



УКРАЇНСЬКЕ ГЕРПЕТОЛОГІЧНЕ ТОВАРИСТВО  
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
НАЦІОНАЛЬНИЙ НАУКОВО-ПРИРОДНИЧИЙ МУЗЕЙ

# ПРАЦІ УКРАЇНСЬКОГО ГЕРПЕТОЛОГІЧНОГО ТОВАРИСТВА

ПРАЦІ УКРАЇНСЬКОГО ГЕРПЕТОЛОГІЧНОГО ТОВАРИСТВА № 4 • 2013



№ 4 • 2013

ISBN 978-966-02-5380-3 (серія)  
ISBN 978-966-02- (Вип. 4)

Праці Українського герпетологічного товариства  
Видання Українського герпетологічного товариства

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

**Головний редактор** **Editor-in-chief**  
д.б.н., проф. Є. М. Писанець Prof. E. M. Pisanets

| <b>Редакційна колегія</b>                          | <b>Editorial bord</b>                          |
|--|--|
| д.б.н., проф. Ананьєва Н. Б. (С.-Петербург, Росія) | Prof. Ananjeva N. B. (St. Petersburg, Russia)  |
| д.б.н., проф. Аністратенко В. В. (Київ, Україна)   | Prof. Anistratenko V. V. (Kyiv, Ukraine)       |
| к.б.н. Боркін Л. Я. (С.-Петербург, Росія)          | PhD. Borkin L. J. (St. Petersburg, Russia)     |
| д.б.н., проф. Смелянов І. Г. (Київ, Україна)       | Prof. Emelyanov I. G. (Kyiv, Ukraine)          |
| к.б.н. Малюк А. Ю. (Київ, Україна)                 | PhD. Maljuk A. J. (Kyiv, Ukraine)              |
| к.б.н. Літвінчук С. М. (С.-Петербург, Росія)       | PhD. Litvinchuk S. N. (St. Petersburg, Russia) |
| к.б.н. Погребняк С. Г. (Київ, Україна)             | PhD. Pogrebnyak S. G. (Kyiv, Ukraine)          |
| д.б.н., проф. Рековець Л. І. (Київ, Україна)       | Prof. Rekovets L. I. (Kyiv, Ukraine)           |
| д.б.н., проф. Радченко В. Г. (Київ, Україна)       | Prof. Radchenko V. G. (Kyiv, Ukraine)          |
| к.б.н. Ремінний В. Ю. (Київ, Україна)              | PhD. Reminnyi V. Yu. (Kyiv, Ukraine)           |

Редактор Г. А. Городиська  
Комп'ютерна верстка С.Г. Погребняк

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

Підписано до друку 07.10.2013 р. Формат 70×108/16.  
Папір офсетний. Гарнітура Times New Roman.  
Ум. друк. арк. 16,63. Обл.-вид. арк. 16,90. Тираж 100 прим. Зам № 3703.

Свідоцтво про державну реєстрацію № 14811-3782Р від 16.10.2008 р.  
Затверджено до друку Президією Українськог Герпетологічного Товариства,  
(протокол № 5 від 04.10.2013 р.)

Друкарня Видавничого дому «Академперіодика» НАН України  
01004, Київ, вул. Терещенківська, 4  
Свідоцтво про внесення до державного реєстру  
суб'єктів видавничої справи серії ДК 544 від 27.07.2001 р.

# ПРАЦІ УКРАЇНСЬКОГО ГЕРПЕТОЛОГІЧНОГО ТОВАРИСТВА № 4/2013

НАУКОВЕ ВИДАННЯ • ЗАСНОВАНЕ У 2008 РОЦІ • ВИХОДИТЬ РАЗ НА РІК • КИЇВ

## Зміст

|  |         |
|--|---------|
| АНАНЬЕВА Н.Б. Современное состояние проблем филогении и биогеографии игуаноморфных ящериц (Sauria, Reptilia) .....   | 3-10    |
| АКУЛЕНКО Н.М. Пигментные клетки печени бесхвостых амфибий: физиологическая роль и возможное применение в целях биоиндикации .....  | 11-21   |
| БОНДАРЄВА А.А., СЕДОВА К.В., ШАБАНОВ Д.А. Порівняння деяких гематологічних показників диплоїдних та триплоїдних <i>Pelophylax esculentus</i> .....   | 22-26   |
| БУРАКОВА А.В., ВЕРШИНІН В.Л. Анализ паразитофауны озёрной лягушки, <i>Pelophylax ridibundus</i> (Anura, Ranidae) нативных и инвазивных популяций Урала .....   | 27-36   |
| ВЕРШИНІН В.Л., БАЙТИМИРОВА Е.А. Размерно-возрастные особенности популяции <i>Rana arvalis</i> (Anura, Ranidae) в условиях геохимической специфики лесостепного Зауралья .....  | 37-41   |
| ВЕРШИНІН В.Л., ВЕРШИНІНА С.Д. Влияние локальных изменений климата на земноводных как отражение глобальных процессов .....  | 42-48   |
| ЕПЛАНОВА Г.В. Внутри- и межпопуляционная изменчивость признаков фоллидоза прыткой ящерицы в близкорасположенных местообитаниях .....   | 49-54   |
| ИБРАГИМОВА Д.В. Морфологическая дифференциация остромордой лягушки, <i>Rana arvalis</i> (Amphibia, Ranidae) города Сургута .....   | 55-63   |
| ЛЯШКОВ С.М. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у остромордой лягушки: формирование и закономерности проявления .....   | 64-86   |
| МАРУЩАК О.Ю., МУРАВИНЕЦЬ О.А. Морфологічні аномалії в природних популяціях безхвостих амфібій (Amphibia, Anura) на теренах України .....   | 87-94   |
| МАТВЕЕВ А.С., КУКУШКИН О.В., СОКОЛОВ Л.В. Обыкновенная стенная ящерица, <i>Podarcis muralis</i> (Sauria, Lacertidae) — новый вид в фауне Украины .....   | 95-108  |
| НЕКРАСОВА О.Д. К изучению герпетофауны долины Сухого лимана (Украина) .....  | 109-117 |
| НОВРУЗОВ Н.Э. Некоторые данные по разведению и выращиванию средиземноморской черепахи <i>Testudo graeca</i> (Reptilia, Testudines) в условиях открытого вольера .....  | 118-122 |
| ПЕСКОВ В.Н., МАЛЮК А.Ю., МАТВЕЕВ А.С. Изменчивость морфометрических признаков, морфологическое и популяционное разнообразие <i>Lacerta agilis chersonensis</i> (Squamata, Lacertidae) .....                                | 123-131 |
| ПИСАНЕЦ Е.М., СУРЯДНАЯ Н.Н., МАНУИЛОВА О.Н., ПИСАНЕЦ А.М. Анализ изменчивости кариотипа зелёной жабы, <i>Bufo viridis</i> (Amphibia, Bufonidae) Крыма .....  | 132-139 |
| ПОЛЫНОВА Г.В., БАЖИНОВА А.В. Новые данные по половозрастной структуре популяции круглоголовки-вертхвостки, <i>Phrynocephalus guttatus guttatus</i> , (Agamidae, Sauria) в песчаных полупустынях Астраханской области ..... | 140-147 |
| СКРИПЧЕНКО Е.В. Особенности структуры стромы костного мозга у представителей наземных пойкилотермных позвоночных .....   | 148-155 |
| СМИРНОВ Н.А. Анализ распространения альпийского тритона, <i>Ichthyosaura alpestris</i> (Caudata, Salamandridae), в Украине .....   | 156-164 |
| СТЕПАНЕНКО А.А. Показатели метаболизма соединительной ткани в сыворотке крови клинически здоровых рептилий .....   | 165-169 |
| ТАРАСЕНКО М.О., МЕЛІКСЕТАН А.О. Мінливість морфометричних показників та меристичних ознак фоллидозу вужа водяного ( <i>Natrix tessellata</i> ) в межах НПП «Подільські Товтри» .....                                       | 170-174 |
| УТЕШЕВ В.К., КАУРОВА С.А., ШИШОВА Н.В., МАНОХИН А. А., МЕЛЬНИКОВА Е.В., ГАХОВА Э.Н. Современные технологии разведения амфибий .....  | 175-183 |
| ЧЕРЛИН В.А. Сравнение термобиологии трёх видов змей Средней Азии, <i>Echis multisquamatus</i> , <i>Spalerosophis diadema</i> , <i>Psammophis lineolatus</i> (Reptilia, Viperidae; Reptilia, Colubridae) .....              | 184-189 |

# PROCEEDING OF THE UKRANIAN HERPETOLOGICAL SOCIETY

## № 4/2013

SCIENTIFIC EDITION • FOUNDED IN 2008 • YEAR-BOOK • KYIV

---

### Contents

|  |         |
|--|---------|
| ANANJEVA N.B. The present state of the problems of phylogeny of Iguania lizards (Sauria, Reptilia) .....   | 3-10    |
| AKULENKO N.M. Pigment cells of the Anura liver: physiological role and possible application to bioindication .....   | 11-21   |
| BONDAREVA A.A., SEDOVA K.V., SHABANOV D.A. The comparison of several hematological parameters of diploid and triploid <i>Pelophylax esculentus</i> .....   | 22-26   |
| BURAKOVA A. V., VERSHININ V. L. Analysis of the parasites in marsh frog, <i>Pelophylax ridibundus</i> (Anura, Ranidae) native and an invasive populations of the Urals .....   | 27-36   |
| VERSHININ V., BAYTIMIROVA E. Age-dimensional features of population of <i>Rana arvalis</i> (Anura, Ranidae) under specific geochemical conditions of forest-steppe Urals .....   | 37-41   |
| VERSHININ V.L., VERSHININA S.D. Influence of local climate change on Amphibians as a Reflection of global processes .....  | 42-48   |
| EPLANOVA G.V. Intra-and interpopulation variability of folidosis of sand lizard in closely spaced localities .....   | 49-54   |
| IBRAGIMOVA D.V. The morphological differentiation of moor frogs <i>Rana arvalis</i> (Amphibia, Ranidae) of Surgut town .....   | 55-63   |
| LYAPKOV. S.M. Geographical variation and sexual differences of body length and composition in <i>Rana arvalis</i> : the development and phenotype trends .....   | 64-86   |
| MARUSCHAKA., MURAVYNETS A. Morphological abnormalities in natural populations of anurans (Amphibia, Anura) in Ukraine .....  | 87-94   |
| MATVYEYEV A.S., KUKUSHKIN O.V., SOKOLOV L.V. Common wall lizard, <i>Podarcis muralis</i> (Sauria: Lacertidae), as a new species in the fauna of Ukraine .....  | 95-108  |
| NEKRASOVA O.D. To the study of the herpetofauna in the Sukhyi Estuary Valley (Ukraine) .....   | 109-117 |
| NOVRUZOV N.E. Some Data on breeding and rearing of the mediterranean tortoises, <i>Testudo graeca</i> (Reptilia, Testudines) at the conditions of an open-air enclosure .....  | 118-122 |
| PESKOV V., MALJUK A., MATVEEV A. Variability of morphometric characters, morphological and population diversity of individuals in the population of <i>Lacerta agilis chersonensis</i> (Squamata, Lacertidae) .....                    | 123-131 |
| PYSANETS Y.M., SURYADNA N.N., MANUILOVA O.N., PYSANETS A.M. Analysis of the karyotype variation of the green toad, <i>Bufo viridis</i> (Amphibia, Bufonidae) from the Crimea .....   | 132-139 |
| POLINOVA G., BAZHINOVA A. New data on the age and sex structure of the population of toad-randy, <i>Phrynocephalus guttatus guttatus</i> (Agamidae, Sauria) in the sandy semi-deserts of Astrakhan region .....                        | 140-147 |
| SKRYPCHENKO H.V. Features of the structure of bone marrow stroma from representatives of terrestrial poikilothermal vertebrates .....  | 148-155 |
| SMIRNOV N.A. Analysis of distribution of the alpine newt, <i>Ichthyosaura alpestris</i> (Caudata, Salamandridae) in Ukraine .....  | 156-164 |
| STEPANENKO A.A. The indexes of connective tissue metabolism in blood serum of healthy reptiles .....   | 165-169 |
| TARASENKO M., MELIQSETYAN A. Variability of morphometric parameters and meristic characters of foldsosis water snake in NPP "Podolski Tovtry" .....  | 170-174 |
| UTESHEV V.K., KAUROVA S.A., SHISHOVA N.R., MANOKHIN A.A., MELNIKOVA E.V., GAKHOVA E.N. Modern technology amphibian breeding .....  | 175-183 |
| CHERLIN V.A. The comparison of thermal biology of three snake species from Middle Asia <i>Echis multisquamatus</i> , <i>Spalerosophis diadema</i> and <i>Psammodromus lineolatus</i> (Reptilia, Viperidae; Reptilia, Colubridae) ..... | 184-189 |

УДК 574;598.112

## СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМ ФИЛОГЕНИИ ИГУАНОМОРФНЫХ ЯЩЕРИЦ (SAURIA, REPTILIA)

**Н.Б. Ананьева**

Учреждение Российской Академии наук Зоологический институт РАН,  
Университетская наб.,1, Санкт-Петербург, 199034 Россия  
E-mail: natalia\_ananjeva@yahoo.com

**Современное состояние проблем филогении и биогеографии игуаноморфных ящериц (Sauria, Reptilia). Ананьева Н.Б.** — В представленном обзоре обобщены результаты современных филогенетических исследований ключевой группы чешуйчатых пресмыкающихся — игуаноморфных ящериц. Рассматривается вклад различных методологий и методов в результаты анализа филогении чешуйчатых пресмыкающихся, в том числе в определение положения игуаноморфных ящериц на филогенетическом древе рептилий.

Ключевые слова: чешуйчатые пресмыкающиеся, игуаноморфные ящерицы, филогенетические взаимоотношения, молекулярная филогения.

**The present state of the problems of phylogeny of Iguania lizards (Sauria, Reptilia). Ananjeva N.B.** — This review presents the results of modern phylogenetic studies of key group of squamate reptiles — Iguania lizards. We consider the contribution of the different methodologies and techniques in the analysis of the phylogeny of squamate reptiles, including the determination of the position of Iguania lizards on the phylogenetic tree of reptiles.

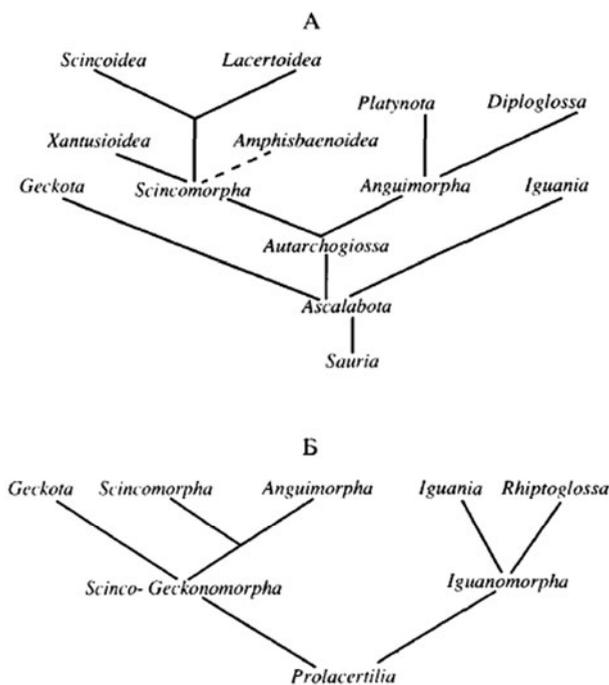
Key words: squamate reptiles, Iguania lizards, phylogenetic relations, molecular phylogeny.

### Введение

В последние десятилетия произошли революционные изменения в традиционных представлениях об эволюции, биогеографии, филогенетическом и таксономическом разнообразии чешуйчатых пресмыкающихся, в том числе геккономорфных и игуаноморфных, а также сцинко-лацертоидных ящериц и ценофидных змей (Moody, 1980; Frost, Ethridge, 1989; Macey et al., 2000; Lee, 2000; Ананьева, 2004; 2011; Townsend et al., 2004; Ricklefs et al., 2007; Vidal, Hedges, 2005, 2009). Получены принципиально новые результаты исследований морфологических нескелетных признаков, распространения среди них диффузных гомоплазий (Lee, 2000), данные по структуре и морфогенезу зубной системы и покровных структур (Dujsebajeva et al., 2007; Smirina, Ananjeva, 2007), а также филогенетическому разнообразию и представительству каждой клады в тропических и умеренных широтах (Ananjeva et al., 2011; Ricklefs et al., 2007; Ананьева, Орлов, 2008, 2008 а). Чешуйчатые, пресмыкающиеся (около 8000 видов) наряду с воробьинообразными птицами (около 6000 видов) рассматриваются авторами гипотезы об эволюционной диверсификации клад (Ricklefs et al., 2007) как два доминирующих комплекса современной фауны наземных позвоночных животных. На основании строения

эмбриональных приспособлений второго порядка (впервые исследованных А.М. Сергеевым в 1940 г.) в новейших филогенетических построениях выделена клада *Unidentata*, включающая дибамид и гекконов, обладающих парной закладкой яйцевых зубов (Vidal, Hedges, 2005). Были получены серьезные аргументы в пользу монофилии агамовых ящериц, сформулированы и верифицированы предположения о ранней эволюционной истории примитивных родов *Leiolepis* и *Uromastix* и дивергенции западной и восточной клад агамовых ящериц (Macey et al., 2000; Ананьева, 2004, 2011).

Согласно традиционным представлениям, основанным на анализе морфологических признаков, *Squamata* разделяются на две основные клады: *Iguania* (Iguanidae, Agamidae, Chamaeleonidae) и *Scleroglossa* (Dibamidae, Amphisbaenia, Serpentes, Gekkonidae, Xantusiidae, Lacertidae, Teiidae, Gymnophthalmidae, Scincidae, Cordylidae, Anguinae, Xenosauridae, Shinisauridae, Helodermatidae, Varanidae). Кроме того, выделяется группа *Autarchoglossa*, которая включает всех *Scleroglossa*, за исключением *Gekkota*, а положение *Dibamidae*, *Amphisbaenia* остается дискуссионным (*Scleroglossa incertae sedis*) (Estes et al., 1988). Следует отметить, что полученные нами результаты подтверждают филогенетическую концепцию, высказанную Сухановым (1961) и получившую свое развитие в исследованиях Эстеса (Estes et al., 1988). Отметим, что всех игуаноморфных ящериц объединяет синапоморфия — непарное состояние закладки яйцевых зубов (Ананьева, 2004; Ананьева, Орлов, 2012). Согласно этой ставшей традиционной точке зрения игуаноморфные ящерицы (*Iguania*), объединяющие три семейства *Agamidae*, *Chamaeleonidae* и *Iguanidae*, позиционируются как монофилетическая группа, сестринская по отношению ко всем остальным чешуйчатым (рис. 1).



**Рис. 1.** Филогенетические взаимоотношения современных ящериц: А — по Кэмп (Camp, 1923); Б — по Суханову, (1961).

**Fig. 1.** Phylogenetic relationships of modern lizards: А — by Camp (Camp, 1923), В — by Sukhanov (1961).

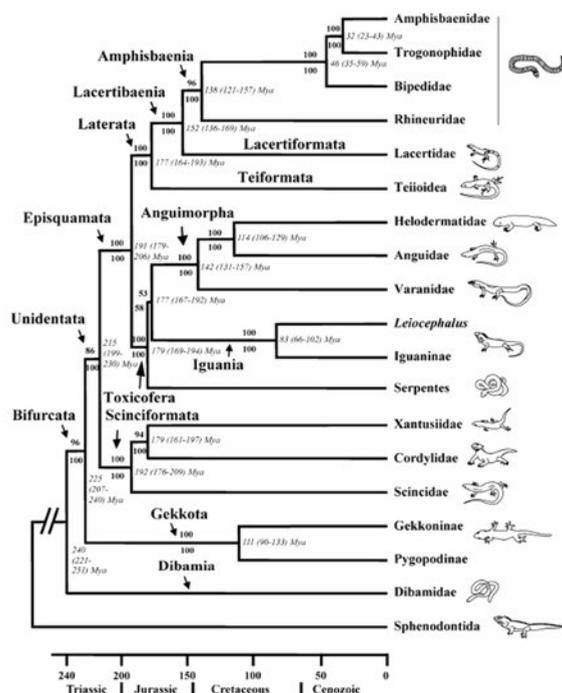
## Результаты молекулярно-генетических исследований

Развитие современных представлений о филогенетических взаимоотношениях чешуйчатых рептилий в значительной мере происходит в молекулярно-генетическом контексте (Vidal, Hedges, 2005, 2009; Wiens et al., 2012). В молекулярно-филогенетических исследованиях французских ученых в анализе 19 таксонов чешуйчатых рептилий были использованы последовательности ДНК (6192 пар оснований), 9 ядерных протеин-кодирующих генов (C\_mos, RAG1, RAG2, R35, HOXA13, JUN,  $\alpha$ \_enolase, amelogenin и MAFB) были изучены для более 50 видов, представляющих основные эволюционные линии Squamata. Дж. Вайенс с соавторами (Wiens et al., 2012) в своей статье создают филогенетическое древо, построенное в результате анализа 44 ядерных генов у 161 вида ящериц, змей и игуан. Полученные данные входят в серьезные противоречия с предшествующими филогенетическими схемами и дают основу для новой предложенной авторами классификации. В особенности это относится к игуаноморфным ящерицам, характеризующимся рядом примитивных черт, но занявшим на новом молекулярном древе принципиально иное положение — среди форм, рассматриваемых как продвинутые.

«Игуаноморфный» методологический конфликт интересен тем, что он вышел за рамки дискуссии в специальной герпетологической и зоологической литературе. Последние публикации об эволюции чешуйчатых рептилий стали ареной острой полемики о правильной оценке молекулярных методов, презумпция приоритета которых нередко признаётся в зоологии. Эта проблема рассматривалась в таком авторитетном академическом журнале Американской ассоциации содействия развитию науки как «Science» (Losos et al., 2012), а также широко обсуждалась в научно-популярной прессе (Неймарк, 2012) как пример осмысления специфики молекулярной эволюции и возможности оценки противоречивости анализа молекулярных и морфологических данных, хорошо известной исследователям различных организмов. В 2004 г. широко развернутые молекулярные исследования митохондриального и ядерного генома чешуйчатых рептилий кардинально изменили существующие представления об их взаимоотношениях (Townsend et al., 2004; Vidal, Hedges, 2004). Согласно полученным результатам, Iguania уже не представляют собой базальную кладу чешуйчатых, а, напротив, позиционируется как производная эволюционная линия, кластеризующаяся вместе с ангуиноморфными ящерицами и/или змеями. Последующие молекулярные исследования подтвердили, что группа Scincomorpha не является монофилетической, а также показали глубокие отличия в трактовке положения Iguania: как сестринской группы по отношению к змеям (Wiens et al. 2010, fig. 6), Anguimorpha (Vidal, Hedges, 2005; Fry et al., 2006; Kumazawa, 2007), Gekkota (Voronov et al., 2011), Anguimorpha плюс Scincidae (Douglas et al., 2010), либо Anguimorpha плюс Serpentes (Wiens et al., 2010, fig. 5). Е. Альберт с соавторами (Albert et al., 2009) получили филогенетическое древо, в котором Iguania не представляют собой монофилетическую группу, а Acrodonta и Serpentes формируют кладу, которая позиционируется как сестринская группа по отношению ко всем остальным чешуйчатым, а Iguanidae объединяется в одну кладу с Scincomorpha.

Такие противоречивые данные вызывают новые вопросы и сомнения в правильности оценки трендов глубоких эволюционных процессов в мезозойскую эру. В силу изменений представлений о положении Iguania на филогенетическом древе и отрицания классической дихотомии между Iguania и Scleroglossa само название Scleroglossa признается устаревшим и утратившим свое содержание. Важно отметить, что в предложенной на основании полученных данных новой классификации

использованы также данные о структуре яйцевых зубов. Безногие дибамиды занимают наиболее базальное положение в филогенетическом древе чешуйчатых. Отметим, что одно из современных и решающих доказательств родства этой группы ящериц неопределенного филогенетического положения с геккономорфными ящерицами было получено на основании данных о строении яйцевых зубов (Underwood, Lee, 2000). Остальные чешуйчатые объединяются в группу *Vifurcata*. Происхождение этого названия обусловлено морфологическим строением языка с разной формой бифуркации — от слегка разделенного у гекконид до глубоко раздвоенного у варанов и змей (Estes et al., 1988; Greer, 1985). Предложенное новое название, *Unidentata*, относится к группе, которая включает *Episquamata* и *Scinciformata*, и происходит от признака наличия одного яйцевого зуба. В эту группу не входят обладающие парными дефинитивными яйцевыми зубами виды *Dibamidae* и *Gekkota*, она объединяет всех остальных ящериц и змей — *Scinciformata* (*Scincidae*, *Xantusiidae*, *Cordylidae*) и *Episquamata* (все оставшиеся таксоны — *Laterata* (*Teiformata*, *Lacertiformata*), *Amphisbaenia* и *Toxicofera* (игуаноморфные, ангуиноморфные ящериц и змеи)). Последнее название объясняется наличием ядопродуцирующих видов в составляющих *Toxicofera* группах. Согласно этой новой филогенетической схеме ни вараны, ни роющие формы (амфисбены, дибамусы) не рассматриваются как ближайшие родственники змей. Отрицается монофилия *Scleroglossa* и *Autarchoglossa*, поскольку *Iguania* помещается на филогенетическом древе чешуйчатых рептилий внутри других групп, а не находится в базальной позиции. Таким образом, *Iguania* не рассматривается в данной филогенетической конструкции как примитивный уровень эволюции *Squamata*, а скорее как специализированная и успешная эволюционная линия (рис. 2).



**Рис. 2.** Филогенетическое древо современных чешуйчатых рептилий — по Видалу и Хеджесу (Vidal, Hedges, 2005).

**Fig. 2.** Phylogenetic tree of modern scaly reptiles by Vidal and Hedges (Vidal, Hedges, 2005).

### Морфологический и молекулярный подход — причины конфликта.

На заре возникновения молекулярной филогенетики возникла проблема конфликта между результатами морфологического и молекулярного анализа. Современные результаты молекулярной филогенетики внесли относительно слабые изменения в наши представления об основных группах многоклеточных организмов, однако, напротив, радикально перестроили многие «ветви» «древа жизни» для различных организмов. Наиболее характерен пример новых теорий об эволюционном положении китов в кладе парнокопытных (Losos et al., 2012).

Среди многочисленных примеров обсуждаемых несопадений между результатами анализа морфологических и молекулярных маркеров данные о филогении чешуйчатых рептилий, возможно, одни из наиболее выразительных среди позвоночных животных. Столь высокая степень несоответствия между морфологическими и молекулярными данными требует обсуждения и объяснения. Рассматривая Squamata как интересную модельную группу для исследования причин, объясняющих экстремальные методологические конфликты, высокопрофессиональная группа специалистов по ископаемым и современным чешуйчатым пресмыкающимся предприняла исчерпывающий анализ фенотипических признаков для проведения нового филогенетического анализа (Gauthier et al., 2012). Это исследование представляет собой часть проекта «Древо Жизни» по происхождению чешуйчатых и уникально по профессиональному уровню исполнителей, разнообразию и представительству изученного материала. Основная задача — определение клад Squamata на ранних стадиях дивергенции этой группы рептилий и выяснение их родственных взаимоотношений.

В исследование филогении были включены 192 вида чешуйчатых — 51 вымерших и 141 современных, рассмотрены 976 апоморфий для 610 фенотипических признаков. Это наиболее масштабное филогенетическое исследование позволило подтвердить ряд выводов, полученных в более ранних морфологических исследованиях, показав более высокую статистическую поддержку ряда ключевых клад. Выявлены некоторые новые элементы эволюционного древа, демонстрирующие значительные отклонения от традиционных представлений об эволюции ящериц (в том числе положение мозозавров и полиглифанодонтов на стволе Scleroglossa). Сохраняется противоречивость в трактовке результатов морфологической филогенетики длиннотелых, в основном, роющих чешуйчатых с редуцированными конечностями — особенно Dibamidae, Amphisbaenia и змей. В связи со сложностью интерпретации их взаимоотношений большие надежды на разрешение конфликта возлагались на генетические данные, вероятно, менее обремененные особенностями адаптивной конвергенции, связанной с роющим образом жизни. Таковые, однако, столь радикально отличаются от «фенотипических» филогений, что эти представления также нельзя рассматривать как окончательные.

Предпринятое морфологическое исследование (Gauthier et al., 2012) отличается от своих предшественников возможностями применения компьютерной томографии высокого разрешения, которая предоставляет беспрецедентный доступ к анализу краниальной анатомии. 247 из 610 признаков были впервые исследованы только благодаря применению этого метода. Расширение спектра морфологических признаков совместно со вторым бесценным преимуществом — включением в анализ «стволовых» ископаемых животных, обеспечило возможность полно исследовать экстремальные несоответствия между молекулярными и морфологическими топологиями. Несмотря на эту новую обширную базу данных, авторы не смогли обнаружить морфологические подтверждения для основных изменений в

трактовке дивергенций, которые были предложены молекулярными филогениями. Более того, данные Ж. Готье с соавторами (Gauthier et al., 2012) представили серьезные подтверждения той же традиционной филогении и фундаментальной топологии, которая была предложена морфологами — предшественниками: сохранилась базальная дихотомия *Iguania–Scleroglossa*, сестринские взаимоотношения между *Gekkota* and *Autarchoglossa*, и дивергенция между *Anguimorpha* и *Scincomorpha*. Анализ показал, что ни одна анатомическая синапоморфия не поддерживает положение *Iguania* в «кроне» эволюционного древа ящериц. Как мы видим, ключевое значение в этой дискуссии имеет вопрос о позиции игуаноморфных ящериц.

Когда две филогении принципиально различны, по крайней мере одна из них должна быть неверна. Исследователи предлагают два правдоподобных объяснения для этого конфликта (Losos et al., 2012). Во-первых, возможность того, что морфологические гомоплазии (сходство признаков, возникшее не из-за общего происхождения, а благодаря конвергенции, параллелизму и ряду других явлений, приводящих к независимому развитию сходных признаков (аналогий) многочисленны и значительны. Согласно этому объяснению, обилие гомоплазий приводит к ошибочным трактовкам филогений и неверному утверждению о том, что игуаноморфы обладают значительным количеством анцестральных состояний признаков и занимают базальное положение на эволюционном древе ящериц. Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) считают такое развитие событий маловероятным, потому что синапоморфии *Scleroglossa* происходят из функционально различных анатомических комплексов. Эти признаки имеют несвязанное эмбриологическое происхождение и различный характер роста, снижая вероятность общих объяснений, основанных на паттернах развития. Более того, для игуаноморф характерен широкий спектр «жизненных форм» от крупных растительноядных игуан до специализирующихся на питании муравьями пустынных рогатых ящериц и летучих драконов, способных к планирующему полету. Трудно представить, как этот многогранный набор характеристик может отражать адаптации ко всем типам образа жизни.

Можно ли предположить второй сценарий — что молекулярные данные и их интерпретация дают неверные результаты? Естественный отбор действует как на молекулярном, так и на морфологическом уровне, и примеры молекулярной конвергенции смешанных филогений подтверждают наши сомнения (Castoe et al., 2009). Более того, приходит понимание того, что дифференциальный отбор основного состава или отдельных кодонов может приводить к созданию необъективных моделей генетической эволюции, деформируя филогенетический анализ (Edwards, 2009). В этой ситуации важно понимать, какие процессы, в частности, в исследовании Дж. Вайенса (Wiens et al., 2012) могли оказаться решающими для столь радикальной деформации филогенетического древа чешуйчатых? Рассуждая на эту тему, исследователи выдвигают предположение о более высоких темпах молекулярной эволюции у игуаноморфных ящериц и змей, в связи с чем гены эволюируют иначе, чем в других эволюционных линиях чешуйчатых. Однако остается неясным, каким образом такая разнородность в скорости может исказить основные допущения, лежащие в основе моделей, призванных интерпретировать молекулярную филогению.

