркуляцию у обоих видов лацертид ВЗН, ВКЭ, боррелий и риккетсий (рис. 1). Выявлены межвидовые отличия зараженности возбудителями КЭ и КБ. При этом зараженность вирусом КЭ лесного вида — *Z. vivipara* выше, чем *L. agilis*, а в случае зараженности возбудителями КБ — наоборот (рис. 1).

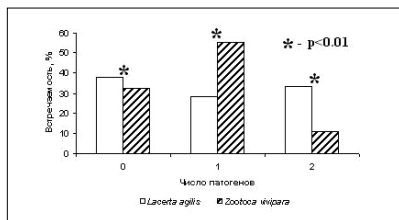


Рис. 1. Степень зараженности ящериц возбудителями клещевых инфекций (доля, % от числа особей с маркерами клещевых инфекций): *Zootoca vivipara* — $n = 45$, *Lacerta agilis* — $n = 21$ (окрестности г. Томска, 2006—2007 гг.). В графике по оси ординат — встречаемость, % от числа зараженных.

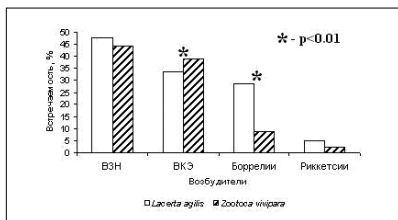


Рис. 2. Межвидовые отличия *Zootoca vivipara* и *Lacerta agilis* по количеству маркеров возбудителей клещевых инфекций (% от числа обследованных особей) (окрестности г. Томска, 2006—2007 гг.; $n = 76$): 0 — маркеры отсутствуют; 1 — один возбудитель; 2 — два возбудителя.

Установлены видовые отличия по уровню зараженности одним или двумя видами патогенов: *Z. vivipara* по сравнению с *L. agilis* сильнее заражена одним типом инфекции ($p \leq 0,01$; $\varphi_{\text{эмп.}} = 2,53$), а прыткая — двумя видами патогенов ($p \leq 0,01$; $\varphi_{\text{эмп.}} = 2,53$) (рис. 2). На всех ключевых участках отсутствуют особи, инфицированные тремя и четырьмя инфекциями, что отмечается у мелких млекопитающих этих же участков [14]. Микстинфицирование ящериц зарегистрировано на трех участках: южной окраине города и южном пригороде, а также в сосновом бору. Отмечены следующие варианты микстинфекций ящериц: ВЗН+ВКЭ, ВЗН+боррелия, ВКЭ+боррелия, боррелия+рикетсия. Наблюдается связь между инфицированием ВЗН и ВКЭ ящериц обоих видов: *Z. vivipara* ($R_s = 0,29$, $p = 0,03$, $n = 53$) и *L. agilis* ($R_s = 0,64$, $p = 0,009$, $n = 15$).

Возрастная изменчивость инфицированности выявлена для обоих видов ящериц. У *Z. vivipara* среди неполовозрелых по сравнению с взрослыми высок уровень особей, зараженных вирусными инфекциями: ВКЭ ($p \leq 0,01$; $\varphi_{\text{эмп.}} = 5,0$) и ВЗН ($p \leq 0,05$; $\varphi_{\text{эмп.}} = 1,8$). Причем боррелии отмечены только у половозрелых. Половозрелые особи *L. agilis*, наоборот, существенно отличаются от неполовозрелых уровнем инфицированности КБ ($p \leq 0,05$; $\varphi_{\text{эмп.}} = 2,16$) и ВЗН ($p \leq 0,05$; $\varphi_{\text{эмп.}} = 1,73$).

В 2007 г. среди неполовозрелых особей *Z. vivipara*, свободных от возбудителей, оказалось в 3,5 раза меньше, чем взрослых ($p \leq 0,01$; $\varphi_{\text{эмп.}} = 2,34$), а у *L. agilis*, наоборот, в 2,2 раза больше ($p \geq 0,05$; $\varphi_{\text{эмп.}} = 1,3$). Экспериментально показано, что для обоих видов ящериц существует тенденция частого обнаружения иксодовых клещей на полувзрослых неполовозрелых особях [12]. При этом возрастные различия в зараженности для *L. agilis* более выражены, чем *Z. vivipara*. По мнению авторов, это связано с тем, что неполовозрелые особи из-за своих малых размеров не могут покинуть участки, плотно заселенные клещами, и переместиться на территорию с меньшим количеством

паразитов [12]. Однако, наши исследования по оценке пространственной организации популяций прыткой и живородящей ящериц в пригороде Томска показали, что в большинстве случаев подвижность неполовозрелых особей выше, чем половозрелых (U-test, $p \leq 0.05$). С одной стороны, вероятность заражения животных усиливается, если возрастает их подвижность и миграционная способность. С другой — при наличии у вида выраженных индивидуальных участков, сохраняющихся за одним животным в течение ряда лет, особенно в заклещевленных районах, возрастает вероятность возникновения микстинфекций, что подтверждают полученные нами данные для территориального вида — *L. agilis*, роющей норы и часто живущей в норах грызунов.

Таким образом, в городской и пригородной зоне Томска роль ящериц в прокормлении иксодид менее значима по сравнению с птицами приземного яруса и мелкими млекопитающими [1]. Прыткая и живородящая ящерицы являются носителями микстинфекций, и возможно, как и многие виды теплокровных позвоночных животных, способны передавать их иксодовым клещам при одновременном или последовательном выкармливании личинок и нимф [2]. Оба вида имеют существенное значение как резервуарные хозяева возбудителей опасных природно-очаговых заболеваний — клещевого энцефалита, лихорадки Западного Нила, клещевого риккетсиоза и боррелиоза (болезнь Лайма).

Работа выполнена в рамках проектов АВИЦП РНП №2.1.1.0.7515, № 2.1.1/2743

1. Москвитина Н. С., Локтев В. Б., Романенко В. Н., Азулова Л. П., Андреевских А. В., Большакова Н. П., Гашков С. И., Иванова Н. В., Кононова Ю. В., Коробицын И. Г., Кравченко Л. Б., Куранова В. Н., Москвитин С. С., Протопопова Е. В., Сучкова Н. Г., Терновой В. А., Тютеньков О. Ю., Чаусов Е. В. Зоопаразитарные комплексы очагов клещевых инфекций в трансформированных экосистемах // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Мат-лы V Межд. науч. конф. Днепропетровск: Лира, 2009. С. 252—254.
2. Коренберг Э. И. Изучение и профилактика микстинфекций, передающихся иксодовыми клещами // Вестник РАМН. 2001. №11. С. 41—45.
3. Западная Сибирь / Под ред. Г.Д.Рихтера. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 489 с.
4. Жмаева З. М., Земская А. А., Шлугер Е. Г. Кровососущие клещи. Общие вопросы сбора и обработки материалов // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964. С. 68—73.
5. Чаусов Е. В., Терновой В. А., Протопопова Е. В., Коновалова С. Н., Кононова Ю. В., Першикова Н. Л., Москвитина Н. С., Романенко В. Н., Иванова Н. В., Большакова Н. П., Москвитин С. С., Коробицын И. Г., Гашков С. И., Тютеньков О. Ю., Куранова В. Н., Кравченко Л. Б., Сучкова Н. Г., Азулова Л. П., Локтев В. Б. Генетическое разнообразие инфекционных агентов, переносимых иксодовыми клещами в г. Томске и его пригородах // Паразитология. 2009. Вып.43. № 5. С. 347—388.
6. Москвитина Н. С., Романенко В. Н., Терновой В. А., Иванова Н. В., Протопопова Е. В., Кравченко Л. Б., Кононова Ю. В., Куранова В. Н., Чаусов Е. В., Москвитин

- С. С., Перишкова Н. С., Гашков С. И., Коновалова С. Н., Большакова Н. П., Локтев В. Б. Роль иксодовых клещей в формировании природных очагов лихорадки Западного Нила в Томске и его пригородах // *Паразитология*. 2008. Вып. 42. № 3. С. 210—225.
7. Коренберг Э. И. Современные представления о сочетанных паразитарных системах возбудителей, передающихся иксодовыми клещами // *Материалы 4 Всерос. Съезда Паразитологического общества РАН*. Т. 3. СПб., 2008. С. 59—61.
 8. Романенко В. Н. Мониторинг видового состава и численности иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) в антропогенных биотопах // *Вестник Том. гос. ун-та*. 2009. №324. С. 376—379.
 9. Равкин Е. С. Ящерицы как прокормители *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Северо-Восточном Алтае // *Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов*. Новосибирск: Наука, 1969. С.170—173.
 10. Федоров В. Г. О кровососущих клещах на амфибиях и рептилиях в Западной Сибири // *Второе акарологическое совещание*. Ч. 2. Киев: Наукова думка, 1970. С. 185—186.
 11. Халанский А. С., Положихина В. Ф. О роли живородящей ящерицы в очагах клещевого энцефалита // *Клещевой энцефалит и другие арбовирусные инфекции* (автореф. докл.). М.-Минск, 1962. С. 137—138.
 12. Киселев Р. Ю., Исаев В. А. Паразито-хозяйственные отношения клещей с ящерицами семейства Lacertidae в Клязьминском боброво-выхухоловом заказнике // *Экология, биоразнообразие и значение кровососущих насекомых и клещей экосистем России*. Великий Новгород, 2002. С. 165—168.
 13. Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 287 с.
 14. Moskvitina N. S., Kravchenko L. B., Loktev V. B., Romanenko V. N., Bolshakova N. P., Chausov E. A., Ivanova N. V., Kononova J. V., Konovalova S. N., Pershikova N. L., Protopopova E. V., Ternovoi V. A. The role of rodents and insectivorous in urban tick-borne diseases foci // *V European Congress of Mammalogy*. Siena, Italy. 2007. P. 548.

**ПОЛОВАЯ И ХРОНОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА,
Salamandrella keyserlingii DYBOWSKI, 1870,
С ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

В. Н. Куранова, В. В. Ярцев

Томский государственный университет, Томск

**SEXUAL, SEASONAL, AND INTERANNUAL VARIABILITY
OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SIBERIAN NEWT,
Salamandrella keyserlingii DYBOWSKI, 1870,
FROM THE SOUTH-EAST OF WESTERN SIBERIA**

V. N. Kuranova, V. V. Yartsev

Tomsk State University, Tomsk

Sexual, seasonal, and interannual variability of the morphological features in the population of Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii*, from the south-east of Western Siberia are studied. It is shown that the structure of sexual dimorphism of aquatic and terrestrial stages of a seasonal cycle is different. The inter-stages differences more expressed in females (4 traits, 2 indices) than in males (1 trait). The interannual differences of males and females by the complex of the traits and its indices are revealed, and this must be taken into account for studies of the species geographical variability.

Внутривидовое разнообразие — важная сторона в изучении биологического разнообразия. Широко распространенные виды обычно достаточно разнородны в пределах своих ареалов, где они образуют популяции, биологическое своеобразие и условия существования которых, оценивается на основании изменчивости отдельных признаков [1]. Естественный отбор способствует адаптации к местным условиям, и это приводит к генетической дифференцировке между географически разделенными популяциями, а географическая изменчивость видов — неизбежное следствие природно-зональной изменчивости условий среды [2].

Сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 уникален в эколого-географическом отношении. Вид обладает самым обширным ареалом среди современных земноводных, заселяя Россию, северный Казахстан, Монголию, Китай, Корею и Японию. На территории России признано обитание двух подвидовых форм — *S. k. keyserlingii* и *S. k. tidactyla* [3]. В настоящее время внутривидовая дифференциация вида пересматривается на основе применения молекулярно-генетических методов [4,5]. С другой стороны, решение проблемы таксономической структуры вида, предполагающей необходимость оценки соотношения между клинальной изменчивостью и региональным своеобразием популяций из других частей обширного ареала

ла, затрудняет слабая изученность морфологии [6—11]. Имеющие сведения по изменчивости морфологических признаков фрагментарны и основаны, главным образом, на старых данных и коллекциях [11—12]. Для морфологического облика сибирского углозуба характерны географическая, биотопическая, сезонная изменчивость и половой диморфизм [11]. Наименее изучены сезонная (водный и наземный морфотип) и межгодовая изменчивость морфологических признаков.

В ряде работ указывается на крайнюю морфологическую однородность вида и отсутствие четких тенденций географической изменчивости [4, 5, 13]. Однако, оценка морфологической дифференциации пяти популяций *S. keyserlingii* (томская, новосибирская, красноярская, северо-байкальская, магаданская) по десяти признакам (L., L.cd., L.t., L.c., Lt.c., L.ga., At.cd., P.a., P.p., S.) и пяти индексам (L/L.cd, L-L.c/L.c, Lt.c/L.c, P.a/P.p, P.a+P.p/L.ga) показала, что половой диморфизм и географическую изменчивость морфологических признаков вида в значительной степени определяет выраженность зональных факторов среды. Условия роста вида оптимальны в центре ареала (южная тайга) и пессимальны — на его северной периферии (тундра) [14].

Решение проблем морфологической изменчивости невозможно без соблюдения ряда методических условий, необходимых для получения объективных результатов. Это особенно важно для сибирского углозуба, поскольку морфометрический облик отдельных популяций весьма лабилен и зависит от многих факторов [11].

Цель исследований — выявить особенности половой и хронографической изменчивости морфологических признаков и их индексов сибирского углозуба.

В работе использованы половозрелые особи углозуба, собранные в период с третьей декады апреля по август 2002—2006 гг., 2009 г. в окрестностях г. Томска. Для анализа сезонной изменчивости использовано 32 самца и 36 самок, отловленных в 2009 г. в наземную и водную фазы жизненного цикла. Изучение межгодовой изменчивости проведено на 128 особях (52 самца и 76 самок), отловленных с 2002 по 2006 годы.

Морфологическое описание осуществлено по общепринятой схеме [11]. Использованы 1 меристический и 11 мерных признаков, а также вычислены 5 индексов: L. — Longitudo corporis; L.cd. — L. caudalis; L.t. — L. totalis; L.c. — L. capitis; Lt.c. — Latitudo capitis; L.ga. — L. glenoacetabularis; At.cd. — Altitudo caudalis; P.a. — Pedes anterior; P.p. — Pedes posterior; S. — Sulcus; L.cl. — L. cloacae; Lt.cl. — Lt. cloacae; L/L.cd. — относительная длина хвоста; L-L.c./L.c. — относительная длина головы; Lt.c./L.c. — отношение ширины головы к ее длине; P.a./P.p. — соотношение конечностей; P.a.+P.p./L.ga. относительная суммарная длина конечностей.

Измерения свежеумерщвленных особей проводились электронным штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Статистическая обработка проведена с использованием пакета программ Statistica 6.0 и Excel. Достоверность

различий оценена непараметрическим критерием Манна-Уитни. Самцы и самки анализировались раздельно.

Половая изменчивость. Исследования показали, что на разных фазах сезонного цикла изменяется структура полового диморфизма. Самцы и самки в водную фазу цикла отличаются по пяти признакам (L.cd., Lt.c., L.ga., At.cd., Lt.cl.) и трем индексам (L./L.cd., L.-L.c./L.c., P.a.+P.p./L.ga.), а в наземную — по четырем признакам (L., L.c., L.ga., P.a.) и трем индексам (L./L.cd., P.a./P.p., P.a.+P.p./L.ga.) ($p < 0.05$). В водной фазе самцы имеют большие размеры хвоста (длину и высоту), ширину головы, относительную суммарную длину конечностей, меньшие — гленоацетабулярное расстояние, относительную длину хвоста и относительную ширину головы по сравнению с самками ($p < 0.05$). Только в водной фазе самцы имеют отличия от самок по ширине клоаки ($p < 0.05$). Она намного шире, чем у самок, и выглядит припухлой. Подобные отличия по ряду морфологических признаков у сибирского углозуба в водную фазу отмечала ранее Л. А. Сытина с соавторами [15]. В наземной фазе самцы характеризуются меньшими длиной тела, длиной головы, гленоацетабулярным расстоянием, относительной длиной хвоста, но большими — длиной передних конечностей и пропорциями P.a./P.p., P.a.+P.p./L.ga., чем самки ($p < 0.05$).

Сезонная изменчивость (водный и наземный морфотипы). У самок выявлены значимые межфазовые отличия по длине передних конечностей, высоте хвоста, длине и ширине клоаки, соотношению конечностей и относительной длине головы, а у самцов — только по высоте хвоста ($p < 0.05$). Самцы водного морфотипа характеризуются более высоким хвостом, чем особи, отловленные на суше. Подобное изменение облика самцов связано с использованием хвоста для привлечения самок.

Самки водного морфотипа имеют меньшую высоту хвоста, большую длину передних конечностей и величину индексов P.a./P.p., L.-L.c./L.c., чем самки наземного морфотипа ($p < 0.05$). Интересно, что для самок в наземной фазе характерны большие размеры клоаки, чем во время пребывания в водоеме ($p < 0.05$). Такие изменения морфологии можно трактовать следующим образом. Уменьшение высоты хвоста у самок именно в водную фазу увеличивает выраженность половых отличий по этому признаку (у самцов высота хвоста увеличивается), что упрощает распознавание самца в водоеме по массивному саблевидному хвосту.

Большие размеры передних конечностей и индекса соотношения конечностей отражают важную роль для самок передних конечностей для удержания на субстрате во время икротетания, поскольку задняя часть тела должна быть относительно свободной, что облегчает выход икры и ее прикрепление к субстрату. Большие размеры клоаки у самок в наземной фазе, возможно, связаны с внутренним оплодотворением на суше: размеры могут увеличиваться за счет развития мускулатуры стенок клоаки, что необходимо для захвата половых продуктов самца [16].

Таким образом, межфазовые различия наиболее выражены у самок (4 признака и 2 индекса), чем у самцов (только 1 признак). Все признаки, формирующие половые отличия на обеих фазах, связаны с морфологией головы, хвоста и конечностей, а также линейными размерами тела. Несмотря на изменение структуры полового диморфизма на разных фазах, общее количество достоверно различающихся признаков примерно одинаково. Половые отличия по гленоацетабулярному расстоянию, относительной длине хвоста и относительной суммарной длине конечностей проявляются стабильно как в водную, так и наземную фазы (рис. 1). Относительная длина хвоста больше у самок, а суммарная длина конечностей — у самцов. Гленоацетабулярное расстояние, как признак, косвенно отражающие размеры полости тела, всегда больше у самок, что связано с большими размерами женских гонад.

Результаты исследования в определенной степени согласуются с ранее полученными данными о наличии различий между самцами наземного и водного морфотипов, а также в структуре полового диморфизма углозуба в обе фазы сезонного цикла [11].

Межгодовая изменчивость. Для проверки возможности использования в морфологическом анализе объединенных выборок, включающих материал за несколько лет, нами проведено сравнение морфологии взрослых особей, отловленных в разные годы (2002—2006 гг.). Максимальные межгодовые различия между особями, собранными в смежные годы, наблюдаются у самцов по четырем признакам и одному индексу (сравнение данных 2005 и 2006 гг.), у самок — по трем признакам и двум индексам (2004 и 2005 гг.) ($p < 0.05$). Особи, отловленные в сроки, отстоящие на 2 и более года, могут

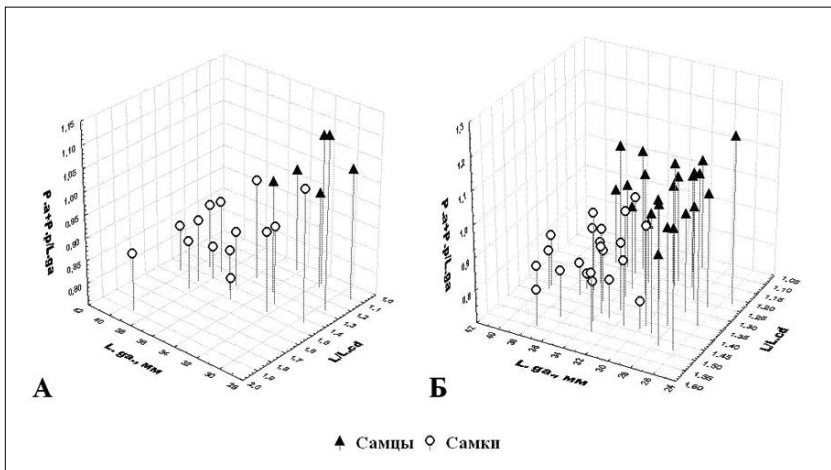


Рис. 1. Половой диморфизм сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* в разные фазы сезонного цикла по L_{gr} ., $L/L.cd.$., $Pa.+Pp./L.ga.$ ($p < 0.05$) (окрестности г. Томска, 2009 г.): А — водная фаза ($n = 20$); Б — наземная ($n = 48$).

более значительно отличаться друг от друга. Так, сравнение самцов, собранных в 2004 и 2006 гг., показало наличие различий по восьми признакам и двум индексам ($p < 0.05$). Максимальные отличия у самок установлены при сопоставлении особей за 2002 и 2005 гг. (4 признака, 4 индекса), а также за 2003 и 2005 гг. (5 признаков, 2 индекса) ($p < 0.05$).

Самцы наиболее часто имеют достоверные межгодовые различия по гленоацетабулярному расстоянию (60% сравнений), количеству костальных борозд и индексу P.a.+P.p./L.ga. (50%), самки — только по количеству костальных борозд (60%). Межгодовые отличия не выявлены у самцов по ширине головы, относительной длине хвоста и соотношению конечностей, у самок — по длине хвоста, общей длине и длине головы. Остальные признаки и индексы проявляют отличия в 10—40% от всех сравнений.

Таким образом, при изучении изменчивости морфологических признаков сибирского углозуба необходимо анализировать материал с учетом фазы жизненного цикла, за разные годы отдельно, не объединяя в единый массив. При исследовании географической изменчивости для получения объективных результатов необходимо сравнивать особей из различных частей ареала, собранных в приблизительно близкие сроки (в пределах одной фазы) и только в один и тот же год. Хронографическую изменчивость морфологических признаков, а также характеристики жизненного цикла вида в значительной степени определяет сезонная и межгодовая цикличность климатических факторов.

Авторы выражают благодарность Е. В. Фокиной за помощь в сборе материалов. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Проекта ФЦП №02.740.11.0024.

1. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФ АН СССР, 1968. 386 с.
2. Косова Л. В., Пикулик М. М., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Внутривидовая изменчивость морфометрических признаков остромордой лягушки *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) Беларуси // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 4. С. 34—44.
3. Кузьмин С. Л., Семенов Д. В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 139 с.
4. Берман Д. И., Деренко М. В., Мальярчук Б. А., Гржибовский Т., Крюков А. П., Мишчицка-Шлипка Д. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид *S. schrenkii* с юго-востока России // Зоол. журн. 2005. Т. 84. №11. С. 1374—1388.
5. Поярков Н. А., Кузьмин С. Н. Филогеография сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) по данным последовательностей митохондриальной ДНК // Генетика. 2008. Т. 44. №8. С. 1089—1100.
6. Кащенко Н. Ф. Сибирский четырехпалый тритон (*Salamandrella keyserlingii* Dyb.) // Изв. Имп. Томск. ун-та. 1896. Т. 10. С. 1—13.

7. Иценко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966. С. 357—360.
8. Осташко Н. Г. О географической изменчивости сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 98.
9. Басарукин А. М., Боркин Л. Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Труды Зоол. ин-та. Л., 1984. Т. 124. С. 12—54.
10. Боркин Л. Я., Кузьмин С. Л. Земноводные Монголии: видовые очерки // Земноводные и пресмыкающиеся МНР: Общие вопросы: Земноводные. М.: Наука, 1988. С. 30—197.
11. Боркин Л. Я. Систематика // Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука, 1994. С. 54—80.
12. Воробьева Э. И., Кузьмин С. Л. Сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingii* Dyb.) как объект монографического описания // Мат-лы V Всесоюз. совещания «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс, 1988. С. 123—124.
13. Кузьмин С. Л. О номенклатуре сибирских углозубов, *Salamandrella* Dybowski, 1870 (Caudata: Hynobiidae) // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 10(24). №2. 2008. С. 447—452.
14. Kuranova V. N., Fokina E. V. Morphological variability of Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* // 14th European congress of herpetology and SEH ordinary general meeting. Porto, 2007. P. 242.
15. Сытина Л. А., Медведева И. М., Година Л. Б. Развитие сибирского углозуба. М.: Наука, 1987. 87 с.
16. Kuranova V. N., Saveliev S. V. Reproductive cycles of the Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 // Herpetologia Bonnensis II. Proceedings of the 13th Congress of the Societies Europaea Herpetologica. Bonn, 2006. P. 73—76.

ТИПЫ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*Rana esculenta* COMPLEX) НА ТЕРРИТОРИИ РУССКОЙ РАВНИНЫ

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

¹ Тамбовский государственный университет им. Г. Р. Державина, Тамбов

² Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург

³ Институт цитологии Российской академии наук, Санкт-Петербург

TYPES OF POPULATION SYSTEMS OF GREEN FROGS (*Rana esculenta* COMPLEX) ON RUSSIAN PLAIN' TERRITORY

G. A. Lada¹, L. J. Borkin², S. N. Litvinchuk³, J. M. Rosanov³

¹ G. R. Derzhavin Tambov State University, Tambov

² Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg

³ Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg

Seven types of population systems of green frogs are found on Russian Plain' territory. «Pure» populations of *R. ridibunda* (R-type), apart from zone of allopatric distribution in the south-east of region, are frequently occurred in the zone of sympatry, in water bodies of open landscapes. «Pure» populations of *R. lessonae* (R-type) predominate in the north-west and centre of region, are typical for dense forest areas. «Pure» populations of *R. esculenta* (E-type) are accurately registered in vicinity of Borisovka (Belgorod Province). LE-population systems are usual in the west of region, less usual in Central Chernozem Territory and in Volga Basin. RE-population systems are characteristic for the south of zone of partially wooded steppe. The variant of this system, with triploids of *R. esculenta*, is revealed in the Valley of Seversky Donets River. RLE-population system is the most usual among mixed population systems, it is characteristic for the zone of partially wooded steppe. The changing of types of population systems is established in some localities. It is the result of high spreading ability of *R. ridibunda* and changing of environmental conditions. Hybrid *R. esculenta* in mixed population systems is presented by both sexes more often, than males only.

Зеленые лягушки (*Rana esculenta* complex), демонстрирующие гибридную, полуклональное наследование, полиплоидию, могут рассматриваться как интересная модель сетчатого (гибридогенного) видообразования у животных [1]. Одна из важных задач изучения зеленых лягушек – анализ образуемых ими популяционных систем, то есть тех сочетаний, в которых родительские виды *R. lessonae* и *R. ridibunda* и гибридная *R. esculenta* сосуществуют в конкретных местообитаниях.

Наши многолетние исследования зеленых лягушек Восточной Европы основаны на сочетании собственных сборов и наблюдений в поле (т.е. путем анализа ситуации в природе) с точным определением материала методом проточной ДНК-цитометрии. Результаты частично опубликованы [2—14].

Цель работы — подытожить в краткой форме все накопленные нами данные (на базе ДНК-цитометрии) о типах популяционных систем зеленых лягушек и их распространении на территории Русской (Восточно-Европейской) равнины, включающей значительную часть ареалов трех видов комплекса.

Сбор материала проводился в течение 28 лет (1982—2009) в 56 административных регионах России, Украины, Белоруссии, Латвии, Эстонии и Молдавии.

Видовая идентификация лягушек, как правило, осуществлялась по размеру генома методом проточной ДНК-цитометрии [15, 16]. Использование внешних морфологических и биоакустических признаков в качестве дополнительных диагностических параметров основано на тщательном, цитогенетически многократно проверенном материале и большом личном опыте работы. Однако эти методы имеют серьезное ограничение: они не дают возможности точно идентифицировать триплоидные гибриды, которые были обнаружены нами в южной части Русской равнины [5, 6].

На территории Русской равнины нами найдены 7 типов популяционных систем зеленых лягушек, обозначение которых происходит от первых букв видовых названий (см. ниже). Среди них «чистые» популяции *R. lessonae*, *R. ridibunda* и *R. esculenta*, а также все возможные сочетания родительских видов и *R. esculenta*. Результаты приводятся в табл. 1.

Большинство (6 из 7) типов популяционных систем характеризуется определенным географическим распространением в регионе. Только *E*-тип (см. далее) встречается крайне редко, что не позволяет выявить пока какие-либо закономерности.

Преобладают «чистые» популяции *R. ridibunda* (*R*-тип). Помимо юго-восточной части региона, где данный вид живет аллопатрично (рис. 1), они широко встречаются в зоне симпатрии, где населяют водоемы открытых ландшафтов — реки, озера, пруды, каналы [8, 9, 4, 12, 13]. Популяции этого вида в Ленинградской области и Латвии — результат интродукции [17, 18].

Таблица 1. Встречаемость разных типов популяционных систем зеленых лягушек на территории Русской равнины.

Тип популяционной системы	Число локалитетов	
	n	%
R	499	59.6
L	129	15.4
E	6	0.7
LE	59	7.0
RE	49	5.9
RL	23	2.7
REL	78	9.3
Итого	837	100.6

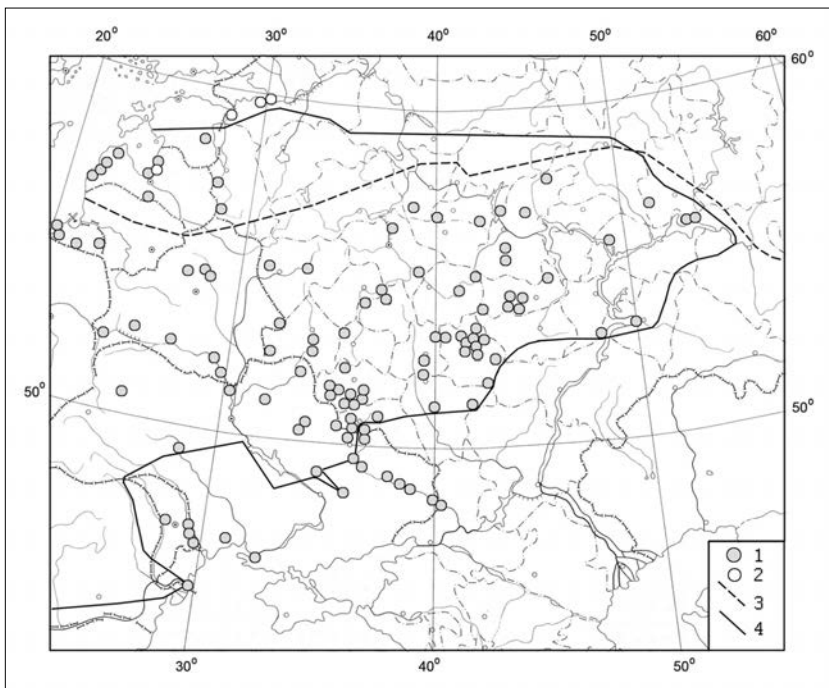


Рис. 1. Распространение трех видов зеленых лягушек на территории Русской равнины: 1 — места находок *Rana esculenta* (по данным ДНК-цитометрии); 2 — места находок интродуцированной *R. ridibunda* в Латвии и Ленинградской области; 3 — северная граница ареала *R. ridibunda*; 4 — граница ареала *R. lessonae* (по данным ДНК-цитометрии).

«Чистые» популяции *R. lessonae* (L-тип) обычны в лесной и отчасти лесостепной зонах, преимущественно на северо-западе и в центре Русской равнины. Они характерны для водоемов, расположенных в плотных лесных массивах [8, 4, 12, 13].

«Чистые» популяции *R. esculenta* (E-тип) широко распространены в Центральной Европе, где, помимо диплоидных, как правило, включают и триплоидных особей. В нашем регионе они крайне редки. В Белгородской области (Борисовка и окрестности) найдены популяции, состоящие только из диплоидных гибридов. Воспроизводство в них, по-видимому, идет за счет скрещивания гибридов, один из которых продуцирует гаметы с геномом «*lessonae*», а другой — «*ridibunda*» [8, 19]. Более того, здесь обнаружены гибридные самцы, продуцирующие оба типа гамет [20]. В настоящее время состояние этих популяций критическое, что связано с сильным эвтрофированием водоемов. Гибридная *R. esculenta* без присутствия родительских видов зарегистрирована нами также в Латвии, Молдавии, Харьковской, Ростовской

и Нижегородской областях, однако здесь требуется проведение дополнительных исследований [2, 4—6, 11].

Популяционные системы *LE*-типа, широко распространенные в Центральной Европе, типичны для запада нашего региона, реже встречаются в Черноземье и Поволжье. Они зарегистрированы нами в Латвии, Белоруссии (Витебская, Брестская, Минская, Гомельская и Могилевская области), России (Калининградская, Псковская, Рязанская, Тульская, Брянская, Орловская, Курская, Белгородская, Тамбовская, Нижегородская области, Татарстан, Мордовия, Чувашия, Удмуртия) и на Украине (Винницкая и Черниговская области) [2, 4, 8, 9, 12, 13].

Популяционные системы *RE*-типа характерны для юга лесостепной зоны. Встречаются реже предыдущего типа, кроме самых южных мест ареала *R. esculenta*, где нет *R. lessonae* (рис. 1). Особый интерес представляет вариант этой системы с участием триплоидов *R. esculenta*, выявленный в долине р. Северский Донец в Харьковской, Донецкой и Луганской областях Украины и в соседней Ростовской области России [5, 6]. Кроме того, *RE*-тип выявлен в Молдавии, Мордовии, Гомельской, Одесской, Калининградской, Ивановской, Курской, Белгородской и Тамбовской областях [8, 11—13].

Популяционные системы *RL*-типа, образованные родительскими видами без участия гибридов, более характерны для Волжско-Камского края, изредка встречаются в Центральном Черноземье и некоторых других местах [2, 4, 8, 9, 12, 13]. Они найдены нами в Латвии, Московской, Тамбовской, Воронежской, Нижегородской и Пензенской областях, Мордовии, Чувашии и Удмуртии. Их существование, вероятно, объясняется разными причинами. В одних случаях имеет место недавний контакт родительских видов из-за антропогенного разрушения экологических барьеров. Например, выруб-ка лесных площадей или создание водохранилищ на лесных реках ведет к тому, что *R. ridibunda* получает возможность проникать в места обитания *R. lessonae*. В других случаях родительские виды обитают рядом друг с другом в разных биотопах, фактически образуя «чистые» популяции.

Популяционные системы *REL*-типа в западной части ареала комплекса встречаются крайне редко, а на востоке в зоне лесостепи обычны. Нами они зарегистрированы в Латвии, на Украине (Киевская, Сумская, Полтавская, Днепропетровская, Харьковская, Одесская и Херсонская области) и в России (Московская, Ярославская, Рязанская, Тульская, Брянская, Смоленская, Орловская, Курская, Белгородская, Липецкая, Тамбовская, Воронежская, Нижегородская, Ульяновская и Самарская области, Татарстан, Мордовия и Удмуртия) [2, 4, 5, 7—9, 11—14].

Наши данные свидетельствуют в пользу существования «волжского парадокса» — тенденции, заключающейся в увеличении частоты встречаемости популяционной системы *REL*-типа и снижении численности *R. esculenta* при продвижении с запада на восток [10].

Многолетние наблюдения позволили установить изменения типов популяционных систем зеленых лягушек в ряде мест, причинами которых явилась высокая способность к расселению *R. ridibunda* в совокупности с изменяющимися условиями внешней среды. Этот вид активно использует речные русла для проникновения в лесные массивы, в которых он заселяет непроточные или слабопроточные водоемы естественного или антропогенного происхождения.

Так, в 1990-х — начале 2000-х годов озерная лягушка проникла в озеро Святковское (окрестности Тамбова), пойменные водоемы р. Цна в Галдымском лесничестве (Тамбовский район), реки Керша, Хмелина и другие водоемы в Цнинском лесном массиве (Сосновский, Пичаевский и Бондарский районы Тамбовской области), образовав популяционные системы REL-типа.

В 1960—1970-е и 1990-е годы в Исковом пруду (Харьковская область, Змиевский район) отмечалась только *R. esculenta* [21, 22]. Озерная лягушка проникла в пруд в конце 1990-х годов после того, как была разрушена плотина, поддерживающая уровень воды, и ниже образовались водоемы — станции переживания для расселяющихся особей вида.

Особый случай образования смешанных популяционных систем за счет интродукции человеком озерной лягушки отмечен в Латвии [2, 18].

В целом, несмотря на клональное размножение, гибридная *R. esculenta* в смешанных популяционных системах чаще представлена двумя полами, а не одним. Это же характерно и для Русской равнины. Однополые популяции (среди *R. esculenta* только самцы), впервые найденные в Латвии [23], обнаружены нами, в основном, в восточной Белоруссии и западной России. Обычно гибридные самцы живут вместе с *R. lessonae* (LE_{σ} -вариант), иногда к ним добавляется *R. ridibunda* (LE_{σ} -вариант). Лишь в окрестностях с. Новотаволжанка Шебекинского района Белгородской области самцы *R. esculenta* сосуществуют только с *R. ridibunda* (RE_{σ} -вариант). Популяционная система с участием *R. esculenta*, представленной только самками, нами на территории Русской равнины достоверно не найдена, хотя известна в Австрии [24] и Паннонской низменности [25—27].

Работа проводилась при поддержке РФФИ (грант №08-04-00945) и РФФИ — Украина (грант №11-04-90424).

1. Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, №4. С. 485—506.
2. Borkin L. J., Caune I. A., Pikulik M. M., Sokolova T. M. Distribution and structure of the green frog complex in the USSR // Studies in Herpetology. Proc. Europ. Herpet. Meeting. Prague, 1986. P. 675—678.
3. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov Y. M. Amphibians and reptiles of Moldavia: additions and corrections, with a list of species // Russ. J. Herp. 1997. V. 4, №1. P. 50—62.
4. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Mannapova E. I., Pestov M. V., Rosanov J. M. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod Province, central European Russia // Russ. J. Herp. 2002. V. 9, №3. P. 195—208.

5. Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russ. J. Herp. 2004. V. 11, №3. P. 203—222.
6. Borkin L. J., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Melnikov D. A., Rosanov J. M. The first record of mass triploidy in hybridogenetic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov oblast') // Russ. J. Herp. 2006. V. 13, №1. P. 77—82.
7. Okulova N. M., Borkin L. J., Bogdanov A. S., Guseva A. Y. The green frogs in Ivanovo Province // Advances in Amphibian Research in the former Soviet Union. 1997. V. 2. P. 71—94.
8. Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E. Distribution, population systems and reproductive behaviour of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia // Russ. J. Herp. 1995. V. 2, №1. P. 46—57.
9. Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестник Удмуртского ун-та. Серия: зоология, физиология и экология. Ижевск, 2001. №5. С. 51—63.
10. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Лада Г. А., Ручин А. Б., Файзулин А. И., Замалетдинов Р. И. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли «вожжский парадокс»? // III конф. герпетологов Поволжья. Мат. регион. конф. Тольятти, 2003. С. 7—12.
11. Боркин Л. Я., Безман-Мосейко О. С., Мазена Г. А., Зиненко А. И., Корицунов А. В., Лада Г. А., Шабанов Д. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. О южной границе распространения гибридной *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на территории Украины и Молдовы: данные проточной ДНК-цитометрии // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ, 2008. №1. С. 5—10.
12. Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 2. С. 3—10.
13. Ручин А. Б., Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К., Замалетдинов Р. И. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги // Поволжский экологич. журн. 2009. №2. С. 137—147.
14. Лада Г. А., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. Видовой состав зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) Днепропетровской области (восточная Украина) // Праці Українського Герпетологічного Товариства. 2009. №2. С. 37—44.
15. Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Докл. АН СССР. М., 1987. Т. 295, №5. С. 1261—1264.
16. Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. 1990. V. 33, №5. P. 619—627.
17. Васильковский П. Е. Фауна Ленинградской области // Природа и население Ленинград. обл.: Справ. книга по краеведению. М. – Л., 1928. С. 83—119.
18. Цауне И. А. Систематика и распространение гибридогенного комплекса *Rana esculenta* на территории Латвийской ССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 16 с.

19. Lada G. A. Pure diploid hybridogenetic populations of *R. kl. esculenta* (Linnaeus, 1758) in Central Russia and Eastern Ukraine // 3rd International Symposium on «Genetics, Systematics and Ecology of Western Palearctic Water Frogs»: Abstracts. Berlin, 1999. P. 11.
20. Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günther R., Rosanov J. M. Two germ lineages with genomes of different species in one and the same animal // *Hereditas*. 1991. V. 114. P. 245—251.
21. Ведмедеря В. И. Некоторые данные о лягушках рода *Rana* в Харьковской области (по материалам Музея природы ХГУ) // Вестник Харьковского ун-та. 1984. № 262. С. 99—101.
22. Лада Г. А. О необходимости сохранения уникальных «чистых» популяций диплоидной съедобной лягушки (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) в Белгородской и Харьковской областях // Пробл. охраны и рац. использования природ. экосистем: Мат. Всерос. науч.-практ. конф. Пенза, 1998. С. 333—335.
23. Цауне И. А., Боркин Л. Я. Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М., 1993. С. 34—52.
24. Tunner H. G. Die Klonale Struktur einer Wasserfröschpopulation // *Z. zool. Syst. und Evolut.-forsch.* 1974. Bd. 12, №4. S. 309—314.
25. Berger L., Uzzell T., Hotz H. Sex determination and sex ratios in western Palearctic water frogs: XX and XY female hybrids in the Pannonian Basin? // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* 1998. V. 140, №1. P. 220—239.
26. Morozov-Leonov S. J., Mezherin S. V., Kurtyak T. T. The genetic structure of the unisex hybrid *Rana esculenta* complex populations in the Transcarpathians lowlands // *Tsitology and genetics*. 2003. №1. P. 43—47.
27. Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Dzukic G., Kalezic M. L. Genome size variation in the Balkan anurans // *Herpetologia Petropolitana*. Ananjeva N., Tsinenko O. (eds.). 2005. P. 16—19.

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА РЕПТИЛИЙ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

Н. А. Литвинов, С. В. Ганщук

Пермский государственный педагогический университет, Пермь

ON THE CONSISTENT PATTERNS OF THE BODY TEMPERATURE OF REPTILES OF THE VOLGA RIVER BASIN

N. A. Litvinov, S. V. Ganschuk

Perm State Pedagogical University, Perm

The body temperature, the voluntary temperature range and termopreferendum of 14 species of reptiles in the Volga River basin were studied. Three temperature groups: high-, medium-, and low-temperature species are identified. Termoadaptation index (It) describes the ratio of external temperature and body temperature well and thus demonstrates the termoadaptation abilities of populations or species. It is found that the body temperature of each species varies during the season of activity and during the year.

Температура является одним из важных физических факторов, влияющих на физиологическое состояние живых объектов. Температурные условия определяют отличия в «настройке» функциональных систем организмов, т.е. разный уровень стабилизации адаптивных систем. Адаптация рептилий к температуре формируется как устойчивое видовое свойство и действует преимущественно на клеточно-тканевом уровне [1]. Пресмыкающиеся на такой большой территории, как Волжский бассейн значительно отличаются по своим термоадаптационным характеристикам, тем не менее, некоторые их закономерности в последние годы были выявлены [2—6].

Температура тела в разной степени изучена у четырнадцати видов. Это пискливый геккончик *Alsophylax pipiens* (Pallas, 1814), круглоголовка-вертихвостка *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789), ушастая круглоголовка *P. mystaceus* (Pallas, 1776), веретеница ломкая *Anguis fragilis* Linneus, 1758, разноцветная ящурка *Eremias arguta* (Pallas, 1773), прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linneus, 1758, живородящая ящерица *Zootoca vivipara* Jacquin, 1787, песчаный удавчик *Eryx miliaris* (Pallas, 1773), узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773), обыкновенный уж *Natrix natrix* Linneus, 1758, водяной уж *N. essellate* (Laurenti, 1768), обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), степная гадюка *V. renardi* (Christoph, 1861), гадюка Никольского *Vipera nikolskii* (Vedmederja, Grubant a. Rudaeva, 1984). Работа основана на материале исследований проведенных в Камском Предуралье, Среднем и Нижнем Поволжье.

Для измерения температуры среды и тела нами применялось несколько вариантов регистрирующих устройств. Для срочной регистрации температуры применяли точечные терморезисторы, для долговременной — регистрирующий комплекс iBDL. Внутренняя температура измерялась нами у рептилий в пищеводе, которую мы называем температурой тела.

Температура тела. Максимальное среднеарифметическое значение температуры тела отмечено у круглоголовки-вертихвостки в Нижнем Поволжье: $34,9 \pm 1,01$ °C. Минимальное значение в $24,3 \pm 0,76$ °C — у обыкновенной гадюки черной морфы из северных районов Камского Предуралья. Таким образом, температура тела рептилий Волжского бассейна варьирует в их активном состоянии в пределах $10,6^\circ$, несмотря на то, что одни виды, такие как круглоголовки, адаптированы к очень высокой летней температуре, а другие, например веретеница, живородящая ящерица или обыкновенная гадюка, адаптированы к умеренной летней и не высокой весенней или осенней температуре. Этот диапазон сравнительно узок по сравнению с диапазоном среднеарифметических значений температуры субстрата или температуры приземного воздуха при которых отмечены эти же самые виды. Соответственно, диапазоны этих температур равны $16,0^\circ$ и $14,3^\circ$.

Все исследованные виды рептилий можно распределить в три температурные группы — высоко-, средне- и низкотемпературную. Первая со средней температурой тела в пределах $30\text{—}35^\circ\text{C}$ образована обеими видами круглоголовков, разноцветной ящуркой и прыткой ящерицей. Третья, с диапазоном температуры тела от 20 до 25°C — веретеницей и популяцией обыкновенной гадюки черной морфы живущей на севере Камского Предуралья. Соответственно, вторую самую большую группу образуют все оставшиеся виды, у которых значение температуры тела укладывается в диапазон $25\text{—}30$ °C.

Температура тела у рептилий флуктуирует в течение сезона активности. Отчасти причина этому — изменение внешних температур приземного воздуха и, таким образом, поверхности грунта, но не всегда. При слишком низкой или слишком высокой температуре рептилии не активны и не выходят из укрытий, или активны только короткое время, обычно утром и вечером. Гораздо большее влияние на температуру тела, по нашему мнению, оказывает их терморегулирующее поведение различное весной, летом и осенью. Кроме этого, заметное воздействие оказывает наличие или отсутствие растительности. Например, сезонное изменение температуры тела у обыкновенного ужа в Камском Предуралье вызвано прежде всего сменой весенних биотопов на летние и наоборот. Температура тела этой змеи выше внешних температур за исключением только апреля, когда она почти полностью совпадает с температурой субстрата. Наиболее высока она в сентябре, когда ужи интенсивно обогреваются, скапливаясь около мест будущей зимовки. В это время она равна $27,0 \pm 0,71$ °C ($n = 82$). Самая низкая температура тела отмечена в июле, что вполне объяснимо тем, что ужи в это время находятся в

летних биотопах, придерживаясь сильно заросших увлажненных мест, как правило около воды. Она составляет $23,5 \pm 0,34$ °C ($n = 61$). Размах колебания температуры тела обыкновенного ужа за весь период активности согласно тринадцатилетней регистрации составляет $3,5^\circ$, тогда как диапазон температуры воздуха — $3,4^\circ$, а диапазон температуры субстрата равен $2,9^\circ$. Средний уровень температуры тела ужа выше такового температуры воздуха на $5,0^\circ$ и температуры субстрата на $1,8^\circ$.

По тринадцатилетним данным средняя температура тела светлоокрашенной обыкновенной гадюки превышает температуру воздуха на $7,1^\circ$, а температуру субстрата на $3,8^\circ$. Особенно велико это превышение в июне, когда разница с температурой воздуха достигает $8,8^\circ$, а с температурой субстрата $6,5^\circ$. В это время гадюки, особенно беременные самки значительную часть дневного времени проводят обогреваясь на относительно открытом грунте. Температура тела их колеблется в течение сезона активности в пределах $3,5^\circ$ с минимумом в сентябре ($27,4 \pm 1,07$ °C; $n = 27$) и максимумом в июле ($30,9 \pm 0,93$ °C; $n = 31$). Наиболее близка она к внешним температурам осенью и к температуре субстрата в апреле.

Диапазон добровольных температур. Диапазон температур активного состояния (добровольные минимум и максимум) характеризующий температурную пластичность популяции или вида намного шире, чем диапазон температуры тела. Максимальный диапазон отмечен у светлой морфы обыкновенной гадюки в Камском Предуралье. Он равен $29,7^\circ$ с минимумом в $6,2$ °C и максимумом в $35,9$ °C. Уже, но тоже значителен этот диапазон у разноцветной ящурки в Нижнем Поволжье: $23,7^\circ$ ($16,1$ — $39,8$ °C). Несколько меньше диапазон добровольных температур у обыкновенного ужа в Камском Предуралье: $23,0^\circ$ ($13,6$ — $36,6$ °C).

Минимальные диапазоны добровольных температур отмечены у видов ведущих специфическую жизнь. Наиболее узкий диапазон у пискливого геккончика — вида с ночной активностью, у которого температура тела в активном состоянии ниже дневной температуры тела, когда он находится в укрытиях [3]. Он равен всего $3,0^\circ$ ($23,6$ — $26,6$ °C). Узкий диапазон у веретеницы ломкой: $6,4^\circ$ ($19,6$ — $26,0$ °C). Мы объясняем это тем, что большую часть активного времени она проводит в лесной подстилке, иногда появляясь для обогрева на поверхности. Такой же причиной мы объясняем и узкий диапазон добровольных температур у песчаного удавчика. Как правило, на поверхности грунта в состоянии баскинга он находится при относительно низкой внешней температуре днем или утром, охотясь поздно вечером или в начале ночи. Его диапазон равен $7,9^\circ$ ($24,0$ — $31,9$ °C).

Оптимальные температуры тела. Наиболее широкий оптимум принадлежит ушастой круглоголовке: $9,4^\circ$ ($27,1$ — $36,5$ °C). Его широта, с одной стороны, объясняется высоким уровнем средней температуры тела в $31,2 \pm 1,53$ °C, а с другой — очень высоким добровольным максимумом в $40,8$ °C. Широкий термопреферендум отмечен у обыкновенной гадюки чер-

ной морфы в Камском Предуралье: $8,7^\circ$ так же за счет ее высокой температурной пластичности.

Узкие термопрефрендумы характерны пискливому геккончику ($1,0^\circ$), степной гадюке Башкирова ($3,3^\circ$), узорчатому полозу в Среднем Поволжье ($3,8^\circ$), живородящей ящерице ($3,8^\circ$).

Индекс термоадаптации (It). Растущее числовое значение его демонстрирует клинальную изменчивость в направлении с юга на север Волжского бассейна. Наименьшее значение индекса у круглоголовки-вертиховости ($0,98$), разноцветной ящурки ($1,03$) и ушастой круглоголовки ($1,05$). Главная причина этого в том, что температура их тела чаще всего ниже внешней. Максимальное значение индекса термоадаптации характерно рептилиям, обитающим в условиях невысокой внешней температуры. Стратегия их поведения, наоборот, заключается в обеспечении превышения температурой тела внешней температуры. По сравнению с южными видами они максимальное время проводят в состоянии баскинга. Это степная гадюка Башкирова ($1,49 \pm 0,05$), обыкновенная гадюка обитающая в центральной и южной части Камского Предуралья ($1,40 \pm 0,05$), обыкновенная гадюка светлой морфы ($1,34 \pm 0,02$), обыкновенная гадюка черной морфы распространенная на севере Камского Предуралья ($1,33 \pm 0,03$), живородящая ящерица ($1,28 \pm 0,02$).

Индекс термоадаптации изменчив в течение сезона активности, что объясняется разной внешней температурой в этот период. Например, у разноцветной ящурки в Нижнем Поволжье в апреле и мае он равен $1,03 \pm 0,01$, в июле $0,99 \pm 0,01$ и в сентябре $1,10 \pm 0,02$. У степной гадюки отсюда же и в том же порядке: $1,10 \pm 0,01$, $1,02 \pm 0,02$ и $1,11 \pm 0,02$. Гораздо больший сезонный разброс значений It у северных видов, что объясняется значительно более разнообразными температурными условиями, в которых они пребывают. Так, у обыкновенной гадюки светлой морфы в течение шести месяцев от апреля по сентябрь включительно значения It соответственно равны $1,34$; $1,27$; $1,39$; $1,27$; $1,24$ и $1,17$. Причем, его максимальное значение — в июне, когда беременные самки стараются как можно дольше и чаще держаться на прогреваемых участках. Высокое значение It отмечается и в апреле, когда вышедшие из зимовки змеи так же стараются максимально прогреться, долго оставаясь на одном месте. Минимальное значение индекса отмечено в сентябре, когда разница между температурой тела змей и внешней снижается, что объясняется меньшей, чем весной и летом, удельной мощностью солнечного тепла, нагревающего субстрат в этот период.

Индекс термоадаптации довольно стабилен по годам, что объясняется, с одной стороны, однотипными погодными условиями в данной местности, а с другой — одинаковыми термоадаптационными поведенческими и физиологическими видовыми особенностями рептилий. Например, весной у степной гадюки в Нижнем Поволжье в ряду 2003—2006 гг. и в 2008—2009 гг. значение индекса менялось в пределах $1,00$ — $1,20$. Значение $1,20 \pm 0,03$ указывает на не типично прохладный и дождливый май в 2006 г., когда змеи были

вынуждены долгое время находиться на поверхности, так как температура поверхности грунта превосходила температуру в их подземных убежищах и при этом они старались поддерживать свою температуру значительно выше внешней.

1. Avery R. A. Field studies of body temperatures and thermoregulation // *Biology of the reptilian*. Academic press. 1982. P. 93—166.
2. Литвинов Н. А. Термобиологические исследования // Змеи Волжско-Камского края. Самара, Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. С. 109—146.
3. Литвинов Н. А. Микроклиматические условия обитания и температура тела пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens*, Reptilia, Sauria) // Зоол. журн., Т. 86, №2, 2007. С. 236—241.
4. Литвинов Н. А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоол. журн., Т. 87, №1, 2008. С. 62—74.
5. Литвинов Н. А., Ганицук С. В. Микроклиматические условия обитания рептилий волжского бассейна // Вопросы герпетологии. С.- Петербург, 2008. С. 242—246.
6. Литвинов Н. А., Ганицук С. В. Термобиология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, Reptilia, Serpentes) в Волжском бассейне // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 11, №1, 2009. С. 89—95.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИСТОРИИ СТАНОВЛЕНИЯ ФАУНЫ АМФИБИЙ СЕВЕРНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ

С. Н. Литвинчук

Институт цитологии Российской академии наук, Санкт-Петербург

MOLECULAR-GENETIC ANALYSIS OF EVOLUTION OF NORTH-PALEARCTIC AMPHIBIANS

S. N. Litvinchuk

Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

Evolution of North-Paleartic amphibians was studied with use of molecular-genetic, paleontological, and paleogeographical data. An origin of amphibian families, genera, and species groups was usually influenced by isolation of Europe, Asia, and North America (Jurassic—Miocene). As a rule, an origin of modern amphibian species was influenced by Miocene and Pliocene paleogeographical events.

Северная Палеарктика (территория Европы и бывшего СССР) населена представителями 4 семейств хвостатых (15 родов, 38 видов) и 8 семейств бесхвостых амфибий (8 родов, 64 вида).

Целью этой статьи было сопоставление филогенетических деревьев, построенных с помощью молекулярно-генетических методов, с палеогеографическими [1—2] и палеонтологическими [3—7] данными для анализа истории становления фауны амфибий северной Палеарктики. Особое внимание уделялось группам, населяющим Россию и сопредельные страны.

Согласно молекулярным оценкам [8] предполагается, что современные амфибии возникли в начале пермского периода, около 294 млн. лет назад (далее МЛН). Обособление безногих амфибий произошло несколько раньше, чем хвостатых и бесхвостых. Время дивергенции последних — поздняя пермь (около 264 МЛН). Однако палеонтологических находок современных амфибий из перми нет.

Среди современных хвостатых амфибий, по-видимому, наиболее древняя ветвь — Sirenidae, отделившаяся еще в ранней юре (около 183 МЛН) [8]. В этот период Пангея раскололась на Лавразию и Гондвану. Древние сирены населяли приморскую полосу по обе стороны от разлома между этими суперконтинентами, а предки остальных семейств — только Лавразию. В поздней юре после возникновения Тургайского пролива (160 МЛН) Sturtobranchioidea остались в Азии, а Salamandroidea на Евроамериканском континенте. Возникновение Северо-Атлантического океана (149 МЛН) привело к разделению последних на две группы, одна из которых (Salamandridae +

Ambystomatidae + Dicamptodontidae) осталась в Европе, а другая в Северной Америке.

Семейства Hynobiidae и Cryptobranchidae обособились в конце юры (около 149 МЛН) [8]. Место обитания предковой формы криптобранхид (*Chunerpeton tianyiensis*; 147—144 МЛН), как, по-видимому, и гинобиид — Китай. В конце мела (около 70 МЛН) предки *Cryptobranchus* проникли из Азии в Северную Америку, а после исчезновения Тургайского пролива (рубеж эоцена и олигоцена; 33.9 МЛН) скрытожаберники с территории Монголии и восточного Казахстана проникли в Европу, где вымерли в плиоцене.

Когтистые тритоны рода *Onychodactylus* первыми среди современных гинобиид отделились от основного ствола (мел, 106 МЛН) [8]. Образование других родов, вероятно, шло в палеоцене-олигоцене, а видов — с миоцена по плиоцен. После исчезновения Тургайского пролива гинобииды попали в Европу, где вымерли в раннем плейстоцене (1.8—0.8 МЛН). В позднем плейстоцене (0.62—0.36 МЛН) только *Salamandrella keyserlingii* проникла из Сибири в восточную Европу.

Время дивергенции между европейскими (*Proteus*) и американскими (*Necturus*) протеями оценивается в 127 млн. лет (ранний мел) [8]. В Европе палеонтологические находки протеев (*Mioproteus*) известны, начиная с раннего миоцена (22 МЛН). В среднем миоцене их ареал простирался от Швейцарии до восточного Казахстана. В позднем миоцене (10 МЛН) они проникли на Балканы, где дали начало современным европейским протеем (*Proteus*). Миопротеи населяли территорию современной Молдавии вплоть до среднего плейстоцена (1.2—0.6 МЛН).

На границе палеоцена и эоцена (около 55.8 МЛН) общий предок евразийских Plethodontidae (*Karsenia* и *Speleomantes*) проник по Берингийскому мосту из Северной Америки в Азию [9]. После исчезновения Тургайского пролива предки *Speleomantes* попали в Европу. Здесь эти саламандры известны, начиная со среднего миоцена (14.5—13.7 МЛН; Словакия).

Семейство Salamandridae возникло в позднем мелу [8, 10] после исчезновения сухопутной связи между Европой и Северной Америкой (97 МЛН). Наиболее древние палеонтологические находки саламандрид отмечены в палеоцене Германии и Франции (65.5—55.8 МЛН). Согласно молекулярным оценкам проникновение общего предка *Taricha* и *Notophthalmus* в Северную Америку произошло на границе палеоцена и эоцена (около 55.8 МЛН), а предков некоторых других групп саламандрид (например, *Tylotriton* и *Synops*) в Азию — после исчезновения Тургайского пролива (33.9 МЛН). Образование родов в подсемействах Salamandrinae и Pleurodelinae произошло с эоцена по средний миоцен, а видов — с миоцена по плиоцен.

Род *Triturus* сформировался в западной Европе около 34 МЛН (олигоцен). Возникновение комплексов *T. marmoratus* и *T. cristatus*, по-видимому, связано с изоляцией их предков морским проливом (на месте современной реки Рейн) в конце олигоцена (24 МЛН [10]). В этот период предки ком-

плекса *T. marmoratus* населяли западную Европу, а *T. cristatus* — Богемско-Подольский остров. Судя по палеонтологическим данным [11—12], в конце среднего миоцена (около 12 МЛН) предки *T. carnifex*, *T. cristatus* и *T. dobrogicus* проникли в Карпаты и на Балканы, а *T. karelinii* — из северного Причерноморья на Кавказ. После исчезновения Южно-Кавказского пролива (9.7 МЛН) *T. karelinii* попал в Малую Азию. Дивергенция среди европейских видов гребенчатых тритонов началась, по-видимому, в конце миоцена и начале плиоцена в результате изоляции Малой Азии и Карпат, интенсивного горообразования на Балканах и заболачивания Паннонского бассейна [13].

Тритоны рода *Lissotriton* появились в западной Европе в среднем эоцене (около 44 МЛН). В раннем и среднем миоцене общий предок *L. vulgaris* и *L. montandoni* населял Богемскую и Подольскую возвышенности. Обособление *L. vulgaris* от *L. montandoni* началась в конце среднего миоцена (около 12 МЛН) и, по-видимому, было связано с изоляцией предков *L. vulgaris* на Кавказе, куда они проникли из северного Причерноморья [14]. В позднем миоцене *L. vulgaris* проник в Малую Азию и затем (около 9.0 МЛН) в Европу.

Проникновение общего предка переднеазиатских тритонов (*Ommatotriton* и *Neurergus*) из Европы в Малую Азию произошло на рубеже олигоцена и миоцена (около 26—22 МЛН). Обособление этих родов связано с изоляцией их предков проливом между Аравией и Малой Азией (средний миоцен; 17 МЛН). В позднем миоцене после исчезновения этого пролива (10.9—7.4 МЛН) предки *O. ophryticus* расселились на север, достигнув Черноморского побережья Турции, а затем и Кавказа [15].

Разделение родов *Salamandra* (вместе с *Lyciasalamandra*), *Chioglossa* и *Mertensiella* произошло в позднем мелу (около 75—70 МЛН) [8, 10]. С миоцена по плиоцен (24—2.6 МЛН) род *Mertensiella* населял Чехию и южную Германию. В конце среднего миоцена (около 12 МЛН) эти саламандры вероятно через северное Причерноморье попали на Кавказ, дав начало современной *M. caucasica*.

Среди современных бесхвостых амфибий наиболее древняя ветвь — это семейства Leiopelmatidae и Ascaphidae, общий предок которых отделился от основного ствола еще на границе триаса и юры (около 240—180 МЛН) [16—17].

Наиболее ранние палеонтологические находки Discoglossioidea (*Eodiscoglossus*) отмечены из средней юры (166—165 МЛН) Великобритании. Многочисленные остатки этих лягушек известны из различных районов Евразии и Северной Америки (поздняя юра — ранний эоцен). Время дивергенции между семействами Alytidae, Discoglossidae и Bombinatoridae — поздняя юра (не позднее 150 МЛ) [17]. В этот период после возникновения Тургайского пролива предки первых двух семейств остались в Европе, а последние — в Азии. Обособление Alytidae и Discoglossidae связано с формированием морского пролива между южной и северной частями западной Европы (соответственно). Наиболее ранние палеонтологические находки Alytidae отмечены

в позднем мелу (133—129 МЛН) Испании, а Discoglossidae — в среднем палеоцене (63 МЛН) Бельгии. Представители современного рода *Discoglossus* известны с границы эоцена и олигоцена (34—33 МЛН) Бельгии, а *Alytes* — со среднего миоцена (13.8 МЛН) Испании. Образование современных видов в родах *Alytes* и *Discoglossus* происходило со среднего миоцена по плиоцен. Судя по палеонтологическим данным [11], в конце среднего миоцена (около 12 МЛН) Discoglossidae проникли из северного Причерноморья на Кавказ, а в позднем миоцене после исчезновения Южно-Кавказского пролива (9.7 МЛН) — на Ближний Восток (*Discoglossus nigriventris*).

Род *Bombina* включает два подрода, *Bombina* и *Grobina* (южный Китай и северный Вьетнам), обособившихся в раннем миоцене (19 МЛН) [18]. В начале миоцена жерлянки проникли из Азии в Европу, где их наиболее ранние палеонтологические находки известны из Германии (24—23 МЛН). Поднятие Гималаев и Тибетского плато в середине миоцена (10—15 МЛН) привело к резкому иссушению климата в Центральной Азии и обособлению дальневосточной и западно-палеарктической частей ареала подрода *Bombina*. В Европе наиболее ранние находки современных видов *B. bombina* и *B. variegata* известны из позднего миоцена (9.2—8.6 МЛН) Австрии и Чехии (соответственно).