В этой очевидно конфликтной ситуации проблема остается открытой. Результаты молекулярного анализа утверждают, что в эволюции чешуйчатых проявляется поразительно высокое количество морфологических гомоплазий, но не предоставляют объяснений для корреляций между структурой и образом жизни. Если конвергенции имеют столь широкое распространение и играют важную

роль, то возникают большие сомнения в правомерности оценки положения ископаемых таксонов, для которых отсутствуют молекулярные данные. С другой стороны, морфологические признаки должны включать в себя последствия молекулярной эволюции, которые до сих пор не нашли своего объяснения.

Помимо интригующего несоответствия в результатах, исследование Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) показывает непреходящее значение морфологического изучения современных и ископаемых организмов и открывает многообещающие перспективы применения современных технологических методов в морфологии. Отметим, что ящерицы в целом и игуаны в частности заставляют выразить некоторые сомнения в непогрешимости результатов молекулярных филогений. Необходимо более глубокое проникновение в специфику молекулярной эволюции, в которой возможно влияние конвергентного сходства, такого же, как и в эволюции морфологической. Целью будущих исследований будет также выяснение вопроса о том, какова роль более высокой скорости молекулярной эволюции у змей и игуан по сравнению с другими линиями ящериц.

*Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 12-04-00057.*

- Ананьева Н.Б. Филогения и биогеография агамовых ящериц (Agamidae, Lacertilia, Reptilia): обзор концепций и результатов молекулярных и морфологических исследований // Усп. совр. биол. — 2004. — 124, № 1. — С. 44–56.
- Ананьева Н.Б. Таксономическое разнообразие и филогенетические связи палеарктических агам (Agaminae, Agamidae, Sauria) // Усп. совр. биол. — 2011. — 131, № 5. — С. 578–586.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. Агамовые ящерицы (Agamidae, Acrodonta, Sauria) Вьетнама. 1. Аннотированный список // Зоол. журн. — 2008 а. — 87, вып. 3. — С. 306–318.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. Агамовые ящерицы (Agamidae, Acrodonta, Sauria) Вьетнама. 2. Определительные таблицы. Анализ распространения в Юго-Восточной Азии // Зоол. журн. — 2008 б. — 87, вып. 4. — С. 436–445.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л. Яйцевые зубы чешуйчатых рептилий и их филогенетическое значение // Зоол. журн. — 2012. — 91, вып. 11. — С. 1351–1357.
- Неймарк Е. Игуаны голосуют против молекулярной филогенетики // Элементы — Систематика, эволюция, методология науки — 20.12.2012 — <http://elementy.ru/news/431954>
- Сергеев А.М. О филогении некоторых эмбриональных приспособлений рептилий. II. О филогении эмбриональных приспособлений, коррелятивно связанных с твердыми яйцевыми оболочками // Изв. АН СССР. Отд. Биол. наук — 1940. — С. 3–30.
- Суханов В.Б. Некоторые вопросы филогении и системы Lacertilia (s. Sauria) // Зоол. журн. — 1961. — 40, вып. 1 — С. 73–83.
- Albert E.M., Sanmauro D., Garcia-Paris M., et al. Effect of taxon sampling on recovering the phylogeny of squamate reptiles based on complete mitochondrial genome and nuclear gene sequence data // Gene — 2009. — 441(1–2) — P.12–21.
- Ananjeva N.B., X.Guo, Y.Wang. Taxonomic diversity of agamid lizards (Reptilia, Sauria, Acrodonta, Agamidae) from China: a comparative analysis // Asian Herpetological Research. — 2011.—2(3) —P. 117–128.
- Castoe T.A., Koning de A.P.J., Kim H.-M. et al. Evidence for an ancient adaptive episode of convergent molecular evolution // Proc Natl Acad Sci USA — 2009.—106. — 8986–8991.
- Douglas M.E., Douglas M.R., Schuett G.W. et al. Conservation phylogenetics of helodermatid lizards using multiple molecular markers and a supertree approach // Molecular Phylogenetics and Evolution — 2010. — 55 —P. 153–167.
- Dujsevayeva T.N., Ananjeva N.B., Miroshnichenko L.V. Studies on specialized epidermal derivatives in iguanian lizards. I. Gross morphology, topography and histology of callose scales in the Asian Rock Agama, *Laudakia himalayana* (Steindachner, 1869) (Squamata: Agamidae) // Amphibia–Reptilia — 2007.— 28. — P.: 537 — 546.
- Estes R., Queiroz K.De, Gauthier J. Phylogenetic relationships within Squamata // Phylogenetic Relationships of the Lizard Families. — Stanford University Press. 1988. —P. 119–281.
- Frost D., Etheridge R. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata) // Miscellaneous Publication of the University of Kansas Museum of Natural History — 1989. — 81.— P.1–65.

- Fry B.G., Vidal N., Norman J.A. et al. Early evolution of the venom system in lizards and snakes // *Nature*. — 2006. — 439. — P. 584–588.
- Gauthier, J.A., Kearney, M., Maisano, J.A. et al. Assembling the Squamate Tree of Life: Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record // *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53(1) April 2012.
- Greer A.E. Facial tongue-wiping in xantusiid lizards: its systematic implications // *Journal of Herpetology* — 1985. — 19. — P. 174–175.
- Kumazawa Y. Mitochondrial genomes from major lizard families suggest their phylogenetic relationships and ancient radiations // *Gene*. — 2007. — 388. — P. 19–26.
- Lee M. S. Y. Soft anatomy, diffuse homoplasy, and the relationships of lizards and snakes // *Zoologica Scripta*. — 2000. — 29. — P. 101–130.
- Losos J.B., Hillis D.M., Greene H.W. Who speaks with a forked tongue? // *Science*. — 2012 — 338 — P. 1428–1429.
- Macey, J., Schulte J.A. II, Larson A. et al. Evaluating Trans-Tethys Migration: An Example Using Acrodont Lizard // *Systematic Biology*. — 2000. — 49. — P. 233 — 256.
- Moody S. Phylogenetic and historical biogeographic relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia, Lacertilia): Unpublished Ph.D. Thesis. University of Michigan. — 1980. — 373 p.
- Ricklefs R.E., Losos J.B., Townsend T.M. Evolutionary diversification of clades of squamate reptiles // *J. Evol. Biology* — 2007. — 20. — P. 1751–176.
- Smirina E.M., Ananjeva N.B. Growth layers in different bones and acrodont teeth of the agamid lizard *Laudakia stoliczka* (Blanford, 1875) (Agamidae, Sauria) // *Amphibia — Reptilia* — 2007. — 2 — P. 193–204.
- Townsend, T., Larson, A., Louis, E. J., Macey, J. R. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree // *Syst. Biology*. — 2004. — 53. — P. 735–757.
- Underwood G., Lee M.S.Y. The egg teeth of Dibamus and their bearing on possible relationships with gekkotan lizards // *Amphibia–Reptilia*. — 2000. — 21. — P. 507–511.
- Vidal N., Hedges S.B. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein coding genes // *C. R. Biologies*. — 2005. — 328. — P. 1000–1008.
- Vidal N., Hedges S.B. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians // *C. R. Biologies*. — 2009. — 332. — P. 129–139.
- Voronov A.S., Shibalev D.A., Kupriyanova N.S. Evolutionary relationships between reptiles inferred from the comparison of their ITS2 sequences // *Russian Journal of Genetics* — 2011— 47. — P. 864–873.
- Wiens J.J., Kuczynski C.A., Townsend T. et al. Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa // *Systematic Biology*. — 2010. — 59(6). — P. 674–688.
- Wiens J.J., Hutter C.R., Mulcahy D.G. et al. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species // *Biol. Lett.* — 2012. — 8. — P. 81043–1046.

УДК 597.851 (477.7)

## **ПИГМЕНТНЫЕ КЛЕТКИ ПЕЧЕНИ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ: ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ И ВОЗМОЖНОЕ ПРИМЕНЕНИЕ В ЦЕЛЯХ БИОИНДИКАЦИИ**

**Н.М Акуленко**

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницького, 15/2, Киев, ГСП, 01601 Украина  
E-mail: akden@i.ua

**Пигментные клетки печени бесхвостых амфибий: физиологическая роль и возможное применение в целях биоиндикации. Акуленко Н. М.** — На примере зелёных лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) показано, что пигментные клетки печени амфибий участвуют в процессах репарации паренхимы печени и метаболическом обеспечении процессов кроветворения. В зонах антропогенного загрязнения репаративные процессы активизированы, поэтому запросы на синтез и расход пигментов возрастают. При относительно слабых поражениях паренхимы печени возрастает среднее количество пигментных включений в печени, что указывает на адаптивно-компенсаторные реакции. При уровне загрязнения опасном для выживания популяции, количество пигментных включений становится минимальным. Таким образом, изменение количества пигментных включений в печени амфибий может быть использовано для определения степени антропогенного загрязнения биотопа.

Ключевые слова: Амфибии, загрязнение, печень, пигменты, кроветворение, лейкоцитарная формула

**Pigment cells of the Anura liver: physiological role and possible application to bio-indication. Akulenko N.M.** — On the example of the green frog (*Pelophylax esculentus* complex) it was showed that the pigment cells of the amphibian liver are involved in the repair processes of the liver parenchyma and metabolic processes of hematopoiesis. In areas of anthropogenic pollution repair processes activated, so requests for pigment synthesis and consumption increase. When the parenchymal liver lesions are relatively weak the average number of pigment inclusions in the liver increases indicating presence of the compensatory-adaptive response. When level of the pollution is threatening the survival of the population, the amount of pigment inclusions is minimized. Thus, the change in the amount of pigment inclusions in the liver of amphibians can be used to determine the degree of anthropogenic pollution of habitat.

Key words: Amphibians, pollution, liver, pigments, blood, leukogram.

### **Введение**

В течение ряда лет многие авторы отмечают, что бесхвостые амфибии, и особенно комплекс видов зелёных лягушек являются перспективнейшей группой для использования в целях биологического мониторинга. Разработка методов использования бесхвостых амфибий для индикации антропогенных загрязнений остается важной практической задачей для зоологов и экологов (Чернышова, Старостин, 1994; Вершинин, 2004; Максимов, 2010; Пескова, Жукова, 2012 и др.). Однако применение для этой цели подходов, отработанных ранее для решения вопросов

фаунистики и систематики, вызывает ряд вопросов. В целях систематики используются генетически обусловленные признаки, по большей части связанные со скелетом. Загрязнение среды вызывает в первую очередь патологические или компенсаторные физиологические реакции со стороны паренхиматозных органов. Это две совершенно различные группы признаков; установить между ними причинно-следственные связи как правило невозможно. Изменения в форме и пропорциях скелета у животных на загрязненных территориях указывают либо на изменение генетического гомеостаза в данной популяции, либо, если это выраженные нарушения морфогенеза, они являются непосредственным следствием тератогенеза. Первый из этих процессов может иметь много причин помимо собственно загрязнения. Наличие же тератогенных изменений указывает только то, что организм претерпел сильное воздействие на определённой стадии эмбрионального развития. Само по себе наличие тератогенных изменений не несёт информации ни о специфичности этого воздействия, ни о состоянии среды обитания в остальное время.

Наличие патологических и компенсаторных изменений гистоструктуры печени представляет собой наиболее адекватный показатель для определения того, насколько животные, в частности амфибии, подвергаются токсическому воздействию в антропогенных ландшафтах и даже позволяет количественно сравнивать степень биологического воздействия загрязнения в различных биоценозах (Акуленко, Жалай, 2011; Акуленко и др., 2012). Однако методики для определения гистологических изменений в печени животных не только непривычны для зоологов. Они являются технически довольно сложными, что сужает возможности их применения. Поэтому представляется целесообразным разработку более простых методов для определения степени повреждения печени амфибий.

Для печени амфибий в норме характерно наличие меланомакрофагальных скоплений, которые содержат пигменты — меланин и гемосидерин. Указанные пигменты синтезируются в пигментных клетках, а также присутствуют в макрофагах в качестве фагоцитарных включений. У амфибий пигментные клетки печени являются самостоятельной линией клеточной дифференцировки, которая функционально взаимодействует с макрофагами, является метаболически активной и постоянно обновляется (Акуленко, 1998; Barni et al., 2002). Меланин в пигментных клетках печени амфибий и рептилий химически нейтрализует перекиси липидов, свободные радикалы и другие химически агрессивные продукты ферментативного окисления (Corsaro et al., 1995). В норме такие вещества образуются при деятельности макрофагов и нейтрофилов. В связи с особенностями защитных механизмов амфибий, ферментативное расщепление патогенного материала лейкоцитами и макрофагами имеет для них гораздо большее значение, чем для млекопитающих. Поэтому восстановление окисленных продуктов меланином является важной частью поддержания гомеостаза в органах клиренса амфибий (Venditti et al., 1999). Из поврежденных гепатоцитов в межклеточную среду также выходят окислительные ферменты, способные разрушить здоровые клетки. В таких случаях меланин позволяет обезвредить химически агрессивные соединения в очагах некроза печени и является дополнительным фактором, обуславливающим лучшую, чем у млекопитающих, способность к регенерации (Акуленко, 2009).

Гемосидерин, второй пигмент, постоянно присутствующий в печени амфибий, содержит гем, который является частью не только гемоглобина, но и ряда других ферментов в гепатоцитах и в лейкоцитах. Наличие запасов гема в печени метаболически обеспечивает дифференцировку в ней соответствующих клеток. Таким образом, пигментные клетки печени амфибий участвуют не только в процессах неспецифической защиты организма, но и в процессах репарации печени в

ответ на токсические повреждения (Акуленко, 2009), в процессах эритро- и миелопоэза, в том числе компенсаторного (Акуленко, 2010). Рядом исследователей показано, что в условиях антропогенного загрязнения количество пигментных включений в печени пойкилотермных позвоночных изменяется (Agius, Roberts, 2003; Акуленко, 2003, 2009; Fenoglio et al., 2005 и др.), что легко объяснить участием пигментных клеток в репарации повреждений печени. Поэтому количественное определение пигментов в печени амфибий потенциально может быть методом выявления степени токсического воздействия на организм животных. Однако, учитывая, что функции и свойства пигментсодержащих клеток в паренхиматозных органах пойкилотермных позвоночных в целом изучены явно недостаточно, мы решили поставить опыт, показывающий непосредственную связь изменения количества пигментов в печени лягушки со степенью повреждения гепатоцитов. Определение наличия (или отсутствия) такой связи было первой задачей нашего исследования.

Проведенное нами исследование позволяло решить еще одну задачу. В последние годы всё больше исследователей делает попытки использовать показатели периферической крови бесхвостых амфибий в качестве тест-системы для определения степени загрязнения окружающей среды (Чернышова, Старостин, 1994; Вершинин, 2004; Пескова, Жукова, 2012 и др.). Такая возможность представляется очень соблазнительной, потому что исследование периферической крови может быть выполнено прижизненно. Однако по нашим предварительным данным на клеточный состав крови у зелёных лягушек в загрязнённых биоценозах действуют как минимум несколько разнонаправленных факторов (Акуленко, 2010), которые могут вызывать разнонаправленные сдвиги в составе крови и её клеточных элементов (Пескова, Жукова, 2012 и др.). Поэтому второй нашей целью в данном исследовании было проверить, насколько изменения формулы крови и процессов кроветворения связаны со степенью повреждения печени, то есть, позволяют ли изменения лейкоцитарной формулы определить степень токсического поражения организма в целом.

## Материалы и методы

Работа была выполнена на половозрелых представителях группы видов зелёных лягушек (*Pelophylax esculentus complex*) из агроценоза в окрестностях с. Ерчики на берегу р. Унава (29 самцов и самок, масса 12–50 г, длина тела 6–12 см.). Статистически обрабатывались данные общей выборки. Кроме того, из общего количества животных для отдельной статистической обработки были выделены еще две выборки: одна, в которой проявления белковой дистрофии гепатоцитов были минимальны (10 экз.), и вторая, с сильно выраженной белковой и гидропической дистрофией, переходящей в зоны некроза (9 экз.). Контролем из чистого биотопа служили 9 самцов *Pelophylax ridibundus* (масса 40–50 г, дл. тела 8–10 см.), отловленных в мелких озерах в пойме р. Десна.

Количество пигментных включений и показатели кроветворения зависят от сезона (Акуленко, 1998, 2010), поэтому во всех случаях были взяты лягушки, отловленные в августе–сентябре. В это время, с одной стороны, максимальны показатели кроветворения и обновления пигментных клеток печени, с другой, в реку уже несколько месяцев поступали химические загрязнения, связанные с сельским хозяйством (минеральные удобрения, ядохимикаты). Для каждого животного на окрашенных по Паппенгейму мазках подсчитаны миелограммы печени, а также сделаны подсчеты-описания клеток макрофагальной линии дифференцировки: макрофагов, моноцитов и пигментных клеток по ранее разработанной

методике (Акуленко, 1998). На основании этих описаний для каждого животного рассчитывались показатели, характеризующие функциональную активность макрофагов и скорость обновления пигментных клеток (табл. 1). Показатели, относящиеся к макрофагам, рассчитывались в процентах общего количества макрофагов; относящиеся к пигментным клеткам — в процентах общего количества пигментных клеток. Количество пигментных включений в печени определяли на гистологических препаратах, где с помощью окулярной сетки подсчитывали процент площади, занятой пигментными клетками. Помимо подсчета миелограммы, на мазках печени в 12 полях зрения подсчитывался процент незрелых клеток среди клеток эритроидного ряда (рассмотрены по 300–600 клеток для каждого животного). Для анализа результатов по показателям каждой выборки были рассчитаны средние, погрешности, достоверность различий с контролем и между выборками. Также рассчитывались коэффициенты корреляции каждого показателя с общим количеством пигмента в печени данного животного. Расчеты производились в Microsoft Excel по ранее разработанной методике (Акуленко, 2009).

### Результаты и их обсуждение

Количественное исследование пигментных включений в печени зелёных лягушек показало, что система пигментные клетки-макрофаги достаточно сильно реагирует на антропогенное загрязнение. Из таблицы 1 видно, что лягушки со слабыми поражениями паренхимы печени достоверно отличаются от лягушек с сильными повреждениями именно по количеству пигментных включений в печени. Группа со слабыми повреждениями по этому показателю близка к животным из относительно слабо загрязнённых биотопов, исследованных нами ранее (рыбное хозяйство —  $3,34 \pm 1,34$ , лесопарковая зона —  $4,79 \pm 1,76$ ), а группа с сильными повреждениями почти совпадает с лягушками, отловленными в наиболее загрязнённых местах, среди городской застройки ( $0,7 \pm 0,10$ ). При этом стоит учитывать, что в зоне городской застройки преобладают загрязнение нефтепродуктами; патологические изменения в гепатоцитах имеют несколько другой характер, чем в агроценозе (Акуленко, 2009, Акуленко, Жалай, 2011). Однако показатель «Площадь пигментных включений на срезах» позволяет оценить степень повреждения печени интегрально, несмотря на нюансы специфики этих повреждений. Показатель «Молодые пигментные клетки» в выборках из агроценоза во всех случаях достоверно повышен по сравнению с контролем из чистых биотопов. Показатель «Пигментные клетки с признаками дегрануляции» так же достоверно понижен, то есть скорость обновления популяции пигментных клеток у лягушек из агроценоза достоверно выше, чем в контроле. Данный показатель отражает скорость распада пигментных клеток. При быстром выбросе пигментных зёрен пигментная клетка разрушается целиком. В результате постепенного выхода меланина в виде единичных гранул — дегрануляции — возникают клетки со «старым» деформированным ядром и малым количеством пигмента в цитоплазме. Поэтому высокое содержание клеток с признаками дегрануляции указывает на небольшую скорость распада пигментных отложений. Однако скорость синтеза и распада пигментных клеток во всех трёх выборках из агроценоза достоверно не различается. Это обстоятельство подтверждает, что у всех лягушек из агроценоза система синтеза и утилизации пигментов работает с максимальной нагрузкой. У особей с сильными токсическими повреждениями гепатоцитов (и, вероятно, других клеток и органов) возможности системы исчерпаны, запасы пигментов расходуются быстрее, чем пополняются, что и приводит к их пониженному содержанию в печени.

*Таблица 1. Площадь пигментных включений на срезах печени и некоторые показатели функциональной активности пигментных клеток и макрофагов в печени зелёных лягушек, отловленных в агроценозе.*

*Table 1. Pigment inclusions area on the liver slices and some indicators of pigment cells and macrophages functional activity in the liver of the green frogs which was caught in agrocnosis.*

|  | контроль |      | Агроценоз    |      |                            |      |                             |      | Кoeffициент корреляции показателя с площадью пигментных включений |                            |  | Достоверность различий между:                      |          |                            |  |
|--|----------|------|--------------|------|----------------------------|------|-----------------------------|------|---|----------------------------|--|--|----------|----------------------------|--|
|  |          |      | Общая группа |      | Слабые поражения паренхимы |      | Сильные поражения паренхимы |      |   |                            |  | выборками со слабыми и сильными поражениями печени |          | общей выборкой и контролем |  |
|  | М        | м    | М            | м    | М                          | м    | М                           | м    | Агроценоз, общая группа   | Слабые поражения паренхимы |  | р < 0,05   |          | р < 0,05                   |  |
| Отношение пигментные клетки/ макрофаги                 | 120      | 35   | 140          | 40   | 210                        | 80   | 150                         | 50   | 0,7 p < 0,01  | 0,9 p < 0,001              |  |  |          |                            |  |
| Макрофаги с включениями                                | 56,81    | 7,03 | 67           | 3,3  | 78                         | 4,8  | 59                          | 3,1  | 0,5 p < 0,01  | 0,5 p < 0,1                |  | p < 0,01   |          |                            |  |
| Макрофаги с фагоцитированным пигментом                 | 29,50    | 5,58 | 45           | 3,5  | 54                         | 7,4  | 34                          | 4,3  | 0,6 p < 0,01  | 0,7 p < 0,05               |  | p < 0,05   |          |                            |  |
| Макрофаги с фагоцитированными эритроцитами             | 9,93     | 3,53 | 4,6          | 1,3  | 7,3                        | 2,6  | 2,6                         | 2,2  | 0,4 p < 0,01  | 0,5 p < 0,1                |  |  |          |                            |  |
| Макрофаги с фагоцитированными базофильными включениями | 10,56    | 3,14 | 20           | 2,9  | 22                         | 6,4  | 21                          | 4,5  | -0,5 p < 0,1  |                            |  |  | p < 0,05 |                            |  |
| Пигментные клетки молодые                              | 4,48     | 1,74 | 17           | 2,7  | 16                         | 4,1  | 13                          | 4,9  |   |                            |  |  |          | p < 0,01                   |  |
| Пигментные клетки с признаками дегенерации             | 25,12    | 4,51 | 6,6          | 2,4  | 5                          | 1,5  | 2,3                         | 1,4  |   |                            |  |  |          | p < 0,01                   |  |
| Площадь пигментных включений на срезах                 | 1,58     | 0,49 | 2,01         | 0,48 | 3,83                       | 1,15 | 0,85                        | 0,16 |   |                            |  |  |          | p < 0,05                   |  |

Ранее было обнаружено, что в местах со средним уровнем загрязнения (лесопарковая зона, окр. г. Киева) некоторые животные имеют очень высокую относительную площадь пигментных включений (больше 10 % общей площади среза), в выборках увеличивается среднее содержание пигментов в печени и коэффициент вариации по этому признаку. Когда уровень загрязнения большой (водоёмы среди городской застройки, промышленные стоки), а повреждения паренхимы печени более тяжёлые, количество пигментных клеток в органе однозначно уменьшается (Акуленко, 2003, 2009). Мы предположили, что существуют две стадии реакции. Первая — усиленная дифференцировка и увеличение количества пигментных клеток, что является компенсаторно-приспособительной реакцией, и вторая — падение количества пигментных клеток, когда компенсаторные возможности этого звена исчерпаны. Достоверное уменьшение количества пигментов в печени указывает на её тяжелое поражение, хотя стоит учитывать, что запасы гемосидерина зависят также от других факторов: поступления железа с пищей, возможной кровопотери и т. д.

Анализ показателей, отражающих динамику популяции пигментных клеток из чистого биотопа и из урбоценозов, подтвердил наши предположения (Акуленко, 2009). Доля молодых пигментных клеток увеличена во всех выборках из загрязнённых биотопов. Показатель дегрануляции пигментных клеток во всех выборках меньше контроля. Таким образом, предварительные данные свидетельствуют, что под действием антропогенных факторов интенсивность дифференцировки и распада пигментных клеток в печени зелёных лягушек возрастает (Акуленко, 2009). Настоящее исследование полностью подтверждает наши предыдущие выводы. Однако, сравнив показатели, полученные на животных из одного биотопа, но с различной степенью повреждения печени, мы можем уже с полной уверенностью утверждать, что первичной и основной причиной изменений содержания пигментов в печени было именно токсическое воздействие на организм животных.

При наличии повреждения клеток (зоны некроза гепатоцитов, наличие дефектных эритроцитов и т. д.) значительная часть пигментов участвует в репаративных процессах. Об этом свидетельствует тот факт, что все почти все показатели фагоцитарной активности макрофагов связаны с количеством пигментных отложений в печени достоверными положительными корреляциями (табл. 1). При этом у лягушек из агроценоза достоверно повышен уровень фагоцитоза пигментов макрофагами и количество макрофагов с базофильными включениями. Последний показатель непосредственно связан с процессами репарации печени, в основном с фагоцитозом остатков некротизированных гепатоцитов. У лягушек со слабыми повреждениями паренхимы печени последний показатель на уровне тенденции связан с количеством пигментов отрицательной корреляцией. То есть можно заключить, что при очистке макрофагами очагов некроза запасы пигментов в печени мобилизуются. Однако все эти корреляции в выборках с сильными поражениями печени не прослеживаются, вероятно, потому, что пигментные отложения в них очень малы и фагоцитарная активность макрофагов несколько понижена, в том числе фагоцитоз пигментов. Действительно, фагоцитоз пигментов — единственный показатель у лягушек с сильными поражениями паренхимы, который на уровне тенденции связан с количеством пигментных включений (коэф. корреляции = 5,7;  $p < 0,1$ ).

Таким образом, определение количества пигментов в печени зелёных лягушек позволяет не только выявить наличие токсической составляющей антропогенного воздействия, но и приблизительно оценить степень этого воздействия. Стоит добавить, что, если отпадает нужда в гистологическом исследовании, количество

пигментных включений в печени можно определять гораздо менее трудоёмким способом с применением биохимических методик.

Сравнение лейкоцитарной формулы у лягушек из агроценоза и у контрольной группы дало не столь однозначные результаты (табл. 2). Более ранние исследования кроветворной системы зелёных лягушек показали, что она включает два подразделения: центральный или основной, который представляет собой костный мозг, и периферический, состоящий из печени, селезенки и непосредственно сосудистого русла. По нашим данным, кроветворение в костном мозге представляет собой достаточно постоянный процесс. Изменяется только общее количество миелоидной ткани в костномозговой полости, и эти изменения зависят преимущественно от сезона. В печени и в кровотоке, напротив, в зависимости от потребностей организма может выборочно активизироваться дифференцировка клеток крови, относящихся к отдельным росткам кроветворения. Дифференцировка эритроидных клеток в печени и кровотоке летом и осенью связана теснейшим образом (коэффициент корреляции — 0,85) (Акуленко, 2010). В то же время в синусоидах печени происходит постоянная циркуляция большого массива периферической крови с присущей ей лейкоцитарной формулой. Таким образом, изучение миелограммы печени лягушки позволяет судить и о состоянии процессов кроветворения у данного животного, и о клеточном составе периферической крови.

При рассмотрении наших данных становится очевидным, что у лягушек из загрязненного биотопа миелограммы печени отличаются от таковых из чистых биотопов по многим параметрам (табл. 2). Прежде всего, у животных из загрязненных биотопов достоверно снижено количество базофилов и эозинофилов; достоверно снижено также количество незрелых гранулоцитов, которые дифференцируются в печени. Если сравнить показатель «доля незрелых клеток среди эритроцитов», который определяется делением числа незрелых эритроидных клеток на общее количество рассмотренных эритроцитов, видно, что показатели эритропоза в печени лягушек из агроценоза также достоверно ниже контроля. Так как доля дифференцирующихся эритроцитов в миелограммах печени не отличается от нормы, приходится признать, что само соотношение (лейкоциты ± незрелые клетки крови) / эритроциты в печени у животных из загрязненного биотопа также значительно ниже. Однако, к сожалению, очевидно и то, что все указанные показатели могут применяться только для качественного определения наличия загрязнения. Количественные различия в миелограммах печени у животных с сильными и со слабо выраженными поражениями паренхимы очень невелики и достоверных среди них нет. Таким образом, некоторые изменения в лейкограммах могут указывать на наличие загрязнения среды (например, одновременное снижение количества эозинофилов и базофилов), но степень этого загрязнения по ним определить нельзя.

Хотя у животных из агроценоза достоверно снижена доля всех трёх типов гранулоцитов, судя по увеличенному отношению незрелых миелоидных клеток к зрелым, в печени происходят определенные компенсаторные процессы, и дифференцировка гранулоцитов стимулируется. Наличие многочисленных корреляций свидетельствует, что успешность этих компенсаторных процессов зависит от количества пигментных включений в печени. Эти данные подтверждают наше предположение, что запасы пигментов отчасти расходуются на синтез гемоглобина и гранулоцитарных ферментов. Однако, детально рассмотрев коэффициенты корреляции в табл. 2, можно сделать вывод, что связи достаточно неоднозначны. В группах с различной тяжестью поражения печени корреляции не совпадают и даже могут носить различный знак. Это можно объяснить тем, что в одних случа-

Таблица 2. Показатели дифференцировки клеток крови у зелёных лягушек, огловленных в агроценозе.

Table 2. Indicators of blood cells differentiation of the green frogs which was caught in agrocenosis.

|  | Контроль     |     | Агроценоз                  |     |                             |     |              |                            | Коэффициент корреляции показателя с площадью пигментных включений |                |           | Достоверность различий показателей выборки с контролем |
|--|--------------|-----|----------------------------|-----|-----------------------------|-----|--------------|----------------------------|---|----------------|-----------|--|
|  | Общая группа |     | Слабые поражения паренхимы |     | Сильные поражения паренхимы |     | Общая группа | Слабые поражения паренхимы | Сильные поражения паренхимы                                       |                |           |  |
|  | М            | т   | М                          | т   | М                           | т   |              |                            |   |                |           |  |
| Доля незрелых клеток среди эритроцитов | 9,9          | 1,6 | 4,1                        | 0,8 | 3,6                         | 0,8 | 5,9          | 1,2                        | -0,6 p < 0,01   | -0,78 p < 0,01 | p < 0,05  |  |
| Незрелые эритроидные клетки (сумма)    | 29           | 9,8 | 25                         | 3,2 | 22                          | 4,6 | 26           | 5,7                        | -0,6 p < 0,01   | -0,6 p < 0,05  |           |  |
| Миелоидные клетки (сумма)              | 35           | 4,3 | 16                         | 1,1 | 18                          | 1,2 | 15           | 2,3                        |   | -0,5 p < 0,1   | p < 0,001 |  |
| Миелобласты                            | 0,8          | 0,2 | 1,3                        | 0,3 | 0,9                         | 0,3 | 1            | 0,2                        |   |                |           |  |
| Миелоциты нейтрофильные                | 1,6          | 0,4 | 1,1                        | 0,3 | 0,9                         | 0,4 | 1,1          | 0,4                        | 0,5 p < 0,01  | 0,6 p < 0,05   | p < 0,001 |  |
| Миелоциты эозинофильные                | 1,5          | 0,5 | 0,8                        | 0,1 | 0,6                         | 0,1 | 0,6          | 0,2                        | -0,3  | -0,5 p < 0,1   |           |  |
| Метамиелоциты нейтрофильные            | 2,1          | 0,6 | 0,7                        | 0,2 | 0,5                         | 0,2 | 0,6          | 0,2                        |   |                | p < 0,05  |  |
| Метамиелоциты эозинофильные            | 1,7          | 0,4 | 1,5                        | 0,2 | 1,7                         | 0,5 | 1,6          | 0,5                        | 0,7 p < 0,01  | 0,5 p < 0,1    |           |  |

Окончание табл. 2

|                                    | Контроль |     | Агроценоз    |     |                            |     |                             |     | Коэффициент корреляции показателя с площадью пигментных включений |                            |                             | Достоверность различий показателей общей выборки с контролем |
|------------------------------------|----------|-----|--------------|-----|----------------------------|-----|-----------------------------|-----|---|----------------------------|-----------------------------|--|
|                                    |          |     | Общая группа |     | Слабые поражения паренхимы |     | Сильные поражения паренхимы |     |   |                            |                             |  |
|                                    | M        | m   | M            | m   | M                          | m   | M                           | m   | Общая группа  | Слабые поражения паренхимы | Сильные поражения паренхимы |  |
|                                    |          |     |              |     |                            |     |                             |     |   |                            |                             |  |
| Нейтрофилы палочкоядерные          | 10       | 2,3 | 4,7          | 0,1 | 5,6                        | 1   | 4,5                         | 1,1 |   |                            | -0,6 p < 0,1                | p < 0,05   |
| Эозинофилы палочкоядерные          | 5        | 1,5 | 1,8          | 0,2 | 2,2                        | 0,4 | 1,1                         | 0,4 | -0,3  | -0,7 p < 0,05              | 0,5 p < 0,1                 | p < 0,05   |
| Нейтрофилы сегментоядерные         | 7,4      | 1,6 | 3,1          | 0,2 | 3,2                        | 0,8 | 3                           | 1,1 |   |                            | -0,5 p < 0,1                | p < 0,05   |
| Эозинофилы сегментоядерные         | 7,7      | 1,2 | 1,6          | 0,6 | 1,9                        | 0,6 | 1,8                         | 0,8 | 0,5 p < 0,01  | 0,5 p < 0,1                |                             | p < 0,001  |
| Базофилы                           | 9,3      | 1,4 | 3,1          | 0,6 | 3,6                        | 0,9 | 3,5                         | 1,2 | 0,5 p < 0,01  | 0,6 p < 0,05               | -0,5 p < 0,1                | p < 0,001  |
| Миелоидные клетки незрелые         | 7,1      | 1,5 | 5,3          | 0,6 | 4,6                        | 0,7 | 4,9                         | 0,6 | 0,53 p < 0,01   | 0,5 p < 0,1                |                             |  |
| Миелоидные клетки незрелые: зрелые | 30       | 10  | 70           | 10  | 50                         | 20  | 90                          | 30  | 0,34 p < 0,1  | 0,5 p < 0,1                |                             | p < 0,01   |

ях дифференцировка клеток зависит от наличия пластических запасов в виде готовых отложений пигментов в печени (положительная корреляция; обычно для гранулоцитов). В других, при наличии более сильных стимулов для кроветворения, дифференцирующиеся клетки крови конкурируют с молодыми пигментными клетками за пластические ресурсы, необходимые для синтеза пигментов (отрицательная корреляция). Такой тип связи обычно обнаруживается между дифференцировкой эритроидного ростка и синтезом пигментов в печени (Акуленко, 2010). Наконец, если запасы пигментов полностью перекрывают потребности данной дифференцировки или, напротив, сильно истощены и тратятся для обеспечения репарации паренхимы печени, тогда корреляции проследить невозможно. По крайней мере, наши данные показывают наличие дополнительного фактора, сильно влияющего на процессы гемопоэза у зелёных лягушек из загрязнённых биотопов. При выраженных поражениях печени процессы гемопоэза у них значительно хуже метаболически обеспечены. Таким образом, нужно признать, что на гемопоэз у животных из загрязнённых биотопов действуют разнонаправленные факторы, которые могут вызывать как усиленную дифференцировку отдельных ростков, так и их угнетение.

## Выводы

Изменения количества пигментных включений в печени лягушек могут быть использованы для количественной оценки степени токсического воздействия антропогенного загрязнения. При более слабом загрязнении увеличивается среднее количество пигментных включений и возрастает коэффициент вариации по данному признаку. При сильном загрязнении, когда животные находятся на грани выживания, показатель однозначно уменьшается. Таким образом, количество пигментов в печени амфибий может быть показателем степени антропогенного загрязнения ее места обитания.

Изменение лейкоцитарной формулы у зелёных лягушек может быть признаком токсического загрязнения биоценоза. В частности, одновременное изменение количества базофилов и гранулоцитов эозинофильной линии дифференцировки является индикатором загрязнения ядохимикатами. Но данные изменения, к сожалению, не могут использоваться для количественной оценки степени загрязнения.

- Акуленко Н.М.* Модификация эритропэза у амфибий в антропогенных ландшафтах. // Материалы симпозиума «Морфогенез органов и тканей под влиянием экзогенных факторов» 7–9 октября 2010 года. — Симферополь, Алушта. — Симферополь, 2010, С. 24–28.
- Акуленко Н.М.* Амфибии как индикатор антропогенного токсикоза: возможности и трудности метода. // Экологический мониторинг и биоразнообразие. — 2009. — 4, № 1–2. — С. 140–14.
- Акуленко Н.М.* Можливості застосування гістології та морфометрії в екологічних дослідженнях на нижчих хребетних // Вісн. проблем біології і медицини. — 2003. — № 1. — С. 3–4.
- Акуленко Н.М.* Сезонная динамика количества и функциональной активности макрофагов и пигментных клеток в печени лягушки озерной // Вест. зоологии. — 1998. — 32, № 4. — С. 86–93.
- Акуленко Н.М., Гассо В.Я., Клименко Е.Ю.* Исследование печени земноводных и пресмыкающихся в целях определения степени антропогенного загрязнения биоценоза: возможности метода. // Вопр. герпетологии : Материалы Пятого съезда герпет. об-ва им. А. М. Никольского. — Минск, 24–27 сентября 2012 г. — Минск : ИООО «Право и экономика», 2012. — С. 11–15.
- Акуленко Н.М., Жалай Е.И.* Патологические и компенсаторные изменения паренхимы печени зелёных лягушек (*Pelophylax kl. esculentus*), обитающих в агроценозе // Вісн. проблем біології і медицини. — 2011. — вип. 2, т. 1. — С. 64–66.
- Вершинин В.Л.* Гемопоэз бесхвостых амфибий — специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах // Зоол. журнал. — 2004. — 83, № 11. — С. 1367–1374.

- Максимов С.В. Биоиндикация состояния сред обитания с использованием земноводных рода *Rana* в условиях южного Нечерноземья России (на примере Брянской области. ) // Автореф. ... канд. биол. наук. — Брянск. — 2010. — 20 с.
- Пескова Т.Ю., Жукова Т.И. Динамика количества лейкоцитов в крови озёрной лягушки (*Rana ridibunda* Pall. ) после экспозиции в растворах различных ксенобиотиков Вопросы герпетологии : Материалы Пятого съезда герпет. об-ва им. А. М. Никольского, Минск, 24–27 сентября 2012г. — Минск : ИООО «Право и экономика», 2012. — С. 234–237.
- Чернышова Э.В., Старостин В.И. Периферическая кровь лягушек рода *Rana* как тест-система для оценки загрязнения окружающей среды // Известия РАН. Сер. Биология. — 1994. — № 4. — С. 656–660.
- Agius C, Roberts R.J. Melano-macrophage centres and their role in fish pathology //J. Fish Dis. —2003. — 26(9). — P. 499–509.
- Barni S, Vaccarone R, Bertone V, Frascini A, Bernini F, Fenoglio C. Mechanisms of changes to the liver pigmentary component during the annual cycle (activity and hibernation) of *Rana esculenta* L. // J Anat. — 2002. — P. 185–194.
- Corsaro C, Scalia M, Blanco AR, Aiello I, Sichel G. Melanins in physiological conditions protect against lipoperoxidation. A study on albino and pigmented *Xenopus* // Pigment Cell Res. — 1995. — 8, № 5. — С. 279–282.
- Fenoglio C, Boncompagni E, Fasola M, Gandini C, Comizzoli S, Milanesi G, Barni S. Effects of environmental pollution on the liver parenchymal cells and Kupffer-melanomacrophagic cells of the frog *Rana esculenta* // Ecotoxicol Environ Saf. — 2005. — 60 (3). — P. 259–268.
- Venditti P, Daniele C.M, Balestrieri M, Di Meo S. Protection against oxidative stress in liver of four different vertebrates // J Exp Zool. — 1999. — 284 (6). — P. 610–616.

УДК 597.851:591.111.1

## ПОРІВНЯННЯ ДЕЯКИХ ГЕМАТОЛОГІЧНИХ ПОКАЗНИКІВ ДИПЛОЇДНИХ ТА ТРИПЛОЇДНИХ *PELOPHYLAX ESCULENTUS*

А.А. Бондарєва, К.В. Сєдова, Д.А. Шабанов

Харківський національний університет ім. В.Н. Каразіна,  
пл. Свободи 4, 61022 Харків  
E-mail: a.bondaryeva@gmail.com, kristina.sedova@gmail.com,  
E-mail: d.a.shabanov@gmail.com

**Порівняння деяких гематологічних показників диплоїдних та триплоїдних *Pelophylax esculentus*. Бондарєва А.А., Сєдова К.В., Шабанов Д.А.** — Диплоїдні та триплоїдні їстівні жаби, *Pelophylax esculentus*, є вдалим об'єктом для дослідження впливу зміни плоїдності на фізіологічні процеси. Порівняно декілька гематологічних показників представників обох груп. Показано, що у триплоїдів зменшена кількість еритроцитів та вміст гемоглобіну, а також підвищена активність лактатдегідрогенази в еритроцитах порівняно з диплоїдами. Останній параметр може свідчити про те, що у триплоїдних жаб є специфічні механізми компенсації збільшення розміру еритроцитів, зокрема, інтенсифікація анаеробного розщеплення глюкози.

Ключові слова: *Pelophylax esculentus*, триплоїдія, еритроцити, гемоглобін, лактатдегідрогеназа.

**The comparison of several hematological parameters of diploid and triploid *Pelophylax esculentus*. Bondareva A.A., Sedova K.V., Shabanov D.A.** — Diploid and triploid edible frogs, *Pelophylax esculentus*, are good objects to study the ploidy influence on physiological processes. Several hematological parameters of both groups were compared in the present study. It was shown that triploids have decreased red blood cells amount and hemoglobin level while their lactate dehydrogenase activity in erythrocytes was increased as compared to diploids. The latter parameter might indicate that triploid frogs have specific mechanisms to compensate the erythrocytes enlargement such as intensified anaerobic glucose catabolism.

Key words: *Pelophylax esculentus*, triploidy, erythrocytes, hemoglobin, lactate dehydrogenase.

### Вступ

Система газообміну є однією з найважливіших фізіологічних систем організму, що забезпечує підтримання більшості процесів життєдіяльності. Тому будь-які зміни у цій системі можуть мати наслідком зміни функціонування інших. На роботу системи газообміну хребетних тварин, крім іншого, впливають такі параметри, як кількість транспортних клітин (еритроцитів), їхні розміри, відносна поверхня, а також низка біохімічних показників.

З огляду на це система газообміну є вдалою моделлю для дослідження впливу зміни плоїдності клітин на функціонування тваринного організму. Одним із найцікавіших об'єктів для таких досліджень є представники гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex), до складу якого входять ставкові жаби, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), озерні жаби, *Pelophylax*

*ridibundus* (Pallas, 1771), а також їхні гібриди — їстівні жаби, *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758), котрі можуть бути представлені диплоїдами та триплоїдами (Plötner, 2005; Шабанов, Литвинчук, 2010). Триплоїдні особини через збільшення кількості генетичного матеріалу мають клітини (принаймні, еритроцити), у півтора рази більші за клітини диплоїдів, тому що збільшення ядра має мати наслідком і збільшення клітини в цілому для підтримання ядерно-плазматичного відношення. При цьому маса та розміри тіла не відрізняються у ди- та триплоїдів (Plötner, 2005; Шабанов, Литвинчук, 2010), що мало б приводити до зменшення кількості клітин. Зменшення кількості еритроцитів, зміни їхніх морфологічних показників та форми, а також деяких біохімічних показників крові (зокрема, зниження кількості гемоглобіну) у триплоїдів були спостережені на рибах, серед яких зустрічаються особини різної плоїдності (*Oncorhynchus mykiss* та *Scophthalmus maximus*). Ці ефекти у триплоїдних риб приводили до зниження стійкості до гіпоксії (Cal et al., 2001; Maxime, Labbé, 2005). Однак наші попередні дослідження з ди- та триплоїдними жабами показали, що статистично значимої різниці між ними у їхній стійкості до гіпоксії немає (Бондарева та ін., 2010). З іншого боку, нами було показано, що еритроцити триплоїдних жаб дійсно мають змінені морфологічні параметри, зокрема, зменшену відносну поверхню клітини та набувають більш еліптичної форми (Бондарева та ін., 2012). Це дозволяє припустити, що у триплоїдних гібридів зелених жаб існують специфічні механізми компенсації розмірних ефектів клітин, наприклад, підтримання кількості еритроцитів на тому ж рівні, що у диплоїдів, або зміна біохімічних показників крові. Так, для ди-, три- та тетраплоїдних *Misgurnus anguillicaudatus* показано зменшення кількості еритроцитів зі збільшенням плоїдності, проте вміст гемоглобіну у крові та в перерахунку на один еритроцит збільшувався (Gao et al., 2007).

Найголовнішим біохімічним показником крові, від якого залежить її киснева ємність, є гемоглобін (Hb). Гемоглобін *P. esculentus* не був досліджений детально, але відомо, що його молекулярна вага складає приблизно 68 кДа, за кількістю амінокислотних залишків він майже ідентичний людському гемоглобіну, а при розділенні у крохмальному гелі отримано щонайменше 5 фракцій (Tentori et al., 1965). Проте ці дані застарілі і потребують перевірки новими методиками. Щодо порівняння гемоглобіну ди- та триплоїдних гібридів в літературі даних немає. У *Rana cathesbeiana* виявлено поліморфізм гемоглобіну, різні форми якого в більшому чи в меншому ступені зазнають ефекту Бора, тобто збільшення ступеню дисоціації молекули гемоглобіну при зменшенні рН середовища (Baldwin, Riggs, 1974). Також для двох видів ропух, *Bufo bufo* та *Bufo viridis*, показано залежність фізико-хімічних властивостей гемоглобіну від умов проживання (Clementi et al., 2007). Тож, рівень гемоглобіну у крові та його фізико-хімічні властивості можуть відображати адаптацію організму до певних умов. Першим етапом у порівнянні гемоглобіну ди- та триплоїдних гібридів зелених жаб має бути визначення його кількості взагалі та вмісту в одній клітині.

З другого боку, головним джерелом енергії для еритроцитів є гліколітичне розщеплення глюкози. Термінальним ферментом цього шляху є лактатдегідрогеназа (ЛДГ, ЕС 1.1.1.27), що каталізує зворотне NAD-залежне перетворення пірувату у лактат. Тому її активність може відбивати інтенсивність метаболізму еритроцитів.

Метою роботи було визначити, чи відрізняються диплоїдні та триплоїдні особини *P. esculentus* за кількістю еритроцитів та за такими біохімічними показниками, як вміст гемоглобіну та активність ЛДГ в еритроцитах.

## Матеріал і методи

Досліди проводили на групі жаб, вилонених 10 травня 2011 р. у басейні р. Сіверський Донець в Зміївському районі Харківської області, що складалася з 9 самців *P. esculentus*: 6 диплоїдних та 3 триплоїдних; плідність встановлено непрямо за розмірами еритроцитів жаб (Plötner, 2005). Тварин наркотизували парами хлороформу, кров брали зі шлуночка серця за допомогою шприца з 0,2 мл гепарина. Подальші розрахунки коригували відповідно до коефіцієнту розведення крові.

Підрахунок кількості еритроцитів проводили у камері Горяєва за стандартною методикою (Ройтберг, Струтинский, 2011). Вміст гемоглобіну визначали ціанметгемоглобіновим фотометричним методом: кількість гемоглобіну пропорційна кількості ціанметгемоглобіну, що утворюється з гемоглобіну у присутності окислювача та іонів ціаніду; концентрацію розраховують, виходячи з оптичної щільності розчину. Крім вмісту гемоглобіну на одиницю об'єму крові, розраховували також вміст гемоглобіну в одному еритроциті та вміст гемоглобіну в 1 мкм<sup>3</sup> цитоплазми еритроцита. Для цього визначали об'єм еритроцитів та їхніх ядер, різниця між якими приймалася за об'єм цитоплазми. Розрахунки проводили, як в попередніх дослідженнях (Бондарева та ін., 2012).

Активність ЛДГ в попередньо лізованих еритроцитах визначали кінетичним УФ-методом. Метод базується на визначенні зменшення кількості NADH+H<sup>+</sup> у розчині за зменшенням абсорбції при 334 нм. Реакцію проводили при температурі 25°C, рН 7,4, запускали 1,5 мМ піруватом. Абсорбцію при 334 нм вимірювали через 1, 2, 3, 4 та 5 хвилин. Розраховували швидкість змінювання оптичної щільності ΔE/хв, яку множили на коефіцієнт 171,25 для перерахунку у мккат/л. Також визначали активність ЛДГ на один еритроцит.

Оцінку статистичної значимості різниці між двома групами проводили за допомогою t-критерію Стюдента для незалежних змінних (рівень значимості p = 0,05).

## Результати

Значення вимірюваних показників представлені у таблиці 1. Встановлено, що кількість еритроцитів у триплоїдів зменшена на 37 % порівняно з диплоїдами. Кількість гемоглобіну у триплоїдів також зменшена на 27 % порівняно з диплоїдними особинами. Різниця у кількості гемоглобіну на один еритроцит статистично незначуща, а вміст гемоглобіну на одиницю об'єму цитоплазми у триплоїдів менший на 29 %. Щодо активності ЛДГ, то вона, навпаки, підвищена у триплоїдів майже вдвічі (45 %), а в перерахунку на одну клітину на 63 %.

Таблиця 1. Гематологічні показники диплоїдних та триплоїдних *P. esculentus*.

Table 1. Hematological parameters of diploid and triploid *P. esculentus*.

| Плоїдність | Кількість еритроцитів, 10 <sup>10</sup> /л | Кількість Нб в крові, г/л | Вміст Нб на клітину, 10 <sup>-10</sup> г/л | Вміст Нб в 1 мкм <sup>3</sup> цитоплазми, 10 <sup>-13</sup> г/мкм <sup>3</sup> | Активність ЛДГ, мккат/л | Активність ЛДГ на еритроцит, мккат×10 <sup>-11</sup> |
|------------|--|---------------------------|--|--|-------------------------|--|
| 2n         | 18,68 ± 4,43                               | 66,31 ± 9,58              | 3,56 ± 0,46                                | 1,34 ± 0,16  | 2,78 ± 0,25             | 0,16 ± 0,048   |
| 3n         | 11,75 ± 0,93                               | 48,27 ± 6,06              | 4,33 ± 1,31                                | 0,95 ± 0,2   | 5,06 ± 0,96             | 0,43 ± 0,091   |
|            | <b>p &lt; 0,05</b>                         | <b>p = 0,006</b>          | p = 0,39                                   | <b>p = 0,022</b>   | <b>p &lt; 0,05</b>      | <b>p &lt; 0,05</b>                                   |

## Обговорення результатів

Зниження кількості еритроцитів та вмісту гемоглобіну у триплоїдів — очікуваний результат, що відповідає літературними даними по дослідженню риб (Cal et al., 2005; Maxime, Labbé, 2010). Крім того відомо, що існує різниця у кількості еритроцитів та їхніх морфологічних показниках, а також деяких біохімічних параметрах крові між зимуючими диплоїдними *P. esculentus* та особинами перед зимівлею, тобто різниця, зумовлена змінами в середовищі. Показано, що у зимуючих жаб зменшено кількість еритроцитів та вміст гемоглобіну, відносно поверхню еритроцитів, проте клітини більш витягнуті по формі (Sinha, 1983). Під час зимівлі інтенсивність метаболізму жаб зведено до мінімуму, в той же час вони мають зазнавати гіпоксії. Порівнявши ди- та триплоїдних *P. esculentus* за всіма цими показниками, ми бачимо, що для триплоїдів характерні такі ж зміни гематологічних показників, як і для зимуючих жаб (Sinha, 1983; Бондарева та ін., 2012). Можна, таким чином, вважати, що триплоїди знаходяться у стані гіпоксії, але викликаної не зовнішніми чинниками, а внутрішніми, як збільшення розмірів еритроцитів. Проте, на відміну від зимуючих жаб, триплоїди мають підтримувати достатньо високий рівень метаболізму, бо за активністю, тривалістю життя тощо вони майже не відрізняються від диплоїдів (Шабанов, Литвинчук, 2001). Однак отримані результати не пояснюють механізмів, завдяки яким в організмі триплоїдів компенсуються розмірні ефекти еритроцитів.

З літературних даних відомо, що активність ЛДГ у безхвостих амфібій (зокрема, *Pelophylax esculentus*, *Rana temporaria* та *Bufo viridis*) підвищена, порівняно з ссавцями, крім того, у лімфі вона нижча, ніж у плазмі та сироватці крові (Fiedler, Reichel, 1969). Щодо порівняння активності ферменту у ди- та триплоїдних організмів, то встановлено, що у триплоїдних *Pleurodeles waltlii* вона нижча за таку у диплоїдів; крім того, існує залежність активності ЛДГ від статі: у самок вона вища (Audit et al., 1976). Отримані нами дані по активності ЛДГ у зелених жаб різної плоідності показують протилежну ситуацію: у самців триплоїдних жаб вона значно вища порівняно з диплоїдами. Ці результати свідчать, що за рівнем метаболізму еритроцити триплоїдів значно відрізняються від диплоїдних клітин, принаймні, це стосується анаеробного розщеплення глюкози. Збільшення активності ферменту може бути зумовлене як тільки збільшенням розмірів клітини, так й іншими факторами, зокрема, станом гіпоксії. Для *Astronotus ocellatus*, однієї з найбільш стійких до гіпоксії риб, показано збільшення кількості та активності ЛДГ у різних тканинах (Almeida-Val et al., 2000).

## Висновки

Збільшення активності ЛДГ є адаптацією до обмеженої кількості кисню, приводить до інтенсифікації анаеробного метаболізму. Активність ЛДГ у триплоїдів та диплоїдів зелених жаб потребує більш детального вивчення, зокрема, її визначення в інших тканинах організму, які найбільше потребують кисню (наприклад, м'язова, нервова тощо), проте вже зараз можна припустити, що підвищення її рівню у триплоїдів є одним з тих механізмів, які компенсують розмірні ефекти клітин.

*Автори висловлюють подяку Перському Є.Е. за підтримку даного досліджування, а також Воробйову С.Ю. та Мілько О.С. за участь у проведенні вимірювань.*

- Бондарева А.А., Махній Т.І., Шабанов Д.А. Чи впливають розмірні ефекти клітин диплоїдних та триплоїдних їстівних жаб на їх стійкість до гіпоксії? // Біологія та валеологія. — Вип. 12 — Харків: ХДПУ, 2010. — С. 10–15. — ([http://batrachos.com/Бондарева\\_ін\\_2010\\_Розмірні\\_ефекти](http://batrachos.com/Бондарева_ін_2010_Розмірні_ефекти)).
- Бондарева А.А., Бибик Ю.С., Саміло С.М., Шабанов Д.А. Цитогенетические особенности эритроцитов зеленых лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex // Вісн. Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Сер. біологія. — 2012. — Вип. 15 (№ 1008) — С. 116–123. [http://batrachos.com/Бондарева\\_2012\\_Цитогенетические](http://batrachos.com/Бондарева_2012_Цитогенетические)
- Ройтберг Г.Е., Струтынский А.В. Лабораторная и инструментальная диагностика заболеваний внутренних органов. Учебное пособие. 2-е издание, перераб. и доп. — МЕДпресс-информ, 2011. — 816 с.
- Шабанов Д.А., Литвинчук С.Н. Зеленые лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции? // Природа. — 2001. — № 3 — С. 29–36. <http://batrachos.com/Лягушки>
- Almeida-Val V.M.F. et al. Scaling effects on hypoxia tolerance in the Amazon fish *Astronotus ocellatus* (Perciformes: Cichlidae): contribution of tissue enzyme levels. // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. — 2000. — **125** (2). — P. 219–226.
- Audit I., Deparis P., Flavin M., Rosa R. Erythrocyte enzyme activities in diploid and triploid salamanders (*Pleurodeles waltlii*) of both sexes // Biochemical Genetics. — 1976. — **14** (9–10). — P. 759–769.
- Baldwin T.O., Riggs A. The hemoglobins of the bullfrog, *Rana catesbeiana* // The Journal of Biological Chemistry. — 1974. — **249** (19). — P. 6110–6118.
- Cal R.M., Vidal S., et al. Effect of triploidy on turbot haematology. // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. — 2005. — **141**. — P. 35–41.
- Clementi M. et al. Oxygen transport in Amphibia: The functional properties of haemoglobins from *Bufo bufo* and *Bufo viridis* // The Journal of Biological Sciences. — 2007. — **7** (5). — P. 786–790.
- Fiedler H., Reichel A. Investigations of enzymes in blood fluid and lymph of anuran amphibians. // Comparative Biochemistry and Physiology. — 1969. — **28**. — P. 1199–1202.
- Gao Z., Wang W., Abbas K. et al. Haematological characterization of loach *Misgurnus anguillicaudatus*: Comparison among diploid, triploid and tetraploid specimens // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. — 2007. — **147** (4). — P. 1001–1008.
- Maxime V., Labbé L. The effect of ploidy and sexual maturation on the resistance of erythrocytes to haemolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Aquaculture. — 2010. — P. 305.
- Plötner J. Die Westpaläarktischen Wasserfrösche. — Bielefeld, 2005. — 161 s.
- Sinha R.C. Haematological studies on the prewintering and wintering frog, *Rana esculenta*. // Comparative Biochemical Physiology and Comparative Physiology. — 1983. — **74** (2). — P. 311–314.
- Tentori L., Vivaldi G., Carta S. et al. The hemoglobin of Amphibia. II. Characterization of the hemoglobin of *Rana esculenta* L. Physicochemical properties and amino acid composition // Archives of Biochemistry and Biophysics. — 1965. — **108**. — P. 404–414.

УДК 595.1-69-785.1(470.5)

## **АНАЛИЗ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ, *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (ANURA, RANIDAE) НАТИВНЫХ И ИНВАЗИВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ УРАЛА**

**А.В. Буракова<sup>1</sup>, В.Л. Вершинин<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, 620144 Россия  
E-mail: annabios@list.ru

<sup>2</sup>Уральский Федеральный университет, кафедра зоологии,  
Екатеринбург, ул. Мира, 19, 620002 Россия  
E-mail: wow@ipae.uran.ru

**Анализ паразитофауны озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) нативных и инвазивных популяций Урала.** Буракова А. В., Вершинин В. Л. — Паразитофауна озерной лягушки в исследуемых популяциях Урала представлена кишечными и лёгочными видами, относящимися к 3 систематическим группам: Trematoda, Nematoda и Protozoa. Инвазивные популяции *P. ridibundus* Южного и Среднего Урала характеризуются высокой долей зараженности трематодами и простейшими. Нативная популяция *P. ridibundus* характеризуется высоким видовым разнообразием паразитов в сравнении с инвазивной. Выявлены возрастные различия по показателям зараженности у амфибий Южного и Среднего Урала, которые выражаются в увеличении экстенсивности и интенсивности инвазии, а также индекса обилия у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых животных. С возрастом у озёрных лягушек расширяется таксономический спектр паразитов и увеличивается количество видов, что в наибольшей степени выражено в популяциях амфибий Южного Урала.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, паразитофауна, вид-вселенец, Урал.

**Analysis of the parasites in marsh frog, *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) native and an invasive populations of the Urals.** Burakova A. V., Vershinin V. L. — Parasitofauna the lake frog presented by intestinal and pulmonary species belonging to the 3rd taxonomic groups: Trematoda, Nematoda and Protozoa. Invasive populations of *P. ridibundus* South and Middle Urals are characterized by a high share of trematode and protozoa infection. The native population of *P. ridibundus* characterized by high species diversity of parasites compare with invasive one. The age differences in terms of parasitic in amphibians of the Southern and Middle Urals, which are expressed in increasing the extensiveness and intensity of infection, as well as an index of abundance in juvenile, immature and mature animals. With age, marsh frogs extended taxonomic range of parasites and increases the number of species that are better expressed in populations of the Southern Urals.

Key words: *Pelophylax ridibundus*, parasitofauna, invasive species, Urals.

### **Введение**

Проблема биологических инвазий чужеродных видов, как в случаях естественного расширения ареала, так и связанных с деятельностью человека, является одним из важных аспектов преобразования биоценозов (Алимов и др., 2000; Дгебуадзе, 2000; Вершинин, Ильина, 2003). В ходе антропогенной трансформации среды сокращается биологическое разнообразие сообществ, упрощается их структура,

идёт освобождение или разрушение ряда экологических ниш, вместе с тем нередко появляются виды-вселенцы, несущие с собой сложившиеся паразитарные комплексы, нехарактерные для данных экосистем. Расселение видов за пределы их естественного ареала может приводить к преобразованию биоценологических связей, в том числе в коадаптивной системе «паразит-хозяин» (Ройтман, Беэр, 2008; Кириллов и др., 2012). Появление видов-вселенцев может создавать потенциальные риски, связанные с привносимыми этими видами новыми паразитарными комплексами и преобразованием старых (Freeman et al., 1976; Fernandes et al., 1976), и в ряде случаев участвовать в формировании паразитарных зоонозов (Euzeby, 1984). В изменённых биоценозах человек, как и другие животные, может становиться неспецифическим, абортивным хозяином паразитов (Беэр, Воронин, 2007), т. е. трансформация паразитарных комплексов в ходе антропогенных преобразований среды может приводить к снижению показателей здоровья среды. Одним из важных моментов мониторинга последствий антропогенного преобразования сообществ является контроль структуры и состава паразитарных систем инвазивных видов.

Объект данного исследования — паразитофауна уральских популяций озёрной лягушки (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)), экспансия которой за пределы естественного ареала отмечается в исследуемом регионе со второй половины 20 века (Vershinin, Kamkina, 1999). Распространение озёрной лягушки на северо-восток стало возможным в результате непреднамеренной интродукции и наличия теплового загрязнения. К настоящему времени Южный Урал заселён нативной формой озёрной лягушки, в то время как восточный склон Среднего Урала представлен инвазивными популяциями формы озерной лягушки (гаплотип по гену ND3), характерной для Киевской, Херсонской и Одесской областей Украины (Вершинин, 2007).

Цель настоящей работы — сравнительный анализ видового состава и структуры сообществ паразитов в популяциях вида-вселенца *P. ridibundus* естественных и трансформированных экосистем Урала.