Первые Pelobatoidea отмечены из поздней юры (153—145 МЛН) Северной Америки. В меловой период (112—66 МЛН) они, отделившись от оставшихся в Америке Scaphiropodidae, проникли в Европу [16]. Здесь их палеонтологические находки встречаются, начиная с раннего эоцена (52.6—51.0 МЛН; Франция). Далее от основного ствола отделились Pelodytidae, известные в Европе, начиная с середины эоцена (44.2—42.6 МЛН; Франция). В миоцене крестовки расселились по западной и центральной Европе, а в конце среднего миоцена (около 12 МЛН) предок *Pelodytes caucasicus* попал через северное Причерноморье на Кавказ.

Обособление семейств Pelobatidae и Megophriidae вероятно связано с исчезновением Тургайского пролива (33.9 МЛН). На рубеже эоцена и олигоцена предки Megophriidae проникли из Европы (Pelobatidae) в Азию, где их палеонтологические находки (*Ulinia* и *Macropelobates*) известны из Монголии и Китая. Представители современного рода *Pelobates* отмечены, начиная с раннего олигоцена (34—33 МЛН; Германия), *P. syriacus* — со среднего миоцена (14.3—14.1 МЛН; Германия), *P. cultripes* — с границы среднего и позднего миоцена (12.4—11.1 МЛН; Испания), а *P. fuscus* — с позднего миоцена (7.7—6.8 МЛН; Венгрия). Время дивергенции между *P. fuscus* и *P. vespertinus* составляет не менее 2.4 млн. лет (плиоцен) [19].

Семейство Bufonidae возникло в Южной Америке [20—21]. По-видимому, в раннем палеоцене (около 68—66 МЛН) жабы проникли из Южной в Северную Америку, а затем и в Европу. В конце палеоцена (около 57—56 МЛН) они попали из западной Европы в Африку. Наиболее ранние находки жаб в Европе известны из палеоцена (57 МЛН) Франции. Однако с эоцена

по начало миоцена они здесь более не отмечались. Вторичное проникновение жаб в Евразию (Аравия), по-видимому, произошло из Африки. В конце олигоцена, когда исчез пролив между Аравией и Малой Азией (27 МЛН), они расселились по остальной части Евразии [22]. Филогенетические связи между жабами рода *Bufo* из Старого Света до сих пор остаются слабо изученными. Вероятно, жабы, населяющие Индию и Юго-Восточную Азию, являются ближайшими родственниками всех палеарктических зеленых и серых жаб [23].

Наиболее ранние палеонтологические находки зеленых жаб (подрод *Bufo*) известны из раннего миоцена Турции (20—18 МЛН), Германии и Испании (18—17 МЛН). Формирование современных диплоидных видов зеленых жаб происходило в миоцене и плиоцене. Полиплоидные виды (*B. pewzowi*, *B. oblongus*, *B. pseudoraddei*, *B. baturae* и *B. zugmayeri*), по-видимому, появились в плейстоцене. В раннем миоцене предки серых жаб (подрод *Bufo*) населяли Китай, где их палеонтологические находки (*B. linguensis*) известны из среднего миоцена (16.0—13.8 МЛН; провинция Шандонг). Позднее они проникли в Европу, где известны, начиная со среднего миоцена (14.5—13.7 МЛН). Современные серые жабы представлены западно-палеарктической и дальневосточной группами, время дивергенции между которыми составляет не менее 10 млн. лет [24]. Возникновение видов внутри этих групп происходило в позднем миоцене и плиоцене. Палеонтологические останки камышовый жабы, *B. calamita* (подрод *Epidalea*) отмечены только в западной Европе. Наиболее ранние их находки известны из позднего миоцена (7.1 МЛН) Испании. Североафриканская жаба *B. brongersmai*, по-видимому, является ближайшим родственником *B. calamita* (время дивергенции около 22 МЛН).

Семейство Hylidae возникло в Южной Америке. Время дивергенции между Hylidae и Bufonidae составляет около 97 млн. лет (средний мел) [25]. Наиболее ранние палеонтологические находки квакш известны из палеоцена Бразилии (65.5—55.5 МЛН). Австралия была заселена ими в палеоцене (около 62 МЛН) через Антарктиду [17]. Из Южной в Северную Америку квакши проникли в палеоцене или раннем эоцене. В раннем олигоцене (около 33 МЛН) они через Берингийский мост попали из Северной Америки в Азию [26], дав начало группе *Hyla arborea*. В начале миоцена (около 24 МЛН) представители этой группы попали из Азии в Европу. Здесь их палеонтологические находки известны, начиная с раннего миоцена (17.6 МЛН; Австрия). В среднем миоцене (около 17 МЛН) квакши из американской группы *H. eximia* проникли через Берингийский мост в Азию, дав начало дальневосточной квакше, *H. japonica* [26]. Возникновение всех современных видов палеарктических квакш происходило с миоцена по плиоцен.

Семейство Ranidae возникло в мелу уже после расхождения Африки и Южной Америки (105 МЛН) [27]. Наиболее ранние палеонтологические находки ранид относятся к позднему мелу (99.6—93.5 МЛН) Судана.

В позднем палеоцене (57.2—56.0 МЛН) эти лягушки проникли из Африки в Европу (Франция), но впоследствии, по-видимому, вымерли. В среднем палеоцене (60 МЛН) Индия с многочисленными представителями семейства Ranidae «причалила» к азиатскому континенту. С эоцена по ранний миоцен (55.8—22 МЛН) эти лягушки неоднократно проникали по Берингийскому мосту из Азии в Северную Америку и обратно. После исчезновения Тургайского пролива (33.9 МЛН) предки зеленых лягушек (*Pelophylax*) попали в Европу. Здесь их палеонтологические находки известны, начиная с раннего олигоцена (33.0—31.5 МЛН; Германия). В миоцене (не позднее 10 МЛН) они, проникнув в Азию, дали начало дальневосточной группе видов зеленых лягушек.

Предки бурых лягушек (*Rana*) в миоцене (около 22 МЛН [27]) по Берингийскому мосту из Северной Америки пришли в Азию, а затем и в Европу. Здесь наиболее ранние их палеонтологические находки известны из раннего миоцена (19.5—19.0 МЛН) Германии. В середине миоцена (не менее 10 МЛН) обособились дальневосточная и западно-палеарктическая (последняя включает *R. asiatica*) группы бурых лягушек [28]. Диверсификация внутри этих групп происходила с позднего миоцена по плиоцен.

Автор искренне признателен Л. Я. Боркину, Г. А. Ладе, Г. А. Мазепе, Д. В. Скоринову, П. П. Скучасу и М. А. Шишкину за ценные дополнения и критические замечания. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ (№11-04-90424 и №11-04-01141) и программы Президиума РАН «Молекулярная и клеточная биология».

1. Popov S. V., Rögl F., Rozanov A. Y., Steininger F. F., Shcherba I. G., Kovac M. (eds.) Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. 10 maps Late Eocene to Pliocene. Stuttgart, 2004. 85 S. (Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Bd. 250).
2. Smith A. G., Smith D. G., Funnell F. M. Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines. Cambridge Univ. Press., 1994. VIII+102 p.
3. Böhme M., Ilg A. The database of lower vertebrates fossil fishes, amphibians, reptiles localities and taxa especially from the Neogene (fosFARbase) [Электронный ресурс]. 2003. Режим доступа: <http://www.wahre-staerke.com>, свободный. Проверено 19.01.2010.
4. Estes R. Gymnophiona, Caudata. Stuttgart – New York: Gustav Fischer, 1981. XVI+115 p. (Encyclopedia of Paleoherpetology, part 2).
5. Sanchiz B. Salientia. München: Pfeil, 1998. XII+276 p. (Encyclopedia of Paleoherpetology, part 4).
6. Rage G.-C., Roček Z. Evolution of anuran assemblages in the Tertiary and Quaternary of Europe, in the context of paleoclimate and paleogeography // Amphibia-Reptilia. 2003. V. 24. P. 133—167.
7. Ратников В. Ю. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Тр. Науч.-исслед. ин-та геол. Воронеж. гос. у-та, Воронеж. 2002. Вып. 10. С. 1—138.
8. Zhang P., Wake D. B. Higher-level salamander relationships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes // Mol. Phyl. Evol. 2009. V. 53. P. 492—508.

9. Vieites D. R., Min M.-S., Wake D. B. Rapid diversification and dispersal during periods of global warming by plethodontid salamanders // PNAS 2007. V. 104, No. 50. P. 19903—19907.
10. Steinfartz S., Vicario S., Arntzen J. W., Cacccone A. A Bayesian approach on molecules and behavior: reconsidering phylogenetic and evolutionary patterns of the Salamandridae with emphasis on *Triturus* newts // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 2007. 308B. P. 139—162.
11. Estes R., Darevsky I. Fossil amphibians from the Miocene of the North Caucasus, U.S.S.R. // J. Paleontol. Soc. India 1977. V. 20 (for 1975). 164—169.
12. Venczel M., Ştiucă E. Late middle Miocene amphibians and squamate reptiles from Tauţ, Romania // Geodiversitas 2008. V. 30, No. 4. 731—763.
13. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб.: «Европейский дом». 2009. 592 с.
14. Скоринов Д. В. Систематика и распространение тритонов видовой группы *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae). Дисс. соиск. канд. биол. наук. С-Петербург. 2009. 290 с.
15. Litvinchuk S. N., Zuiderwijk A., Borkin L. J., Rosanov J. M. Taxonomic status of *Triturus vittatus* (Amphibia: Salamandridae) in western Turkey: trunk vertebrae count, genome size and allozyme data // Amphibia-Reptilia. 2005. V. 26, No. 3. P. 305—323.
16. Marjanovic D., Laurin M. Fossils, molecules, divergence times, and the origin of Lissamphibians // Syst. Biol. 2007. V. 56, No. 3. P. 369—388.
17. Roelants K., Gower D. J., Wilkinson M., Loader S. P., Biju S. D., Guillaume K., Moriau L., Bossuyt F. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians // PNAS. 2007. V. 104, No. 3. P. 887—892.
18. Zheng Y., Fu J., Li S. Toward understanding the distribution of Laurasian frogs: A test of Savage's biogeographical hypothesis using the genus *Bombina* // Mol. Phylog. Evol. 2009. V. 52. P. 70—83.
19. Crottini A., Andreone F., Kosuch J., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Eggert C., Veith M. Fossorial but widespread: the phylogeography of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), and the role of the Po Valley as a major source of genetic variability // Mol. Ecol. 2007. V. 16. P. 2734—2754.
20. Pauly G. B., Hillis D. M., Cannatella D. C. The history of a Nearctic colonization: molecular phylogenetic and biogeography of the Nearctic toads (*Bufo*) // Evolution. 2004. V. 58, No. 11. P. 2517—2535.
21. Pramuk J. B., Robertson T., Sites Jr J. W., Noonan B. P. Around the world in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (Anura: Bufonidae) // Global Ecol. Biogeogr. 2007. V. 17, No. 1. P. 72—83.
22. Van Bocxlaer I., Loader S. P., Roelants K., Biju S. D., Meneron M., Bossuyt F. Gradual adaptation toward a range-expansion phenotype initiated the global radiation of toads // Science 2010. V. 327. P. 679—682.
23. Van Bocxlaer I., Biju S. D., Loader S. P., Bossuyt F. Toad radiation reveals into-India dispersal as a source of endemism in the Western Ghats-Sri Lanka biodiversity hotspot // BMC Evol. Biol. 2009. V. 9. P. 131.
24. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Skorinov D. V., Rosanov J. M. A new species of common toads from the Talysh Mountains, south-eastern Caucasus: genome size, allozyme, and morphological evidences // Russ. J. Herpetol. 2008. V. 15, No. 1. P. 19—43.

25. Igawa T., Kurabayashi A., Usuki C., Fujii T., Sumida M. Complete mitochondrial genomes of three neobatrachian anurans: a case study of divergence time estimation using different data and calibration settings // *Gene* 2008. V. 407. P. 116—129.
26. Smith S. A., Stephens P. R., Wiens J. J. Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in Holarctic treefrogs // *Evolution*. 2005. V. 59, No. 11. P. 2433—2450.
27. Wiens J. J., Sukumaran J., Pyron R. A., Brown R. M. Evolutionary and biogeographic origins of high tropical diversity in Old World frogs (Ranidae) // *Evolution*. 2009. V. 63, No. 5. P. 1217—1231.
28. Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. Genome size variation in *Rana arvalis* and some related brown frog species, including taxonomic comments on the validity of the *R. arvalis* subspecies // *Zeitschr. Feldherpetol.* 2008. Suppl. 13. 95—112. (D. Glandt & R. Jehle (Eds.): *Der Moorfrosch/The Moor Frog (Rana arvalis)*, Laurenti Verlag, Bielefeld).

ФАУНА РЕПТИЛИЙ СУХИХ ЮГО-ВОСТОЧНЫХ ПРЕДГОРИЙ ДАГЕСТАНА

Л. Ф. Мазанаева, А. Д. Аскендеров, З. С. Султанова

Дагестанский государственный университет, Махачкала

FAUNA OF REPTILES OF DRY SOUTHEAST FOOTHILLS OF DAGESTAN AND PERSPECTIVES FOR CONSERVATION

L. F. Mazanaeva, A. D. Askenderov, Z. S. Sultanova

Dagestan State University, Makhachkala

New data on distribution of reptiles in dry foothills of southeast of Dagestan were obtained. We marked 18 species of reptilian, including 13 Mediterranean species and 3 Frontier-Asian species. Data on an abundance of species, about their habitats and the number are given, received in 2007—2009. Recommendation to protection its xerophils species of reptilian in Russia are suggested.

Сухие предгорья Дагестана населены богатой и уникальной ксерофильной фауной рептилий, значительная часть которых представлена периферийными и малочисленными популяциями. Сведения по численности видов крайне скудны, а представления об их распространении и распределении по ландшафтам недостаточны. В 2007 году при обследовании полупустынных ландшафтов нижних предгорий на юго-востоке Дагестана сделана первая достоверная находка стройной змееголовки в регионе, найдена популяция длинноногого сцинка, ранее известного в республике по единственному экземпляру [1], а также получены данные по распространению и экологии некоторых видов рептилий [2]. Цель настоящего сообщения — дополнить имеющиеся сведения по фауне рептилий сухих предгорий Дагестана. Мы приводим данные по видовому составу, территориальному распределению, относительной численности рептилий, полученные при обследовании наиболее теплых и сухих юго-восточных предгорий республики, и даем рекомендации к охране.

Материал собран в 2007—2009 гг. в Дербентском, Табасаранском и Сулейман-Стальском районах со второй половины апреля по конец июня. Нами обследованы наиболее ксерофитизированные ландшафты сухих предгорий в бассейне р. Рубас на высоте 130—350 м н. у. м. (Рис. 1). Для возвышенностей и холмов характерны полынно-эфемеровые ассоциации с преобладанием полыни таврической, для днищ — солянковые группировки, для подножий, оврагов, балок — шибляк, вдоль речных артерий — тугай [3—5].

Учеты рептилий проведены на трансектах шириной 2—3 м, длиной 1 и 5 км [6—7]. Все данные пересчитаны на 1 га. Площадь исследованной территории — около 465 км². Суммарная протяженность маршрутов составила

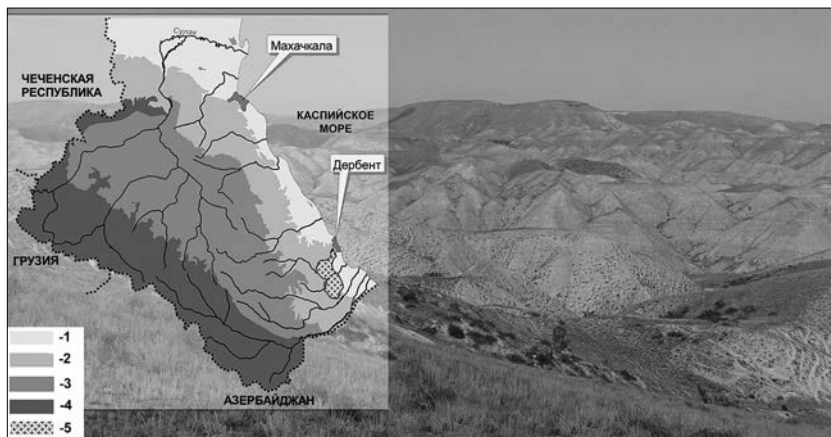


Рис. 1. Сухие юго-восточные предгорья Дагестана: 1 — низменность; 2 — предгорья; 3 — внутригорный район; 4 — высокогорья; 5 — предгорный рефугиум ксерофильной фауны.

около 250 км. Названия видов даны в соответствии с современными таксономическими сводками [8—9].

На исследованной территории зарегистрировано 5 видов ящериц: стройная змееголовка, *Ophisops elegans* (Menetries, 1832), длинноногий сцинк, *Eumeces schneideri* (Daudin, 1802) быстрая ящурка, *Eremias velox* (Pallas, 1771), полосатая ящерица, *Lacerta strigata* (Eichwald, 1831), желтопузик, *Pseudopus apodus* (Pallas, 1774); 10 видов змей: червеобразная слепозмейка, *Typhlops vermicularis* (Merrem, 1820), оливковый полоз, *Platyceps najadum* (Eichwald, 1831), краснобрюхий полоз, *Hierophis schmidtii* (Nikolsky, 1909), обыкновенный уж, *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758), водяной уж, *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768), западный удавчик, *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758), ошейниковый эйренис, *Eirenis collaris* (Menetries, 1832), смиренный эйренис, *Eirenis modestus* (Martin, 1838), кошачья змея, *Telescopus fallax* (Fleischmann, 1831), гюрза, *Macrovipera lebetina* (Linnaeus, 1758) и 3 вида черепах: средиземноморская черепаха *Testudo graeca* (Linnaeus, 1758), каспийская черепаха, *Mauremys caspica* (Gmelin, 1774), болотная черепаха, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). При дальнейших исследованиях вполне вероятно нахождение Палласового полоза, *Elaphe sauromates* (Pallas, [1814]), закавказского полоза, *Zamenis hohenackeri* (Strauch, 1873), разноцветного полоза, *Hemorrhois ravergieri* (Menetries, 1832) и кавказской агамы *Laudakia caucasica*, (Eichwald, 1831), распространенных в ксерофитных биотопах предгорий Дагестана.

Наиболее интересно, с фаунистической точки зрения, обнаружение локальных и жизнеспособных популяций стройной змееголовки и длинноногого сцинка, находящихся на северном пределе ареалов и, по-видимому, изолированно от закавказских. Змееголовка предпочитает днища широких

балок, пологие склоны и вершины холмов. В качестве укрытий использует основания мелких кустарничков, трещины в почве и пустоты под камнями. Сцинк обитает на каменистых склонах и гребнях холмов, предпочитает мягкие грунты с травостоем и крупными плоскими камнями. Численность в популяциях невысокая: сцинка — 1—1,3 ос./га, змееголовки — 1,7—2 ос./га. Оба вида симбиотопичны с быстрой ящуркой, желтопузиком, слепозмейкой, средиземноморской черепахой, ошейниковым эйренисом, оливковым полозом, кошачьей змеей и гюрзой. Все особи кошачьей змеи, ошейникового эйрениса и слепозмейки найдены на открытых склонах под плоскими камнями, последние два вида также в трещинах почвы. Кошачья змея редка (0,7 ос./га), ошейниковый эйренис (3,3 ос./га) и слепозмейка многочисленны (6,7 ос./га). Последний вид местами образует значительные скопления, так на легких грунтах под песчаниковыми скалами отмечалось до 11 особей на 100 м маршрута. Быстрая ящурка, распространенная в Дагестане по песчаным массивам низменности и прибрежных дюн, отмечена здесь на глинистых почвах. Она занимает выровненные поверхности у основания холмов, ее численность невысокая (0,7—1 ос./га). Средиземноморская черепаха — пластичный вид, обитающий в республике в самых разнообразных местообитаниях — в степи, полупустыне, шибляке, пойменном лесу, на прибрежных песчаных дюнах и в антропогенном ландшафте, отмечена нами на участках полынно-солянковой полупустыни, а также на склонах проросших ксерофильным кустарником. Численность ее невысокая: на полупустынных участках — 0,6—0,7 ос./га, в шибляке — 1,3—1,7 ос./га. Желтопузик, вид многочисленный и широко распространенный в ксерофитных биотопах предгорий и низменности, селится почти во всех местообитаниях. Его численность довольно высокая: в полупустынных ландшафтах (3,7—5 ос./га), на участках сухой степи (5—6,7 ос./га), в шибляке (8 ос./га).

Полосатая ящерица — фоновый вид предгорий, встречается здесь на участках с более или менее развитым травостоем и кустарниковой растительностью. На открытых склонах селится в местах с наличием укрытий — кустов, промоин, нагромождения камней и мусора. Наиболее часто она встречается в агробиоценозах, в шибляке и тугаях, а также на участках пойменных лугов. Смирный эйренис найден на каменистом склоне, заросшем кустарником, в насыпи камней. Краснобрюхий и оливковый полозы отмечены на пологих каменистых склонах возвышенностей и в зарослях по берегам рек. Оба вида немногочисленны (0,1—0,2 ос./га). В околородной растительности вдоль рек и по берегам их стариц с зарослями тростника и рогоза, встречаются совместно обыкновенный и водяной ужи, а также каспийская и болотная черепахи. Гюрза тяготеет к местообитаниям с постоянными или временными источниками воды. Она отмечена на скалистых склонах речных долин, на вершинах холмов в местах выхода твердых пород, на пологих каменистых склонах ущелий и в зарослях ксерофитных кустарников с доминированием крушины Палласа и тамарикса. Наибольшая плотность

отмечена в пойменных биотопах р. Камышчай (1,7 ос./га), в балках со сглаженными склонами, в верхней части которых есть выходы твердых пород (0,3—0,7 ос./га). Западный удавчик обнаружен нами в трещине глинистого грунта у подножия первой горной гряды.

Судя по приведенным данным фоновыми, многочисленными видами исследованных полупустынных ландшафтов являются желтопузик, ошейниковый эйренис и слепозмейка, фоновыми, но немногочисленными – змееголовка, сцинк, средиземноморская черепаха, кошачья змея, оливковый полоз и гюрза. В Закавказье весь этот комплекс симпатрических видов рептилий занимает сходные полупустынные ландшафты [10—12].

Отмеченные выше 18 видов составляют около 43% от видового богатства рептилий республики, 11 видов (включая подвид средиземноморской черепахи — *Testudo graeca pallasi* Chkhikvadze et Bakradze, 2002) нигде больше на территории Российской Федерации не встречаются. Редкие и охраняемые виды составляют 61%. Средиземноморская черепаха включена в Красный список МСОП [13], западный удавчик, кошачья змея, гюрза — в Красную книгу РФ, 2001 [14]. Все перечисленные виды, а также красnobрюхий полоз, стройная змееголовка, длинноногий сцинк включены в Красную книгу Республики Дагестан [15]. Редкими или имеющими ограниченное распространение на территории Северного Кавказа являются также каспийская черепаха, червеобразная слепозмейка, ошейниковый и смиренный эйренисы. Эти

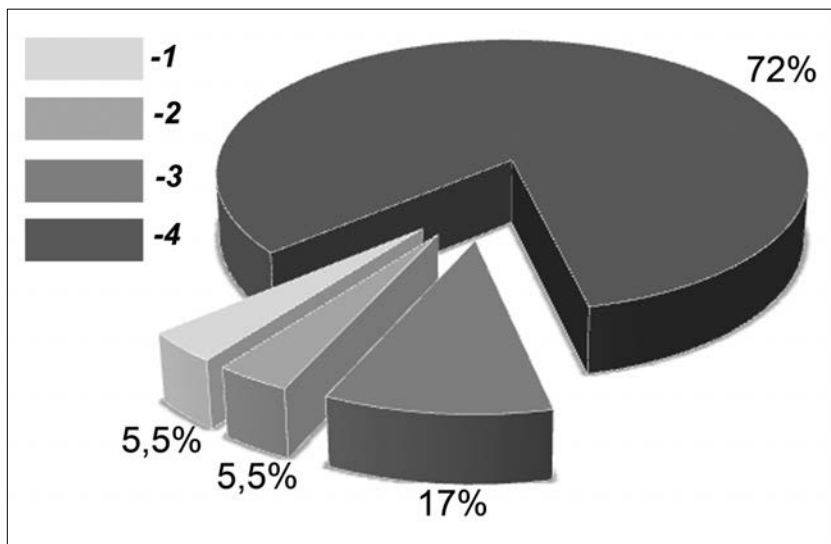


Рис. 2. Эколого-фаунистический состав рептилий сухих юго-восточных предгорий Дагестана: 1 — европейские виды; 2 — туранские виды; 3 — переднеазиатские виды; 4 — средиземноморские виды.

виды, основной ареал которых лежит к югу от границ республики, представлены здесь краевыми популяциями.

По сходству ареалов и происхождения отмеченные рептилии относятся к средиземноморским, переднеазиатским, туранским и европейским видам [12, 16]. Основное ядро фауны (89%) составляют 13 средиземноморских видов (каспийская и средиземноморская черепахи, желтопузик, змееголовка, полосатая ящерица, слепозмейка, западный удавчик, оливковый полоз, смиренный эйренис, кошачья змея, гюрза, обыкновенный и водяной ужи) и 3 переднеазиатских вида (сцинк, краснобрюхий полоз и ошейниковый эйренис). Из туранских видов здесь обитает быстрая ящурка, европейских — болотная черепаха (Рис. 2). Таким образом, на исследованной территории отмечено самое высокое представительство средиземноморских и переднеазиатских видов не только в Дагестане, но и на всем северном склоне Восточного Кавказа. Приведенные данные свидетельствуют о природоохранной ценности этого предгорного рефугиума ксерофильной фауны.

Для сохранения наиболее полночленного средиземноморско-переднеазиатского комплекса видов в Российской Федерации необходимо создать заповедник в сухих юго-восточных предгорьях Дагестана.

1. Мазанаева Л. Ф., Орлова В. Ф. Новые находки ящериц (Sauria: Lacertidae, Scincidae) в Дагестане // Бюлл. МОИП. 2009. Т. 114. Вып. 4. С. 63—66.
2. Мазанаева Л. Ф., Ильина Е. В., Аскендеров А. Д., Султанова З. С. Герпетофауна эфемерных ландшафтов Южного Дагестана // Животный мир горных территорий. 2009. М.: Изд-во КМК. С. 347—349.
3. Чиликина Л. Н., Шифферс Е. В. Карта растительности Дагестанской АССР. М.: Изд-во АН СССР. 1962. 96 с.
4. Гурлев А. И. Природные зоны Дагестана. Махачкала: Изд-во Дагучпедгиз. 1972. 212 с.
5. Эльдаров М. М. Физическая география предгорного Дагестана // Межвузовский сборник научных трудов. 1984. Ростов-на-Дону: Изд-во РГПИ. 136 с.
6. Динесман Л. Г., Калецкая М. Л. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета и географическое распределение наземной фауны. 1952. М.: Изд-во АН СССР. С. 329—340.
7. Щербак Н. Н. Количественный учет // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. 1989. Киев.: Изд-во Киевская книжная типография научной книги. С. 121—125.
8. Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (Таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб.: Изд-во ЗИН РАН. 2004. 232 с.
9. Туниев Б. С., Орлов Н. Л., Ананьева Н. Б., Агасян А. Л. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб. Изд-во КМК. 2009. 223 с.
10. Мухелишвили Т. А. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси: Изд-во Мецниереба. 1970. 241 с.

11. *Алекперов А. М.* Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Изд-во Элм. 1978. 264 с.
12. *Туниев Б. С.* Герпетофауна гор альпийской складчатости Кавказа и Средней Азии. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. 1995 СПб.: ЗИН РАН. 44 с.
13. *Присяжнюк В. Е., Божанский А. Т., Кожурина Е. И., Морозов В. В., Назырова Р. И., Шилин Н. И., Фомина Н. В.* Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. Ч. 1 (позвоночные животные). // Бюлл. Красной книги. 2004. М. 304 с.
14. Красная книга Российской Федерации (животные). М.: Изд-во АСТ-Астрель. 2001. 860 с.
15. Красная книга республики Дагестан. Махачкала: Изд-во Республиканская газетно-журнальная типография. 2009. 552 с.
16. *Даревский И. С.* Фауна пресмыкающихся Армении и ее зоогеографический анализ. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. 1957. Ереван: Институт зоологии АН АССР. 28 с.

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ СЕРОЙ ЖАБЫ
(*Bufo bufo* LINNAEUS, 1758) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ
АРЕАЛА (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ, ПРИРОДНЫЙ ПАРК
«СИБИРСКИЕ УВАЛЫ»)**

А. В. Матковский¹, В. П. Стариков¹, С. М. Ляпков²

¹Сургутский государственный университет, Сургут

²Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва

**DATA ON THE ECOLOGY OF A COMMON TOAD
(*Bufo bufo* LINNAEUS, 1758) AT THE NORTHERN BORDER OF THE RANGE
(WESTERN SIBERIA, NATURAL PARK «SIBERIAN UVALY»)**

A. V. Matkovskiy¹, V. P. Starikov¹, S. M. Lyapkov²

¹Surgut State University, Surgut

²M. V. Lomonosov Moscow State University, Department of Biology, Moscow

Materials on habitat, abundance, population structure, reproduction, development, and nutrition of common toad at the northern border of the range in Western Siberia are presented and discussed.

Северная граница ареала серой жабы в Западной Сибири проходит по югу Ямало-Ненецкого автономного округа и северу Ханты-Мансийского автономного округа (ХМАО) [1]. Сведения по экологии на этой территории фрагментарны [2,3]. Мы исследовали популяцию в природном парке «Сибирские Увалы», который расположен в северо-восточной части ХМАО — Югры (ХМАО). Согласно геоботаническому районированию Западно-сибирской равнины, изученная территория находится в бореальной зоне Урало-Сибирской фратрии северо-таежной формации [4].

Сбор материала проводили в окрестностях базы «Глубокий Сабун» (62°50' N, 81°25' E, 120 м над уровнем моря) в 2006 и 2007 гг., всего отловлено 299 особей.

На изученной территории *Bufo bufo* обычна и является преобладающим видом среди земноводных, хотя высокой численности не достигает. В то же время по данным Ю. С. Равкина с соавторами [3] на долю обыкновенной жабы и сибирского углозуба (причем преимущественно углозуба) в северной тайге Западной Сибири приходится 2% населения земноводных и 98% на остромордую лягушку.

Мы встречали *B. bufo* еще в окрестностях вахтового поселка Северный (Сургутский район) в 2009 г., где она редка. В учетах Л. Г. Вартапетова [5] в северной тайге отмечена лишь остромордая лягушка. Не найдена *B. bufo* и в других точках расположенных в подзоне северной тайги — в Березовском [6] и Сорумском [7] заказниках.

В природном парке «Сибирские Увалы» *B. bufo* впервые была встречена после зимовки в конце второй декады мая. Пик сезонной активности приходится на первую половину августа, что связано с оптимальными гидротермическими условиями в это время года. Последние встречи отмечены в первой декаде сентября. Зимует *B. bufo* в лишайниковых сосняках, где отмечали первые встречи весной и последние — осенью.

За весь период активности максимальное обилие *B. bufo* (без учета сеголеток) характерно для экотона между переходным болотом и смешанным лесом (8,30 ос/100 конусо-суток). Менее обильна она на верховых болотах (4,80), в темнохвойных кустарничково-зеленомошных и темнохвойных зеленомошных лесах (4,07), еще реже встречалась на низинных (2,70) и переходных (1,00) болотах, а также в сосновых лишайниковых лесах (1,40) и на лугах (0,80). Придерживается хорошо увлажненных биотопов, приближенных к пойме. Слабоувлажненные лишайниковые сосняки, сильно переувлажненные низинные и переходные болота использует в качестве временных стадий, например, при перемещении к нерестовым водоемам в период размножения. В окрестностях поселка Северный отмечена лишь в заболоченном темнохвойном лесу, где была редка (0,2).

Для *B. bufo* на изученной территории характерна высокая степень миграции, что выявлено с помощью метода мечения и повторных троекратных отловов [8]. $M21 = 32,5$ (метка повышенного риска, т.е. число выживших животных), выживаемость $\phi = 1,625$, а прирост численности $g = 0,6$. Показатели выживаемости низкие, что, вероятно, объясняется высокой степенью миграции. Поскольку сеголеток не учитывали, прирост численности происходил за счет мигрантов.

Методом скелетохронологии [9] установлено, что количество полностью резорбировавшихся линий склеивания составляет 2 или 3, а максимальное количество зимовок — 15—16. Среднее значение возраста самок — 9,5 (6—15), самцов — 9,5 (5—14). Полученные нами средние и максимальные значения возраста самцов превышают соответствующие значения, известные по литературным данным (среднее 10,0 лет; максимум 12,0 [10]). Среди взрослых животных ($n = 87$) чаще всего (19,5%) встречались особи, имеющие 8 линий склеивания (т.е. пережившие 10—11 зимовок). Низкая доля особей, зимовавших до 5—6 раз (9,1%), объясняется засухами в летние периоды 2001—2003 гг., приводящими к пересыханию материнских водоемов и массовой гибели личинок.

Среди половозрелых соотношение численности полов (самки: самцы) за весь период активности — 0,8:1,0 ($n = 199$). Нерест начинался в первой декаде июня (06.VI.07). В окрестностях базы «Глубокой Сабун» *B. bufo* размножается в двух постоянных водоемах (С-1 и С-2). Нерестовые водоемы характеризовались площадью более 1 га, рН = 6,5—7,5, температурой 10—12 °С. Соотношение полов (самки: самцы) во время откладывания икры — 1,0:2,3. Число самцов, не участвующих в спаривании, в 7 раз превышало количество

размножавшихся самцов. Длина тела размножавшихся самцов изменялась в пределах 54—74 мм, самок — 77—88 мм. Плодовитость — $3274 \pm 270,3$ (1600—4780). Между длиной тела самок и их плодовитостью выявлена сильная корреляция ($r = 0,90$). Длительность эмбрионального развития (измерялось до начала выклева) 8 суток, личиночного — 33. Первые метаморфозировавшие особи появились 17.VII.07, массовый выход на сушу приходился на третью декаду июля. Различия между средней длиной тела сеголеток закончивших метаморфоз статистически незначимы ($t(90) = -0,615$, $P = 0,540$); средняя длина тела — $9,9 \pm 0,2$ мм (8,1—13,1; $n = 48$) для С-1 и $10,1 \pm 0,2$ мм (8,3—13,2; $n = 44$) для С-2. Перед уходом на зимовку (вторая половина первой декады сентября) длина тела сеголеток была больше — $23,2 \pm 0,3$ мм (18,3—26,8; $n = 51$).

На протяжении всего периода активности в рационе *B. bufo* преобладали герпетобионты. У взрослых и молодых среди герпетобионтов доминировали муравьи (65,71% и 68,59% соответственно), у сеголеток — ногохвостки (37,76%), наземные клещи (24,49%) и пауки (8,16%); а также муравьи (6,12%). Реже встречались хортобионты, причем тенденции к сокращению их доли наблюдались в ряду: сеголетки (40,0%) → молодые (24,4%) → взрослые (10,4%). Наиболее предпочтительной группой в питании *B. bufo* были муравьи с длиной тела от 3,71 до 10,79 мм, они составили 65,71% от общего числа беспозвоночных животных. Самыми крупными жертвами являются личинки чешуекрылых и усачи. Их максимальная длина тела составила 44,17 мм (личинки бражника) и 22,49 мм (усачи). Такие крупные насекомые найдены в желудках взрослых самок со средней длиной тела 86 мм и весом 64,5 г ($n = 8$).

Авторы признательны Э. М. Смириной за помощь и ценные указания в определении возраста.

1. Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: Животные, растения, грибы / Отв. ред. Л. Н. Добринский. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1997. 240 с.
2. Равкин Ю. С. Численность и распределение земноводных в лесной зоне Западной и Средней Сибири // Экология, 1976. №5. С. 53—61.
3. Равкин Ю. С., Л. Г. Варпанетов, В. А. Юдкин и др. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. №5. 2003. С. 603—610.
4. Ильина И. С. [и др.] Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1985. 250 с.
5. Варпанетов Л. Г. Численность и распределение земноводных таежных междуручьев Западной Сибири // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука, 1980. С. 130—138.
6. Стариков В. П., Ибрагимова Д. В. Влияние поймы Оби на пространственное распределение и изменчивость амфибий // «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения»: Материалы Международной практической конференции, по-

- священной 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина 13-16 мая 2008 г. Часть II. ПГПУ им. В. Г. Белинского. Пенза, 2008. С. 292—295.
7. *Стариков В. П., Матковский А. В.* Динамика популяций амфибий Сорумского заказника // Человек и Север: Антропология, археология, экология: Материалы Всероссийск. конф. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2009. С. 363—366.
 8. *Heyer W. R. et al. (eds).* Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians / Washington: Smithsonian Institution Press, 1994. 364 p.
 9. *Смирин Э. М., Макаров А. Н.* Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 4. С. 599—604.
 10. *Cvetkovic D., Tomasevic N., Ficetola G. F., Crnobrnja-Isailovic J., Miaud C.* Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo* // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2009. V. 47, No 2. P. 171—180.

**РОЛЬ ТИРЕОИДНЫХ ГОРМОНОВ В РЕГУЛЯЦИИ
ОНТОГЕНЕЗА ЧЕРЕПА ИСПАНСКОГО ТРИТОНА
(*Pleurodeles waltl*, SALAMANDRIDAE, CAUDATA)**

К. М. Меркулова

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
Российской академии наук, Москва

**ROLE OF THYROID HORMONES IN THE REGULATION
OF CRANIAL ONTOGENY IN IBERIAN RIBBED NEWT
(*Pleurodeles waltl*, SALAMANDRIDAE, CAUDATA)**

K. M. Merkulova

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

Role of thyroid hormone (TH) in the regulation of cranial morphogeny in Iberian ribbed newt (*Pleurodeles waltl*) was studied experimentally. The comparison of cranial ontogeny in animals reared under different TH-levels (normal, low and high) revealed that: early-appearing cranial ossifications are almost TH-independent; metamorphic cranial transformations and lately-appearing dermal bones (*maxillare*, *praefrontale*, *nasale*) are TH-inducible; different parts of the bone may differ in the degree of TH-dependence; TH-dependence changes during bone development: bone may be indifferent to TH at the early stages of its morphogeny, but becomes TH-dependent at later stages; number of cranial elements can be changed by different TH-concentrations: it can be reduced as a result of bone fusion under the influence of high TH-concentrations and can be multiplied by separate calcification of several anlagen at low TH-concentration; nasal bone in *P. waltl* originates from several anlagen so it is of complex origin.

В онтогенезе позвоночных животных кости черепа появляются в определенной последовательности. Эта последовательность видоспецифична и может использоваться в филогенетических построениях [1]. Однако механизмы, обеспечивающие определенную последовательность, остаются малоизученными. Согласно Ханкену и Холлу [2], у амфибий развитие костей индуцируется тиреоидным гормоном (ТГ). Каждой кости присущ свой порог реакции на уровень гормона (чувствительность к гормону). Достижение определенного уровня ТГ в плазме крови индуцирует определенную кость. Время и последовательность появления кости определяется взаимодействием двух факторов — чувствительностью кости и уровнем гормона в плазме крови. Несмотря на то, что фактических данных в пользу этой гипотезы было немного, она стала популярной. Однако последующие исследования показали, что у амфибий появление не всех костей черепа индуцируется ТГ и что одна и та же кость у разных видов может различаться по зависимости от ТГ [3, 4]. В сложившихся обстоятельствах представляется целесообразным ис-

следовать роль ТГ в регуляции развития черепа испанского тритона. С этой целью сравнили онтогенез черепа у испанских тритонов, развивавшихся под воздействием разных ТГ уровней. Икру, а позднее личинок, полученных из одной кладки, содержали в нормальных условиях (дехлорированной чистой воде), часть в условиях повышенного уровня ТГ (в щелочном растворе трийодтиронина (T_3) концентрацией 1 нг/мл, 1,4 нг/мл, 10 нг/мл), часть в условиях пониженного уровня ТГ (в 0.02% растворе тиомочевины, которая блокирует синтез тиреоидных гормонов, подавляя секреторную активность щитовидной железы и вызывая дефицит ТГ). Для изучения развития костей черепа фиксированные животные окрашивались ализарином красным «С». Личинки ранних стадий обесцвечивались раствором КОН. Стадии определялись по таблице нормального развития [5]. Всего было исследовано более 200 экземпляров.

Скорость развития в целом и скорость развития черепа варьировали в зависимости от экспериментальных условий, в которых развивались животные. Содержание личинок в гормоне различных концентраций в разной степени ускоряло развитие. Содержание в растворе 10 нг/мл T_3 ускоряло развитие настолько, что животные начинали метаморфоз (в частности утрачивали жабры) еще на ранне-личиночной стадии и умирали не достигнув 42 стадии развития. По этой же причине при содержании в растворе 1,4 нг/мл T_3 личинки не развивались дальше средне-личиночного периода, достигая только 41—42 стадий. При 1 нг/мл животные метаморфозировали раньше, чем при нормальных условиях, но на выживаемости это не отразилось. Скорость личиночного развития при содержании в гойтрогене — тимочевине — замедлялась, метаморфоз не завершался и даже у животных в возрасте двух с половиной лет сохранялись наружные жабры, дорзальный и хвостовой плавники, личиночное строение небной области черепа.

Вне зависимости от экспериментальных условий эмбрионы и личинки на стадии вылупления краниальных окостенений не имели. В различных экспериментальных условиях кости, возникающие на ранне-личиночных стадиях (*coronoideum*, *palatinum*, *vomer*, *dentale*, *squamosum*, *praemaxillare*, *parasphenoideum*, *pterygoideum*, *angulare*), появлялись практически в одно и то же время и на одних и тех же стадиях (35—37стадии). Однако при повышенной концентрации ТГ наблюдался более интенсивный рост и кальцинация костей. Кости, возникающие в средне-личиночный период (39—50 стадии) по-разному реагировали на изменение ТГ-уровня. Так, *frontale* и *parietale*, появляющиеся на начальных стадиях этого периода (38—41 ст.), не зависели от концентрации гормона, а кости, появляющиеся на более поздних стадиях (43—50), реагировали на изменение уровня ТГ в крови. *Exoccipitale* оказалась чувствительна к пониженной концентрации ТГ — ее появление задержалось на 7 стадий по сравнению с нормой, тогда как увеличение концентрации до 1 нг/мл не повлияло на время появления кости. Появление *quadrato-jugale* ускорялось на 4 стадии (или 5 дней) под действием гормона

(1 нг/мл) и замедлялось на 3 стадии (2 дня) под действием гойтрогена по сравнению с нормой.

Кости, формирующиеся на позднее-личиночных стадиях (стадии 51—54), появляются в разное время в зависимости от экспериментальных условий. У животных, содержащихся в растворе Т₃, происходит преждевременное появление покровных костей черепа. При содержании в растворе ТГ концентрацией 1 нг/мл появление *maxillare* было ускорено на 18 дней (43 стадия, т.е. на 9 стадий раньше), при 1,4 нг/мл — на 22 дня (42 стадия или на 13 стадий раньше) по сравнению с нормой. При содержании в тиомочевине *maxillare* появляется на 54 стадии — на 24 дня позднее, чем у нормы, причем развивается только восходящий отросток, а основная часть кости, несущая зубы, отсутствует. *Praefrontale* появляется на 50—51 стадии при содержании в гормоне концентрацией 1 нг/мл., ускоряется на 12 дней по сравнению с нормой, а при содержании в тиомочевине — на 54 стадии, что на 32 дня позже, чем при нормальном развитии. ТГ ускоряет появление *nasale* на 8 дней (50 стадия). У животных, развивающихся в тиомочевине, *nasale* появляется не всегда и в разных количествах. Самое раннее появление *nasale* было отмечено у животного в возрасте 8.5 месяцев после вылупления, хотя у некоторых животных более старшего возраста она отсутствовала. Были обнаружены тритоны с двумя носовыми костями на каждой из сторон. У других носовая кость присутствовала в виде нескольких окостенений, причем их расположение у разных животных отличалось. Элементы носовой кости располагались или на крыше носовой капсулы латеральнее восходящего отростка *praemaxillare*, или крупным окостенением, налегающим на этот отросток, и одним или несколькими более мелкими окостенениями, располагающимися латеральнее этого отростка на хрящевой крыше обонятельной капсулы.

Кости эндохдрального происхождения (*orbitosphenoideum*, *prooticum*, *quadratum*), в норме возникающие в поздне-личиночный период, в меньшей степени зависели от ТГ. Появление *orbitosphenoideum* ускоряется на 8 дней (49—50 стадия) при повышении концентрации ТГ и замедляется на 4 дня (54 стадия) в сравнении с нормой в условиях пониженной концентрации ТГ. Кальцинация *prooticum* ускоряется на 6 дней (50 стадия) при воздействии гормоном и замедляется на 4 дня (54 стадия) под действием тиомочевины. Изменение концентраций не влияло на время появления *quadratum*.

Из-за разной реакции костей на воздействие ТГ в различных экспериментальных условиях (повышенное, пониженное содержание ТГ) меняется порядок появления костей, который считается строго видоспецифичным [6]. Так, в нормальных условиях кости появлялись в следующем порядке: *orbitosphenoideum* → *prooticum* → *maxillare* → *nasale* → *praefrontale* → *quadratum*. При содержании в тиомочевине: *orbitosphenoideum* → *prooticum* → *quadratum* → *maxillare* → *praefrontale* → *nasale*. При развитии животных на фоне повышенного уровня ТГ (1 нг/мл): *maxillare* → *orbitosphenoideum* → *nasale* → *praefrontale* → *prooticum* → *quadratum*.

Метаморфные преобразования черепа находятся под еще большим влиянием ТГ. При нормальных условиях во время метаморфоза резорбировался *coronoideum*, видоизменялся *vomer* (образовывался хоанальный и каудальный отростки путем резорбции соответствующих участков кости и нарастания новых, замещалось многорядное озубление однорядным), расщеплялся *palatopterygoideum* на 2 порции (*palatinum* и *pterygoideum*) и резорбировался *palatinum*. Причем перечисленные метаморфные преобразования происходили после появления костей позднеличиночной стадии (*orbitosphenoideum*, *prooticum*, *maxillare*, *nasale*, *praefrontale*).

При содержании в тиомочевине трансформация сошника, резорбция латерального края *vomer*, а также латерального края *palatinum* не завершились. Резорбция *coronoideum* сильно запаздывала, *palatinum* сохранялся, не происходило расщепления *palatopterygoideum* на каудальную и ростральную порции. Сошники несли по одному ряду зубов, расположенных как у постметаморфных животных, однако сама кость имела больше черты личиночной кости, чем постметаморфной. Каудальный отросток сошника не образовывался, однако образовывались отростки, растущие к *praemaxillare* и *maxillare*.

При развитии в повышенном гормональном фоне (1 нг/мл) метаморфное преобразование черепа ускорялось. *Coronoideum* резорбировался раньше нормы на 16 дней, *palatopterygoideum* расщеплялся на 20 дней раньше нормы, каудальный отросток *vomer* образовывался на 21 день раньше в сравнении с нормой, резорбция *palatinum* начиналась раньше нормы на 6 дней. При более высоком гормональном фоне (1,4 нг/мл) небная область начинает изменяться (расщепляется *palatopterygoideum*, видоизменяется *vomer*, резорбируется *coronoideum*) еще до появления *orbitosphenoideum*, *prooticum*, *nasale*, *praefrontale* и даже до появления *exoccipitale* и *quadrato-jugale* — костей, в норме появляющихся в средне-личиночный период онтогенеза.

Таким образом, в онтогенезе испанского тритона прослеживается тенденция к усилению роли ТГ в регуляции краниального развития. Начальные этапы развития практически свободны от влияния гормонов, промежуточные — частично ТГ-зависимы, а завершающие этапы развития черепа инициируются ТГ. Сходную тенденцию в своем развитии проявляют отдельные кости, например, ранние стадии развития сошника не зависят от ТГ, а его поздние метаморфные преобразования индуцируются ТГ. Кроме этого разные участки кости проявляли разную чувствительность к гормону. При содержании в тиомочевине образуется только восходящий отросток *maxillare*, а озубленная порция кости не формируется. Не образуется каудальный отросток *vomer*, характерный для метаморфизирующих животных.

Содержание животных в различных экспериментальных условиях (повышенный и пониженный уровень ТГ) приводит к изменению скорости роста и кальцинации, времени и последовательности появления костей. Ускоренный рост костей под действием высоких доз ТГ приводит к срастанию

соседних костей (*vomer* срастается с *palatopterygoideum*, *maxillare* с *prae-maxillare*). Замедление темпов развития при дефиците ТГ приводит к увеличению количества краниальных элементов в результате самостоятельной кальцинации отдельных закладок кости.

Появление нескольких окостенений носовой кости при дефиците ТГ указывает на участие нескольких закладок в формировании *nasale*; следовательно, кость является сложной по происхождению. Вероятно, формирующиеся окостенения гомологичны носовым, постростральным и тектальным элементам черепа кистеперых рыб [7].

Было выявлено, что для развития носовой кости помимо наличия обонятельного мешка, как было показано ранее [8], необходим ТГ. Кроме этого, как у контрольных, так и у экспериментальных животных *nasale* возникла только после формирования хрящевой носовой капсулы, что указывает на участие хряща в регуляции морфогенеза носовой кости. Таким образом, для образования носовой кости необходимо влияние нескольких факторов (обонятельный мешок, ТГ, хрящевая носовая капсула). Можно предположить, что и для других костей существует несколько факторов, влияющих на время их появления. Иными словами, последовательность появления костей черепа предопределяется многофакторным влиянием [9].

Автор выражает благодарность Смирнову С. В. за советы и помощь во время написания статьи. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №07-04-00141а) и гранта Президента РФ «Ведущая научная школа» (ИШ-2210.2008.4).

1. Strauss R. E. Heterochronic variation in the developmental timing of cranial ossifications in poeciliid fishes (Cyprinodontiformes) // *Evolution*. 1990. V. 44, No 6. P. 1558—1567.
2. Hanken J, Hall B. K. Skull development during anuran metamorphosis: II. Role of thyroid hormone in osteogenesis // *Anat. Embryol*. 1988. V. 178. P. 219—227.
3. Smirnov S. V., Vassilieva A. B. Skeletal and dental ontogeny in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae): role of thyroid hormone in its regulation // *Rus. J. Herpetol*. 2003. V. 10, No 2. P. 97—114.
4. Smirnov S. V., Vassilieva A. B. Skull development in normal, TH-exposed, and goitrogen-treated axolotls, *Ambystoma mexicanum* // *Rus. J. Herpetol*. 2005. V. 12, No 2. P. 113—126.
5. Gallien L., Durocher M. Table chronologique développement chez *Pleurodeles waltlii* Michah // *Bull Biol France Belgique*. 1957. V. 91. P. 97—114.
6. Trueb L. A summary of osteocranial development in anurans with notes on the sequence of cranial ossification in *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Pipoidae: Rhinophrynidae) // *S. Afr. J. Sci*. 1985. V. 81. P. 181—185.
7. Roček Z. Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics // *Acta Univ. Carol. Biol*. 1981. V. 1980. P. 1—164.

8. *Corsin J.* Quelques problemes de morphogenese u crane chez les urodeles // Problemes Actuels de Paleontologie (Evolution des Vertebres). Paris: Centre National de la Recherche Scientifique, 1967. P. 295—300.
9. *Смирнов С. В., Васильева А. Б., Меркулова К. М.* Носовая кость испанского тритона (*Pleurodeles waltl*; Salamandridae; Urodela): развитие и механизмы его регуляции // ДАН. 2010. Т. 431, №3. С. 426—429.

К ПРОБЛЕМЕ ГИГАНТСКИХ ГОЛОВАСТИКОВ

К. Д. Мильто

Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург

TOWARDS THE PROBLEM OF GIANT TADPOLES

K. D. Milto

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

A summarizing of published and new data on giant tadpoles of the green frogs allow to clarify the problem of larval gigantism. The origin of neotenic tadpoles is correlated with absence or hypoplasia of thyroid gland, hypophysis hyperactivity, hybridogenic origin, aquatic life mode and underwater hibernation. Green frog larvae like as *Pseudis paradoxa* tadpoles are characterized by accelerated type of gonadal differentiation rate and demonstrate tendency to neoteny beginning. These *Rana esculenta* tadpoles have developed gonads and possibly can reproduce after hibernation.

Проблема гигантизма личинок бесхвостых земноводных не раз обсуждалась в герпетологической литературе. Этой тематике посвящены несколько обзорных работ, где описаны большинство известных на тот момент случаев гигантизма [1, 2]. Авторы касаются проблемы неотении у Ануга и приводят несколько случаев достижения половой зрелости гигантскими головастиками, замечая при этом, что по уровню развития гонад головастики соответствовали уровню развития гонад взрослых особей такого же возраста. В заключении делается вывод об эволюционной бесперспективности «частично неотенических» личинок лягушек, в первую очередь, по причине неспособности к размножению из-за нарушений в брачном поведении [1]. Стоит добавить, что ни брачного поведения, ни нарушений этого поведения никто из исследователей не наблюдал. В последних работах по проблеме гигантизма головастиков авторы приходят к однозначному и неутешительному выводу о невозможности неотении у бесхвостых амфибий [3, 4, 5]. А о существовании проблемы личиночного гигантизма у зеленых лягушек лишь вскользь упоминается в монографическом описании группы «Die Westpaläarktischen Wasserfrösche» [6] как об одной из аномалий развития.

История вопроса. Гигантские головастики, во много раз превышающие по размеру нормальных личинок были описаны для зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) еще в 19-м веке [7, 8]. Гигантскими принято считать головастиков, имеющих общую длину тела более 100 мм [1]. Одно из первых изображений гигантских головастиков относится к личинке с юго-запада Франции [9]. Единичные находки головастиков, длина тела которых превышала 100 мм известны из Франции, Англии, Швейцарии, Чехословакии, Ру-

мынии, Германии, Дании, Швеции, Польши, Латвии, Украины, России, Казахстана, Киргизии, Узбекистана, Туркменистана. Большинство изученных гигантских личинок принадлежат к виду *Rana ridibunda* [2, 10, 11, 12, 13].

С территории Польши и Латвии известны также гигантские личинки собственно *R. esculenta* [1, 2]. Гигантские головастики *R. esculenta* из Польши, с общей длиной тела до 112 мм, происходят из смешанной популяции *R. esculenta* и *R. lessonae* в окрестностях города Познань. Относительно недавно появилась информация о гигантских личинках обитающих в термальных водах в Румынии, где зарегистрированы гигантские головастики *R. ridibunda*, достигающие 11—12 см (7 экземпляров). Температура вдоль берега термальных озер колеблется в течение года от +20° до +30 °С. Озерные лягушки в таких условиях не нуждаются в зимовке и размножаются в течение всего года. Головастики, превышающие средние размеры встречаются в массе, нередко попадаются и гиганты [10].

Искусственная гибридизация. Гигантские личинки неоднократно отмечались в потомстве гибридных пар зеленых лягушек. В 1963-м году, Л. Бергер в результате проведения опытов по скрещиванию трех видов зеленых лягушек, получил гигантских головастиков, развитие которых продолжалось около двух лет. Две личинки, полученные от скрещивания ♀ *R. lessonae* X ♂ *R. esculenta* и ♀ *R. lessonae* X ♂ *R. ridibunda*, имели слабо-развитые яичники. Одна личинка *Rana lessonae* имела небольшие семенники [14].

Р. Гюнтер получил в неволе гибридное потомство от азиатской ♀ *R. ridibunda* (Туркмения) и европейского ♂ *R. ridibunda* (Восточная Германия). Одна из личинок достигла длины 104 мм и имела крупные яичники и развитые яйцеклетки, яйцеводы отсутствовали. В результате скрещивания ♂ *R. esculenta* и ♀ *R. lessonae* из Германии были получены два гигантских головастика с длиной тела 106 и 112 мм. Более крупная личинка имела слабо-развитые половые органы [15].

Вновь гигантские головастики (L = 9.6—13.6) были получены в опытах по гибридизации трех видов зеленых лягушек в 1999 году [16]. Было получено 8 гигантов от *R. ridibunda* X *R. lessonae* (Польша) и 3 гиганта от *R. esculenta* X *R. lessonae* (Польша). Развитие головастиков остановилось на 36-й стадии (по Gosner, 1960 [17]).

Изучение развития гонад и процесса сперматогенеза у гибридной *R. esculenta* показало наличие нарушений в развитии. На срезах семенников молодых особей хорошо заметны пустоты между лобулами, а в семенниках взрослой *R. esculenta* видны неправильной формы лобулы, полные дегенерированных зародышевых клеток [18].

Гигантские головастики *Xenopus laevis*. Гигантизм головастиков хорошо известен у такого лабораторного вида, как шпорцевая лягушка (*Xenopus laevis*). При лабораторном разведении этого вида около 0.1% головастиков не проходят метаморфоз и достигают крупных размеров (до 12 см). Для таких

личинки характерно недоразвитие либо отсутствие нормальной щитовидной железы, гипофиз нормальных размеров, но с пропорционально увеличенной передней долей. Гонады у таких головастиков находятся на стадии развития половых органов прошедших метаморфоз головастиков того же возраста. На гистологических срезах яичников таких головастиков видны крупные зрелые яйцеклетки, в семенных каналах семенников присутствуют скопления сперматозоидов как у половозрелых самцов [19]. Искусственно явление неотении у головастиков шпорцевой лягушки получали, удаляя передний мозг [20]. Дальнейшее развитие и успешный метаморфоз у головастиков с частичной неотенией удавалось провоцировать, добавляя в воду, где содержались головастики, порошок щитовидной железы, либо вживляя под кожу ткань щитовидной железы от нормальных личинок в стадии метаморфоза [21]. В последних работах снова было показано отсутствие у гигантских головастиков шпорцевых лягушек щитовидной железы и, соответственно, и тиреоидного гормона, который стимулирует резорбцию хвоста и метаморфоз. Как известно, отсутствие тиреоидного гормона не влияет на развитие половой системы [3, 4].

Особенности оогенеза и скорость развития личинок. Для зеленых лягушек характерен ускоренный тип созревания яичников, не характерный для большинства амфибий. Явление ускоренного развития было показано на трех видах зеленых лягушек — *R. lessonae*, *R. ridibunda* и *R. nigromaculata*. Дифференциация пола у *R. lessonae* наступает уже на стадии 28 по Госнеру [22]. Яичники головастиков зеленых лягушек достигают предпоследней стадии (стадия IX) еще в процессе метаморфоза, то есть личинка в норме обладает практически развитыми гонадами. Молодняк бурых лягушек, к примеру, достигает этой стадии только спустя четыре недели после метаморфоза. Таким образом, гигантский головастик, остановившийся в своем соматическом развитии, имеет уже почти зрелые гонады. Еще более интересная ситуация описана для парадоксальной лягушки, головастикам которой свойственно явление естественного гигантизма. Головастики *Pseudis paradoxa* имеют также ускоренный тип развития гонад. Гонады головастиков достигают почти полного развития (стадия X оогенеза по Ogielska, Kotusz, 2004 [22]) на личиночной стадии 37—38. По существу, самцы парадоксальных лягушек достигают половой зрелости, а самки находятся в состоянии готовности инициировать стадию вителлогенеза в период метаморфоза. Пока остается непонятным, как скоро после завершения метаморфоза, молодые лягушки становятся способными к размножению, но в условиях тропического климата созревание молодых может проходить очень быстро [23].

Неотенические личинки в Латвии. Интересные данные по головастикам были опубликованы И. А. Цауне по материалам профессора Я. Я. Лусиса в 1984 году. Описано 9 крупных головастиков (до 164.6 мм), с территории Латвии, причем 4 из них имели развитые гонады (3 ♂♂ и 1 ♀). Головастики были собраны в прудовых хозяйствах Априки, севернее города Айзпите

(3 экземпляра) и Лигуты на северном берегу озера Дурбес (8 экземпляров) Лиепайского района в 1952—1954 годах. Яичники головастика №1 были наполнены яйцами и «...по степени созревания половых продуктов можно думать, что следующей весной головастик (нормально развитая самка) мог бы размножиться, полностью сохраняя 25-й этап развития лягушки». Головастик №4 имел редуцированный кишечный тракт, мешкообразные хорошо развитые легкие, семенники и начавшие редуцироваться жабры. «Это нормальный головастик, не неотенический, очевидно, двулетний, перезимовавший одну зиму» [24]. №8 имел длинный извитой кишечник, легочные мешки и слабо развитые семенники и не имел щитовидной железы. Головастик №9 — без признаков метаморфоза и имел нормально развитые семенники. Согласно данным Я. Я. Лусиса, гигантские личинки дважды зимовали и могли длительное время существовать в аквариуме. Это позволило предположить наличие связи между неотенией личинок и зимовкой. Напротив, гипотеза о связи гибридизации зеленых лягушек и гигантизме личинок была отклонена авторами, так как головастики предварительно были определены как *R. ridibunda*. Отсутствие щитовидной железы у головастиков привело авторов к закономерному выводу о гормональной причине гигантизма разной генетической и средовой природы. По непроверенным данным гигантские головастики были также обнаружены в Добельском районе, окрестности г. Ауце, Валкском районе, окрестности н.п. Стренчи и в Тукумском районе, оз. Энгуре.

Неотенические личинки на Северо-Западе России. Три гигантских головастика съедобной лягушки (*R. esculenta*) были отловлены во временном водохранилище у деревни Черново в Себежском районе Псковской области в период 24—28 сентября 2004 года. Один экземпляр (ЗИН 7627) был доставлен в отделение герпетологии Зоологического института РАН. Видовая принадлежность головастика определена на основании полученных ранее данных. Зеленые лягушки, обитающие в водохранилище, где был пойман головастик, относятся к виду *R. esculenta*, что подтверждено методом точной ДНК-цитометрии. Описание головастика: L — 63 mm, L. cd. — 105 mm, расстояние между ноздрями — 9.8 mm, правый глаз отсутствует, длина задней конечности — 4 mm. Головастик находится на 34 стадии развития, согласно таблице стадий по Госнеру [11], либо на 44 стадии, согласно таблице стадий личиночного развития в работе Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой [25]. Головастик имеет хорошо развитые парные яичники, заполненные яйцами. Таким образом, эта новая находка позволяет предположить вслед за Я. Я. Лусисом и И. А. Цауне [24], что успешно перезимовавшие гигантские личинки зеленых лягушек достигают половой зрелости и, судя по всему, способны размножаться [11].

Особенности распространения гигантских головастиков в бореальной зоне. Водоохранилище в Псковской области, где были пойманы головастики (Рис. 1), располагается в непосредственной близости от озера Себеж-



Рис. 1. Водохранилище в Псковской области — местообитание гигантских головастиков.

ское на территории Себежского ландшафта, являющегося юго-западным ответвлением Бежаницкой моренной возвышенности. В рельефе вытянутые моренные гряды и холмы чередуются с зандровыми участками, озерно-болотными котловинами и долинами рек. Покрытая лесом площадь не превышает 10%, распаханность — до 40%. Территория находится в зоне смешанных лесов (подтайги), характеризуется влажным климатом с теплым летом и умеренно-мягкой зимой. Период со среднесуточной температурой воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$ составляет 130 дней. Сумма температур воздуха за этот период равняется 1800°C .

R. esculenta на севере встречается в Эстонии и Белоруссии и проникает в Псковскую область, где находится на северной границе ареала. Здесь *R. esculenta* встречается на крайнем западе (Печерский и Пыталовский районы) и юго-западе (Себежский район) области. В целом, в Псковской области съедобная лягушка редка, в Себежском районе численность также невысока. Населяет как искусственные водоемы — пруды и водохранилища, так и прибрежную зону крупных озер, например, озеро Осыно и озеро Белое. В Печерском районе живет на южном берегу Псковского озера. В Псковской области не образует чистых популяций, повсюду обитает совместно с прудовой лягушкой, *R. lessonae*, образуя смешанные популяционные системы LE-типа. По численности значительно уступает прудовой лягушке. Развитие молодых растянуто, молодь проходит метаморфоз позже, чем *R. lessonae*. Ювенильные особи попадают вплоть до октября, в то время как в норме

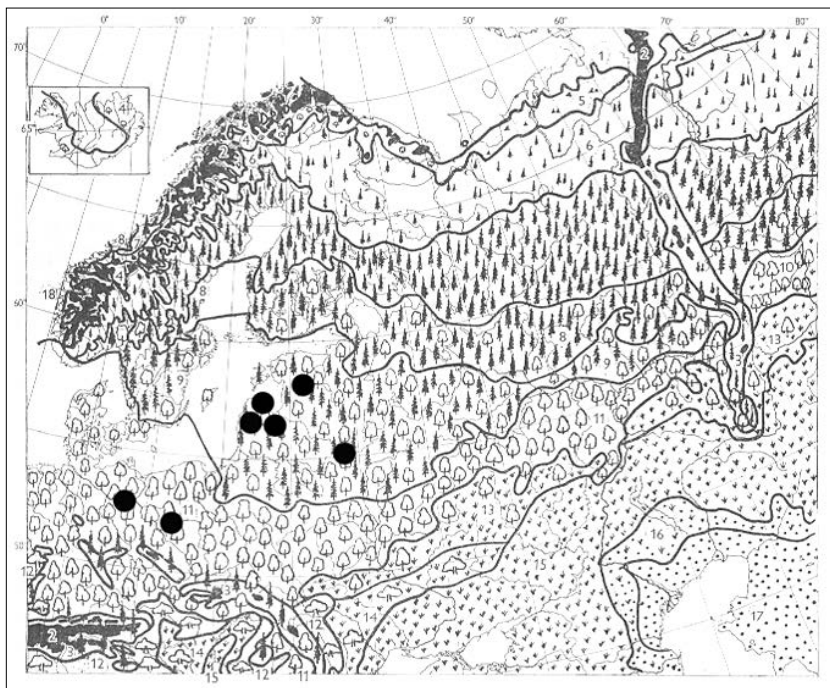


Рис. 2. Места находок гигантских неотенических личинок зеленых лягушек в бореальной зоне Европы.

уходит на зимовку еще в сентябре. Часть молодых, не успев уйти на зимовку, погибает.

Появление гигантских неотенических головастиков на юге Псковской области, надо думать, связано с относительно коротким вегетационным периодом, холодной поздней весной, характерной для Северо-Запада и, соответственно, поздними сроками размножения. Кроме того, в Псковской области съедобная лягушка населяет глубокие, медленно прогреваемые водоемы, часто — ледниковые озера. Такие местообитания сильно отличаются от водоемов, населяемых этим видом в центрально-европейской части ареала. Поздний нерест, длительное личиночное развитие провоцируют зимовку личинок в водоеме. Именно фактор умеренных летних температур и длительная зимовка в условиях постоянно-водных биотопов в какой-то мере позволяют существовать в водоемах затормозивших свое развитие личинкам. Возможно, нарушения процессов, связанных с созреванием, характерные для *R. esculenta*, также влияют на задержку развития головастиков.

Все известные точки находок неотенических головастиков зеленых лягушек сосредоточены в полосе смешанных и широколиственных лесов в зоне

влияния атлантического климата, недалеко от северной границы распространения этой группы, в полосе вторичного перекрыwania ареалов *R. lessonae* и *R. esculenta* (Рис. 2).

Обобщив традиционно рассматриваемые причины личиночного гигантизма (географическая изменчивость, плотность населения, полиплоидия, фактор температуры, фактор освещенности, глубина водоема, наличие и условия зимовки, гормональные сдвиги, гибридизация и другие) можно выделить ключевые факторы возникновения гигантских неотенических личинок зеленых лягушек (по крайней мере в бореальной зоне): (1) изменения эндокринной системы гигантов, в сравнении с нормальными головастиками; недоразвитие или отсутствие щитовидной железы, гиперактивность гипофиза; (2) гибридное происхождение; (3) возможность постоянно-водного образа жизни (обычно глубокие водоемы) и возможность зимовки; (4) стабильные умеренные температуры воды.

Биологический смысл неотении у *Anura*. В случае с гигантскими головастиками зеленых лягушек трудно однозначно ответить на вопрос о биологической перспективности неотенических личинок. Населяя временные, сильно прогреваемые летом и промерзающие зимой водоемы, лягушки лишают свое неотеническое потомство шансов на выживание. Другая ситуация наблюдается в условиях постоянных водоемов с относительно стабильным температурным режимом. Регулярные находки гигантских головастиков в термальных водоемах Румынии подтверждают эту гипотезу [10]. На севере ареала зеленые лягушки, особенно *R. esculenta* и *R. ridibunda* заселяют крупные постоянные водоемы. В таких водоемах зеленые лягушки начинают размножаться довольно поздно, имеют растянутый цикл развития и часто не успевают пройти метаморфоз. Гигантские головастики в такой ситуации, возможно, имеют некоторые преимущества и способны перезимовывать на определенной глубине. Способность к перезимовке неоднократно указывалась в литературе [8, 10, 24].

Гигантские головастики парадоксальных лягушек (*P. paradoxa*), почти достигнув половой зрелости еще на последних стадиях метаморфоза, покидают водоемы к концу сезона дождей. К следующему сезону дождей молодые лягушки уже готовы к размножению. Если предположить существование парадоксальных лягушек в условиях постоянно-водных биотопов, то способность достигать половой зрелости еще на стадии водной жизни, выглядит вполне перспективно.

Автор благодарен С. Н. Литвинчуку (ИНЦ РАН), Л. Я. Боркину (ЗИН РАН), Ю. М. Розанову (ИНЦ РАН) за лабораторное определение лягушек и помощь в работе.

1. Боркин Л. Я., Бергер Л., Гюнтер Р. О гигантских головастиках зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* // Фауна и экология амфибий и рептилий Палеарктиче-

- ской Азии. 1981. Ленинград, 1981. С. 29—47 [Труды Зоологического института. Т. 101]
2. Borkin L. J., Berger L., Günther R. Giant tadpoles of water frogs within *Rana esculenta* complex // *Zoologia Poloniae*. 1984. Vol. 29, Nr. 1—2 for 1982. P. 103—127.
 3. Rot-Nikcevic I., Wassersug R. J. Tissue sensitivity to thyroid hormone in athyroid *Xenopus laevis* larvae // *Development, Growth & Differentiation*. 2003. Vol. 45, Is. 4. P. 321—325.
 4. Rot-Nikcevic I., Wassersug R. J. Consequences of giantism in *Xenopus laevis* tadpoles // *Journal of Morphology*. 2004. Vol. 260, Is. 3. P. 324 [ICVM-7 Abstracts]
 5. Rot-Nikcevic I., Wassersug R. J. Arrested development in *Xenopus laevis* tadpoles: how size constrains metamorphosis // *The Journal of Experimental Biology*. 2004. Vol. 207, Nr. 12. P. 2133—2145.
 6. Plötner J. Die Westpaläarktischen Wasserfrösche // Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie. 2005. Nr. 9. 160 S.
 7. Fatio V. Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. III. Histoire Naturelle des Reptiles et des Batraciens. Genève et Bâle, 1872. 602 p.
 8. Kollmann J. Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl // *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*. 1884. Th. 7, Hf. 2. S. 387—398.
 9. Angel F. Sur deux Têtards géants de *Rana esculenta* L. // *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*. 1937. Ser. 2, T. IX. P. 54—55.
 10. Covaciu-Marcov S.-D., Ghira I., Ardeleanu A., Cogalniceanu D. Studies on the influence of thermal water from Western Romania upon Amphibians // *Biota*. 2003. Vol. 4, Nr. 1—2. P. 9—20.
 11. Milto K. D. A giant tadpole record of *Rana esculenta* in Northwestern Russia // *Russian Journal of Herpetology*. 2009. Vol. 16, Nr. 2. P. 143—145.
 12. Smith M. The British amphibians and reptiles. London: Collins, 1954. 322 p.
 13. Смирнов Н. А. Распространение и особенности экологии озерной лягушки *Pelodytes ridibundus* (Anura, Ranidae) в Прут-Днестровском междуречье Украины // *Праці Українського герпетологічного товариства*. 2009. №2. С. 75—80.
 14. Berger L. Embryonal and larval development of F_1 generation of green frogs different combinations // *Acta Zoologica Cracoviensia*. 1967. T. 12, Nr. 7. P. 123—160.
 15. Günther R. Zur Larvenmorphologie von *Rana ridibunda* Pall., *R. lessonae* Cam. und deren Bastard *R. «esculenta»* L. (Anura, Ranidae) // *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*. 1978. Bd. 54, Hf. 1. S. 161—179.
 16. Guex G.-D., Hotz H., Uzzell T., Semlitsch R. D., Beerli P., Pascolini R. Developmental disturbances in *Rana esculenta* tadpoles and metamorphs // *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Zoologische Reihe*. 2001. Bd. 77, Hf. 1. S. 79—86.
 17. Gosner K. L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // *Herpetologica*. 1960. Vol. 16. No. 3. P. 183—190.
 18. Ogińska M., Bartmańska J. Development of testes and differentiation of germ cells in water frogs of the *Rana esculenta* – complex (Amphibia, Anura) // *Amphibia-Reptilia*. 1999. Vol. 20, Nr. 3. P. 251—263.
 19. Jurand A. Zjawisko neotenu u «*Xenopus laevis*» Daud. // *Folia Biologica*. 1955. Tom III, Zt. 4. S. 315—330.
 20. Jordan M. Wpływ usunięcia kresomózgowia na przeobrażenie kijanek platanny «*Xenopus laevis*» Daud. // *Folia Biologica*. 1955. Tom III, Zt. 4. S. 331—341.

21. *Jurand A.* Further investigations on the partial neoteny of *Xenopus laevis* Daud. // *Folia Biologica*. 1959. Vol. 7, No. 1. P. 17—22.
22. *Ogielska M., Kotusz A.* Pattern and Rate of Ovary Differentiation With Reference to Somatic Development in Anuran Amphibians // *Journal of Morphology*. 2004. Vol. 259, Is. 1. P. 41—54.
23. *Downie J. R., Sams K., Walsh P. T.* The paradoxical frog *Pseudis paradoxa*: larval anatomical characteristics, including gonadal maturation // *Herpetological Journal*. 2009. Vol. 19, Nr. 1. P. 1—10.
24. *Лусис Я. Я., Цауне И. А.* Гигантские головастики зеленых лягушек в Латвии. В кн.: Фаунистические, экологические и этологические исследования животных. Сборник научных трудов. Рига, 1984. С. 117—128.
25. *Дабагян Н. В., Слепцова Л. А.* Травяная лягушка *Rana temporaria* L. В кн.: Объекты биологии развития. Москва: Наука, 1975. С. 442—462.

**ОБЗОР ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЙ КОЛЛЕКЦИИ
ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ
ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
(ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ, РОССИЯ)**

С. С. Москвитин¹, В. Н. Куранова², С. И. Гашков¹, И. В. Лалетин¹

¹Томский государственный университет, Зоологический музей, Томск

²Томский государственный университет, Томск

**HERPETOLOGICAL COLLECTION OF THE ZOOLOGICAL MUSEUM,
TOMSK STATE UNIVERSITY (WESTERN SIBERIA, RUSSIA)**

S. S. Moskvitin¹, V. N. Kuranova², S. I. Gashkov¹, I. V. Laletin¹

¹Zoological Museum of the Tomsk State University, Tomsk

²Tomsk State University, Tomsk

Information on amphibians and reptiles from the collection of the Zoological museum, Tomsk State University (Western Siberia, Russia) is provided. Historical overview of the development of these collections over the past 125 years is given. Principles of electronic catalogue are explained. Some data on keeping and breeding of reptiles in the terrarium of Zoological museum are represented.

Важнейшим источником сведений о биоразнообразии являются коллекции музеев. Перед открытием в 1888 г. Томского Императорского университета в городе по инициативе общественности стали осуществлять сбор «музейных сокровищ» разной направленности с тем, чтобы создать в стенах университета «открытый» музей, о чем в «Сибирской газете» от 13 мая 1884 г. появилась заметка. Однако первые крупные зоологические поступления состояли из сборов птиц и млекопитающих [1]. Первые же научные герпетологические сборы в музейном собрании появились чуть позже, в 1890 г. за авторством Н. Ф. Кашенко (окрестности Томска) и С. И. Коржинского (Алтай — Балхаш — Кулунда). Затем до 1897 г. к участию в сборе герпетологических фондов приняло участие еще 10 человек, и география сборов заметно расширилась.

С 1898 по 1907 гг. начался планомерный сбор холоднокровных, благодаря Н. Ф. Кашенко, В. В. Сапожникову, А. П. Велижанину, Г. Э. Иоганзену с территории Горного Алтая, Джунгарского Алатау, Кулундинской степи и Северного Казахстана. С 1908 по 1914 г. основным сборщиком становится прозектор С. М. Чугунов, который коллектирует в Нарымском крае, на Алтае, в южной части Красноярского края, Иркутской области и территории Кузбасса. Позднее заметные экспедиционные сборы поступили от Г. Э. Иоганзена (бассейн реки Чулым), М. Д. Рузского (Минусинская котловина), а также от В. С. Титова (полупустыни Прибалхашья).

С 1918 по 1968 г. поступления носили нерегулярный, спонтанный характер. Своей цельностью выделяются коллекция из Приморского края Г. Х. Иогансена и А. И. Янушевича (1926), интересны также поступления нескольких видов саламандр из Северной Америки и Европы (Сардиния), переданные Г. Э. Иоганзенем. Плановые герпетологические сборы вновь возобновились с конца 1960-х годов поступлениями из «Тигровой балки» от С. И. Исакова. С 1977 г. в связи с развитием эколого-популяционного направления в исследованиях, массовые сборы, в основном с территории Томской области, отстают от В. Н. Курановой со студентами и аспирантами, работа которых отличается наличием серийных сборов земноводных и пресмыкающихся (более 2000 экземпляров 15 видов).

Первые обзорные работы по герпетологическим сборам музея принадлежат Н. Ф. Кащенко, А. М. Никольскому и Н. А. Голубевой [2—6].

В настоящее время в музее ведется создание аннотированного электронного каталога (<http://www.zoomuseum.tsu.ru>), что позволит всем желающим ознакомиться с фондами. Работа над переводом карточного каталога в электронный началась через создание электронных списков в программе Excel. Данная работа выявила необходимость коррекции устаревшего административного деления территорий и локально используемых или вышедших из оборота географических названий. В результате появились новые возможности электронной сортировки массива данных, что позволило получить более точное представление об объеме фондов и его структуре, а также осуществить выверку информационных сведений об экспонатах и дополнить их на основании анализа разнообразных источников.

На данном этапе электронный каталог представляет собой реляционную базу данных и набор документоориентированных приложений и утилит. Более того, каталог получил новый виток развития при использовании возможностей информационной системы *Hida 4*. Это позволило расширить спектр аналитических возможностей при работе с базой данных за счет использования в ней оригинального варианта индексации данных. Вместе с тем недостаток возможностей программирования в системе *Hida 4* компенсирован использованием приложений Excel и Access, работающих на стадии ввода информации. Сегодня каталог включает в себя несколько модулей — «модуль-справочник» (таксономический, географический, персоналии, типов коллекций и другие), «модуль ввода данных», «модуль статистической обработки данных», «модуль учета хранения, перемещения и обслуживания коллекции», число которых определяется, исходя из целей и текущих задач, создаваемой базы данных.

Работа над каталогом позволила ввести в научный оборот наименее известную коллекцию из 1102 экземпляров амфибий и рептилий сборов 1890—1950 гг. (100 — Caudata, 483 — Anura, 13 — Testudines, 1 — Rhynchocephalia, 285 — Sauria, 217 — Serpentes, 3 — Crocodylia) [7]. Таксономически и по географическому происхождению собрание выглядит следующим образом.

Класс Amphibia: 583 экземпляра; 34 вида, относящихся к 17 родам, 12 семействам и 2 отрядам. Отряд Caudata: 10 видов 8 родов 6 семейств (Hynobiidae, Salamandridae, Plethodontidae, Ambystomatidae, Proteidae, Sirenidae). Отряд Anura: 24 вида 9 родов 6 семейств (Discoglossidae, Pelobatidae, Pipidae, Hylidae, Rhacophoridae, Ranidae). В географическом отношении распределение следующее: Европа (Италия, Германия, Сардиния, Закарпатье, европейская часть России); Азия (Западная, Средняя и Восточная Сибирь, Семиречье, Монголия, Камчатка); Африка (о. Мадагаскар); Северная и Центральная Америка.

Класс Reptilia: 519 экземпляров; 102 вида 39 родов 23 семейств 4 отрядов. Отряд Testudines: 5 видов 5 родов 4 семейств (Trionychidae, Cheloniidae, Emydidae, Testudinidae). Отряд Rhynchocephalia: 1 вид, 1 род 1 семейства (Sphenodontidae). Отряд Squamata: подотряд Sauria — 47 видов 14 родов 9 семейств (Gekkonidae, Agamidae, Scincidae, Lacertidae, Anguillidae, Amphisbaenidae, Varanidae, Iguanidae, Chamaeleonidae); подотряд Serpentes — 46 видов 19 родов 7 семейств (Typhlopidae, Boidae, Acrochordidae, Colubridae, Elapidae, Viperidae, Crotalidae). Отряд Crocodylia: 2 вида 2 родов 2 семейств (Alligatoridae, Crocodylidae). Географическое происхождение: Европа (Далмация, Югославия, Кавказ, Австрия, о. Сардиния, Германия, европейская часть России); Азия (Западная, Средняя и Восточная Сибирь, Алтай, Казахстан, Уссурийский и Приморский край, Япония, Аравия, Новая Зеландия, о. Ява); Южная Америка (Бразилия, Суринам, Перу).

Самые крупные поступления амфибий и рептилий из Западной, Средней и Восточной Сибири, Алтая, Казахстана. Наиболее обширные сборы: *Salamandrella keyserlingii* (61 экземпляр), *Rana arvalis* (324), *Lacerta agilis* (126), *Vipera berus* (61). В коллекции есть виды, занесенные в Красные книги России и МСОП, а также в списки приложений Бернской и Вашингтонской (СИТЕС) конвенций [8, 9]: *Salamandra salamandra*, *Proteus aguinus*, *Chelonia mydas*, *Pelodiscus sinensis*, *Emys orbicularis*, *Testudo graeca*, *Agrionemys horsfieldii*, *Sphenodon punctatus*, *Varanus griseus*, *Iguana iguana*, *Chamaeleo chamaeleo*, *Eryx jaculus*, *Macrovipera lebetina*, *Crocodylus rhombifer*, *Alligator lucius*.

В последние годы в связи с ростом интереса в России к содержанию и разведению герпетологических объектов и необходимости развития этого направления в музее создана учебная коллекция живых земноводных и пресмыкающихся, разведением которых занимается И. В. Лалетин. Террариумы с пойкилотермными животными появились в Зоологическом музее Томского университета как дополнение к основной экспозиции. При формировании коллекции в основу взят принцип видового разнообразия. Основная цель содержания указанных животных состоит в экспонировании «живой коллекции» для учебных и культурно-просветительских целей, а также для отработки технологий разведения их в искусственных условиях. В настоящее время содержится 22 вида земноводных и пресмыкающихся мировой

и сибирской фауны, а также культуры кормовых животных. Ряд видов, такие как пятнистый зублефар (*Eublepharis macularius*), йеменский хамелеон (*Chamaeleo calyptratus*), два вида королевских змей (*Lampropeltis getula*, *L. triangulum*), стабильно размножаются.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Гранта Минобразования по Программе «Развитие научного потенциала высшей школы» №2.2.3.1/4095, №624, 2617; Проекта ФЦП №02.740.11.0024.

1. Москвитин С. С. 118-летняя история формирования фондов и деятельности Зоологического музея Томского государственного университета // Вестник Томского ун-та. 2003. Прил. 5. С. 90—99.
2. Кащенко Н. Ф. Обзор гадов Томского края. Томск: Типография им. Кононова, 1902. 24 с.
3. Никольский А. М. Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Ч. 1. Chelonia и Sauria. Петроград: Типография Императорской Академии Наук, 1915. 534 с.
4. Никольский А. М. Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Ч. 2. Ophidia. Петроград: Типография Императорской Академии Наук, 1916. 350 с.
5. Никольский А. М. Фауна России и сопредельных стран. Земноводные (Amphibia). Ч. 3. Петроград: Типография Императорской Академии Наук, 1918. 311 с.
6. Голубева Н. А. О ящерицах и змеях зоологического музея Томского университета, относящихся к западно-сибирской фауне // Изв. Томск. ун-та. 1923. Т. 72. С. 1—4.
7. Moskvitin S., Kuranova V. Amphibians and reptiles in the collection of Zoological Museum of the Tomsk State University (Western Siberia, Russia) // Herpetologia Bonnensis II. Proceedings of the 13th Congress of the Societies Europaea Herpetologica. Bonn, 2006. P. 99—102.
8. Даревский И. С., Орлов Н. Л. Редкие и исчезающие животные. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: Высшая школа, 1988. 463 с.
9. Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб: ЗИН РАН, 2004. 232 с.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА СКЕЛЕТА БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЫ

Н. С. Неустроева

Институт экологии растений и животных Уральского отделения
Российской академии наук, Екатеринбург

TAILLESS AMPHIBIAN SKELETAL MORPHOGENESIS PECULIARITIES IN URBAN ENVIRONMENTAL GRADIENT

N. S. Neustroeva

Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Science, Ural Division, Ekaterinburg

Preliminary analysis of skeletal structure deviations in populations of three tailless amphibian species (*Rana ridibunda*, *R. arvalis*, *R. temporaria*) under effect of urbanization were examined. It was found interspecies differences in spectrum and frequencies of anomalies. In general the variability of definitive elements of froglet's skeletons is decreasing in a line *R. arvalis* — *R. temporaria* — *R. ridibunda*, but frequency — in a line *R. arvalis* — *R. ridibunda* — *R. temporaria*.

Морфогенез, ход и степень его согласованности с процессами, протекающими на цитологическом и тканевом уровнях, в популяциях, населяющих местообитания с разным уровнем антропогенной трансформации, играют важную роль в процессах адаптации и микроэволюционных преобразований в условиях современной биосферы. По этим причинам изучение девиантных форм дефинитивного скелета земноводных актуально, с позиций оценки онтогенетической стабильности популяции, а также с точки зрения познания экологических механизмов, влияющих на формирование фенотипического облика популяции.

Проведен анализ морфологии дефинитивного скелета сеголеток 3-х видов рода *Rana*: *R. ridibunda* Pall., 1771, *R. arvalis* Nilss., 1842, *R. temporaria* L., 1758. Выборки сеголеток были сделаны из популяций, населяющих территорию городской агломерации г. Екатеринбурга. В пределах крупного промышленного города, в зависимости от уровня антропогенного воздействия, мы выделяем четыре зоны [1], к которым приурочены места обитания земноводных, типизированные в соответствии с градиентом урбанизации (II — многоэтажная застройка, III — малоэтажная застройка, IV — лесопарк, K — загородная популяция в 23 км от г. Екатеринбурга). Приемлемость настоящей типизации подтверждена регулярно проводимыми гидрохимическими анализами (1980—2009 гг.).

Исследовано 781 дефинитивных скелетов сеголеток (454 — остромордой, 223 — травяной и 104 экз. озерной лягушки). Сравнение перекрытия

спектров проводилось по индексу Мориситы [2], а уровень их различий оценивался при помощи кластерного анализа. Цель исследования — сравнение специфики девиантных структур дефинитивного скелета сеголеток 3-х видов рода *Rana*, в градиенте антропогенной трансформации среды. Для этого был проведен анализ изменчивости скелетной морфологии сеголеток изучаемых видов на наличие отклонений, выполнено сравнение частот и спектров изменчивости скелетных структур в зависимости от видовой принадлежности и уровня антропогенной трансформации.

Выявлен спектр девиантных морфологических форм скелетных структур сеголеток остромордой, травяной и озерной лягушки (табл. 1). Отмечены следующие основные 17 вариантов аномалий: мандибулярная гипоплазия, разрыв тела позвонка, асимметрия тела позвонка, асимметрия отростков позвонка, фрагментация тела позвонка, аномальное сочленение таза с позвоночником, срастание позвонков, отклонения в строении уростилия, частичное окостенение позвонков, экстремелия, брахимелия, эктродактилия, утолщение фаланги, клинодактилия, олигодактилия, асимметрия в длине и толщине фаланги и других отделов конечностей, искривление фаланги. Максимальным по широте спектром обладают сеголетки остромордой и травяной — 15 и 14 вариантов соответственно, и 7 — у озерной лягушки.

Спектр скелетных девиаций в градиенте урбанизации расширяется к переходной части селитебной зоны (малоэтажной застройке): до 9 вариантов у остромордой и 10 — у травяной лягушки; сокращаясь в зоне многоэтажной застройки до 4 (у обоих видов). Спектр отклонений у сеголеток озерной лягушки установлен только для лесопарковой зоны и зоны многоэтажной застройки, поскольку *R. ridibunda* на восточном склоне Среднего Урала — вид-вселенец, обитающий в районах термальных аномалий. У сеголеток из лесопарковой зоны выявлено 2, а в зоне многоэтажной застройки — 7 вариантов отклонений. По суммарному спектру девиаций скелета остромордая лягушка оказалась наиболее дистанцирована от двух других видов (рис. 1).

Оценка степени перекрытия спектров скелетных аномалий сеголеток каждого из рассмотренных видов, с помощью индекса Мориситы показала, что наиболее схожи спектры *R. arvalis* и *R. ridibunda*, затем *R. ridibunda* и *R. temporaria*, меньше перекрываются спектры *R. arvalis* и *R. temporaria* (табл. 2).

Спектры девиаций скелета у экологически пластичной остромордой лягушки в различных зонах на урбанизированной территории оказалась очень близки, но резко отличались от таковых у загородной популяции (табл. 3).

Разнообразие дефинитивных форм скелета выше в популяциях «переходных» территорий с начальными стадиями трансформации (зона IV и III). Тогда как в популяциях зоны II происходит снижение частоты девиантных форм и сужение их спектра. Это хорошо отражает дендрограмма зональной дистанцированности спектров скелетных отклонений сеголеток остромордой лягушки (рис. 2).

Таблица 1. Встречаемость скелетных девиаций (%) в градиенте антропогенной трансформации (остромордой, травяной, озерной лягушки).

Вариант отклонения	Градиент урбанизации			
	II	III	IV	K
<i>Rana arvalis</i> (N = 454)				
Мандибулярная гипоплазия	0	1,0	0	0
Разрыв тела позвонка	21,6	22,0	23,3	8,5
Асимметрия тела позвонка	12,9	20,0	20,8	5,1
Асимметрия отростков позвонка	2,6	2,0	0	0
Фрагментация тела позвонка	0	0	3,3	0
Срастание позвонков	0	0	0,8	0
Отклонения в строении уростилия	0	6,0	2,5	7,6
Частичное окостенение позвонка	0	0	0,8	0
Эктромелия	0	1,0	0	0,9
Эктродактилия	0,9	1,0	0	0
Олигодактилия	0	0	0,8	0
Утолщение фалангов стопы	0	0	0	0,9
Асимметрия длины стопы	0	1,0	0	0
Асимметрия толщины фалангов кисти	0	0	0	0,9
Деформация костей конечностей	0	2,0	0,8	0
<i>Rana temporaria</i> (N = 223)				
Мандибулярная гипоплазия	1,8	1,0	0	0
Разрыв тела позвонка	1,8	9,2	0	5,8
Асимметрия тела позвонка	0	7,1	0	5,8
Асимметрия отростков позвонка	1,8	0	0	0
Отклонения в строении уростилия	1,8	0	0	0
Эктромелия	0	0	5,9	0
Брахимелия	0	1,0	0	0
Эктродактилия	0	1,0	0	1,9
Олигодактилия	0	1,0	0	0
Утолщение фаланги стопы	0	1,0	0	0
Асимметрия пропорций бедра	0	0	0	1,9
Асимметрия диаметра костей конечностей	0	1,0	0	0
Искривление фаланги	0	1,0	0	0
Деформация костей конечностей	0	1,0	5,9	0
<i>Rana ridibunda</i> (N = 104)				
Разрыв тела позвонка	17,5		4,3	
Асимметрия тела позвонка	22,8		0	
Нарушение причленения таза к позвоночнику	1,8		0	
Срастание позвонков	1,8		0	
Эктродактилия	1,8		2,1	
Клинодактилия	5,3		0	
Утолщение фаланги стопы	1,8		0	

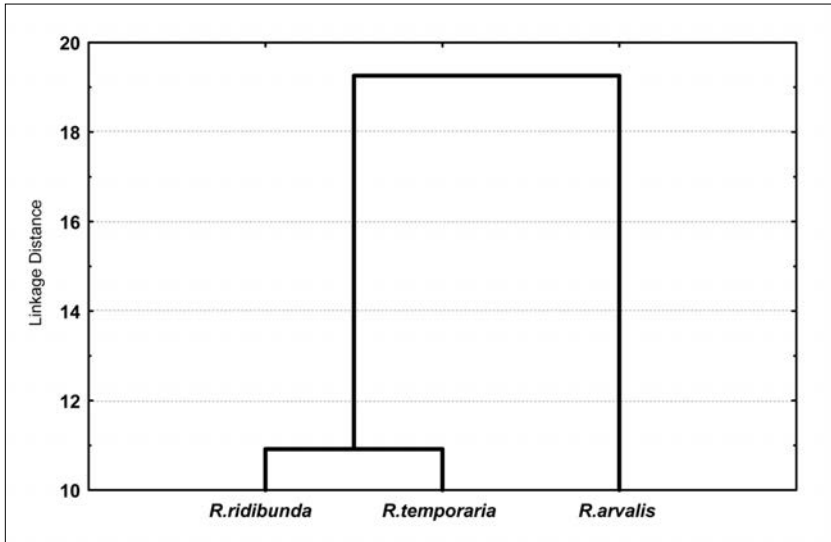


Рис. 1. Дистанцированность спектров аномалий 3-х видов рода *Rana*.

Таблица 2. Перекрывание спектров аномалий по индексу Мориситы.

	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Rana ridibunda</i>
<i>R. arvalis</i>			
<i>R. temporaria</i>	50,2		
<i>R. ridibunda</i>	87,9	66,8	

Таблица 3. Перекрывание спектров скелетных аномалий в градиенте антропогенной информации у *Rana arvalis* (индекс Мориситы).

Зона	II	III	IV	K
II				
III	94,0			
IV	94,3	98,1		
K	62,3	61,4	55,8	

У травяной лягушки зональные спектры сильно различаются. Спектры в выборках из зон IV—II и K—IV вообще не перекрываются между собой (табл. 4) по вариантам скелетных аномалий, что отражается на картине их дистанцированности (рис. 3). При высоком суммарном разнообразии выявленных для этого вида отклонений частота встречаемости и зональные спектры бедны (за исключением зоны III). Мы это связываем с высокой смертностью особей *R. temporaria* в период метаморфоза, т.к. максимальная выживаемость в этот период убывает в ряду *R. ridibunda* — *R. arvalis* — *R. temporaria* [1].

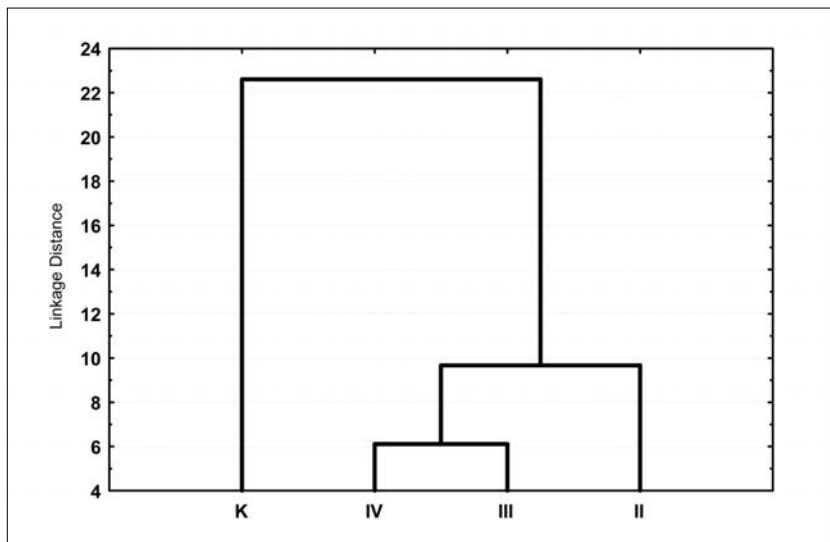


Рис. 2. Дистанцированность спектров аномалий *Rana arvalis* в градиенте урбанизации.

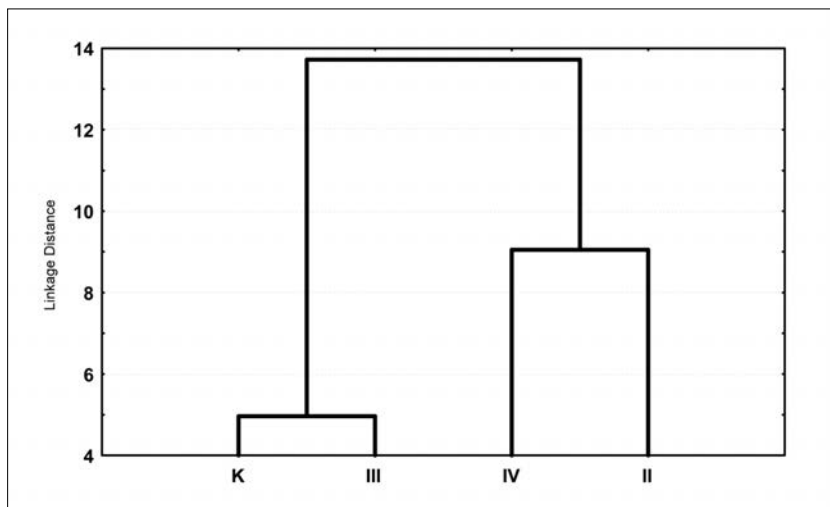


Рис. 3. Дистанцированность спектров аномалий *Rana temporaria* в градиенте антропогенной трансформации.

Анализ дефинитивных вариантов морфогенеза скелета трех видов рода *Rana* показал, что по размаху (но не по самим вариантам девиаций) изменчивости остромордая лягушка и травяная лягушки оказываются близки. Ди-

Таблица 4. Перекрывание спектров скелетных аномалий в градиенте антропогенной информации у *Rana temporaria* (индекс Мориситы).

Зоны	II	III	IV	K
II				
III	25,3			
IV	0	6,0		
K	23,8	88,0	0	

намика спектра в градиенте урбанизации также сходна. Однако, встречаемость девиантных форм у сеголеток *R. temporaria* существенно ($p < 0,001$, $\chi^2 = 22,15$) ниже, чем у *R. arvalis*, что обусловлено классической r-стратегией первого вида.

Таким образом, вариабельность дефинитивных форм скелета сеголеток изученных видов при антропогенной дестабилизации среды убывает в ряду *R. arvalis* — *R. temporaria* — *R. ridibunda*. Встречаемость аномалий снижается от *R. arvalis* через *R. ridibunda* к *R. temporaria*.

Канализация процесса морфогенеза в условиях мозаичной среды урбанизированных территорий — результат сочетания формообразовательной потенции вида, адаптивного потенциала и варианта репродуктивной стратегии, реализуемой в условиях дестабилизации среды.

Работа выполнена при поддержке РФФИ-Урал, проект №10-04-96084.

1. *Vershinin V. L.* Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas // Ecological specificity of amphibian populations. Advances in amphibian research in the former Soviet Union. Volume 7. Pensoft Publishers. Moscow-Sophia, 2002. P. 1—161.
2. *Hurlbert S. H.* The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. V.59, №1. P. 67—77.

РАЗВЕДЕНИЕ ДУПЛЯНЫХ ЛЯГУШЕК РОДА *Theلودerma* (ANURA, RHACOPHORIDAE) В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Н. Л. Орлов¹, А. А. Евсюнин², С. А. Рябов²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург

²Тульский областной экзотариум, Тула

BREEDING OF RHACOPHORID FROGS OF *Theلودerma* GENUS (ANURA, RHACOPHORIDAE) UNDER LABORATORY CONDITIONS

N. L. Orlov¹, A. A. Evsyunin², S. A. Ryabov²

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

²Tula Exotarium, Tula

Keeping and breeding of frogs of *Theلودerma* genus in the laboratory of Tula Exotarium are described. Information on the reproductive biology of the species is given.

Лягушки рода *Theلودerma* из семейства Rhacophoridae — перспективный объект для зоокультуры. В природе они ведут очень скрытный образ жизни и их биология до сих пор мало изучена.

Коллекция телодерм Тульского экзотариума содержит 9 видов, из которых размножаются 7 видов, 2 из них разведены впервые в Тульском экзотариуме.

Два неразмножающихся вида не имеют пары.

В природе большинство видов телодерм обитают в заполненных водой дуплах деревьев или карстовых выемках с опавшими листьями [1], поэтому мы постарались создать им условия, максимально приближенные к естественным. В литературе были описаны методы содержания и разведения *T. corticale*, *T. gordoni*, *T. asperum*, *T. stellatum* и *T. horridum* [2, 3, 5].

Для всех видов телодерм мы применяли следующие условия содержания и разведения. Амфибий содержали в акватеррариумах 60×40×40 см

Таблица 1. Список видов телодерм, содержащихся в Тульском экзотариуме.

1	<i>T. corticale</i> (Boulenger, 1903)	размножаются
2	<i>T. gordoni</i> Taylor, 1962	размножаются
3	<i>T. leporosa</i> (Tschudi, 1838)	размножаются
4	<i>T. asperum</i> (Boulenger, 1886)	размножаются
5	<i>T. stellatum</i> Taylor, 1962	размножаются
6	<i>T. bicolor</i> (Bourret, 1937)	размножаются
7	<i>T. licin</i> McLeod et Ahmad, 2007	не размножаются
8	<i>T. horridum</i> Boulenger, 1903	размножаются
9	<i>T. ryabovi</i> Orlov et Dutta, 2006	не размножаются

(*T. corticale*, *T. leporosa*), 30×30×40 см (остальные виды). Всю площадь дна террариума занимал водоем. В качестве мест отдыха, укрытий использовали куски коры пробкового дуба. Кора, кроме декоративной функции и создания убежищ, создавала благоприятный для животных химический состав воды. Иногда для этой же цели дополнительно использовались промытые и ошпаренные листья дуба черешчатого.

Уровень воды в террариумах составлял от 5—6 см у большинства видов и до 10—12 см у *T. corticale* и *T. leporosa*.

Температуру поддерживали на уровне 20—23 °С; в некоторых случаях использовали подогрев. В один акватерариум помещали 1—2 самки и несколько самцов, поскольку в природе они живут семейными группами.

Для таких видов, как *T. corticale*, *T. bicolor* и *T. gordonii*, устраивалась зимовка в отсадниках с влажным сфагновым мхом при температуре 15—17 °С в течение месяца.

Кормление животных проводилось 3 раза в неделю сверчками, обсыпанными препаратами кальция и витаминов фирмы Wardley (Канада). Размер сверчков варьировался в зависимости от размера амфибий. Головастики кормили кормами для аквариумных рыб тетрамин и тетрафилл (Tetra GmbH, Germany). Соотношение их зависело от видов и величины головастиков. Для *T. corticale* увеличена доля корма тетрамин, доля его увеличивается и по мере роста головастиков. Кроме того головастикам в летнее время предлагали промытые и ошпаренные листья и стебли крапивы (*Urtica dioica*).

Определение стадий развития личинок проводилось по классической работе Геснера [4].

Theلودerma corticale. Кладки на коре на высоте 4—5 см от воды, иногда на стеклах террариума; икринки диаметром 4 мм в кладке лежат отдельно. Развитие икры продолжается 13—15 суток. За 3—4 дня до вылупления головастики в икринке приобретают черный цвет, первые 3—5 дней не питаются, а потом активно поедают предложенный корм, который находят явно по запаху.

Через 60 дней у головастиков появляются задние ноги, 70—75 дней продолжается рост передних, через 90—100 дней — первые метаморфозы. Метаморфоз умеренно растянут. Обычно 60% особей проходят его относительно дружно, а остальные задерживаются до 5—6 месяцев. В условиях нашей лаборатории, несмотря на постоянный температурный режим, в зимнее время процесс метаморфоза практически прекращается. К моменту метаморфоза головастики достигают длины 60—70 мм.

Длина тела метаморфозов 20—25 мм; они выбирают на сушу иногда, еще имея хвост. Для стимуляции размножения необходима зимовка продолжительностью 1 месяц при температуре 15—17 °С.

Theلودerma asperum. Кладки на коре на высоте от 2 до 15 см от воды, иногда на стеклах террариума или на кирпичках. Икринки диаметром 2,5—3,0 мм; кладка икры заключена в общую студенистую оболочку. Размер кла-

док — 8 икринок у южных и малайских, 9—11 у северных. Развитие икры продолжается 10 дней у лягушек из северного и центрального Вьетнама и 6—8 дней у лягушек из Малайзии. В период размножения промежутки между кладками 12—14 дней.

Головастики размером 14—15 мм (21 стадия). Продолжительность развития 100—120 дней у северных и южных, 85 дней у малайских. Длина тела метаморфа 10—11 мм. Воду они не покидают до полного рассасывания хвоста. Обращает на себя внимание, что молодые лягушата справляются с очень крупными сверчками (9 мм!). Для молодых особей характерна ювенильная окраска. Имеются некоторые поведенческие отличия южных и северных лягушек.

Theلودerma stellatum. Кладки на коре на высоте от 2 до 15 см от воды, иногда на стеклах террариума или на кирпичках. Икринки диаметром 2,5—3,0 мм, размер кладки от 4 до 14 икринок (в среднем 7 икринок). Время развития икринок 13 дней.

Развитие головастика продолжается 85—90 дней. Длина тела метаморфа 10—12 мм. Воду покидают после полной резорбции хвоста. Наблюдается остановка развития и гибель молодых головастика, если кора слишком долго находится в террариуме и перестает выделять танины. Молодые головастики не начинают питаться и гибнут, хотя подросшие не выказывают признаков угнетения.

Theلودerma gordoni. Кладки только на коре на высоте от 2 см от воды; при наличии замкнутых кусков коры предпочитают их открытым. Интервал между кладками в среднем 10—17 дней; икринки диаметром 3 мм. Икринки в кладке лежат отдельно, размер кладки от 5 до 27 икринок. Развитие икры 9—10 дней. Первые 3 дня головастики не питаются и неподвижно лежат на дне; из размер 11—12 мм.

Через 60 дней появляются задние ноги, 70—75 дней продолжается рост передних, через 90—100 дней появляются первые метаморфы. Метаморфоз растянут.

Длина тела метаморфа 20—23 мм; они выбираются на сушу, иногда еще имея хвост, а через месяц достигают длины 35 мм.

Для стимуляции размножения необходима зимовка продолжительностью 2—3 недели и температура 15—17 °С.

Theلودerma bicolor. Кладки на коре, редко на искусственных растениях на высоте от 4—5 см от воды. Как и *T. gordoni*, при наличии замкнутых кусков коры предпочитают их открытым. Икринки диаметром 3 мм, в кладке лежат отдельно. Развитие икры продолжается 10—12 дней. Первые 3 дня не питаются и неподвижно лежат на дне, реагируя бегством на прикосновение.

Время развития 80 дней до первого метаморфоза. Метаморфоз сильно растянут.

Длина тела метаморфа 15 мм. Выбираются на сушу, иногда еще имея хвост и через месяц достигает 25 мм.

Для стимуляции размножения необходима зимовка продолжительностью 1 месяц при 15—17 °С.

Theلودerma horridum. Кладки на коре на высоте от 5—10 см от воды. Они никогда не были отмечены на стеклах террариума. Икринки диаметром 2,5 мм, лежат слитно. Развитие икры продолжается 10—12 дней. Наблюдались кладки от 2 до 11 икринок. Первые 2—3 дня головастики не питаются и неподвижно лежат на дне, реагируя бегством на прикосновение. Ведут скрытный образ жизни, питаются в ночное время.

Время развития 90 дней до первого метаморфоза. Метаморфозы сильно растянут, сильнее, чем у других видов. Между двумя метаморфозами проходит примерно две недели, часто до месяца. Взрослые животные, головастики и метаморфы отличаются повышенной пугливостью и скрытностью.

Длина тела метаморфа 15 мм. Через 6 месяцев молодяк достиг размеров взрослых особей 35 мм.

Для молодых особей характерна слабо выраженная ювенильная окраска.

Theلودerma leporosa. Этих довольно крупных амфибий содержат в более просторных террариумах с большим количеством крупных кусков коры и плоскими кусками известняка. Им необходима более высокая температура, чем другим видам телодерм, поэтому здесь используется подогрев. Температура воды 23—24 °С днем и 21—22 °С ночью. Вокализация у этого вида наблюдается реже, чем у *T. corticale* (наши данные). У этих лягушек иногда трудно отличить самца от самки по брачным мозолям.

Перед откладкой икры животные 3, а иногда 4 суток находятся в плотном амplexусе. Кладки на коре и реже на камнях, на стекле никогда не отмечены. В кладке от 20 до 43 мелких икринок, мелче, чем у мелких особей *T. asperum* и *T. stellatum* (2,5 мм); расположены отдельно. Развитие в течение 6 дней; длина головастиков 10 мм. Через две недели рост головастиков составил 17—18 мм; в дальнейшем рост ускоряется, и через две недели головастики достигает размеров 25—30 мм. Через 5 месяцев у головастиков появляются задние ноги. На момент написания статьи имеются первые метаморфы.

Таким образом, в наших условиях успешно содержатся 9 видов, из которых размножаются 7 видов, 2 из которых разведены впервые. При содержании и разведении всех телодерм применяются общие принципы содержания. Различия в содержании разных видов сводятся, в основном, к размерам акватеррариума, температуре, необходимости и продолжительности зимовки.

Число икринок (среднее) от 9 до 30 (Рис. 1).

Время развития икры от 6 до 22 дней (Рис. 2).

Время развития головастиков от 77 до 176 дней (Рис. 3).

Средний размер метаморфа колеблется от 10 до 25 мм.

Полученные нами результаты являются лишь первым шагом в работе с этой интересной группой амфибий. В настоящее время работа велась, в основном, по общим принципам работы с видами рода *Theلودerma*; необхо-

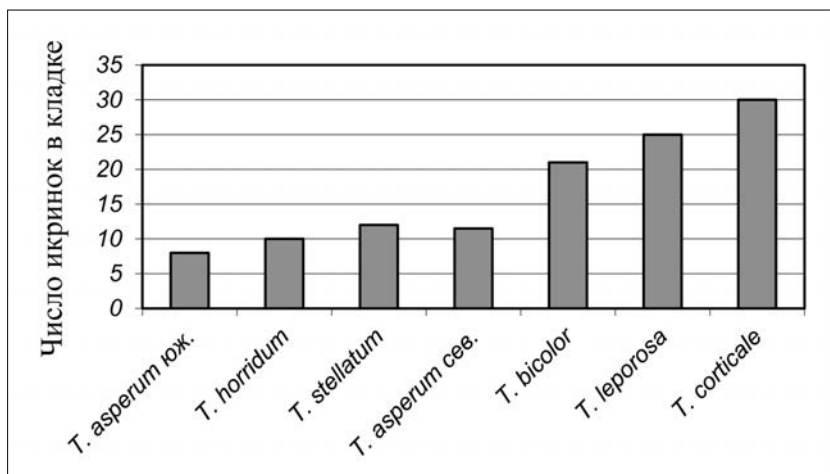


Рис. 1. Средний размер кладок лягушек рода *Theloderma*.

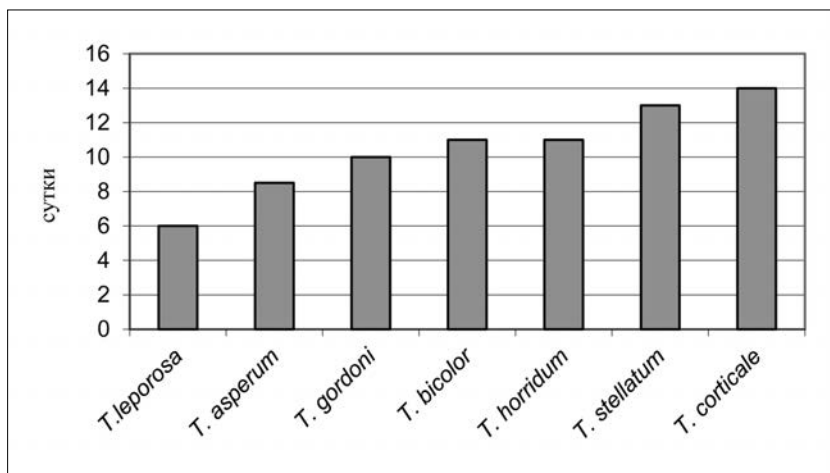


Рис. 2. Среднее время развития икры лягушек рода *Theloderma*.

дима дальнейшая работа по усовершенствованию методики содержания и разведения представителей рода.

Авторы выражают искреннюю благодарность вьетнамским коллегам и И. Барсукову за получение материала.

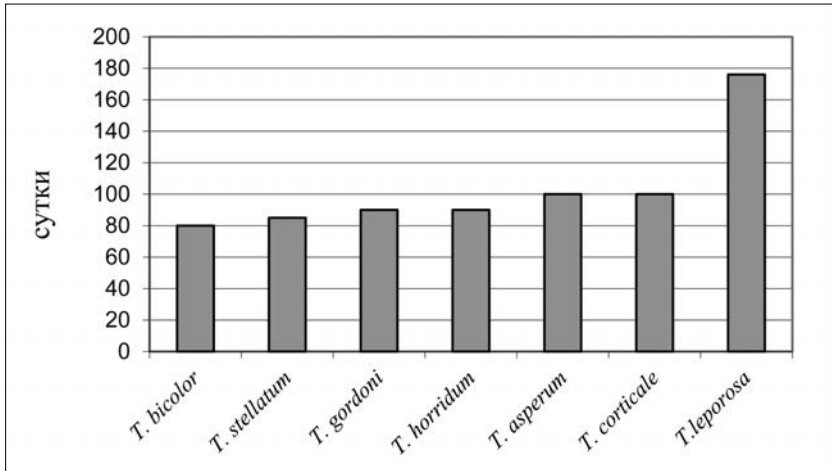


Рис. 3. Сроки личиночного развития лягушек рода *Theloderma*.

2. Arinin I. Yu., Ryabov S. A. 2006. Captive breeding of *Theloderma gordoni* Taylor, 1962. Russian Journal of Herpetology. Vol. 13, №3. P. 242—246.
3. Evsyunin A. A. 2008. First Captive Breeding of *Theloderma horridum*. In: Reptilia, Number 64, June 2009, P. 21—24.
4. Gosner K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica, 16, P. 183—190.
5. Ryboltovsky E. 2000. Keeping and breeding of *Theloderma*, Sci. Res. Zool. Parks, 12, P. 146—153.

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ
СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ЧЕРЕПАХИ
(*Testudo graeca nikolskii* ШКХИКВАДЗЕ ЕТ ТУНИЙЕВ, 1986)
В КРАСНОДАРСКОМ КРАЕ**

В. Ф. Орлова¹, В. Г. Старков², Л. Ф. Мазанаева³

¹ Зоологический музей Московского государственного университета, Москва

² Институт биоорганической химии Российской академии наук, Москва

³ Дагестанский государственный университет, Махачкала

**DISTRIBUTION AND POPULATION STATE OF *Testudo graeca nikolskii*
IN RUSSIA (KRASNODARSKIY KRAI)**

V. F. Orlova¹, V. G. Starkov², L. F. Mazanaeva³

¹ Zoological Museum of the Moscow State University, Moscow

² Bioorganic Chemistry Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow

³ Daghestan State University, Makhachkala

Records of *Testudo graeca nikolskii* in the region from Anapa to Sochi in 1996—2007 are presented. Two parts from this region seem the most suitable for tortoise: the first one is situated between Anapa and Novorossiysk (with up to 15 specimens per day) while the second one — to the south from Gelendzhik (small groups of tortoise occur). Anthropogenic factors with negative impacts on population state are discussed.

Черепаша Никольского (*Testudo graeca nikolskii* Chkhikvadze et Tuniyev, 1986) — исчезающий эндемичный подвид, распространена на Черноморском побережье Краснодарского края и в Республике Абхазия [1, 2]. В начале прошлого века она была довольно многочисленна между Новороссийском и Адлером, не редко ее отмечали около Сочи и под Туапсе [3]. Однако к концу XX века ареал черепахи сократился, распавшись на ряд локальных микропопуляций, число которых продолжает снижаться [4—7]. Состояние популяций *Testudo g. nikolskii* вызывает серьезные опасения. В то же время на мысе Мал. Утриш в течение ряда лет (1991—2001 гг.) не отмечено серьезных изменений в состоянии популяции, которую можно считать стабильной [8].

В настоящем сообщении приводятся данные о современном распространении и состоянии популяций средиземноморской черепахи в Краснодарском крае, выявлены лимитирующие факторы.

Данные о местонахождениях черепахи собраны на отрезке Анапа — Сочи в разные летние месяцы и в сентябре (не менее месяца каждый год) в течение 1996—2007 гг. При составлении карты и кадастра и в обсуждении использованы также опубликованные сведения [6, 8—10, 12].

Распространение, биотопы. Ареал *Testudo g. nikolskii* целиком лежит в причерноморской части Северо-Западного Кавказа. Черепаша обитает на

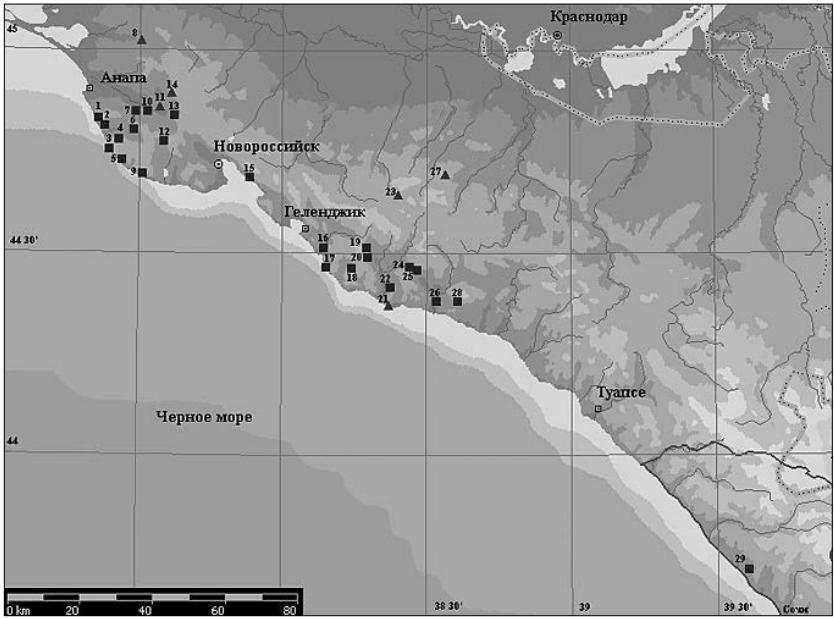


Рис. 1. Местонахождения средиземноморской черепахи на Западном Кавказе, Краснодарский край (■ — наши данные; ▲ — по: Ананьева и др., 2008).

1 — пос. Варваровка, 1 км зап., прибрежный хребет с грабниником. (личное сообщение Е. А. Дунаева); 2 — Варваровка, 4 км к югу, Кошкин перевал, высота 50 м н. у. м.; 3 — пос. Бол. Утриш, 1,5 км вост. (личное сообщение Е. А. Дунаева); между пос. Бол. и Мал. Утриш (колл. ЗММУ); 4 — Сукко, 4 км вост., правый борт долины р. Сукко, юж. склоны холмов, высота 50—150 м н. у. м.; 5 — мыс Мал. Утриш, юж. склоны и бессточные котловины, высота до 200 м н. у. м.; 6 — между с. Сукко и станицей Раевская, водораздельная зона хр. Навагир, высота 150—300 м н. у. м.; 7 — станица Раевская, 3—4 км зап., оз. Бутылка, высота 150 м н. у. м.; 8 — станица Гостагаевская, Анапский р-н; 9 — Сухая Щель между мысом Мал. Утриш и с. Дюрсо, высота 50 м н. у. м.; 10 — станица Раевская, 1—2 км сев., высота 100 м н. у. м.; 11 — окр. станицы Раевская; 12 — между с. Бол. Хутора и станицей Раевская, водораздел хр. Навагир и верховья р. Дюрсо, высота 150—250 м н. у. м., плато со слабым уклоном на юг, рассеченное каменистыми балками; 13 — ст. Тоннельная, 3 км зап., высота 100 м н. у. м.; 14 — окр. станицы Семигорье, примерно 23 км от побережья, и станицы Натухаевская; 15 — пос. Шесхарис, 5 км вост. по пути в Кабардинку, высота 50 м н. у. м.; 16 — Дивноморское, 4—5 км сев., высота 50 м н. у. м., культурная садовая зона в долине реки; 17 — пос. Джанхот; 18 — пос. Прасковеевка, 2 км вост., верховья левого истока р. Джанхот, высота 100 м н. у. м.; 19 — с. Михайловский Перевал и нижние склоны г. Тхагечоук, высота 100—200 м н. у. м.; 20 — ущелье Колбасинова Щель, 4—5 км юж. Михайловского перевала, высота 70—100 м н. у. м.; 21 — хутор Бетта, территория г. Геленджик; 22 — с. Береговое, левый борт долины р. Пшады, высота 50 м н. у. м.; 23 — г. Папай, Абинский р-н; 24 — с. Пшада, 4 км вост., юж. склон г. Циганкова (Циганков аул), высота 100—150 м н. у. м.; 25 — с. Текос, 2—3 км сев., юго-вост. подножье г. Циганкова, высота 100—150 м н. у. м.; 26 — с. Архипо-Осиповка, 3 км сев., холмы над долиной р. Вулан, высота 50—70 м н. у. м.; 27 — г. Собер-Баш, Северский р-н; 28 — с. Тешебс, 2 км сев.-вост., юж. склон г. Гебеус, высота 120—200 м н. у. м.; 29 — Верхнее Уч-Дере, окр. Лоо, высота 150—200 м н. у. м.

склонах невысоких гор (200—400 м н. у. м.) с лесостепной растительностью средиземноморского типа и шибляком, а также на крупных лесных полянах.

На основании собранных нами данных и литературных сведений [9] составлена карта, включающая 29 местонахождений черепахи (рис. 1). Указанные находки позволяют выделить два наиболее благоприятных для обитания черепахи участка, приуроченные к зонам горных поднятий, выступающих из Черного моря и параллельных Главному хребту: 1 — Михайловка — прибрежные горы от р. Пшады до Джубки; 2 — хребет Навагир — гора Дооб — гора Тхачегочук. Мозаичное распределение вида отмечено на землях, не используемых в сельском хозяйстве, на участке от Геленджика до Анапы. В течение 10 лет (1996—2006 г.) в разные летние месяцы и в сентябре черепахи регистрировались нами между с. Большие Хутора и станицей Раевская. Данный участок трудно доступен, расположен на водоразделе хребта Навагир и в верховьях р. Дюрсо, покрыт лесной и лесостепной растительностью, в которой значительное место занимают средиземноморские элементы.

Находки черепах на горе Папай и горе Совербаш [9] позволяют нам сделать допущение о возможной связи этих изолятов по долинам Прикубанских речек (Абин, Хабль, Иль и других) с окрестностями Варнавинского и Крюковского водохранилищ, о которых упоминалось ранее [10], но где черепаха уже давно не регистрировалась. Встречи черепахи в окрестностях Натухаевской и Семигорья [9] очень интересны, поскольку маркируют северную границу современного видового ареала, совпадающую с распространением держи-дерева (*Paliurus spina-christi*) и жасмина кустарникового (*Jasminum fruticans*). В непосредственной близости от пунктов Гайкодзор, Раевская нами обнаружены другие средиземноморские виды: желтопузик (*Pseudopus apodus*) и средняя ящерица (*Lacerta media*). Нахождение черепахи в окрестностях Гостагаевской [9] (прим. опросные данные) вызывает большие сомнения, так как в ходе неоднократных посещений нами она не встречена. Тем не менее, именно здесь ряд пресмыкающихся проникает наиболее далеко на север: средняя ящерица достигает северных склонов хребта Навагир (Раевская, Гайкодзор), а желтопузик — северного побережья Таманского п-ова [11].

В восточной части побережья подходящие места обитания расположены sporadically, так как эта часть ареала целиком занята городской и курортной застройкой г. Сочи. До 80-х годов XX в. ареал черепахи простирался от Анапы до Пицунды. В настоящее время вид практически исчез на отрезке Туапсе — Гагры [6].

Численность. В настоящее время стабильные популяции *Testudo g. nikolskii* обитают на двух участках — между Анапой и Новороссийском (1) и южнее Геленджика (2). За период многолетних наблюдений максимальное число встреченных за сутки взрослых черепах составило 15 особей (июль 2006 г.) на маршруте с. Большие Хутора — станица Раевская. Почти столько же (16 особей) одновременно помечено в окрестностях хутора Бетта (территория города Геленджик) [9]. В окрестностях Раевской, Сукко, Мал. Утриш,

на Михайловском перевале и в его окрестностях черепахи попадались немногочисленными группами на склонах с лесостепной и средиземноморской растительностью. Единичные находки вида зарегистрированы недалеко от Сочи.

Плотность популяции *Testudo g. nikolskii* на участке Анапа-Новороссийск в 1985 г. была в 2,5—3 раза выше по сравнению с 1991 годом [10, 12], т.е. наметилась тенденция к сокращению. В 1977—1980 гг. единичные особи черепах встречены в пос. Сергей-Поле и окрестностях Хосты. Однако в 1991 г. в тисо-самшитовой роще черепахи не были найдены. В 1984 г. единичные особи отмечены в пос. Варваровка (бассейн р. Вост. Дагомыс), пос. Калиновое Озеро (водораздел Бол. и Мал. Хосты) и значительное скопление, превышающее несколько сотен животных, в бассейне р. Аше. В настоящее время вид единично обитает в Лазаревской группе лесничеств [6].

Факторы, влияющие на численность черепах. На состояние популяций черепахи отрицательно влияют городское и курортное строительство, использование земель под сельхозугодья. В западной части от Геленджика до Тамани при выращивании винограда используется обработка его ядохимикатами, осуществляется пропашка междурядий. К негативным факторам относится и посадка сосны на горных склонах с их предварительным пропахиванием. Скапливающийся под соснами хвойный опад образует пожароопасный мертвопокровный слой. Перечисленные виды хозяйственной деятельности вызывают деградацию растительности, снижая, таким образом, кормовую ценность угодий.

Рекомендации по мерам охраны. Для сохранения уникального подвида необходимо выделение охраняемых участков на водоразделе хребта Навагир и в верховьях р. Дюрсо, где обитают популяции с репродуктивным потенциалом.

Авторы выражают благодарность Е. А. Дунаеву, Р. А. Назарову за помощь в подготовке карты и сведения о находках черепахи, В. Н. Курановой — за критический обзор рукописи. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке СЕПФ (Critical Ecosystem Partnership Fund) проекта «Practical Activities for Conservation of *Testudo graeca* in Russia».

1. Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1998. 576 с.
2. Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб: ЗИН РАН, 2004. 232 с.
3. Никольский А. М. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (Herpetologia Caucasia). Тифлис: Изд-во Кавказ. музея, 1913. 272 с.
4. Красная книга Краснодарского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Краснодар: Краснодарское книжное изд-во, 1994. 285 с.