## Материал и методы

Сбор материала проводили с мая по октябрь 2010–2012 гг. на территориях Свердловской (Средний Урал) и Челябинской областей (Южный Урал). Методом гельминтологического вскрытия (Ивашкин и др., 1971) исследовано 406 особей *P. ridibundus*. Видовую принадлежность гельминтов устанавливали по определителю К.М. Рыжикова с соавторами (1980). В качестве основных характеристик инвазированности использовались следующие показатели: экстенсивность и интенсивность инвазии, индекс обилия паразитов.

Оценку доминирования паразитов проводили на основании доли, которую составляет каждый из видов в соответствии со следующей шкалой: доминанты — виды, составляющие 70 % и более от общего числа животных; субдоминанты — 50–70 %; обычные — 30–50 %; редкие — 10–30 %; единичные — меньше 10 % (Резванцева и др., 2010). Статистическую обработку данных проводили в программном пакете Statistica for Windows 6.0.

## Результаты

В целом у *P. ridibundus*, отловленных на Среднем и Южном Урале, обнаружено 13 видов паразитов, относящихся к 3 систематическим группам: Trematoda — 9, Nematoda — 2, Protozoa — 2.

Nematoda: *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782), *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788).

Trematoda: *Dolichosaccus rastellus* (Olsson, 1876), *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791), *Pleurogenes claviger* (Rud., 1819), *Pleurogenes intermedius* (Issaitchikow, 1926), *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876), *Pleurogenoides stromi* (Travasson, 1930), *Pneumonoeces variegatus* (Rud., 1819), *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800).

Mastigophora (Тип Protozoa) представлен 2 видами кишечных паразитических простейших: *Opalina ranarum* (Dujardin, 1841), *Cepedea dimidiata* ((Stein, 1860) Metcalf, 1923).

Анализ заражённости животных выявил значимые различия по всем показателям паразитарной инвазии. Экстенсивность инвазии составляет 82 % у животных с Южного Урала, что достоверно выше ( $t = 7,72$ ,  $p < 0,001$ ) в сравнении со Средним Уралом. Индекс обилия и интенсивность инвазии напротив, значимо больше ( $t = 2,01$ ,  $p < 0,05$  и  $t = 4,03$ ,  $p < 0,001$  соответственно) у животных со Среднего Урала и составляют 109 экз. паразитов, в одной особи может находиться в среднем до 1534 экз. червей (табл. 1).

У животных из разных местообитаний отмечено изменение соотношения разных классов паразитов: Trematoda, Nematoda и Protozoa. Паразитами, относящимися к классу трематод и протозоа, заражены озёрные лягушки как на Среднем, так и на Южном Урале. Паразиты класса нематод, отмечены у животных с Южного Урала (рис. 1).

На Южном Урале, заражённость животных паразитами класса трематод по сравнению с классом нематод больше в 11,9 раз, по сравнению с классом протозоа в 1,4 раза. Паразитические простейшие в сравнении с нематодами заражают озёрных лягушек в 8 раз чаще. На Среднем Урале отмечено превышение преобладания трематод над нематодами в 50 раз и превышение преобладания протозоа над нематодами и трематодами в 114 и 2,2 раза соответственно.

При сравнении паразитов разных классов между животными из разных местообитаний показано преобладание нематод и трематод на Южном Урале в 10,3 и 2,4 раза соответственно, а простейших паразитов в 1,3 раза на Среднем Урале.

Видовой состав и соотношение видов паразитов также меняются в зависимости от местообитания хозяина. Так, максимальное количество видов паразитов

Таблица 1. Показатели паразитарной инвазии *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала.

Table 1. Parameters of parasitic infestation *P. ridibundus* from the Middle and South Urals.

| Регион/показатель паразитарной инвазии    | Средний Урал<br>n = 205                 | Южный Урал<br>n = 201      |
|---|---|----------------------------|
| Экстенсивность инвазии, %                 | 57,56 ± 2,44                            | 81,59 ± 1,93 <sup>1■</sup> |
| Интенсивность инвазии/Lim (min-max), экз. | (10 — 1534)188,56 ± 22,01 <sup>2■</sup> | (1-563)93,60 ± 8,38        |
| Индекс обилия, экз.                       | 108,54 ± 14,23 <sup>2*</sup>            | 76,37 ± 7,29               |

Примечание. <sup>1</sup> — значимо выше в сравнении со Средним Уралом; <sup>2</sup> — значимо выше в сравнении с Южным Уралом; ■ —  $p < 0,001$ ; \* —  $p < 0,05$ ; n — объём выборки.

Note: <sup>1</sup> — significantly higher in comparison with the Middle Urals; <sup>2</sup> — was significantly higher in comparison with the Southern Urals; ■ —  $p < 0,001$ ; \* —  $p < 0,05$ ; n — sample size.

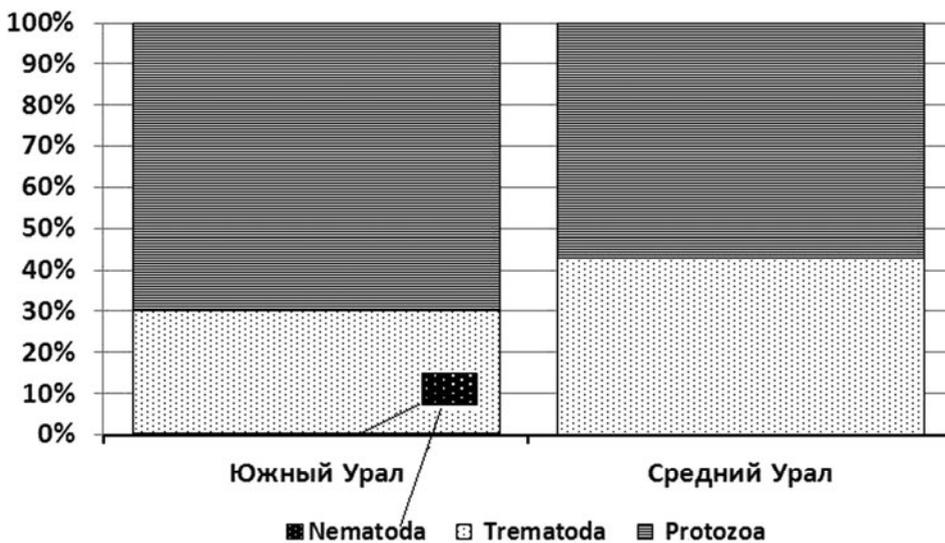


Рис. 1. Соотношение разных классов паразитов *P. ridibundus*.  
 Fig. 1. The ratio of the different classes of parasites *P. ridibundus*.

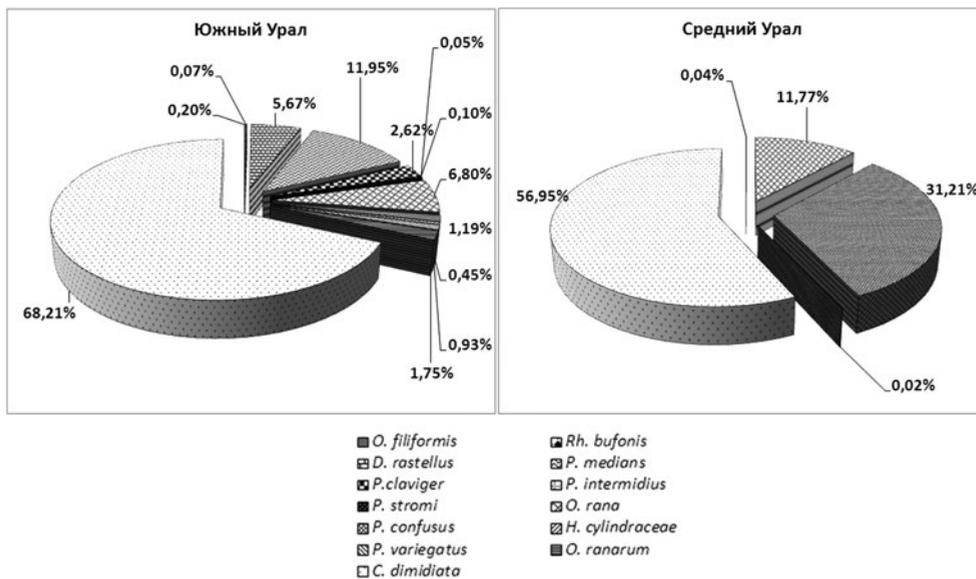


Рис. 2. Соотношение видов паразитов *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала, %.  
 Fig. 2. The ratio of parasite species *P. ridibundus* from the Middle and South Urals, %.

отмечено для популяций озёрных лягушек на Южном Урале — 13, на Среднем Урале паразитофауна *P. ridibundus* представлена 6 видами (рис. 2).

На Южном Урале у озёрных лягушек обнаружены: *O. filiformis*, *Rh. bufonis*, *D. rastellus*, *P. medians*, *P. claviger*, *P. intermedius*, *P. stromi*, *O. rana*, *P. confusus*, *H. cylindraceae*, *P. variegatus*, *O. ranarum*, *C. dimidiata*. На Среднем Урале у *P. ridibundus* отмечены: *O. filiformis*, *P. medians*, *O. rana*, *P. confusus*, *H. cylindraceae*, *C. dimidiata*.

Структура доминирования паразитов у *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала различна. На Южном Урале, где озёрная лягушка представлена нативной популяцией, ядро паразитоценоза представлено паразитическими простейшими — *C. dimidiata*, которые являются в данном случае субдоминантным видом. Кишечная трематода *P. medians* выступает в качестве редко встречающегося вида, остальные паразиты являются единичными видами (рис. 2).

На восточном склоне Среднего Урала, где *P. ridibundus* инвазивный вид, структура паразитоценоза претерпевает изменения. Как и на Южном Урале, ядро паразитофауны озёрных лягушек Среднего Урала представлено *C. dimidiata*, кишечная трематода *O. rana* является паразитом редко встречающимся, а *P. confusus* выступает как обычный вид для данного вида хозяина. Остальные 3 вида паразита (*O. filiformis*, *P. medians*, *H. cylindraceae*) — единичные (рис. 2).

Таким образом, паразитоценозы озёрных лягушек из разных местообитаний меняются как по видовому составу, так и по структуре доминирования. Причём

Таблица 2. Показатели паразитарной инвазии *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала.

Table 2. Parameters of parasitic infestation *P. ridibundus* from the Middle and South Urals.

| Возраст /показатель паразитарной инвазии   | Сеголетки<br>n = 12 / n <sub>1</sub> = 164 | Неполовозрелые животные<br>n = 82 / n <sub>1</sub> = 11 | Половозрелые животные<br>n = 107 / n <sub>1</sub> = 30 |
|--|--|---|--|
| Южный Урал                                 |  |   |  |
| Экстенсивность инвазии, %                  | 91,67 ± 5,64 <sup>1■3*</sup>               | 76,83 ± 3,29  | 84,11 ± 2,50   |
| Интенсивность инвазии / Lim(min-max), экз. | 63,82 ± 17,51 <sup>1*</sup><br>(3-168)     | 86,48 ± 14,01 <sup>1*</sup><br>(1-443)                  | 102,22 ± 11,48 <sup>1■</sup><br>(1-563)                |
| Индекс обилия, экз.                        | 58,50 ± 16,85                              | 66,44 ± 11,49   | 85,98 ± 10,31  |
| Средний Урал                               |  |   |  |
| Экстенсивность инвазии, %                  | 51,22 ± 2,76                               | 81,82 ± 8,22 <sup>4■</sup>                              | 83,33 ± 4,81 <sup>4■</sup>                             |
| Интенсивность инвазии / Lim(min-max), экз. | 119,01 ± 12,07<br>(10-586)                 | 241,00 ± 63,18 <sup>2*</sup><br>(32-502)                | 403,36 ± 79,62 <sup>2■4■</sup><br>(10 — 1534)          |
| Индекс обилия, экз.                        | 60,96 ± 7,73                               | 197,18 ± 58,96 <sup>4*</sup>                            | 336,13 ± 71,77 <sup>4■</sup>                           |

Примечание: n — объём выборки на Южном Урале; n<sub>1</sub> — объём выборки на Среднем Урале; **1** — значимо выше в сравнении со Средним Уралом; **2** — значимо выше в сравнении с Южным Уралом; **3** — значимо выше в сравнении с неполовозрелыми животными; **4** — значимо выше в сравнении с сеголетками; ■ — p < 0,001; \* — p < 0,05.

Note: n — the sample size in the southern Urals; n<sub>1</sub> — the sample size in the Middle Urals; **1** — significantly higher in comparison with the Middle Urals; **2** — was significantly higher in comparison with the Southern Urals; **3** — was significantly higher in comparison with immature abdominal; **4** — was significantly higher in comparison with fingerlings; ■ — p < 0,001; \* — p < 0,05

ядро паразитофауны как у нативной, так и у инвазивной популяции *P. ridibundus* представлено кишечными видами.

Анализ возрастных различий показал, что зараженность животных растёт от сеголеток к половозрелым животным (табл. 2).

Между животными разного возраста внутри каждого региона выявлены значимые различия по показателям инвазивности. На Южном Урале экстенсивность инвазии у сеголеток составляет 92 %, что значимо выше ( $t = 2,27$ ,  $p < 0,05$ ) в сравнении с неполовозрелыми животными. На Среднем Урале экстенсивность инвазии и индекс обилия у неполовозрелых и взрослых животных значимо выше ( $t = 3,53$ ,  $p < 0,001$ ;  $t = 5,79$ ,  $p < 0,001$  и  $t = 2,29$ ,  $p < 0,05$ ;  $t = 3,81$ ,  $p < 0,001$  соответственно) в сравнении с сеголетками. Интенсивность инвазии у взрослых животных со Среднего Урала составляет 403 экз. паразита на особь хозяина, в одной особи может находиться до 1534 гельминтов, что по сравнению с сеголетками достоверно выше ( $t = 3,53$ ,  $p < 0,001$ ) (табл. 2).

Сравнивая показатели заражённости разных возрастных групп *P. ridibundus* между Южным и Средним Уралом выявили, что экстенсивность и интенсивность инвазии сеголеток на Южном Урале значимо выше ( $t = 6,44$ ,  $p < 0,001$  и  $t = 2,59$ ,  $p < 0,05$  соответственно). Интенсивность инвазии неполовозрелых и взрослых животных с Южного Урала составляет 86,48 экз. и 102,22 экз. паразита соответственно, что также достоверно больше ( $t = 2,39$ ,  $p < 0,05$  и  $t = 3,74$ ,  $p < 0,001$  соответственно) в сравнении с животными со Среднего Урала (табл. 2).

Видовой состав паразитов у животных разного возраста меняется от сеголеток к половозрелым животным. Паразитофауна сеголеток *P. ridibundus*, отловленных на Южном Урале, представлена: по одному виду паразита от класса нематод (*O. filiformis*), протозоа (*C. dimidiata*) и 2 видами трематод (*O. rana*, *H. cylindraceae*). У неполовозрелых животных расширяется спектр паразитов как лёгочной, так и кишечной локализации (табл. 3). У взрослых озерных лягушек с Южного Урала отмечена кишечная трематода *P. intermedius*, относящаяся к семейству Pleurogenidae, достаточно редко встречающийся вид паразита (Тарасовская, 2009) со сложным жизненным циклом и чередованием двух жизненных форм паразита в зависимости от стадии развития амфибии (Быховский, 1957). По нашим данным этим паразитом были заражены 2 взрослые особи озёрной лягушки в 2010 и 2012 гг., со средним индексом обилия 0,15 экз., в одной особи может находиться до 10 экз. паразита.

Паразитоценоз сеголеток со Среднего Урала характеризуется отсутствием паразитов класса нематод. Видовой состав паразитов у неполовозрелых животных *P. ridibundus* со Среднего Урала сходен с таковым с сеголетками этого же региона. У половозрелых животных отмечены кишечные нематоды (*O. filiformis*) и простейшие паразиты (*C. dimidiata*), кишечные (*P. medians*, *O. rana*, *P. confusus*) и лёгочные трематоды (*H. cylindraceae*) (табл. 3).

Таким образом, с возрастом расширяется таксономический спектр паразитов.

## Обсуждение

*P. ridibundus* — вид амфибий, характеризующийся наибольшим разнообразием видового состава паразитов. Отличительной особенностью озёрной лягушки является преобладание паразитов класса трематод и протозоа над классом нематод. Такое соотношение разных классов паразитов как внутри региона, так и между ними обусловлено длительностью пребывания озёрных лягушек в воде, так как в ней происходит развитие промежуточных хозяев — различных беспозвоночных, в частности моллюсков. Необходимо учитывать, что заражение хозяина

Таблица 3. Видовой состав паразитов у разных возрастных групп *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала.Table 3. The species composition of parasites in different age groups *P. ridibundus* from the Middle and South Urals.

| Виды паразитов         | Южный Урал |     |    | Средний Урал |     |    |
|------------------------|------------|-----|----|--------------|-----|----|
|                        | Juv        | Sub | Ad | Juv          | Sub | Ad |
| <i>O. filiformis</i>   | +          | +   | +  | –            | –   | +  |
| <i>Rh. bufonis</i>     | –          | +   | –  | –            | –   | –  |
| <i>D. rastellus</i>    | –          | +   | +  | –            | –   | –  |
| <i>P. medians</i>      | –          | +   | +  | –            | –   | +  |
| <i>P. claviger</i>     | –          | +   | +  | –            | –   | –  |
| <i>P. intermedius</i>  | –          | –   | +  | –            | –   | –  |
| <i>P. stromi</i>       | –          | –   | +  | –            | –   | –  |
| <i>O. rana</i>         | +          | +   | +  | +            | +   | +  |
| <i>P. confusus</i>     | –          | +   | +  | +            | +   | +  |
| <i>H. cylindraceae</i> | +          | +   | +  | –            | –   | +  |
| <i>P. variegatus</i>   | –          | +   | +  | –            | –   | –  |
| <i>C. dimidiata</i>    | +          | +   | +  | +            | +   | +  |
| <i>O. ranarum</i>      | –          | +   | +  | –            | –   | –  |
| Итого видов паразитов  | 4          | 11  | 12 | 3            | 3   | 6  |

Примечание: Juv — сеголетки; Sub — неполовозрелые животные; Ad — половозрелые животные.

Note: Juv — yearlings; Sub — immature animals; Ad — sexually mature animals.

определённым классом паразита определяется не только возможностью его проникновения в организм последнего, но и возможностью завершения жизненного цикла. Максимальная связь озёрных лягушек с водной средой, где обитают промежуточные хозяева трематод, безусловно, создает оптимальные условия для заражения ими амфибий. Кроме того, жизненный цикл некоторых паразитов (*C. dimidiata* и *O. ranarum*) полностью привязан к жизненному циклу хозяина, что в большинстве случаев может приводить к преобладанию того или иного класса.

Озёрная лягушка является одним из видов амфибий, отличающегося не только разнообразием паразитов разных классов, но и наибольшим разнообразием видового состава трематод. Причём в наибольшей степени это выражено в нативных популяциях *P. ridibundus*. Озёрные лягушки были отловлены в стоячих, непроточных водоемах с богатой фауной беспозвоночных, что объясняет разнообразие трематодофауны. Изменение пищевого спектра хозяина, вызванное условиями его обитания, также в значительной степени определяют состав паразитоценоза в различных экологических условиях.

В целом зараженность озёрных лягушек паразитами в исследуемых регионах высока, максимальное значение отмечено для популяции с Южного Урала. Показатели заражённости на 1 исследованную особь хозяина, напротив, выше в популяциях озёрной лягушки Среднего Урала. Высокие значения таких показателей как интенсивность инвазии и индекса обилия у инвазивных популяций *P. ridibundus* обусловлены вкладом кишечных паразитических простейших *C. dimidiata*

и кишечной трематоды *P. confusus*. Индекс обилия этих видов паразитов составляет 61,81 экз. и 33,87 экз. соответственно, в одной особи может находиться до 943 экз. *C. dimidiata* и до 940 экз. *P. confusus*.

Паразитофауна озёрной лягушки в исследуемых регионах Урала характеризуется упрощённой структурой: отличается отсутствием доминантных видов и представлена в основном обычными, редкими и единичными видами паразитов. В наибольшей степени упрощение структуры паразитарных сообществ выражено в инвазивных популяциях *P. ridibundus*. Вероятно, причиной является комплексное преобразование экосистем в результате фрагментации местообитаний, рекреационной нагрузки и действия поллютантов, что ведёт к нарушению реализации нормального жизненного цикла паразитов (Лебединский, 1983; Зарипова, 2010; Буракова, 2012), результат — снижение видового разнообразия и упрощение структуры сообществ паразитов.

Исследованиями И. В. Чихляева на примере озёрной лягушки — одного из фоновых видов батрахофауны г. Тольятти, отловленной в отстойнике ливневой канализации, показало, что общая заражённость животных не превышает 10 %, а показатели инвазированности на 1 особь хозяина не превышают 1 экземпляра. При этом было зафиксировано отсутствие доминантных и субдоминантных видов паразитов, а также нехарактерное увеличение экстенсивности инвазии для ряда трематод: *P. medians*, *P. confusus*, *P. claviger* (Чихляев, 2010). По мнению автора, причиной может служить химическое загрязнение воды, отрицательно влияющее на развитие паразитов, промежуточных и дополнительных хозяев, что приводит к разрыву ранее установившихся биоценологических связей.

Важным фактором, влияющим на состав паразитофауны животного, является возраст хозяина. Установлено, что с возрастом происходит расширение таксономического спектра паразитов (Куранова, 1988; Volek, Coggins, 2003). Наши данные свидетельствуют в пользу этого утверждения. Причиной обеднения видового состава паразитов у сеголеток являются, прежде всего, малые размеры животного, которые в силу этого не могут поедать крупных беспозвоночных, являющихся промежуточными хозяевами трематод. Обогащению паразитофауны озёрных лягушек старших возрастов способствует увеличение с возрастом количества потребляемой пищи и расширение спектра питания, увеличивая тем самым возможность заражения (Дубинина, 1950; Резванцева, 2009; Гусейнов, 2011). Продолжительность жизни и спячку также можно отнести к возможным причинам расширения таксономического спектра паразитов. К примеру, зимовка способствует снижению показателей заражённости, однако ряд трематод (*P. medians*, *P. claviger*) не погибают, а погружаются вместе с хозяином в состояние покоя, а паразитические простейшие (паразиты рода *Opalina*) остаются в активном состоянии. Кроме того, в течение жизни у животных происходит накопление паразитических организмов. В связи с этим, чем старше животное, тем с большей долей вероятности в организме хозяина могут присутствовать ранние паразитарные инвазии. Таким образом, паразитофауна озёрной лягушки изменяется в зависимости от образа жизни и местообитания. На состав паразитоценоза уральских популяций *P. ridibundus* существенное влияние оказывают возрастные особенности хозяина, так как с изменением возраста в организме большинства животных происходят сложные биохимические, физиологические и анатомические перестройки. В связи с этим, уменьшается доля одних паразитов и увеличивается доля других.

## Выводы

В целом паразитофауна озёрной лягушки на Урале представлена кишечными и

легочными видами, относящимися к 3 систематическим группам.

Характерной особенностью паразитоценозов уральских популяций *P. ridibundus* является высокая доля заражённости их трематодами.

Структура паразитофауны исследуемых животных Урала упрощена и характеризуется отсутствием видов-доминантов.

Инвазивная популяция *P. ridibundus* обладает сравнительно низким видовым разнообразием паразитов (6 видов).

Возрастные изменения показателей инвазированности у амфибий Южного и Среднего Урала выражаются в увеличении экстенсивности и интенсивности инвазии, а также индекса обилия и таксономического спектра паразитов от сеголеток к половозрелым животным.

*Работа выполнена при поддержке проекта № 13–4–НП–408.*

*Авторы выражают благодарность коллегам из Института экологии растений и животных УрО РАН: к.б.н. С. Д. Вершининой, к.б.н. Е. А. Байтимировой, В. В. Сапронову и н.с. М. Е. Гребенникову за помощь в сборе материала.*

Алимов А. Ф., Орлова М. И., Панов В. Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Виды-вселенцы в европейских морях России: Сбор. научн. трудов. Апатиты: изд. Кольского научного центра РАН, 2000. — С. 12–23.

Безр С. А., Воронин М. В. Церкариозы в урбанизированных экосистемах. — М.: Наука, 2007. — 240 с.

Буракова А. В. Экологический анализ гельминтофауны популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) в градиенте урбанизации : Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Пермь, 2012. — 24 с.

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики их система и филогения // Тр. Акад. наук СССР. — 1957. — 509 с.

Вершинин В. Л., Ильина О. В. Взаимоотношения озерной лягушки (*Rana ridibunda* L.) с автохтонными видами — *R. arvalis* Nilss. и *R. temporaria* (L.) на территории городской агломерации // Биоразнообразие и роль зооценозов в естественных и антропогенных экосистемах. — Днепропетровск, 2003. — С. 193–194.

Вершинин В. Л. Амфибии и рептилии Урала. — Екатеринбург: УрО РАН, 2007. — 172 с.

Гусейнов М. А. Возрастные изменения зараженности озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas) Малого Гызылагачского залива Каспийского моря паразитами крови // Вісн. Харк. нац. уні-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. — 2011. — Вып 13, № 947. — С. 147–151.

Дгебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. — Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 2000. — С. 35–50.

Дубинина М. Н. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитологический сборник — Л : ЗИН АН СССР.1950. — 12. — С. 300–351.

Зарипова Ф. Ф. Связь инвазии гельминтами озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 с уровнем антропопрессии Биология будущего: традиции и инновации : материалы всерос. междунар. конф. с участием молодых ученых, посвящ. 90-летию Урал. гос. ун-та им. А.М. Горького. — Екатеринбург, 2010. — С. 31–32.

Ивашкин В. М., Контримавичус В. М., Назарова Н. С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных позвоночных млекопитающих. — М. : Наука, 1971. — 123 с.

Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю., Чихляев И. В. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. — Тольятти : Кассандра, 2012. — 329 с.

Куранова В. Н. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопр. экологии беспозвоночных. — Томск, 1988. — С. 134–154.

Лебединский А.А. Некоторые особенности гельминтофауны травяной лягушки в связи с ее местообитанием на урбанизированной территории // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. — Горький, 1983. — С. 30–36.

Резванцева М. В. Сезонная и многолетняя динамика численности гельминтов озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Тамбова // Вестн. Тамбов. гос. ун-та. — 2009. — 14, вып. 2. — С. 389–393.

- Резванцева М. В., Лада Г. А., Кулакова Е. Ю. Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на Востоке Центрального Черноземья. — Вестн. Тамбовского гос. ун-та. — 2010. — **15**, вып. 2. — С. 646–659.
- Ройтман В.А., Бээр С.А. Паразитизм, как форма симбиотических отношений. — М. : КМК, 2008. — 310 с.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР. — М. : Наука, 1980. — 275 с.
- Тарасовская Н. Е. Значение бесхвостых амфибий в оздоровлении пастбищных и околородных биотопов от гельминтов // Вест. Алтайск. Гос. Аграрн. Ун-та. — 2009. — **60**, № 10 — С.76–79.
- Чихляев И. В. Гельминтофауна озерной лягушки *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) из отстойника ливневой канализации г. Тольятти // Проблемы изучения и сохранения позвоночных животных антропогенных водоемов: материалы Всерос. науч. конф с междунар. участием. — Саранск, 2010. — С. 184–187.
- Bolek M. G., Coggins J. R. Helminth community of sympatric Eastern American toad, *Bufo americanus americanus*, Northern leopard frogs, *Rana pipiens*, and blue-spotted salamander, *Ambystoma laterale*, from southeastern Wisconsin // J. Parasitol. — 2003. — **4**, N 89. — P. 673–680.
- Euzeby J. Les zoonoses parasitaires d'origine amphibienne et ophidienne // Sci. Vet. Med. Cotr., —1984. — **3**, N 86. — P. 71–75.
- Fernandes B. J., Cooper J. D., Cullen J. B. Systemic infection with *Alaria americana* (Trematoda) // Canad. Med. Assoc. J. — 1976. — **11**, N 115. — P. 1111.
- Freeman R. S., Stuart P. F., Cullen J. B. Fatal human infection with mesocercariae of the trematode *Alaria americana* // Amer. J. Trop. Med. and Hyg. — 1976. — **6**, N 25. — P. 803–807.
- Vershinin V. L., Kamkina I. N. Expansion of *Rana ridibunda* in the Urals — a danger for native amphibian? // Froglog. — 1999. — **34**. — P. 3.

УДК 574.24

## РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ *RANA ARVALIS* (ANURA, RANIDAE) В УСЛОВИЯХ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКИ ЛЕСОСТЕПНОГО ЗАУРАЛЬЯ

В.Л. Вершинин<sup>1,2</sup>, Е.А. Байтмирова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, 620144 Россия  
E-mail: annabios@list.ru

<sup>2</sup>Уральский Федеральный университет, кафедра зоологии,  
Екатеринбург, ул. Мира, 19, 620002 Россия  
E-mail: wow@ipae.uran.ru

**Размерно-возрастные особенности популяции *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) в условиях геохимической специфики лесостепного Зауралья.** В.Л. Вершинин, Е.А. Байтмирова. — Проведено сравнение остромордых лягушек, населяющих южную тайгу Среднего Урала и территорию с высоким естественным уровнем минерализации в Юго-Восточном лесостепном Зауралье, по размерно-возрастным характеристикам. Показано что, популяции, обитающие на территориях с высокой минерализацией поверхностных вод (естественного и искусственного происхождения), обладают спецификой скорости роста, характеризующейся высоким темпом на ранних этапах жизни и снижающейся к двухлетнему возрасту.

Ключевые слова: остромордая лягушка, возраст, гидрохимические аномалии, минерализация.

**Age-dimensional features of population of *Rana arvalis* (Anura, Ranidae) under specific geochemical conditions of forest-steppe Urals.** Verшинин V., Baytmirova E. — Were made a comparison of *Rana arvalis* inhabiting the southern taiga and the Middle Urals area with high natural levels of salinity in the South-East forest-steppe, by their age-dimensional characteristics. It was shown that populations living in the area with high salinity of surface water (natural and artificial), have a specific growth rate that characterized with a high speed on the early period of their life and decreasing the age of two.

Key words: *Rana arvalis*, age, hydrochemical anomalies, mineralization.

### Введение

Биота биогеохимических провинций на протяжении длительного времени привлекает внимание исследователей, поскольку служит источником важной информации для понимания механизмов адаптациогенеза и разработки методов биоиндикации. Известно, что дефицит или избыток определённых химических элементов нарушает сбалансированность метаболических процессов в организме и служит источником возникновения ряда эндемичных заболеваний человека и животных, сокращению продолжительности жизни (Агаджанян, Скальный, 2001). Нередко основное внимание уделяется изучению антропогенных изменений химизма среды, в то время как исследованию эффектов естественных геохимических ано-

маний не уделяется должного внимания. Геохимические аномалии могут привести к нарушению роста, развития, воспроизводства организмов, увеличению частоты встречаемости аномалий развития, модифицировать течение широко распространенных болезней (Marienfeld, 1972; Ковальский, 1991; Агаджанян, Скальный, 2001). Вне зависимости от наличия промышленных объектов, Уральский регион исходно характеризуется сложной геохимической картиной, свойственной многим горным территориям. Так, условия естественных никель-кобальт-хромовых аномалий Среднего Урала провоцируют снижение численности популяций мелких млекопитающих, а также морфофункциональные изменения репродуктивной и эндокринной систем животных. У амфибий отмечается увеличение суммарной частоты аномалий развития, как на территории естественной геохимической аномалии на юге Башкортостана, так и на территории г. Екатеринбурга (Вершинин, 2011) — геохимической аномалии антропогенного происхождения. Известно влияние геохимических аномалий искусственного и естественного происхождения на контрактильные свойства миокарда бурых лягушек (Шкляр, Вершинин, 2001; Шкляр, Вершинин, 2002).

Для нормального воспроизводства земноводных большое значение имеют гидрохимические параметры нерестовых водоемов. Так, распространение тритонов в городских водоемах лимитируется диапазоном общих концентраций ионов (Beebe, 1981), а выживаемость и поведение личинок травяной лягушки зависят от уровня минерализации городских водоемов (Winkler, Forte, 2011).

Существует значительное число работ, посвящённых влиянию поллютантов на земноводных, главным образом — изучению загрязнения водной среды нерестовых водоёмов. Особое место занимают исследования, выполняемые на урбанизированных территориях, где водоёмы отличаются высоким уровнем общей органики, значительным БПК<sub>5</sub> (биологическое потребление кислорода), сочетающимися с загрязнением нефтепродуктами и детергентами. Комплексной характеристикой состояния таких водоёмов является высокий уровень минерализации (до 1838 мг / дм<sup>3</sup>), в основном за счёт высоких концентраций хлоридов и сульфатов, при обилии кислородокисляемой органики. В таких условиях успех размножения остромордой лягушки определяется формированием адаптаций на уровне «материнских эффектов» в сравнительно короткий срок (Вершинин, Трубецкая, 1992; Rasanen et al., 2003a,b). Популяции, населяющие естественные геохимические аномалии, представляют особый интерес, поскольку существуют на этих территориях на протяжении многих поколений.

В восточных районах области, на Тобол-Ишимском междуречье почвообразующие породы представлены, прежде всего, элювием озёрных глин, имеющим в минералогическом составе повышенное содержание солей. Эти характеристики определяют химизм многих озёр в Курганской области. Поэтому озёра такого типа могут рассматриваться как естественные гидрохимические аномалии (Рудник, 1996) и по ряду параметров могут быть близки к водоёмам зоны многоэтажной застройки городской агломерации.

Целью данной работы было изучение ряда популяционных особенностей *R. arvalis*, формирующихся на территориях с естественным высоким уровнем минерализации.

## Материал и методы

Особь остромордой лягушки (126 экз.) были отловлены в весенне-летний период в нескольких точках на территории Среднего Урала (Свердловская обл.) и Юго-Восточного Зауралья (Курганская обл., Петуховский р-н, оз. Степное). Солонова-

тые озёра в Петуховском р-не Курганской обл. характеризуются естественно высоким уровнем общей минерализации, обусловленной, прежде всего, влиянием подстилающих горных пород (Озера..., 1998). Нерестовые водоёмы остромордой лягушки на территории Среднего Урала, как правило, характеризуются нормальным (фоновым) уровнем минерализации воды. Исключение составляют места обитания, подверженные антропогенному влиянию.

У отловленных животных снимали стандартные морфологические промеры с помощью цифрового штангенциркуля «Kraftool» с ценой деления 0,01 мм. Определение возраста животных выполнено методом скелетохронологии (Леденцов, 1990). Гидрохимические анализы сделаны в лаборатории физико-химических исследований Учебно-научного центра факультета геологии и геофизики Уральского государственного горного университета.

Данные были обработаны с помощью трехфакторного дисперсионного анализа. При проверке гипотез о значимости факторов выбран 5 %-ный уровень значимости. Статистическая обработка проведена с помощью программного пакета «Statistica for Windows» 5.5.

## Результаты и обсуждение

Проведено изучение основных гидрохимических показателей исследуемых водоёмов (зона многоэтажной застройки в г. Екатеринбурге, оз. Степное (Курганской обл.), Южная Тайга (лес)).

Показано, что уровень содержания хлоридов, рН, общая минерализация, ХПК — химическое потребление кислорода (показатель, характеризующий суммарное содержание в воде органических веществ по количеству израсходованного на окисление химически связанного кислорода) сходны в водоёмах зоны многоэтажной застройки и оз. Степное (табл. 1).

Для анализа изменчивости размеров тела остромордой лягушки была использована трехфакторная модель («геохимический фактор», «возраст», «морфа»). Изучение проведено отдельно для самцов и самок. Дополнительно проанализировано влияние фактора «пол».

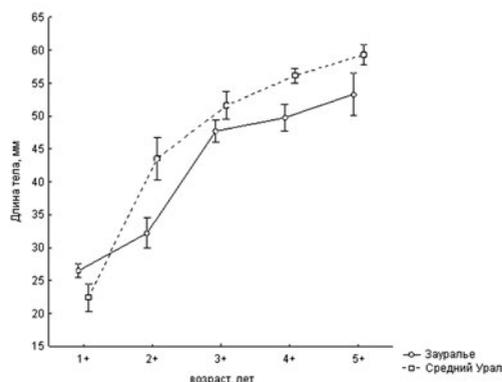
Результаты анализа показали наличие значимых различий по размерам тела животных в зависимости от места сбора материала и половой принадлежности особи (рис. 1, 2).

Половое созревание в популяциях южной тайги и лесостепного Зауралья, как правило, происходит на 3-4-м году жизни. Лягушки, обитающие на территории Среднего Урала, характеризуются более интенсивным приростом на первом году жизни и ко второму году статистически значимо отличаются от животных, населяющих прибрежную зону озера Степное.

Таблица 1. Основные гидрохимические показатели водоёмов (2011 г.).

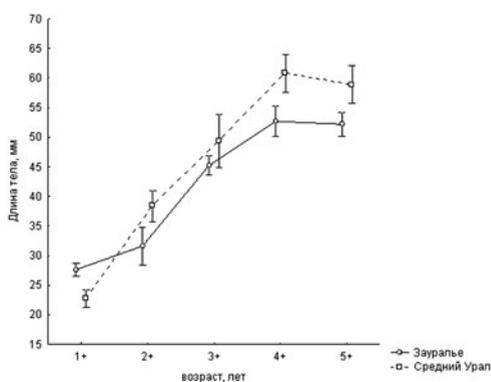
Table 1. The main hydro-chemical indicators of water bodies (2011).

| Местообитание               | Cl-<br>мг/дм <sup>3</sup> | SO <sub>4</sub><br>мг/дм <sup>3</sup> | рН<br>мг/дм <sup>3</sup> | ХПК<br>мгО/дм <sup>3</sup> | Минерализация<br>мг/дм <sup>3</sup> |
|-----------------------------|---------------------------|---------------------------------------|--------------------------|----------------------------|-------------------------------------|
| Зона многоэтажной застройки | 28,7 ± 3,26               | 72,9 ± 17,2                           | 7,76 ± 0,49              | 18,8 ± 5,8                 | 537,3 ± 44,69                       |
| оз. Степное                 | 135,1                     | 10,73                                 | 7,4                      | 15,2                       | 650                                 |
| Южная тайга (лес)           | 18,6 ± 2,8                | 13,36 ± 14,89                         | 6,28 ± 0,43              | 30,5 ± 5,04                | 189,5 ± 38,7                        |



**Рис. 1.** Длина тела самцов *Rana arvalis* (средние невзвешенные  $\pm 0,95$  доверительный интервал) в зависимости от места отлова.  $F(4,67) = 16,47$  ( $p < 0,05$ ).

**Fig. 1.** Length of males depending on the location of catching (Least Squares Means  $\pm$  confidence intervals).  $F(4,67) = 16,47$  ( $p < 0,05$ ).



**Рис. 2.** Длина тела самок *Rana arvalis* (средние невзвешенные  $\pm 0,95$  доверительный интервал) в зависимости от места отлова.  $F(4,42) = 17,8$  ( $p < 0,05$ ).

**Fig. 2.** Length of females depending on the location of catching (Least Squares Means  $\pm$  confidence intervals).  $F(4,42) = 17,8$  ( $p < 0,05$ ).

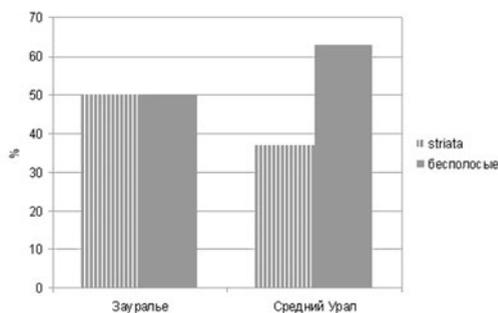
В более старших возрастных классах эти различия сохраняются: остромордые лягушки, населяющие окрестности озера Степное, существенно ( $F(4,117) = 30,712$ ;  $p < 0,05$ ) меньше остромордых лягушек, отловленных на Среднем Урале.

Половой диморфизм по длине тела животных, становится выраженным к моменту наступления половозрелости — 3 года (рис. 2). Как известно, *R. arvalis* — один из немногих видов бесхвостых амфибий, у которого самцы крупнее самок (Ляпков и др., 2007). В исследованных выборках самки меньше самцов, но статистически значимые отличия наблюдаются не во всех возрастных классах.

Статистически значимые отличия по фактору «морфа окраски» отмечены лишь для пятилетних животных. Бесполовые животные крупнее лягушек морфы striata. Однако по нашим данным нельзя сказать о наличии подобной тенденции в остальных возрастных классах. Для уточнения данного вопроса требуется проведение дополнительных исследований. Отмечено увеличение частоты встречаемости животных с морфой striata, обитающих на территории с высоким естественным уровнем минерализации в Юго-Восточном лесостепном Зауралье (рис. 3).

## Заключение

Установлено, что размеры тела остромордых лягушек в условиях повышенной минерализации меньше (рис. 1, 2). Следует заметить, что сходная тенденция отмечена нами на территориях местообитаний с искусственным высоким уровнем минерализации на урбанизированной территории (Verzhinin, 2002) для самок *R. arvalis*. Средние размеры животных из городских (зона многоэтажной застройки) и загородных популяций составляют  $54,67 \pm 1,09$  ( $n = 38$ ) против  $53,43 \pm 0,79$  ( $n = 72$ ) у самцов и  $45,19 \pm 1,15$  против  $51,72 \pm 1,21$  ( $n = 31$ )



**Рис. 3.** Частота встречаемости особей с разной морфой окраски (striata, бесполовые) в изучаемых популяциях *Rana arvalis*.

**Fig. 3.** The frequency of individuals with different color morphs (striata, stripeless) in the investigated populations *Rana arvalis*.

у самок соответственно. Таким образом, при антропогенной трансформации среды происходит значимое уменьшение размеров тела самок ( $p = 0,008$ ), достоверных различий по размерам тела у самцов не выявлено. Сеголетки здесь существенно крупнее, чем в загородных популяциях, но в дальнейшем разница в размерах животных городских и загородных популяций сглаживается, и тенденция меняется на противоположную.

Сравнение остромордых лягушек, населяющих южную тайгу Среднего Урала и территорию с высоким естественным уровнем минерализации в Юго-Восточном лесостепном Зауралье, выявило существенное отличие по их размерным характеристикам. Таким образом, популяции, обитающие на территориях с высокой минерализацией поверхностных вод (естественного и искусственного происхождения) обладают спецификой скорости роста, характеризующейся высоким темпом на ранних этапах жизни и снижающейся к двухлетнему возрасту.

- Агаджанян Н.А., Скальный А.В. Химические элементы в среде человека и экологический портрет человека. — М. : КМК, 2001. — 83 с.
- Вершинин В.Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск. — 1985 а. — С. 61–75.
- Вершинин В.Л., Неустроева Н.С. Роль трематодной Инвазии в специфике морфогенеза скелета бесхвостых амфибий на примере *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // Докл. Академии наук. — 2011. — 440, № 2. — С. 279–281.
- Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А. Смортность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический период при разном уровне антропогенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. — Екатеринбург, 1992. — С.12–20.
- Леденцов А.В., Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) : Автореф. дис...канд. биол. наук. Свердловск, 1990. — 24 с.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. Половой диморфизм по морфометрическим признакам у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Зоол.журн.. — 2007. — 86, вып. 10. — С. 1237–1249.
- Молчанова Я.П., Заика Е.А., Бабкина Э.И., Сурнин В.А. Гидрохимические показатели окружающей среды: справочные материалы / Под. ред Т.В. Гусевой. — М. : ФОРУМ ИНФРА, 2009. — 192 с.
- Озера Тоболо-Ишимской лесостепи // Водно-болотные угодья России. Водно-болотные угодья международного значения // Под общ. ред. В. Г. Кривенко. — М. : Wetlands International Publication, 1998. — 1. — С. 158–172.
- Шкляр Т.Ф., Вершинин В.Л. Влияние урбанизации на сократительную функцию миокарда бурых лягушек // Сибирский экол. Журн. — 2002. — № 6. — С. 721–728.
- Шкляр Т.Ф., Вершинин В.Л. Экофизиологическая специфика популяций бесхвостых амфибий антропогенных ландшафтов // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетол. об-ва им. А.М.Никольского // Пушино Москва : МГУ, 2001. — С. 345–347.
- Ishchenko V.G. Problems of demography and declining populations of some Euroasiatic brown frogs // Russ. J. Herpetol. — 1996. — 3, N 2. — P. 143–151.
- Winkler J.D., Forte G. The effects of road salt on larval life history traits and behavior in *Rana temporaria* // Amphibia-Reptilia. — 2011. — 32. — P. 527–532.
- Beebee T.J.C. Habitats of the British amphibians (II): agricultural lowlands and a general discussion of requirements // Biol. Conserv. — 1981. — 21, N 2. — P.127–139.
- Rasanen K., Laurila A., Merila J. Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. I. Local adaptation // Evolution (USA). — 2003 a. — 57, N 2. — P. 352–362.
- Rasanen K., Laurila A., Merila J. Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. II. Adaptive maternal effects // Evolution (USA). — 2003 b. — 57, N 2. — P. 363–371.
- 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. — Moscow; Sophia: Pensoft Publ., 2002. — 7. — P. 1–161.

УДК 591.53: 597.6

## ВЛИЯНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА НА ЗЕМНОВОДНЫХ КАК ОТРАЖЕНИЕ ГЛОБАЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ

В.Л. Вершинин<sup>1,2</sup> С.Д. Вершинина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, 620144 Россия  
E-mail: wow@iraе.uran.ru

<sup>2</sup>Уральский Федеральный университет,  
Екатеринбург, ул. Мира 19, 620002 Россия

**Влияние локальных изменений климата на земноводных как отражение глобальных процессов. Вершинин В.Л., Вершинина С.Д.** — На примере популяций амфибий крупной городской агломерации выполнен анализ многолетней динамики видового состава и структуры сообществ с позиций локального преобразования условий местообитаний в градиенте температур и ряда биотических и абиотических параметров. Установлены закономерности, связанные с существованием устойчивой термической аномалии на исследуемой территории, которая сопровождается периодическими и непериодическими феноменами. Показаны причины исчезновения ряда видов с урбанизированной территории, а также параметры, обеспечивающие экспансию вида-вселенца — *P. ridibundus* в условиях антропогенных ландшафтов в ходе неконкурентного замещения аборигенных видов амфибий. Обсуждаются случаи заболеваний и паразитарной инвазии, обусловленные синергетикой действия повышенных температур, поллютантов, эвтрофикации в условиях урбанизации. Выявленная функциональная динамика, сформировавшаяся под действием локальных изменений климата отражает глобальные изменения в современной биосфере.

Ключевые слова: локальные изменения климата, амфибии, урбанизация, глобальные изменения, Средний Урал.

**Influence of Local Climate Change on Amphibians as a Reflection of Global Processes. Vershinin V.L., Vershinina S.D.** — On example of amphibian of big urban agglomerations analyzed long-term changes in species composition and community structure from the standpoint of local transformation of habitat conditions along with the temperature gradient and a number of biotic and abiotic parameters. The regularities related with the existence of a stable thermal anomalies in the study area, which is accompanied by periodic and non-periodic phenomena. The reasons of species disappearance from an urbanized area, as well as conditions, providing the expansion of invasive species — *P. ridibundus* in anthropogenic landscapes during non-competitive replacement of native amphibian species. The were discussed cases of diseases and parasitic infestation caused by synergy of high temperatures, pollutants, eutrophication under effect of urbanization. The identified functional dynamics, formed under the influence of local changes that reflects the global climate change in the modern biosphere.

Key words: local climate change, amphibians, urbanization, global change, Middle Urals.

### Введение

В настоящее время большинство исследователей полагают, что сокращение численности амфибий и постепенное потепление климата — реальные события (Pounds, 2001). Так, первым всемирным герпетологическим конгрессом признано,

что состояние популяций амфибий в Австралии отражает глобальное снижение численности амфибий (Tyler, 1997).

В последнее время увеличивается число публикаций, авторы которых в значительной мере связывают глобальное сокращение численности земноводных с истончением озонового слоя в атмосфере и усилением ультрафиолетовой радиации, из-за которой повышается гибель кладок икры, особенно у тенелюбивых видов (Blaustein, 1994; Blaustein, Wake, 1995; Hileman, 1993; Kleiner, 1994; Scheller, 1995). Отмечается, что болезни глобально преследуют лягушек, жаб и саламандр. Известно, что новые виды хитридиевых грибов становятся причиной смертности амфибий (Schloegel et al., 2010) в США, Панаме и Австралии. В Британии иридо-вирусы вызывают гибель *Rana temporaria* и *Bufo bufo*, *Ambystoma tigrinum* — в Аризоне (Anderson, 1998).

Подтверждается предположение о связи исчезновения популяций земноводных с применением пестицидов (Sparling et al., 2001). Оказалось, что активность холинэстеразы понижена там, где популяции вида находятся в депрессивном состоянии. У квакш из таких популяций отмечается повышенное содержание поллютантов: эндосульфана и производных ДДТ.

Невозможно утверждать, что существует какой-либо один фактор, определяющий исчезновение земноводных. Это целый комплекс факторов, связанных с разрушением мест обитания амфибий (Halliday, 1993). В любом случае, сокращение численности земноводных, связанное с их повышенной чувствительностью к изменению водной и наземной среды, может служить предупреждением о начале глобальной экологической катастрофы (Halliday, 1998).

Сокращение популяций земноводных во многих районах планеты и рост в ряде случаев доли аномальных животных привели к повышению внимания исследователей к причинам эмбриональной и личиночной смертности, а также процессам морфогенеза в этой группе наземных позвоночных.

## Материал и методы

Начиная с 1977 г. по настоящее время осуществляется мониторинг состояния местообитаний земноводных на территории крупной городской агломерации (г. Екатеринбург). Параллельно проводятся комплексные популяционные исследования амфибий: Объектом исследований служили встречающиеся в городской черте Екатеринбурга виды амфибий: сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dyb., 1870) обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris* L., 1758), озёрная лягушка (*Pelophylax ridibundus* Pall., 1771), остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilss., 1842), травяная лягушка (*Rana temporaria* L., 1758), населяющие урбанизированные территории, типизированные (Вершинин, 1980) 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 водоёмов, динамику видового состава и структуры сообществ амфибий. Анализ крови проводили по унифицированному методу морфологического исследования форменных элементов крови в 2000–2008 гг. (Иванов, 1997; Предтеченский, 1950; Wismer, 1934). Учёты численности амфибий на пробных площадках размером 10 x 10 м проводили в июле–августе. После закладки площадки прочесывали и подстилку просматривали вручную. Время сбора материала — с конца апреля по конец сентября. Дисперсионный анализ выполнен в программном пакете Statistica for Windows 6.0.

## Результаты и обсуждение

Температурный режим на территории городской агломерации Екатеринбурга сходен с ситуацией, характерной для большинства крупных городов — в центральной части температура на 1–2°C выше, чем на окраинах (Одум, 1975). В зонах много- и малоэтажной застройки майские среднемесячные температуры водоёмов достоверно выше примерно на 3°C ( $p < 0,0001$ ), чем в лесопарковой зоне и за городом. Урбанизированные территории отличают высокие майские среднемесячные температуры водоёмов в зонах много- и малоэтажной застройки ( $F = (3,1158) = 25,743$ ;  $p < 0.00001$ ), предел их минимальных значений больше на 2,5–3,5°C (табл. 1).

Скорость роста и онтогенеза земноводных в значительной степени определяются температурными условиями (Doms, 1916; Douglas. 1948). Размножение на урбанизированных территориях начинается раньше, что связано с более ранним прогревом водоёмов и почвы. Высокая разнородность среды обитания в городской черте, в том числе и температурного режима, приводит к расширению лимитов сроков размножения в сравнении с загородными популяциями.

Аборигенные виды амфибий Среднего Урала ориентированы на сравнительно короткий весенне-летний период, за который они должны успеть отложить икру, а потомство — завершить метаморфоз и успешно перезимовать. Тем не менее в лесопарковой зоне города и на загородных территориях всегда существовали местообитания, в которых из-за локальных микроклиматических особенностей часть личинок не успевала завершить метаморфоз к моменту наступления холодов и погибала.

На фоне существующих зональных различий в градиенте урбанизации отмечены многолетние тенденции, связанные с размыванием и удлинением весеннего периода (ранняя и затяжная весна), с одной стороны, и с затяжной тёплой осенью — с другой, в течение последних 15 лет (1997–2012 гг.). По температурному режиму (в отличие от градиента загрязнения и трансформации растительной компоненты) за тридцатилетний период наблюдений произошло сглаживание межзональных различий. Это выражается, как правило, в позднем и растянутом периоде икротетания, а также полной «финализации работы» самых холодных водоёмов лесопарковой зоны, где в первое (и частично второе) десятилетие выход сеголеток остромордой лягушки затягивался до наступления холодов и установления снегового и ледового покровов, что в последний раз наблюдалось в 1996 г. Сроки начала размножения при этом в большинстве случаев остались в прежних

*Таблица 1. Среднемесячные температуры начальных этапов развития амфибий в градиенте урбанизации (суммарно за 1980–2013 гг.).*

*Table 1. Average temperatures of the initial stages of amphibians in a gradient of urbanization (summarized for 1980–2013).*

| Зона | t°C         | Lim.     | N   |
|------|-------------|----------|-----|
| II   | 14,7 ± 0,28 | 4,5-28,5 | 268 |
| III  | 13,5 ± 0,25 | 3,5-27,0 | 338 |
| IV   | 11,8 ± 0,24 | 1,0-28,0 | 361 |
| K    | 11,7 ± 0,33 | 2,0-28,0 | 195 |

Примечание. II — многоэтажная застройка, III — малоэтажная застройка, IV — лесопарк, K — загородная популяция.

пределах или даже сдвинулись на позднее время (начало — 9 мая в 2011 г.) — начало икрометания 13.04–10.05. окончание — 21.04–16.05. Развитие же завершается позже, так если в первые 20 лет наблюдений начало метаморфоза остромордой лягушки на селитебных территориях отмечалось 3.06–08.06, то в последнее десятилетие это происходит не ранее 27.06–6.07.

Кроме сдвига сроков развития, условия ранней затяжной весны привели к снижению фенотипического проявления рецессивной мутации — депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки. Проявление этого признака связано с действием весенних заморозков на отложенную икру (Вершинин, 2004). В связи отсутствием отрицательных температур в этот период в течение последних 7 лет встречаемость депигментации радужины с 2002 года составляла не более 2 %, а с 2006 г. менее 1 %.

Распространение озёрной лягушки за пределы естественного ареала на восточном склоне Среднего Урала стало возможно исключительно благодаря хозяйственно-производственной деятельности человека и наличию связанных с ней локальных термальных аномалий. Первое размножение вида-вселенца — озёрной лягушки — было отмечено в 1980 г. и ранее происходило не каждый год — за 35 лет наблюдений — 26 раз. Неуспех размножения озерной лягушки определялся недостатком тепла и ранним похолоданием. Так, в 1986 г. в результате резкого похолодания 16 сентября 1986 года головастики ушли в зимовку и погибли. По этим причинам численность *P. ridibundus* за ряд лет в разных участках городской территории существенно флуктуировала. Начиная с 1988 года размножение данного вида на городской территории отмечается ежегодно. С 1998 года распространение озерной лягушки достигло лесопарковой зоны города, а в 2001 году отмечен первый выход *P. ridibundus* за пределы границ городской агломерации К настоящему моменту в пределах границ городской агломерации существует 5 постоянных популяций.

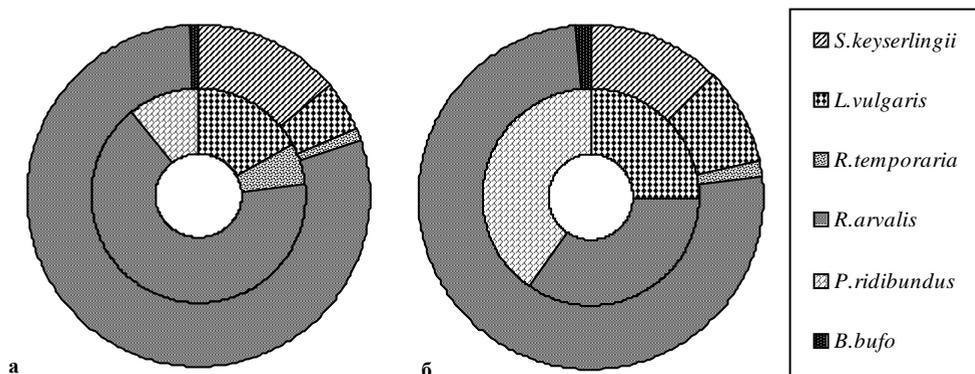
С появлением еще одного инвазивного вида (ротана — *Perccottus glenii* — угрожающего воспроизводству амфибий (Решетников, 2001)) на территории 2 городских лесопарков (Калиновские разрезы и парк Лесоводов России) связано исчезновение с 2008 г. части нерестилищ сибирского углозуба.

Анализ распространения травяной лягушки (наиболее приуроченного к водной среде вида местных бесхвостых амфибий показал, что *P. ridibundus* отмечена в тех же местообитаниях, где встречалась или встречается *R. temporaria*, исчезающая последние десятилетия из антропогенно преобразованных ландшафтов.

Так, на территории Екатеринбурга средняя плотность травяных лягушек в зонах многоэтажной и малоэтажной застройки в 1984 г. составляла у взрослых 100 и 88,9 ос/га, у сеголеток — 150 и 44,4 ос/га соответственно. К 2005 году плотность взрослых *R. temporaria* на селитебной территории снизилась в обеих зонах до 12,5 ос/га, а в 2008 г. она полностью исчезла из зоны многоэтажной застройки (рис. 1).

Распространение травяной лягушки на урбанизированных территориях ограничено, что определяется особенностями биологии вида — зимовка протекает в поймах, в ямах с ключами; кроме того, она более влаголюбива, чем *R. arvalis*. В сравнении с озёрной и остромордой лягушкой этот вид обладает низкой выживаемостью в условиях урбанизированной среды (Вершинин, 2006; Вершинин, Трубецкая, 1992).

Установлено, что содержание гемоглобина у травяной лягушки существенно выше чем у остромордой и озёрной, что связано с тем, что она является водно-зимующей формой бурых лягушек, которые проводят период зимней спячки на дне водоёмов в условиях дефицита кислорода. Установлено, что у озёрной лягуш-



**Рис. 1.** Изменение структуры видового сообщества амфибий на урбанизированной территории (внешнее кольцо — лесная территория, внутреннее — зона многоэтажной застройки; а — 2006 г., б — 2008 г.).

**Fig. 1.** Changes in amphibians species community structure on urbanized territory (external circle — forest, internal — zone of multistory building).

ки, которая связана с водой на протяжении всего жизненного цикла и также зимует в воде, содержание гемоглобина сравнительно невысоко, т. к. у водных амфибий средство дыхательного пигмента с кислородом существенно выше (Просер, 1977).

Для *R. temporaria* высокие концентрации гемоглобина в крови оказываются параметром, ограничивающим возможность существования вида в условиях антропогенной эвтрофикации, химического и теплового загрязнения водоемов. Высокие температуры и наличие сероводорода в воде городских водоемов, связанное с большим количеством органики, вызывают снижение концентраций растворенного кислорода пригодных для зимовки мест травяной лягушки. По нашим данным, чувствительность к антропогенной трансформации среды растет в ряду от озёрной лягушки к травяной (Вершинин, Вершинина, 2012).

Высокие концентрации гемоглобина в крови не являются, в данном случае, показателем, обеспечивающим преимущество в условиях урбанизации. Уровень гемоглобина в крови оказывается маркером чувствительности земноводных к антропогенной трансформации среды, именно *R. temporaria* первой из рассматриваемых видов лягушек исчезает с урбанизированных территорий. Сравнение спектров питания озёрной и бурых лягушек, населяющих одни и те же городские местообитания, не выявили наличия конкуренции между аборигенными видами и *P. ridibundus* (Вершинин, Ильина, 2003). Скорее всего, озёрная лягушка заполняет освободившиеся ниши нативных видов земноводных в ходе их неконкурентного замещения.

Изучение многолетних трендов показало, что наличие устойчивой температурной аномалии на урбанизированной территории сопровождается рядом периодических и непериодических феноменов. Поллютанты и другие стрессорные антропогенные воздействия, действуя синергически, могут приводить к ослаблению иммунной системы амфибий, таким образом делая животное более уязвимым по отношению к заболеваниям и паразитарным инвазиям (Szuroczki, Richardson, 2009).

Вероятно, именно результатом сочетанного действия изменения темпера-

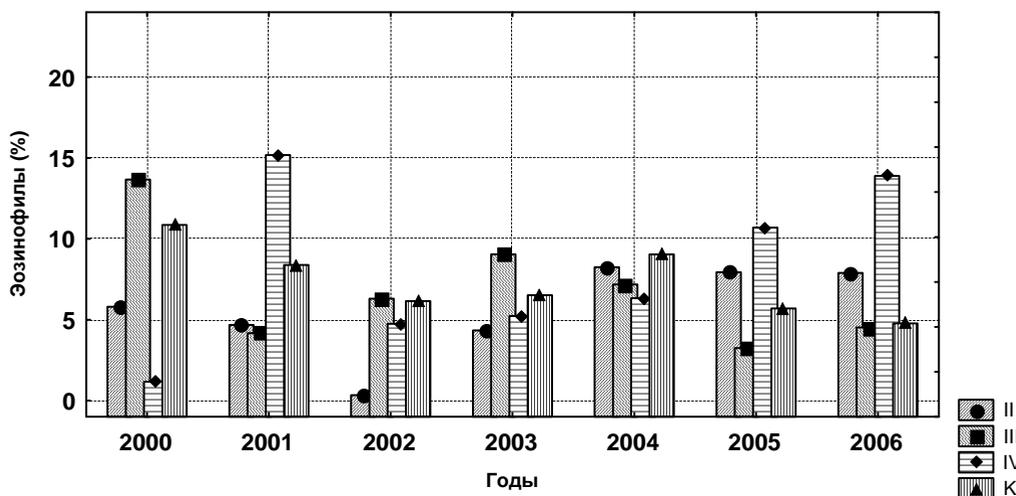


Рис. 1. Многолетняя динамика доли эозинофилов в популяциях остромордой лягушки в градиенте урбанизации.

Fig. 1. Long-term dynamics of eosinophyls share in the populations of moor frogs in a gradient of urbanization.

турного режима, эвтрофикации, загрязнения, являются периодические пики паразитарных инвазий у сеголеток остромордой лягушки в популяциях лесопарковой зоны города.

Многолетняя динамика флуктуаций уровня эозинофилии отражает пики высокой инвазированности животных из популяций лесопарковой зоны (рис. 2).

Действие такой опасной грибковой инфекции как хитридиомикоз для территории России изучено мало. Достоверные сведения об этом заболевании отсутствуют либо требуют тщательной проверки (Трубецкая, 2011). Тем не менее популяции городских агломераций подвержены повышенному риску подобных заболеваний в силу комплексного преобразования микроклиматических условий, ослабленности иммунной системы, роста гомозиготности (Ross-Gillespie et al., 2007), а также увеличения локальной плотности животных в силу сокращения наземной части местообитаний.