5. Красная книга Российской Федерации (Животные). М.: Астрель, 2001. 860 с.
6. Туниев Б. С., Туниев С. Б. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка — первые итоги первого в России национального парка. Труды Сочинского национального парка, вып. 2. М.: Престиж, 2006. С. 205—225.
7. Mazanaeva L. F., Orlova V. F., Iljina E. V., Starkov V. G. Distribution and Status of Mediterranean Tortoise (*Testudo graeca* Linnaeus, 1758) in Russia // CEPF Biodiversity Investments in the Caucasus Hotspot 2004—2009. Tbilisi: Partnership FUND, 2010. P. 143—150.
8. Леонтьева О. А., Сидорчук Е. А. Состав популяции и морфологические характеристики средиземноморской черепахи (*Testudo graeca nikolskii*) на полуострове Абрау // Сб. научных трудов. М.: МГУ, 2002. С. 90—98.
9. Ананьева Н. Б., Мильто К. Д., Островских С. В., Пестов Г. М., Пестов М. В. Проект по изучению и охране средиземноморской черепахи (*Testudo graeca nikolskii*) на Западном Кавказе — первые итоги и перспективы // Вопросы герпетологии. Мат-лы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб, 2008. С. 25—30.
10. Иноземцев А. А., Перешкольник С. Л. Современное состояние и перспективы охраны обитающей на черноморском побережье Кавказа черепахи *Testudo graeca* L. // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов. Калинин, 1985. С. 60—79.
11. Starkov V. G., Orlova V. F. New records of Reptiles (Reptila, Squamata) at Azov Seashore of Taman' Peninsula // Russian Journal of Herpetology. 2007. Vol. 14. No. 2. P. 87—90.
12. Плотников Г. К. Современное состояние популяции средиземноморской черепахи на Черноморском побережье Краснодарского края // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистемы Черноморского побережья. Ч. 1. Краснодар, 1991. С. 156—158.

**ПРЯМОКРЫЛЫЕ (ORTOPTERA) В ПИТАНИИ
ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ (*Vipera renardi*)
НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА**

А. В. Павлов, И. В. Петрова, И. О. Кармазина

Казанский федеральный университет, Казань

**DIETARY HABITS (ORTOPTERA) OF THE VIPER *Vipera renardi*
(REPTILIA: VIPERIDAE) IN THE NORTHERN PERIPHERY OF ITS RANGE**

A. V. Pavlov, I. V. Petrova, I. O. Karmazina

Kazan Federal University, Kazan

This study presents data of dietary habits (Orthoptera) *Vipera renardi* in the Spassk State Nature Complex Reservation.

Пищевые предпочтения змей обусловлены генетическими, морфологическими и возрастными особенностями [1, 2]. В свою очередь, состав и разнообразие потенциальных кормовых объектов в определенном местообитании предопределяет характер питания [1, 3—6], в том числе и степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) [7].

В питании *V. renardi* преобладают виды отряда Orthoptera (саранча, сверчки), но часто в литературе, по всей вероятности ввиду сложности идентификации некоторых групп, их определение до вида отсутствует. В нашей работе мы составили видовой список прямокрылых, составляющих выявленную кормовую базу, определили потенциальную кормовую базу *V. renardi* среди прямокрылых и попытались выявить причины предпочтения этой группы насекомых.

Исследования проводили в августе 2008 г. на территории государственного природного комплексного заказника «Спасский» (далее ГПКЗ) Республики Татарстан.

Потенциальную кормовую базу *V. renardi* среди прямокрылых определяли методом кошения. Отлов проводили с использованием метода учета прямокрылых на время [8—11]. Также мы взяли пробы кошения со всех основных типов биотопов ГПКЗ. На протяжении дня учеты проводили в периоды наибольшей активности насекомых от 10 до 13 и от 16 до 18 часов [12, 13], что совпадает с периодом активности *V. renardi* [14].

Выявленную кормовую базу устанавливали на основе определения остатков насекомых в экскрементах змей.

Прямокрылые ГПКЗ представлены 40 видами, относящимися к 24 родам и 5 семействам, из них фрагменты 6 видов из 2-х семейств обнаружены в экскрементах *V. renardi* (табл. 1)

Наибольшая численность прямокрылых наблюдается на суходольных лугах и в песчаном участке со степной растительностью — от 6 до 22% (в зависимости от состава растительности, близости к водоему и лесу) и 23% соответственно. Далее по численности идут луг нижнего уровня — от 3 до 6% и участок с рудеральной растительностью — 7%. В целом от общего населения травостоя отр. Orthoptera составляют небольшую долю всех насекомых в наших пробах. Основная масса прямокрылых в пробах представлена саранчовыми (80%).

Основной признак присутствия в рационе *V. renardi* прямокрылых — фиолетово-красный цвет экскрементов. Данный эффект, вероятно, связан с ферментативной средой пищеварительного тракта змей. Подобные изменения окраски можно наблюдать также при термическом воздействии и фиксации в этиловом спирте личинок и взрослых особей различных представителей отр. Orthoptera. Доля разных видов прямокрылых, выявляемых по количеству не усваиваемых хитиновых частей, в пищевом тракте конкретной особи обуславливает насыщенность окраски переваренных пищевых масс: от розово-серого (частичное поедание прямокрылых) до фиолетово-красного («свекольного») цветов (полное доминирование). Наиболее явно это заметно у сеголеток и годовиков гадюк, в питании которых по этому признаку более 90% составляют прямокрылые.

В литературе четко обозначено, что основу кормовой базы степной гадюки составляют крупные насекомые (главным образом прямокрылые: саранча, сверчки), ящерицы и мелкие грызуны [16—25]. На изучаемой территории прямокрылые составляют более 40% в питании степных гадюк. При

Таблица 1. Видовой список представителей отряда Orthoptera ГПКЗ, отловленных методом кошения (* — виды, обнаруженные в экскрементах *Vipera renardi*, ** — вид в питании *V. renardi*, отмеченный в литературе [15]).

Семейство	Вид
Tettigoniidae — Кузнечики	<i>Conocephalus discolor</i> , <i>C. dorsalis</i> , <i>C. dorsalis</i> , <i>Metrioptera bicolor</i> *, <i>M. brahynptera</i> , <i>M. roeseli</i> *, <i>Platycleis grisea</i> , <i>P. vittata</i> , <i>Tessellana vittata</i> , <i>Decticus verrucivorus</i> , <i>Phaneroptera falcata</i> , <i>Pholidoptera cinerea</i> , <i>Tettigonia cantans</i> , <i>T. viridissima</i> , <i>T. caudata</i> , <i>Gampsocleis glabra</i>
Gryllidae — Сверчки	<i>Modycogryllus frontalis</i> , <i>Oecanthus pellucens</i>
Tridactylidae — Триперстовые	<i>Tridactylus variegatus</i>
Tetrigidae — Прыгунчики	<i>Tetrix tenuicornis</i> , <i>T. bipunctata</i>
Acrididae — Саранчовые	<i>Chorthippus apricarius</i> , <i>C. brunneus</i> *, <i>C. biguttulus</i> *, <i>C. mollis</i> *, <i>C. macrocerus</i> , <i>C. paralellus</i> , <i>C. pullus</i> , <i>C. dorsatus</i> *, <i>Omocestus viridulus</i> , <i>O. haemorrhoidalis</i> , <i>Stenophyma grossum</i> , <i>Oedipoda coeruleascens</i> , <i>Chrysocharaon dispar</i> , <i>Euthistira brachyptera</i> , <i>Calliptamus italicus</i> ***, <i>Stenobothrus lineatus</i> , <i>S. nigromaculatus</i> , <i>Dociolestes brevicollis</i> , <i>Psophus stridulus</i>

этом основная доля поедаемых ортоптер приходится на особей в возрасте до 3 лет [25].

Потенциальная кормовая база *V. renardi* на исследуемой территории представлена 40 видами, а выявленная — представителями сем. Acrididae (род коньки) и Tettigoniidae (скачки: Резеля, полосатый и двуцветный). Столь ограниченный состав выявленных видов обусловлен использованием шадящей методики (прижизненное изучение).

Состав кормовых объектов изменяется в различные сезоны года. Например, в питании *Vipera ursinii* (Bonap., 1835) из Италии беспозвоночные составляют 97,5% всего пищевого рациона с оговоркой, что эта доля характерна в период между июлем и сентябрем [26]. В остальное время *V. ursinii* предпочитают мелких млекопитающих (самцы — 66,6%, самки — 63,6%). Сезонность в питании отмечена и для восточной степной гадюки *V. renardi* [15, 27].

Сложившиеся адаптации *V. renardi* к питанию прямокрылыми связаны с:

1) Достаточно высокой численностью прямокрылых и их имаго в течение всего периода активности *V. renardi*. Возможно, что личинки прямокрылых служат постоянной пищей молодым особям *V. renardi*, в то время как доля прямокрылых в рационе взрослых гадюк увеличивается со второй декады лета. Последнее обусловлено массовым появлением имаго видов с летним и летне-позднелетним типом жизненного цикла, что делает их более доступными в этот период;

2) Оптимальными для поедания размерами прямокрылых (от 0,7 до 2 см) и степенью хитинизации покровов по сравнению с доминантами и субдоминантами травостоя (цикады, пауки, клопы, пилильщики, двукрылые), приводящими к меньшим затратам энергии при поедании и переваривании их змеёй и «экономии» яда. Стоит отметить, что размеры тела (30—35 см) и размеры головы (длина \approx 1,3 см, ширина \approx 1 см) молодых гадюк не позволяют им употреблять крупную добычу; у взрослых змей отмечены особи насекомых размером до 6—7 см;

3) Повсеместным присутствием прямокрылых, в том числе и в местобитаниях *V. renardi*;

4) Частичным перекрытием суточной активности прямокрылых и *V. renardi*. До середины мая у Спасской популяции *V. renardi* дневной образ жизни (один пик активности); далее суточная активность змей приобретает смешанный характер — от дневного до ночного, в зависимости от микробиотических и погодных условий [14]. Примечательно, что большинство видов Orthoptera на ночь перемещаются в нижний ярус травостоя или в прикорневую уровень почв [27] и они находятся в состоянии покоя, называемом периодом холодового оцепенения [28], что вероятно определяет их доступность для хищников.

1. Luiselli L. Broad geographic, taxonomic and ecological patterns of interpopulation variation in the dietary habits of snakes // Web Ecology. 2006. 6. P. 2—16.
2. Savitsky A. H. Coadapted character complexes among snakes: fossoriality, piscivory and durophagy // Am. Zool. 1983. 23. P. 397—409.
3. Iwasa Y., Higashi M., Yamamura N. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy // Am. Nat. 1981. 117. P. 710—723.
4. Green R. F. Stopping rules for optimal foragers // Am. Nat. 1984. 123. P. 30—40.
5. Green R. F. Putting ecology back into optimal foraging theory // Comm. Theor. Biol. 1990. 1. P. 387—410.
6. Stephens D. W., Krebs J. R. Foraging theory. Princeton Univ. Press, 1986.
7. Павлов А. В., Гаранин В. И. Видовые очерки: степная гадюка (*Vipera renardi*) Спасского архипелага на реке Волга // Змеи Волжско-Камского края. Самара, 2004. С. 63—90.
8. Gause G. F. Studies on the ecology of the Orthoptera // Ecology. 1930. V. 11, N. 2. P. 307—325.
9. Бей-Буенко Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. М. — Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1951. Т. 1—2. С. 667.
10. Лопаткин А. В. О возможном подходе к сопоставлению методов учета саранчовых // Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. С. 77—81.
11. Стебаев И. В. Фауна и экология прямокрылых насекомых Северо-Западного Прикаспия. К биогеографическому познанию ландшафтов Ергеней и Прикаспийской низменности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛСХИ, 1956. 16 с.
12. Цыпленков Е. П. Вредные саранчовые насекомые в СССР. Л.: Изд-во «Колос», 1970. 272 с.
13. Сергеев М. Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии // АН СССР Сиб. отд., Биол. инст. 1986. С. 155—236.
14. Павлов А. В. Сезонные явления в жизни степной гадюки (*Vipera ursinii*) в крайней северной точке ее обитания // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. 2003. С. 62—65.
15. Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Павлов А. В., Шуришина И. В., Маленев А. Л. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии // Бюллетень «Самарская Лука». 2008. Том 17, №4 (26). С. 817—845.
16. Lindholm W. A. Beitrage zur Biologie einiger Reptilien des Europaischen Russlands // Zool. Garten. 1902. Bd. 43, №1/2. P. 20—26, 41—56.
17. Марков Г. С., Косарева Н. А., Кубанцев Б. С. Материалы по экологии и паразитологии ящериц и змей в Волгоградской области // Паразитические животные. 1969. С. 198—220.
18. Киреев В. А. Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии: Автореф. дис. канд. биол. наук. Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1982. 20 с.
19. Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 176 с.
20. Горелов М. С. Гадюка степная (*Vipera ursinii*) и охраняемые природные территории Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: сб. науч. тр. 1996. Вып. №2. С. 47—49.
21. Павлов А. В. По результатам изучения гадюк Республики Татарстан // Современная герпетология. 2000. Вып. №1. С. 47—52.

22. Павлов П. В. Некоторые данные по степной гадюке (*Vipera ursinii*) в заповеднике «Приволжская лесостепь» // Вопросы герпетологии. 2001. С. 219—220.
23. Korsos Z. The biology and ecology of *Vipera ursinii rakosiensis* // Population and habitat viability assessment (PHVA) for the Hungarian meadow Viper (*Vipera ursinii rakosiensis*): 5—8 November, 2001, the Budapest Zoo. 2002. P. 61—64.
24. Павлов А. В., Бакун О. В. О находках степной гадюки (*Vipera ursinii*) на островах Куйбышевского водохранилища // Вопросы герпетологии. 2001. С. 220—222.
25. Agrimi U., Luiselli L. Feeding strategies of the viper *Vipera ursinii ursinii* (Reptilia: Viperidae) in the Apennines // Herp. J. 1992. №2. P. 37—42.
26. Kotenko T. Situation with *Vipera renardi* in Ukraine // Population and habitat viability assessment (PHVA) for the Hungarian meadow Viper (*Vipera ursinii rakosiensis*): 5—8 November, 2001, the Budapest Zoo. 2002. P. 77—78.
27. Чернов Ю. И. Экология и биогеография. Москва: КМК, 2008. 450 с.
28. Рубцов И. А. Закономерности развития и поведения саранчовых Сибири в связи с климатическими факторами // Известия Академии наук СССР. 1935. С. 789—820.

О ВОЗМОЖНОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ ГАДЮКИ БАШКИРОВА

А. В. Павлов, И. В. Петрова

Казанский федеральный университет, Казань

ON THE POSSIBLE ORIGIN OF THE BASHKIROV'S VIPER

A. V. Pavlov, I. V. Petrova

Kazan Federal University, Kazan

The description of the sympatric habitat (revealed in 2008) of *Vipera berus* and *V. renardi* in Tatarstan Republic is presented. Five individuals of adder and four — steppe vipers are found. Two pregnant females of *V. renardi* (melanistic and colour) gave birth newborns with mixed characters of both species. Based on pholidosis sings (apicale, supralabialia, sublabialia, circumocularia, loreale, sq. dorsalia) comparison of the females and their offspring with *V. r. bashkirovi*, *V. renardi*, *V. renardi* «west», *V. berus* was conducted. Intermediate character of sympatric steppe viper morphology is shown by means of Principal Component Analysis. The hypothesis of hybrid origin of subspecies *V. r. bashkirovi* based on findings and published nature-historical data is discussed.

Проблема симпатрического сосуществования таксонов различного ранга имеет как теоретическое, так и практическое значение. В классической экологии симпатрию (и как частный случай явление синтопии) связывают с разграничением экологических ниш, в биогеографии — с разнообразием адаптационных механизмов и различными стратегиями освоения пространства, в эволюционно ориентированных направлениях — с проблемами видообразования и гибридизации. В последнем случае можно выделить два подхода: 1) симпатрия — не закономерность, а каприз природы; 2) обмен генетическим материалом и формирование новых форм, рас, таксонов (до видов) [1].

Данные по гибридизации змей известны из родов *Nerodia* [2], *Vipera* [3—7], *Bitis* [8]. В отношении наиболее обширных евро-азиатских комплексов гадюк (*berus*, *renardi*), имеющих местами совмещенные ареалы, в литературе указаны лишь единичные случаи их симпатрического сосуществования [9], а сведения о гибридизации отсутствуют вовсе.

В 2008 г. в Татарстане выявлен участок совместного обитания *Vipera berus* и *V. renardi*. В настоящей статье представлены результаты проведенных исследований.

Данные собраны в пределах обитания [10, 11] северного подвида гадюки Ренарда (*V. r. bashkirovi*) — на территории заказника «Спасский» (далее ГПКЗ), расположенного в Татарстане (54° 55' — 54° 05' с.ш. и 49° 05' — 49° 20' в.д.) и на сопредельном участке. В анализ включены опубликованные

данные [12] и данные по морфологии *V. berus* с территории Саралинского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (далее ВКГПБЗ), расположенного в 25—30 км севернее ГПКЗ.

Использованы признаки фолидоза: *apicale*, *supralabialia*, *sublabialia*, *circumocularia*, *loreae*, *sq. dorsalia*. Двустороннесимметричные щитки учитывались как их сумма с правой и левой сторон ($R. + L.$). Сравнение выборок проведено методом главных компонент (PCA, Statistica 6, StatSoft Inc. 1984—2001).

Территория совместного обитания двух видов представляет собой открытый материковый участок левобережья Волги площадью около 4,5—5 км². С западной стороны граничит с протоками и заводами водохранилища, с восточной — с лесным широколиственным массивом, что определяет характер формаций, включающих ксерофильные, мезофильные и гигрофильные виды. Основу сообщества представляет антропогенно-производный «кустарниковый луг» со степными элементами, фоновым видом которого является ракитник русский, в травостое доминирует рудеральная растительность. Антропогенное воздействие обусловлено выпасом скота, сенокосением и рекреацией.

Сопредельный лесной район является местообитанием *V. berus*, откуда она проникает на указанную территорию.

Обнаружено пять живых особей и остатки одной мертвой *V. berus*, две молодых особи и две беременных самки *V. renardi*. Одна из беременных самок была меланистом, вторая имела «классическую цветную» окраску — с дорзальной стороны серовато-оливковый фон с зигзагообразным рисунком и латерально расположенными пятнами. В одном случае место находки особей двух видов носила характер синтопии — обыкновенная и степная гадюки находились в 3—4 м друг от друга.

Черная беременная самка в большей степени обладала признаками, свойственными для обыкновенной гадюки, исключая наличие единственного апикального щитка. «Цветная» самка ничем не отличается от гадюк с о. Спасск — типовой территории *V. r. bashkirovi*.

Беременная самка-меланист 13.08.08 принесла 6 мертворожденных и 7 живых гадючат, «цветная» 25.08.08 — 10 живых, 1 мертвого.

В потомстве самки-меланиста один из новорожденных имел один апикальный щиток, остальные — по два. У «цветной» самки пять новорожденных обладали одним типичным для степной апикальным щитком, две особи — двумя (как у обыкновенной) и еще у трех — были аномально сросшиеся или деформированные (ни один, ни два). У мертворожденного — апикальный щиток сильно деформирован и не различим.

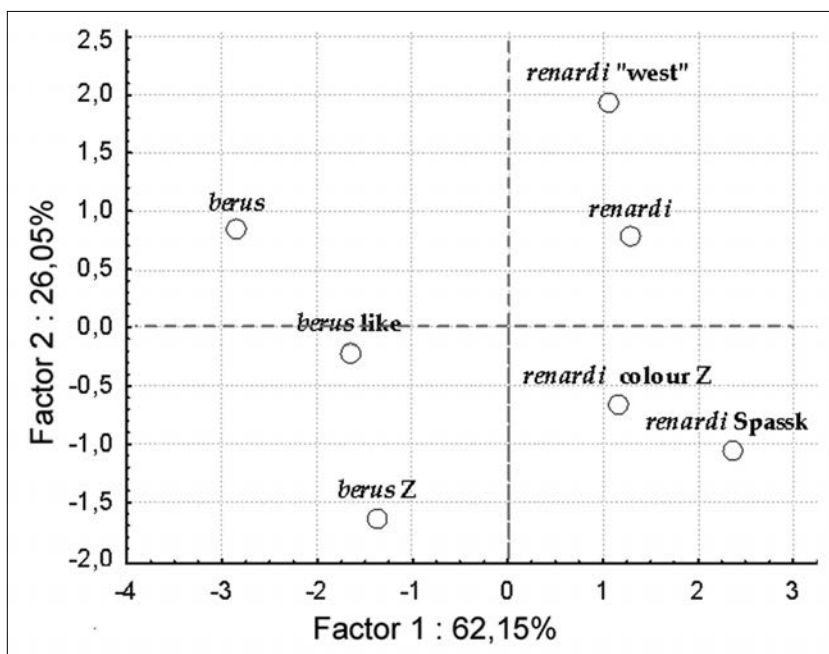
Разведочный анализ методом главных компонент проведен на основе средних значений (табл. 1) из выборок *V. berus* ВКГПБЗ (в таблице и на иллюстрациях обозначены как *berus*), *V. berus* из зоны симпатрии (*berus* Z), *V. r. bashkirovi* с типовой территории (*renardi* Spassk); отдельными выборка-

Таблица 1. Значения изученных признаков фolidоза сравниваемых выборок гадюк (среднее значение М / число членов выборки n).

Выборка	Apical	Supralab. R + L	Sublab. R + L	Cir.oc. R. + L.	Lor. R + L	Sq.
<i>renardi</i> «west» [12]	1,03/29	17,80/29	20,27/29	18,02/29	8,71/29	21,71/29
<i>renardi</i> [12]	1,04/59	17,89/53	20,29/55	18,80/55	8,89/54	21,33/43
<i>renardi</i> Spassk	1,00/9	18,34/9	20,56/9	19,89/9	9,33/9	21,00/9
<i>renardi</i> color Z	1,35/10	18,18/11	20,55/11	18,55/11	9,27/11	21,00/11
<i>berus</i> like	1,92/13	17,33/12	20,33/12	17,82/11	6,70/10	20,93/14
<i>berus</i> Z	2,00/5	17,20/5	20,8/5	18,4/5	6,40/5	21,00/5
<i>berus</i>	2,00/50	17,22/50	20,06/50	16,88/50	5,50/50	20,93/50

ми представлены средние значения по беременным самкам и их потомству — соответственно черной (*berus* like) и «цветной» (*renardi* color Z). Средние значения для объединенных по полам выборок *V. renardi* и *V. renardi* «west» рассчитаны из данных, представленных отдельно для самцов и самок в ревизии [12].

В ходе анализа методом было использовано два фактора, дисперсия 3-го оказалась ниже единицы. По первому фактору (62,15%) положитель-

**Рис. 1.** Расположение исследованных выборок в осях главных компонент.

ные значения характеризуют данные, относящиеся к выборкам степных гадюк (рис. 1): описанным в последней ревизии *ursinii*-комплекса [12], а также «цветная» самка и ее потомство из зоны симпатрии и выборка с типовой территории *V. r. bashkirovi*. Обратная ситуация складывается с остальными гадюками: *V. berus* из ВКГПБЗ имеет наибольшие отрицательные значения по первому фактору, меньшие (но также отрицательные) и весьма близкие значения *berus*-подобная *V. renardi* (самка-меланист и ее потомство) и *V. berus* с территории симпатрии.

Основной вклад в приведенное распределение вносят данные по (рис. 2) апикальным, лореальным, верхнегубным щиткам и количеству чешуек вокруг глаз.

Основываясь на данных по распространению степной гадюки [13] до создания Куйбышевского водохранилища (до 1954—55 гг.) эта террито-

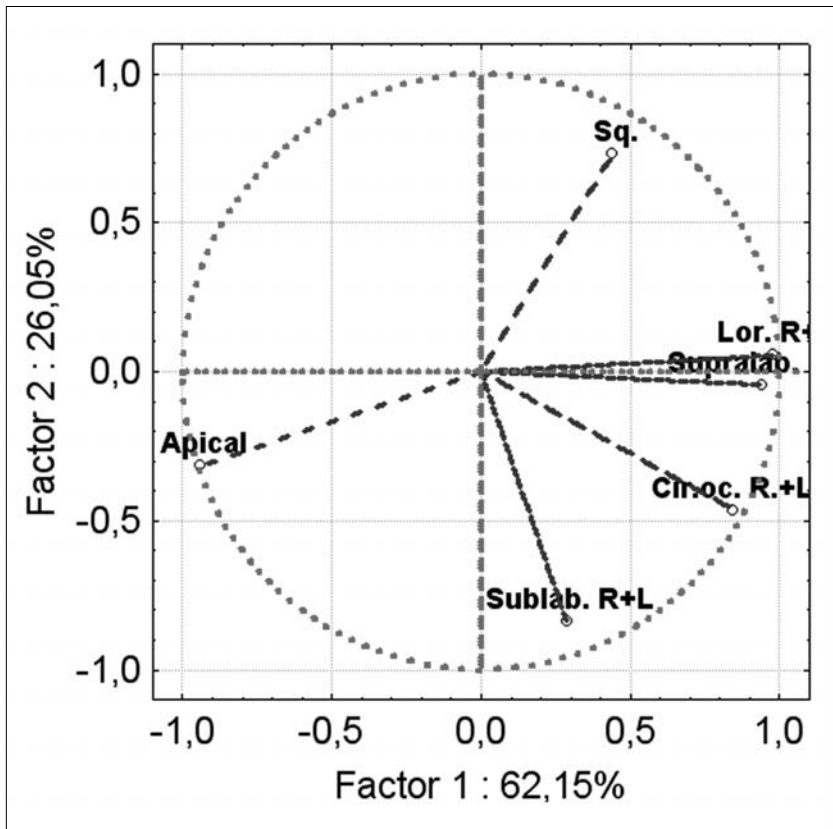


Рис. 2. Ординация изученных признаков в осях главных компонент.

рия составляла около 140 км². Современная ландшафтно-территориальная структура [14] в районе обитания *V. r. bashkirovi* и окружающих ГПКЗ участков заставляет предположить, что выявленная зона симпатрии единственная на сегодняшний день, и сохраняется за счет проникновения обыкновенной гадюки в открытые местообитания степной.

Особенности внешней морфологии степных гадюк из зоны симпатрии и ее смешанный характер в потомстве самок позволяют говорить о интрогрессивной гибридизации, и строить дальнейшие гипотезы. Один из вероятных сценариев, на наш взгляд, связан с формированием формы *V. r. bashkirovi* за счет потока генов между *V. berus* и *V. renardi*.

Отдельные морфологические характеристики *V. r. bashkirovi* с типовой территории могут быть истолкованы как результат гибридизации: 1) высокая частота аномалий фолидоза в типовой популяции объяснима разбалансированностью развития [11]; 2) значительная доля меланистов среди самцов (более 60%, у самок — около 40%) сходна с соотношением при скрещивании *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*, в потомстве которых самцы также в большей мере наследуют черную окраску [15].

Опираясь на ландшафтно-природные особенности региона [16] в XVIII—XX вв. можно предполагать, что степная гадюка населяла более обширную территорию, тесно соседствуя с обыкновенной. Как следствие ареал симпатрии видов с учетом сложных ландшафтно-природных особенностей имел кружевной характер. О продолжительном историческом совмещении ареалов свидетельствуют ископаемые находки степной гадюки близ района исследований (Б. Тиганы, Алексеевский район Татарстана) [17].

Вероятно, результатом симпатрии видов также является сохранившаяся, популяция, относимая нами к *V. r. bashkirovi*, в Красносамарском лесничестве Самарской области [11]. Здесь у степной гадюки наблюдается аналогичный Спасской популяции комплекс морфологических признаков, а близость популяций обыкновенной гадюки в современный период наводит на предположение об их контакте в прошлом.

1. Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.
2. Mebert K. Good species despite massive hybridization: genetic research on the contact zone between the watersnakes *Nerodia sipedon* and *N. fasciata* in the Carolinas, USA // *Molecular Ecology*. 2008. №17. P. 1918—1929.
3. Martínez F., Brito J. C., Lizamaavia M. Intermediate forms and syntopy among vipers (*Vipera aspis* and *V. latastei*) in Northern Iberian Peninsula // *Herpetological bulletin*. 2006. №97. P. 14—18.
4. Duguay R, Martínez Rica J-P, Saint Girons H. La repartition des viperes dans les Pyrenes et dans les regions voisines de l'Espagne // *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*. 1979. № 115. P. 359—377.

5. *Obst F. J.* Zur Kenntnis der Schlangengattung *Vipera* (Reptilia, Serpentes, Viperidae) // Zoologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden. 1983. V. 38, №13. P. 229—235.
6. *Orlov N. L., Tuniyev B. S.* Three Species in the *Vipera kaznakovi* Complex (Euro Siberian Group) in the Caucasus: Their Present Distribution, Possible Genesis, and Phylogeny // Asiatic Herpetological Research. 1990. V. 3. P. 1—36.
7. *Saint Girons H.* Morphologie comparée des hybrides de *Vipera seoanei* Lataste, 1879 x *Vipera aspis* (L.) // Amphibia-Reptilia, Leiden. 1990. V. 11, №2. P. 197—200.
8. *Hughes B.* An unusual rhinoceros viper, *Bitis nasicornis*, from Ghana, West Africa // Zoologische mededelingen 43. 1968. V. 43, №9. P. 107—115.
9. *Crnobrnja-Isailovic J., Tomovic L., Ajtic R.* Syntopic populations of orsini's viper (*Vipera ursinii*) and adder (*Vipera berus*) in northeastern Montenegro // Programme & Abstracts. 12th Odin. Gener. Meeting Soc. Europ. Herpetol., 12—16 August 2003. Saint-Peterburg, 2003. P. 126.
10. *Павлов А. В., Бакин О. В.* О находках степной гадюки (*Vipera ursinii*) на островах Куйбышевского водохранилища // Вопросы герпетологии. Матер. 1-го съезда герпетол. общества им А. М. Никольского. 4—7.12.2000 г. Пушино-на-Оке, 2001. С. 220—222.
11. *Гаранин В. И., Павлов А. В., Бакиев А. Г.* Степная гадюка, или гадюка Ренарда (Christoph, 1861) // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд. Самарского научн. центра РАН, 2004. С. 61—90.
12. *Nilson G., Andrén C.* The meadow and steppe vipers of Europe and Asia — The *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2001. V. 47, №2—3. P. 87—267.
13. *Башкиров Ив.* О степной гадюке (*Coluber renardi* Christ.) в Татарской Республике // Труды Студ. Науч. Кружка «Любители природы» в г. Казани. Казань, 1929. Вып. 3. С. 143—144.
14. Атлас Республики Татарстан // Каб. Мин. Респ. Татар., Предс. ред. колл. Р. Н. Минниханов, гл. ред. Г. В. Поздняк. Москва: ПКО «Картография», 2005. 215 с.
15. *Зиненко А. И.* Гибриды первого поколения между гадюкой Никольского, *Vipera nikolskii*, и обыкновенной гадюкой *Vipera berus* (Reptilia, Serpentes, Viperidae) // Вестник зоологии. 2003. Вып. 37, №1. С. 101—104.
16. *Шайхутдинова Г. А.* Ландшафтно-экологический анализ динамики растительного покрова Заволжской лесостепи // Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Казань, 2003. 130 с.
17. *Ратиников В. Ю.* К истории формирования офидиофауны Волжско-Камского края // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд. Самарского научн. центра РАН, 2004. С. 21—27.

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ И ЗЕЛЕННОЙ ЖАБЫ

Т. Ю. Пескова, Т. И. Жукова, Т. С. Величко

Кубанский государственный университет, Краснодар

FLUCTUATING ASYMMETRY OF MARSH FROG AND GREEN TOAD

T. Yu. Peskova, T. I. Zhukova, T. S. Velichko

Kuban State University, Krasnodar

In Western Ciscaucasus the fluctuating asymmetry's degree of adult individuals of *Rana ridibunda* decreases in comparison with juvenils ones which inhabit the same reservoir and further doesn't vary. Indicators of fluctuating asymmetry of *Rana ridibunda* and *Bufo viridis* (from the same biotope) are approximate. They are estimated, as a rule, to identical marks of deviation from relative norm of development' stability of amphibians.

Флуктуирующая асимметрия (ФА) рассматривается как маркер нестабильности развития и используется для индикации стрессорирующих воздействий факторов. Дестабилизация развития наблюдается обычно уже на относительно низком уровне средовых нарушений, которые еще не связаны с необратимыми изменениями в популяциях [1, 2]. Неодинаковая, но независимая реализация признака на разных сторонах особи обусловлена случайными, стохастическими причинами, так как генотип особи и условия ее развития одни и те же для обеих сторон [3, 4]. При довольно широком использовании этого показателя в практике биомониторинга остаются недостаточно изученными вопросы об изменении ФА (или отсутствии такового) с возрастом, что имеет как теоретическое, так и практическое значение. По мнению В. М. Захарова [5], представляет значительный интерес сравнение симпатрических популяций разных видов для выявления их реакции на одни и те же условия.

Цель данного исследования — в условиях Западного Предкавказья сравнить величину ФА у неполовозрелых и половозрелых озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) из одного и того же биотопа, сопоставить величину ФА у двух видов земноводных — озерной лягушки и зеленой жабы (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) — при их размножении в одном и том же водоеме.

Сбор материала производили весной и летом 2007—2009 гг. в Красноармейском районе Краснодарского края (равнинная часть Западного Предкавказья).

Обработаны выборки из пяти водоемов.

Водоем 1 — приемное отделение насосной станции и оросительный канал, заполняемый водой из реки Кубань. Засорен различными бытовыми

отходами, возможно попадание воды из рисовой системы. В рисоводстве района применяются инсектоакарициды, фунгициды и различные гербициды (данные ВНИИриса, пос. Белозерный).

Водоем 2 — пруд для птиц, в непосредственной близости от трассы Темрюк — Краснодар. Засорен бытовым мусором, экскрементами водоплавающих птиц.

Водоем 3 — временный водоем, не имеет видимых загрязнений.

Водоем 4 — пруд, между станцией Марьянской и поселком Белозерный. Ранее здесь выращивали лотосы, сейчас водоем засорен бытовым мусором, что связано с близостью трассы Темрюк — Краснодар.

Водоем 5 — мелкие водоемы на берегу реки Кубань, образовавшиеся при разливах Кубани.

У пойманных животных измеряли длину тела, определяли пол (по вторичным половым признакам), проводили разделение животных на половозрелых и неполовозрелых. Возраст отловленных лягушек уточняли по слоям кости на срезах фаланг пальцев [6].

При определении ФА использовали методику В. М. Захарова [7]: у озерной лягушки 10 стандартных признаков окраски, а у зеленой жабы — 12 признаков, предложенных авторами данной статьи (число полос и пятен на дорсальной стороне бедра, голени, стопы, плеча, предплечья и кисти).

Оценивали ФА земноводных по показателям ЧАПО (частота асимметричного проявления на особь) и ЧАПП (частота асимметричного проявления на признак). Оценку отклонения стабильности развития земноводных от условно нормального состояния проводили по уточненной шкале для южной части ареала озерной лягушки [8].

Статистическую обработку полученных данных проводили стандартными методами [9], статистическую значимость различий оценивали при помощи t-критерия Стьюдента, различия считали достоверными, если $t_{\text{факт.}} \geq t_{\text{ст.}}$ при 5%-ном уровне значимости.

Всего исследовано 258 особей озерной лягушки и 82 особи зеленой жабы.

У пойманных в 2007 г. озерных лягушек определение флуктуирующей асимметрии мы провели отдельно для неполовозрелых и половозрелых. Далее мы проанализировали величину ФА у животных одного года рождения (2006 г.), которые в 2007 г. были неполовозрелыми, а в 2008 и 2009 гг. — половозрелыми (табл. 1).

Из табл. 1 видно, что у неполовозрелых лягушек степень проявления ФА либо статистически достоверно больше, чем у половозрелых (водоемы 2 и 3, $t_{\text{ф}} = 5.69$ и 2.57 при $t_{\text{ст}} = 2.04$ и 2.06), либо различия близки к достоверным (водоем 1, $t_{\text{ф}} = 1.96$ при $t_{\text{ст}} = 2.04$). Можно предположить, что в период роста и полового созревания особи с большей величиной ФА гибнут в большей степени, однако никем из исследователей не была обнаружена корреляция величины ФА и каких-либо жизненно важных показателей уровня выживае-

мости. Более того, по экспериментально обоснованному мнению В. М. Захарова [5], нарушение стабильности развития происходит при ухудшении состояния организма, но не является причиной его гибели. Второе возможное объяснение различий величины ФА: окончательное формирование рисунка кожи завершается к периоду полового созревания.

В 2009 г. для анализа были отловлены более крупные лягушки, чем в 2008 г.: длина тела, соответственно, 68.1 ± 0.93 и 56.8 ± 1.21 мм, 69.8 ± 0.56 и 57.1 ± 1.57 мм, 69.2 ± 0.71 и 57.5 ± 1.29 мм в 1, 2 и 3 водоемах соответственно; $t_{\phi} = 7.40$; 7.62 и 7.95 при $t_{cr} = 2.04$. Судя по количеству линий склеивания на срезах фаланг пальцев, большинство исследованных лягушек в 2008 г. были двухлетками, а в 2009 г. — трехлетками.

У половозрелых озерных лягушек величина ФА не меняется с возрастом (при сравнения данных за 2008 и 2009 г. $t_{\phi} = 0.18$, 1.42 и 0.55 при $t_{cr} = 2.04$). Балльная оценка состояния водоема в 2006 г. (год появления на свет всех сравниваемых животных) с помощью показателя ФА озерных лягушек в 2008 и 2009 г. практически одинакова.

Р. И. Замалетдинов [10] отмечал, что действие стабилизирующего отбора направлено на выщепление из популяции наименее приспособленных особей, в частности, особей, обладающих наименьшей стабильностью развития. Он предположил, что наибольший показатель ФА должен быть у сеголеток, а наименьший — у особей старших возрастов. Однако проведенный им корреляционный анализ для зеленых лягушек г. Казани в целом показал отсутствие корреляции между возрастным составом популяции и уровнем ФА. Наши данные показали, что у озерной лягушки в условиях Западного Предкавказья однозначно (в трех популяциях) происходит снижение уровня ФА у половозрелых животных по сравнению с неполовозрелыми, а затем стабилизация проявления данного признака.

Таким образом, для биомониторинга водоемов адекватные результаты могут быть получены только при использовании половозрелых озерных лягушек.

Таблица 1. Величина ФА (ЧАПП) озерной лягушки 2006 г. рождения из трех водоемов станции Марьянской ($x \pm m$) (* — числитель по данным 2008 г., знаменатель по данным 2009 г.).

Водоем	2007 г.	2008 г.	2009 г.	Балльная оценка ФА по показателям половозрелых лягушек
	неполовозрелые	половозрелые	половозрелые	
1	0.65 ± 0.038 n = 19	0.53 ± 0.048 n = 15	0.54 ± 0.026 n = 19	3/3*
2	0.71 ± 0.022 n = 19	0.47 ± 0.036 n = 17	0.53 ± 0.022 n = 17	2/3*
3	0.61 ± 0.045 n = 13	0.45 ± 0.043 n = 15	0.48 ± 0.033 n = 19	2/2*

У другого вида бесхвостых земноводных — зеленой жабы, по данным Ю. А. Чикина [11], большинство морфологических признаков формируется к возрасту от 1 года и старше и не подвержено дальнейшим возрастным изменениям.

Параллельно исследованные показатели ФА зеленой жабы, пойманной в пяти водоемах весной 2008 г., несколько отличаются от показателей озерной лягушки (табл. 2).

Величина ФА озерной лягушки, а, следовательно, и балльная оценка состояния исследованных водоемов совпадают с соответствующей величиной ЧАПП зеленой жабы в водоемах 3, 4 и 5.

В то же время в водоеме 1 по величине ФА озерной лягушки состояние водоема оценивается 3 баллом, а по соответствующему показателю зеленой жабы — 2 баллом; в водоеме 2 картина обратная: 2 балл по показателю ФА озерной лягушки и 3 балл по показателю ФА зеленой жабы. Видимо, необходимы дальнейшие исследования этого феномена.

В литературе известно большое число исследований ФА озерной лягушки, в то же время по ФА зеленой жабы есть единичные данные, в частности, полученные в Узбекистане [11]. По этим данным, в разные годы в популяциях зеленой жабы из трех заповедников показатели ФА колебались от 0.45 до 0.55.

В разных частях ареала озерной лягушки величина показателей ФА колеблется в несколько различных диапазонах (в частности, в южной части ареала размах колебаний этих показателей больше), а для зеленой жабы в Западном Предкавказье и Узбекистане пределы колебаний величины ЧАПП одинаковы.

В. М. Захаров [5] отмечает, что одной из наиболее интересных задач при оценке межпопуляционной изменчивости является оценка периферии ареала (не столько географической, сколько экологической). Условия последней могут возникать как в силу естественных причин, так и за счет антропогенного

Таблица 2. Показатели ФА (ЧАПП) озерной лягушки и зеленой жабы из пяти исследованных водоемов окр. станции Марьянская в 2008 г. ($\bar{x} \pm m$).

Водоем	Озерная лягушка	Зеленая жаба
1	0.53 ± 0.048 n = 15	0.48 ± 0.060 n = 10
2	0.47 ± 0.036 n = 17	0.55 ± 0.053 n = 16
3	0.45 ± 0.043 n = 15	0.50 ± 0.055 n = 9
4	0.45 ± 0.041 n = 11	0.43 ± 0.045 n = 5
5	0.45 ± 0.061 n = 13	0.43 ± 0.046 n = 7

воздействия. Многие популяции, в том числе и пространственно удаленные друг от друга, могут характеризоваться сходным уровнем стабильности развития, как, например, популяции зеленой жабы из Предкавказья и Узбекистана. В то же время отклонения уровня стабильности развития наблюдают при существенном изменении среды и на незначительном пространстве.

Таким образом, проведенные исследования позволяют сделать следующее заключение. У неполовозрелых озерных лягушек степень проявления ФА, как правило, достоверно больше, чем у половозрелых; после наступления половозрелости величина ФА уже не меняется. Возрастные изменения этого показателя у озерной лягушки происходят позднее, чем у зеленой жабы, у которой величина ФА стабилизируется к возрасту 1+.

В Западном Предкавказье показатели ФА озерной лягушки и зеленой жабы из одного и того же биотопа близки и соответствуют, как правило, одинаковым баллам оценки отклонений состояния земноводных от условной нормы.

1. *Васильев А. Г., Васильева И. А.* Новые методы фенотипического мониторинга импактных популяций растений и животных // Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования. 2008. Ч. 1. Нижний Тагил. С. 47—52.
2. *Zakharov V. M.* Population phenogenetics: Analysis of development stability in natural populations // Acta Zool. Fenn. 1992. V. 191. P. 7—30.
3. *Захаров В. М.* Асимметрия животных (популяционно-фенотипический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
4. *Васильев А. Г.* Фенотипическая изменчивость и популяционная мерономия // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70, №3. С. 195—209.
5. *Захаров В. М.* Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001. №3. С. 164—168.
6. *Смирнова Э. М.* Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 144—153.
7. Здоровье среды: практика оценки / В. М. Захаров [и др.]. М.: Наука, 2000. 285 с.
8. *Пескова Т. Ю., Жукова Т. И.* Использование земноводных для биоиндикации загрязнения водоемов // Наука Кубани. 2007. №2. С. 22—25.
9. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
10. *Замалетдинов Р. И.* Экология земноводных в условиях большого города (на примере г. Казани): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2003. 24 с.
11. *Чикин Ю. А.* Мониторинг состояния популяций жаб по гомеостазу развития // Труды заповедников Узбекистана. Ташкент. 2001. Вып. 3. С. 138—146.

**ЧАСТОТА СЕРДЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ
У ОБЫКНОВЕННОГО УЖА (*Natrix natrix*),
ОБЫКНОВЕННОЙ (*Vipera berus*) И СТЕПНОЙ (*V. renardi*) ГАДЮК
В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ОХЛАЖДЕНИЯ**

**И. М. Рудкина¹, Н. А. Литвинов¹,
И. М. Рошевская², М. П. Рошевский²**

¹Пермский государственный педагогический университет, Пермь

²Лаборатория сравнительной кардиологии Коми НЦ Уральского отделения
Российской академии наук, Сыктывкар

**HEART RATE OF GRASS SNAKE (*Natrix natrix*),
COMMON EUROPEAN (*Vipera berus*) AND STEPPE VIPERS (*V. renardi*)
UNDER EXPERIMENTAL COOLING CONDITIONS**

I. M. Rutskina¹, N. A. Litvinov¹, I. M. Roshchevskaya², M. P. Roshchevskii²

¹Perm State Pedagogical University, Perm

²The Laboratory of Comparative Cardiology, Komi Science Centre, Ural Division,
Russian Academy of Science, Syktывkar

During experimental cooling under high body temperature the maximal decrease of heart rate was observed in the least thermophile snakes in comparison with the most thermophile snakes. Under optimal body temperature the species similarity in heart rate changes was revealed in grass snakes that inhabited on different territories and were characterized by different thermophilicity and in related species — common European and steppe vipers. Under low body temperature heart rate decreased to a greater extent in snakes that inhabited in forest-steppe zone.

У рептилий поведенческие и физиологические терморегуляторные механизмы направлены на поддержание температуры тела в рамках температурного оптимума. В процессе охлаждения при высокой температуре тела механизмы терморегуляции направлены на ее снижение, а при низкой температуре — на поддержание температуры тела на более высоком уровне, чем температура окружающей среды. При отсутствии возможности у рептилий за счет поведенческих терморегуляторных механизмов избежать воздействия высокой температуры, переносимость тепловой нагрузки определяется возможностями регуляторных механизмов сердечно-сосудистой системы [1]. В ходе эволюции различные виды и популяции животных приспособляются к температурным условиям среды благодаря морфофизиологическим адаптационным механизмам [2]. Обыкновенный уж, обыкновенная гадюка из Пермского края (ПК), и обыкновенный уж, степная гадюка из Астраханской области (АО) имеют разные температурные предпочтения (характеризуются разной термофильностью). Наиболее термофильной является степная гадюка из АО, менее термофильна обыкновенная гадюка из ПК, обыкновенный

уж из АО и самый не требовательный к высокой температуре — обыкновенный уж из ПК [3]. ЧСС у рептилий зависит от температуры тела [4].

Цель работы — сравнительно-физиологическое изучение частоты сердечных сокращений у змей с разным уровнем термофильности, обитающих на разных территориях при экспериментальном охлаждении от 40 °С до 0 °С.

Исследования проведены на обыкновенном уже ($n = 13$) из ПК (северные ужи; $m = 53,8 \pm 26,0$ г) и обыкновенном уже ($n = 7$) из АО (южные ужи; $m = 58,5 \pm 31,2$ г); обыкновенной гадюке ($n = 8$) из ПК ($m = 40,3 \pm 10,0$ г) и степной гадюке ($n = 9$) из АО ($m = 40,9 \pm 13,6$ г). Предварительно нагретые змеи в диапазоне температуры тела от 40 до 20 °С остывали пассивно, а от 20 до 0 °С их охлаждали в термоизоляционной камере. Температуру тела измеряли в пищеводе на глубине 5—7 см термопарой. У наркотизированных змей (эфир — ингаляционно; уретан — внутримышечно) регистрировали электрокардиограмму (ЭКГ) в биполярном отведении компьютерными электрокардиографами «Валента» и «Нейрософт», автоматизированной электрокардиотопографической системой, при изменении температуры тела на 2 °С в диапазоне от 40 до 0 °С. ЭКГ в биполярном отведении регистрировали от подкожных игольчатых электродов, которые располагали справа на 1—2 см выше и слева ниже сердца на дорзолатеральной поверхности тела змей. Данные приведены в виде среднего арифметического и стандартного отклонения. По средним величинам ЧСС рассчитывали значения ее первой производной от температуры.

У северного обыкновенного ужа при экспериментальном охлаждении ЧСС изменяется от 168,6—206,9 уд/мин при температуре тела 38 °С до 3,1—6,6 уд/мин при 0 °С. У южного обыкновенного ужа ЧСС изменяется от 132,1 уд/мин при температуре тела 40 °С до 3,0—5,6 уд/мин при температуре тела 0 °С. В условиях экспериментального охлаждения у обыкновенной гадюки ЧСС изменяется от 122,3—147,5 уд/мин при температуре тела 40 °С до 1,9—5,0 уд/мин при температуре тела 0 °С. У степной гадюки ЧСС изменяется от 84,3—123,5 уд/мин при 40 °С до 1,2—5,3 уд/мин при температуре тела 0 °С (рис. 1).

В условиях экспериментального охлаждения у северного обыкновенного ужа ЧСС достоверно выше, чем у южного в диапазоне температуры тела от 38 до 30 °С ($p < 0,05$). У степной гадюки при температуре тела 40 и 6 °С ЧСС достоверно выше чем у обыкновенной ($p < 0,05$). У змей, обитающих на территории ПК при понижении температуры тела от 38 до 24 °С и от 20 до 16 °С ЧСС существенно различаются ($p < 0,05$): у северного обыкновенного ужа ЧСС выше, чем у обыкновенной гадюки. У животных из АО при понижении температуры тела от 34 до 22 °С и при 6, 2, 0 °С ЧСС достоверно ($p < 0,05$) отличается: у южного обыкновенного ужа ЧСС выше, чем у степной гадюки.

Максимальное уменьшение ЧСС у северного и южного обыкновенного ужа, а так же у обыкновенной гадюки происходит при понижении темпера-

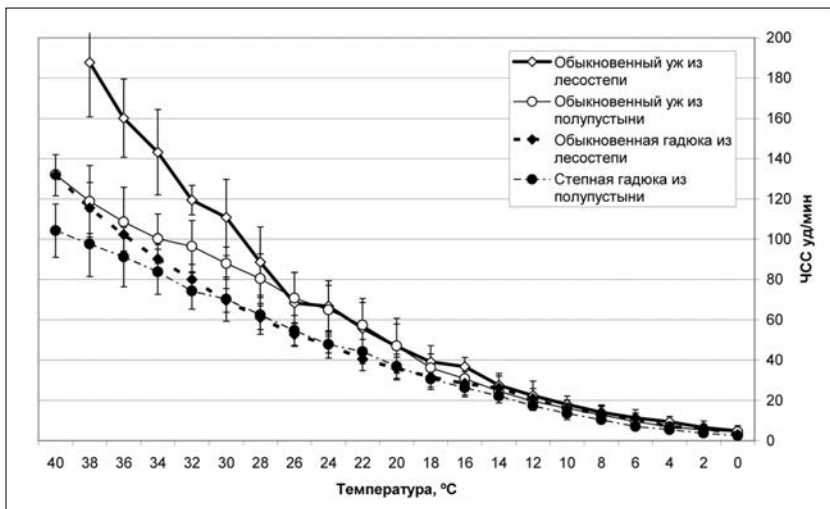


Рис. 1. Частота сердечных сокращений змей при экспериментальном охлаждении.

туры тела от 40 до 36 °C. У степной гадюки наибольшее уменьшение ЧСС наблюдается при температуре тела 34—32 °C (рис. 2).

При температуре тела, близкой к оптимальной (26—20 °C), в процессе охлаждения наибольшее уменьшение ЧСС выявлено у обыкновенных ужей, у обыкновенной и степной гадюки снижение ЧСС менее выражено. При низкой температуре тела (2—0 °C) уменьшение ЧСС у змей из ПК при охлаждении больше, чем у змей из АО.

При рассмотрении охлаждения и нагревания как единого процесса изменения температуры тела у змей, нами была показана зависимость ЧСС рептилий от температурных адаптаций возникших в онтогенезе, то есть от термофильности [5, 6]. Физиологическая терморегуляция у рептилий происходит в основном за счет перераспределения кровотока, существенную роль в обеспечении которого играет изменение ЧСС при охлаждении и нагревании [7].

При изучении ЧСС в условиях экспериментального нагревания, нами было установлено, что при низкой температуре тела у змей, обитающих на одной территории, ЧСС сходна в большей степени, чем у представителей одного или близких в систематическом отношении видов, но обитающих на разных территориях. Причем у животных из ПК более высокий уровень ЧСС, чем у животных из АО. Увеличение ЧСС в интервале температуры тела от 0 до 40 °C происходит неравномерно. Наибольшее изменение ЧСС у змей отмечено при оптимальной температуре тела, а при высокой и низкой температуре тела — наименьшее [8].

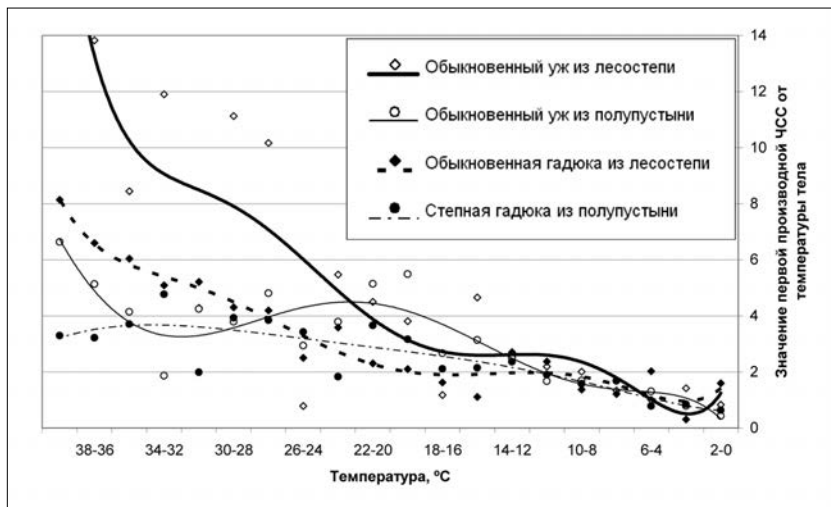


Рис. 2. Первая производная ЧСС от температуры тела у змей при охлаждении.

При экспериментальном охлаждении обнаружено видовое сходство ЧСС у обыкновенного ужа из ПК и АО при температуре тела в пределах температуры их активности в природе от 26 до 18 °С и у систематически близких видов — обыкновенной и степной гадюки при температуре тела от 30 до 18 °С. Снижение ЧСС у исследованных змей из ПК и АО в диапазоне температуры тела от 40 до 0 °С так же происходит неравномерно, но наибольшее изменение ЧСС выявлено при высокой температуре тела от 40 до 34 °С, причем максимальное снижение ЧСС отмечено у наименее термофильного обыкновенного ужа из ПК, а незначительное снижение ЧСС происходит у наиболее термофильной степной гадюки из АО. При низкой температуре тела 2—0 °С выявлена тенденция к большему уменьшению ЧСС у змей из ПК, обитающих в условиях продолжительной и холодной зимы, чем у змей из АО.

Динамика изменения ЧСС змей в зависимости от температуры тела при экспериментальном нагревании [8] и охлаждении и существенно отличается, что позволяет рептилиям поддерживать температуру тела в рамках термопреферендума за счет перераспределения кровотока. У исследованных змей ЧСС в условиях экспериментального охлаждения и нагревания мало отличается, за исключением ЧСС у южного обыкновенного ужа при температуре тела 30 °С и от 34 до 38 °С, и у обыкновенной гадюки от 26 до 34 °С. У этих животных при указанной температуре тела ЧСС в условиях нагревания достоверно выше, чем в условиях охлаждения ($p < 0,05$).

Таким образом, при исследовании ЭКГ предварительно нагретых змей с разным уровнем термофильности и обитающих на разных территориях, при

снижении температуры тела в условиях экспериментального охлаждения выявлена неравномерность уменьшения ЧСС у рептилий с различной термофильностью. При высокой температуре тела ЧСС у наименее термофильных змей (южный уж) снижается максимально, а у наиболее термофильных (степная гадюка) — минимально. При оптимальной для каждого вида рептилий температуре тела в условиях охлаждения ЧСС определяется близостью систематического положения, независимо от термофильности и места проживания. При низкой температуре тела в процессе охлаждения ЧСС в большей степени уменьшается у змей, обитающих в Пермском крае, в условиях продолжительной и снежной зимы.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (№08-04-01804 и № 10-04-10143) и Программы Президиума РАН «Фундаментальные науки — медицине».

1. Seebacher F. Heat transfer in a microvascular network: the effect of heart rate on heating and cooling in reptiles (*Pogona barbata* and *Varanus varius*) // Journal of Theoretical Biology. 2000. V. 203, Issue 2. P. 97—109.
2. Crawford D. L., Pierce V. A., Segal J. A. Evolutionary physiology of closely related taxa: analyses of enzyme expression // Am. Zool. 1999. V. 39. P. 389—399.
3. Литвинов Н. А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, №1. С. 1—13.
4. Роцевский М. П. Эволюционная электрокардиология. Л.: Наука, 1984. 252 с.
5. Руцкина И. М., Роцевская И. М. Сердечная деятельность рептилий при высоких и низких температурах // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Тольятти, 2007. С. 124—128.
6. Руцкина И. М. Частота сердечных сокращений у трех видов змей Волжского бассейна в условиях переменных температур // Физиология человека и животных: от эксперимента к клинической практике. Сыктывкар, 2007. С. 104—107.
7. Galli G., Taylor E. W., Wang T. The cardiovascular responses of the freshwater turtle *Trachemys scripta* to warming and cooling // The Journal of Experimental Biology. 2004. V. 207. P. 1471—1478.
8. Руцкина И. М., Литвинов Н. А., Роцевская И. М., Роцевский М. П. Адаптация сердца к температуре у обыкновенного ужа (*Natrix natrix* L.), обыкновенной (*Vipera berus* L.), и степной (*Vipera renardi* Christoph) гадюк (Reptilia: Squamata: Serpentes) // Экология. 2009. №5. С. 333—338.

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ У ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*Lacerta agilis* L, 1758): ПОДХОД ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

Е. П. Симонов

Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск

INTERPOPULATION VARIABILITY AND SEXUAL DIMORPHISM IN SAND LIZARD (*Lacerta agilis* L, 1758): GEOMETRIC MORPHOMETRICS APPROACH

E. P. Simonov

Institute of Animal Systematics and Ecology,
Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Novosibirsk

The possibility of using geometric morphometrics methods for analysis of interpopulation variability and sexual dimorphism in sand lizard is considered. Significant differences of head shape between populations and sexes are shown.

Форма тела живых организмов во многом связана с особенностями их адаптации к условиям обитания, а исследование межпопуляционных и межполовых различий по форме тела способствует выявлению локальных адаптаций и их анализу в микроэволюционном контексте.

Геометрическая морфометрия позволяет оценивать сходство-различие объектов по форме, исключая влияние размеров на эту оценку. Подход основан на описании объектов не системой линейных измерений (традиционная морфометрия), а системой координат точек на поверхности выбранных объектов [1]. Данная группа методов наиболее интенсивно используется при изучении экоморфологии и систематики млекопитающих [напр. 2], в меньшей степени рыб. На настоящий момент геометрическая морфометрия получила сравнительно не широкое распространение в герпетологических исследованиях. Ряд работ в этой области, выполненных, в том числе на ящерицах семейства Lacertidae, позволяют говорить о большей чувствительности методов геометрической морфометрии по сравнению с традиционными подходами [3].

Целью данной работы является апробирование методов геометрической морфометрии для изучения межпопуляционной изменчивости и полового диморфизма по форме головы у прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L, 1758).

В данной работе были использованы экземпляры восточной прыткой ящерицы (*L. a. exigua* Eichwald, 1831), находящиеся на постоянном хранении в Сибирском Зоологическом Музее ИГиЭЖ СО РАН:

Популяция (1): 8♀, 7♂ — Россия, Саратовская обл., Красноармейский р.-н., окр. с. Нижняя Банновка. Coll. Завьялов Е. В. 12 июля 2007 г.

Популяция (2): 4♀, 10♂ — Россия, Саратовская обл., Аркадакский р-н., окр. с. Семеновка. Coll. Табачишин В. Г., Шепелев И. А. 6 мая 1997 г.

Популяция (3): 3♀, 4♂ — Казахстан, Павлодарская область, Баянаульский р-н, окр. п. Баянаул. Coll. Лопатина Н. В. 5—12 июня 2009 г.

При помощи цифрового фотоаппарата были получены изображения дорсальной и латеральной стороны головы каждой ящерицы. Что бы избежать влияния асимметрии в случае с дорсальной поверхностью головы, учитывалась только правая ее половина. Снимки были разбиты на две группы (соответственно сторонам) и далее анализировались раздельно. При помощи программы tpsUtil [4] снимки были преобразованы в формат *.tps. Затем, используя программу tpsDig2 [5] на каждом изображении были расставлены ключевые точки, характеризующие форму головы ящериц — 17 точек для верхней и 11 для боковой поверхности (рис. 1), при этом исключались экземпляры с аномалиями в щитковании и повреждениями. Дальнейший анализ осуществлялся в программе MorphoJ 1.00k [6] и включал в себя следующие основные процедуры: (1) прокрустов анализ, (2) анализ главных компонент, (3) регрессионный анализ между значениями первой оси главных компонент и размерами центроидов (4) дисперсионный анализ — с целью выявить влияние пола и местоположения на изменчивость формы головы, (5) канонический анализ для изучения изменчивости между группами (популяция + пол) и (6) дискриминантный анализ для исследования полового диморфизма.

Дорсальная сторона. Регрессионный анализ не выявил зависимости между размером и формой головы. Согласно результатам дисперсионного анализа, и пол, и принадлежность к определенной популяции имеют значимое влияние на форму головы ($F = 2.57$, $P < 0.001$ и $F = 4.18$, $P < 0.001$ соответственно). Причем эффект популяции оказался более сильным, в связи с чем половые отличия были проанализированы отдельно для каждой популяции. Канонический анализ выявил значимые отличия между всеми группами особей (рис. 2, табл. 1). В тоже время, дискриминантный анализ (являющийся более точным методом для сравнения 2 групп) не обнаружил достоверных

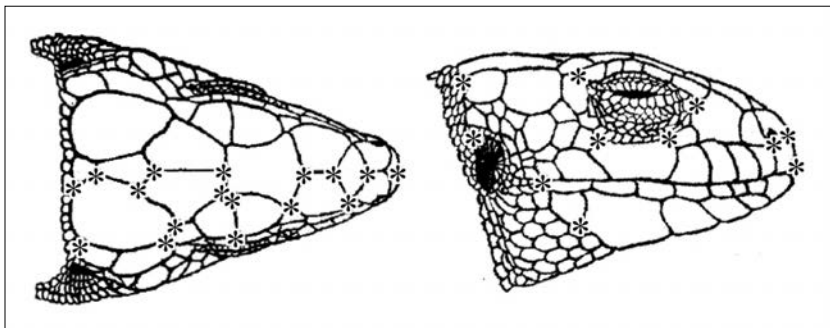


Рис. 1. Ключевые точки, использованные для анализа формы головы прыткой ящерицы.

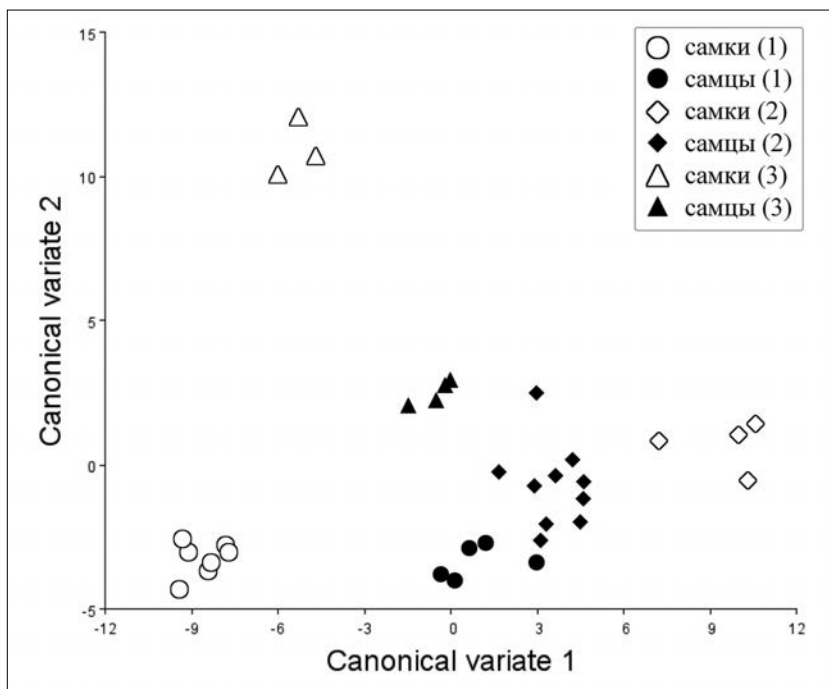


Рис. 2. Распределение индивидуальных значений исследованных особей прыткой ящерицы в пространстве первой и второй канонических величин (дорсальная сторона).