Так, в 70-е годы в лесопарковой зоне города отмечались грибковые поражения *S. keyserlingii*. В 1988 г. в популяции обыкновенного тритона из зоны многоэтажной застройки была зафиксирована гибель всей новой генерации тритонов от поражения гифами гриба (предположительно *Saprolegnia*). Грибковые заболевания среди сеголеток *L. vulgaris* в популяциях селитебных территорий отмечены с частотой от 2,3 до 70,6 %.

В 2002 году в одном из лесопарков (Шарташском) были отмечены случаи некроза передних конечностей у остромордой лягушки, причина которых осталась невыясненной. В 2009 г. у озёрной лягушки в лесопарковой зоне (Калиновские разрезы и у остромордой на территории зоны малоэтажной (ост. Контрольная) и многоэтажной застройки (ул. Ясная) отмечены случаи грибкового поражения кожных покровов (изъязвления). Также в лесопарковой зоне (Юго-Западный лесопарк) в 2011 г. отмечен случай остановки развития и гибели всех отложенных в водоем кладок остромордой лягушки и углозуба. Подобный случай был описан в 1978 г. для Шарташского лесопарка. Как правило, подобные явления носят локальный и неперIODический характер, что не ведет к вымиранию популяций, как это происходит в случае хитридиомикозов.

Таким образом, специфика популяций и функциональная динамика сопутствующих процессов, сформировавшиеся под действием локальных изменений климата, отражают ряд глобальных изменений, происходящих в современной биосфере.

- Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. — Свердловск, 1980. — С. 5–6.
- Вершинин В.Л. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // Экология. — 2004. — № 1. — С. 69–73.
- Вершинин В.Л. Жизненная стратегия амфибий-экзоантропов — анализ причин исчезновения // Тезисы IX Всероссийского популяционного семинара «Особь и популяция — стратегии жизни», октябрь 2006 г. — Уфа, 2006. — С. 40–46.
- Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический период при разном уровне антропогенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. — Екатеринбург, 1992. — С. 12–20.
- Вершинин В.Л., Ильина О.В. Взаимоотношения озерной лягушки (*Rana ridibunda* L.) с автохтонными видами — *R. arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L.) на территории городской агломерации // Биоразнообразие и роль зооценозов в естественных и антропогенных экосистемах. — Днепропетровск : ДНУ, 2003. — С. 193–194.
- Иванов М.Г. Методы герпетологических исследований. — М. : Наука, 1997. — С. 106–138.
- Одум Ю. Основы экологии. — М. : Мир, 1975. — 740 с.
- Предтеченский В.Е. Лабораторные методы исследования. — М. : Медгиз, 1950. — 805 с.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных. М. : Мир, 1977. — 2. — 576 с.
- Решетников А.Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Ж. общ. биол. — 2001. — 62, № 4. — С. 352–361.
- Трубецкая Е.А. Chytridiomycosis у личинок *Rana arvalis* Nilsson на Среднем Урале // Успехи современного естествознания. — 2011. — № 12. — С. 10–13.
- Anderson I. Is it too late to halt the world's amphibian plagues? // New Sci. — 1998. — 159, № 2144. — P. 21.
- Blaustein A.R. Amphibians in a Bad light. What is killing the eggs of Oregon's western toad? // Natur.Hist. — 1994. — 103, № 10. — P. 32–37.
- Blaustein A.R., Wake D.B. The puzzle of declining amphibian populations // Sci.Amer. — 1995. — 272, № 4. — P. 56–61.
- Doms H. Über den einfluss der temperatur auf wachstum und differenzierung der organe während der entwicklung von *Rana esculenta* // Arch. f.Mikr. Anatom. — 1916. — 87. — S. 60.
- Douglas R. Temperature and rate of development of the eggs of British Anura // Journ. Anim. Ecology. — 1948. — 17, № 2. — P. 189–192.
- Halliday T.R. Declining amphibians in Europe, with particular emphasis on the situation in Britain // Environ. Rev. — 1993. — 1. — P. 21–25.
- Halliday T.R. Where have all the frogs gone? // People and Planet. — 1998. — 7, № 4. — P. 22–23.
- Hileman B. Amphibian population loss tied to ozone thinning // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. und Inst. — 1993. — 90. — P. 197–207.
- Kleiner K. Ozone hole could be killing amphibians // New Sci. — 1994. — 141, № 1915. — P. 7.
- Pounds J.A. Climate and amphibian declines // Nature (Gr. Brit.). — 2001. — 410, № 6829. — P.639–640.
- Ross-Gillespie A., O'Riain M.J., Keller L.F. Viral epizootic reveals inbreeding mammal // Evolution. — 2007. — 61, № 9. — P. 2268–2273.
- Scheller W.G. The sky above and the mud below // Sanctuary. — 1995. — 34, № 4. — P. 18–20.
- Schloegel L.M., Daszak P., Cunningham A.A., Speare R.B. Two amphibian diseases, chytridiomycosis and ranaviral disease, are now globally notifiable to the World Organization for Animal Health (OIE): an assessment // Diseases of aquatic organisms. — 2010. — 92. — P.101–108.
- Szuruczki D., Richardson J.M.L. The role of trematode parasites in larval anuran communities: an aquatic ecologist's guide to the major players // Oecologia. — 2009. — 161. — P. 371–385.
- Sparling D.W., Fellers G.M., McConnell L.L. Pesticides and amphibian population declines in California, USA // Environ. Toxicol. and Chem. 2001. — 20, № 7. — P. 1591–1595.
- Tyler M.J. The state of knowledge of Declining frog Populations in Australia // Herpetol.'97: Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2–10 Aug., 1997). — Prague, 1997. — P. 212.
- Wismer H. Untersuchungen über die physikalischen Elemente des Blutes von *Rana temporaria* // Biologia generalis. — 1934. — 10, № 1. — S.1–16.

УДК 598.112:591.4

## **ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ФОЛИДОЗА ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ В БЛИЗКОРАСПОЛОЖЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ**

**Г.В. Епланова**

Институт экологии Волжского бассейна РАН,  
ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия  
E-mail: eplanova\_ievb@mail.ru

**Внутри- и межпопуляционная изменчивость признаков фolidоза прыткой ящерицы в близкорасположенных местообитаниях. Епланова Г.В.** — В статье представлены сведения об изменчивости 5 меристических признаков фolidоза прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) в двух популяциях из Самарской области. У ящериц обеих популяций обнаружены статистически значимые половые различия средних значений по двум признакам: количеству горловых чешуй (*G.*) и количеству вентральных чешуй (*Ventr.*). Достоверные различия между самцами и самками по количеству верхнегубных щитков (*Lab.*) выявлены в тольяттинской популяции. Межпопуляционные различия у самок обнаружены по 2 из 5 признаков (*Sq.*, *P.f.*), а у самцов — по 4 из 5 (*G.*, *Lab.*, *P.f.*, *Ventr.*).

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, фolidоз, изменчивость, Самарская область.

**Intra-and Interpopulation Variability of Folidosis of Sand Lizard in Closely Spaced Localities. Eplanova G.V.** — The data about the variability of 5 meristic features of folidosis of the sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) in two populations from the Samara Province are presented in this article. We found that lizards from both populations had statistically significant sex differences of mean values in two features: *G.* and *Ventr.* Were identified significant differences between males and females in the number of *Lab.* in Togliatti population. Interpopulation differences in females were found on two of the five features (*Sq.*, *P.f.*), and males — 4 out of 5 (*G.*, *Lab.*, *P.f.*, *Ventr.*)

Key words: *Lacerta agilis*, pholidosis, variability, Samara Province.

### **Введение**

Прыткая ящерица — широко распространенный, эвритопный вид. На протяжении своего ареала она демонстрирует значительный диапазон изменчивости внешних морфологических признаков и зональную смену стадий в различных природных зонах. Сведения по географической изменчивости морфологических характеристик прыткой ящерицы содержатся в монографическом описании вида (Даревский и др., 1976). Характер варьирования этих признаков в пределах ареала может быть направленным и ненаправленным.

Цель данной работы — изучение меристических признаков фolidоза и их изменчивости у прытких ящериц, *Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831, из близкорасположенных, но изолированных популяций, и выявление возможного влияния факторов окружающей среды на их изменчивость.

## Материал и методы

Материал был собран в Ставропольском районе Самарской области. Отлов прытких ящериц проводился в 2011–2012 гг. в двух пунктах: 1) г. Тольятти, Портпоселок, 53°28' с.ш., 49°21' в.д.; 2) с. Мордово 53°10' с.ш., 49°27' в.д.

Меристические признаки чешуйчатого покрова просчитаны в общей сложности у 212 взрослых особей. Учитывались следующие характеристики: количество горловых чешуй в среднем ряду — от нижнечелюстных щитков до центральных чешуй в воротнике (*G.*); количество чешуй вокруг середины туловища, не считая брюшных щитков (*Sq.*); количество верхнегубных щитков до подглазничного (*Lab.* прав. и *Lab.* лев.); количество бедренных пор (*P.f.* прав. и *P.f.* лев.); количество поперечных рядов брюшных чешуй (*Ventr.* прав. и *Ventr.* лев.). С учетом того, что линейность брюшных рядов чешуй может нарушаться, особенно вблизи воротника и анального щитка, просчитывались все их ряды (от воротниковых до преанальных) с обеих сторон от средней линии живота. Количество верхнегубных щитков и бедренных пор определяли под биноклем, остальные признаки учитывали по фотографиям.

Сравнение средних значений билатеральных признаков проводилось для обеих сторон тела и для их суммарных показателей. Статистическая обработка полученных данных выполнялась общепринятыми методами с использованием программ MS EXCEL и PAST 2.04.

## Результаты и обсуждение

Местообитания прытких ящериц в Ставропольском районе Самарской области расположены в лесостепной зоне, вблизи её южной границы. Расстояние между пунктами отлова ящериц составляет около 34 км. Но несмотря на незначительное удаление, популяции из этих местообитаний изолированы географически друг от друга водной преградой, они находятся на разных берегах р. Волга. Характеристики биотопов прытких ящериц (типы почв, рельеф, экспозиция и уровень инсоляции, увлажненность, тип растительного покрова) существенно различаются.

Местообитание прытких ящериц в окрестностях с. Мордово расположено на низкой надпойменной террасе р. Волга юго-западной экспозиции. Растительность, сформированная здесь на легкосуглинистых почвах, представлена влажными пойменными лугами, а на возвышениях — суходольными разнотравно-злаковыми. Общее проективное покрытие почвы растительностью составляет 80–90 %. Состав растительности представлен следующими видами: лабазник вязолистный, *Filipendula ulmaria*, осока острая, *Carex acuta*, осока лисья, *C. vulpina*, вейник наземный, *Calamagrostis epigeios*, кострец, *Bromopsis riparius*, мятлик, *Poa pratensis*, щавель конский, *Rumex confertus*, тысячелистники обыкновенный, *Achillea millefolium*, и хрящеватый, *A. salicifolia*, хвощ полевой, *Equisetum arvense*, подмаренники настоящий, *Galium verum*, и цепкий, *G. aparine*, вероника длиннолистная, *Veronica longifolia*, клевера ползучий, *Trifolium repens*, и гибридный, *T. hybridum*, люцерны хмелевидная, *Medicago lupulina*, и серповидная, *M. falcata*.

Местообитание в черте г. Тольятти представляет собой участок надпойменной древней аккумулятивной террасы р. Волга, крутизной до 10–20°, изрезанный овражно-балочной сетью. Вследствие южной экспозиции для склона характерен высокий уровень солнечной радиации. Почвенный покров легкого гранулометрического состава сформирован на песках и супесях. Территория участка занята растительными сообществами разнотравно-злаковой степи с участием кустарников. Травяной покров с проективным покрытием 40–60 % формируют овсяница желобчатая, *Festuca valesiaca*, ковыль перистый, *Stipa pennata*, тонконог сизый,

*Koeleria glauca*, змеевка растопыренная, *Cleistogenes squarrosa*, полынь Маршалла, *Artemisia marshalliana*, лапчатка песчаная, *Potentilla arenaria*, тимьян Маршалла, *Thymus marshallianus*, кострец безостый, *Bromopsis inermis*, астрагал рогоплодный, *Astragalus cornutus*, очиток едкий, *Sedum acre*. Из кустарников встречается ракитник русский *Chamaecytisus ruthenicus*.

Особенности рельефа и растительных сообществ биотопа прытких ящериц в черте г. Тольятти характеризуют микроклимат как более засушливый по сравнению с биотопом в окрестностях с. Мордово. Открытость и значительный прогрев степного склона обуславливает неравномерное расселение ящериц. Обитание их приурочено к станциям с доминированием кустарниковой растительности, а также к балкам и понижениям, рельеф которых позволяет избегать сильно перегретых мест.

Следует отметить экстремальность обитания прыткой ящерицы тольяттинской популяции, обусловленной тем, что в отдельные годы с высокими летними температурами травяной покров открытых участков высыхает. И по нашим наблюдениям, активность взрослых ящериц в такие сезоны прекращается в конце июля — начале августа, раньше на 2–3 недели, чем обычно.

На начальном этапе обработки данных было проведено внутривидовое сравнение средних значений метрических характеристик самцов и самок, отловленных в разные годы. Статистический анализ с использованием критерия Манна-Уитни и рандомизационного теста не выявил достоверно значимых различий, что позволило сформировать выборки для каждого местообитания без учета времени отлова. Проверка характера распределения в рядах объединенных данных подтвердила нормальное распределение значений всех признаков, и в дальнейшем для анализа использовался критерий Стьюдента.

У прытких ящериц представленных популяций обнаружены статистически значимые половые различия средних значений по двум признакам: количеству горловых чешуй ( $G.$ ) и количеству вентральных чешуй ( $Ventr.$  прав.,  $Ventr.$  лев.,  $\sum Ventr.$ ) (табл. 1). Количество горловых чешуй у самок обеих популяций больше, чем у самцов (Тольятти —  $P < 0,001$ , Мордово —  $P < 0,05$ ). Также для самок обеих популяций характерно большее количество поперечных рядов брюшных чешуй ( $Ventr.$  прав.,  $Ventr.$  лев.,  $\sum Ventr.$ ). Все эти различия достоверны на высоком уровне значимости ( $P < 0,001$ ). Полученные данные подтверждают известную закономерность превышения количества брюшных чешуй у самок, по сравнению с самцами, для ящериц вида *Lacerta agilis* и его подвидов (Даревский и др., 1976; Симонов, 2008; Песков, Свириденко, 2010). Вероятно, это обусловлено половыми различиями пропорций тела: у самок длина туловища больше, чем у самцов при одинаковой длине тела без хвоста. Такие различия пропорций характерны для ящериц семейства Lacertidae и других групп ящериц (Враña, 1996).

Третий признак — количество верхнегубных щитков ( $Lab.$  лев. —  $P < 0,05$ ;  $\sum Lab.$  —  $P < 0,05$ ) — достоверно различается только у самцов и самок тольяттинской популяции (у самок их в среднем больше). Данный факт обусловлен вариабельностью этого признака у самцов, так как у самок отсутствуют межпопуляционные различия по количеству верхнегубных щитков (табл. 2). Наряду с этим не обнаружено половых различий по данному признаку и у ящериц из мордовинской популяции.

Межпопуляционное сравнение выявило у самок достоверные различия средних значений двух характеристик (табл. 2): количество чешуй вокруг туловища ( $P < 0,01$ ) и бедренных пор ( $P.f.$  прав. —  $P < 0,001$ ;  $P.f.$  лев. —  $P < 0,05$ ;  $\sum P.f.$  —  $P < 0,001$ ). Для самок тольяттинской популяции зафиксированы бóльшие средние значения этих признаков.

Таблица 1. Внутрипопуляционное сравнение фолидоза самок и самцов *L. Agilis*.Table 1. Intrapopulation comparison of females and males pholidosis of the sand lizard *L. agilis*.

| Признак                | Мордово         |                 | <i>t</i><br><i>P</i>              | Тольятти        |                 | <i>t</i><br><i>P</i>             |
|------------------------|-----------------|-----------------|-----------------------------------|-----------------|-----------------|----------------------------------|
|                        | ♀               | ♂               |                                   | ♀               | ♂               |                                  |
| <i>G.</i>              | 53<br>19,7±0,17 | 52<br>19,0±0,21 | <b>2,61</b><br><b>&lt; 0,05</b>   | 66<br>19,4±0,18 | 34<br>18,3±0,23 | <b>3,80</b><br><b>&lt; 0,001</b> |
| <i>Sq.</i>             | 51<br>44,0±0,26 | 51<br>44,6±0,32 | 1,43<br>>0,05                     | 65<br>45±0,21   | 32<br>45,2±0,27 | 0,53<br>>0,05                    |
| <i>Lab.</i> прав.      | 54<br>4,1±0,04  | 52<br>4,1±0,03  | 0,98<br>>0,05                     | 70<br>4,1±0,03  | 35<br>4,0±0,00  | 1,44<br>>0,05                    |
| <i>Lab.</i> лев.       | 54<br>4,1±0,04  | 52<br>4,2±0,05  | 1,81<br>>0,05                     | 70<br>4,1±0,03  | 35<br>4,0±0,03  | <b>2,07</b><br><b>&lt; 0,05</b>  |
| $\Sigma$ <i>Lab.</i>   | 54<br>8,2±0,06  | 52<br>8,3±0,07  | 0,73<br>>0,05                     | 70<br>8,1±0,05  | 35<br>8,0±0,03  | <b>2,15</b><br><b>&lt; 0,05</b>  |
| <i>P.f.</i> прав.      | 53<br>14,2±0,12 | 52<br>14,1±0,11 | 0,45<br>>0,05                     | 69<br>14,7±0,11 | 36<br>14,7±0,16 | 0,01<br>>0,05                    |
| <i>P.f.</i> лев.       | 53<br>14,5±0,15 | 52<br>14,3±0,13 | 1,41<br>>0,05                     | 69<br>15,0±0,11 | 36<br>14,7±0,18 | 1,33<br>>0,05                    |
| $\Sigma$ <i>P.f.</i>   | 53<br>28,7±0,23 | 52<br>28,3±0,21 | 1,14<br>>0,05                     | 69<br>29,7±0,19 | 36<br>29,4±0,29 | 0,87<br>>0,05                    |
| <i>Ventr.</i> прав.    | 44<br>29,8±0,17 | 48<br>27,3±0,14 | <b>11,20</b><br><b>&lt; 0,001</b> | 65<br>30,0±0,15 | 33<br>27,8±0,22 | <b>8,24</b><br><b>&lt; 0,001</b> |
| <i>Ventr.</i> лев.     | 44<br>29,8±0,17 | 48<br>27,2±0,13 | <b>12,32</b><br><b>&lt; 0,001</b> | 65<br>30,0±0,15 | 33<br>27,8±0,20 | <b>8,50</b><br><b>&lt; 0,001</b> |
| $\Sigma$ <i>Ventr.</i> | 44<br>60,0±0,33 | 48<br>54,5±0,27 | <b>12,11</b><br><b>&lt; 0,001</b> | 65<br>60,0±0,29 | 33<br>55,6±0,41 | <b>8,58</b><br><b>&lt; 0,001</b> |

Достоверные различия при сравнении самцов обнаружены по количеству: горловых чешуй ( $P < 0,01$ ), верхнегубных щитков (*Lab.* лев. —  $P < 0,01$ ;  $\Sigma$  *Lab.* —  $P < 0,01$ ), бедренных пор (*P.f.* прав. —  $P < 0,01$ ; *P.f.* лев. —  $P < 0,05$ ;  $\Sigma$  *P.f.* —  $P < 0,01$ ) и вентральных чешуй (*Ventr.* прав. —  $P < 0,05$ ; *Ventr.* лев. —  $P < 0,01$ ;  $\Sigma$  *Ventr.* —  $P < 0,05$ ). Более высокие средние значения числа горловых чешуй и верхнегубных щитков отмечены у самцов из мордовинской популяции, а числа бедренных пор и брюшных чешуй — у самцов из тольяттинской.

Таким образом, межпопуляционная изменчивость у самцов прытких ящериц обнаружена для большего числа признаков фолидоза (4 из 5) по сравнению с самками (2 из 5).

Меньшее количество характеристик чешуйчатого покрова, достоверно различающихся у самок, вероятно, свидетельствует о том, что самки в эволюционном плане более консервативная группа, чем самцы. В частности, подтверждением этому может служить отсутствие межпопуляционной изменчивости количества брюшных чешуй у самок и наличие достоверных различий этого признака у самцов. Возможно, в этом проявляется эволюционный консерватизм самок по сравнению с самцами, что подтверждает концепцию В. А. Геодакяна (1965) о дифференциации полов как специализации по двум главным альтернативным аспектам эволюционного процесса: сохранения и изменения генетической информации популяции в её взаимоотношениях со средой. Женский пол больше реализует стабилизирующую тенденцию естественного отбора (генетический аспект), а мужской

Таблица 2. Межпопуляционное сравнение признаков фolidоза самок и самцов *L. agilis*.Table 2. Interpopulation comparison of females and males pholidosis of the sand lizard *L. agilis*.

| Признак                | ♀               |                 | <i>t</i><br><i>P</i>          | ♂               |                 | <i>t</i><br><i>P</i>         |
|------------------------|-----------------|-----------------|-------------------------------|-----------------|-----------------|------------------------------|
|                        | Мордово         | Тольятти        |                               | Мордово         | Тольятти        |                              |
| <i>G.</i>              | 53<br>19,7±0,17 | 66<br>19,4±0,18 | 0,98<br>>0,05                 | 52<br>19,0±0,21 | 34<br>18,3±0,23 | <b>2,18</b><br>< <b>0,05</b> |
| <i>Sq.</i>             | 51<br>44,0±0,26 | 65<br>45±0,21   | <b>3,12</b><br>< <b>0,01</b>  | 51<br>44,6±0,32 | 32<br>45,2±0,27 | 1,34<br>>0,05                |
| <i>Lab.</i> прав.      | 54<br>4,1±0,04  | 70<br>4,1±0,03  | 1,09<br>>0,05                 | 52<br>4,1±0,03  | 35<br>4,0±0,00  | 1,45<br>>0,05                |
| <i>Lab.</i> лев.       | 54<br>4,1±0,04  | 70<br>4,1±0,03  | 0,06<br>>0,05                 | 52<br>4,2±0,05  | 35<br>4,0±0,03  | <b>3,10</b><br>< <b>0,01</b> |
| $\Sigma$ <i>Lab.</i>   | 54<br>8,2±0,06  | 70<br>8,1±0,05  | 0,73<br>>0,05                 | 52<br>8,3±0,07  | 35<br>8,0±0,03  | <b>3,29</b><br>< <b>0,01</b> |
| <i>P.f.</i> прав.      | 53<br>14,2±0,12 | 69<br>14,7±0,11 | <b>3,45</b><br>< <b>0,001</b> | 52<br>14,1±0,11 | 36<br>14,7±0,16 | <b>3,35</b><br>< <b>0,01</b> |
| <i>P.f.</i> лев.       | 53<br>14,5±0,15 | 69<br>15,0±0,11 | <b>2,37</b><br>< <b>0,05</b>  | 52<br>14,3±0,13 | 36<br>14,7±0,18 | <b>2,03</b><br>< <b>0,05</b> |
| $\Sigma$ <i>P.f.</i>   | 53<br>28,7±0,23 | 69<br>29,7±0,19 | <b>3,43</b><br>< <b>0,001</b> | 52<br>28,3±0,21 | 36<br>29,4±0,29 | <b>3,10</b><br>< <b>0,01</b> |
| <i>Ventr.</i> прав.    | 44<br>29,8±0,17 | 65<br>30,0±0,15 | 0,94<br>>0,05                 | 48<br>27,3±0,14 | 33<br>27,8±0,22 | <b>2,16</b><br>< <b>0,05</b> |
| <i>Ventr.</i> лев.     | 44<br>29,8±0,17 | 65<br>30,0±0,15 | 0,80<br>>0,05                 | 48<br>27,2±0,13 | 33<br>27,8±0,20 | <b>2,66</b><br>< <b>0,01</b> |
| $\Sigma$ <i>Ventr.</i> | 44<br>60,0±0,33 | 65<br>60,0±0,29 | 0,90<br>>0,05                 | 48<br>54,5±0,27 | 33<br>55,6±0,41 | <b>2,46</b><br>< <b>0,05</b> |

пол — движущую тенденцию (экологический аспект).

Не исключено, что полученные нами данные о различиях числа бедренных пор у ящериц из с. Мордово и г. Тольятти связаны с влиянием климатических факторов на изменчивость этого признака. Проведенное статистическое сравнение не выявило значимых половых различий количества бедренных пор у особей внутри каждой популяции. Но, вместе с тем, у самок и самцов тольяттинской популяции отмечены достоверно бóльшие средние значения числа бедренных пор. Как отмечено выше, местообитание ящериц этой популяции характеризуется более тёплыми и засушливыми микроклиматическими условиями. В этом случае изменчивость признака полностью согласуется с имеющимися литературными сведениями о модификационной изменчивости числа бедренных пор у некоторых видов настоящих ящериц и увеличения их под влиянием температуры.

Экспериментально подтверждено увеличение количества бедренных пор у *L. agilis* и *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 при повышении температуры инкубации яиц (Захаров, 1987). Закономерность увеличения бедренных пор обнаружена Е.С. Ройтбергом (1989) для сеголеток *L. agilis* и *L. strigata*, сроки эмбрионального развития которых приходятся на более тёплый и сухой период. По опубликованным сведениям, географическая изменчивость числа *P.f.* характерна для *L. agilis* (Даревский и др., 1976; Ройтберг, 1989) и ряда других ящериц рода *Lacerta* (Орлова, 1975). Географический тренд этой изменчивости направлен в сторону увеличения количества бедренных пор с севера на юг.

Возможно, выявленная нами межпопуляционная изменчивость числа чешуй вокруг тела у самок двух популяций тоже связана с влиянием климатических условий. Для самок более тёплого местообитания (г. Тольятти) выявлено достоверно большее среднее значение этого признака. По литературным данным (Орлова, 1975; Булахова, 2004), для другого вида настоящих ящериц *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) выявлено увеличение количества чешуй вокруг тела в направлении с севера на юг.

## Выводы

1. Межпопуляционная изменчивость признаков фolidоза у прыткой ящерицы наблюдается у особей из местообитаний, расположенных на незначительном удалении, но характеризующихся различными микроклиматическими условиями.
2. У прытких ящериц обеих популяций обнаружены статистически значимые половые различия средних значений двух признаков: количества горловых чешуй (*G.*) и количества вентральных чешуй (*Ventr.* прав., *Ventr.* лев.,  $\sum$  *Ventr.*). Достоверные различия между самцами и самками по количеству верхнегубных щитков (*Lab.* лев. и  $\sum$  *Lab.*) выявлены только в тольяттинской популяции.
3. Самки и самцы прытких ящериц тольяттинской и мордовинской популяций отличаются по количеству метрических характеристик с выявленной изменчивостью. У самок достоверные различия зафиксированы по 2 из 5 признаков (*Sq.*, *P.f.*), а у самцов — по 4 из 5 (*G.*, *Lab.*, *P.f.*, *Ventr.*).
4. Достоверные различия количества бедренных пор у прытких ящериц обеих популяций и увеличение их средних значений в более тёплом и засушливом местообитании (г. Тольятти) подтверждают литературные данные об изменчивости этого признака под влиянием температуры.

*Автор выражает признательность сотрудникам ИЭВБ РАН — А.А. Поклонцевой за помощь в отлове ящериц, к.б.н. Т.М. Лысенко за консультации при составлении геоботанических описаний, к.б.н. А.Г. Бакиеву — за ценные замечания.*

- Булахова Н. А. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (география, экология, морфология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Томск, 2004. — 26 с.
- Геодакян В. А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации // Проблемы передачи информации. — 1965. — 1, № 1. — С. 105–112.
- Даревский И. С., Щербак Н. Н., Петерс Г. и др. Систематика и внутривидовая структура // Прыткая ящерица: Монографическое описание вида. — М.: Наука, 1976. — С. 53–95.
- Захаров В. М. Асимметрия животных. — М.: Наука, 1987. — 216 с.
- Орлова В. Ф. Систематика и некоторые эколого-морфологические особенности лесных ящериц рода *Lacerta*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1975. — 24 с.
- Песков В. Н., Свириденко Е. Ю., Малюк А. Ю., Котенко Т. И. Половой диморфизм по меристическим признакам фolidоза у прыткой ящерицы *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Reptilia, Sauria, Lacertidae) // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. — 2010. — Вип. 27. — С. 140–141.
- Ройтберг Е. С. Изменчивость признаков чешуйчатого покрова прыткой (*Lacerta agilis* L.) и полосатой (*L. strigata* Eichw.) ящериц в зоне их симпатрии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ленинград, 1989. — 25 с.
- Симонов Е. П. Анализ полового диморфизма в популяциях прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) из разных природных зон Западной Сибири // Современная герпетология. — 2008. — 8, вып. 1. — С. 39–49.
- Braña F. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? // Oikos. — 1996. — 75, № 3. — P. 511–523.

УДК 591.499: 597.851(571.122)

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ, *RANA ARVALIS* (AMPHIBIA: RANIDAE) ГОРОДА СУРГУТА

Д.В. Ибрагимова

Государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Сургутский государственный университет ХМАО-Югры»,  
ул. Ленина, 1, г. Сургут, Тюменская обл., 628405 Россия  
E-mail: Danaya\_21@mail.ru

**Морфологическая дифференциация остромордой лягушки *Rana arvalis* (Amphibia, Ranidae) города Сургута. Ибрагимова Д.В.** — В работе рассматриваются морфологические особенности остромордой лягушки в условиях урбанизации на севере Западной Сибири. Подтверждается наличие полового диморфизма у половозрелых особей, самцы достоверно крупнее самок. Также установлено увеличение относительных размеров конечностей у самцов в сравнении с особями из других частей ареала. Доказано, что в условиях урбанизации на Севере животные имеют меньшие размеры тела, чем в естественной среде.

**Ключевые слова.** Остромордая лягушка, север Западной Сибири, морфологическая дифференциация, половой диморфизм.

**The morphological differentiation of moor frogs *Rana arvalis* (Amphibia, Ranidae) of Surgut town. Ibragimova D.V.** — The work deals with the morphological peculiarities of the moor frog in the conditions of urbanization in the North of Western Siberia. Confirmed the existence of a sexual dimorphism in Mature individuals, males reliably larger than females. Also found an increase in the relative size of the extremities of the males in comparison with individuals from other parts of the area. It is proved that in the conditions of urbanization in the North of the animals have a smaller size than in the natural environment.

**Key words.** Moor frog, the North of Western Siberia, morphological differentiation, a sexual dimorphism.

### Введение

Остромордая лягушка — широко распространённый в северной Евразии вид бурых лягушек. По всему ареалу у неё выявлен половой диморфизм, самцы всегда крупнее самок (Ляпков и др., 2007; Ляпков и др., 2010). Южные популяции вида, как правило, крупнее по морфологическим характеристикам в сравнении с северными, что обусловлено климатическими особенностями регионов и темпами роста особей (Ляпков и др., 2010; Матковский и др., 2011). Морфологические особенности этой лягушки изучены слабо. Проведены долговременные стационарные исследования нескольких популяций этого вида в европейской части России и сопредельных странах (Babik, Rafinski, 2000; Ляпков и др., 2007; Ляпков и др., 2009; и др.). Однако большая часть ареала остаётся малоизученной. В Западной

Сибири исследований, посвящённых данной проблеме также крайне мало, они отрывочны и затрагивают лишь некоторые стороны данной проблемы (Волонцевич и др., 2011; и др.). В северной тайге Западной Сибири (в пределах Ханты-Мансийского автономного округа) изучались темпы роста остромордой лягушки, однако морфологические особенности в полной мере не описаны (Матковский и др., 2011). Известно, что урбанизация способствует формированию морфологического своеобразия популяций. В этой связи нами предпринята попытка рассмотреть морфологическую дифференциацию остромордой лягушки в средней тайге Западной Сибири в условиях г. Сургута.

## Материалы и методы

За три года исследований (2009–2011 гг.) учтено 910 особей остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842.

Промеры всех морфологических признаков проводили с помощью электронного штангенциркуля с точностью 0,01 мм. Массу животных (m) определяли на электронных весах Pocket Pro-201 с точность 0,01 г. У амфибий измеряли следующие морфологические признаки (Лада, Соколов, 1999): L. — длина тела; L.c. — длина головы; Lt.c. — наибольшая ширина головы; D. г.о. — длина рыла; L.o. — наибольшая длина глазной щели; Lt.p. — наибольшая ширина верхнего века; Sp.p. — наименьшее расстояние между внутренними краями верхних век; Sp.n. — расстояние между ноздрями; L.tym. — наибольшая длина барабанной перепонки; F. — длина бедра; T. — длина голени; D.p. — длина первого пальца задней конечности; C.i. — длина внутреннего пяточного бугра.

Отдельно для самок и самцов каждой возрастной группы вычисляли индексы: L./L.c., L.c./Lt.c., L.c./L.o., L.o./L.tym., L.c./D.г.о., D.p./C.i., T./C.i., L./T., F./L., T./L., m./L. В качестве количественной меры половых различий использовали коэффициент Ловича–Гиббонса (LGс) (Ляпков и др., 2010: с. 243) представляющий собой отношение средних значений данного признака у самцов и самок. В числитель помещали данные по самцам.

Коэффициент упитанности (KY) высчитывали по Фультону:

$$KY = \frac{m \times 100}{L^3}$$

где m — масса (г), L — длина тела (см) (Моисеев и др., 1981).

Возраст амфибий определяли методом скелетохронологии, по срезам костей голени на санном микротоме с использованием замораживающего столика (Смирин, 1989). Статистическую обработку данных проводили с помощью пакета программ STATISTICA 6.0. (StatSoft).

## Результаты

По коэффициенту Ловича–Гиббонса в группе молодых в многоэтажной зоне самцы по всем исследованным признакам меньше самок (табл. 1–2). В промышленной зоне самцы по всем признакам крупнее, тогда как в пойменной зоне только по 6 признакам из 14 самцы крупнее самок. Группа взрослых лягушек более разнородна. В многоэтажной зоне 12 морфологических показателей самцов больше, чем у самок, кроме длины глазной щели (L.o.) и расстояния между ноздрями (Sp.n.). В промышленной зоне по 10 признакам самцы крупнее, кроме наименьшего рас-

стояния между внутренними краями верхних век (Sp.p.), расстояния между ноздрями (Sp.n.), наибольшей длины барабанной перепонки (L.tym.) и длины внутреннего пяточного бугра (C.i.). В пойменной зоне 7 из 14 признаков у самцов были крупнее. В контроле 7 из 14 признаков больше у самцов. По основным морфологическим индексам картина сходная.

Двухфакторным дисперсионным анализом (факторы «пол» и «зона города») у молодых особей остромордой лягушки статистически значимого влияния каждого из этих факторов не выявлено (табл. 3). Тогда как у взрослых установлены достоверные половые различия. В многоэтажной зоне все перечисленные признаки, кроме длины глаза и расстояния между ноздрями, больше у самцов; в промышленной зоне у самок крупнее только расстояние между ноздрями и длина барабанной перепонки; в пойменной зоне длина тела, ширина верхнего века, расстояние между ноздрями, длина барабанной перепонки у самок больше; в контрольной группе длина тела, ширина верхнего века, длина барабанной перепонки у самок больше чем у самцов. Значимое влияние фактора «зона города» установлено только на длину бедра, голени и первого пальца задней конечности, во всех зонах перечисленные признаки крупнее у самцов.

Двухфакторным дисперсионным анализом морфологических индексов (факторы «пол» и «зона города») у взрослых особей остромордой лягушки статистически значимое влияние фактора «пол» выявлено только на относительные размеры бедра и голени (табл. 4). Остальные 7 индексов не имели значимых межзональных и половых различий.

## Обсуждение

На репродуктивный успех самцов влияют абсолютные и относительные величины размеров конечностей (Ляпков и др., 2007). Самцы остромордой лягушки из разных зон г. Сургута по абсолютной и относительной длине бедра и голени достоверно крупнее самок. Ранее В.Г. Черданцевым с соавторами (1997) было сделано предположение, что онтогенетическим механизмом возникновения половых различий по этим признакам может быть конкуренция у самок между процессами роста конечностей и формированием кладки перед данным сезоном размножения.

Между городской и контрольной популяцией остромордой лягушки выявлены статистически значимые различия по морфологическим признакам. В городе особи значимо мельче, чем в контроле. Причиной различий в абсолютных размерах лягушек может быть средний возраст взрослых особей. В городе лягушки достигают половой зрелости в среднем на год раньше чем в контроле и соответственно имеют меньшие размеры тела. В европейской части ареала в Московской области (Ляпков и др., 2007; Ляпков и др., 2010), в Польше, Венгрии, Румынии (Babik, Rafinski, 2000) особи остромордой лягушки по абсолютной длине тела и конечностей несколько крупнее животных из г. Сургута. Ранее было показано, что в северных популяциях лягушек относительные длины отделов задних конечностей уменьшаются (Ищенко, 1978; Alho et al., 2011), что прослеживается и в изученной популяции остромордой лягушки.

Половой диморфизм по длине тела у остромордой лягушки во всех зонах города выражен только у взрослых животных (самцы крупнее самок), что неоднократно подтверждалось в работах других авторов (Ляпков и др., 2010). Среди молодых животных прослеживалась высокая вариабельность морфологических признаков. Причиной тому является интенсивный рост молодых амфибий, тогда как взрослые растут значительно медленнее (Ищенко, Леденцов, 1982; Ляпков и др., 2010; Матковский и др., 2011).

Таблица 1. Морфологические признаки *Rana arvalis* многоэтажной и промышленной зоны города Сургута.Table 1. Morphological features of *Rana arvalis* multi-storey and industrial zone of the Surgut area.

| Показатель        | ♀            | ♂            | LGc   | ♀            | ♂            | LGc   |
|-------------------|--------------|--------------|-------|--------------|--------------|-------|
|                   | x ± Sx       | x ± Sx       |       | x ± Sx       | x ± Sx       |       |
|                   | subadultus   |              |       | adultus      |              |       |
| МНОГОЭТАЖНАЯ ЗОНА |              |              |       |              |              |       |
| m                 | 4,21 ± 2,1   | 3,42 ± 1,0   | 0,812 | 8,48 ± 2,1   | 9,97 ± 5,0   | 1,176 |
| L.                | 31,8 ± 4,3   | 30,9 ± 3,2   | 1,220 | 43,34 ± 4,0  | 43,55 ± 4,7  | 1,005 |
| L.c.              | 11,28 ± 1,4  | 10,60 ± 0,8  | 0,940 | 13,94 ± 1,1  | 14,42 ± 1,7  | 1,034 |
| Lt.c.             | 11,19 ± 1,9  | 10,61 ± 1,0  | 0,948 | 14,56 ± 1,2  | 14,86 ± 1,8  | 1,021 |
| D.r.o.            | 5,03 ± 0,8   | 4,67 ± 0,5   | 0,928 | 5,99 ± 0,6   | 6,30 ± 0,5   | 1,052 |
| L.o.              | 3,72 ± 0,6   | 3,67 ± 0,4   | 0,987 | 4,49 ± 0,5   | 4,42 ± 0,5   | 0,984 |
| Lt.p.             | 2,22 ± 0,4   | 2,04 ± 0,3   | 0,919 | 2,56 ± 0,3   | 2,61 ± 0,4   | 1,008 |
| Sp.p.             | 2,50 ± 0,4   | 2,41 ± 0,3   | 0,964 | 2,94 ± 0,6   | 3,06 ± 0,3   | 1,041 |
| Sp.n.             | 2,83 ± 0,4   | 2,57 ± 0,4   | 0,908 | 3,40 ± 0,3   | 3,34 ± 0,3   | 0,982 |
| L.tym.            | 1,90 ± 0,5   | 1,78 ± 0,3   | 0,937 | 2,55 ± 0,3   | 2,69 ± 0,4   | 1,035 |
| F.                | 14,4 ± 2,5   | 12,87 ± 2,1  | 0,894 | 19,01 ± 1,9  | 19,61 ± 2,4  | 1,032 |
| T.                | 13,98 ± 2,4  | 13,02 ± 1,8  | 0,931 | 18,79 ± 1,8  | 19,78 ± 1,9  | 1,053 |
| D.p.              | 3,21 ± 0,6   | 3,04 ± 0,6   | 0,947 | 4,01 ± 0,7   | 4,52 ± 1,0   | 1,127 |
| C.l.              | 2,87 ± 2,8   | 2,68 ± 2,6   | 0,934 | 2,70 ± 1,9   | 3,41 ± 3,0   | 1,263 |
| F./L.             | 0,45 ± 0,03  | 0,42 ± 0,04  |       | 0,44 ± 0,06  | 0,45 ± 0,03  |       |
| T./L.             | 0,44 ± 0,03  | 0,42 ± 0,04  |       | 0,44 ± 0,05  | 0,46 ± 0,02  |       |
| KY                | 12,06 ± 3,69 | 11,36 ± 2,04 |       | 10,84 ± 3,08 | 11,50 ± 3,05 |       |

В целом в г. Сургуте особенности морфологии остромордой лягушки проявляются в следующем: в интенсивно урбанизированной среде (многоэтажная и промышленная зоны) лягушки достоверно мельче (при  $p < 0,05$ ) животных из контрольной зоны. Значения длины и массы тела уменьшаются в ряду контроль — пойма — многоэтажная зона — промышленная зона. Однако в более ранних исследованиях популяций амфибий в урбанизированной среде было установлено, что при увеличении антропогенной нагрузки отбор идёт в пользу более крупных особей (Вершинин, 1987 и др.). Возможной причиной малых размеров особей в городе может быть меньший, чем в контрольной популяции размер сеголеток, покидающих водоём. Поскольку доказано, что чем крупнее сеголетки, тем при больших размерах лягушки достигают половой зрелости (Ищенко, Леденцов, 1982; и др.).

Коэффициент упитанности у молодых лягушек выше в городской популяции, чем в контрольной, у взрослых, напротив, в контрольной группе КУ был больше. Уменьшение коэффициента упитанности может быть следствием мень-

Окончание табл. 1.

| Показатель | ♀                 | ♂            | LGc   | ♀            | ♂            | LGc   |
|------------|-------------------|--------------|-------|--------------|--------------|-------|
|            | x ± Sx            | x ± Sx       |       | x ± Sx       | x ± Sx       |       |
|            | subadultus        |              |       | adultus      |              |       |
|            | промышленная зона |              |       |              |              |       |
| m          | 2,66 ± 1,3        | 2,91 ± 1,6   | 1,094 | 8,99 ± 4,0   | 9,41 ± 3,6   | 1,047 |
| L.         | 29,05 ± 4,5       | 29,97 ± 4,3  | 1,032 | 43,50 ± 5,0  | 43,50 ± 4,6  | 1,000 |
| L.c.       | 9,97 ± 1,6        | 10,08 ± 1,6  | 1,004 | 13,73 ± 1,8  | 14,17 ± 1,7  | 1,032 |
| Lt.c.      | 10,09 ± 1,7       | 10,41 ± 1,6  | 1,032 | 14,80 ± 2,0  | 15,17 ± 1,9  | 1,025 |
| D.r.o.     | 4,31 ± 0,7        | 4,46 ± 0,8   | 1,035 | 6,04 ± 1,8   | 6,08 ± 0,9   | 1,007 |
| L.o.       | 3,27 ± 0,6        | 3,30 ± 0,6   | 1,018 | 4,45 ± 0,5   | 4,52 ± 0,6   | 1,016 |
| Lt.p.      | 2,07 ± 0,4        | 2,26 ± 0,3   | 1,092 | 2,61 ± 0,5   | 2,67 ± 0,4   | 1,023 |
| Sp.p.      | 2,39 ± 0,4        | 2,54 ± 0,4   | 1,063 | 3,09 ± 0,5   | 3,03 ± 0,5   | 0,981 |
| Sp.n.      | 2,68 ± 0,4        | 2,78 ± 0,4   | 1,037 | 3,33 ± 0,5   | 3,28 ± 0,4   | 0,985 |
| L.tym.     | 1,58 ± 0,4        | 1,65 ± 0,4   | 1,044 | 2,61 ± 0,5   | 2,43 ± 0,5   | 0,931 |
| F.         | 12,72 ± 2,1       | 13,05 ± 2,5  | 1,026 | 19,20 ± 2,7  | 19,86 ± 2,8  | 1,034 |
| T.         | 12,14 ± 2,4       | 12,43 ± 2,6  | 1,024 | 18,78 ± 2,6  | 19,63 ± 2,7  | 1,045 |
| D.p.       | 2,89 ± 1,0        | 2,97 ± 0,7   | 1,028 | 4,04 ± 0,7   | 4,44 ± 0,8   | 1,099 |
| C.l.       | 1,50 ± 0,9        | 1,52 ± 0,5   | 1,013 | 2,29 ± 0,6   | 2,26 ± 0,4   | 0,987 |
| F./L.      | 0,45 ± 0,03       | 0,42 ± 0,04  |       | 0,44 ± 0,05  | 0,46 ± 0,03  |       |
| T./L.      | 0,44 ± 0,03       | 0,42 ± 0,04  |       | 0,43 ± 0,04  | 0,45 ± 0,03  |       |
| KY         | 12,06 ± 3,69      | 11,36 ± 2,04 |       | 10,09 ± 2,87 | 11,04 ± 2,37 |       |

шей биомассы кормовых объектов и их доступности в городе. Известно, что размер добычи имеет слабую положительную корреляцию с размерами земноводных (Ручин, Алексеев, 2009; и др.). Остромордая лягушка в основном питается сравнительно небольшими беспозвоночными, добыча не превышает 5–15 мм и 100 мг. В связи с этим взрослым амфибиям требуется на порядок больше пищи мелких размеров, чем молодым. Дисперсионным анализом была оценена достоверность влияния пола и возраста на упитанность остромордой лягушки. Установлено, что у самок упитанность значительно ниже, чем у самцов как у взрослых ( $p < 0,003$ ), так и у молодых ( $p < 0,001$ ) особей. Скорее всего, это связано с низкой двигательной активностью самок.

## Выводы

У остромордой лягушки в г. Сургуте по мере нарастания антропогенной нагрузки наблюдается уменьшение величин индексов исследованных признаков у взрослых особей. Средние значения большинства морфологических признаков взрослых самцов достоверно больше, чем у самок. Тогда как в группе молодых особей подобные различия прослеживались редко. Относительные размеры конечностей

**Таблица 2. Морфологические признаки *Rana arvalis* пойменной зоны города Сургута и контрольной территории.**

**Table 2. Morphological features of *Rana arvalis* the floodplain area of the Surgut and the control territory.**

| Показатель | ♀              | ♂            | LGc   | ♀            | ♂            | LGc   |
|------------|----------------|--------------|-------|--------------|--------------|-------|
|            | x ± Sx         | x ± Sx       |       | x ± Sx       | x ± Sx       |       |
|            | subadultus     |              |       | adultus      |              |       |
|            | пойменная зона |              |       |              |              |       |
| m          | 2,99 ± 1,2     | 3,26 ± 1,6   | 1,090 | 11,24 ± 6,6  | 9,37 ± 4,2   | 0,834 |
| L.         | 31,19 ± 3,5    | 31,03 ± 3,8  | 0,995 | 44,78 ± 5,6  | 44,48 ± 4,8  | 0,993 |
| L.c.       | 10,94 ± 1,2    | 10,36 ± 1,4  | 0,947 | 14,37 ± 2,4  | 13,89 ± 1,5  | 0,967 |
| Lt.c.      | 10,66 ± 1,1    | 11,03 ± 1,4  | 1,035 | 15,43 ± 2,7  | 15,25 ± 2,1  | 0,988 |
| D.r.o.     | 4,65 ± 0,7     | 4,55 ± 0,7   | 0,978 | 5,97 ± 0,8   | 6,01 ± 0,7   | 1,007 |
| L.o.       | 3,29 ± 0,5     | 3,33 ± 0,1   | 1,012 | 4,38 ± 0,6   | 4,46 ± 0,8   | 1,018 |
| Lt.p.      | 2,14 ± 0,3     | 2,11 ± 0,3   | 0,986 | 2,96 ± 0,8   | 2,79 ± 0,6   | 0,943 |
| Sp.p.      | 2,61 ± 0,4     | 2,56 ± 0,4   | 0,981 | 3,10 ± 0,5   | 3,17 ± 0,5   | 1,023 |
| Sp.n.      | 2,89 ± 0,4     | 2,25 ± 0,3   | 0,779 | 3,50 ± 0,5   | 3,42 ± 0,7   | 0,977 |
| L.tym.     | 1,71 ± 0,4     | 1,67 ± 0,4   | 0,977 | 2,48 ± 0,5   | 2,39 ± 0,4   | 0,964 |
| F.         | 12,95 ± 2,0    | 13,57 ± 2,2  | 1,048 | 19,78 ± 2,2  | 20,50 ± 2,4  | 1,036 |
| T.         | 13,65 ± 2,4    | 13,15 ± 2,1  | 0,963 | 19,86 ± 3,1  | 20,33 ± 2,9  | 1,024 |
| D.p.       | 3,15 ± 0,7     | 3,18 ± 0,6   | 1,010 | 4,22 ± 0,9   | 4,64 ± 0,9   | 1,100 |
| C.l.       | 1,60 ± 0,4     | 1,99 ± 1,9   | 1,244 | 2,28 ± 0,4   | 4,02 ± 3,2   | 1,763 |
| F./L.      | 0,41 ± 0,03    | 0,42 ± 0,03  |       | 0,44 ± 0,20  | 0,46 ± 0,20  |       |
| T./L.      | 0,44 ± 0,04    | 0,44 ± 0,06  |       | 0,44 ± 0,10  | 0,45 ± 0,30  |       |
| KY         | 9,22 ± 1,89    | 10,15 ± 3,60 |       | 11,41 ± 3,31 | 10,08 ± 2,32 |       |

у самцов достоверно крупнее, что характерно и для других популяций остромордой лягушки. Статистически значимое влияние зон города выявлено только на абсолютные размеры конечностей лягушек. Коэффициент упитанности значимо больше у молодых особей в городе по сравнению с контрольной территорией; у взрослых лягушек в городе КУ значимо ниже, что может быть причиной меньшей биомассы беспозвоночных животных в городе.

*Автор выражает искреннюю признательность к.б.н., с.н.с. С.М. Ляпкову и к.б.н. А.В. Матковскому за ценные советы и всестороннюю помощь.*

Окончание табл. 2.

| Показатель | ♀            | ♂      | LGc | ♀            | ♂            | LGc   |
|------------|--------------|--------|-----|--------------|--------------|-------|
|            | x ± Sx       | x ± Sx |     | x ± Sx       | x ± Sx       |       |
|            | subadultus   |        |     | adultus      |              |       |
|            | контроль     |        |     |              |              |       |
| m          | 4,35 ± 1,1   |        |     | 12,91 ± 4,1  | 11,71 ± 4,4  | 0,907 |
| L.         | 33,22 ± 2,8  |        |     | 46,33 ± 4,4  | 45,71 ± 4,5  | 0,987 |
| L.c.       | 11,91 ± 0,8  |        |     | 15,33 ± 1,3  | 15,42 ± 1,3  | 1,006 |
| Lt.c.      | 11,73 ± 0,9  |        |     | 16,25 ± 1,6  | 16,26 ± 1,6  | 1,001 |
| D.r.o.     | 5,24 ± 0,5   |        |     | 6,80 ± 0,6   | 6,68 ± 0,7   | 0,982 |
| L.o.       | 4,02 ± 0,3   |        |     | 4,96 ± 0,5   | 5,02 ± 0,6   | 1,012 |
| Lt.p.      | 2,38 ± 0,2   |        |     | 2,93 ± 0,3   | 2,84 ± 0,3   | 0,969 |
| Sp.p.      | 2,48 ± 0,2   |        |     | 3,15 ± 0,4   | 3,13 ± 0,4   | 0,994 |
| Sp.n.      | 2,88 ± 0,3   |        |     | 3,60 ± 0,3   | 3,68 ± 0,4   | 1,022 |
| L.tym.     | 2,19 ± 0,3   |        |     | 2,70 ± 0,5   | 2,63 ± 0,3   | 0,974 |
| F.         | 14,42 ± 1,3  |        |     | 20,34 ± 2,1  | 20,95 ± 2,0  | 1,030 |
| T.         | 14,81 ± 1,6  |        |     | 20,83 ± 1,6  | 21,15 ± 2,4  | 1,015 |
| D.p.       | 3,29 ± 0,5   |        |     | 4,52 ± 0,5   | 4,71 ± 0,7   | 1,042 |
| C.l.       | 1,87 ± 0,2   |        |     | 2,48 ± 0,4   | 2,45 ± 0,3   | 0,988 |
| F/L.       | 0,43 ± 0,03  |        |     | 0,43 ± 0,07  | 0,46 ± 0,03  |       |
| T/L.       | 0,44 ± 0,02  |        |     | 0,44 ± 0,09  | 0,46 ± 0,02  |       |
| KY         | 11,74 ± 1,83 |        |     | 12,66 ± 1,95 | 11,92 ± 2,70 |       |

Вершинин В.Л. Адаптивные особенности группировок остромордой лягушки в условиях крупного города // Экология. — 1987. — № 1. — С. 46–50.

Волонцевич Р.В., Ляпков С.М., Куранова В.Н. Географическая и внутривидовая изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки, *Rana arvalis* (Amphibia; Ranidae) // Праці українського герпетологічного товариства. — 2011. — № 3. — С. 13–27.

Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. — М.: Наука, 1978. — 147 с.

Ищенко В.Г., Леденцов А.В. О росте остромордых лягушек после метаморфоза // Вопросы экологии животных. Информационные материалы ИЭРиЖ УрО АН СССР. — Свердловск, 1982. — С. 15.

Лада Г.А., Соколов А.С. Методы исследований земноводных: Научно-методическое пособие. — Тамбов: Изд-во ТГУ им. Г.Р. Державина, 1999. — 75 с.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Половой диморфизм по морфометрическим признакам у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Зоол. журн. — 2007. — 80, вып. 10. — С. 1237–1249.

Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Марченковская А.А. и др. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Сб. науч. статей. Алматы: АСБК. — СОПК, 2010. — С. 150–165.

Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий // Журнал общей биологии. — 2010. — 71, № 3. — С. 241–259.

Таблица 3. Достоверность (р) влияния факторов «пол» и «зона города» на морфологические признаки *Rana arvalis* по результатам двухфакторного дисперсионного анализа.

Table 3. The influence of factors «sex» and «area of the city» on morphological signs of *Rana arvalis* (two-way ANOVA).

| Признак | Фактор | р молодые | р взрослые   |
|---------|--------|-----------|--------------|
| m.      | пол    | 0,308     | 0,107        |
|         | зона   | 0,126     | 0,541        |
| L.      | пол    | 0,382     | <b>0,006</b> |
|         | зона   | 0,462     | 0,450        |
| L.c.    | пол    | 0,344     | 0,047        |
|         | зона   | 0,092     | 0,738        |
| Lt.c.   | пол    | 0,321     | 0,068        |
|         | зона   | 0,235     | 0,390        |
| D.r.o.  | пол    | 0,327     | <b>0,018</b> |
|         | зона   | 0,120     | 0,756        |
| L.o.    | пол    | 0,338     | <b>0,003</b> |
|         | зона   | 0,224     | 0,691        |
| Lt.p.   | пол    | 0,768     | <b>0,052</b> |
|         | зона   | 0,347     | 0,358        |
| Sp.p.   | пол    | 0,619     | 0,338        |
|         | зона   | 0,992     | 0,912        |
| Sp.n.   | пол    | 0,498     | <b>0,024</b> |
|         | зона   | 0,412     | 0,339        |
| L.tym.  | пол    | 0,825     | <b>0,026</b> |
|         | зона   | 0,204     | 0,303        |
| F.      | пол    | 0,486     | <b>0,010</b> |
|         | зона   | 0,127     | <b>0,004</b> |
| T.      | пол    | 0,195     | <b>0,014</b> |
|         | зона   | 0,094     | <b>0,011</b> |
| D.p.    | пол    | 0,944     | 0,073        |
|         | зона   | 0,960     | <b>0,011</b> |
| C.l.    | пол    | 0,035     | 0,446        |
|         | зона   | 0,936     | 0,125        |

Таблица 4. Достоверность (р) влияния факторов «пол» и «зона города» на морфологические индексы *Rana arvalis* по результатам двухфакторного дисперсионного анализа.

Table 4. The influence of factors «sex» and «area of the city» on morphological indices *Rana arvalis* (two-way ANOVA).

| Индекс      | Фактор | р взрослые   |
|-------------|--------|--------------|
| L./L.c.     | пол    | 0,278        |
|             | зона   | 0,158        |
| L.c./Lt.c.  | пол    | 0,696        |
|             | зона   | 0,110        |
| L.c./L.o.   | пол    | 0,739        |
|             | зона   | 0,397        |
| L.o./L.tym. | пол    | 0,329        |
|             | зона   | 0,027        |
| L.c./D.r.o. | пол    | 0,750        |
|             | зона   | 0,480        |
| D.p./C.i.   | пол    | 0,743        |
|             | зона   | 0,363        |
| T./C.i.     | пол    | 0,379        |
|             | зона   | 0,681        |
| F./L.       | пол    | <b>0,029</b> |
|             | зона   | 0,674        |
| T./L.       | пол    | <b>0,009</b> |
|             | зона   | 0,397        |

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные результаты.

- Матковский А.В., Ляпков С.М., Стариков В.П. Темпы постметаморфозного роста и возрастной состав популяции остромордой лягушки вблизи северной границы ареала по данным скелетохронологии // Современная герпетология. — 2011. — 11, вып. 3–4 — С. 143–156.
- Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. Ихтиология. — М. : Изд-во "Лёгкая и пищевая промышленность", 1981. — 381 с.
- Ручин А.Б., Алексеев С.К. Материалы по изучению изменчивости спектров питания травяной лягушки (*Rana temporaria*) в зависимости от размеров тела // Современная герпетология. — 2009. — 9, вып. 1—2. — С. 65–69.
- Смирин Э.М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Даревский И.С., Щербан Н.Н., Татаринов К.А. и др. — Киев, 1989. — С. 144–154.
- Черданцев В.Г., Ляпков С.М., Черданцева Е.М. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Зоол. журн. — 1997. — 76, № 2. — С. 187–198.
- Alho J.S., Herczeg G., Laugent A.T. and others Allen's rule revisited: quantitative genetics of extremity length in the common frog along a latitudinal gradient // Journal of evolutionary biology. — 2011. — № 24. — P. 59–70.
- Babik W., Rafinski J. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe // J. zool. syst. evol. resaerch. — 2000. — № 38. — P. 239–247.

УДК 597.828

## ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПО ДЛИНЕ ТЕЛА И ВОЗРАСТНОМУ СОСТАВУ У ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ: ФОРМИРОВАНИЕ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ

С.М. Ляпков

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
Ленинские горы, Биологический факультет,  
каф. биологической эволюции, Москва, 119991 Россия  
E-mail: lyapkov@mail.ru

**Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у остромордой лягушки: формирование и закономерности проявления.** Ляпков С.М. — В результате сравнительного анализа публикаций, содержащих данные по взрослым особям широко распространенного вида, остромордой лягушки, из 37 пространственно разделенных популяций, а также данных автора по 12 популяциям, было выявлено направленное увеличение среднего возраста по мере уменьшения длительности сезона активности, и ненаправленное изменение средней длины тела. Направленность и выраженность половых различий по среднепопуляционным значениям возраста соответствует правилу Ренша. Межпопуляционная изменчивость половых различий по размерам обусловлена не только половыми различиями в возрастном составе, но и темпами роста и не имеет четко выраженных закономерностей. Предложенное автором объяснение нелинейного изменения среднепопуляционных значений длины тела основано на выявленных особенностях межпопуляционной изменчивости по темпам роста и не противоречит другим моделям, объясняющим соответствие и несоответствие такой изменчивости правилам Бергмана и Ренша. У близкого, но более крупного вида, травяной лягушки, изменение среднепопуляционных значений возраста происходит сходным образом. Однако у травяной лягушки, характеризующейся противоположной направленностью половых различий по размерам и более высокой изменчивостью самок, чем самцов, изменение выраженности половых различий происходит в соответствии с правилом Ренша.

Ключевые слова: географическая и внутривидовая изменчивость, длина тела, возраст, остромордая лягушка, травяная лягушка, правило Бергмана, правило Ренша.

**Geographical Variation and Sexual Differences of Body Length and Age Composition in *Rana arvalis*: the Development and Phenotype Trends.** Lyapkov. S.M. — The analysis of literature data on adult individuals of widespread species *Rana arvalis* from 37 spatially separated populations and own data on 12 populations, was conducted. The trend of increase in population mean age with shortening of activity season and non-direct variation in mean body length were revealed. The direction and intensity of sexual differences in population mean age is consistent with Rensch's rule. The interpopulation variation in sexual differences of body size is due to sexual differences not only in age composition but in growth rate and has not distinct trends. Our explanation of non-linear trend in population means of body length is based on revealed characters of interpopulation variation in growth rate and did not contradict other models of geographic variation correspond to or not to agree with the Bergmann's and Rensch's rules. In *R. temporaria*, a species relative to *R. arvalis* but having larger body size, the similar trend of increase in population mean age was revealed. However, *R. temporaria* is characterized by inverse sexual size dimorphism and higher variation in females than in males, and the changes in intensity of sexual differences is consistent with Rensch's rule.

Key words: geographical variation, intrapopulation variation, body length, age, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, Bergmann's rule, Rensch's rule.

## Введение

Закономерности географической изменчивости размеров пойкилотермных позвоночных животных обычно исследуют с помощью анализа межпопуляционной изменчивости длины тела или другой характеристики размеров, на основе литературных или оригинальных данных по различным популяциям одного или нескольких видов. Цель таких работ — выявление соответствия полученных трендов зоогеографическим правилам Бергмана и Ренша (Adams, Church, 2008; Ashton, 2002; Ashton, Feldman, 2003; Olalla-Tarraga, Rodriguez, 2007). При этом обычно допускают, что климатическая температура оказывает сильное влияние на размеры особей, непосредственно в ходе онтогенеза, или опосредованно, отбором, контролирующим размеры или связанные с ними другие характеристики жизненного цикла (Angilletta et al., 2004; Liao, Lu, 2011; Olalla-Tarraga, Rodriguez, 2007). Другое направление исследований также основано на представлении о тесной взаимосвязи характеристик сложных жизненных циклов, состоящих, как у многих видов амфибий, минимум из двух четко выраженных фаз — водной и наземной. Такие исследования представляют собой детальный анализ межпопуляционной изменчивости одного или немногих близких широкоареальных видов. При этом основной задачей ставится выявление взаимосвязей размеров с возрастным составом, а также с темпами достижения половой зрелости и репродуктивными характеристиками.