Таблица 1. Дистанции Махаланобиса между отдельными группами (популяция + пол) прыткой ящерицы по результатам канонического анализа (Над диагональю — латеральная сторона, под диагональю — дорсальная; все дистанции, кроме помеченной знаком *, являются статистически значимыми при заданном уровне $P < 0.05$).

Группы	♀♀ (3)	♀♀ (1)	♀♀ (2)	♂♂ (3)	♂♂ (1)	♂♂ (2)
♀♀ (3)	—	6.41	5.68	9.08*	8.52	8.23
♀♀ (1)	14.72	—	5.46	7.83	5.58	6.08
♀♀ (2)	19.36	19.28	—	5.47	4.98	4.13
♂♂ (3)	11.32	11.73	14.89	—	4.35	3.44
♂♂ (1)	15.89	10.71	12.90	7.74	—	2.98
♂♂ (2)	15.47	13.93	13.17	7.06	6.88	—

отличий между полами в каждой из популяций (прокрустово расстояние в популяции (1): 0.017 ($P = 0.85$); в популяции (2): 0.024 ($P = 0.19$); в популяции (3): 0.031 ($P = 0.37$)) (рис. 3).

Латеральная сторона. Как и в предыдущем случае, регрессионный анализ не выявил зависимости между формой и размером боковой стороны

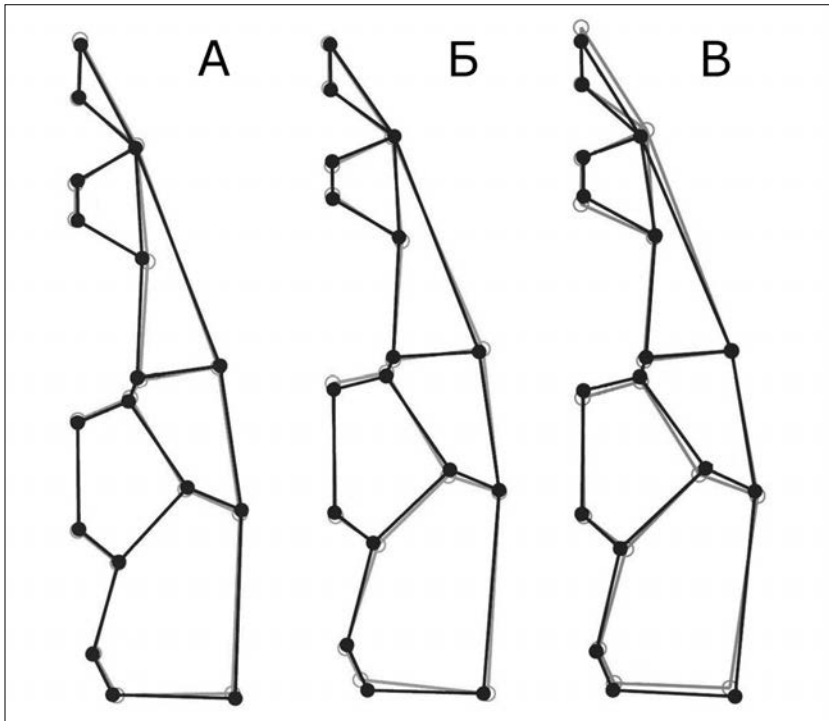


Рис. 3. Каркасная схема отличий формы дорсальной стороны головы (правая сторона) между самцами (черные линии) и самками (серые линии) прыткой ящерицы из разных популяций: а) Саратовская обл., Красноармейский р-н. ($n = 12$); б) Саратовская обл., Аркадакский р-н. ($n = 14$); в) Павлодарская область, Баянкульский р-н. ($n = 7$).

головы. По данным дисперсионного анализа, пол имеет значимое влияние на форму латеральной стороны ($F = 3.82$, $P < 0.001$), тогда как влияние популяции оказалось не значительно ($F = 1.20$, $P = 0.204$), поэтому при исследовании полового диморфизма (методом дискриминантного анализа) самцы и самки из разных популяций были объединены в две соответствующие подгруппы.

Канонический анализ выявил значимые отличия практически между всеми группами (рис. 4, табл. 1). При этом изменчивость между самцами, как и в предыдущем случае, оказалась меньше чем между самками. Дискриминантный анализ выявил значимые отличие по форме боковой стороны головы между самцами и самками (прокрустово расстояние: 0.028 ($P < 0.01$)) (рис. 5). Половой диморфизм проявляется в височной области (мощнее развита у самцов) и в передней части морды (несколько более вытянутая у самок). Схожие половые отличия форм головы в височной области известны

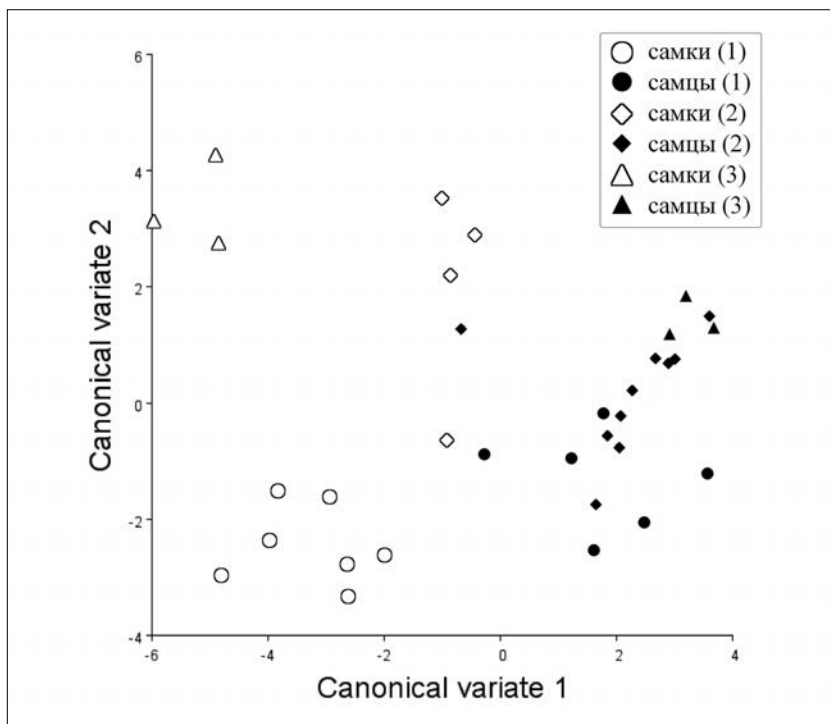


Рис. 4. Распределение индивидуальных значений исследованных особей прыткой ящерицы в пространстве первой и второй канонических величин (латеральная сторона).

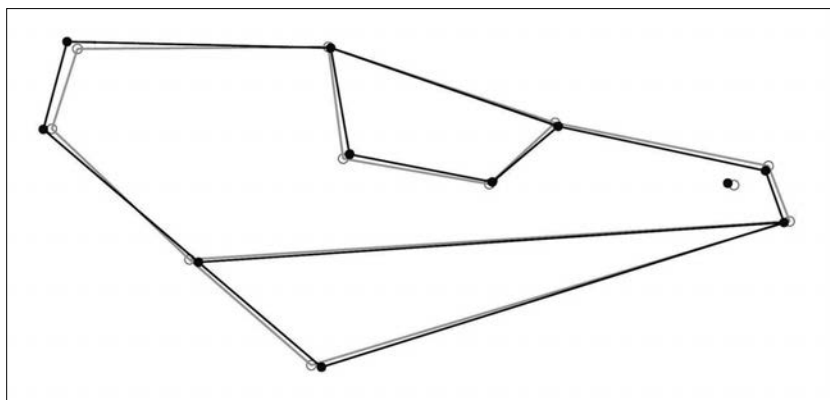


Рис. 5. Каркасная схема отличий формы боковой стороны головы между самцами (черные линии) ($n = 19$) и самками (серые линии) ($n = 14$) прыткой ящерицы.

для других исследованных видов настоящих ящериц — *Podarcis bocagei* и *P. carbonelli* [3].

Таким образом, методы геометрической морфометрии позволили выявить значимые межпопуляционные и половые отличия по форме головы у прыткой ящерицы. При этом половой диморфизм наиболее характерен для латеральной поверхности головы, а популяции лучше различались по форме дорсальной стороны. Кроме того, метод оказался достаточно чувствительным даже при небольшом размере выборки. Следовательно, данный подход может служить ценным инструментом при исследовании изменчивости у прыткой ящерицы.

1. Adams D. S., Rohlf F. J., Slice D. E. Geometric Morphometrics: Ten Years of Progress Following the «Revolution» // Italian Journal of Zoology. 2004. V. 71 P. 5—16.
2. Павлинов И. Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журнал общей биологии. 2000. Т. 61, Вып. 6. С. 583—600.
3. Kaliontzopoulou A., Carretero M. A., Llorente G. A. Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards // Journal of Morphology. 2007. V. 268. P. 152—165.
4. Rohlf F. J. tpsUtil, file utility program, version 1.26. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. 2004. (program).
5. Rohlf F. J. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.04. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. 2005. (program).
6. Klingenberg C. P. MorphoJ. Faculty of Life Sciences, University of Manchester, UK. 2008. (program).

СИСТЕМАТИКА ТРИТОНОВ КОМПЛЕКСА***Lissotriton vulgaris* (SALAMANDRIDAE)****Д. В. Скоринов¹, С. Н. Литвинчук¹, Л. Я. Боркин², Ю. М. Розанов¹**¹Институт цитологии Российской академии наук, Санкт-Петербург²Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург**SYSTEMATICS OF NEWTS****OF THE *Lissotriton vulgaris* COMPLEX (SALAMANDRIDAE)****D. V. Skorinov¹, S. N. Litvinchuk¹, L. J. Borkin², J. M. Rosanov¹**¹Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

Morphological and molecular-genetic characteristics of newts of the *Lissotriton vulgaris* complex were analyzed. Significant taxonomic differences between both species and subspecies were revealed. Species rank of the Caucasian *L. v. lantzi* is suggested. Based on molecular and paleogeographic data, our scenario involves ancient origin of the group and its spread from western Europe rather than from the Balkans, with the Miocene speciation.

Обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris* распространен на большей части территории Европы, западе Сибири, северо-западе Турции и Кавказе. Два (*L. vulgaris* и *L. montandoni*) из пяти видов рода *Lissotriton* принято объединять в комплекс *L. vulgaris*. В этот род также входят *L. helveticus*, *L. italicus* и *L. boscai* [1, 2].

У *L. vulgaris* обычно выделяют 7 подвидов [1, 3, 4]: номинативный *L. v. vulgaris*, итальянский *L. v. meridionalis*, балканский *L. v. graecus*, кавказский *L. v. lantzi*, трансильванский *L. v. ampelensis*, а также турецкие *L. v. kosswigi* и *L. v. schmidtlerorum*. На большей части ареала распространен номинативный подвид, остальные обитают, в основном, на южной окраине видового ареала. Исключение составляет только *L. v. ampelensis*, населяющий Трансильванию в Румынии (рис. 1) [5]. Кроме того, с Балканского побережья Адриатического моря описан ряд форм, таксономический статус которых по сей день вызывает дискуссии. Там же отмечены зоны контакта сразу между несколькими подвидами [6]. Недавно четыре подвида (*L. v. graecus*, *L. v. kosswigi*, *L. v. lantzi* и *L. v. meridionalis*) было предложено рассматривать в качестве самостоятельных видов на основе данных по митохондриальной ДНК [2]. Таким образом, систематика тритонов на уровнях от подвида до структуры рода до сих остается предметом оживленных дискуссий среди специалистов, что подчеркивает актуальность наших исследований.

Целью нашей работы было изучение изменчивости и родственных связей между подвидами обыкновенного тритона, а также определение таксо-

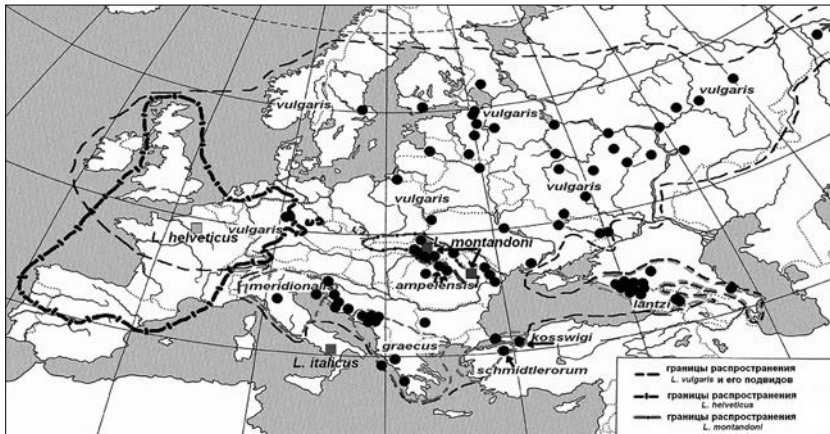


Рис. 1. Распространение видов комплекса *Lissotriton vulgaris* и *L. helveticus*. Кружками и квадратами обозначены места сборов изученных выборов.

номического статуса ряда форм, описанных с Балканского побережья Адриатического моря.

Внешние морфологические признаки (14 промеров тела, включая 7 головы) были изучены нами у 1972 особей *L. vulgaris*, 23 *L. montandoni*, 14 *L. helveticus*. Дискриминантный анализ позволил с высокой долей вероятности отличать самцов от самок (в среднем 85% правильной идентификации). У самок обычно бо́льшая длина тела, более короткий хвост и конечности. Видовые и подвидовые различия у самцов проявляются сильнее, чем у самок. Обыкновенный тритон был идентифицирован с наибольшей точностью (99.5% у самцов и 98.7% у самок), а карпатский тритон с наименьшей (61.9% и 42.9%). Часть особей *L. montandoni* и *L. helveticus* оказались отнесены к *L. vulgaris*.

Согласно каноническому анализу морфометрических признаков, у *L. vulgaris* можно выделить две группы популяций: северную, занимающую большую часть ареала подвида, и дунайскую из Закарпатской и Одесской областей Украины. Балканские выборки оказались ближе к северной группе *L. vulgaris*. Кавказский и греческий подвиды также отчетливо обособлены. Кроме того, выборки *L. vulgaris* из лесной зоны располагались отдельно от тритонов из лесостепной зоны (рис. 2). Из этого следует, что морфометрические признаки отражают не только половые и таксономические, но и экологические различия.

В целом, в рамках *L. vulgaris* явно выражены три группы. Первая включает *L. v. lantzi*, *L. v. graecus* и *L. v. meridionalis*, вторая — *L. v. ampelensis* и дунайские популяции *L. v. vulgaris*, а третья — северные и балканские популяции номинативного подвида. Наибольшую роль при разграничении этих

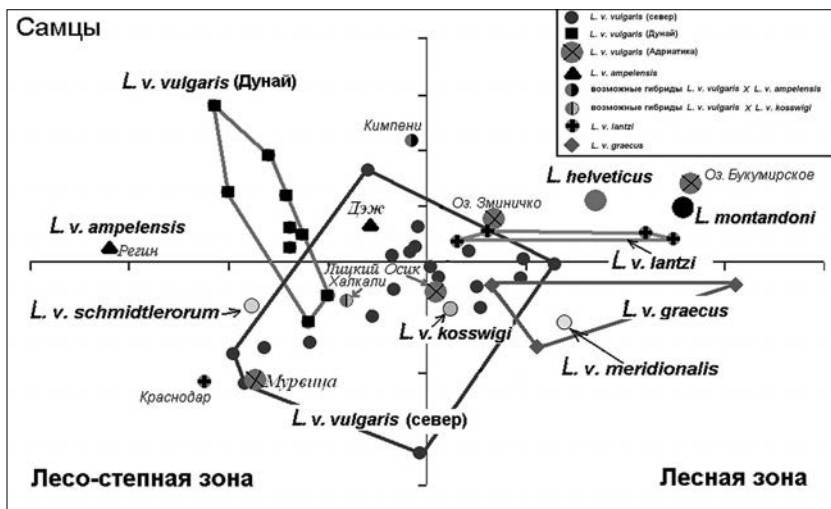


Рис. 2. Распределение центроидов, соответствующих выборкам видов и подвидов группы *Lissotriton vulgaris* (самцы), по двум каноническим функциям, вычисленным с помощью дискриминантного анализа по морфометрическим признакам.

групп у самцов играли признаки головы, а у самок — головы и туловища. Установлено, что анализ морфометрических признаков позволяет определять видовую и половую принадлежность у всех тритонов группы *L. vulgaris*. Однако для идентификации подвидов обыкновенного тритона недостаточно использовать только морфометрические признаки.

Нами была изучена также географическая изменчивость количества туловищных позвонков на основе их подсчета при помощи рентгенографии, а также на отпрепарированных скелетах и у высушенных животных (573 особей *L. vulgaris*, 10 *L. montandoni*, 19 *L. helveticus*, 5 *L. italicus* и 6 *L. boscai*). Особи всех этих видов, а также подвидов обыкновенного тритона, кроме номинативного и кавказского, имеют в среднем по 12 позвонков. У 90% особей *L. v. lantzi* было 13 позвонков, а у *L. v. vulgaris* 47% имело 12 позвонков, 45.5% — 13, а 7.5% — 11 или 14. Северные популяции *L. vulgaris* характеризовались преимущественно 12 позвонками, а паннонские и адриатические — 13. В выборках из низовий Дуная и Днестра преобладали особи с 12 позвонками.

Количество ядерной ДНК (размер генома) оценивалось у 748 особей *L. vulgaris*, 47 *L. montandoni*, 8 *L. helveticus*, 5 *L. italicus* и 7 *L. boscai*. Обыкновенный тритон имел наибольший размах изменчивости (54.59—66.30 пг) и полное перекрывание с остальными видами рода, кроме *L. boscai* (64.66—67.97 пг). У обыкновенного тритона по данному признаку можно выделить 3 группы. В первую вошли *L. v. lantzi*, *L. v. graecus* и *L. v. kosswigi*, во вторую

— *L. v. meridionalis*, *L. v. ampelensis* и *L. v. schmidlerorum*, а в третью — только номинативный подвид. Различий между северной и дунайской группами популяций *L. v. vulgaris* не обнаружено. Среди спорных балканских форм *L. vulgaris* северные популяции греческого подвида, ранее описанные как форма *tomasinii*, по размеру генома сильно перекрывались с *L. v. graecus*. Хорватская форма *kapelana*, сведенная ранее в синонимы итальянского подвида, демонстрировала промежуточные значения между *L. v. vulgaris* и *L. v. meridionalis*, что может указывать на ее гибридное происхождение. Количество ядерной ДНК у адриатических форм *intermedia* и *schreiberi* оказалось таким же, как у номинативного подвида.

Аллозимный анализ (379 особей *L. vulgaris*, 25 *L. montandoni*, 3 *L. helveticus* и 5 *L. italicus*) позволяет увидеть две географические группы популяций *L. v. vulgaris* (рис. 3). В одной находятся северные и дунайские популяции *L. v. vulgaris*, а во второй — популяции *L. v. vulgaris* с Адриатического побережья Балкан, что не совпадает с морфометрическими данными, по которым балканские были близки к северной, а не к дунайской группе популяций. Такие спорные формы обыкновенного тритона, как *schreiberi* и *intermedia*, попали именно в эту отдельную группу номинативного подвида. Как и по размеру генома, форма *kapelana* занимает промежуточное положение между *L. v. vulgaris* с Адриатики и *L. v. meridionalis*. Форма *tomasinii* тоже не показала отличий от греческого подвида, в рамках которого ее и выделяли.

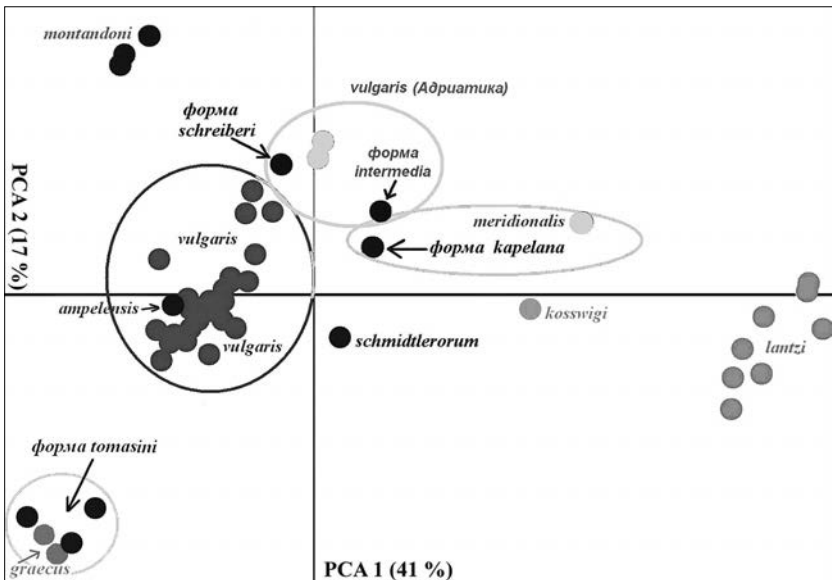


Рис. 3. Распределение центроидов, отображающее генетическое сходство (по 17 аллозимным локусам) между выборками *Lissotriton vulgaris* и *L. montandoni*.

Средние генетические дистанции между подвидами и видами оказались выше, чем между популяциями (рис. 3). Однако различия между *L. v. ampelensis* и *L. v. vulgaris* были такими же, как между северной и дунайской группами популяций *L. v. vulgaris* ($D_{Nei} = 0.03$). Дистанции между *L. v. lantzi* и всеми остальными подвидами *L. vulgaris* ($D_{Nei} = 0.15$) и между *L. v. vulgaris* и *L. montandoni* ($D_{Nei} = 0.15$) практически не различались, что может свидетельствовать в пользу видового статуса кавказского подвида. Среди подвидов обыкновенного тритона *L. v. lantzi* наиболее сильно отличался от *L. montandoni* ($D_{Nei} = 0.27$). Закономерно, что *L. helveticus* и *L. italicus* были наиболее обособлены от комплекса *L. vulgaris* ($D_{Nei} = 0.44$ и 0.53 , соответственно).

Сопоставление значений генетических дистанций с палеонтологическими данными позволило вычислить, что одна единица генетической дистанции для рода *Lissotriton* соответствует примерно 51.1—53.3 млн. лет. В таком случае время возникновения *L. helveticus* можно было бы оценить в 23.0—24.0 млн. лет назад, *L. v. lantzi* — 9.2—9.6, *L. montandoni* — 8.7—9.1, *L. v. graecus* — 7.2—7.5, и для всех остальных подвидов *L. vulgaris* — 4.6—4.8. Исключение — трансильванский *L. v. ampelensis*, который дивергировал от *L. v. vulgaris* не более 1.5 млн. лет назад.

Полученные нами результаты позволяют выдвинуть гипотезу возникновения видов комплекса *L. vulgaris*, который обособился от *L. helveticus*, возможно, в конце олигоцена (не ранее 24 млн. лет назад). Имеющиеся палеонтологические данные [7] указывают на существование тритонов сходных с *L. vulgaris* в западной части Европы (южная Германия) уже 17—18 млн. лет назад. Обособление предков *L. vulgaris* и *L. montandoni* (Богемская возвышенность), по-видимому, произошло в позднем миоцене (около 10 млн. лет назад). Этому, возможно, способствовала возрастающая в тот период общая аридизация климата. Дивергенция подвидов обыкновенного тритона, вероятно, происходила с конца миоцена до границы плиоцена — плейстоцена (от 10 до 1.5 млн. лет назад). Появление кавказского подвида, скорее всего, связано с проникновением предков *L. vulgaris* на Кавказ на границе среднего и позднего миоцена (около 10—12 млн. лет назад) с последующей их длительной изоляцией. Затем на границе среднего и позднего миоцена (6.3—5.3 млн. лет назад) обыкновенный тритон по появившемуся сухопутному мосту мог проникнуть сначала в Малую Азию, а оттуда в южную Европу. Обособление остальных подвидов началось на границе миоцена и плиоцена из-за разрыва сухопутной связи между Малой Азией и южной Европой, интенсивного горообразования на Балканах и исчезновения Периадриатического пролива. Позднее всех возник трансильванский подвид *L. v. ampelensis*. Его формирование было, по-видимому, связано с изоляцией горных рефугиумов Трансильвании во время плейстоценовых оледенений. Оледенения не затронули ареалы большинства подвидов обыкновенного тритона, поскольку они населяют южные территории. Только ареал наиболее северного номинативного подвида, видимо, сильно менялся в связи с резкими колебаниями климата

в плейстоцене. В голоцене произошло расселение *L. v. vulgaris* из южных рефугиумов, где он сохранялся во время последней фазы плейстоценовых оледенений.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ (№11-04-01141 и №11-04-90424).

1. Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. С.-Пб.: Европейский дом. 2009. 590 с. + 24 с.
2. Dubois A., Raffaëlli J. A new ergotaxonomy of the family Salamandridae Goldfuss, 1820 (Amphibia, Urodela) // *Alytes*. 2009. V. 26, No. 1—4. P. 1—85.
3. Macgregor H. C., Sessions S. K., Arntzen J. W. An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions // *J. evol. Biol.* 1990. V. 3. P. 329—373.
4. Raxworthy C. J. A description and study of a new dwarf sub-species of smooth newt, *Triturus vulgaris*, from western Anatolia, Turkey // *Journal of Zoology*. 1988. V. 215. Pt. 4. P. 753—763.
5. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я. Таксономический статус обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae, Amphibia), из Закарпатской и Одесской областей Украины // *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. 2007. Т. 21. С. 128—135.
6. Schmidtler J. J., Schmidtler J. F. Verbreitung, Ökologie und innerartliche Gliederung von *Triturus vulgaris* in den adriatischen Küstengebieten (Amphibia, Salamandridae) // *Spixiana*. 1983. Bd. 6, No. 3. S. 229—249.
7. Böhme M., Ilg A. The database of lower vertebrates fossil fishes, amphibians, reptiles localities and taxa especially from the Neogene (fosFARbase) [Электронный ресурс]. 2003. Режим доступа: <http://www.wahre-staerke.com>, свободный. Проверено 19.01.2010.

ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЕ СИБИРСКОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana amurensis*) НА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

Е. П. Стенникова

Сургутский государственный университет, Сургут

REPRODUCTIVE BIOLOGY AND DEVELOPMENT OF SIBERIAN WOOD FROG (*Rana amurensis*) ON THE SOUTH-WEST RANGE BORDER

E. P. Stennikova

Surgut State University, Surgut

This work presents data on reproductive biology and development of *Rana amurensis* in the South Trans-Urals.

Сибирская лягушка (*Rana amurensis*) имеет очень широкий ареал. Юго-западная граница ареала проходит по территории Курганской области. Здесь она встречается в Мокроусовском, Частоозерском, Лебяжьевском и Макушинском районах [1, 2]. Курганская область в герпетологическом отношении изучена слабо, сибирскую лягушку относят к редким малоизученным видам [3].

Исследование проводилось на северо-востоке Курганской области (Мокроусовский район) в период с мая по октябрь 2009 г. Всего обследовано пять нерестовых водоемов в окрестностях озера Куртан. Водоемы описывали в соответствии с рекомендациями Р. Ф. Ингера [4]. Сбор и обработку материала по самим лягушкам проводили по стандартным методикам [5—6].

Первые встречи репродуктивно способных особей *Rana amurensis* регистрировали 23.04 (самцы) при температуре воздуха 5—8 °С. Появление половозрелых самок отмечали несколькими днями позже (с 28.04).

Средняя длина тела размножающихся самцов 49.11 ± 5.84 (42.43—57.2) мм, самок — 50.83 ± 4.37 (45.03—66.00) мм. В качестве нерестовых *Rana amurensis* использовали частично и полностью пересыхающие водоемы площадью открытого зеркала от 15 м² (водоем 1) до 80 м² (водоемы 4, 5), глубиной от 0.6 м (водоем 1) до 1.2 м (водоемы 4, 5). Но предпочтение отдавалось небольшим водоемам площадью 15—17 м² со сплавинами в центре (водоемы 1—3). Степень зарастания нерестовых водоемов средняя и сильная, затененность слабая (освещенность 85—90%).

Первую кладку икры обнаружили 29.04, когда температура воды в водоеме достигла 8.0 °С. Насыщенность воды кислородом — 104.8 мг/л, pH = 5.6 (водоем 4). Но в связи с понижением среднесуточных температур до -1 °С размножение приостанавливалось. Пик размножения приходился на период с 2.05 по 9.05, (водоемы 1—3, 5). Последние кладки икры обнаружили 30.05.

Таким образом, период икротетания основной части популяции продолжался около одной недели. В других частях ареала образование пар и откладка икры длится около двух недель [7].

Самки *Rana amurensis* выметывали икру среди скоплений водной растительности (рогоз, осоки), на расстоянии 0.6—0.7 м от береговой линии, на глубине от 0.45 до 0.7 м, при температуре воды 8—25 °С (в среднем 19 °С). Насыщенность кислородом нерестовых водоемов — 104.8—233.6 мг/л, рН = 4.75—6.05.

Кладки располагались одиночно, что отмечалось и на юго-востоке Западной Сибири [7], и только в одном, наиболее большом (площадью 80 м²) нерестовом водоеме (водоем 5) обнаружили два нерестилища, в каждом две и три кладки соответственно («последние кладки»). Водоемов с рН больше 6.5 лягушки избегали. В условиях Южного Зауралья плодовитость сибирской лягушки составила 732.087 ± 96.5 (180—2074) яиц. На юго-востоке Западной Сибири самки откладывали 1154 (860—1390) [7], в Западном Забайкалье — 780 (150—2720) икринок [8].

Выклев личинок начался в первой декаде мая (4.05) (водоем 4), при температуре воды 19 °С, насыщении кислородом 142.4 мг/л. Остальная часть личиночной популяции выклевывалась во второй—третьей декадах мая (17.05—23.05), когда среднесуточная температура достигла 24 °С. Последних выклюнувшихся личинок регистрировали 12.06 (водоем 5). Продолжительность эмбриогенеза в исследуемом районе, таким образом, составила 10—16 дней, в то время как на юго-востоке Западной Сибири 14—20 [7], в Западном Забайкалье 7—11 [8], в Якутии 10—15 [9—11].

Наиболее высокая плотность личинок наблюдалась в небольших водоемах (водоемы 1—3). Скопления личинок отмечались на глубине 0.4—0.6 м, преимущественно вблизи славин, кочек, в местах с обильной растительностью (табл. 1).

Первыми завершили метаморфоз личинки в водоеме 4 (18.06). Массовый выход сеголеток (водоемы 1—3, 5) наблюдали в конце второй декады июля (16.07—22.07). Личиночное развитие длилось от 45 до 60 дней. Головастики «запоздалых кладок» закончили метаморфоз несколько раньше — за 39 дней. По данным других авторов, на юго-востоке Западной Сибири и в

Таблица 1. Плотность личинок (особей/1 ловушка-час) *Rana amurensis* в окрестностях оз. Куртан, июнь 2009 г.

Водоем	Интервал удаления от береговой линии, м					Всего по водоему	В среднем по водоему
	0–1	1–2	2–3	3–5	> 5		
1	2.5	1.5	1.0	0.3	0	5.30	0.12
2	3.8	2.0	0.5	0	0	6.30	0.15
3	4.3	1.8	0.8	0	0	6.98	0.15
4	2.6	2.0	1.0	1.0	0	6.60	0.13
5	2.0	1.8	0.5	0.5	0	4.80	0.11

Таблица 2. Оценка численности популяции сеголеток *Rana amurensis* в окрестностях нерестовых водоемов, оз. Куртан, август 2009 г. (y — средневзвешенное число в страте; s_y^2 — дисперсия числа учтенных особей; Y_h — оценка численности популяции в страте; S_{Yh} — стандартная ошибка; Y — оценка численности всей популяции водоема; S_Y — стандартная ошибка Y).

Водоем	Страта	Статистические показатели					
		y	s_y^2	Y_h	S_{Yh}	Y	S_Y
1	1	5.5	1.7	110	11.6	185	5.76
	2	2.5	3.7	50	17.1		
	3	1.3	0.3	25	4.5		
	4	0	0	0	0		
2	1	4.3	2.3	85	13.4	160	4.96
	2	2.8	1.6	55	11.2		
	3	1.0	0	20	0		
	4	0	0	0	0		
3	1	5.5	1.7	110	11.5	175	4.59
	2	2.5	0.3	50	5.1		
	3	0.8	0.3	15	4.5		
	4	0	0	0	0		
4	1	4.0	0.7	80	52.8	160	10.28
	2	1.5	1.7	30	11.6		
	3	0.3	0.3	50	4.5		
	4	0	0	0	0		
5	1	4.0	0.7	80	52.8	120	8.28
	2	1.5	0.7	30	11.5		
	3	1.8	1.6	35	11.2		
	4	0	0	0	0		

Таблица 3. Биотопическое размещение и обилие (ос./100 конусо-суток) сеголеток *Rana amurensis* окрестностей оз. Куртан, 2009 г.

Биотоп	Период		
	июль	август	сентябрь
Солонцеватая разнотравно-злаковая степь	0	0	0
Разнотравно-ситниково-осоковое болото	0	0.3	0.3
Рудеральный	0	0	0
Тростниковое займище	0.2	0.4	0.1
Кочкарно-осоковое болото	0	0	0.2
Кустарниковый осиново-березовый лес	0	0	0.2
Злаково-разнотравный луг	0	0	0.1
Заболоченный тростниково-ивово-березовый лес	0	0	0.1
Сплавнины	0.4	0.2	0.1
Околоводный злаково-разнотравный луг	0.3	0.2	0.1
Суммарное обилие	0.9	1.1	1.2
В среднем по стационару	0.25	0.37	0.38

Западном Забайкалье длительность личиночного развития составляет 1—1.5 месяца [9, 10].

Размеры тела сеголеток по окончании метаморфоза колебались в пределах от 15.06 до 17.35 мм. Перед уходом на зимовку сеголетки достигли длины 24.13 ± 2.49 мм (15.72—28.81). После окончания метаморфоза в течение нескольких дней лягушата держались вблизи материнского водоема, часто на сплавинах, на околородном злаково-разнотравном лугу. Об этом свидетельствует максимальная плотность сеголеток в первой страте (табл. 2). Расселение сеголетки начали только во второй декаде августа, мигрируя в основном через заросли тростника (табл. 3).

Таким образом, *Rana amurensis*, обитающие в условиях юго-западной границы ареала, нерестятся в третьей декаде апреля — первой декаде мая. Основная часть популяции формирует пары и откладывает икру в сжатые сроки (одна неделя), но из-за резких колебаний температур период нереста растягивается. Кладки располагаются одиночно, наблюдается снижение плодовитости по сравнению с другими частями ареала. Эмбриогенез длится около двух недель. Период личиночного развития несколько растянут (45—60 дней). Массовый выход сеголеток на сушу наблюдается в конце второй — третьей декады июля.

1. Стариков В. П. Кадастровая сводка по земноводным Курганской области // Все-союз. совещ. по пробл. кадастра и учета животн. мира: Тез. докл. М., 1986. Ч. 2. С. 435—436.
2. Стариков В. П., Лесникова Н. Ф., Семенова М. М., Кравченко Е. Н. Экология редких видов рода *Rana* Южного Зауралья // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Сб. мат. Междунаrodn. науч. конф. Оренбург, 2001. С. 310—311.
3. Сбереечь обяваны: Редкие, исчезающие животные и растения, памятники природы и заказники Курганской обл.: Справ. / Стариков В. П., Федотова К. П. и др. Челябинск, 1989. 208 с.
4. Ингер Р. Ф. Описание микробиотопа // Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы изучения земноводных / Под ред. В. Р. Хейера и др. Пер. с англ. М., 2003. С. 64—70.
5. Гаранин В. И., Панченко И. М. Методы изучения амфибий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сб. науч. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. С. 8—25.
6. Стариков В. П. Методика и результаты учета амфибий в лесостепном Зауралье // Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сб. науч. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. С. 35—38.
7. Куранова В. Н. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1998. 23 с.
8. Щепина Н. А. Особенности распространения и экологии земноводных Западного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2009. 24 с.
9. Ларионов П. Д. Размножение сибирской лягушки (*Rana sruenta*) в окрестностях Якутска // Зоол. журн. 1974. Т. 53, №5. С. 804—806.

10. *Белимов Г. Т., Седалищев В. Т.* К экологии амфибий Центральной Якутии // Экология. 1977. №6. С. 85—88.
11. *Седалищев В. Т.* К экологии земноводных и рептилий Якутии // Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России: Мат. Дальневосточной регион. конф. Сев.-Вост. науч. центр ДВО РАН. Магадан, 2006. С. 402—407.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ ГЮРЗЫ *Macrovipera lebetina obtusa* В ДАГЕСТАНЕ

З. С. Султанова

Дагестанский государственный университет, Махачкала

THE MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF BLUNT-NOSED VIPER *Macrovipera lebetina obtusa* POPULATIONS IN DAGHESTAN

Z. S. Sultanova

Dagestan State University, Makhachkala

This article contains same characteristics of morphological of blunt-nosed viper from Dagestan.

Гюрза *Macrovipera lebetina* (Linnaeus, 1758) населяет северную Африку (от Марокко до Триполи), некоторые острова Средиземного моря (Кипр, Милос и др.), Кавказ, Турцию, Сирию, Палестину, Аравию, Ирак, Иран, Ливан, южную часть государств Средней Азии на восток до Хорога, южный Казахстан и Кавказ, Афганистан и северо-западную Индию [1]. Вид весьма изменчив, внутривидовая систематика до конца не разработана и противоречива. Одни авторы выделяют до семи подвидов [2, 9] другие шесть [1, 3, 10] или пять [4]. В Дагестане, восточном Закавказье, а также в Турции, Ираке, западном Иране, Сирии, Ливане обитает *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832). Дагестанские популяции изолированы от основной части ареала вида и находятся на его северной периферии. Гюрза распространена в сухих предгорьях республики. Ее биология слабо изучена, в литературе имеются лишь фрагментарные сведения по экологии вида [5, 6]. Данные по морфологии отсутствуют, в связи с чем, настоящая работа посвящена изучению изменчивости некоторых внешних морфологических признаков у дагестанских гюрз и сравнению их с закавказскими.

Материал собран в период полевых исследований в 2005—2008 гг., а также при изучении змей содержащихся в дагестанском змеепитомнике «Био-Фарм». Всего исследовано 215 половозрелых особей: 96 самок и 119 самцов. Морфометрические промеры и описание окраски проводили на живых змеях, которых предварительно охлаждали и фиксировали на гладкой поверхности.

Кроме традиционно используемых в систематике признаков [2], был использован ряд новых [7]. Всего проанализировано 10 признаков из которых шесть линейных: 1) длина тела (L) — расстояние от кончика морды до анального отверстия; 2) длина неповрежденного хвоста (L.cd) — расстояние от анального отверстия до кончика хвоста; 3) длина головы (L.c) — расстояние от кончика морды до затылочного мышцелка; 4) ширина головы между

глазами (B.c); 5) ширина межчелюстного щитка в самой широкой части (B.r); 6) высота межчелюстного щитка по оси симметрии (H.r) и четыре признака фолидоза: 7) количество верхнегубных щитков слева (в числителе) и справа (в знаменателе) (Lab); 8) число чешуй вокруг середины тела (Sq); 9) количество брюшных щитков (Ventr); 10) число пар подхвостовых щитков в одном ряду (S.cd).

Линейные промеры выполнены мерной лентой и линейкой. Животных взвешивали. При изучении окраски обращали внимание на общий фон дорсальной и вентральной частей тела и характер рисунка.

Статистическая обработка материала проводилась по программе «Statistica 5.0», вычислены максимальные, минимальные и средние значения признаков.

Сравнение дагестанских и закавказских гюрз проведено с использованием литературных данных [7, 8].

У самцов минимальное значение веса — 435 г, максимальное — 2000 г, среднее — $1054 \pm 41,7$, у самок, соответственно, 263 г, 1250 г и $709,2 \pm 24,3$. Минимальная длина тела (L) самцов — 740 мм, максимальная — 1410 мм, средняя — 1092 ± 14 , самок, соответственно, 761 мм и 1190 мм, $941,4 \pm 10,08$. Минимальное значение длины хвоста (L.cd) самцов — 102 мм, максимальное — 189, среднее — $147,2 \pm 2,02$, самок — 94 мм и 171 мм, в среднем — $133,2 \pm 1,65$.

Данные по морфометрической характеристике особей из закавказских и дагестанских популяций приведены в таблице 1.

Как видно из таблицы 1 во всех исследованных выборках самцы существенно крупнее самок. Наиболее выражен половой диморфизм по размерам тела у гюрз из дагестанской популяции. Более мелкие гюрзы в выборке из Грузии. Во всех выборках также выражен половой диморфизм по размеру головы и межчелюстного щитка. Дагестанские особи отличаются от закавказских большим значением длины головы, межчелюстного щитка и меньшим значением ширины головы.

В результате анализа признаков фолидоза дагестанских особей получены следующие результаты: число верхнегубных щитков (Lab) у всех особей варьирует от 9 до 12, но наиболее часто встречаются гюрзы с 10 (33,4%) и 11 (7,9%) щитками. По данному признаку проявляется асимметрия с вариантами: 9/10; 10/9; 9/11; 11/10; 10/11; 12/10; 10/12; 12/11; 11/12. Число чешуй вокруг середины туловища (Sq) 23—27, наибольшее число особей отмечено с 25 щитками (91,9%), с 23 щитками отмечено 3,2%, с 26 — 1,86% и с 27 — 0,93%. Число брюшных щитков (Ventr.) 164—183 (у одной особи отмечено 154 щитка), а число подхвостовых щитков (S.cd) — от 37 до 51.

В выборках из Закавказья также наиболее часто встречаются особи с 10 и 11 верхнегубными щитками, проявляется асимметрия по этому признаку с теми же вариантами, что и у дагестанских гюрз. В выборке из Армении отсутствует вариант 9 щитков, в выборке из Азербайджана присутствует

хребта. Брюшная сторона тела светлая (от грязновато-белой до бежево-розовой) с мелким темным крапом и относительно крупными и размытыми темными пятнами по краю. Голова однотонная с двумя мелкими черными точками в конце морды. От заднего края морды до угла рта тянется темная косая полоса. Половой диморфизм по окраске не выявлен, особи, обитающие в открытых ландшафтах, имеют однотонную темную окраску, в шибляке — яркую и пеструю.

Сравнение дагестанских особей с закавказскими по основным метрическим и некоторым меристическим признакам показало, что изменчивость этих признаков в целом укладывается в рамки их изменчивости у подвида. Дагестанские особи отличаются большей длиной и меньшей шириной головы, крупным межчелюстным щитком, а также более длинным туловищем и хвостом, они значительно крупнее закавказских, по-видимому это связано с лучшими условиями их обитания в Дагестане.

1. Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (Таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб.: Изд-во ЗИН РАН. 2004. 232 с.
2. Банников А. Г., Даревский И. С. Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Изд-во: Просвещение. 1977. 414 с.
3. Туниев Б. С., Орлов Н. Л., Ананьева Н. Б., Агасян А. Л. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение и охрана. СПб. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2009. 223 с.
4. Семенов Д. С., Кузьмин С. Л. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 139 с.
5. Пигулевский С. В. Патогенные животные Дагестана. Часть II. Изд. Саратовского университета. 1961. 220 с.
6. Алхасов М. М. Редкие и исчезающие виды и подвиды змей Дагестана // в сб. «Тезисы IX научно-практической конференции по охране природы». Махачкала. 1987. С. 14—16.
7. Чикин Ю. А. Географическая изменчивость среднеазиатской гюрзы *Vipera lebetina turanica* Селюв, 1940. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Изд. Институт зоологии АН. РУз. Ташкент. 1992. 21с.
8. Алиев Т. Р. Ядовитые змеи Азербайджана (Эколого-фаунистическое исследование). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Изд. АН. СССР. 1973. Баку. 21 с.
9. Klemmer K. 1963. Liste der recenten Giftschlangen. Elapidae, Hydrophiidae, Vipiridae und Crocolidae. Marburg: N.G. Elwert Universitats — U. Verlagsbuchhand: Behringwerk — Mitteilungen. Die Giftschlangen der Erde. Marburg / Lahn. S. 69—70.
10. Nilson G., Andren C. 1986. The mountain vipers of the Middle East — the *Vipera xanthina* complex (Reptilia, Viperidae) // Bonner Zoologische Monographien. No. 20. 85 p.

АРЕАЛ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГАДЮКИ ЛОТИЕВА
***Pelias lotievi* (NILSON, TUNIYEV, ORLOV, HOGGREN**
ET ANDREN, 1995) (SERPENTES: VIPERINAE)

С. Б. Туниев¹, Б. С. Туниев¹, Л. Ф. Мазанаева²

¹ ФГУ Сочинский национальный парк, Сочи

² Дагестанский государственный университет, Махачкала

DISTRIBUTION AND VARIATION OF LOTIEV'S VIPER *Pelias lotievi*
(NILSON, TUNIYEV, ORLOV, HOGGREN ET ANDREN, 1995)
(SERPENTES: VIPERINAE)

S. B. Tuniyev¹, B. S. Tuniyev¹, L. F. Mazanaeva²

¹ Federal State Institution Sochi National Park, Sochi

² Dagestan State University, Makhachkala

Description of *Pelias lotievi* distribution range in Russian Federation and Georgia as well as altitudinal distribution are provided. It is possible to expect to find species in Azerbaijan. Analysis of morphological variation permits to distinguish two macropopulations separated by Bogosky Ridge. It was assumed hybrid origin for morphologically deviated populations.

В 1987 г. К. Ю. Лотиевым были обнаружены необычной окраски степные гадюки в Итум-Калинской семиаридной котловине на р. Чанты-Аргун в Чечне. В 1988 г. Зоологический институт АН СССР организовал специальную экспедицию по Кавказскому перешейку, в ходе которой был собран дополнительный материал из Итумкалинской и Армхийской котловин Чечено-Ингушской АССР. Немногочисленные коллекционные сборы из других горных районов Северного Кавказа, хранившиеся в коллекциях ЗИН и Кавказского заповедника, вместе со свежими сборами упомянутой экспедиции явились основой для описания нового вида — *Pelias lotievi* (Nilson, Tuniyev, Orlov, Hoggren et Andren, 1995) [1]. Следует оговориться, что в вышедшей в 2001 г. монографии Ё. Нильсона и К. Андрена [2] «The meadow and steppe vipers of Europe and Asia — the *Vipera* (*Acridophaga*) *ursinii* complex» под фотографией голотипа ошибочно указан номер и локалитет одного из паратипов. Т.о., правильной этикетке соответствуют данные первоописания — ZISP, №20309, Армхи, подножие горы Столовая, Ингушетия (рис. 1).

Картина известного распространения вида [1, 2] включала 8 локалитетов (рис. 2). Многочисленные экспедиции авторов, охватывающие весь Северный Кавказ, позволили детализировать ареал вида, были учтены и все доступные немногочисленные публикации [3—8]. В результате были выявлены границы ареала вида в пределах РФ и Грузии (рис. 3).

В общей сложности было просмотрено около 150 экземпляров, в анализе использовано 82 взрослых особи (табл. 1). В морфометрическом анализе

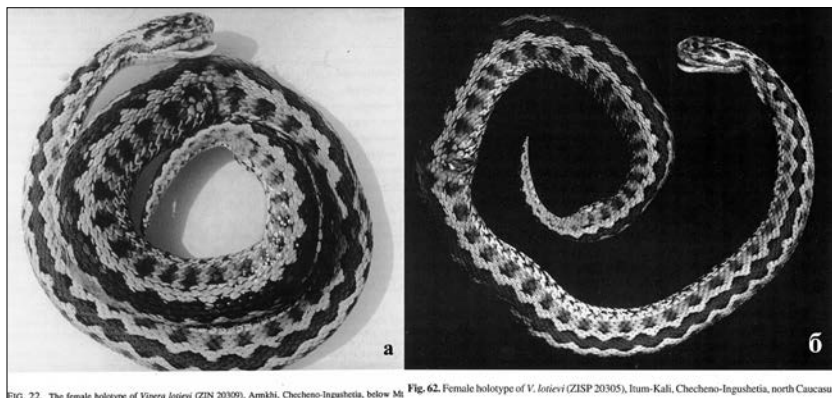


FIG. 22. The female holotype of *Vipera lotievi* (ZIN 20309), Armiki, Checheno-Ingushetia, below Mt. Fig. 62. Female holotype of *V. lotievi* (ZISP 20305), Itum-Kali, Checheno-Ingushetia, north Caucasus

Рис. 1. Два обозначения голотипа *Pelias lotievi*: а — корректное, б — некорректное.

использовались методы классической морфологии по признакам, выделенным Ё. Нильсоном и К. Андреном [2] с нашими коррективами (табл. 2), с использованием стандартной статистической обработки («Статистика» 6.0). Описания составлены на серийном материале. Сравнение этих материалов позволило проследить паттерны внутривидовой географической изменчивости, а в ряде случаев, получить веские доводы для необходимости ревизии таксономического положения анализируемых форм. В том объеме, в котором *P. lotievi* рассматривается в настоящем сообщении, мы сознательно ушли от таксономических замечаний.

Ареал вида охватывает северные склоны Большого Кавказа в биотопах, корреспондирующих ксерофильные и мезо-ксерофильные условия. На

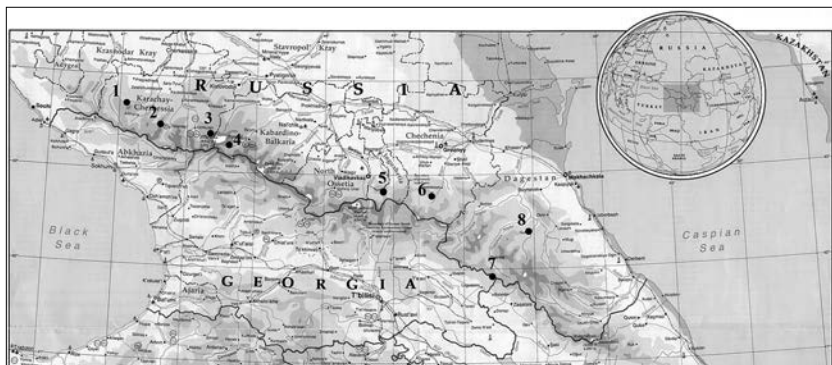


Рис. 2. Локалитеты *Pelias lotievi*, приведенные в описании вида: 1 — хр. Абишир-Ахуба, верховье р. Кяфар, 2 — г. Большая Хатипара, 3 — западный склон г. Эльбрус, верховье р. Битюк-Тюбе, 4 — восточный склон г. Эльбрус, окр. Терскола, 5 — подножие г. Столовая, Армки (тегга турка), 6 — Итум-Кали, 7 — Лагодехи, 8 — Гуниб.

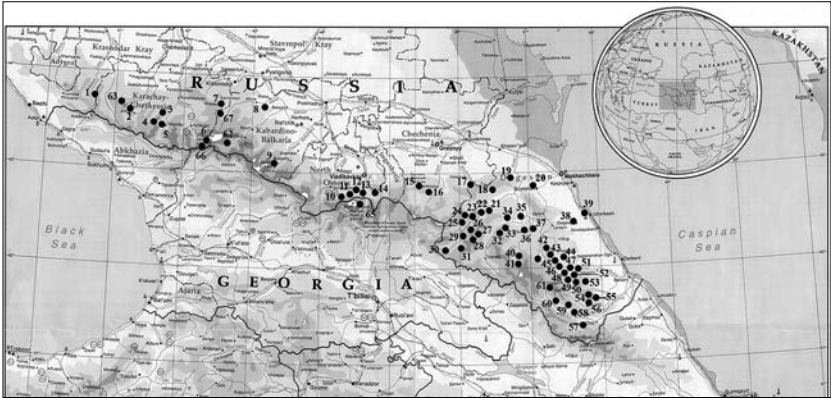


Рис. 3. Выявленный ареал вида: 1 — г. Магишо, Мостовской р-н Краснодарского края (SNP №485); 2 — хр. Абишир-Ахуба, Карачаево-Черкесская республика (SNP №741); 3 — г. Большая Хатипара, Карачаево-Черкесская республика (SNP №709); 4 — р. Азгек, Карачаево-Черкесская республика (SNP №710, №768); 5 — р. Муху, Карачаево-Черкесская республика (SNP №711); 6 — г. Эльбрус, верховье р. Битюк-Тюбе, Карачаево-Черкесская республика (Ведмедеря и др., 2007; SNP №792); 7 — окр. с. Хасаут, Карачаево-Черкесская республика (Ведмедеря и др., 2007; Starkov and all., 2007); 8 — с. Сармаково, Кабардино-Балкарская республика (Ведмедеря и др., 2007); 9 — р. Укюсу, Безенгийское ущелье, Кабардино-Балкарская республика (Чапаев, 2009); 10 — Верховье р. Фиагдон у кордона Андлакикау, республика Северная Осетия — Алания (SNP №693, №712); 11 — окр. с. Даргавс, республика Северная Осетия - Алания (Кидов и др., 2009); 12 — окр. с. Кани (Кидов и др., 2009) и окр. с. Кармадон, республика Северная Осетия — Алания (Ширяев, 2002); 13 — окр. с. Верхний Ларс, республика Северная Осетия — Алания (Кидов и др., 2009); 14 — окр. с. Нар, республика Северная Осетия — Алания (Кидов и др., 2009); 15 — окр. с. Армхи, республика Ингушетия (Nilson and all., 1995); 16 — Итум-Калинская котловина, Чеченская республика (Nilson and all., 1995); 17 — окр. оз. Кезеной-Ам, Чеберловский р-н, Чеченская республика (Красная книга Чеченской республики, 2007); 18 — окр. а Ингиши, Гумбетовского р-на, республика Дагестан; 19 — окр. с. Ахсу, Казбековского р-на, республика Дагестан; 20 — окр. с. Буйнакск, Буйнакского р-на, республика Дагестан; 21 — окр. с. Карата, Ахвахского р-на, республика Дагестан (Ведмедеря и др., 2007); 22 — окр. с. Ботлих, Ботлихского р-на, республика Дагестан; 23 — окр. с. Кваната, Цумадинского р-на, республика Дагестан; 24 — окр. с. Верхние Гаквари, Цумадинского р-на, республика Дагестан (SNP №762; ZISP №25138); 25 — окр. с. Агвали, Цумадинского р-на, республика Дагестан; 26 — окр. с. Тинди, Цумадинского р-на, республика Дагестан; 27 — окр. с. Ангида, Цумадинского р-на, республика Дагестан; 28 — окр. с. Акнада, Цумадинского р-на, республика Дагестан; 29 — окр. с. Инхоквари, Цумадинского р-на, республика Дагестан; 30 — Долина р. Метлюта, Цунтинского р-на, республика Дагестан; 31 — окр. с. Кидеро, Цунтинского р-на, республика Дагестан; 32 — окр. с. Тидиб, Шамильского р-на, республика Дагестан (SNP №764); 33 — окр. с. Верхний Колоб, Шамильского р-на, республика Дагестан; 34 — окр. с. Хунзах, Хунзахского р-на, республика Дагестан; 35 — окр. с. Гоцатль, Хунзахского р-на, республика Дагестан; 36 — окр. с. Гуниб, Гунибского р-на, республика Дагестан; 37 — окр. с. Кегер, Гунибского р-на, республика Дагестан; 38 — окр. с. Сергокала, Сергокалинского р-на, республика Дагестан; 39 — окр. Избербаш, Карабудахкентского р-на, республика Дагестан (SNP №769); 40 — окр. с. Ритляб, Чародинского р-на, республика Дагестан (SNP №735); 41 — окр. с. Гилиб, Чародинского р-на, республика Дагестан; 42 — окр. с. Кумух, Лакского р-на, республика Дагестан (Ведмедеря и др., 2007); 43 — окр. с. Цущар, Кулинского р-на, республика Дагестан; 44 — окр. с. Урцкали,

Дахадаевского р-на, республика Дагестан; 45 — окр. с. Вачи, Кулинского р-на, республика Дагестан; 46 — окр. с. Кули и с. Хосрех, Кулинского р-на, республика Дагестан (SNP №734); 47 — окр. с. Шари, Агульского р-на, республика Дагестан (SNP №733, №738, №739, №740, №743, №744, №745, №746, №750); 48 — окр. с. Амух, Агульского р-на, республика Дагестан; 49 — окр. с. Чираг, Агульского р-на, республика Дагестан; 50 — окр. с. Рича, Агульского р-на, республика Дагестан; 51 — окр. с. Буршаг, Агульского р-на, республика Дагестан (SNP №749); 52 — окр. с. Буркихан, Агульского р-на, республика Дагестан; 53 — окр. с. Тпиг, Агульского р-на, республика Дагестан; 54 — окр. с. Ашакент, Курахского р-на, республика Дагестан; 55 — окр. с. Кутул, Курахского р-на, республика Дагестан; 56 — окр. с. Шемихюр, Курахского р-на, республика Дагестан; 57 — г. Шалбуздаг, Рутульского р-на, республика Дагестан; 58 — окр. с. Рутул, Рутульского р-на, республика Дагестан; 59 — окр. с. Хнюх, Рутульского р-на, республика Дагестан; 60 — окр. с. Шиназ, Рутульского р-на, республика Дагестан; 61 — окр. с. Аракул, Рутульского р-на, республика Дагестан; 62 — окр. с. Терскол, республика Кабардино-Балкария (Nilson and all., 1995); 63 — верховье р. Кяфар, хр. Абишир-Ахуба, Карачаево-Черкесская республика (Nilson, Andren, 2001); 64 — окр. г. Гутон, республика Дагестан (SNP №489); 65 — окр. с. Казбеги, Грузия (Hafner, 2007); 66 — верховье р. Улукам, Карачаево-Черкесская республика (Ведмедеря и др., 2007); 67 — верховье р. Мушта, Кабардино-Балкарская республика (Ведмедеря и др., 2007).

востоке ареала вид достигает прибрежного Дагестана в окр. Изербаша, охватывая практически весь предгорный и горный Дагестан, за исключением наиболее возвышенных участков Главного хребта. Западнее *P. lotievi* населяет семиаридные котловины Чечни, Ингушетии, Северной Осетии-Алании, семиаридные склоны Эльбруса и Скалистый хребет в Кабардино-Балкарии, а далее на запад расположена цепочка изолятов в гемиксерофильных ландшафтах Бокового и Скалистого хребтов в Карачаево-Черкесской республике вплоть до крайней западной находки на водоразделе рр. Большая и Малая Лаба в Краснодарском крае. Указанная находка в Лагодехи [1] является, по видимому, ошибкой в этикетации. Предположительно этот экземпляр также собран в пограничном с Лагодехи участке Дагестана на северном склоне Большого Кавказа, однако в Грузии вид известен из окр. Казбеги [7]. Указанная находка в Грузии также расположена на северном склоне Большого Кавказа. Нахождение вида за пределами РФ возможно также в Азербайджане в граничащих с Дагестаном районах северного склона Большого Кавказа.

Высотная амплитуда распределения вида значительно шире на востоке — в Дагестане от 150 м н.у.м. до 3000 м н.у.м. В Чечне, Ингушетии, Северной Осетии-Алании и Кабардино-Балкарии вид не встречается ниже 1000 м, как правило от 1400 до 2800 м н.у.м. Наконец в Карачаево-Черкесии на склонах Эльбруса вид поднимается до 2700 м, в Тебердинском заповеднике — до 1900 м и в Кавказском заповеднике в Краснодарском крае обитает на высоте 1700 м н.у.м.

Находка изолированной популяции на г. Магишо в Краснодарском крае стала поводом для включения вида в Красную книгу Краснодарского края [9]. Вид также включен в Красную книгу Чеченской республики [10] и под названием «*Vipera ursini*» в Красную книгу Карачаево-Черкесии [11]. В Красном списке МСОП (IUCN) вид значится с категорией NT — близкий к угрожаемому состоянию.

Таблица 1. Коллекционные экземпляры *Pelias lotievi*, использованные в анализе.

№ коллекционный	№ выборки	Кол-во экз.	Место сбора	Дата	Коллектор
SNP 733	1	3 juv	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Шари.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 738	1	1 adult	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Шари.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 739	1	1 adult	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Шари.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 740	1	1	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Шари.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 743	1	4	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Шари.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 744	1	1	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Шари.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 745	1	1	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Шари.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 746	1	1 adult	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Шари.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 750	1	4 juv	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Шари.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 749	1	1	РФ, Республика Дагестан, Агульский р-н, хребет Джуфудаг, окрестности аула Буршаг.	21.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 489	2	2	РФ, Республика Дагестан, окр. г. Гутон.	23—24.07.1994	Туннев Б. С. Ройтберг Е. А.

SNP 735	3	19 adult 1 juv	РФ, Республика Дагестан, Чародинский заказник, окрестности аула Ритляб.	19.08.2007	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 764	4	2 adult 1 juv	РФ, Республика Дагестан, Шамильский район, окр. аула Тидип.	22.06.2008	Султанова З.
SNP 762	5	3	РФ, Республика Дагестан, Снеговой хребет, окрестности аула Верхние Гаквари.	02.07.2008	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
ZISP 25138	5	1	РФ, Республика Дагестан, Цумалинский район, с. Гаквари	02.08.2004	
SNP 693	6	3	РФ, Республика Северная Осетия - Алания, Северо-Осетинский заповедник, верховье р. Фиагдон у кордона Андлакикау.	08.08.2005	Туннев С. Б.
SNP 712	6	6	РФ, Республика Северная Осетия - Алания, Северо-Осетинский заповедник, верховье р. Фиагдон у кордона Андлакикау.	29.08.2006	Туннев Б. С., Тимухин И. Н.
SNP 792	7	3 adult 3 juv	РФ, Карачаево-Черкесская республика, г. Эльбрус, верховье р. Бигтокт-Тебе.	27.08.2009	Туннев С. Б. Тимухин И. Н.
SNP 709	8	16	РФ, Карачаево-Черкесская республика, Тебердинский заповедник, г. Большая Хатипара.	20.08.2006	Туннев Б. С.
SNP 710	9	2	РФ, Карачаево-Черкесская республика, Тебердинский заповедник, р. Азтек.	21.08.2006	Туннев Б. С.
SNP 768	9	2 adult 1 juv	РФ, Карачаево-Черкесская республика, Тебердинский заповедник, р. Азтек.	20.06.2008	Туннев Б. С., Туннев С. Б.
SNP 741	10	1 adult 2 juv	РФ, Карачаево-Черкесская республика, окр. пос. Архыз, хр. Абишир-Ахуба.	27.08.2007	Туннев Б. С.
SNP 485	11	15	РФ, Республика Адыгея, Кавказский заповедник, г. Магишо, балка Тетревинная.	22.06.1995	Туннев Б. С.

Таблица 2. Схема промеров, морфометрических признаков и индексов.

№	Условные сокращения	Наименование	Примечание
1	L.t.	Longitudo totalis	От кончика морды до кончика хвоста
2	L.	Longitudo corporis	От кончика морды до клоакальной щели
3	L.cd.	Longitudo caudalis	От клоакальной щели до кончика хвоста
4	Pr.	Preventrals	Количество превентральных щитков
5	Ven.	Ventrals	Количество брюшных щитков
6	S.c.	Subcaudals	Количество подхвостовых щитков
7	Ap.	Apicals	Количество апикальных щитков
8	R.	Rostral h/br.	Ростральный индекс: соотношение высоты головы к ее ширине
9	Pil.	Pileus	Расстояние от кончика морды до заднего края теменных щитков
10	Crown scales (C.s.)	Intercanthals + intersupraoculars	Количество щитков ограниченных канталными, надглазничными и лобным щитками
11	In	Upper preoc. in cont. with nasal (+/-)	Предглазничный в контакте (+), не в контакте (-) с носовым (лев/прав)
12	Can.	Canthals	Количество канталных щитков
13	Sq.1	Squamare 1	Количество спинных чешуй в одном ряду вокруг шеи
14	Sq.2	Squamare 2	Количество спинных чешуй в одном ряду вокруг середины туловища
15	Sq.3	Squamare 3	Количество спинных чешуй в одном ряду вокруг задней части туловища
16	Supralab	Supralabials	Количество нижнегубных щитков (лев+прав/2)
17	Sublab	Sublabials	Количество верхнегубных щитков (лев+прав/2)
18	F.c.	Ist circumoculars	Вокруг глаза (лев+прав/2)
19	ZZ	Windings in zigzag	Число изгибов зигзага (лев+прав/2)
20	Lor.	Loreals	Количество скуловых щитков (лев+прав/2)
21	L.c.	Longitudo capitis	Длина головы (от кончика морды до шейного перехвата)
22	Lt.c	Latiudo capitis	Наибольшая ширина головы
23	Al.c.	Altitudo capitis	Высота головы в районе затылочного щитка
24	Par.	Parietals (hel/delad)	Теменные щитки (целые/разделенные)
25	Front.	Frontal (hel/delad)	Лобный щиток (целый/разделенный)
26	Nas.	Nasal (hel/delad)	Носовые щитки (целые/разделенные)

В диагнозе вида указывалось 24 признака. Следует отметить, что такой важный диагностический признак, как контакт верхнего предглазничного щитка с носовым, равно как и заостренную форму морды указывал для

степных гадюк Кавказа еще А. М. Никольский [12], сравнивая их с гадюкой Динника, для которой указывались закругленная морда и скуловой щиток, разделяющий верхний предглазничный и носовой щитки.

Изученные нами 82 взрослых экземпляра (♂♂ — 30, ♀♀ — 52) *P. lotievi* не изменили представлений о размерных лимитах вида, отмеченных при описании. В целом можно говорить об увеличении длины туловища и тела самок с востока на запад, а у самцов — в противоположном направлении с запада на восток, однако эти изменения не несут клинального характера: наименьшие размеры туловища самцов отмечаются с одной стороны в ауле Тидиб (Дагестан), а с другой — на г. Магишо (Краснодарский край), а наибольшие — в ущ. р. Фиагдон (Северная Осетия — Алания) и г. Большая Хатипара (Карачаево-Черкесская республика). По длине хвоста самок отмечены дискретные значения по всему ареалу, не проявляющие какой-либо закономерности. Наименьшей длиной хвоста (L.cd.) обладают самки г. Магишо (38), затем аула Тидиб (38.5 мм), г. Б. Хатипара (42.16), г. Гутон (42.75), аула Ритляб (44.7), аула Шари (47.7), г. Эльбрус (47), ущ. р. Фиагдон (49.87), тогда как у самцов в целом отмечается уменьшение длины хвостов с востока на запад: аул Шари (59.3) — Снеговой хребет (54) — г. Б. Хатипара (48.33) (рис. 4).

Помимо ранее указанных трех вариантов рисунка и окраски («typical», «bilineate» и «bronze» [1] в ходе настоящего исследования были выявлены дополнительные варианты: «tigrina» в западных популяциях, «macrops» со Снегового хребта и подошвы г. Гутон и радужный интерферирующий вариант «irideus» с гор Эльбрус и Магишо. Причем последний ярче выражен у самцов (рис. 5, *вклейка*).

Примечательно, что ни у одного из вновь просмотренных экземпляров всех возрастных групп не было отмечено «bilineate» морфы, тогда как бронзовая морфа, ранее известная только из Итум-Калинской котловины Чечни, была найдена на хр. Абишир-Ахуба, на западном пределе видового ареала. Бронзовая особь родилась от нормально окрашенной самки, в помете которой остальные 2 сеголетки также имели нормальное окрашивание. Полиморфизм рисунка и окраски отмечен также в пометах из восточных популяций в Дагестане. Подобные флуктуации внешнего паттерна особей в популяциях подтверждает теорию о вариационных рядах Вавилова и позволяет предположить возможность проявления всех отмеченных морф по видовому ареалу в целом.

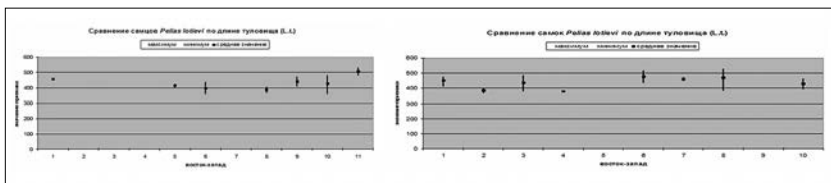


Рис. 4. Межпопуляционное сравнение *Pelias lotievi* по длине тела.

По интенсивности окрашивания выделялась популяция из аула Шари, особи которой имели желтые и голубоватые тона в окраске верхней части туловища, темно окрашенную голову и очень яркую розовую окраску губных щитков. Основной фон окрашивания животных из остальных популяций варьировал от серого до коричневого, не выходя за пределы описанной [1, 2] окраски для вида.

Другим важным диагностическим признаком [1, 2] указывалось светлое окрашивание брюха. Окраска брюха животных в большинстве просмотренных популяций была светлая, за исключением гадюк из ущ. Фиагдон и г. Магишо, где светлое окрашивание низа головы и шейной области переходило в различной степени темноокрашенное брюхо.

Темные полосы на верхнегубных щитках отсутствуют, или слабо выражены практически по всему ареалу вида. Этот признак хорошо отделяет *P. lotievi* от других северокавказских представителей рода. У *P. renardi* и западных *P. dinniki* верхнегубные щитки интенсивно окрашены, часто с глазчатым рисунком на каждом щитке. У восточных *P. dinniki* характер окрашивания выражен значительно слабее, но присутствует у всех особей, независимо от пола (рис. 6, *вклейка*).

У самок *P. lotievi* темные полосы на верхнегубных щитках отсутствуют полностью, а сами щитки могут быть однотонными, либо светлее в нижней части и размыто пигментированы в верхней. У большинства самцов по заднему латеральному шву 3—5, реже и 6—8 верхнегубных щитков имеется в той или иной степени выраженная полоска, темнее основного фона щитка.

В окраске и рисунке верхнегубных щитков *P. lotievi* обнаружены различия между особями популяций, обитающими к западу и востоку от Богосского хребта: большую часть Дагестана населяют гадюки с верхнегубными щитками, окрашенными в розовые тона различной интенсивности. Начиная от Снегового хребта на границе Дагестана и Чечни и далее к западу, вплоть до г. Магишо, распространены гадюки с сероокрашенными верхнегубными щитками (рис. 7, *вклейка*).

У особей западных популяций отмечается большее количество петель зигзага — р. Азгек (100), г. Магишо (94.15), г. Б. Хатипара (83.5), чем у представителей восточных популяций — аул Шари (77) и ущ. Фиагдон (76.1) (табл. 3).

По числу вентральных щитков у самок вновь отмечается незакономерная дискретность значений по ареалу: наименьшее количество отмечается в ауле Ритляб (Дагестан) (139.6) и г. Б. Хатипара (Карачаево-Черкесская республика) (139.69), это число возрастает на г. Эльбрус (140) и максимально на крайнем западе в Краснодарском крае — г. Магишо (140.6) и востоке — в Дагестане, Тидиб (141.5). Интересно отметить, что у самых мелких самок из аула Тидиб наблюдалось максимальное число брюшных щитков. У самцов количество вентральных щитков в порядке убывания отмечено от р. Азгек

(139) — аула Шари (138.3) — Снеговой хр. (136.3) — г. Б. Хатипара (136.3) — г. Магишо (136.25) до ущ. Фиагдон (133.6). Как и у самок, клина не отмечается.

Число чешуй вокруг глаза самцов (Ф.с.) уменьшается в ряду: аул Шари (9.15), г. Б. Хатипара (9.15), ущ. Фиагдо (8.3), р. Азгек (8.25), г. Магишо (8.08): у самок — г. Б. Хатипара (9.1), аул Шари (8.8), г. Магишо (8.7), ущ. Фиагдон (8.6), аул Ритляб (8.3), аул Тидиб (8.25). Как и по предыдущим признакам клинальной изменчивости не наблюдается.

Аналогичная картина получена по большинству проанализированных признаков (табл. 3, 4).

Возрастной изменчивости морфологических признаков не выявлено, а половой диморфизм ярко выражен во всех популяциях. В целом, различия между полами выявлены по 12 признакам: самки по отношению к самцам, обладают большей длиной туловища, тела, хвоста, пилеуса, большими пропорциями головы; у них меньше подхвостовых чешуй, но больше вентральных чешуй, щитков площадки и чешуй вокруг глаза (табл. 3).

Обобщая полученные материалы, отметим, что в установленном ареале *P. lotievi* не отмечено клинальной изменчивости признаков внешней морфологии. Все популяции отличались в большей или меньшей степени оригинальностью морфологических признаков, что свидетельствует об их продолжительном изолированном становлении. Большое число находок и широкий размах полиморфизма в Дагестане указывает на центр происхождения вида.

К западу от Дагестана число морф сокращается, что может свидетельствовать о более позднем вселении вида в семиаридные ландшафты Центрального и Западного Кавказа и последующем стабилизирующем отборе в отдельных островных популяциях. Это предположение хорошо согласовывается с выводами ботаников [13] о плиоценовом возрасте семиаридной растительности Дагестана и более молодом, голоценовом возрасте фитоландшафтов семиаридных котловин Чечни и западнее.

Отмеченные морфологические отклонения от первоописания *P. lotievi* в ряде популяций (ущ. Фиагдон, г. Магишо, р. Азгек, г. Гутон) по окраске брюха, наличию теменного пятна, количеству изгибов зигзага и скуловому щитку, отделяющему носовой от верхнего предглазничного, могут свидетельствовать о гибридном происхождении с многократной гибридизацией. Другими словами, гибриды могли формироваться несколько раз и в различных точках как от существующей ныне пары высокогорных видов (*P. lotievi*, *P. dinniki*), так и при участии вымерших таксонов.

Не исключено также, что в уклоняющихся популяциях особи приобрели оригинальный фенотип в результате хромосомных перестроек: мутаций, дрейфа генов под воздействием приблизительно сходных условий семиаридных горных склонов. В этой ситуации можно предполагать также конвергентное развитие различных популяций.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика и половой диморфизм *Reihas Iotievi*.

Признак	Выборка 6		P (n = 9)	Выборка 7		Выборка 8		P (n = 16)	Выборка 9		P (n = 15)
	Фиагдон ♂♂ (n = 5) min—max X ± m	Фиагдон ♀♀ (n = 4) min—max X ± m		Эльбрус ♀♀ (n = 3) min—max X ± m	Хатипара ♂♂ (n = 3) min—max X ± m	Хатипара ♀♀ (n = 13) min—max X ± m	Азгек ♂♂ (n = 2) min—max X ± m		Магишо ♂♂ (n = 12) min—max X ± m	Магишо ♀♀ (n = 3) min—max X ± m	
L.t.	360—435 395.8 ± 15.5	438—517 477.75 ± 16.25	> 0.01	451—470 462 ± 5.68	367—403 386 ± 10.4	386—525 470.09 ± 13.78	361—482 427.3 ± 13.7	395—460 430.3 ± 18.9	410—471 440.5 ± 30.5	410—471 440.5 ± 30.5	0.9
L.	309—379 345.2 ± 14.4	386.5—465 427.8 ± 16.1	> 0.01	399—427 415 ± 8.32	322—352 337.7 ± 8.68	293—478 415.9 ± 14.8	319.5—425 375.04 ± 10.7	358—422 392.3 ± 18.6	365—414 389.5 ± 24.5	365—414 389.5 ± 24.5	0.5
L.ced.	40—61 50.6 ± 3.3	40—56 49.8 ± 3.4	0.9	43—52 47 ± 2.6	45—51 48.1 ± 1.76	35—47 42.2 ± 1.2	41—59 50.95 ± 2.04	37—39 38 ± 0.57	45—57 51 ± 6	45—57 51 ± 6	> 0.01
Pr.	2—3 2.2 ± 0.2	1—3 2.25 ± 0.5	0.9	2 2	2—4 2.66 ± 0.66	1—3 2.38 ± 0.2	0—3 1.5 ± 0.26	2 2	2 2	2 2	0.4
Ven.	129—136 133.6 ± 1.2	136—140 138 ± 0.8	> 0.05	138—141 140 ± 1	134—138 136.3 ± 1.2	134—144 139.69 ± 0.8	133—142 136.25 ± 0.8	139—143 140.6 ± 1.2	138—140 139 ± 1	138—140 139 ± 1	> 0.05
S.c.	35—38 35.8 ± 0.5	24—33 29.7 ± 2.01	> 0.05	29—35 31.3 ± 1.9	36—37 36.66 ± 0.3	27—30 28.45 ± 0.3	33—38 35.2 ± 0.4	28—30 29 ± 0.57	35 35	35 35.2 ± 0.4	> 0.001
Ap.	1 1	1 1	—	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	—
R.	70.6—77.7 72.4 ± 1.3	41.7—73.3 63.9 ± 7.5	0.3	51.2—70 58.2 ± 5.9	62—75.5 68.15 ± 3.9	50.8—77.8 64.2 ± 1.8	29.4—86.8 62.06 ± 4.1	57.4—67.8 64.07 ± 3.3	59.2—61.2 60.2 ± 1.01	59.2—61.2 60.2 ± 1.01	0.8
Ph.	10.7—12.9 11.8 ± 0.3	12.1—12.9 12. ± 0.1	0.2	11.1—12.5 11.8 ± 0.4	11.3—12.1 11.66 ± 0.2	10.2—14.6 12.9 ± 0.35	10.6—13.3 11.8 ± 0.2	11.4—12.7 12.06 ± 0.37	12.5—13.1 12.8 ± 0.3	12.5—13.1 12.8 ± 0.3	0.6
C.s.	3—9 7.2 ± 0.8	8—11 10 ± 0.7	> 0.05	6—9 7.3 ± 0.8	5—6 5.66 ± 0.3	5—9 6.5 ± 0.3	4—7 5.5 ± 0.2	6—7 6.7 ± 0.3	6—8 7 ± 0.1	6—8 7 ± 0.1	> 0.05

Таблица 4. Межпопуляционные различия признаков морфометрии самок *Pelias ionievi*.

№	Признаки/ Выборки	1/2 (n = 8)	1/3 (n = 24)	1/4 (n = 8)	1/6 (n = 9)	1/7 (n = 9)	1/8 (n = 18)	1/11 (n = 9)	2/3 (n = 21)	2/4 (n = 4)	2/6 (n = 6)	2/7 (n = 5)	2/8 (n = 14)	2/11 (n = 5)	3/4 (n = 21)
1	L.t.	*	н/д	**	н/д	н/д	н/д	н/д	**	н/д	*	**	**	н/д	*
2	L.	**	н/д	**	н/д	н/д	н/д	н/д	**	н/д	н/д	**	**	н/д	**
3	L.c.d.	н/д	н/д	*	н/д	н/д	**	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	**	н/д
4	Pr.	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	*	н/д	н/д	н/д	н/д
5	Ven.	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	***	*	н/д	н/д	н/д	**	н/д
6	S.c.	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
7	Ap.	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
8	R.	*	н/д	*	н/д	н/д	н/д	н/д	**	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
9	Pl.	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	*	н/д	н/д	н/д	**	н/д	**	н/д	н/д
10	C.s.	н/д	н/д	*	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	**
12	Can.	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
13	Sq.1	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
14	Sq.2	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
15	Sq.3	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
16	Supralab	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
17	Sublab	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	***	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
18	F.c.	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
19	ZZ	*	н/д	н/д	н/д	**	**	***	**	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
20	Lor.	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
21	L.c.	н/д	н/д	*	**	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	**	н/д	н/д	н/д	**
22	L.t.c	н/д	н/д	н/д	**	**	**	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
23	Al.c.	**	н/д	н/д	*	н/д	**	н/д	***	**	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д

Таким образом:

1. Ареал *P. lotievi* простирается от приморского и предгорного Дагестана на востоке до водораздела Большой и Малой Лабы на западе в пределах северного макросклона Большого Кавказа в РФ, Грузии и, возможно, Азербайджана.

2. Основными диагностическими признаками *P. lotievi* следует признать светлоокрашенное брюхо, наличие контакта верхнего предглазничного с носовым щитком, отсутствие контрастных темных пятен на верхнегубных щитках. В то же время необходимо подчеркнуть о важности использования при диагностике комплекса признаков, учитывая отмеченные исключения по каждому отдельному признаку.

3. Половой диморфизм у исследованных особей выявлен по 12 признакам: самки по отношению к самцам, обладают большей длиной туловища, тела, хвоста, пилеуса, большими пропорциями головы; у них меньше подхвостовых чешуй, но больше вентральных чешуй, щитков площадки и чешуй вокруг глаза.

4. Выделены две группы макропопуляций: восточная, населяющая большую часть горного Дагестана и западная, охватывающая территорию от крайнего запада Дагестана — Чечни до крайнего востока Краснодарского края. Границей между макропопуляциями является Богосский хребет в Дагестане.

5. Восточные популяции *P. lotievi* характеризуются розовым окрашиванием верхнегубных щитков и меньшим количеством петель зигзага (менее 81, в среднем 67—77). Для западных популяций характерно серое окрашивание верхнегубных щитков и большее число петель зигзага (более 72, в среднем 83—100).

6. *P. lotievi* — древний вид, существующий на Восточном Кавказе с плиоцена и расширивший свой ареал на Центральный и Западный Кавказ в межледниковые потепления плейстоцена, достигнув в голоцене западного предела распространения по корреспондирующим ландшафтам.

7. Наличие уникальных характеристик в большинстве просмотренных популяций свидетельствуют об их длительной «островной» эволюции и возможности выделения внутривидовых таксонов.

8. Наличие популяций со смешанными характеристиками признаков у особей по всему видовому ареалу может являться свидетельством многократной гибридизации долго находившихся в изоляции групп.

Авторы выражают свою благодарность А. А. Кидову и А. Вестерштейну за предоставленную литературу.

2. Nilson G., Andren C. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia — the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // Acta Zoologica. 2001. V. 47, No 2—3. P. 87—267.
3. Ведмедера В. И., Зиненко А. И., Гончаренко Л. А. Каталог коллекций музея природы Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина. Змеи (Reptilia: Serpentes). Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 2007. 80 с.
4. Starkov V. G., Osipov A. V., Utkin Yu. N. Toxicity of venoms from vipers of *Pelias* group to crickets *Gryllus assimilis* and its relation to snake entomophagy // Toxicon. 2007. V. 49. P. 995—1001.
5. Кидов А. А., Пыхов С. Г., Тушина Г. В. К биологии гадюки Лотиева *Vipera lotievi* Nilson et al., 1995 (Reptilia, Serpentes, Viperidae) в Северной Осетии // Научные исследования в зоологических парках. 2009. Вып. 25. С. 158—160.
6. Чанаев А. Х. К фауне земноводных и пресмыкающихся Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника // Животный мир горных территорий. М.: Изд-во ТНИ КМК, 2009. С. 509—512.
7. Hafner R. Herpetologische excursion Georgien [Электронный ресурс]. 2007. Режим доступа: http://herpetofauna.at/berichte/georgien2007/Georgien_Bilder_Teil13/images/viper.html, свободный. Проверено 19.02.2010.
8. Ширяев К. А. Результаты исследований репродуктивной биологии гадюки Лотиева *Vipera lotievi* (Nilson, Tuniyev, Orlov, Hoggren et Andren, 1995) // Научные исследования в зоологических парках. 2002. Вып. 14. С. 186—196.
9. Красная книга Краснодарского края (животные). Краснодар: Изд-во Центр развития ПТР Краснодар. Край, 2007. Изд. 2-е. 480 с.
10. Красная книга Чеченской республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Грозный: Изд-во Южный издательский дом, 2007. 432 с.
11. Красная книга Карачаево-Черкесии. Редкие и исчезающие виды фауны и флоры. Ставрополь: Ставропольское кн. изд-во, 1988. 158 с.
12. Никольский А. М. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа. Тифлис, 1913. 272 с.
13. Галушко А. К. К флоре аридных склонов окрестностей Итумкале (Чечено-Ингушетия) // Флора и растительность Восточного Кавказа. Орджоникидзе: Изд-во Сев.-Осет. гос. ун-та, 1974. С. 5—22.

СОВРЕМЕННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ КРИОКОНСЕРВАЦИИ ГЕНОМОВ В ПРОБЛЕМЕ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ АМФИБИЙ

**В. К. Утешев, Э. Н. Гахова, С. А. Каурова,
Е. В. Мельникова, Н. В. Шишова**

Институт биофизики клетки Российской академии наук, Пущино

THE MODERN POSSIBILITIES OF APPLICATIONS OF GENOME CRYOPRESERVATION IN A PROBLEM OF AMPHIBIAN BIODIVERSITY CONSERVATION

V. K. Uteshev, E. N. Gakhova, S. A. Kaurova, E. V. Mel'nikova, N. V. Shishova

Institute of Cell Biophysics, Russian Academy of Sciences, Pushchino

This short review is devoted to the modern principles governing the way in which genetic resource cryobanks in general should be organized for conservation of amphibian biodiversity. It has been shown the possibilities of application of a testicular sperm from post mortal animals and collected urinal sperm *in vivo* from anuran amphibians for cryopreservation of genetic material. It has been attempted to review the current problems and prospects on cryopreservation of amphibian gametes and embryos.

В течение последних десятилетий в мире наблюдается резкое и глобальное сокращение как численности, так и видового разнообразия амфибий, заставляющее говорить не просто о неблагоприятном, а о катастрофическом положении многих видов амфибий. Среди причин вымирания называют потерю мест обитания, изменение климата, чрезмерную эксплуатацию земель, болезни и другие факторы [1,2]. Положение усугубляется тем, что по сравнению с другими таксонами позвоночных животных, амфибии проявляют более высокую уязвимость при глобальных изменениях климата [3]. Данная ситуация заставляет обратить самое пристальное внимание на методы сохранения биоразнообразия амфибий как *in situ*, так и *ex situ*. В последние годы сильно возрос интерес к созданию криобанков генетического материала амфибий [4—8]. В 2008 году организована и активно функционирует международная рабочая группа «Amphibian Ark Biobanking Advisory Committee», которая призвана консолидировать работы в области криобанкирования генетического материала амфибий.

Первые исследования по криоконсервации сперматозоидов бесхвостых амфибий, то есть их замораживание до температуры жидкого азота (–196 °С), были выполнены на тестикулярных сперматозоидах. Для получения тестикулярных сперматозоидов в остром опыте из тушек умерщвленных животных извлекали семенники, мацерировали их и разбавляли водой или физиологи-

ческим раствором в объеме, необходимом для получения суспензии нужной концентрации. Полученную суспензию сперматозоидов под защитой криопротективных сред различного состава замораживали с высокой скоростью прямым погружением в жидкий азот (скорость охлаждения 500—1500 °С/мин) или с малыми скоростями охлаждения (от 1 до 10 °С/мин) в парах жидкого азота или с использованием программных замораживателей. В отдельных исследованиях замораживали семенники или кусочки семенников, а их мацерацию для получения суспензии сперматозоидов производили после оттаивания [4, 9]. Качество замороженно-оттаянных сперматозоидов оценивали по их подвижности и/или по оплодотворяющей способности.

Основной задачей исследований по совершенствованию методов криоконсервации сперматозоидов амфибий является выявление оптимального состава криопротективных сред и оптимальных режимов замораживания и отогрева. Наиболее часто и успешно в криопротективных средах используют такие проникающие криопротекторы, как диметилсульфоксид, этиленгликоль, пропиленгликоль, формамид, глицерин и др., а в качестве непроникающих — сахарозу и другие ди- и три-сахара.

В результате проведенных исследований к настоящему времени получена успешная криоконсервация сперматозоидов 9 видов амфибий (*Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. lessonae*, *Bufo bufo*, *B. marinus*, *B. americanus*, *Xenopus laevis*, *X. tropicalis*, *Eleutherodactylis cogui*), а у 5 видов (*R. temporaria*, *B. bufo*, *B. marinus*, *X. laevis*, *X. tropicalis*) при использовании криоконсервированных сперматозоидов в экспериментах с искусственным оплодотворением получено нормально развивавшееся потомство [6, 7].

Однако наряду с несомненными достижениями криоконсервация тестикулярных сперматозоидов имеет и очевидные ограничения. Понятно, что даже при работе с широко распространенными видами амфибий забой животных для получения материала для криоконсервации нежелателен, а при работе с редкими видами он просто недопустим. Поэтому усилия исследователей в последние годы были направлены на поиск альтернативных подходов. Одним из них является использование погибших самцов амфибий как источник сперматозоидов для криоконсервации.

В настоящее время во всем мире в зоопарках и питомниках имеется большое количество живых коллекций различных, в том числе и редких видов амфибий. Не меньшее количество амфибий содержится в частных коллекциях. По разным причинам в этих коллекциях происходит гибель животных. Представляет интерес исследовать возможность использования тестикулярной спермы погибших самцов амфибий для репродукции и для криоконсервации. Проведенные исследования показали, что в семенниках охлажденных постмортальных животных в течение нескольких суток остаются сперматозоиды, сохраняющие подвижность и оплодотворяющую способность. В нашей работе в семенниках постмортальных самцов травяной лягушки *R. temporaria*, находившихся в холодильнике при температуре

Таблица 1. Изменение качества постмортальных тестикулярных сперматозоидов в процессе хранения.

Длительность хранения тушек самцов при +4 °С (сутки)	Количество подвижных сперматозоидов (%)	Сперматозоиды с неповрежденной клеточной оболочкой (%)	Икра, оплодотворенная постмортальными сперматозоидами (%)
Контроль	52±4	85±5	70±9
2	47±6	83±6	66±10
3	48±11	84±1	41±15
4	25±15	85±3	18±14
5	25±12	84±6	23±17
6	14±7	80±15	10±7
7	9±8	70±12	1±1

+4 °С, даже после 5—6 суток хранения были обнаружены живые полноценные сперматозоиды [10].

Показано, что длительность сохранения физиологически полноценных сперматозоидов зависит от особенностей хранения семенников постмортальных животных — длительность жизни постмортальных сперматозоидов при хранении семенников в тушках животных при +4 °С (данные нашего исследования) ниже, чем при хранении изолированных из тела животного семенников в физиологическом растворе при той же температуре [11]. Таким образом, использование семенников павших самцов амфибий в качестве источника сперматозоидов для криоконсервации позволит избежать необходимости забоя живых животных.

Другой альтернативный путь — разработка метода прижизненного получения необходимого количества полноценных сперматозоидов. Известна принципиальная возможность получения уринальных сперматозоидов у амфибий после их гормональной стимуляции. Гонадотропные гормоны, также как и релизинг-гормоны, уже достаточно давно используют для стимуляции полового поведения и спаривания амфибий [12]. В исследованиях, выполненных в последние годы, гормональную стимуляцию начали использовать для прижизненного получения спермы у амфибий с целью ее криоконсервации [13]. В наших исследованиях было изучено действие релизинг-гормона LH-RH и хорионического гонадотропина на количество сперматозоидов в уринальной сперме самцов травяной лягушки *R. temporaria*, появляющейся в ответ на гормональную стимуляцию. Кривоустойчивость уринальной спермы и особенности ее криоконсервации исследуются.

Таким образом, к настоящему времени показана принципиальная возможность создания криобанка замороженной спермы для сохранения/восстановления практически любых видов бесхвостых амфибий. Однако для сохранения биоразнообразия амфибий гораздо более важной задачей является разработка методов криоконсервации их зародышей. В работе Пиктета, вы-

полненной в 1893, описаны эксперименты, в которых оплодотворенная икра была заморожена с очень малой скоростью до $-60\text{ }^{\circ}\text{C}$. После отогрева наблюдалось дальнейшее развитие этих зародышей вплоть до вылупления головастика. Последующие попытки криоконсервации зародышей или личинок амфибий до температуры сухого льда ($-79\text{ }^{\circ}\text{C}$) или жидкого азота ($-196\text{ }^{\circ}\text{C}$) не дали положительных результатов. В нашей лаборатории была выполнена дипломная работа, в которой удалось получить замороженно-оттаянных личинок шпорцевой лягушки (*Xenopus borealis*) на стадии вылупления, которые при визуальном обследовании не имели видимых морфологических нарушений. Однако и в этом случае личинки не сохранили жизнеспособность.

Проблемы, возникающие при криоконсервации зародышей амфибий, обусловлены особенностями биологии размножения этих животных. Зародыши большинства амфибий самостоятельно развиваются вне организма самки в пресной воде. Икра амфибий имеет относительно большие размеры, содержит значительное количество воды, липидов, а их зародышевые оболочки практически непроницаемы для воды и разного рода веществ, в том числе имеющих криозащитный эффект. Низкая проницаемость оболочек препятствует проникновению криопротекторов в клетки зародышей на стадии подготовки к замораживанию, а большое количество воды и липидов в зародышевых клетках приводит к образованию многочисленных криоповреждений в процессе криоконсервации. Предпринимались попытки изменения проницаемости зародышевых оболочек при помощи физических и химических воздействий на зародыши. В нашей лаборатории было выполнено исследование, в котором методом флуоресцентной микроскопии было показано увеличение проницаемости оболочек зародышей травяной лягушки *R. temporaria* после воздействия на них ультразвуком [14]. Кроме этого, нами был показан терапевтический эффект непрерывного и модулированного ультразвука на криоповреждения, возникающие при охлаждении ранних зародышей травяной лягушки *R. temporaria* и серой жабы *B. bufo* до $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$ [15]. Однако, несмотря на предпринимаемые попытки, пока не удалось решить проблему криоконсервации зародышей и личинок амфибий.

Отсутствие положительных результатов при криоконсервации целых зародышей обусловили наш интерес к криоконсервации зародышевых клеток амфибий, получаемых путем диссоциации ранних зародышей. Дело в том, что в целом ряде исследований было продемонстрировано, что ядра зародышевых клеток амфибий сохраняют тотипотентность вплоть до стадии бластулы. Пересадки ядер таких зародышевых клеток в зенулируемые яйцеклетки приводили к нормальному развитию реконструируемых зигот. Наше исследование криоконсервации зародышевых клеток травяной лягушки и серой жабы показало, что по критериям определения жизнеспособности методом флуоресцентной микроскопии после процедуры замораживания-оттаивания 65% зародышевых клеток оставались живыми [15].

Таким образом, обзор литературы и результаты собственных исследований свидетельствуют, что к настоящему времени имеется принципиальная возможность создания криоколлекций и криобанков замороженных сперматозоидов и тотипотентных зародышевых клеток практически любых видов бесхвостых амфибий. Такие генетические криобанки в будущем могут быть с успехом использованы в работах по восстановлению подорванных или уничтоженных популяций исчезающих видов.

Однако наряду с несомненными успехами в криоконсервации репродуктивных клеток амфибий имеется и ряд нерешенных проблем. К таким нерешенным проблемам относятся: отсутствие исследований по гормонально стимулированному получению и криоконсервации сперматозоидов, икры и зародышей хвостатых амфибий, отсутствие метода искусственного оплодотворения у хвостатых амфибий, и, конечно же, отсутствие положительных результатов в криоконсервации зародышей бесхвостых амфибий.

1. Rohr J. R., Raffel T. R., Romansic J. M., McCallum H., Hudson P. J. Evaluating the links between climate, disease spread, and amphibian declines // Proc Natl Acad Sci U S A. 2008. V. 105, No 45. P. 17436—17441.
2. Lips K. R., Diffendorfer J., Mendelson J. R., Sears M. W. Riding the wave: reconciling the roles of disease and climate change in amphibian declines // PLoS Biol. 2008. V. 6, No 3. P. 72—75.
3. Lawler J. J., Shafer S. L., White D., Kareiva P., Maurer E. P., Blaustein A. R., Bartlein P. J. Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere // Ecology. 2009. V. 90, No 3. P. 588—597.
4. Утешев В. К., Гахова Э. Н. Перспективы создания генетического криобанка амфибий // Биофизика живой клетки. 1994. Т. 6. С. 28—33.
5. Gakhova E. N. Genetic cryobanks for conservation of biodiversity. The development and current status of this problem in Russia // Cryo-Letters. 1998. Suppl. 1. P. 57—64.
6. Uteshev V. K., Gakhova E. N. Program of gene cryobanks for conservation of endangered amphibian species: one of conservatoin strategy. Proceedings of the XIXth international congress of zoology. August 23—27. Beijing, China, 2004.
7. Uteshev V. K., Gakhova E. N. Gene cryobanks for conservation of endangered amphibian species // Russ. J. Herpetol. (Suppl. Herpetologia Petropolitana). 2005. P. 233—234.
8. Browne R. K., Zippel K. Reproduction and larval rearing of amphibians // ILAR J. 2007. V. 48, No 3. P. 214—234.
9. Каурова С. А., Чекурова Н. Р., Мельникова Е. В., Утешев В. К., Гахова Э. Н. Сохранение оплодотворяющей способности спермы травяной лягушки *Rana temporaria* после криоконсервации // Консервация генетических ресурсов. Материалы рабочего совещания 28—30 мая 1996 г. Пущино, 1996. С. 106—107.
10. Шишова Н. В., Утешев В. К. Сперматозоиды погибших самцов амфибий — дополнительный объект для криоконсервации с целью создания генетической криоколлекции // Биофизика живой клетки. 2008. Т. 9. С. 137—138.
11. Browne R. K., Clulow J., Mahony M. The short-term storage and cryopreservation of spermatozoa from hylid and myobatrachid frogs // Cryo. Letters. 2002. V. 23. P. 129—136.

12. *Goncharov B. F., Shubray O. I., Serbinova I. A., Uteshev V. K.* The USSR programme for breeding amphibians, including rare and endangered species // *Int. Zoo Yb.* 1989. V. 28. P. 10—21.
13. *Kouba A. J., Vance C. K.* Applied reproductive technologies and genetic resource banking for amphibian conservation // *Reproduction, Fertility and Development.* 2009. V. 21. P. 719—737.
14. *Мельникова Е. В., Утецев В. К., Пашовкин Т. Н., Соколова А. А., Яшин В. А., Карнаухов В. Н., Гахова Э. Н.* Изменение проницаемости зародышевых оболочек амфибий для флуоресцентных красителей под действием ультразвука // *Биофизика.* 2005. Т. 50, Вып. 3. С. 500—504.
15. *Утешев В. К., Пашовкин Т. Н., Гахова Э. Н.* Действие модулированного ультразвука на выживаемость зародышей амфибий после их охлаждения до -7°C // *Биофизика живой клетки.* 2008. Т. 9. С. 131.

**К ИЗУЧЕНИЮ ГАДЮКИ НИКОЛЬСКОГО,
Vipera (Pelias) berus nikolskii VEDMEDERJA, GRUBANT ET
RUDAEVA, 1986, ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСА
(ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

М. В. Ушаков¹, Е. Н. Бабенкова²

¹ Воронежский государственный университет, заповедник «Галичья гора»

² Воронежский государственный университет, Воронеж

**TO STUDY OF NIKOLSKY'S VIPER, *Vipera (Pelias) berus nikolskii*
VEDMEDERJA, GRUBANT ET RUDAEVA, 1986,
OF TELLERMANOVSKY FOREST (VORONEZH REGION)**

M. V. Ushakov¹, E. N. Babenkova²

¹ Voronezh State University, Galich'ya Gora Nature Reserve

² Voronezh State University, Voronezh

The morphological variability of the viper Nikolsky of the Tellermanovsky forests (Hopper River, Voronezh region) is considered. The questions of sexual dimorphism are considered.

В настоящее время на территории европейской части России из *Vipera berus* (= *Pelias berus*) выделяется южно-европейская меланистическая форма *nikolskii* с не устоявшимся таксономическим рангом и получившая название черная лесостепная гадюка, или гадюка Никольского. Мы придерживаемся мнения ряда специалистов [1, 2, 3], что ее следует рассматривать в качестве подвида *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986.

Сейчас активно прорабатываются вопросы, связанные с полиморфизмом гадюки Никольского [3, 4]. При этом остаются слабо изученными популяции из северо-западной части ареала.

В Воронежской области гадюки изучены плохо. Имеется единственное указание на наличие гадюки Никольского в области — в отловах, сделанных в Хопёрском государственном заповеднике [3]. Поэтому нашей задачей было изучение морфологической изменчивости черной лесостепной гадюки из этого района Воронежской области.

Исследования проводились 12—13 апреля 2008 г. на территории Теллермановского леса, прилегающего к Хопёрскому государственному заповеднику. Было отловлено 48 взрослых гадюк, из них 36 самцов и 12 самок. Все особи оказались меланистами. При этом две найденные молодые змеи после первой проведенной зимовки были окрашены в красновато-коричневые тона, что косвенно указывает на принадлежность рептилий к гадюке Никольского. Взятый у большинства рептилий яд был бесцветен, лишь у четырех змей он имел желтую окраску. Это также наиболее характерно для *V. b. nikolskii* [3, 5].

Морфометрическая изменчивость отловленных змей описана 7-ю линейными промерами: длиной тела (L.), длиной хвоста (L.cd.), длиной головы (L.cm.), наибольшей шириной головы (L.at.cm.), шириной головы на уровне глаз (L.at.m.), длиной пилеуса (L.pil.) и длиной морды (L.m.).

Фолидоз описан 13-ю полиморфными признаками: вариациями лобных (Front.), теменных (Par.), кругоглазничных (S.cir.), задненосовых (Log.), брюшных (Ventr.), верхнегубных (Lab.), нижнегубных (Sub.lab.), числом пар подхвостовых (S.cd.) щитков, рядов между глазом и верхнегубными щитками (S.oc.), рядов чешуй вокруг середины туловища (Sq.), количеством горловых щитков (N.f.) и щитков вокруг середины глаза, не считая надглазничного, (S.or.).

Помимо фолидоза учитывались окраска радужной оболочки глаза змей, а также доля площади светлоокрашенных пятен на вентральной части хвоста, имеющих у разных особей цвет от беловато-желтого, желтого и до оранжево-желтого, от общей площади подхвостовых щитков (% cd.).

При подсчете частот встречаемости вариаций для билатеральных признаков мы вычисляли долю числа сторон, на которых проявилась та или иная вариация, к общему числу сторон. Т.е. единицей наблюдения являлась не особь, а ее половина (сторона). В этом случае объем выборки составлял $2N$. Такой подход основан на результатах исследований Б. Л. Астаурова [6, 7], установившего независимое проявление признака на разных сторонах одного и того же организма. Комбинации же вариаций одного признака на разных сторонах организма представляют собой композиции [7], которые в этой статье не рассматриваются.

Статистические показатели количественных признаков фолидоза и промеров тела гадюк приведены в таблицах 1 и 2. По ряду признаков отмечен половой диморфизм (см. табл. 2) ($p < 0.05$). С полом связан и цвет радужной оболочки глаза, что наблюдается в южных популяциях [3, 8]. Из 26 изученных самцов 24 имели темную (темно-коричневую) радужную оболочку и лишь два — светлую (красную), все самки ($N = 10$) имели светлую радужную оболочку (χ^2 Пирсона = 27.7, $df = 1$, $p = 0.000$). Выяснилось что доля площади (% cd.), занимаемая светлоокрашенными пятнами на подхвостовых щитках, у самцов и самок также различается, преобладая у последних (рис. 1). Применение дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса подтверждает эти различия ($H = 23.8$, $df = 1$, $p = 0.000$).

У некоторых змей имелись на голове окрашенные области и пятна красного цвета. В разной степени выраженности они наблюдались у трех самок: у двух — эти области распространялись на верхне- и нижнегубные щитки, носовую часть и горло, у одной — только на верхне- и нижнегубные щитки и горло. Два самца имели красные пятна, но лишь на верхне- и нижнегубных щитках.

Морфологически гадюк *V. berus complex* К. Д. Мильто и А. И. Зиненко [3] сводят в три группы: группу *berus* с признаками номинативного подвида, группу *nikolskii* с признаками лесостепного подвида и группу со смешанны-

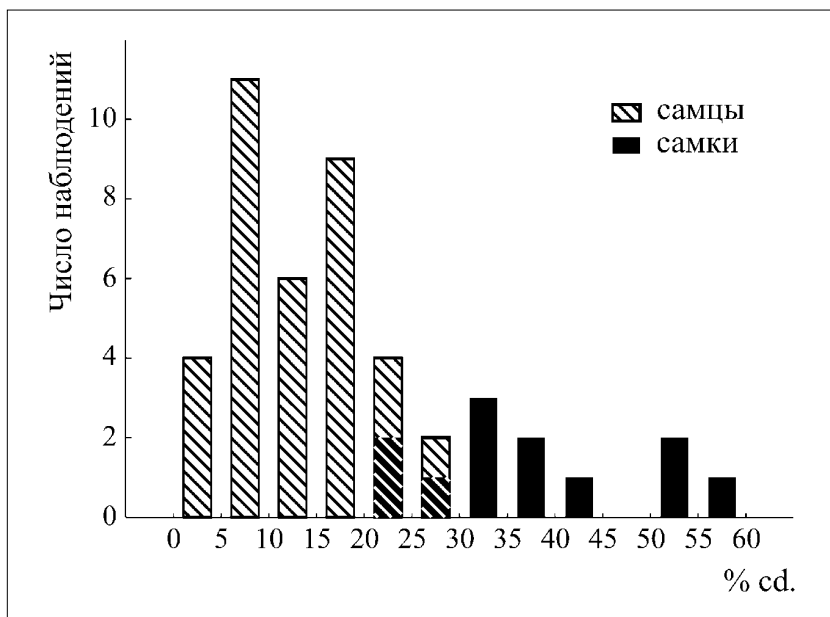


Рис. 1. Распределение долей площади светлых пятен от общей площади подхвостовых щитков у самцов и самок гадюк Теллермановского леса.

Таблица 1. Изменчивость признаков фолидоза и промеров тела гадюк Теллермановского леса (обозначения в тексте).

Признак	<i>N</i>	$m \pm s_m$	<i>Lim</i>
Счетные			
Sq.	47	21.3 ± 0.104	21—24
Sub.lab.	96	9.9 ± 0.090	8—12
S.or.	96	9.2 ± 0.078	8—11
Метрические, мм			
L.cm.	48	20.4 ± 0.298	12.5—24.2
L.at.cm.	48	12.8 ± 0.205	10.0—17.4
L.at.m.	48	8.8 ± 0.124	7.4—10.7
L.pil.	48	15.0 ± 0.231	8.9—17.9
L.m.	48	6.7 ± 0.083	5.5—8.3

ми или переходными признаками *berus/nikolskii*, обусловленную наличием зоны интерградации двух подвидов [3, 4]. Ими же гадюки из Хопёрского заповедника отнесены к группе с выраженными признаками *V. b. nikolskii* [3].

В нашем случае у самок гадюк из Теллермановского леса признаки *Ventr.* и *S.cd.* можно отнести к переходным, признак *Lab.* свойственен *V. b. nikolskii*. У самцов черты *nikolskii* имеет признак *Ventr.*, а признак *S.cd.* обладает

Таблица 2. Изменчивость признаков фоллидоза и промеров тела у самцов и самок гадюк Теллермановского леса (обозначения в тексте; * — при подсчете задненосовых щитков мы рассматривали только те, которые контактировали непосредственно с носовыми щитками).

Признак	Самцы			Самки		
	<i>N</i>	$m \pm s_m$	<i>Lim</i>	<i>N</i>	$m \pm s_m$	<i>Lim</i>
	Счетные					
Ventr.	36	149.5 ± 0.407	145—156	12	152.6 ± 0.763	149—158
S.cd.	36	40.5 ± 0.305	37—44	12	31.9 ± 0.499	30—36
Lab.	72	8.8 ± 0.060	8—10	24	9.2 ± 0.085	9—10
Log.*	72	2.6 ± 0.058	2—3	24	2.9 ± 0.069	2—3
N.f.	36	6.1 ± 0.222	4—10	12	7.1 ± 0.468	5—10
	Относительные, %					
% cd.	36	13.6 ± 1.201	0.8—29.6	12	36.8 ± 3.466	20.0—55.5
	Метрические, мм					
L.	36	531.6 ± 10.842	406—652	12	578.0 ± 16.922	479—665
L.cd.	36	85.5 ± 1.647	64—109	12	73.2 ± 2.296	65—88

смешанными свойствами. И у самцов и у самок признак Sub.lab. характерен для *V.b. berus*. А признаки Sq. и S.og. имеют черты и *nikolskii* и *berus/nikolskii*. Круголазничные щитки (S.cir.) в количестве от одного до пяти располагаются (три щитка в 41% случаев) в один ряд между крупным надглазничным и лобно-теменными щитками. Количеству рядов между глазом и верхнегубными щитками (S.oc.) более характерны переходные черты. Один полный ряд щитков наблюдается у 63% особей, а два полных ряда — всего у 6%.

Таким образом, гадюка Никольского, обитающая на территории Теллермановского леса, сочетает в себе признаки номинативного и лесостепного подвидов и может быть отнесена к группе со смешанными и переходными морфологическими признаками.

1. Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. 192 с.
2. Бакиев А. Г., Маленёв А. Л., Зайцева О. В., Шуришина И. В. Змеи Самарской области. Тольятти: ООО «Кассандра», 2009. 170 с.
3. Milto K. D., Zinenko O. I. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // *Herpetologia Petropolitana*. St. Petersburg, 2005. P. 64—73.
4. Зиненко А. И. Особенности морфологии *Vipera berus* (L., 1758) и *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 — следствие интрогрессивной гибридизации? // Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. Тольятти, 2003. С. 20—22.
5. Бакиев А. Г., Маленёв А. Л., Четанов Н. А., Зайцева О. В., Песков А. Н. Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии // Бюл. «Самарская Лука». 2008. Т. 17, № 4(26). С. 759—816.

6. Астауров Б. Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* Schin // Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. С. 9—53.
7. Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной меронмии. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. 640 с.
8. Херувимов В. Д., Соколов А. С., Соколова Л. А. К определению пола и возраста обыкновенной гадуки // Вестник зоологии. 1977. № 6. С. 39—44.

ВЛИЯНИЕ КАЧЕСТВА ВОДЫ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *Rana ridibunda* В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

А. С. Фоминых

Российский научно-исследовательский институт комплексного использования и охраны водных ресурсов, Екатеринбург

WATER QUALITY IMPACT ON SURVIVAL RATE IN EARLY ONTOGENESIS OF LAKE FROG *Rana ridibunda*

A. S. Fominikh

Russian research institute for integrated water management and protection, Yekaterinburg

According to the outcomes of *Rana ridibunda* frogspawn, frog larvae and under-yearling amount calculation in natural water bodies it has been shown that the death rate at the early stages of ontogenesis authentically correlates with Water Pollution Index ($r = -0.784$; $p < 0.05$). Total dependency of larvae death rate on age has shown that the frog larvae elimination is higher at later stages of development than at early stages. The highest decrease of animals' abundance in early ontogenesis of *R. ridibunda* is observed during the period of metamorphic climax that is related with morphologic/physiological specific features of anurans development.

В крупных индустриальных городах с развитой промышленностью происходят существенные изменения видового состава амфибий. На Среднем Урале озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), в связи с высокой толерантностью и экологической валентностью, является единственным видом земноводных, способным заселять биотопы подверженные высокой техногенной нагрузке [1, 2].

Под действием антропогенных факторов происходят не только сдвиги в видовом составе амфибий, но и изменения динамики численности [3]. Антропогенные факторы, как правило, влияют на изменение численности популяции за счет элиминации животных на ранних стадиях онтогенеза [4, 5], при этом происходит прямая зависимость гибели животных от внешних факторов, воздействующих на среду их обитания.

Влияние городской среды на ранние этапы онтогенеза амфибий до сих пор изучены не в полной мере. Между тем ранние стадии развития данной группы животных более чувствительны к загрязнению городских водоемов. Смертность на эмбриональных и постэмбриональных стадиях развития оказывает существенное влияние на численность генераций.

Цель настоящей работы — выяснение изменений численности на эмбриональных и личиночных стадиях развития *R. ridibunda* в естественных нерестилищах на территории крупного промышленного города.

Исследования проводили в одном из крупнейших промышленных центров на Урале — Нижнетагильской промышленной агломерации. С 2004 по 2007 гг. работа осуществлялась на реках Малая Кушва и Вязовка. Для наблюдения, нами были выбраны семь участков этих рек, с учетом скорости течения, терморегима воды, интенсивности химической деградации, расположения источников загрязнения и отражали разнообразие основных биотопов реки.

Для оценки качества водных объектов использовался индекс загрязненности воды (ИЗВ). ИЗВ — это интегральный гидрохимический показатель установлен Госкомгидрометом СССР в 1986 г. Этот индекс является типичным адаптивным коэффициентом и представляет собой среднюю долю превышения предельно допустимых концентраций ПДК по строго лимитированному числу индивидуальных ингредиентов:

$$ИЗВ = \frac{\sum_6^1 \frac{C_i}{ПДК_i}}{n}$$

где C_i — концентрация компонента; n — число показателей, используемых для расчета индекса, $n = 6$; ПДК_{*i*} — установленная величина свойства для соответствующего типа водного объекта. ИЗВ рассчитывается строго по шести показателям, имеющим наибольшее значения приведенных концентраций, из них два показателя являются обязательными: водородный показатель рН и концентрация растворенного кислорода или биологическое потребление кислорода БПК₅.

Определение выживаемости в естественных местах нереста осуществлялась посредством сетчатых металлических садков. Размер садков составил 1100 мм × 1100 мм, высота 600 мм, объем 726, диаметр ячеек сетки 3 мм. В каждом садке развивалось по 1000 яиц из 5 кладок (по 200 эмбрионов из каждой кладки).

Для анализа динамики выживаемости вычисляли доли повторно отловленных особей, полученные на основе соответствующих оценок численности.

Стадии развития определяли с помощью классификации Дабагян и Слепцовой [6], которую мы модифицировали с учетом периодизации Эткина [7]. Такая периодизация личиночного развития представляется нам удобной при анализе данных изменчивости личиночных характеристик в естественной среде обитания, когда затруднительно ежедневное отслеживание по стадиям.

Оценка качества воды исследуемых участков представлена в таблице 1.

Как видно из таблицы 1, представленные участки химически деградированы и относятся к V, VI, и VII классам качества воды по ИЗВ. Основные загрязняющие вещества — азот (аммоний), нитраты, металлы (медь, цинк,

Таблица 1. Оценка качества воды семи тестируемых участков.

Репрезентативные участки	ИЗВ репрезентативных участков	Значение ИЗВ	Класс качества воды
№1	18,8	> 10,0	VII — чрезвычайно грязная
№2	14,6	> 10,0	VII — чрезвычайно грязная
№3	9,0	6,0—10,0	VI — очень грязная
№4	5,6	4,0—6,0	V — грязная
№5	14,0	> 10,0	VII — чрезвычайно грязная
№6	9,1	6,0—10,0	VI — очень грязная
№7	7,8	6,0—10,0	VI — очень грязная

марганец), кроме того, наблюдается высокое содержание нефтепродуктов и показателей БПК₅ (биологическое потребление кислорода) и ХПК (химическое потребление кислорода). По отдельным водоемам отмечаются превышение содержания железа ($0,270 \pm 0,68$ мг/л, участок №1), натрия ($159,7 \pm 29,0$ мг/л, участок №3) и сульфатов ($301,0 \pm 84,8$ мг/л, участок №3).

Эмбриональный период — это период от начала дробления до массового выклева (30 стадия) из яйцевых оболочек. На всех исследуемых участ-

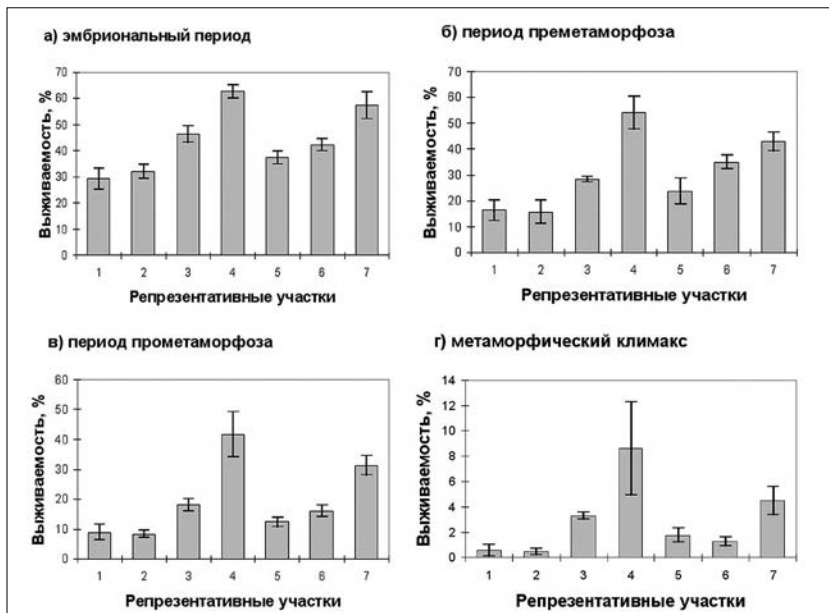


Рис. 1. Эмбриональная и личиночная выживаемость *Rana ridibunda* в % от общего числа икринок.

ках эмбриональная выживаемость *R. ridibunda* была относительно низкая — ниже 70% (рис. 1а). Максимальная гибель отмечена на участках 1, 2, 5, и 6, подверженных максимальной трансформации воды промышленными поллютантами. Эмбриональная выживаемость на этих участках не превышала 40—50%.

Период претаморфоза — это отрезок личиночного развития от начала вылупления головастика до появления дифференцированных задних конечностей (30—45 стадии). Характеризуется ускоренным ростом и незначительными изменениями в развитии. В этот период, на всех исследуемых участках отмечено снижение гибели личинок (рис. 1б).

Период прометаморфоза — это отрезок личиночного развития от появления дифференцированных задних конечностей до появления передних конечностей (46—50 стадии). Как и предыдущий период характеризуется интенсивностью роста. На данном отрезке личиночного развития так же отмечается низкая личиночная смертность (рис. 1в).

Метаморфический климакс — заключительный отрезок личиночного развития, разграничивающий личиночный и постметаморфический фазы онтогенеза животного. Этот период характеризуется высокой амплитудой метаморфных преобразований. По мнению некоторых авторов, во время метаморфического климакса организм амфибий подвергается испытанию «на прочность», поэтому в этот отрезок онтогенеза довольно велик процент гибнущих животных [8].

Не стали исключением и результаты наших исследований. Максимальная элиминация животных в данный период отмечена на участках 1, 2, 5, и 6 (рис. 1г). На этих участках гибель метаморфизирующих особей составила 90—95% от числа приступивших к метаморфозу, на участке 4 — 70%.

Анализ гибели животных дает однозначную картину. Загрязнение воды на участках №1, 2, и 5 (VII класс качества воды) оказалось сублетальным для эмбрионов и личинок, что вызвало их повышенную смертность. Средняя выживаемость на этих участках составила 0,9%. Показатель средней выживаемости закончивших метаморфоз животных на участках №3, 6, и 7 (VI класс качества воды) был существенно выше и составил 3,1%. Самый высокий показатель выживаемости метаморфизировавших особей был отмечен на участке №5 (IV класс качества воды; 8,6%). Корреляция между показателями выживаемости и степенью загрязнения водоема, оцененная по ИЗВ, статистически достоверна ($r = -0,784$; $p < 0,05$). Общая зависимость гибели

Таблица 2. Выживаемость представителей рода *Rana* от общего числа икринок в водоемах с VI–VII классами качества воды (ИЗВ)

	<i>R. ridibunda</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>R. temporaria</i>
X ± Sx	1,20 ± 0,57	0,56 ± 0,25	0,44 ± 0,19
Min—max	0,40—1,80	0,23—0,90	0,24—0,63
CV	74,50	44,64	43,18

личинки от возраста показала, что элиминация головастиков на поздних стадиях развития выше, чем на ранних.

Картина выживаемости озерной лягушки во многом сходна с таковой у бурых лягушек (Табл. 2), однако выживаемость первого вида выше и пределы изменчивости шире, что, вероятно, связано с большей пластичностью данного вида по сравнению с бурыми лягушками.

Выводы:

1. Снижение численности в раннем онтогенезе *R. ridibunda* достоверно коррелирует с показателем ИЗВ ($r = -0,784$; $p < 0,05$).

2. Наиболее высокое снижение выживаемости в раннем онтогенезе *R. ridibunda* наблюдается в период эмбриогенеза и метаморфического климакса, что связано с морфо-физиологическими особенностями развития бесхвостых земноводных.

3. Гибель личинок значительно снижается и становится более равномерной в период претаморфоза и прометаморфоза, по сравнению с периодами эмбрионального развития и метаморфического климакса.

4. Характеристики метаморфизирующих особей подвергнувшихся действию загрязнения могут представлять интерес для исследований в биомониторинге, неся на себе отпечаток неблагоприятия эмбрионального и личиночного периодов развития и давать информацию для прогноза дальнейшего существования, как отдельного животного, так и популяции в целом.

1. *Вершинин В. Л.* Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1997. 47 с.
2. *Фоминых А. С.* Особенности экологии озерной лягушки из отстойника Нижнетагильского Metallургического комбината // Водное хозяйство России. 2006, №6. С. 50—56.
3. *Вершинин В. Л., Трубетская Е. А.* Смертность бурых лягушек в эмбриональный личиночный и постметаморфический периоды при разном уровне антропогенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 12—20.
4. *Лебедева Г. Д.* Определение токсичности загрязнения пресных вод в отношении некоторых гидробионтов // Вопросы водной токсикологии. М: Наука, 1970. С. 57—61.
5. *Кубанцев Б. С.* О роли антропогенных факторов в экологических процессах // Антропогенное воздействие на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. Вып. 1. С. 3—16.
6. *Дабазан Н. В., Слепцова Л. А.* Травяная лягушка (*Rana temporaria* L.) // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442—462.
7. *Etkin W.* Metamorphosis // Physiology of the amphibian. A. Moor ed N.-Y. Acad. Press., 1964. P. 427—469.
8. *Бугаева Е. А.* Влияние антропогенных факторов на рост, развитие и выживаемость личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО РАН, 1983. 24 с.

О СОДЕРЖАНИИ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ БАШКИРОВА *Vipera (Pelias) renardi bashkirovi* В НЕВОЛЕ

А. А. Фурман¹, И. З. Хайрутдинов², В. И. Гаранин¹

¹ Казанский государственный университет, Казань

² Зоологический музей им. Э. А. Эверсмanna, Казанский государственный университет, Казань

ABOUT THE KEEPING OF A STEPPE VIPER OF BASHKIROV *Vipera (Pelias) renardi bashkirovi* IN CAPTIVITY

A. A. Furman¹, I. Z. Hairutdinov², V. I. Garantin¹

¹ Kazan State University, Kazan

² E. A. Eversmann Zoological Museum, Kazan State University, Kazan

Some results on cultivation of the young steppe vipers in artificial conditions are resulted. The maintenance and cultivation techniques are described. Various kinds of forages consumption data is cited. Gender distinctions in rates of increase of vipers are noted.

Степная гадюка Башкирова *Vipera (Pelias) renardi bashkirovi* названа в честь первооткрывателя этого вида в Волжско-Камском крае Ивана Сергеевича Башкирова [1, 2]. Степная гадюка внесена в Красную книгу МСОП, Красную книгу РФ, а также региональные Красные книги, в том числе в Красную книгу Республики Татарстан [3—6]. Малочисленность степной гадюки усугубляется распашкой земель, использованием ядохимикатов в сельском хозяйстве [2]. В связи с этим требуется разработка мер по охране этого вида. Одним из методов сохранения видов является содержание и разведение в искусственных условиях.

Целью нашей работы является изучение методов выращивания степной гадюки в условиях террариума. В связи с этим были поставлена следующая задача: описать, как и при каких условиях идет рост и развитие степной гадюки.

Молодые гадюки были получены от самки, добытой в августе 2008 г. на острове «Запретном» Спасского архипелага Куйбышевского водохранилища на территории Республики Татарстан. Молодняк родился 22 августа 2008 года: 10 живых змей, 1 мертворожденный и одно неоплодотворенное яйцо. Из 10 новорожденных змей 3 умерли в первые 2 месяца (с 22.08 по 27.10 2008 года). Внешне каких либо отклонений у данных особей отмечено не было, поэтому их гибель мы связываем с внутренними дефектами развития.

При создании оптимальных условий содержания были использованы результаты работ по содержанию в искусственных условиях близких видов [7, 8].

В качестве террариумов для содержания молодняка сначала использовались пластиковые пищевые контейнеры размерами 19×13×10 см. (дл. × ш. × в.) с проделанными вентиляционными отверстиями в крышке и в задней стенке. По мере роста животные были переведены в террариумы размером 36×30×25 см. В качестве укрытий использовали контейнеры с влажным субстратом. Куски дерева, обработанные раствором марганцовки, использовали для облегчения линьки змей. В качестве подстилки использовали газетную бумагу, ставили поилки, где постоянно была свежая вода. Обогрев садков осуществлялся при помощи термошнура мощностью 50 ватт, расположенного под передним краем контейнера («теплый» угол). Таким образом достигался градиент температур — в обогреваемой части около 30—32 °С, в необогреваемой — 20—23 °С.

Освещение комнатное люминесцентными лампами, продолжительность дня составляла около 10 часов в сутки. Основу рациона степных гадюк в Волжско-Камском крае по разным данным составляют в основном грызуны (полевки и мыши), прыткие ящерицы и прямокрылые насекомые (их личинки составляют основу питания гадюк до 3-х лет) [1]. В соответствии с этим рацион змей состоял из кобылок, нимф бананового сверчка и мраморного таракана, а также мяса птицы, говядины, грызунов (мясо, новорожденные мышата) в зависимости от наличия корма и от личного предпочтения змей. Витаминно-минеральная подкормка осуществлялась при помощи комплекса витаминов «Тривит» и глицерофосфата кальция 1 раз в 2—3 недели при кормлении мясом (реже грызунами) в количестве 1/7 таблетки глицерофосфата и, примерно, 0,025 мг «Тривита» для одной змеи.

Массу змей измеряли дважды в неделю с точностью до 1 грамма, длину тела (L), головы (Lc) и хвоста (Lcd) измеряли 1 раз в 2—3 недели штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Температурные показатели фиксировали ежедневно кроме выходных. В период с августа 2008 по сентябрь 2009 гг. было проведено примерно 322 часа наблюдений, 225 замеров температуры и сделано 93 взвешивания и 15 измерений длины каждой особи.

Данные, полученные в ходе наблюдений, обрабатывались при помощи программ Statistica 6 и Microsoft Excel.

Стартовым кормом для молодых гадюк послужили кобылки и нимфы бананового сверчка и мраморного таракана. Самостоятельно питаться начали лишь три змеи, остальных пришлось кормить искусственно. Постепенно в рацион гадюк стали добавлять кусочки мяса курицы и говядину. При этом в мясо добавлялись витамины и глицерофосфат кальция. Отмечено, что 2 гадюки (обе самки) после нескольких попыток искусственного кормления перешли на самостоятельное питание мясом, после чего эти особи начали интенсивно расти и набирать вес. Всех гадюк, кроме одной, перевели на кормление мясом — самостоятельное или искусственное. Оставшаяся особь самостоятельно питалась насекомыми. Но, несмотря на это, было заметно, что она отстает в росте от остальных. По-видимому, рацион из насекомых,

по сравнению с мясным, был менее калорийным. Остальные змеи, которые получали мясо искусственно, хотя и несколько отставали в росте от гадюк, питавшихся мясом самостоятельно, развивались более или менее равномерно.

Увеличение их роста и веса особо быстро пошло в феврале-марте, когда гадюки стали получать в качестве корма мышинное мясо. При этом все гадюки, кроме той, что питалась лишь насекомыми, стали брать мясо грызунов самостоятельно. В апреле гадюкам устроили спячку при температурах от +2 °С до +8 °С. В этом месяце у всех змей наблюдалось небольшое снижение веса в среднем на 3,91%. После выхода с зимовки все гадюки стали набирать массу и прибавлять в росте, в результате интенсивного кормления грызунами (новорожденные мышата и крысятя в зависимости от размеров змеи). При этом было отмечено, что гадюка, до этого питавшаяся только насекомыми, стала самостоятельно брать новорожденных мышей и отказываться от насекомых.

Интенсивнее всего змеи прибавляли в длине, нежели в массе, особенно в первые месяцы жизни и после выхода с зимовки (рис. 1).

Основная причина ускорения роста после выхода с зимовки видится в увеличении массы корма (рис. 2). Отмеченная корреляция между приростом массы корма и длиной и массой тела гадюк подтверждена статистически (табл. 1). Начиная с июня 2009 г. темп прироста длины тела стал снижаться, в то время как прирост массы остался на прежнем уровне. К году средняя длина тела гадюк составила 380 мм (min—max: 310—450 мм). Отмечено, что две наиболее крупные особи оказались самками, длина тела их составила 450 и 445 мм. Одна из них имела более мелкие размеры — около 374 мм. Длина четырех самцов колебалась от 310 до 375 мм. Средняя масса годовалых гадюк составила 43 г (min—max: 23—68 г). Таким образом, часть гадюк уже в годовалом возрасте достигла размеров половозрелых особей, в то время как в природе половозрелости степные гадюки достигают в возрасте около 3—4 лет [1].

Таблица 1. Корреляция Спирмена между приростом длины и массы тела гадюк и массой корма.

№ особи	Прирост длины тела / прирост массы корма		Прирост массы тела / прирост массы корма	
	r	p < 0,05	r	p < 0,05
1	0,930	0,000	0,944	0,000
2	0,974	0,000	0,965	0,000
3	0,979	0,000	0,960	0,000
4	1,000	—	0,993	0,000
6	0,993	0,000	0,993	0,000
8	0,979	0,000	0,993	0,000
9	0,993	0,000	0,986	0,000

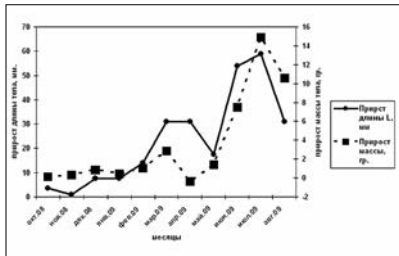


Рис. 1. Средний прирост длины и массы тела степных гадюк.

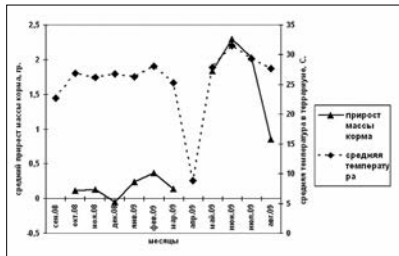


Рис. 2. Средняя температура и прирост массы корма.

Интенсивность роста напрямую сказывалась на частоте линек молодых гадюк. В среднем гадюки линяли 9 раз (от 7 до 10 раз) за год. Максимальное количество линек отмечено для наиболее быстрорастущих змей.

В первые 2 месяца у змей наблюдались проблемы с линькой. По-видимому, проблема крылась в низкой влажности воздуха в помещении со змеями. При этом у одной из змей затрудненная линька привела к отсыханию кончика хвоста. Проблему удалось решить путем установки в садки со змеями небольших укрытий с влажным грунтом, после чего процесс линьки нормализовался. Для снятия присохшей кожи змеям делали «ванночку» с теплым раствором соды, в которой давали гадюкам отмокнуть, после чего вручную помогали снять старую кожу [9].

В начале января 2009 г. у одной из змей наблюдался частичный паралич и искривление позвоночника в последней трети тела. Возможно, причиной этого послужила нехватка кальция и витамина D [9]. Змея испытывала беспокойство. В первые же дни проявления симптомов гадюке дали 1/2 таблетки глицерофосфата кальция и 0,4 мг «Тривита». Эффект наблюдался уже на следующие сутки. Гадюке стало проще двигаться, хотя некоторое искривление позвоночника и скованные движения сохранились. Но змея больше не испытывала беспокойства. С возрастом дефект позвоночника стал практически невидимым. У других змей подобных симптомов не наблюдалось.

Таким образом, наши наблюдения за ростом степных гадюк в условиях террариума позволяют сделать несколько основных выводов:

1. Подобранные нами условия содержания степных гадюк оказались приемлемыми для этого вида, о чем свидетельствуют процессы активного роста развития изученных особей;

2. Несмотря на то, что по литературным данным в питании молодых гадюк в природе в основном преобладают насекомые, в искусственных условиях целесообразнее использовать в качестве стартового корма молодняк грызунов либо куски мяса (предпочтительнее мышинное) с добавлением витаминно-минеральных подкормок;

3. Рост и развитие самок степной гадюки в среднем идет быстрее, чем самцов, при этом уже в годовалом возрасте они достигают размеров половозрелых особей.

Полученные нами данные будут дополнены в ходе дельнейших работ.

1. Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. 192 с.
2. Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.
3. Гаранин В. И. Рептилии. Красная книга Республики Татарстан. Животные. Растения. Грибы. Казань: Природа, 1995. С. 96—99.
4. Гаранин В. И., Павлов А. В. Рептилии. Красная книга Республики Татарстан. Животные. Растения. Грибы. Издание второе. Казань: Идель-Пресс, 2006. С. 142—147.
5. Павлов А. В., Замалетдинов Р. И. Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения. Казань, 2002. 92 с.
6. Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. К уточнению Северной границы распространения восточной степной гадюки в Поволжье. Поволжский экологический журнал. №3. 2007. С. 271—277.
7. Куриленко В. Е. Разведение обыкновенной гадюки в условиях террариума с помощью метода искусственной зимовки. Проблемы общей и молекулярной биологии. 1987. С. 61—64.
8. Маленев А. Л., Бакиев А. Г., Песков А. Н. Содержание и эксплуатация обыкновенной гадюки в Тольяттинском серпентарии. Известия Самарского научного центра РАН, т. 2, №2, 2000. С. 334—338.
9. Кудрявцев С. В., Мамет С. В., Фролов В. Е. Рептилии в террариуме. М.: Хоббикнига; Сельская новь, 1995. 247 с.

**ИЕРАРХИЧЕСКИЙ ПОДХОД
В ИЗУЧЕНИИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ
ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ *Lacerta agilis*
В ФРАГМЕНТИРОВАННОМ ЛАНДШАФТЕ**

В. Ф. Хабибуллин

Башкирский государственный университет, Уфа

**A HIERARCHICAL APPROACH TO STUDY SPATIAL DISTRIBUTION
OF SAND LIZARD *Lacerta agilis* IN FRAGMENTED LANDSCAPE**

V. F. Khabibullin

Bashkir State University, Ufa

This paper discusses the application of hierarchical approach in studying spatial organization of species distribution in fragmented landscape on multi-scale levels: regional, subregional, local, sublocal with the sand lizard *Lacerta agilis* in Ufa city as the case study.

Традиционно большинство экологических исследований выполняется на локальном масштабном уровне. Так, около 50% экологических экспериментов (проанализировано около 100 статей журнала *Ecology* с 1980 по 1987 гг.) выполнены на участке менее 1 метра в диаметре, а 40% исследований выполнялись в течение одного полевого сезона [10]. Однако пространственно-временная размерность объекта изучения влияет как на теоретическую интерпретацию полученных данных, так и на разработку рекомендаций практического плана. Результаты, полученные при исследовании на разных масштабах, могут сильно различаться. Непосредственно сравнивать между собой можно только выводы исследований, выполненных на одном масштабном уровне [8]; экстраполяция же результатов с одного уровня на другой требует известной осторожности. Именно поэтому в настоящее время много говорится о необходимости учитывать масштабность при изучении экологических явлений и процессов [12]. Особенно наглядно иерархический подход и эффект масштаба проявляется при изучении пространственной структуры вида, которую можно фиксировать картографически.

Неравномерность распространения вида в пределах ареала обусловлена множеством причин, среди прочих и фрагментацией местообитаний. Данный термин мы используем в нейтральном его значении, отражающем лишь неравномерность распределения пригодных местообитаний в пределах ареала. Полезный инструментарий для анализа закономерностей пространственного распространения вида предоставляет, в частности, ландшафтная экология [1, 7, 11]. Согласно развиваемой ландшафтными экологами парадигме иерархической динамики местообитаний (the hierarchical patch dynamics paradigm,

HPDP) [9], среда обитания животных состоит из иерархической динамической системы отдельных местообитаний, в большей или меньшей степени изолированных друг от друга. При этом необходимо отметить, что как сами «пятна» (размер, форма, структура и пр.), так и собственно фрагментацию местообитаний можно изучать на разных иерархических уровнях.

Иерархический подход — это метод исследования систем, который включает иерархическую координацию; применяется при исследовании систем с любой конституционной основой [3]. Здесь и далее под термином «фрагментация» мы понимаем фрагментацию пригодных местообитаний, понятие «уровень» интерпретируем в рамках HPDP как картографическое отображение распространения вида, рассматриваемое при разном масштабе.

Значение иерархического подхода в изучении пространственного размещения вида проиллюстрируем на примере прыткой ящерицы *Lacerta agilis* L., 1758 — вида с обширным сплошным географическим ареалом [2].

Материал по распространению прыткой ящерицы собран нами в 2006—2008 гг. в городе Уфа; данные по Уфимскому району и Республике Башкортостан опубликованы ранее [5]. В качестве топографической основы выбрана территория города как пример ярко выраженного фрагментированного ландшафта.

Для анализа пространственного размещения прыткой ящерицы мы выделили следующие иерархические уровни: сублокальный (внутригородской район), локальный (город), субрегиональный (административный район субъекта РФ), региональный (субъект РФ) (рис. 1). Для субрегионального уровня в качестве основы было взято не спутниковое фото, а административная карта с целью показать, во-первых, границы муниципального района (в данном случае — муниципальное образование Уфимский район Республики Башкортостан), во-вторых, границы города, рассматриваемого как локальный уровень (в данном случае городской округ город Уфа).

Карта Уфимского района разработана сотрудниками географического факультета БашГУ под руководством И. М. Япарова. Картографическая основа для остальных уровней взята из программы Google Планета Земля (высота съемки соответственно 174, 130 и 106 м). На самой подробной карте (внутригородской район) отмечены точки находок отдельных особей прыткой ящерицы; на остальных картах — как одной, так и нескольких особей в пределах одного местообитания.

Результаты для обсуждения представлены на рисунке. Относительно небольшое количество точек на фрагментах «а» рисунка есть следствие недостаточной изученности регионального распространения вида; в меньшей степени это можно сказать и для субрегионального и локального уровней. Напротив, на фрагменте «г» рисунка (сублокальный уровень) выявленная картина близка к реально существующей ситуации.

На рисунке видна изолированность отдельных мест обитания ящериц, особенно на сублокальном (фрагмент «г» рисунка) и локальном (фрагмент

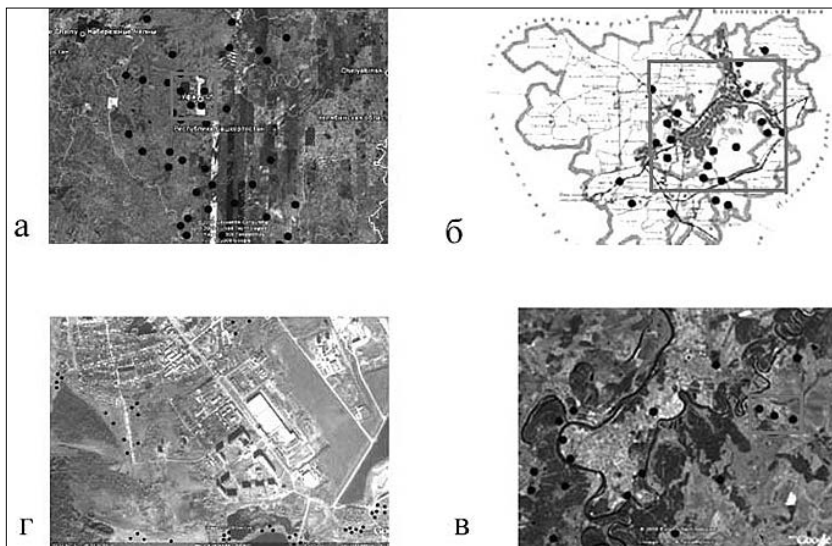


Рис. 1. Распространение прыткой ящерицы при разных масштабных уровнях: а—г — иерархические уровни, от высшего к низшему; а — региональный (субъект РФ — Республика Башкортостан), б — субрегиональный (административный район субъекта РФ — Уфимский район РБ), в — локальный (город — Уфа), г — сублокальный (внутригородской район — Шакша).

«в» рисунка) уровнях. При рассмотрении на региональном уровне сплошное распространение ящерицы каждый раз при переходе на более низкий иерархический уровень демонстрирует все большую степень фрагментированности местообитаний. Как структурная, так и функциональная «связность» отдельных местообитаний зависит от рассматриваемого масштаба: при анализе на локальном уровне важность мелких «связующих островков», не выявляемых при анализе на более высоком уровне, возрастает, и «пятна», кажущиеся не связными при большом масштабе (на субрегиональном уровне), на самом деле функционально связаны (возможно перемещение ящериц между отдельными местообитаниями). И наоборот, лишь при крупном масштабе (на региональном уровне) можно выявить обобщенное «сплошное» распространение *L. agilis*. Чувствительность к инсультации и наличию промежуточных «связующих островков» в значительной степени зависит от способности к расселению вида. Этот показатель у прыткой ящерицы достаточно высок (более 1 км) [4], что позволяет виду существовать даже в достаточно сильно фрагментированных ландшафтах, в том числе антропогенных [6].

Отметим, что не все подходящие для обитания биотопы заселены ящерицами. Расположенные в непосредственной близости точки обнаружения

разных особей объединены; степень объединения зависит от масштаба отображения: по мере увеличения уровня некоторые точки обнаружения ящериц объединяются и значительная часть информации (в рассматриваемом случае 97,7%) теряется. Так, из отмеченных на низшем (сублокальном) уровне 42 точек обнаружения ящериц при увеличении масштаба на локальном и субрегиональном уровнях остается по 3 точки, на региональном — 1. Потери информации наиболее велики при переходе с сублокального на локальный уровень и составляют 92,9%; при переходе на высший уровень — еще 4,8%. Это необходимо учитывать при рациональной организации полевых работ: если, например, для целей ведения кадастра запланирован региональный уровень представления конечной информации, то и акцент в проведении работ необходимо сместить с сублокального на региональный уровень.

Таким образом, такой широко распространенный вид, как *L. agilis*, существует в совокупности дискретных (в большей или меньшей степени изолированных) местообитаний, что наглядно может быть выявлено при применении иерархического подхода (анализ на нескольких смежных уровнях) при разных масштабах. В непрерывном континууме сплошного распространения вида дискретность его размещения наглядно проявляется лишь при анализе на разных уровнях.

Для изучения мелких деталей пространственного размещения вида важен локальный подход, а пределы «измельчения масштаба», т.е. выделения иерархического уровня, определяются задачами исследования и прагматическим соображениями; общая же картина с возможностью обобщения вырисовывается при анализе на более высоком уровне. Для корректного анализа пространственного размещения вида и сопоставимости получаемых результатов важно учитывать эффект масштаба.

Данная работа призвана обратить внимание на полезность применения иерархического подхода при изучении пространственного размещения вида в фрагментированном ландшафте.

Автор благодарен Селиверстову К. за помощь в сборе материала; коллективу кафедры физической географии БашГУ — за картографический материал; рецензентам — за конструктивные замечания, способствующие улучшению рукописи.

1. Виноградов Б. В. 1998. Основы ландшафтной экологии. М.: ГЕОС. 418 с.
2. Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б. 2004. Филогеография и внутривидовая систематика широкоарельного вида ящериц *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b). С.-Пб.: Изд-во Зоологического ин-та РАН. 108 с.
3. Наeproцкий Б. А. 1985. Проблема объяснения в современной биологии. М.: Высшая школа. 120 с.
4. Прыткая ящерица: Монографическое описание вида. 1976. / Отв. ред. А. В. Яблоков. М.: Наука. 376 с.

5. Хабибуллин В. Ф. 2001. Фауна пресмыкающихся Республики Башкортостан. Уфа: Изд-во БашГУ. 128 с.
6. Хабибуллин В. Ф. 2009. Прыткая ящерица *Lacerta agilis* L. в антропогенно фрагментированном ландшафте: опыт применения модели «наименьшей стоимости» // Вестник Оренбургского государственного университета. №10. С. 202—203.
7. Taylor P., Fahrig L., With K. 2006. Landscape connectivity: A return to basics // Connectivity Conservation / Eds K. R. Crooks and M. Sanjayan. Cambridge: Cambridge University Press. P. 29—43.
8. Wiens J. A. 1989. Spatial scaling in ecology // Functional ecology. Vol. 3. №4. P. 385—397.
9. Wu J. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology // The Quarterly Review of Biology. Vol. 70. №4. P. 439—466.
10. Wu J. 1999. Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder // Can. J. Remote Sensing. Vol. 25. №4. P. 367—380.
11. Wu J. 2009. Ecological Dynamics in Fragmented Landscapes // Princeton Guide to Ecology / Ed. S. Levin. Princeton: Princeton University Press. P. 438—444.
12. Wu J., Qi Y. 2000. Dealing with scale in landscape analysis: An overview // Geographic Information Sciences. Vol. 6. №1. P. 1—5.
13. Программа Google Планета Земля [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.earth.google.com>. 15.09.2009.

СОЦИАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ У SQUAMATA: ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ

А. Ю. Целлариус

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
Российской академии наук, Москва

SOCIAL RELATIONS IN SQUAMATA: APPROACHES TO A PROBLEM

A. Yu. Tsellarius

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

The gains from the majority of modern field herpetological researches of social relations have been reduced, in fact, to assessment of discrete components of fitness in individuals with different behavioural patterns, and comparison of obtained data with theoretical models. There find outside of attention such issues as: social stratification of a community as a whole; motivation of different kinds of social actions; mechanisms of social and system integration. At the present point in knowledge, the top priority task of zoosociology is to make the stock of accurate descriptions of social organisation in different species in different environments.

В начале 70-х годов прошлого столетия началось бурное развитие исследований социального поведения животных и к концу века эта область стала одним из наиболее мощных и хорошо финансируемых направлений в зоологии, причем рептилии в этой области являются одним из популярных модельных объектов [1, 2]. Однако отечественной герпетологии данная тенденция практически не коснулась. За период с 1973 по 2009 год на отечественных герпетологических конференциях доля сообщений, так или иначе касающихся социального поведения, в целом по выборке составляет $3.8 \pm 0.51\%$ (различия по годам недостоверны).

Отличие от мирового уровня у нас не только количественное, но и качественное. В отечественных работах традиционно преобладает индуктивный подход, а в зарубежных исследованиях социального поведения в течение полувека абсолютно доминирует подход дедуктивный. Разница же между этими подходами заключается в частности в том, что дедуктивный подход опирается на уже существующую теорию, а индуктивный видит своей целью ее создание на базе накопления и классификации больших массивов данных [3]. «Наш» подход с трудом воспринимается рядовым исследователем Запада просто потому, что результаты индуктивных исследований плохо (или вообще не) включаются в существующую систему дедуктивных гипотез, моделей и объяснений. Кроме того, построение гипотез и объяснений в отечественной зоологии практически никогда не опирается на математические модели — отчасти в силу традиции, отчасти потому, что индуктивные

причинно-следственные конструкции гораздо труднее формализуются. Все это совершенно правомочно с точки зрения теории познания как таковой и совершенно не значит, что у нас нет интересных работ, выполненных на высоком научном уровне. Но как сказал Амос Захави: «for some reason that I cannot understand, logical models expressed verbally are often rejected as being "intuitive"» [4].

В основе современной концепции биосоциальной эволюции лежит представление о половом отборе как о ведущей силе, формирующей все виды социального (и в значительной степени любого другого) поведения, и представление об итоговой приспособленности особи (*inclusive fitness*) [5]. Корни существующей теории биосоциальной эволюции лежат в математической генетике и теории игр [5—9]. Из этих корней выросла дисциплина, называемая социобиологией или, применительно к полевым зоологическим исследованиям, поведенческой экологией [10, 11].

Довольно долго концепция подвергалась энергичной критике [4, 12, 13], но в целом очень успешно развивалась. В частности, были сконструированы модели, объясняющие возникновение неродственного альтруизма и неродственной кооперации [14, 15], к последней, кстати, можно отнести практически все виды конвенциональных отношений, в том числе конвенциональную территориальность (*dear enemy* феномен [16]). При этом оказалось, что выбор особью «альтруистического» или «эгоистического» модуса действий при неродственных взаимодействиях в самом деле в значительной степени детерминирован генетически [17], а ведь именно мнение о неопределенности и опосредованности влияния генетической информации на поведенческие приоритеты было одной из опорных точек критики [13]. Наконец, в концепцию по сути снова включено понятие группового отбора [18], длительное отрицание которого вызывало у неподвзятых зоологов вполне обоснованный скепсис.

Я отнюдь не хочу создать впечатления законченного совершенства данной теоретической концепции. Она продолжает стоять перед рядом существенных трудностей, одна из которых — неизбежная условность и ограниченность большинства экспериментальных доказательств, поскольку реальный *fitness* у числа особей, достаточного для статистического сравнения, в естественных условиях измерить практически невозможно, а в лабораторных условиях невозможно воссоздать большинство достаточно сложных систем социальных отношений, во всяком случае, у высших позвоночных. Конкретные исследования обычно оперируют такими «компонентами» *fitness*'а, как размер тела, число покрытых самок, размер выводка, энергетический выигрыш и т.п. Кроме того, увлечение математическими моделями и умозрительность ряда постулатов зачастую придают исследованиям отчетливый оттенок интеллектуальной игры с определенными правилами и традициями. Хорошей иллюстрацией такой игры служит так называемый *lek paradox*. Суть парадокса заключается в том, что коль скоро основой социо-сексуаль-

ной стратегии самки является точный выбор производителя [19], то в случае, когда такой выбор осуществляется на основе некоего единого для всех самок признака (комплекса признаков), генетическое разнообразие популяции должно неуклонно снижаться [20]. В последнее десятилетие появилось множество работ относительно «resolution of a lek paradox», в большинстве которых демонстрируется, что разные самки руководствуются разными критериями [21, 22 и др.], что интерпретируется как противодействие указанному парадоксу. Но говорить о «преодолении» парадокса можно только в том случае, когда обнаруживаются механизмы, сохраняющие генетическое разнообразие на фоне реально существующего единого критерия выбора. В данном же случае исследователи опровергают чистой воды математический фантом.

Тем не менее, рассматриваемая теоретическая концепция предлагает сейчас наиболее перспективный подход к изучению направленности эволюции социального поведения. Однако, эта концепция не безальтернативна и далеко не так перспективна с точки зрения изучения конкретных механизмов этой эволюции, а тем более механизмов формирования и интеграции социума, как системы [23]. В частности, важная особенность социума, затрудняющая применение классического социобиологического подхода, это консервативность поведения [24], обуславливающая в определенных условиях консервативность всей системы, результатом чего может быть «социобиологическая неадаптивность» социума в определенных условиях и на протяжении достаточно длительных периодов [25, 26]. Кроме того, в сложной системе весьма вероятно возникновение эпифеноменов, не имеющих адаптивного значения, но могущих при изменении обстоятельств служить материалом для формирования принципиально новых структур и/или отношений (преадаптации эволюционных морфологов). Вообще, как признают сами социобиологи, социум — слишком сложная система, практически не поддающаяся математическому моделированию.

Социобиологические исследования дали массу интереснейшей информации о социальных отношениях у животных. Но информация эта фрагментарна, просто потому, что перед полевым социобиологом всегда стоит задача проверки конкретной гипотезы в рамках уже существующей теории. Так, например, подавляющее большинство работ, посвященных выбору полового партнера, интерпретирует взаимоотношения особей исключительно с позиций генетических последствий [19, 22, 27], как правило, полностью игнорируя тот факт, что выбор — психический процесс, опирающийся на индивидуальный опыт и наличие конкретных альтернатив [28—30], каковые определяются всей системой социальных отношений. В результате наши знания об этой системе остаются на мизерном уровне, даже когда социальному поведению вида посвящено множество работ. Один из примеров — австралийские сцинки рода *Egernia*. Хотя эти сцинки очень энергично изучаются именно в связи с наличием у них устойчивых семейных групп, и им

посвящены десятки работ, наши знания об их социологии ограничиваются, по сути, констатацией существования моногамных пар, обитания потомства на родительском участке и способности различать членами семьи друг друга [31—33]. При этом практически ничего не известно о взаимной координации повседневного поведения; насколько мне известно, даже не ставился вопрос о существовании групповых поведенческих традиций, хотя ряд особенностей поведения Squamata [25, 34—38] позволяют предполагать наличие таких традиций, касающихся, в частности, использования ресурсов. Иными словами, нам ничего не известно о наличии/отсутствии механизмов социальной интеграции семейных групп, а именно это, собственно, и является предметом социологии.

И дело тут не в «ограниченности» социобиологов, а в том, что социобиология и зоосоциология — это не одно и то же, у них разные задачи и социальные феномены интересуют их с разных точек зрения. В качестве иллюстрации рассмотрим институт территориальности, каковому посвящено огромное количество исследований. Существует множество определений территории и территориальности [39], но все они сводятся к следующему, по преимуществу операциональному, определению: территориальность — это монополизация особью части пространства, достигаемая за счет агрессии в адрес других особей с одной стороны и избеганием такой агрессии с другой [40]. Таким образом, территориальность разных видов (и особей), воспринимается как одинаковые результаты одинаковых процессов. Далее рассматривается результат результата — монополизация тех или иных ресурсов, размещенных в монополизированном пространстве. Еще далее рассматривается значение этой монополизации для репродуктивного успеха особи и делается концептуальный (функциональный) вывод, что территориальность возникает как способ достижения этого репродуктивного успеха [11, 41—45], т.е. является репродуктивной стратегией.

Совершенно очевидно, что данная схема рассуждений ничего не дает нам для понимания роли территориальности, как социального института. Социум — это система регламентации доступа его членов к тем или иным ресурсам и/или формам поведения, т.е. организованное неравенство. В основе социальных взаимоотношений лежит конкуренция и/или кооперация особей в удовлетворении тех или иных потребностей. А это значит, что именно «потребности» должны служить одной из основ для выделения, определения и классификации социальных феноменов. Поведение, во всяком случае у высших позвоночных, — это моторное проявление весьма сложных психических процессов/состояний [46—50], и в любом случае репродуктивный успех или повышение итоговой приспособленности мотиваций поведения быть не могут.

В компактных поселениях скальной ящерицы, у которой поведение самцов и его результаты полностью соответствуют общепринятому определению территориальности, эта «территориальность» у разных самцов — раз-

ная. Одна категория самцов защищает в первую очередь «ресурс» — центры баскинга самки, а другая — в первую очередь «эксклюзивное право на определенную форму поведения» в определенных пространственных границах, причем принадлежность самца к той или другой категории определяется его долговременными (и далеко не эксклюзивными, а широко «перекрывающимися») взаимоотношениями с оседлыми самками [51, 52]. Соответственно, у самцов разных категорий принципиально различаются частота и цели вторжения на территорию соседей [52]. Т.о. мы имеем дело с двумя принципиально различными явлениями, объединяемыми на основании чисто внешне-го сходства — эксклюзивное использование определенного пространства в результате взаимной (но не симметричной по мотивации и обстоятельствам проявления!) агрессивности самцов. Рассматривая ситуацию с точки зрения системной организации, мы вправе усмотреть здесь зачаток разделения социальных функций: защита ресурса (самцы первой категории) и регуляция поведения членов социума (вторая категория). Это не химера, учитывая, что у Squamata известно существование коллективной территории (и ее защиты) и в ряде случаев есть основания предполагать существование особей «интеграторов» социума [53—55].

То, что социобиология очень успешно изучает эволюцию поведения, не значит, что не нужно изучать надорганизменные системы как таковые. Социобиологический и зоосоциологический подходы не исключают, а дополняют друг друга. Стоит отметить, что именно у нас были предприняты первые успешные попытки анализа механизмов формирования и эволюции надорганизменных систем [56—58]. Однако в целом знание социальной организации у животных, в частности и особенно у рептилий, на данный момент крайне поверхностно и фрагментарно. И на этом этапе, по-видимому, одна из основных задач — классификация взаимоотношений особей (долговременная взаимная координация поведения), с учетом целей и результатов взаимодействий, в рамках отдельно взятых популяционных парцелл [59], с дальнейшим описанием на этой основе структуры (стратификации, сегментации) социума, с использованием (или, по меньшей мере, с учетом) понятийного аппарата гуманитарной социологии. По моему убеждению, только накопление массива таких описаний и их классификация может служить основой для конструирования зоосоциологической теории. Быть может, стоит вспомнить, что развитие всех дисциплин начиналось с индуктивного подхода к объекту [3], и что «индуктивный период» был тем продолжительней, чем выше была сложность этого объекта.

Наиболее сложной задачей первичной классификации взаимоотношений является, очевидно, выявление целей и результатов взаимодействий, поскольку большинство форм поведения, во всяком случае у высших позвоночных, является моторным проявлением определенного аффективного состояния, а целью поведения является, фактически, не пища, спаривание и т.п., а сохранение или изменение этого состояния [49, 50, 60]. В настоящем

сообщении невозможно детальное рассмотрение этого вопроса. Скажу только, что задача, по-видимому, может быть решена на основе длительных тщательных наблюдений за индивидуально мечеными особями путем сопоставления частот проявления разных форм поведения в разных обстоятельствах.

В заключение следует отметить, что Squamata — крайне перспективная группа именно в плане изучения структуры и формирования социума, поскольку у нее обнаруживаются зачатки многих форм социальных отношений, которые получили затем мощное развитие у других высших позвоночных. В частности, у Squamata существуют примитивные семейные группы [33, 61], зачаточные формы постнатальной заботы о потомстве [53, 62], разнообразные формы социо-сексуальных отношений, включая моногамию [33, 63—65] и социальную полиандрию [54]. Широко распространенный у территориальных видов ящериц *dear enemy phenomenon* [40, 66, 67] по сути можно рассматривать, как внутрigrупповую кооперацию и зачаток «своей-чужой парадигмы» [68] вне контекста межгрупповой агрессии. С этой точки зрения еще более интересным объектом изучения является групповая территориальность варанов [54, 69] и совместная защита самцом и самкой общей территории [33, 65]. Вообще, даже «простая» территориальность у ящериц всегда органично сочетается с иерархическими отношениями [52, 55, 70—72] и является перспективной моделью для изучения формирования сложной социальной стратификации.

Очень интересно при этом, что Squamata по бюджету времени, особенностям коммуникации и приоритетам сенсорного восприятия мира значительно ближе к млекопитающим, чем к птицам, с которыми их часто сравнивают. С млекопитающими их сближает, в частности, низкая стереотипность и «вырожденность» системы коммуникации [73—76] и очень высокая роль коммуникации обонятельной [35, 69, 77]. При этом особенности энергетического бюджета, оставляющие Squamata больше «свободного времени» [78—80], а также весьма высокая продолжительность жизни мелких видов [61, 81, 82] и их явная принадлежность к К-стратегам [83] сближают их скорее с крупными млекопитающими, чем с мелкими. Следует также учесть, что вопреки распространенному мнению способность Squamata к научению и, следовательно, пластичность поведения, вполне сопоставимы с другими высшими позвоночными [84—87].

В настоящем сообщении невозможно дать детальный обзор проблем, стоящих перед зоосоциологией вообще и герпетологической зоосоциологией в частности. Но я надеюсь, что общее представление об этих проблемах и некоторых методологических «узловых точках» мне дать удалось. И напоследок хочу сказать, что было бы крайне полезно и перспективно включиться в магистральный поток социобиологических исследований. Но, быть может, не менее полезно и перспективно попытаться возродить системный подход к изучению социальных отношений.

1. *O'Connor D., Shine R.* Lizards in 'nuclear families': a novel reptilian social system in *Egernia saxatilis* (Scincidae) // *Molecular Ecology*. 2003. V. 12, No 3. P. 743—752.
2. *Fox S. F., McCoy J. K., Baird T. A.* (eds.). *Lizard social behavior*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2003. 438 p.
3. *Харвей Д.* Научное объяснение в географии. Общая методология науки и методология географии. М.: Прогресс, 1974. 502 с.
4. *Zahavi A.* Indirect selection and individual selection in sociobiology: my personal views on theories of social behaviour // *Animal Behaviour*. 2003. V. 65, No 5. P. 859—863.
5. *Hamilton W. D.* The genetical evolution of social behavior, I — II // *J. Theor. Biology*. 1964. V. 7, No 1. P. 1—52.
6. *Fisher R. A.* *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.
7. *Trivers R. L.* The evolution of reciprocal altruism // *Quarterly Review of Biology*. 1971. V. 46, No 1. P. 35—57.
8. *Trivers R. L.* Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man*, Campbell B. (ed.). Chicago: Aldine, 1972. P. 136—179.
9. *Maynard Smith J., Price G. R.* The logic of animal conflicts // *Nature*. 1973. V. 246, No 5427. P. 15—18.
10. *Wilson E. O.* *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ. Press, 1975. 697 p.
11. *Krebs J. R., Davies N. B.* (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications LTD, 1992. 462 p.
12. *Панов Е. Н.* Поведение животных и эволюционная структура популяций. М.: Наука, 1983. 423 с.
13. *Barlow G. W.* Nature-nurture and the debates surrounding ethology and sociobiology // *American Zoologist*. 1991. V. 31, No 2. P. 286—296.
14. *Axelrod R., Hamilton W. D.* The evolution of cooperation // *Science*. 1981. V. 211, No 4489. P. 1390—1396.
15. *Bowles S.* Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors? // *Science*. 2009. V. 324, No 5932. P. 1293—1298.
16. *Fisher J.* Evolution and bird sociality. In: *Evolution as a Process*, Huxley J., Hardy A. C., Ford E. B. (eds). London: Allen and Unwin, 1954. P. 71—83.
17. *Cesarini D., Dawes C. T., Fowler J. H., Johannesson M., Lichtenstein P., Wallace B.* Heritability of cooperative behavior in the trust game // *PNAS*. 2008. V. 105, No 10. P. 3721—3726.
18. *Wilson D. S., Wilson E. O.* Rethinking the theoretical foundation of sociobiology // *Quarterly Review of Biology*. 2007. V. 82, No 4. P. 327—348.
19. *Tokarz R. R.* Mate choice in lizards: a review // *Herpetological Monographs*. 1995. V. 9. P. 17—40.
20. *Borgia G.* Sexual selection and the evolution of mating systems. In: *Sexual selection and reproductive competition*, Blum M., Blum A. (eds). New York: Acad. Press, 1979. P. 19—80.
21. *Hoffman J. I., Forcada J., Trathan P. N., Amos W.* Female fur seals show active choice for males that are heterozygous and unrelated // *Nature*. 2007. V. 445, No 7130. P. 912—914.
22. *Bleay C., Sinervo B.* Discrete genetic variation in mate choice and a condition-dependent preference function in the side-blotched lizard: implications for the formation and

- maintenance of coadapted gene complexes // Behavioral Ecology. 2007. V. 18, No 2. P. 318—323.
23. Плюссин Ю. М. Проблема биосоциальной эволюции. Новосибирск: Наука, 1990. 239 с.
 24. Huey R. B., Hertz P. E., Sinervo B. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach // American Naturalist. 2003. V. 161, No 3. P. 357—366.
 25. Tsellarius A. Yu., Tsellarius E. Yu., Men'shikov Yu. G. Notes on the diet and foraging of *Varanus griseus* // Russian J. Herpetology. 1997. V. 4, No 2. P. 170—181.
 26. Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. Адаптивность социальной организации у ящериц. В кн.: IV Всероссийская конференция по поведению животных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 132—133.
 27. Lancaster L. T., Hipsley Ch. A., Sinervo B. Female choice for optimal combinations of multiple male display traits increases offspring survival // Behavioral Ecology. 2009. V. 20, No 5. P. 993—999.
 28. Mateo J. M. Recognition systems and biological organization: the perception component of social recognition // Annales Zoologici Fennici. 2004. V. 41, No 6. P. 729—745.
 29. Schuck-Paim C., Kacelnik A. Choice processes in multialternative decision making // Behavioral Ecology. 2007. V. 18, No 3. P. 541—550.
 30. Royle N. J., Lindström J., Metcalfe N. B. Context-dependent mate choice in relation to social composition in green swordtails *Xiphophorus helleri* // Behavioral Ecology. 2008. V. 19, No 5. P. 998—1005.
 31. While G. M., Uller T., Wapstra E. Family conflict and the evolution of sociality in reptiles // Behavioural Ecology. 2009. V. 20, No 2. P. 245—250.
 32. O'Connor D. E., Shine R. Parental care protects against infanticide in the lizard *Egernia saxatilis* (Scincidae) // Animal Behaviour. 2004. V. 68, No 6. P. 1361—1369.
 33. Chapple D. G. Ecology, life-history, and behavior in the Australian scincid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards // Herpetological Monographs. 2003. V. 17. P. 145—180.
 34. Lena J. P., Fraipont de, M. Kin recognition in the common lizard // Behav Ecol Sociobiol. 1998. V. 42, No 5. P. 341—347.
 35. Clark R. W. Public information for solitary foragers: timber rattlesnakes use conspecific chemical cues to select ambush sites // Behavioral Ecology. 2007. V. 18, No 2. P. 487—490.
 36. Auffenberg W. 1983. The burrows of *Varanus bengalensis*: characteristics and use // Rec. Zool. Survey India. 1983. V. 80, Pt. 3—4. P. 375—385.
 37. Brown W. S., MacLean F. M. Conspecific scent-trailing by newborn timber rattlesnakes, *Crotalus horridus* // Herpetologica. 1983. V. 39, No 4. P. 430—436.
 38. Stamps J. A. The effect of conspecifics on habitat selection in territorial species // Behav Ecol Sociobiol. 1991. V. 28, No 1. P. 29—36.
 39. Maher C. R., Lott D. F. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems // Animal Behaviour. 1995. V. 49, No 6. P. 1581—1597.
 40. Stamps J. A., Krishnan V. V. How territorial animals compete for divisible space: a learning-based model with unequal competitors // American Naturalist. 2001. V. 157, No 2. P. 154—169.
 41. Stamps J. A. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. In: Lizard Ecology, Huey R. B., Pianka E. R., Schoener T. W. (eds). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1983. P. 196—204.

42. Verner J. On the adaptive significance of territoriality // *American Naturalist*. 1977. V. 111, No 980. P. 769—775.
43. Hixon M. A. Territory area as a determinant of mating systems // *American Zoologist*. 1987. V. 27, No 2. P. 229—247.
44. Baird T. A., Timanus D. K., Sloan C. L. Intra- and intersexual variation in sexual behavior: effects of ontogeny, phenotype, resources, and season. In: *Lizard social behavior*, Fox S.F., McCoy J.K., Baird T.A. (eds.). Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2003. P. 7—46.
45. Emlen J. M. Territoriality: a fitness set-adaptive function approach // *American Naturalist*. 1978. V. 112, No 983. P. 234—241.
46. Dunlap A. S., McLinn C. M., MacCormick H. A., Scott M. E., Kerr B. Why some memories do not last a lifetime: dynamic long-term retrieval in changing environments // *Behavioral Ecology*. 2009. V. 20, No 5. P. 1096—1105.
47. Van Dyk D. A., Evans C. S. Opponent assessment in lizards: examining the effect of aggressive and submissive signals // *Behavioral Ecology*. 2008. V. 19, No 4. P. 895—901.
48. Shettleworth S. J. Animal cognition and animal behaviour // *Animal Behaviour*. 2001. V. 61, No 2. P. 277—286.
49. Овсянников Н. Г., Бадридзе Я. К. Понятие психологического комфорта в интерпретации движущих сил поведения // *ДАН СССР*. 1989. Т. 306, No 4. С. 1015—1018.
50. Вартамян Г. А., Петров Е. С. Эмоции и поведение. Л.: Наука, 1989. 145 с.
51. Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 1: Индивидуальный участок // *Зоол. журн.* 2005. Т. 84, No 9. С. 1123—1135.
52. Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 2: Территория и территориальные отношения // *Зоол. журн.* 2006. Т. 85, No 1. С. 73—83.
53. Clark R. W. Kin recognition in rattlesnakes // *Proc. Royal Soc. Lond. B*. 2004. V. 271 (Suppl. 4). P. 243—245.
54. Tsellarius A. Yu., Men'shikov Yu. G., Tsellarius E. Yu. Spacing pattern and reproduction in *Varanus griseus* of Western Kyzylkum // *Russian J. Herpetology*. 1995. V. 2, No 2. P. 153—165.
55. Evans L. T. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata* // *American museum novitates*. 1951. No 1493. P. 1—26.
56. Кисилева К. В. Растительность. В кн.: Конспект флоры Рязанской Мещеры. М.: Лесная промышленность, 1975. С. 12—29.
57. Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
58. Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. 542 с.
59. Наумов Н. П. Пространственная структура вида млекопитающих // *Зоол. журн.* 1971. Т. 50, No 7. С. 965—980.
60. Schilhab T. S. S. Anthropomorphism and mental state attribution // *Animal Behaviour*. 2002. V. 63, No 5. P. 1021—1026.
61. Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю. Социальная организация и демография кавказской агамы *Stellio caucasicus* (Squamata, Agamidae) // *Зоол. журн.* 1993. Т. 72, No 6. С. 74—93.

62. Bouskila A. 1993. Maternal care and nest defence in the agamid lizard *Uromastix aegyptus*. In: Second World Congress of Herpetology, Adelaide. Abstracts. Richmond (Australia), 1993. P. 35.
63. Leu S. T., Bashford J., Kappeler P. M., Bull C. M. Association networks reveal social organization in the sleepy lizard // *Animal Behaviour*. 2010. V. 79, No 1. P. 217—225.
64. Bull C. M. Monogamy in lizards // *Behavioral Processes*. 2000. V. 51, No 1. P. 7—20.
65. Schmidt A. D. Zur Verbreitung, Biologie und Ökologie von *Heliobolus lugubris* A. Smith, 1838 (Sauria, Lacertidae) im südlichen Afrika // *Salamandra*. 1997. Band 33, Heft 4. S. 269—288.
66. Lopez P., Martin J. Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica* // *Behav Ecol Sociobiol*. 2001. V. 49, No 2—3. P. 111—116.
67. Mahrt L. A. Response to intruders and the dear enemy phenomenon in female tree lizards, *Urosaurus ornatus*, in relation to age and reproductive condition // *J. Herpetology*. 1998. V. 32, No 2. P. 162—168.
68. Choi J.-K., Bowles S. The coevolution of parochial altruism and war // *Science*. 2007. V. 318, No 5850. P. 636—640.
69. Tselarius A. Yu., Men'shikov Yu. G. Indirect communication and its role in the formation of social structure in *Varanus griseus* // *Russian J. Herpetology*. 1994. V. 1, No 2. P. 121—132.
70. Carazo P., Font E., Desfilis E. Beyond 'nasty neighbours' and 'dear enemies'? Individual recognition by scent marks in a lizard (*Podarcis hispanica*) // *Animal Behaviour*. 2008. V. 76, No 6. P. 1953—1963.
71. Польнова Г. В. Функциональная роль иерархической системы отношений в популяциях ящериц // *Журнал общей биологии*. 1990. Т. 51, No 3. С. 338—352.
72. Brattstrom B. H. The evolution of reptilian social behavior // *American Zoologist*. 1974. V. 14, No 1. P. 35—49.
73. Gaulke M. Taxonomy and biology of Philippine water monitor (*Varanus salvator*) // *Philippine J. Science*. 1992. V. 121, No 4. P. 345—381.
74. Панов Е. Н., Зыкова Е. Ю. Заметки о поведении степной агамы, 2. Повседневное и коммуникативное поведение // *Зоол. журн*. 1986. Т. 65, No 2. С. 235—246.
75. Janssen T. A. Evolution of anoline lizard display behavior // *American Zoologist*. 1977. V. 17, No 1. P. 203—215.
76. Tselarius A. Yu., Tselarius E. Yu. Behaviour of *Varanus griseus* during encounters with conspecifics // *Asiatic Herpetological Research*. 1997. V. 7. P. 108—130.
77. Carazo P., Font E., Desfilis E. Chemosensory assessment of rival competitive ability and scent-mark function in a lizard, *Podarcis hispanica* // *Animal Behaviour*. 2007. V. 74, No 4. P. 895—902.
78. Regal Ph. J. The adaptive zone and behavior of lizards. In: *Lizard Ecology*, Huey R.B., Pianka E.R., Schoener T.W. (eds.). Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ. Press, 1983. P. 105—118.
79. Hertz P. E., Huey R. B., Garland Th. Jr. Time budgets, thermoregulation, and maximal locomotor performance: are reptiles olympians or boy scouts? // *American Zoologist*. 1988. V. 28, No 3. P. 927—938.
80. Crews D. On the organization on individual differences in sexual behaviour // *American Zoologist*. 1998. V. 38, No 1. P. 118—132.

81. Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю. Продолжительность жизни и факторы смертности у скальной ящерицы *Darevskia brauneri* по данным многолетних наблюдений на хребте Навагир // Зоол. журн. 2009. Т. 88, No 10. С. 1276—1280.
82. Смирнова Э. М., Ананьева Н. Б. К вопросу об эфемерности мелких видов пустынных ящериц (на примере агамовых) // Зоол. журн. 2001. Т. 80, No 1. С. 115—117.
83. Bauwens D., Diaz-Uriarte R. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study // American Naturalist. 1997. V. 149, No 1. P. 91—111.
84. Brattstrom B. H. Learning studies in lizards. In: Behavior and neurology of lizards, Greenberg N., MacLean P.D. (eds). National Inst. Ment. Health, USA. 1978. P. 173—181.
85. Day L. B., Crews D., Wilczynski W. Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies // Animal Behaviour. 1999. V. 57, No 2. P. 393—407.
86. Orrell K. S., Jenssen T. A. Male mate choice by the lizard *Anolis carolinensis*: a preference for novel females // Animal Behaviour. 2002. V. 63, No 6. P. 1091—1102.
87. Sakata J. T., Gupta A., Chuang C.-P., Crews D. Social experience affects territorial and reproductive behaviours in male leopard geckos, *Eublepharis macularius* // Animal Behaviour. 2002. V. 63, No 3. P. 487—493.

ВЛИЯНИЕ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ НА ТЕМПЕРАТУРУ ТЕЛА РЕПТИЛИЙ ПЕРМСКОГО КРАЯ

Н. А. Четанов

Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти

SOLAR RADIATION EFFECT ON BODY TEMPERATURE IN REPTILES OF PERM KRAI

N. A. Chetanov

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science, Toliatti

The article considers the degree of solar radiation and its separate components effect upon body temperature of sand lizards and vipers inhabiting Perm Krai. A preliminary conclusion has been made: in reptiles of the region which inhabit the places with relatively low values of solar intensity, body temperature depends upon solar radiation.

Использование солнечного тепла для повышения температуры тела у рептилий возможно как опосредовано, так и прямо. В первом случае рептилии используют не саму солнечную радиацию, а повышение температуры субстрата и воздуха. Данный способ использования внешнего тепла изучен достаточно подробно [1, 2 и др.]. В то же время вопрос использования рептилиями солнечной радиации напрямую для повышения температуры тела исследован еще недостаточно. В подавляющем большинстве случаев исследователи или вообще не затрагивают вопрос связи температуры тела с солнечной радиацией, или эта связь рассматривается недостаточно полно, без применения количественных показателей солнечной радиации. Так, по данным И. Д. Стрельникова [3], использовавшего прыткую ящерицу как модельный объект при изучении влияния солнечной радиации на температуру тела, при температуре воздуха 4—7 °С температура тела прыткой ящерицы была равна 29,4—33,0 °С. Выдвинуто предположение, что из-за большей прозрачности воздуха в горах, где и проводился данный эксперимент, солнечная радиация оказывает более значительное влияние на температуру тела. Однако в этой работе нет никаких количественных показателей, и наличие связи между температурой тела и солнечной радиацией показано лишь качественно. На территории Пермского края изучением данной проблемы занимаются сотрудники кафедры зоологии ПГПУ [4, 5 и др.].

Изучение влияния солнечной радиации в целом и отдельных частей спектра на температуру тела рептилий проводилось в Пермском крае на двух видах: прыткой ящерице *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 и обыкновенной гадюке *Vipera berus* (Linnaeus, 1758). Обыкновенная гадюка была представлена двумя удаленными друг от друга популяциями — северной, состоящей на

100% из меланистов, и южной — в которой преобладали светлоокрашенные пестрые особи.

Нами была поставлена следующая цель: изучить силу влияния солнечной радиации и ее отдельных компонентов на температуру тела двух видов рептилий в Камском Предуралье.

Материалом послужили результаты экспедиций в Чердынский и Кишертский районы Пермского края, проведенных в 2008—2009 гг. За этот период измерены температуры тела у 26 прытких ящериц из Кишертского района и у 65 обыкновенных гадюк, из которых 40 — представители северной популяции (Чердынский район), 25 — южной (Кишертский район).

В качестве «температуры тела» принималась температура, измеренная в пищеводе. Для ее измерения использовались термисторные датчики, подключенные к цифровому микроультиметру, с предварительной градуировкой их показаний по портативному электротермометру Chechtemp с цифровой индикацией и разрешением 0,1 °С.

Солнечная радиация складывается из трех компонентов: ультрафиолетового излучения, видимого светового потока и инфракрасного излучения. Для удобства оценки их воздействия и изложения материала они представлены ниже в одинаковых единицах удельной мощности (Вт/м²). Ультрафиолетовая часть спектра и одновременно освещенность определялись комбинированным прибором для измерения оптического излучения люксметром — УФ-радиометром модели ТКА-01/3. Перевод единиц освещенности (лк) в единицы удельного энергетического потока (видимый свет) производится через энергетический эквивалент 1 лк, выбранный для высоты солнца в 40—50° [6]. В соответствии с этим энергетический эквивалент 1 лк составил 0,003971 Вт/м². Инфракрасную часть спектра солнечного излучения регистрировалась при помощи измерителя плотности теплового потока ИПП-2.

Для оценки силы связи солнечной радиации с температурой тела применялось корреляционное отношение, а силы влияния солнечной радиации на температуру тела — показатель силы влияния (отношение факториальной и остаточной дисперсий).

Среднеарифметические значения мощности солнечной радиации и составляющих ее компонентов для двух популяций гадюк и прыткой ящерицы представлены на диаграмме (рис. 1). Наиболее высоки они у прыткой ящерицы. Различия средних арифметических между обыкновенной гадюкой из северной популяции и прыткой ящерицей достоверны по суммарной радиации, видимому свету и тепловому потоку на 0,1% уровне значимости, а различия по ультрафиолетовому излучению не достоверны. При сравнении обыкновенной гадюки из южной популяции и прыткой ящерицы не выявлено достоверных различий лишь по значениям освещенности, по остальным параметрам различия достоверны на 0,1% уровне значимости. Достоверных различий между двумя популяциями гадюк не выявлено.

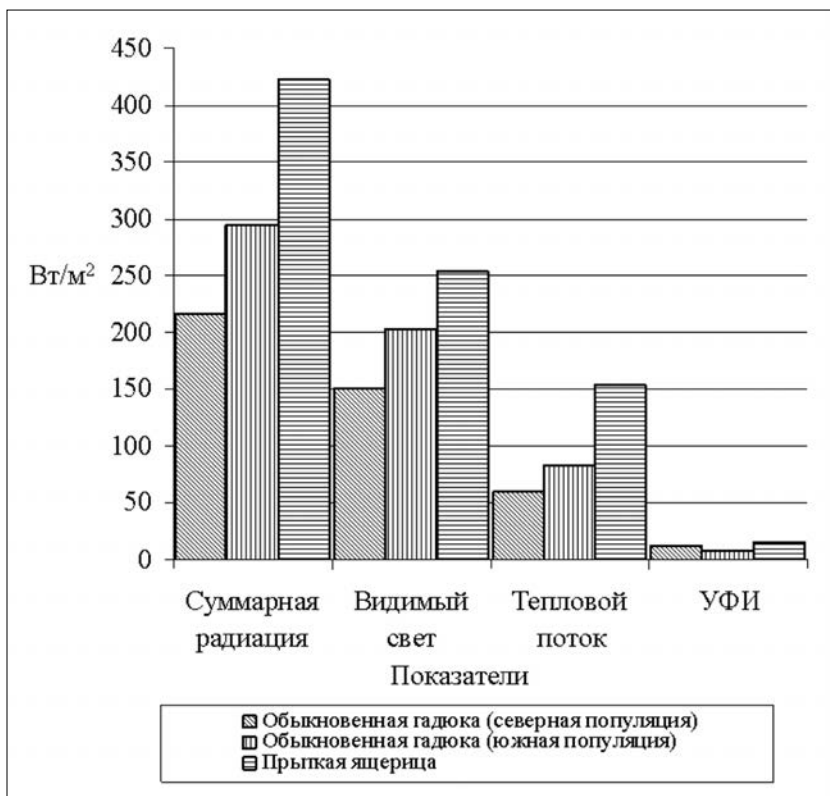


Рис. 1. Среднеарифметические значения солнечной радиации в местах поимки обыкновенной гадюки и прыткой ящерицы.

Значения силы связи солнечной радиации с температурой тела рептилий и силы влияния первой на вторую приведены в табл. 1 и 2.

Таблица 1. Сила связи солнечной радиации с температурой тела для обыкновенной гадюки и прыткой ящерицы.

Вид	Сила связи с температурой тела, %			
	Суммарная радиация	Видимый свет	Тепловой поток	УФИ
Обыкновенная гадюка (северная популяция) (n = 40)	61,68 ± 8,70 (P < 0,001)	73,44 ± 7,28 (P < 0,001)	71,11 ± 7,82 (P < 0,001)	67,19 ± 8,67 (P < 0,001)
Обыкновенная гадюка (южная популяция) (n = 25)	70,22 ± 10,14 (P < 0,001)	70,21 ± 10,12 (P < 0,001)	46,79 ± 15,94 (P < 0,05)	85,40 ± 5,41 (P < 0,001)
Прыткая ящерица (n = 26)	63,45 ± 11,72 (P < 0,001)	55,92 ± 13,48 (P < 0,01)	69,58 ± 10,12 (P < 0,001)	41,77 ± 18,18 (P < 0,05)

Таблица 2. Сила влияния солнечной радиации на температуру тела обыкновенной гадюки и прыткой ящерицы.

Вид	Сила влияния на температуру тела, %			
	Суммарная радиация	Видимый свет	Тепловой поток	УФИ
Обыкновенная гадюка (северная популяция) (n = 40)	44,95 ± 10,01 (P < 0,01)	53,94 ± 8,37 (P < 0,001)	50,56 ± 8,99 (P < 0,001)	45,14 ± 9,97 (P < 0,01)
Обыкновенная гадюка (южная популяция) (n = 25)	49,30 ± 16,90 (P < 0,05)	49,38 ± 16,87 (P < 0,05)	21,89 ± 21,70 (P > 0,05)	72,93 ± 9,02 (P < 0,001)
Прыткая ящерица (n = 26)	40,26 ± 18,87 (P > 0,05)	31,27 ± 21,70 (P > 0,05)	48,41 ± 16,29 (P < 0,05)	17,45 ± 20,64 (P > 0,05)

Как видно из табл. 1, значения корреляционного отношения между температурой тела и солнечной радиацией достаточно велики и статистически достоверны.

При анализе табл. 2 следует отметить относительно слабое влияние солнечной радиации на температуру тела прыткой ящерицы, и значительно большее ее влияние на температуру тела гадюк, особенно в северной популяции.

По результатам настоящего исследования можно предположить, что солнечная радиация напрямую оказывает большее влияние на температуру тела рептилий, обитающих в местах с относительно низкой интенсивностью солнечной радиации. Однако, по данным из более южных регионов [4], картина ее влияния на температуру тела разных видов пресмыкающихся менее однозначна.

1. *Слоним А. Д.* Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа, 1971. 448 с.
2. *Черлин В. А.* Состояние и эволюция терморегуляции у пресмыкающихся // Вопросы герпетологии. Киев: Наукова думка, 1989. С. 278—280.
3. *Стрельников И. Д.* Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоол. журн. 1944. Т. XXIII, вып. 5. С. 250—256.
4. *Ганищук С. В.* Микроклиматические условия обитания ящериц Волжско-Камского края и температура их тела: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. 19 с.
5. *Литвинов Н. А.* Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоол. журн. 2008. Т. 87. №1. С. 1—13.
6. *Горышина Т. К.* Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 18 с.

**НЕКОТОРЫЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ
ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ
ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ (*Zootoca vivipara*)
СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Р. Р. Шамгунова, В. П. Стариков

Сургутский государственный университет, Сургут

**SOME ASPECTS OF DEMOGRAPHY AND REPRODUCTION
OF COMMON LIZARD (*Zootoca vivipara*)
IN NORTHERN TAIGA OF WESTERN SIBERIA**

R. R. Shamgunova, V. P. Starikov

Surgut State University, Surgut

The main demography and reproductive characteristics of *Zootoca vivipara* were studied in northern taiga of Western Siberia. The maximum of lizard longevity was five hibernations, the average life was three or four years. The sexual maturity of some males is noticed after the second emergency of hibernation, and in everybody females after the third one. The spermatogenesis could be observed until the middle of June. The birth of young animals was from the end of July to beginning of August. Fecundity of females was not correlated with snout-vent length in that part of natural area.

Население рептилий северной тайги Западной Сибири характеризуется бедностью видового состава. На исследованной территории обитает два вида пресмыкающихся: живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) и обыкновенная гадюка *Pelias berus* (Linnaeus, 1758).

Некоторые аспекты экологии (биотопическое размещение, плотность населения, активность, питание и др.) живородящей ящерицы из Ханты-Мансийской АО рассматривались нами ранее [1]. В настоящем сообщении представлены результаты изучения основных демографических (продолжительность жизни, возраст достижения половозрелости, половозрастной состав) и некоторых репродуктивных показателей живородящей ящерицы в условиях северной тайги равнинной части Западной Сибири.

Материал собран на территории Ханты-Мансийского автономного округа в природном парке (далее по тексту ПП) «Сибирские Увалы» (62° 50' N, 81° 25' E) с 15 мая по 10 сентября 2007 г., заказнике «Сорумский» (63° 54' N, 68° 24' E) с 20 мая по 10 сентября 2008 г. и в окрестностях вахтового пос. Северный (62° 55' N, 72° 14' E) с 15 мая по 8 сентября 2009 г. Отлов животных производился в течение всего периода исследований.

Возраст ящериц из заказника «Сорумский» (n = 15) и ПП «Сибирские Увалы» (n = 37) определяли по ростовым слоям, видимым на поперечных срезах середины диафиза бедренных костей, окрашенных гематоксилином

Эрлиха [2]. При изучении размножения фиксировали основные фенологические явления, определяли плодовитость, относительную массу кладки, измеряли массу и длину тела эмбрионов и новорожденных. Подсчитывали число фолликулов в яичниках, число яиц в яйцеводах. Половозрелость самок определяли по состоянию гонад в весенний период, самцов — по наличию сперматозоидов в семенных канальцах на окрашенных гематоксилин-эозинном срезах семенников (через самую широкую зону). Изготовлено 37 постоянных препаратов по стандартной гистологической методике [3]. Всего обработано 95 ящериц: 51 из ПП «Сибирские Увалы», 15 из заказника «Сорумский» и 29 из пос. Северный.

Живородящая ящерица в северной тайге Западной Сибири — обычный вид, среднепопуляционная плотность которого в наших исследованиях равнялась 3,3 ос/га. Ящерицы преимущественно населяли верховые ерниково-багульниковые болота, граничащие с сосновыми лишайниковыми лесами.

Демографические характеристики. Определение возраста ящериц методом скелетохронологии продемонстрировало перекрывание значений длины тела (SVL) ящериц (табл. 1). В ПП «Сибирские Увалы» максимальный возраст (не менее 5 лет) зарегистрирован у самца *Z. vivipara*, имеющего не самую большую длину тела. Среднее значение возраста самок — 2,6 (1—4), самцов — 2,6 (1—5) (табл. 2). Репродуктивное ядро популяции представлено животными, пережившими третью зимовку (56,76% выборки). В заказнике «Сорумский» группа особей, достигших максимального воз-

Таблица 1. Длина тела живородящей ящерицы в разных возрастных группах ПП «Сибирские Увалы».

Возраст	Самцы		Самки	
	n	SVL, мм	n	SVL, мм
1+	4	33,65—47,18	5	22,48—43,26
2+	4	44,72—46,99	1	44,36
3+	7	47,86—53,49	8	51,42—62,60
4+	3	48,21—53,44	4	58,00—73,73
5+	1	49,60	—	—

Таблица 2. Возрастной состав выборок живородящей ящерицы в северной тайге Западной Сибири.

Место отлова	Пол	n	Возраст				
			sad		ad		
			1+	2+	3+	4+	5+
Заказник «Сорумский»	♂♂	9	3	4	2	—	—
	♀♀	6	3	1	2	—	—
ПП «Сибирские Увалы»	♂♂	19	4	4	7	3	1
	♀♀	18	5	1	8	4	—

раста (не менее 3 лет), представлена самками и самцами в соотношении 1:1. Среднее значение возраста самок и самцов одинаково — 1,8 (1—3). Репродуктивное ядро популяции составляют рептилии после трех зимовок, что в целом соответствует 26,67% особей выборки.

В европейской части ареала и на юго-востоке Западной Сибири средняя продолжительность жизни живородящей ящерицы составляет 3—4 года [4], но по некоторым данным [5] может достигать 8—12 лет на Севере Западной Сибири, однако доля этих особей в популяции очень мала.

Наступление половозрелости у части самцов отмечено уже после второй зимовки (75% и 50% особей данной возрастной группы в ПП «Сибирские Увалы» и заказнике «Сорумский» соответственно). Самки становятся половозрелыми после третьей зимовки (табл. 3).

Репродуктивные характеристики. Погодные условия конкретного года влияют на сроки выхода ящериц с зимовок. Пробуждение ящериц во всех исследованных популяциях происходило в третьей декаде мая. Взрослые самцы появлялись первыми и регистрировались в ПП «Сибирские Увалы» и окрестностях пос. Северный с 21 мая, в заказнике «Сорумский» — с 25 мая. Самки становились активными через 3—5 дней, неполовозрелые особи появлялись в первой декаде июня. Выход с зимовки сначала половозрелых самцов, затем самок описан для ящериц из Якутии и окрестностей г. Томска. Неполовозрелые особи появлялись либо одновременно с самками, либо позже всех [6, 7].

Продолжительность сезонной активности равнялась 90—105 дней. В конце мая самцы с длиной тела 46,99—53,49 мм ($SVL = 51,06 \pm 2,48$; $n = 7$) имели крупные семенники, в которых присутствовали сперматозоиды. Активный сперматогенез продолжался до середины июня. Прослежена закономерная динамика размеров семенников на протяжении периода активности самцов [1].

Длина тела размножающихся самок (объединенные данные) варьировала от 59,12 до 73,73 мм ($SVL = 63,39 \pm 3,74$; $n = 18$). Самки ($n = 3$) к первой декаде июня имели до 14 (1,5×1 мм) желтых овоцитов в яичниках. К концу июня в яйцеводах самок ($n = 5$) находились яйца размерами 3,75—4,87×1,75—3,02 мм, а в середине июля — вполне сформировавшиеся эмбрионы общей длиной до 28 мм и массой $0,19 \pm 0,003$ г ($n = 11$). Появление молодых происходило в начале августа. В ПП «Сибирские Увалы» в 2006—2007 гг. сеголетки регистрировались уже в конце июля, что связано с благоприят-

Таблица 3. Значение минимальной длины тела половозрелых самок и самцов в северотаежных популяциях Западной Сибири.

Место сбора	SVL, мм		Возраст	
	♂♂	♀♀	♂♂ ad	♀♀ ad
ПП «Сибирские Увалы»	44,72	60,00	2	3
Заказник «Сорумский»	43,79	59,54	2	3

ными погодными условиями [1]. У трех самок (SVL = 66,10 мм; 62,12 мм; 68,58 мм), отловленных в середине июля в окр. п. Северный и помещенных в террариумы, с 1 по 5 августа появилось потомство — 6, 7 и 9 детенышей, соответственно (M juv. = 0,21 ± 0,01 г; SVL = 19,02 ± 0,01 мм; L. cd = 24,03 ± 0,01 мм). Относительная масса кладки — 2,61 ± 0,12 г. Новорожденные освободились от яйцевых оболочек в течение 17—40 минут.

Плодовитость *Z. vivipara* в северной тайге по объединенным данным составила 6,12 ± 0,34 (lim. = 4—9, n = 18), что сопоставимо с нашими результатами, полученными в предыдущие годы и среднемноголетними данными в томской популяции (6,3 ± 0,21, n = 106) [1, 7]. Корреляция плодовитости с длиной тела самки на нашем небольшом материале не выявлена ($r_s = 0,41$; $p = 0,09$). Отмечена обратная зависимость ($r_s = -0,73 \pm 0,05$; $p = 0,04$) между величиной выводка и линейными размерами новорожденных.

В пределах северной тайги Западной Сибири возраст живородящей ящерицы может достигать пять лет. Основу популяций составляют особи двух—трех лет, репродуктивное ядро — ящерицы после третьей зимовки.

Половозрелость самок и большинства самцов *Z. vivipara* наступает после третьей зимовки. Активный сперматогенез длится до середины июня. Плодовитость самок *Z. vivipara* значимо не отличается от таковой в других частях ареала.

Рождение молодых наблюдается в последней декаде июля — первой декаде августа. Новорожденные ящерицы достаточно быстро высвобождаются от яйцевых оболочек.

1. Шамгунова Р. Р., Стариков В. П. Экология живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* лесной зоны Западной Сибири (в пределах Ханты-Мансийского автономного округа) // Вопросы герпетологии: Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб: СПбГУ, 2008. С. 434—438.
2. Смирин Э. М. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоол. журн. 1974. Т. 53, Вып. 1. С. 111—117.
3. Волкова О. В., Елецкий Ю. К. Основы гистологии с гистологической техникой. М.: Изд-во «Медицина», 1971. 272 с.
4. Булахова Н. А., Куранова В. Н., Савельев С. В. Некоторые демографические характеристики популяций прыткой (*Lacerta agilis* L., 1758) и живородящей (*Zootoca vivipara* Jacq., 1787) ящериц (Lacertidae, Squamata, Reptilia) Юго-Востока Западной Сибири // Вестн. Томск. гос. ун-та. Сер. Биология. 2007. №1. С. 50—66.
5. Ищенко В. Г. Земноводные и пресмыкающиеся ХМАО. Экология Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень: СофтДизайн, 1997. 288 с.
6. Седалицев В. Т., Белимов Г. Т. Материалы по экологии живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara* Jacq.) Якутии // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1978. №10. С. 59—66.
7. Орлова В. Ф., Куранова В. Н., Булахова Н. А. Размножение живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в восточной части ареала // Вестн. Томск. гос. ун-та: Материалы науч. конф., симп., школ, проводимых в ТГУ. Томск: Изд-во ТГУ, 2003. №8. С. 150—158.

РАЗМЕЩЕНИЕ И ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОГО УЖА (*Natrix natrix*) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А. В. Шишкин

Сургутский государственный университет, Сургут

DISTRIBUTION AND POPULATION DENSITY OF GRASS SNAKE (*Natrix natrix*) ON THE NORTHERN BORDER OF ITS RANGE IN WESTERN SIBERIA

A. V. Shishkin

Surgut State University, Surgut

Data of habitat preferences, number and road mortality of grass snake is described. It is established that in the conditions of the northern border of an area the most typical habitats are open swamps and bogs and birch-pine lowland woods.

Сведения о биотопической приуроченности и численности обыкновенного ужа большей частью описаны в работах по югу Западной Сибири [1—4]. Наши исследования данной стороны биологии проведены на северной границе ареала.

Сбор материала проводился в 2004—2008 гг. на территории Ярковского района Тюменской области. Учеты пресмыкающихся осуществлялись маршрутным методом [5]. Всего зарегистрировано 213 особей обыкновенного ужа. Уж встречался: на низинном болоте, в березово-сосновых лесах, в зарослях ивняка, на зарастающей вырубке, сосняке и сенокосных лугах. Общая протяженность ежедневных маршрутов составляла 13 км. Исследование гибели животных проведено на асфальтированных дорогах в 2007—2008 гг., которые отходят от основной трассы Тюмень — Тобольск. Первый — маршрут до д. Усть-Тавда, общей протяженностью 35 км, при средней нагрузке автотранспорта 10 машин в час. Второй маршрут — до д. Петропавловка, протяженностью 10 км и средней нагрузке автотранспорта 22 машины в час. Данные учетов пересчитывались на один гектар (ос/га), при обнаружении факта гибели змей — пересчет вели на один линейный километр (ос/км).

Плотность популяции ужа на низинном болоте в течение 2004—2008 гг., в среднем составила 7,4 ос/га. По болоту проложена гать. Низинное болото богато амфибиями (*Rana arvalis.*, *R. amurensis.*, *Bufo bufo.*, *Salamandrella keyserlingii*). Этот биотоп змеи используют и в качестве мест для откладки яиц. Здесь же проходит и зимовка, по крайней мере, у молодых ужей. Наблюдения, проведенные в 2008 г. показали, что сеголетки после появления первого снега (27.09.08), в отличие от других биотопов, еще встречались на поверхности.

В 2007—2008 гг. установлено: уж обычен в березово-сосновых лесах, плотность составила 6,3 ос/га, причем змеи концентрировались только там, где поблизости находились водоемы (каналы и затопленные карьеры). В зарослях ивняка обыкновенный уж также обычен — 3,5 ос/га. Малочислен он в сосняке (0,36 ос/га.) и на сенокосных лугах (0,28 ос/га.). Еще ниже эти значения на вырубке среди березово-соснового леса (0,08 ос/га).

Сезонная динамика биотопического размещения отражена на рисунке. В июне—июле уж встречался во всех биотопах. На наш взгляд, это связано с тем, что в этот период самки (73%) активно ищут места для откладки яиц. В августе высок процент змей на низинных болотах, что мы связываем с массовым появлением сеголеток, а увеличение численности в ивняках и смешанных березово-сосновых лесах определяется миграцией змей к местам зимовки [2]. Низкие показатели плотности змей в мае, очевидно, связаны с тем, что учеты проведены лишь в третьей декаде месяца. В этот период очень часто выпадали осадки.

Гибель рептилий на автомобильных дорогах описана в работах М. В. Пестова с соавторами [6], С. Б. Логинова, А. А. Емельянова [7] и других зоологов. Нами также отмечена гибель этих змей на автомобильных дорогах исследуемого региона. На маршруте поселковой дороги до станции Усть-Тавда гибель обыкновенного ужа составила 0,22 ос/км. При этом уж был отмечен только на некоторых участках дороги — три раздавленные змеи найдено на участке дороги вблизи р. Тобол (слева и справа смешанный березово-сосновый лес), четыре — на участке дороги (поблизости от водоема и сенокосного луга) и один вблизи железной дороги (слева ж/д, справа — сенокосный луг, прореженный каналами). На поселковой дороге до д. Петропавловка количество погибших животных составило 0,9 ос/км. В течение сезона зафиксировано два пика гибели животных. Первый начинался со второй декады июня и длился до первой декады июля. В это время в основном попадались раз-

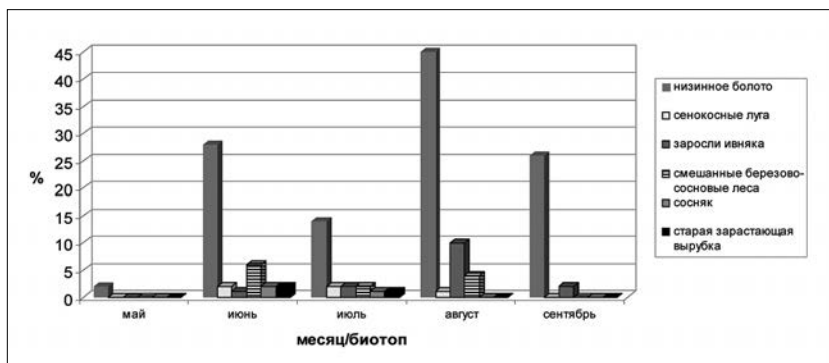


Рис. 1. Сезонная динамика биотопического размещения обыкновенного ужа юга Тюменской области.

давленные самки (64%), что, очевидно, связано с поиском мест для откладки яиц; второй пик приходился на третью декаду августа — начало сентября, когда змеи перемещаются к местам зимовки.

Для обыкновенного ужа на северной границе ареала в Западной Сибири характерными местами обитания являются низинные болота и смешанные березово-сосновые леса. Наиболее оптимальный биотоп — низинное болото, которое сочетает в себе места откладки яиц, питания и зимовки.

1. *Куранова В. Н.* Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся Юго-Востока Западной Сибири. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Томск, 1998. 23 с.
2. *Волыничик С. И.* Экология змей (Serpentes) Южного Зауралья. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Сургут, 2002. 24 с.
3. *Равкин Ю. С.* Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях / Ю. С. Равкин [и др.] // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования): сб. ст. / под ред. Л. Н. Ермакова, О. Н. Чернышовой. Новосибирск: Изд-во ООО «Ревик-К», 2003. С. 20—34.
4. *Равкин Ю. С.* Численность и распределение пресмыкающихся в лесной, лесостепной и степной зонах Приобья (Западная Сибирь) / Ю. С. Равкин, С. М. Цыбулин, В. Н. Куранова [и др.] // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. Пущино-Москва, 2008. С. 374—352.
5. *Динесман Л. Г.* Методы количественного учета амфибий и рептилий / Л. Г. Динесман, М. Л. Калецкая // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН ССР, 1952. С. 329—341.
6. *Пестов М. В.* Амфибии и рептилии Нижегородской области / М. В. Пестов, Е. И. Маннапова, В. А. Ушаков [и др.] // Материалы к кадастру. Нижний Новгород, 2001. 178 с.
7. *Логинов С. Б.* Результаты исследования гибели змей на второстепенных дорогах в окрестности города Тверь / С. Б. Логинов, А. А. Емельянова // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». Вып. 2. Тверь, 2006. С. 88—91.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СВОЙСТВ ЯДОВ ГАДЮК ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

И. В. Шуршина, А. Л. Маленев, О. В. Зайцева, А. Г. Бакиев

Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти

COMPARATIVE ANALYSIS OF VIPER'S VENOM IN THE VOLGA RIVER BASIN AREA

I. V. Shurshina, A. L. Malenyov, O. V. Zaitseva, A. G. Bakiev

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science, Toliatti

The results of definition of the toxicity (LD_{50}), protease and L-aminooxidase activity in venom of the adders and steppe vipers of the Volga river basin area are presented in the article. Also the data including interpopulation differences of enzyme's activity and subspecies characteristics of viper venoms are cited.

Как известно, на территории Волжского бассейна обитают 2 вида гадюк рода *Vipera*: обыкновенная гадюка *V. berus* и восточная степная гадюка, или гадюка Ренарда *V. renardi*. Оба эти вида имеют сложную внутривидовую систематику, и единого мнения у специалистов-герпетологов на их таксономию нет. По нашему мнению, на территории Волжского бассейна обыкновенная гадюка представлена номинативным подвидом *V. b. berus* и лесостепным (гадюкой Никольского) *V. b. nikolskii*, а восточная степная гадюка — номинативным подвидом *V. r. renardi* и гадюкой Башкирова *V. r. bashkirovi*. Целью нашей работы явилось исследование и сравнение свойств яда гадюк, обитающих в Волжском бассейне.

Змей отлавливали в разных регионах Волжского бассейна и содержали в лаборатории герпетологии и токсинологии Института экологии Волжского бассейна РАН, где получали ядовитый секрет. Ядовзятия проводили механическим способом, пальцами массируя ядовитые железы. Яд собирали в стеклянные чашки Петри и в нативном (некристаллизованном) секрете анализировали ферментативные активности.

Токсичность ядовитого секрета гадюк определяли на белых мышам-самцах массой 19—21 г в течение 24 часов (подкожные инъекции растворов яда в физиологическом растворе). Определение токсичности проводили с использованием объединенных образцов яда, представляющих собой смешанный ядовитый секрет от нескольких гадюк из одной популяции. Среднесмертельную дозу (LD_{50}) рассчитывали методом модифицированного пробит-анализа [1].

Измерение активности ферментов проводили в индивидуальных образцах яда, каждый из которых получен от одной гадюки за одно ядовзятие. При определении активности протеолитических ферментов в качестве суб-

страда использовали казеин [2], а при определении активности оксидазы *L*-аминокислот — *L*-фенилаланин [3]. Для определения протеолитической активности в ядовитом секрете обыкновенной гадюки было использовано 179 образцов, активности оксидазы *L*-аминокислот — 153. В яде восточной степной гадюки активность обоих ферментов определена в 68 образцах.

Среднесмертельная доза ЛД₅₀ яда степных гадюк из Красноярского района Астраханской области, определенная на мышах, составляет $9,8 \pm 0,95$ мг/кг. По нашим данным [1], токсичность яда обыкновенной гадюки в разных популяциях Волжского бассейна имеет близкие значения: от $2,97 \pm 0,67$ (Мордовия) до $4,72 \pm 1,09$ мг/кг (Чувашия). Таким образом, на основании наших данных можно заключить, что для мышей ядовитый секрет *V. berus* более токсичен по сравнению с ядом *V. renardi*.

В табл. 1 представлены значения активностей ферментов в ядовитом секрете обыкновенной гадюки из некоторых популяций на территории Волжского бассейна. Рассматриваемые районы Волжского бассейна населяют популяции обыкновенной гадюки, имеющие смешанные морфологические признаки двух подвидов — *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*. Наиболее близки по морфологии к гадюке Никольского змеи из популяций, находящихся у границы с бассейном Дона (Пензенская и Саратовская области), где обнаружены наименьшие средние значения протеолитической активности. Протеолитическая активность яда обыкновенной гадюки в Волжском бассейне снижается по мере усиления в популяциях морфологических признаков *V. b. nikolskii*. Заметим, что активность протеазы в образцах яда из более «чистых» популяций *V. b. nikolskii*, населяющих бассейн Дона, очень низка. Так, протеолитическая активность в образцах яда гадюк из Липецкой области составляет $6,2 \pm 0,33$ мкг тирозина/мг белка в мин (*lim* 4,1—8,4; $n = 15$), из Харьковской области — $2,6 \pm 0,49$ мкг тирозина/мг белка в мин (*lim* 2,1—3,0; $n = 3$).

Как видно из табл. 1, различия средних значений протеолитической активности яда наблюдаются и между областями, и внутри отдельных областей. Так, в пределах Самарской области при попарном сравнении активности протеаз в трех популяциях выявлены статистически значимые различия между средними значениями ($P < 0,05$).

Характер снижения активности оксидазы *L*-аминокислот в пределах Волжского бассейна повторяет тенденцию уменьшения протеолитической активности. Активность оксидазы *L*-аминокислот в яде обыкновенной гадюки из разных популяций Волжского бассейна варьирует в диапазоне от 0,0 до 47,3 единиц (табл. 1). Согласно литературным данным, активность оксидазы *L*-аминокислот у ядовитых змей связана с интенсивностью желтой окраски яда: наибольшей активностью фермента обладает ядовитый секрет насыщенно желтого цвета, а в бесцветных образцах активность оксидазы *L*-аминокислот близка к нулю [4, 5]. Это подтверждают и наши результаты по свойствам яда обыкновенной гадюки — в бесцветных образцах яда гадюк из Пензенской области оксидаза *L*-аминокислот практически не обнаружи-

Таблица 1. Активности ферментов в индивидуальных образцах ядовитого секрета обыкновенных гадюк, обитающих в разных районах Волжского бассейна.

Область	Район	Протеолитическая активность, мкг тирозина/мг белка мин			Оксидаза L-аминокислот, ед/мг белка мин		
		n	lim	M ± m	n	lim	M ± m
Саратовская	Хвалынский	6	4,9—10,3	7,7 ± 0,91	6	5,2—20,3	12,2 ± 2,80
Пензенская	Пензенский (бесцветный яд)	19	6,4—15,3	9,8 ± 0,56	19	0,0—1,1	0,3 ± 0,07
	Пензенский (желтый яд)	9	7,5—13,1	9,8 ± 0,70	9	5,4—12,4	7,4 ± 0,78
Самарская	г. Самара	44	8,4—37,9	20,3 ± 1,14	22	1,2—38,2	23,8 ± 1,79
	Волжский	24	2,5—32,9	15,8 ± 1,48	24	10,5—35,1	23,5 ± 1,47
	Ставропольский	30	4,3—22,8	11,3 ± 0,64	26	11,9—34,2	21,1 ± 1,08
Пермский край	Чердынский	40	9,8—34,0	19,1 ± 0,97	40	10,1—47,3	24,5 ± 1,40
	Красновишерский	7	14,1—32,6	22,4 ± 2,67	7	11,5—28,5	19,6 ± 2,33

вается, а в ярко-желтых образцах из популяций Пермского края ее активность достигает максимума. У границы Волжского и Донского бассейнов (Пензенская область) нами обнаружены популяции, где гадюки продуцируют как желтый, так и бесцветный ядовитый секрет. Для бесцветного ядовитого секрета характерны минимальная активность протеаз и близкая к нулю активность оксидазы L-аминокислот. Низкие значения активности оксидазы L-аминокислот наблюдаются и в яде обыкновенных гадюк за пределами Волжского бассейна: например, в бесцветных образцах яда *V. b. nikolskii* из Липецкой области активность оксидазы L-аминокислот составляет $0,8 \pm 0,29$ ед/мг белка в мин (lim 0,0—3,6; $n = 15$).

В ядовитом секрете обыкновенных гадюк из разных популяций Волжского бассейна нами отмечена положительная корреляция между активностью протеаз и оксидазы L-аминокислот ($r = +0,72 \pm 0,283$, $P < 0,05$). Повидимому, для гадюк, по морфологическим признакам близких к *V. b. berus*, характерен ярко-желтый яд с высоким уровнем активности обоих ферментов, в то время как гадюки, более близкие к *V. b. nikolskii*, имеют менее интенсивно окрашенный яд с низкой активностью протеаз и оксидазы L-аминокислот.

В ядовитом секрете степных гадюк также была обнаружена изменчивость активности ферментов (табл. 2). В яде *V. r. renardi* ($n = 56$) среднее значение протеолитической активности определено как $91,5 \pm 2,34$ мкг тирозина/мг белка в мин, а оксидазы L-аминокислот — $3,4 \pm 0,44$ ед/мг белка в мин. При сравнении средних значений активности ферментов яда *V. r. bashkirovi* с таковыми в яде *V. r. renardi* выявлены в высшей степени статистически значимые различия ($P < 0,001$) для обоих ферментов. Заметим, что по средним значениям активности ферментов яд *V. r. bashkirovi* занимает промежуточное положение между *V. r. renardi* и обыкновенной гадюкой.

Таблица 2. Активность ферментов в индивидуальных образцах ядовитого секрета восточных степных гадюк, обитающих в разных районах Волжского бассейна (* — образцы ядовитого секрета *Vipera r. renardi*; ** — образцы ядовитого секрета *V. r. bashkirovi*).

Область	Район	Протеолитическая активность, мкг тирозина / мг белка в мин			Оксидаза L-аминокислот, ед / мг белка в мин		
		n	lim	M ± m	n	lim	M ± m
Волгоградская*	Красноярский	3	112,1—123,4	117,2 ± 3,29	3	0,2—5,1	2,7 ± 1,42
Ульяновская*	Радищевский	6	85,8—113,9	101,1 ± 3,83	6	0,3—5,3	1,4 ± 0,80
Астраханская*	Красноярский	39	59,1—147,2	89,5 ± 2,86	39	0,0—14,5	4,2 ± 0,55
Самарская*	Волжский	8	69,7—103,1	84,7 ± 4,51	8	0,0—6,2	0,9 ± 0,76
Республика Татарстан**	Спасский	12	11,9—83,1	50,4 ± 6,26	12	0,0—24,0	9,9 ± 2,62

Необходимо уточнить, что 10 из 12 гадюк Башкирова, у которых анализировали яд, родились в неволе от двух самок, пойманных в природе беременными. Беременные самки с внешнеморфологическими признаками *V. r. bashkirovi* были отловлены на участке, где гадюка Башкирова синтопически обитает с обыкновенной гадюкой. Часть полученного потомства имела морфологические признаки, соответствующие *V. berus*. Предварительные данные анализа пептидного состава ядовитого секрета потомства *V. r. bashkirovi* говорят о том, что часть особей имеет также и пептидный состав, характерный для *V. berus*. На наш взгляд, результаты анализа свойств ядовитого секрета гадюк позволяют предположить, что степная гадюка может успешно спариваться с обыкновенной гадюкой в природе при синтопическом обитании.

1. Маленев А. Л., Бакиев А. Г., Зайцева О. В., Шуришина И. В. Токсичность яда обыкновенных гадюк из различных пунктов ареала // Изв. Самар. НЦ РАН. 2007. Т. 9, №1. С. 259—261.
2. Murata Y., Satake M., Suzuki T. Studies on snake venom. XII. Distribution of proteinase activities among Japanese and Formosan snake venoms // J. Biochem. 1963. V. 53, No 6. P. 431—437.
3. Wellner D., Lichtenberg L. A. Assay of Amino Acid Oxidase // In: Methods in Enzymology. 1971. V. 17B. P. 593—596. (Tabor H. and Tabor C. W. Eds). New York: Academic Press.
4. Johnson E. K., Kardong K. V., Ownby C. L. Observations on white and yellow venoms from an individual southern Pacific rattlesnake (*Crotalus viridis helleri*) // Toxicon. 1987. V. 25. P. 1169—1180.
5. Du X. Y., Clemetson K. J. Snake venom L-amino acid oxidase // Toxicon. 2002. V. 40. P. 659—665.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА (*Salamandrella keiserlingii* DYBOWSKI, 1870) В ЗАБАЙКАЛЬЕ

Н. А. Щепина

Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения
Российской академии наук, Улан-Удэ

DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF SIBERIAN SALAMANDER (*Salamandrella keiserlingii* DYBOWSKI, 1870) IN TRANSBAIKALIA

N. A. Schepina

Institute of General and Experimental Biology of the Siberian Branch of the
Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude

Field observations have been carried in 15 districts of Republic of Buryatiya, Russia. Distribution and ecology data of Siberian salamander, *Salamandrella keiserlingii* Dybowski, 1870, are given in May—September 2003—2009.

В рамках многолетней программы «Пространственно-временная организация сообществ в Байкальском регионе» в 2003—2009 гг. были проведены исследования по распространению, экологии и биологии сибирского углозуба *Salamandrella keiserlingii* Dybowski, 1870 в Забайкалье (в 15 районах Республики Бурятия). Распространение и экология популяций этого вида подробно описана в монографии «Сибирский углозуб» [1]. Однако популяционная экология и распространение углозуба в Забайкалье до сих пор изучены крайне слабо.

Ежегодно в период с мая по сентябрь проводились кратковременные обследования всех водоемов в местах исследований. В дневное время вели учеты кладок, отмечали личинок, сеголеток и взрослых. Проводили ночные экскурсии, а также отлавливали животных с помощью ловушек (пластиковых стаканов).

Сибирский углозуб распространен от Архангельской и Нижегородской областей в Европейской России до Курильских островов и о. Хоккайдо в Азии; северная граница выходит за Полярный круг, южная идет по лесостепи. Кроме России, ареал включает север Монголии, северо-восточный Китай и Корею [2, с. 10—12].

А. М. Никольский [3, с. 239] на основе обработки имевшихся к тому времени коллекций земноводных в различных организациях Российской империи отмечает, что углозуб «водится в Сибири от Урала включительно до Камчатки и в соседних частях Манджурии и Монголии ...». Экземпляры *S. keiserlingii* из коллекций Кяхтинского краеведческого музея были описаны В. С. Елпатьевским [4, с. 43—50].

Вид широко распространен в котловине Байкала [5, с. 123—124; 6, с. 374—382; 7, с. 1735—1736; 8, с. 98—110], но на островах не встречается [9, 10, с. 85—87]. По сведениям П. С. Михно [11, с. 3—24] углозубы довольно редки в южных районах Забайкалья, примыкающих к Монголии.

Углозуб мозаично встречается на всей территории Северного Прибайкалья и Забайкалья [12, 232—234; 13, с. 18—19], где обычен на заболоченных берегах оз. Арангатуй и перешейке полуострова Святой Нос [10, с. 85—87].

В 70-ые гг. А. П. Шкатулова с соавторами отмечали углозубов в окрестностях Улан-Удэ [14, с. 15—16]. В течение 7 лет исследований по долине р. Селенга в окрестностях города Улан-Удэ — ни взрослых углозубов, ни его личинок обнаружить не удалось.

Также углозубы отсутствуют в остепненных сосновых и среднетаежных лиственничных лесах по межрусловым повышениям поймы, на конусах выноса и склонах гор, особенно южных экспозиций, в подгольцовом и горно-тундровом поясе. Не встречены углозубы в долинах мелких речек, впадающих в р. Баргузин. Отсутствие их здесь объясняется непригодностью водоемов для размножения и зимовок, а также малой подвижностью этих земноводных [15, с. 1051].

В Восточной Сибири, Туве, Бурятии и Приамурье *S. keiserlingii* поднимается на высоты до 900 м н.у.м. [16, с. 72]. В Забайкалье углозуба отмечали в Еравнинском районе на р. Суба на высоте 1067 м н.у.м. и в Курумканском районе на оз. Якондыкон — 1387 м н.у.м.

Salamandrella keiserlingii предпочитает разнообразные биотопы: луга, болота, влажные берега и старицы рек:

— в Северном Прибайкалье углозуб населяет долины рек Тья, Кичера, Верхняя Ангара и приозерные котловины (Слюдянские озера и др.), также обитает на заокочаренных прибрежных лугах — «калтусах» оз. Байкал, с ерниковыми зарослями и отдельными лиственницами и березами;

— в Прибайкальском районе — небольшие мелкие пойменные водоемы р. Итанца (притока р. Селенга);

— в Селенгинском районе в предгорьях хребта Малого Хамар-Дабана встречается в тополениках с березой;

— в Еравнинской котловине (юг Витимского плоскогорья) в нижнем течении р. Индола — неглубокие старичные или другие временные бессточные водоемы, заросшие злаками и осоками, частично затененные в лиственничных лесах;

— в Баунтовском районе в июле 2005 г. на маршруте протяженностью 90 км вдоль трассы между сёлами Романовка и Багдарин личинки были обнаружены практически во всех придорожных канавах в лиственнично-березовых лесах;

— в Тарбагатайский районе — неглубокие, хорошо прогреваемые бессточные водоемы в лиственничных и лиственнично-сосновых лесах. В этой

местности преобладает лесостепной ландшафт с открытой поймой р. Селенги и со слов местных жителей углозубы здесь встречаются довольно редко;

— в Иволгинском районе в окрестностях п. Нижняя Иволга (Мухинские болота) в августе 2009 г. сеголетки и взрослые особи попадали в энтомологические ловушки.

Сеголетки и взрослые углозубы ведут ночной образ жизни, личинки активны и в светлое время суток.

В разных районах Забайкалья выход амфибий из зимовки различается по времени. По-видимому, это связано с неравномерностью оттаивания почв.

В Северобайкальском районе размножение начинается во II—III декаде мая: 24 мая 1992 года в мелких водоемах прибрежного «калтуса» нами были обнаружены кладки углозубов; 31 мая наблюдалось вылупление личинок; 15—20 мая 1995 года — кладки с зародышами (до 16 кладок на водной площади 150 м²), по 6—8 шнуров (до 142 личинок в шнуре); 3 мая 1996 года встречались личинки. Температура воды в период размножения составляла от +5 до +15 °C.

В Баунтовском районе к размножению углозубы приступают в конце мая — середине июня, первые сеголетки появляются в конце июля — начале августа.

На юге Витимского плоскогорья в 2005—2008 гг. размножение начинается в I—II декаде июня. Плотность кладок достаточно велика: в июне 2008 г. в небольшом водоеме площадью 100 м² отмечено 84 кладки. Первые сеголетки появляются в конце июля — начале августа.

В Прибайкальском районе единичные кладки углозубов с зародышами были обнаружены 19 мая 2003 г. в небольших водоемах в пойме р. Итанца в окрестностях с. Турунтаево.

Все находки кладок и личинок относятся к непроточным мелким водоемам, умеренно заросшим растительностью.

Личинки углозубов питаются разнообразными гидробионтами. В Баунтовском районе в июле 2005 г. по нашим данным основу их добычи составляли дафнии (*Daphniidae*), в равной мере были представлены циклопы (*Cyclopidae*) и личинки двукрылых (*Diptera*), также в желудках найдены зеленые водоросли. В рационе сеголетков наряду с гидробионтами встречались сухопутные беспозвоночные: почвенные клещи, коллемболы, пауки, тли, жуки и другие.

Спектр кормов взрослых особей очень разнообразен и представлен в основном напочвенными беспозвоночными. Так в рационе углозубов, отловленных в июле 2004 г. в Северном Прибайкалье, преобладали жесткокрылые и двукрылые: 64 и 14% соответственно. В Еравнинском районе в июне—июле 2006 г. значительную часть добычи амфибий составляли дождевые черви — 35%, жесткокрылые — 20%, пауки — 15%, муравьи — 22%, остальное — чешуекрылые и их личинки. По нашим данным углозубы добывают пищу чаще всего на суше. Отмечается также их неизбирательность к пище.

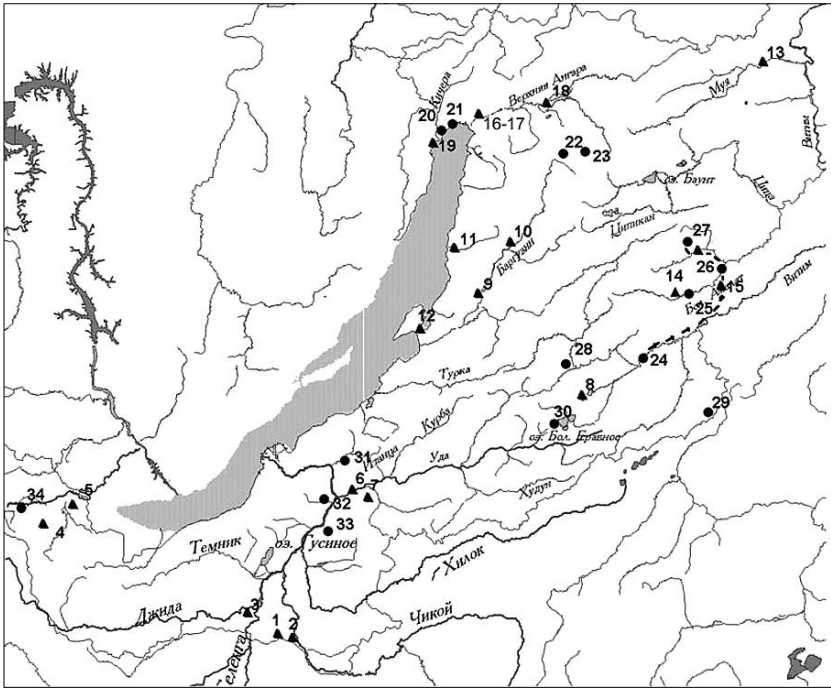


Рис. 1. Распространение сибирского углозуба: ● — места находок автора; ▲ — места находок по литературным источникам и коллекциям музеев (ЗИАНУ — Зоологический музей Зоологического института АН Украины; ИСиЭЖ — музей Института систематики и экологии животных СО РАН; ЗМТГУ — Зоологический музей Томского гос. университета; ЗММГУ — Зоологический музей Московского гос. университета; ЗИН — Зоологический институт РАН); пунктиром обозначена наиболее обследованная территория (90 км).

Кяхтинский район: 1 — г. Троицкосавск [= Кяхта]; п. Шара-Азарга: 06.1902; Троицкосавск, р. Чикой: 06.1906; берег р. Кудрин-Дабан: 06.1906, ЗММГУ; 18.06.1916, ЗИН РАН; 12.06.1925, ЗИН РАН — сб. П. С. Михно; 2 — окрестности с. Дурново (близ казачьего с. Дурены, р. Чикой): сб. П. С. Михно, 07.1906, ЗММГУ, сб. С. Л. Калабина, 08—09.08.1986, ИСиЭЖ; Джидинский район: 3 — окрестности с. Дырестуй (луг): сб. А. К. Тархова, 08.1965, ИСиЭЖ; 30.08.1967, ИСиЭЖ; Тункинский район: 4 — с. Тунка [= Тунки]; Тункинская котловина, пр. берег р. Иркут, 07—09.05.1966 (авторы: Литвинов, Швецов, 1967); Тункинская котловина — Предбайкальская впадина [= Байкальская котловина] (авторы: Лямкин, 1978; Шкатулова и др., 1978); 5 — с. Зун-Мурино: (А. С. Плешанов, личн. сооб.); Заиграевский район: 6 — окрестности с. Добо-Енхор (автор: Хабаева, 1972); 7 — окрестности с. Онохой (Т. А. Стриженова, личн. сооб.); Еравнинский район: 8 — район Еравно-Харгинских озер (авторы: Шкатулова и др., 1978); Баргузинский район: 9 — с. Улюкчикан: сб. В. Ф. Лямкин, 07.1967, ИСиЭЖ (В. К. Зинченко, личн. сооб.); 10 — долина р. Баргузин (авторы: Литвинов, Швецов, 1967; Швецов, 1977; Плешанов, Лямкин, 1977; Шкатулова и др., 1978; Гагина и др., 1976); 11 — долина р. Большой в 15—25 км от берега Байкала, Баргузинский заповедник (авторы: Ананин, Дарижапов, 1988); 12 — перешеек п-ова Святой Нос (автор: Моложников, 1970); оз. Арангагауй (автор: Швецов, 1977); 13 — Северомуйский район, окрестности п. Муя: сб. В. А. Троицкий, 06.1975, ЗММГУ; Баунтовский район: 14 — долина р. Большой Амалат, п. Байса: сб.

Б. Г. Золотарников, 19.08.1978, ИСиЭЖ; сб. Л. И. Галкина, 31.07.—19.08.1978, ИСиЭЖ; правый берег р. Большой Амалат; сб. Л. И. Галкина, 31.07.—26.08.1978, ИСиЭЖ; 15 — п. Багдарин; сб. Н. Н. Щербак, 1960, №1012, ЗИАНУ; Северобайкальский район: 16 — р. Верхняя Ангара (автор: Швецов, 1973, 1977); 17 — п. Юкта, Верхнеангарская котловина; сб. Ю. Г. Швецов, 06—16.07.1975, ИСиЭЖ; 18 — окрестности с. Куморы, берег оз. Иркана, Верхнеангарская котловина (авторы: Гагина, 1976); 19 — р. Тья, п. Кичера (автор: Швецов, 1977).

Наши данные: Северобайкальский район: 20 — окрестности г. Северобайкальск, 109°17' в.д., 55°39' с.ш., 05—09.1992—1997 гг., 21 — окрестности п. Нижнеангарск, 109°32' в.д., 55°46' с.ш., 05—09.1992—1997 гг., 2003—2007 гг.; Курумканский район: 22 — оз. Амут, 111° в.д., 55°43' с.ш., 07.2007 г. (А. Н. Матвеев, личн. сообщ.); 23 — оз. Якондыкон, 1387 м н.у.м., 08.2008 г., (А. Н. Матвеев, личн. сообщ.); Баунтовский район: 24 — с. Романовка, 112°47' в.д., 53°15' с.ш., 10.07.2005 г.; 25 — пойма р. Байса, 113°40' в.д., 53°57' с.ш., 11.07.2005 г.; 26 — пойма р. Большой Амалат, 113°33' в.д., 53°58' с.ш., 13.07.2005 г.; 27 — окрестности п. Багдарин, 113°59' в.д., 54°44' с.ш., 14.07.2005 г.; Еравнинский район: 28 — р. Суба, 111°32' в.д., 52°54' с.ш., 1067 м н.у.м., 08.2008 г.; 29 — с. Телемба, 07.2006 г.; 30 — нижнее течение р. Индола (юг Витимского плоскогорья) 111°27' в.д., 52°37' с.ш., 09—12.06.2005—2009 гг.; Прибайкальский район: 31 — р. Итанца, окрестности г. Турунтаево, 107°38' в.д., 52°15' с.ш., 19.05.2003 г.; Иволгинский район: 32 — окрестности с. Нижняя Иволга, 107°21' в.д., 51°47' с.ш., 600,2 м н.у.м., 08.2009; Тарбагатайский район: 33 — окрестности сел Нижний Саянтуй, 107°30' в.д., 51°49' с.ш., высота 520 м н.у.м.; Шалуты, 107°21' в.д., 51°38' с.ш.; Верхний Жирим, 107°13' в.д., 51°19' с.ш.; Тарбагатай, 107°20' в.д., 51°30' с.ш.: встречается редко (опросные данные, 2008); 34 — Тункинский район, окрестности курорта Аршан, 07.2003 г., 102°28' в.д., 51°53' с.ш.

Паразиты сибирского углозуба изучены слабо [17]. В легких у взрослых особей обнаружены нематоды, относящиеся к роду *Rhabdias*. Зараженность взрослых углозубов *Rhabdias* sp. составила 68,4%. Личинки *S. keiserlingii* (n = 34), являясь водными животными, не были заражены этими нематодами.

В кишечниках углозубов выявлены мелкие личинки Nematoda (более детально не определены). Трематоды, акантоцефалы и скребни не обнаружены.

Широко распространенный и обычный вид в Бурятии, но в Забайкальском крае (Читинская область) углозуб довольно редок. В. Н. Пузанский [18, с. 210—211] предлагает занести его в Красную книгу этого региона.

Распространение сибирского углозуба в Забайкалье мозаично, что объясняется неблагоприятными для обитания земноводных климатическими и биотопическими условиями региона: резкая континентальность климата, сухость воздуха в лесостепной и степной зонах, частые весенние и ранне-летние заморозки, вечная мерзлота, малое количество подходящих мест для размножения — открытых, хорошо прогреваемых, неглубоких, с медленно текущей или стоячей водой водоемов.

Современные находки углозуба в большинстве случаев совпадают с упоминавшимися ранее. Ксерофикация ландшафтов, разрушение биотопов и убежищ (заиленных бревен, коряг), пожары и рубки леса приводят к сокращению пригодных для него местообитаний и вытеснению углозуба из оптимальных условий.

1. Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybovski, 1870): Экология, поведение, охрана / С. Л. Кузьмин, Л. И. Воробьева, Н. Н. Морозов и др. М.: Наука, 1995. 135 с.
2. Кузьмин С. Л., Семенов Д. В. Список фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2006. С. 10—12.
3. Никольский А. М. Amphibiens. Петроград, 1918. С. 239.
4. Елпатьевский В. С. Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья // Тр. Троицко-савско-Кяхтинского отд. Приамур. отд. Императ. РГО. СПб: Сенатская типография. [1906] 1908. Т. 9. Вып. 1. С. 43—50.
5. Никольский А. М. К фауне земноводных и пресмыкающихся Восточной Сибири // Докл. АН СССР. 1925. С. 123—124.
6. Гумилевский Б. А. К фауне амфибий Байкала и Забайкалья // Докл. АН СССР. Сер. А. 1932. №15. С. 374—382.
7. Швецов Ю. Г. Земноводные и пресмыкающиеся дельты реки Селенга (Юго-Восточное Прибайкалье) // Зоол. журн. Т. 42. 1963, Вып. 2. С. 1735—1736.
8. Швецов Ю. Г., Галкина Л. И., Юдин Б. С., Бойченко В. С., Субботин А. М. Население наземных позвоночных средней части Хамар-Дабана // Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск: наука. Сиб. отд-ние, 1980. С. 98—110.
9. Литвинов Н. И. Фауна островов Байкала (Наземные позвоночные). Иркутск: Изд-во Иркут. унив., 1982. 131 с.
10. Моложников В. Н. Распространение земноводных и пресмыкающихся на полуострове Святой Нос и островах Чивыркуйского залива озера Байкал // Тр. Баргузин. гос. Заповедника. 1970. Вып. 6. С. 85—87.
11. Михно П. С. Путевой дневник Косогольской экскурсии // Труды Троицко-савско-Кяхтинск. отд. Приамур. Императ. Рус. Геогр. о-ва. 1905. Т. 8, Вып. 3. С. 3—24.
12. Швецов Ю. Г. Земноводные и пресмыкающиеся Северного Прибайкалья // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. С. 232—234.
13. Лямкин В. Ф. География герпетофауны в котловинах Байкальской рифтовой зоны // Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 18—19.
14. Шкатулова А. П., Карасев Г. Л., Хунданов Л. Е. Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская обл.). Улан-Удэ, 1978. С. 15—16.
15. Лямкин В. Ф. Земноводные // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Отв. ред. О. А. Тимошкин. Новосибирск: Наука, 2004. Т. 1, Кн. 2. С. 1051.
16. Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. М.: ТНИ КМК, 1999. 298 с.
17. Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 279 с.
18. Лузанский В. Н. Редкие виды млекопитающих, амфибий и рептилий на территории бассейна в Читинской области // Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: Проблемы, подходы, практика. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 1996. Т. 1. С. 210—211.
19. Литвинов Н. И., Швецов Ю. Г. Заметки о распространении и экологии земноводных и пресмыкающихся Прибайкалья // Известия Ирк. СХИ (Вопросы охотничьего хозяйства и зоологии). 1967. Вып. 25. С. 232—243.

ВКЛЕЙКА





Рис. 5. Новые варианты рисунка и окраски, выявленные у *Pelias lotievi*: а — «macrops», б — «tigrina», в — «irideus».

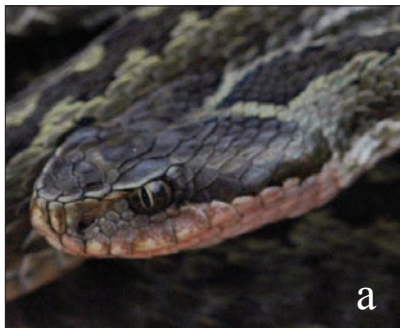


Рис. 7. Характер окрашивания губных щитков в макропопуляциях *Pelias lotievi*: а — восточная, б — западная.

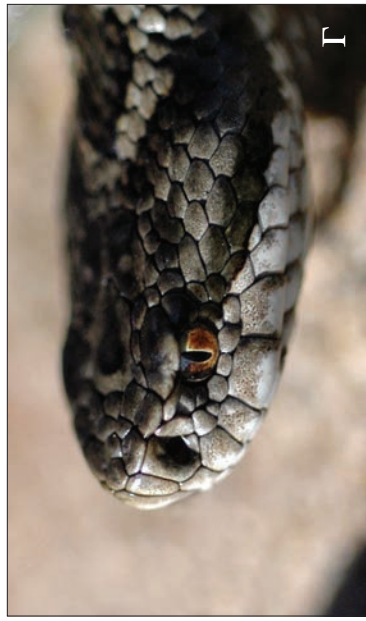
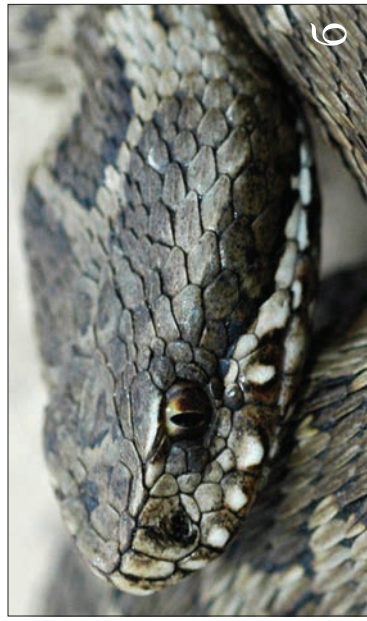
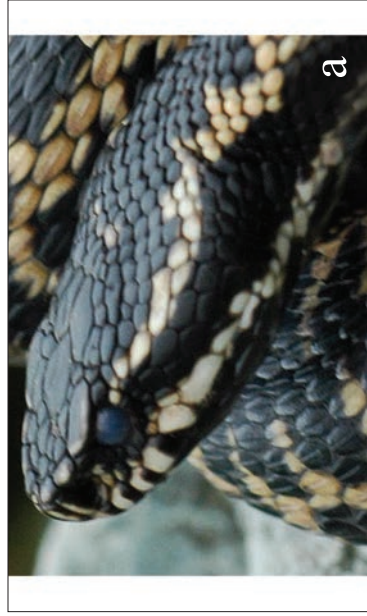


Рис. 6. Характер окрашивания губных щитков у различных северокавказских представителей рода *Pelias*: а — западная *Pelias dimniki*, б — *Pelias renardi*, в — восточная *Pelias dimniki*, г — *Pelias lotievi*.

РЕЗОЛЮЦИЯ ЧЕТВЕРТОГО СЪЕЗДА ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ИМЕНИ А. М. НИКОЛЬСКОГО

С 12 по 17 октября 2009 г. в г. Казань, в Казанском государственном университете, состоялся Четвертый съезд Герпетологического общества им. А. М. Никольского «Изучение и охрана биоразнообразия амфибий и рептилий Северной Евразии: новые подходы в теории и практике». Он был созван согласно Уставу Герпетологического общества им. А. М. Никольского при РАН и резолюции Третьего съезда Герпетологического общества.

Четвертый съезд был организован Российской академией наук: Герпетологическим обществом им. А. М. Никольского, Казанским государственным университетом и Зоологическим институтом РАН.

В работе съезда приняли участие 132 человек, представляющих научно-исследовательские организации, высшие учебные заведения и природоохранные учреждения России, Белоруссии, Германии и Казахстана, а также студенты Казанского госуниверситета (всего 247 человек). Около 50% участников съезда — молодые специалисты (студенты, аспиранты, кандидаты наук до 35 лет).

Съезд был посвящен обсуждению современных подходов и методов в изучении герпетофауны. Был рассмотрен широкий круг вопросов, связанных с эволюцией, филогенией, систематикой, видообразованием, зоогеографией и экологией земноводных и пресмыкающихся. Особое внимание было уделено проблемам охраны амфибий и рептилий и вопросам развития природоохранных стратегий.

Съезд подвел итоги и наметил пути дальнейшего развития и координации герпетологических исследований с использованием новых методов и подходов в изучении герпетофауны.

На съезде были представлено 12 пленарных докладов, 54 устных и 47 стендовых докладов, был проведен симпозиум, посвященный обсуждению современного состояния редлистнига, применения и гармонизации подходов ВСОП к определению категорий и статуса видов амфибий и рептилий в национальных и региональных списках.

На отдельной сессии обсуждались результаты и перспективы в применении современных молекулярно-генетических методов в герпетологических исследованиях и природоохранных проектах. Состоялась демонстрация слайдов и презентаций, посвященных результатам природоохранной деятельности членов общества.

Пленарные доклады отличались высоким научным уровнем и охватывали весь спектр современных герпетологических исследований, что послужило хорошей школой для начинающих герпетологов.

На съезде был заслушан краткий отчет президиума о проделанной за три года работе, состоялись перевыборы правления общества: президента, вице-президентов и членов президиума.

Конференция постановляет:

1. Признать работу Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского успешной и плодотворной.

2. Считать приоритетными направлениями герпетологических исследований выработку рекомендаций по охране герпетофауны и приоритетных территорий, а также активное участие в их реализации.

3. Признать перспективным развитие современных биотехнологий, направленных на сохранение биологического разнообразия, таких как криоконсервация репродуктивных и соматических клеток, и способствовать созданию и развитию генетических криобанков отечественной и мировой герпетофауны. Поддержат создаваемую в Институте биофизики клетки РАН (Пушино) криоколлекцию репродуктивных клеток земноводных. Рекомендовать использовать Генетический криобанк Института биофизики клетки РАН как центр коллективного пользования с целью создания криоколлекций герпетологического материала.

4. Поддержат предложения сотрудников кафедры биогеографии Географического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова по включению в состав проектируемого заповедника «Утриш» приморских ксерофитных экосистем и Шесхарисского участка как особо значимых для сохранения генофонда средиземноморской биоты на Кавказе. Их охрана имеет не только национальное, но и мировое значение. Обратиться за поддержкой с письмом к министру природных ресурсов и экологии РФ Ю. П. Трутневу.

5. Признать необходимым развитие и гармонизацию программ картирования ареалов земноводных и пресмыкающихся фауны РФ и начать реализацию этих программ по отдельным видам. Создать рабочую группу по реализации программ картирования, координатором назначить В. В. Боброва.

6. Обновить электронный каталог членов Общества им. А. М. Никольского на сайте <http://www.zin.ru/societies/nhs/index.html> с указанием адресов (почтовых и электронных) и основных научных интересов. Ответственным за исполнение назначить Р. Г. Халикова.

7. Поместить электронные презентации Е. А. Дунаева и Н. Б. Ананьевой об отечественных герпетологах на сайт <http://www.zin.ru/societies/nhs/index.html> общества с предложением к членам Герпетологического общества дополнять имеющуюся информацию. Ответственным за исполнение назначить Р. Г. Халикова.

8. Опубликовать материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского «Изучение и охрана биоразнообразия амфибий и рептилий Северной Евразии: новые подходы в теории и практике» в журнале «Ученые записки Казанского государственного университета. Серия Естественные науки».

9. Утвердить избранные руководящие органы Герпетологического общества им. А. М. Никольского при Российской академии наук в следующем составе:

президент — д.б.н. Н. Б. Ананьева;

вице-президенты — Е. А. Дунаев, Р. Новицкий, к.б.н. В. К. Утешев;

ученый секретарь — Л. К. Иогансен;

члены Президиума — к. б. н. А. Г. Бакиев, д.б.н. В. Л. Вершинин, к.б.н. Т. Н. Дуйсебаева, к.б.н. Р. И. Замалетдинов, д.б.н. В. Г. Ищенко, к.б.н. В. Н. Куранова, к.б.н. С. Н. Литвинчук, д.б.н. Б. С. Туниев.

10. Избрать В. И. Гаранина и Л. П. Татарина почетными членами Герпетологического общества им. А. М. Никольского при Российской академии наук.

11. Считать местонахождением Президиума Герпетологического общества им. А. М. Никольского при Российской академии наук Зоологический институт РАН (199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1).

12. Провести следующий очередной съезд в сентябре 2012 года в Минске (Белоруссия).

Участники конференции выражают глубокую благодарность Оргкомитету, Программному комитету, ректорату Казанского государственного университета, деканату биологического факультета Казанского государственного университета и сотрудникам отделения герпетологии Зоологического института РАН за содействие и активное участие в организации и проведении Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ**А**

- Ананьева Н. Б. 7, 17
Аскендеров А. Д. 162

Б

- Бабенкова Е. Н. 273
Бакиев А. Г. 25, 315
Безман-Мосейко О. С. 28
Бобров В. В. 31
Боркин Л. Я. 36, 142, 235

В

- Валеев А. Х.-М. 48
Варшавский А. А. 31
Вдовин А. С. 50
Величко Т. С. 219
Вершинин В. Л. 56
Воробьева А. С. 66

Г

- Ганшук С. В. 66, 149
Гаранин В. И. 283
Гахова Э. Н. 267
Гашков С. И. 187

Д

- Доронин И. В. 70

Е

- Евсюнин А. А. 197
Епланова Г. В. 83
Ермаков О. А. 93

Ж

- Желанкин Р. В. 87
Жуков А. С. 50
Жукова Т. И. 219

З

- Зайцева О. В. 315
Закс М. М. 93
Замалетдинов Р. И. 97
Золжаргал П. 36

И

- Ибрагимова Д. В. 101
Иванова-Дятлова А. Ю. 50
Ильяшенко В. Ю. 105
Исаева О. И. 50

К

- Кармазина И. О. 208
Каурова С. А. 267
Кидов А. А. 109
Коновалова С. Н. 129
Кононова Ю. В. 129
Кочетков С. Н. 113
Кудрявцева К. А. 119
Кузьмина Е. И. 97
Кулакова Е. Ю. 124
Куранова В. Н. ... 129, 136, 187

Л

- Лада Г. А. 124, 142
Лалетин И. В. 187
Литвинов Н. А. 149, 224
Литвинчук С. Н. 36, 142,
154, 235
Локтев В. Б. 129
Ляпков С. М. 168

М

- Мазанаева Л. Ф. . 162, 203, 250
Маленев А. Л. 315
Матковский А. В. 168
Мельникова Е. В. 267

Меркулова К. М.	172
Мильто К. Д.	178
Михайлова Р. И.	97
Москвитин С. С.	187
Москвитина Н. С.	129
Мунхбаатар М.	36
Мунхбаяр Х.	36

Н

Неустроева Н. С.	191
-----------------------	-----

О

Окштейн И. Л.	50
Орлов Н. Л.	7, 17, 197
Орлова В. Ф.	203

П

Павлов А. В.	97, 208, 213
Пескова Т. Ю.	219
Петрова И. В.	208, 213
Полынова Г. В.	119
Протопопова Е. В.	129

Р

Резванцева М. В.	124
Розанов Ю. М.	142, 235
Романенко В. Н.	129
Рощевская И. М.	224
Рощевский М. П.	224
Руцкина И. М.	224
Рыжов М. К.	93
Рябов С. А.	197

С

Семенов Д. В.	105
Симонов Е. П.	229
Скоринов Д. В.	235
Стариков В. П. ...	101, 168, 308
Старков В. Г.	203
Стенникова Е. П.	241
Султанова З. С.	162, 246

Т

Тавкина И. С.	129
Терновой В. А.	129
Туниев Б. С.	17, 250
Туниев С. Б.	17, 250

У

Утешев В. К.	267
Ушаков М. В.	273

Ф

Файзуллин Д. А.	97
Фоминых А. С.	278
Фурман А. А.	283

Х

Хабибуллин В. Ф.	288
Хайрутдинов И. З.	283

Ц

Целлариус А. Ю.	293
----------------------	-----

Ч

Четанов Н. А.	304
--------------------	-----

Ш

Шамгунова Р. Р.	308
Шишкин А. В.	312
Шишова Н. В.	267
Шубина Э. Ю.	113
Шуршина И. В.	315

Щ

Щепина Н. А.	319
-------------------	-----

Я

Ярцев В. В.	129, 136
------------------	----------

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Современный взгляд на биоразнообразие тропической Азии: вклад российских герпетологов <i>Н. Б. Ананьева, Н. Л. Орлов</i>	7
Опыт использования критериев редлистинга МСОП в создании глобальной базы данных по амфибиям и рептилиям мировой фауны и Кавказского экорегиона <i>Н. Б. Ананьева, Б. С. Туниев, Н. Л. Орлов, С. Б. Туниев</i>	17
О возможном исчезновении некоторых видов и популяций змей в Волжском бассейне <i>А. Г. Бакиев</i>	25
Эколого-фаунистический обзор амфибий и рептилий Приднестровья <i>О. С. Безман-Мосейко</i>	28
Разнообразие земноводных (Amphibia) фауны России <i>В. В. Бобров, А. А. Варшавский</i>	31
Амфибии и рептилии восточной части Монголии (некоторые результаты совместной российско-монгольской герпетологической экспедиции 2008 года) <i>Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, Х. Мунхбаяр, М. Мунхбаатар, П. Золжаргал</i>	36
Разведение австралийского коврового питона Чейни (<i>Morelia spilota cheynei</i>) в Ленинградском зоопарке <i>А. Х.-М. Валеев</i>	48
Структура общих форм поведения у трех видов дневных ящериц <i>А. С. Вдовин, А. Ю. Иванова-Дятлова, А. С. Жуков, О. И. Исаева, И. Л. Окитейн</i>	50
Урбанистический градиент и его многолетняя динамика как основа эффективного контроля состояния популяций амфибий <i>В. Л. Вершинин</i>	56
Характеристика крови рептилий Волжского бассейна <i>А. С. Воробьева, С. В. Ганицук</i>	66
Леонид Дмитриевич Мориц (1886—1938): биография и вклад в отечественную герпетологию <i>И. В. Доронин</i>	70

Численность и структура популяции разноцветной ящурки <i>Eremias arguta</i> на северном пределе распространения Г. В. Епланова	83
Изучение клеточных и гуморальных факторов иммунитета и определение иммунного статуса у желтопузиков (<i>Pseudopus apodus</i>) при гельминтозе, вызванном нематодами <i>Entomelas</i> sp. Р. В. Желанкин	87
Съедобная лягушка (<i>Rana esculenta</i> , L., 1758) в Чувашии: биоакустические данные М. М. Закс, М. К. Рыжов, О. А. Ермаков	93
Сравнительный анализ скорости роста прудовой лягушки в естественных и урбанизированных условиях среды обитания Р. И. Замалетдинов, Е. И. Кузьмина, А. В. Павлов, Д. А. Файзуллин, Р. И. Михайлова	97
Морфологические особенности остромордой лягушки (<i>Rana arvalis</i>) города Сургут Д. В. Ибрагимова, В. П. Стариков	101
Земноводные и пресмыкающиеся в Красной книге Российской Федерации: современные подходы и критерии В. Ю. Ильяшенко, Д. В. Семенов	105
К распространению луговой ящерицы <i>Darevskia praticola</i> (Eversmann, 1834) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) в лесном поясе Тальша А. А. Кидов	109
Распространение и экология травяной лягушки в Липецкой области С. Н. Кочетков, Ю. Э. Шубина	113
Вопросы экологии и охраны пискливого геккончика (<i>Alsophylax pipiens</i>) на территории Богдинско-Баскунчакского заповедника К. А. Кудрявцева, Г. В. Польшова	119
Питание зеленых лягушек (<i>Rana esculenta</i> complex) в смешанной популяционной системе REL-типа в Хоперском заповеднике (Воронежская область) Е. Ю. Кулакова, Г. А. Лада, М. В. Резванцева	124
Роль ящериц (Sauria, Lacertidae) в очагах природных инфекций антропогенно трансформированных экосистем юго-востока Западной Сибири В. Н. Куранова, В. В. Ярцев, Ю. В. Кононова, Е. В. Протопопова, С. Н. Коновалова, В. А. Терновой, И. С. Тавкина, В. Н. Романенко, В. Б. Локтев, Н. С. Москвитина	129

Половая и хронографическая изменчивость морфологических признаков сибирского углозуба, <i>Salamandrella keyserlingii</i> Dybowski, 1870, с юго-востока Западной Сибири <i>В. Н. Куранова, В. В. Ярцев</i>	136
Типы популяционных систем зеленых лягушек (<i>Rana esculenta</i> complex) на территории Русской равнины <i>Г. А. Лада, Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов</i>	142
О закономерностях температуры тела рептилий Волжского бассейна <i>Н. А. Литвинов, С. В. Ганицук</i>	149
Молекулярно-генетический анализ истории становления фауны амфибий северной Палеарктики <i>С. Н. Литвинчук</i>	154
Фауна рептилий сухих юго-восточных предгорий Дагестана <i>Л. Ф. Мазанаева, А. Д. Аскендеров, З. С. Султанова</i>	162
Особенности экологии серой жабы (<i>Bufo bufo</i> Linnaeus, 1758) на северной границе ареала (Западная Сибирь, природный парк «Сибирские Увалы») <i>А. В. Матковский, В. П. Стариков, С. М. Ляпков</i>	168
Роль тиреоидных гормонов в регуляции онтогенеза черепа испанского тритона (<i>Pleurodeles waltli</i> , Salamandridae, Caudata) <i>К. М. Меркулова</i>	172
К проблеме гигантских головастиков <i>К. Д. Мильто</i>	178
Обзор герпетологической коллекции Зоологического музея Томского государственного университета (Западная Сибирь, Россия) <i>С. С. Москвитин, В. Н. Куранова, С. И. Гаишков, И. В. Лалетин</i>	187
Особенности морфогенеза скелета бесхвостых амфибий в градиенте урбанизированной среды <i>Н. С. Неустроева</i>	191
Разведение дупляных лягушек рода <i>Theloderma</i> (Anura, Rhacophoridae) в лабораторных условиях <i>Н. Л. Орлов, А. А. Евсюнин, С. А. Рябов</i>	197
Распространение и состояние популяций средиземноморской черепахи (<i>Testudo graeca nikolskii</i> Chkhikvadze et Tuniyev, 1986) в Краснодарском крае <i>В. Ф. Орлова, В. Г. Старков, Л. Ф. Мазанаева</i>	203

Прямкрылые (Ortoptera) в питании восточной степной гадюки (<i>Vipera renardi</i>) на северном пределе ареала А. В. Павлов, И. В. Петрова, И. О. Кармазина	208
О возможном происхождении гадюки Башкирова А. В. Павлов, И. В. Петрова	213
Флуктуирующая асимметрия озерной лягушки и зеленой жабы Т. Ю. Пескова, Т. И. Жукова, Т. С. Величко	219
Частота сердечных сокращений у обыкновенного ужа (<i>Natrix natrix</i>), обыкновенной (<i>Vipera berus</i>) и степной (<i>V. renardi</i>) гадюк в условиях экспериментального охлаждения И. М. Руцкина, Н. А. Литвинов, И. М. Роцевская, М. П. Роцевский	224
Межпопуляционная изменчивость и половой диморфизм у прыткой ящерицы (<i>Lacerta agilis</i> L., 1758): подход геометрической морфометрии Е. П. Симонов	229
Систематика тритонов комплекса <i>Lissotriton vulgaris</i> (Salamandridae) Д. В. Скоринов, С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Ю. М. Розанов	235
Экология размножения и развитие сибирской лягушки (<i>Rana amurensis</i>) на юго-западной границе ареала Е. П. Стенникова	241
Морфологическая характеристика популяций гюрзы <i>Macrovipera lebetina obtusa</i> в Дагестане З. С. Султанова	246
Ареал и изменчивость гадюки Лотиева <i>Pelias lotievi</i> (Nilson, Tuniyev, Orlov, Hoggren et Andren, 1995) (Serpentes: Viperinae) С. Б. Туниев, Б. С. Туниев, Л. Ф. Мазанаева	250
Современные возможности применения криоконсервации геномов в проблеме сохранения биоразнообразия амфибий В. К. Утешев, Э. Н. Гахова, С. А. Каурова, Е. В. Мельникова, Н. В. Шишова	267
К изучению гадюки Никольского, <i>Vipera (Pelias) berus nikolskii</i> Vedmederĭa, Grubant et Rudaeva, 1986, Теллермановского леса (Воронежская область) М. В. Ушаков, Е. Н. Бабенкова	273
Влияние качества воды на выживаемость озерной лягушки <i>Rana ridibunda</i> в раннем онтогенезе А. С. Фоминых	278

О содержании степной гадюки Башкирова <i>Vipera (Pelias) renardi bashkirovi</i> в неволе А. А. Фурман, И. З. Хайрутдинов, В. И. Гаранин	283
Иерархический подход в изучении пространственного размещения прыткой ящерицы <i>Lacerta agilis</i> в фрагментированном ландшафте В. Ф. Хабибуллин	288
Социальные отношения у Squamata: подходы к изучению А. Ю. Целлариус	293
Влияние солнечной радиации на температуру тела рептилий Пермского края Н. А. Четанов	304
Некоторые демографические и репродуктивные характеристики популяций живородящей ящерицы (<i>Zootoca vivipara</i>) северной тайги Западной Сибири Р. Р. Шамгунова, В. П. Стариков	308
Размещение и плотность популяции обыкновенного ужа (<i>Natrix natrix</i>) на северной границе ареала в Западной Сибири А. В. Шишкин	312
Сравнительный анализ свойств ядов гадюк Волжского бассейна И. В. Шуришина, А. Л. Маленев, О. В. Зайцева, А. Г. Бакиев	315
Распространение и экология сибирского углозуба (<i>Salamandrella keiserlingii</i> Dybowski, 1870) в Забайкалье Н. А. Щенина	319
Резолюция Четвертого съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского	325
Авторский указатель	328

Научное издание

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

**Материалы Четвертого съезда
Герпетологического общества им. А. М. Никольского**

Редакторы *Н. Б. Ананьева (гл. редактор), Л. Я. Боркин, И. Г. Данилов,
И. В. Доронин (секретарь), Е. А. Дунаев, В. И. Иценко,
А. В. Коросов, В. Н. Куранова, Г. А. Лада, С. Н. Литвинчук,
Н. Л. Орлов, В. Ф. Орлова, Р. И. Замалетдинов, Б. С. Туниев,
Р. Г. Халиков, А. Ю. Целларнус*

Компьютерная верстка *Р. Г. Халикова*

Подписано в печать 01.03.2011. Формат 60×90 / 16.

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 21 + 0,25 вкл. Тираж 300 экз. Заказ №30

Издательство «Русская коллекция»
199178, Санкт-Петербург, В.О., 13-я линия, 30, офис 4