Следует отметить, что существенным недостатком первого («экстенсивного») направления может быть неточность и неполнота литературных данных, что обусловлено, прежде всего их субъективным выбором. Наиболее известный пример — исследование внутривидовых изменений в широтном и высотном направлениях максимальной продолжительности жизни представителей многих семейств Anura и Urodela (Zhang, Lu, 2012). В этой работе приводится явно заниженная оценка максимального возраста травяной лягушки (8 лет, обзор более полных данных см. Hjernquist et al., 2012), а данные по другому хорошо исследованному виду с еще более обширным ареалом — остромордой лягушке (Glandt, Jehle, 2008; Кузьмин, 2012) — вообще не приводятся. С другой стороны, при детальном анализе одного или немногих видов частные результаты могут быть признаны общими закономерностями. Очевидно, что учет достоинств этих двух направлений обеспечил бы более детальный анализ. В связи с этим, основной целью нашей работы стал обзор данных по географической изменчивости возрастного состава и размеров двух широкоареальных видов бурых лягушек и выявление онтогенетических механизмов формирования такой изменчивости.

В качестве широко распространенного и ранее неисследованного в этом отношении вида с большой протяженностью ареала, как с юга на север, так и с востока на запад, была выбрана остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842. Крайняя западная и юго-западная части ее ареала включает в себя северо-восточную Францию и западную Германию (Glandt, 2009), в то время как на севере Европы граница ее распространения заходит за полярный круг (Кутенков, 2009; Кузьмин, 2012). Одновременный анализ данных и по длине тела, и по возрасту необходим потому, что различия в размерах взрослых амфибий могут быть следствием не только неодинаковой скорости роста, обусловленной климатическими условиями, но и различий в возрастном составе (обзор см. Morrison, Negro, 2003). Кроме того, размерные половые различия у бесхвостых амфибий обычно считают следствием половых различий в возрастном составе, т. е., например, самки более крупных размеров у большинства видов Shine, 1989) часто старше. Вместе с тем для остромордой лягушки показано, что самцы многих популя-

ций крупнее самок, несмотря на сравнительно низкий средний возраст (Ляпков и др., 2010 а).

Согласно литературным данным, у амфибий в пределах их ареалов изменение среднепопуляционных значений размеров в направлении с юга на север (или от равнин в горы) часто происходит ненаправленно (обзор см. Laugen et al., 2005; Adams, Church, 2008; Cvetkovic et al., 2008; Ficetola et al., 2010). Вместе с тем использование данных по возрастному распределению показало, что в отличие от длины тела значения среднего возраста, а также возраста первого размножения и максимальной продолжительности жизни увеличиваются с юга на север направленно, достигая максимума у популяций вблизи с северной границей ареала, с минимально коротким сезоном активности (Ishchenko, 1996; Hjernquist et al., 2012).

Наше предположение о механизме формирования закономерностей межпопуляционной изменчивости размеров (подробнее — см. Ляпков, 2012) основано на рассмотрении изменений демографических характеристик. Причина выявленного отсутствия однотипной направленности изменения средних размеров состоит в изменении соотношения между сокращением величины годовых приростов длины тела и увеличением продолжительности жизни от южной части ареала к северной. Вследствие ограничения длительностью сезона активности в этом направлении, средние значения возраста взрослых особей увеличиваются, поскольку первое размножение происходит во всё более позднем возрасте. По той же причине происходит замедление темпов роста, как по достижении половой зрелости, так и у взрослых лягушек (Ляпков и др., 2009). Поэтому при переходе от южной части ареала к центральной должно наблюдаться увеличение средних размеров: здесь средний возраст увеличивается более быстрыми темпами в сравнении с темпами замедления роста. При переходе от центральной к северной части ареала темпы замедления роста будут еще выше, поэтому следует ожидать уменьшения средних размеров, несмотря на продолжающееся увеличение среднего возраста.

Вместе с тем в пределах каждой популяции бесхвостых амфибий обычно существуют половые различия и по темпам роста, и по возрасту первого размножения (данные по бурым лягушкам см. Ляпков и др., 2004, 2007, 2010 а). Такие различия в темпах роста обусловлены неодинаковыми затратами самок и самцов на подготовку к размножению (Jonsson et al., 2009) и обычно самцы достигают половой зрелости раньше самок. Половые различия в возрастном составе могут быть обусловлены также различной выживаемостью самок и самцов (обзор см. Morrison, Hero, 2003; Ляпков и др., 2007). В каждой из популяций половые различия в соотношении двух рассмотренных выше противоположных тенденций изменений темпов роста и среднего возраста будут определять половые различия по размерам, в то время как на основе межпопуляционных изменений будет формироваться географическая изменчивость направленности и выраженности половых различий.

#### *Задачи нашей работы:*

1. На основании литературных и собственных данных по географической изменчивости возрастного состава и длины тела половозрелых остромордых лягушек выявить характер зависимости среднего возраста и средней длины тела от широты и от длительности сезона активности, а также выяснить, выполняются ли для этого широкоареального вида правило Бергмана (в его варианте, сформулированном Реншем для внутривидовой изменчивости — Blackburn et al., 1999) и правило Ренша (Blanckenhorn et al., 2006).
2. Сравнить полученные для остромордой лягушки результаты с выявленными

нами ранее закономерностями проявления географической изменчивости другого широкоареального вида — травяной лягушки (Ляпков, 2012).

3. Выяснить, насколько полно предложенный нами онтогенетический механизм формирования и проявления географической изменчивости возрастного состава и длины тела (Ляпков, 2012) объясняет выявленные особенности этой изменчивости у каждого из двух видов бурых лягушек.

## Материал и методы

Для нашего анализа мы использовали публикации, в которых имеются данные по средней длине тела и среднему возрасту половозрелых остромордых лягушек, относящихся к 37 пространственно разделенным популяциям, а также данные по длительности сезона активности местообитаний этих популяций (табл. 1). В ряде случаев средние значения длины тела или возраста были рассчитаны нами по оригинальным размерным или возрастным распределениям, представленным в виде таблиц и рисунков.

В качестве количественной оценки климатических различий, соответствующих изменению широты или высоты над уровнем моря мы использовали величину длительности сезона активности, связанной с климатической температурой, согласно нашим наблюдениям и литературным данным (Hjernquist et al., 2012). Сезон активности взрослых остромордых лягушек начинается весной, выходом из зимовки и размножением, и заканчивается осенью уходом в зимовку. Длительность сезона активности во многих публикациях не приводится, и тогда эту величину рассчитывали на основании данных по фенологии или по географическим координатам (и высоте над у.м.) местообитаний исследованных популяций (подробнее — см. Ляпков, 2012). Величину половых различий по средним значениям длины тела и возраста оценивали с помощью вычисления коэффициента Ловича–Гиббонса (LGc — Lovich, Gibbons, 1992) по формулам:  $age\_LGc = fem\_age / mal\_age$  (где  $fem\_age$  — средний возраст самок,  $mal\_age$  — средний возраст самцов);  $SVL\_LGc = fem\_SVL / mal\_SVL$  (где  $fem\_SVL$  — средняя длина тела самок,  $mal\_SVL$  — средняя длина тела самцов). Далее мы количественно оценивали зависимость между широтой или длительностью сезона активности местообитания данной популяции и средними значениями длины тела и возраста самцов и самок, а также зависимость величины коэффициента Ловича–Гиббонса от всех названных выше характеристик. Для этого мы вычисляли коэффициенты ранговой корреляции (Rs) между соответствующими характеристиками.

Кроме литературных, в анализе были использованы результаты наших исследований половозрелых остромордых лягушек, которых собирали во время размножения в нерестовых водоёмах в России, Украине и Беларуси. В России сборы проводили в 4 различных регионах: в Томской обл. (56° 24' N; 84° 59' E; далее для краткости — Томск), в Кировской обл. (58° 40' N, 49° 05' E; далее для краткости — Киров); в Московской обл., на Звенигородской биостанции МГУ (55° 44' N, 36° 51' E; далее — ЗБС); в Брянской обл., в окрестностях заповедника «Брянский лес» (52° 27' N, 33° 53' E; далее — Брянск). Кроме того, в течение весенне–летнего сезона активности неполовозрелых и половозрелых остромордых лягушек собирали в местообитаниях трёх различных популяций Ханты-Мансийского автономного округа — Югры (далее для краткости — ХМАО): в заказнике «Сорумский» (63° 54' N, 68° 24' E), в природном парке «Сибирские Увалы» (62° 50' N, 81° 25' E) и в окрестностях вахтового поселка Северный (62° 55' N, 72° 14' E), в работе представлены также объединенные данные по этим популяциям. В Украине сборы проводили в двух регионах: в Киевской обл., Чер-

Таблица 1. Источники литературных данных по географической изменчивости длины тела и возраста остромордой лягушки (Т — длительность периода активности).

Table 1. Sources of literature data on geographical variation in body length and age of *Rana arvalis* (T — activity season length).

| Страна | Место сбора                                   | Географические координаты | Т, мес. | Литература                            |
|--------|---|---------------------------|---------|---------------------------------------|
| Россия | Южный Ямал                                    | 67° 40' N, 70° E          | 3       | Ishchenko, 1996                       |
| Россия | Игарка  | 67° 30' N, 86° E          | 3,5     | Ishchenko, 1996                       |
| Россия | Алтайский заповедник, Тетыколь, 1860 м н.у.м. |                           | 3,9     | Яковлев, 1986, Ishchenko, 1996        |
| Россия | Алтайский заповедник, Таштумес, 1660 м н.у.м. |                           | 4       | Яковлев, 1986                         |
| Россия | Северное Предуралье                           | 63° N, 56° E              | 4       | Ануфриев, Бобрецов, 1996              |
| Россия | Зауралье, Талица                              | 56°58'N, 63°48' E         | 5       | Ищенко, 1978; Леденцов, 1990          |
| Россия | Алтайский заповедник, Кобухта, 500 м н.у.м.   | 51° 38' N, 87° 40' E      | 5,2     | Яковлев, 1989, Ishchenko, 1996        |
| Швеция | Umea  | 63° 30' N, 20° 15' E      | 5,3     | Elmberg, 2008                         |
| Швеция | Karlstad                                      | 59° N                     | 5,4     | Berglind, 1994                        |
| Швеция | Vikmyran                                      | 60° 18' N, 17°09' E       | 5,5     | Rasanen et al., 2008                  |
| Швеция | окр. Стокгольма                               | 59° N, 18° E              | 5,8     | Hedengren, 1987                       |
| Швеция | Häggedal                                      | 59°51' N, 17°14' E        | 6       | Soderman, 2006; Rasanen et al., 2008  |
| Швеция | Lindragen                                     | 59°28' N, 13°31' E        | 6,1     | Soderman, 2006; Rasanen et al., 2008  |
| Швеция | Norensberg                                    | 59°34' N, 13°57' E        | 6,1     | Soderman, 2006; Rasanen et al., 2008  |
| Швеция | L. Brödhallartjärn                            | 59°37' N, 13°58' E        | 6,1     | Rasanen et al., 2008                  |
| Россия | Мордовия                                      | 54°30' N, 43-46°E         | 6,2     | Ручин, Рыжов, 2006; Ручин и др., 2008 |
| Швеция | St. Tottatjärn                                | 57°36' N, 12°34' E        | 6,5     | Soderman, 2006; Rasanen et al., 2008  |
| Россия | Тамбовская обл.                               | 53° N, 42° E              | 6,8     | Лада, 1989                            |
| Швеция | Järnhatten                                    | 56°00' N, 13°14' E        | 7,2     | Soderman, 2006; Rasanen et al., 2008  |
| Швеция | Tvedöra                                       | 55°42' N, 13°26' E        | 7,3     | Soderman, 2006; Rasanen et al., 2008  |

Окончание табл. 1.

| Страна     | Место сбора                   | Географические координаты | T, мес. | Литература              |
|------------|-------------------------------|---------------------------|---------|-------------------------|
| Германия   | сев. пригород Берлина         | 52° 30' N, 13° E          | 7,5     | Krone, Kitzmann, 2008   |
| Украина    | Киевская обл., Беличи         | 51° N, 30° E              | 7,6     | Тарашук, 1984           |
| Украина    | Харьковская обл.              | 50° 07' N, 36° 17' E,     | 7,8     | Строилов, 2008          |
| Польша     | окр. Кракова                  | 50° 05' N, 20° 08' E      | 7,9     | Juszczuk et al, 1984    |
| Польша     | Olsztyna (Ольштын)            | 54° N, 20° E              | 8       | Tomasik, 1969           |
| Германия   | Мюнстер                       | 52° N, 7° E               | 8       | Hartung, 1991           |
| Украина    | Карпаты                       | 48° 30' N, 23° 30' E      | 8,1     | Щербак, Щербань, 1980   |
| Австрия    | Сев. Вены                     | 49° N, 16° E              | 8,2     | Pintar, 1984            |
| Нидерланды | Провинция Лимбург             | 51° 30' N 06° 10' E       | 8,3     | Van Gelder, Oomen, 1970 |
| Румыния    | Сев.-зап. Румыния, Vasad      | 47° 31' N, 22° 16' E      | 8,5     | Sas et al., 2007        |
| Румыния    | Сев.-зап. Румыния, Andrid     | 47° 31' N, 22° 21' E      | 8,5     | Sas et al., 2007        |
| Румыния    | Сев.-зап. Румыния, Resighea   | 47° 36' N, 22° 19' E      | 8,5     | Sas et al., 2007        |
| Румыния    | Сев.-зап. Румыния, Curtuiseni | 47°33' N, 22°12' E        | 8,5     | Sas et al., 2007        |
| Румыния    | Сев.-зап. Румыния, Irina      | 47°33' N, 22°24' E        | 8,5     | Sas et al., 2007        |
| Румыния    | Сев.-зап. Румыния, Cherechiu  | 47°23' N, 22°8' E         | 8,6     | Sas et al., 2007        |
| Украина    | Херсонская обл., Антоновка    | 47°30' N, 32°0' E         | 8,7     | Тарашук, 1984           |
| Словения   | Сев.-Вос. Словении            | 46°30' N, 17°0' E         | 8,8     | Poboljsaj et al., 2008  |

нобыльский р-н (исследовано 5 популяций остромордой лягушки, в работе представлены объединенные данные по всем популяциям, далее — Чернобыль) и в Днепропетровской обл., Днепровско–Орельский природный заповедник (48° 30' N, 34° 45' E (далее — Днепропетровск). В Беларуси сборы проводили в Минской обл., Копыльский р-н, окр. с. Конюхи (53° 09' N, 27° 26' E; далее — Минск).

У всех отловленных особей измеряли длину тела и определяли возраст методом скелетохронологии. Поперечные срезы, окрашенные гематоксилином Эрлиха, изготавливали из середины диафиза одной из трубчатых костей (голени или фаланг пальцев). Далее определяли число зимовок, подсчитывая количество линий склеивания в ростовых слоях на срезах. Для определения числа резорбированных линий склеивания диаметр костномозговой полости сопоставляли с минимальным и максимальным значениями наружного диаметра срезов той же кости у особей, недавно завершивших первую зимовку. Обработку данных проводили с помощью пакета статистических программ STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.).

## Результаты

### *1. Географическая изменчивость средних для популяций значений возраста и длины тела.*

#### *1. Закономерности географической изменчивости возраста.*

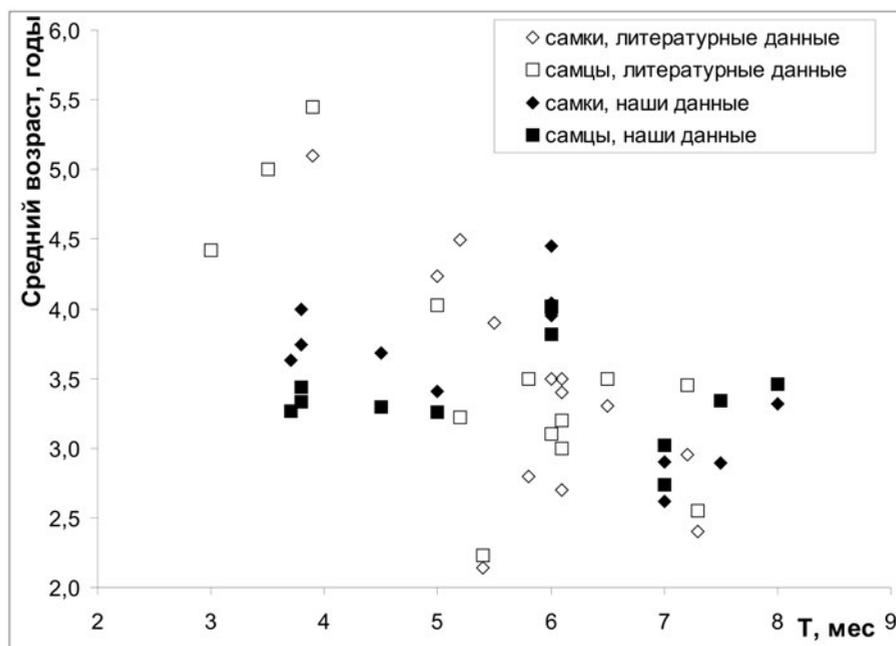
Согласно литературным и нашим данным, средние для популяций значения возраста увеличиваются по мере уменьшения длительности сезона активности (далее для краткости — Т), и у самок, и у самцов (рис. 1), и между этими характеристиками наблюдается отрицательная корреляция (табл. 2), достоверная у самок и более слабая и недостоверная — у самцов. Следует также отметить, что некоторые наши данные заметно «выбиваются» из этой общей тенденции, прежде всего — из-за высоких средних значений у самок и самцов популяции ЗБС (см. рис. 1). Направленного изменения средних возрастов с увеличением широты не наблюдалось, их корреляция была недостоверной (табл. 2), несмотря на сравнительно сильную (и достоверную) отрицательную корреляцию широты и длительности сезона активности.

#### *2. Закономерности географической изменчивости длины тела.*

Среднепопуляционные значения длины тела не изменяются столь закономерно (как средние возраста) с изменением Т или широты (рис. 2; табл. 2). По мере увеличения Т наблюдается небольшое увеличение длины тела, и у самок, и у самцов (рис. 2), затем — небольшое уменьшение, а при значениях этой длительности, близких к максимальным (8–9 мес), средние размеры демонстрируют максимальный размах варьирования. Не столь сильные, но существенные межпопуляционные различия при сходных значениях длительности сезона активности наблюдались и во всем остальном диапазоне значений Т. Корреляция средней длины тела с широтой была слабой отрицательной (хотя и достоверной), с длительностью сезона активности — недостоверной (табл. 2). Наши данные по среднепопуляционным размерам также в целом сходны с литературными, различие состоит лишь в отсутствии материала из популяций со значениями Т, близкими к максимальным, за исключением немногочисленных данных по популяции Днепропетровска, выходящих за нижний предел изменчивости, известных по литературным данным.

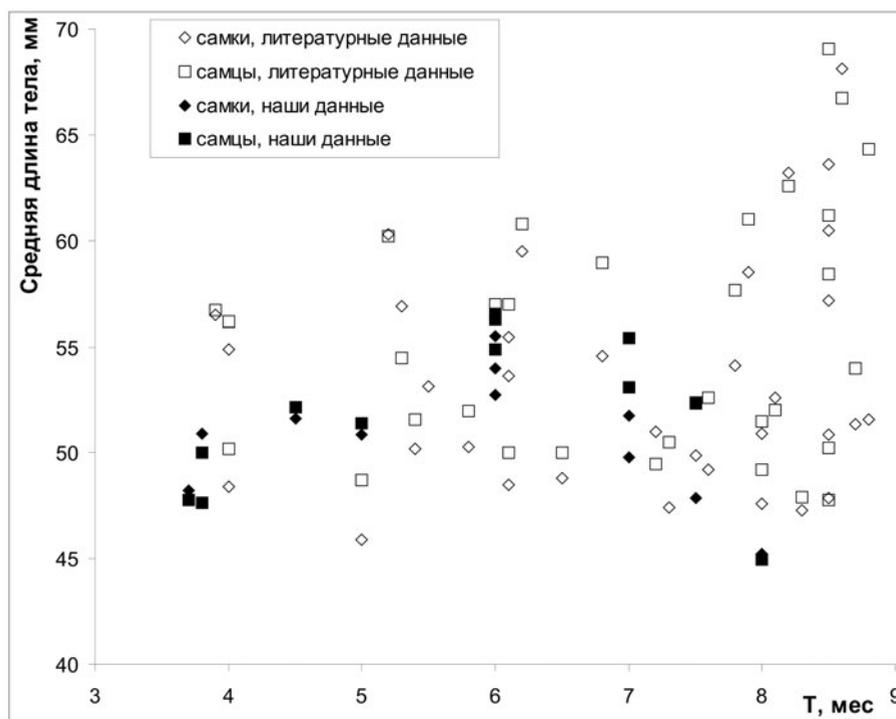
Для оценки масштабов географической изменчивости средних значений длины тела и возраста, две эти характеристики были сопоставлены между собой. У самок (рис. 3) наблюдалось постепенное увеличение средних размеров до максимума во всем диапазоне средних возрастов, в результате чего их корреляция была положительной и достоверной (табл. 2). Однако у самцов (рис. 4) по мере увеличения средних возрастов не наблюдалось направленного увеличения средних размеров (корреляция возраста и длины тела была недостоверной — см. табл. 2), причем максимальная изменчивость размеров соответствовала средним возрастам от 3 до 3,5 лет. Наши данные по различиям между полами в целом соответствуют литературным.

Оценка величины ежегодных приростов по достижении половой зрелости у особей из различных популяций возможна при наличии данных по индивидуальным траекториям роста или хотя бы по средним для каждого возраста значениях длины тела. Такие данные встречаются в литературе сравнительно редко, и все результаты известных нам исследований представлены в табл. 3. Максимальными значениями средней длины тела в возрасте 2, 3, 4, 5 и 6 лет характеризовались особи из популяции бассейна Южного Буга (Гончаренко, 2002), от особей этой популяции заметно отставали особи всех других популяций, известных по литературным данным. Из этих популяций высокими значениями приростов характери-



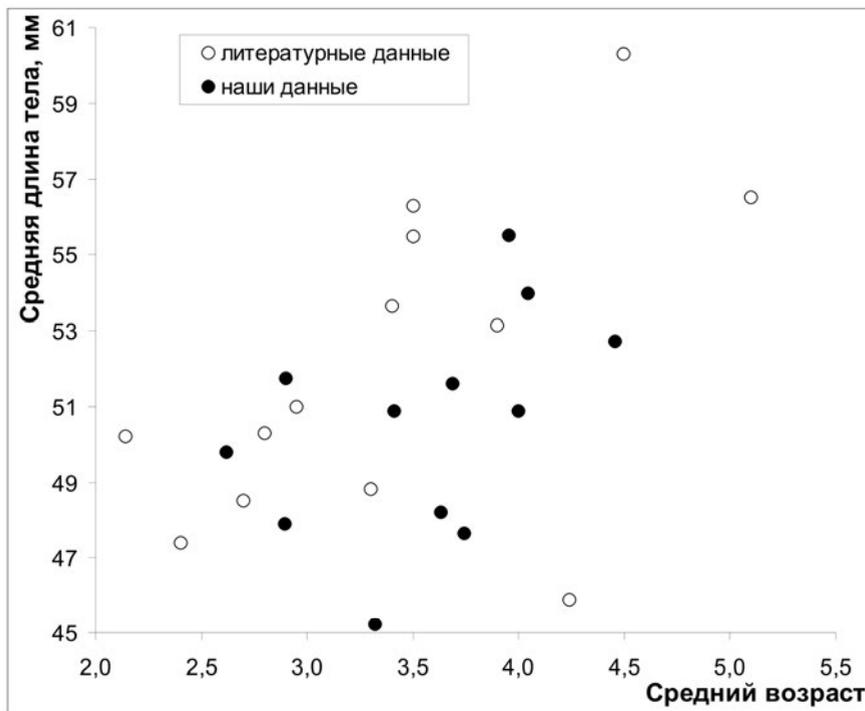
**Рис. 1.** Зависимость средних для популяций значений возраста от длительности сезона активности (Т) местообитания данной популяции.

**Fig. 1.** The dependence of population means of age(Age) on activity season duration (T) of population habitat.



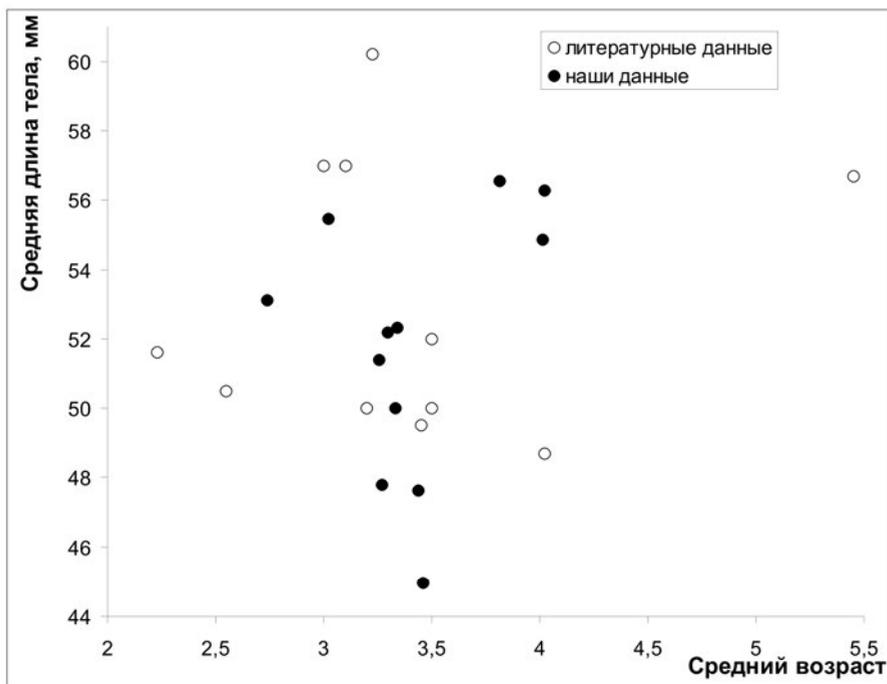
**Рис. 2.** Зависимость средних для популяций значений длины тела от длительности сезона активности (Т).

**Fig. 2.** The dependence of population means of body length on activity season duration (T).



**Рис. 3.** Зависимость средних для популяций значений длины тела самок от средних для популяций значений их возраста.

**Fig. 3.** The dependence of population means of body length on population means of age in females.



**Рис. 4.** Зависимость средних для популяций значений длины тела самцов от средних для популяций значений их возраста.

**Fig. 4.** The dependence of population means of body length on population means of age in males.

зовались особи двух популяций: Karlstad (Швеция — Berglind, 1994) и Кобухта (Алтай, высота 500 м н.у.м. — Яковлев, 1989). Согласно нашим данным, максимальными приростами (но заметно меньшими, чем у особей Южного Буга) также характеризуются особи южных популяций (Брянска и Минска), в то время как существенно более низкие приросты были выявлены не только у северных популяций (ХМАО), но и самой южной популяции (Днепропетровск). Следовательно, несмотря на максимальную длительность сезона активности, условия роста остромордых лягушек в южных и юго-западных популяциях европейской части ареала далеки от оптимальных.

## ***II. Географическая изменчивость половых различий по возрасту и длине тела.***

### ***1. Половые различия по возрасту и закономерности их географической изменчивости.***

Среднепопуляционные значения возраста самцов были больше, чем у самок, при сравнительно низких значениях возраста у обоих полов по мере дальнейшего увеличения средних возрастов самок в диапазоне от 3 до 4 лет средние возраста самцов практически не увеличивались, поэтому во всех популяциях со средним возрастом самок 3–4 года и немного больше, самки были в среднем старше самцов (рис. 5). Согласно формальному определению (Blanckenhorn et al., 2006), несколько более высокая межпопуляционная изменчивость средних значений возраста у остромордой лягушки выявлена у самцов: в уравнении  $age_{\text{♀}} = a \times age_{\text{♂}}^b$  (где  $age_{\text{♀}}$  — средний возраст самок,  $age_{\text{♂}}$  — средний возраст самцов) значение  $b$  составило 0,904 ( $a = 1,149$ ). Однако, если исключить одну уже упоминавшуюся горную алтайскую популяцию, характеризующуюся большими размерами особей и высоким значением среднего возраста, изменчивость среднепопуляционных возрастов самок оказывается несколько выше, чем у самцов:  $b = 1,043$  ( $a = 0,974$ ). При использовании для оценки тех же параметров только наших данных, различия между полами оказываются еще сильнее:  $b = 1,139$  ( $a = 0,876$ ). Отметим, что у травяной лягушки эти параметры имели сходные значения ( $b = 1,158$ ,  $a = 0,796$ ). Кроме того, по мере увеличения среднепопуляционных значений возраста происходило усиление половых различий, что отражалось в достоверной положительной корреляции коэффициента Ловича–Гиббонса и среднего возраста самок (но не самцов! — см. табл. 2). Согласно нашим данным, достоверные половые различия выявлены как в южных популяциях (Чернобыль и Брянск, причем самцы были старше самок), так и в более северных (ЗБС, Томск и ХМАО, самки старше самцов).

Как уже отмечалось, сильные различия между полами наблюдались только при средних значениях возрастов обоих полов, близких к максимальным, и проявлялись всегда (за исключением все той же алтайской популяции) как преимущество самок. Количественно это выражалось в достоверной отрицательной корреляции коэффициента Ловича–Гиббонса и длительности сезона активности (табл. 2). Такая корреляция указывает на более сильную (чем у травяной лягушки) зависимость направленности половых различий по возрасту от направленных изменений климатической температуры.

### ***2. Половые различия по длине тела и закономерности их географической изменчивости.***

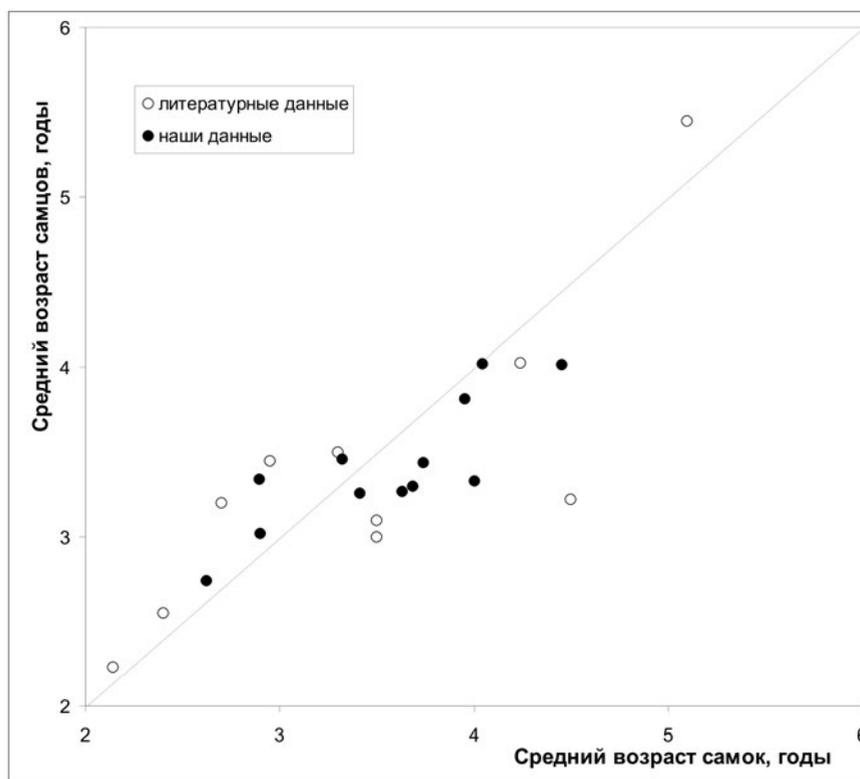
Среднепопуляционные значения длины тела самцов были либо больше, чем у самок, либо сходными с таковыми во всем диапазоне размеров обоих полов (рис. 6). Следует также отметить, что более высокая межпопуляционная изменчивость средних значений длины тела у остромордой лягушки выявлена у самцов: в модели  $SVL_{\text{♀}} = a \times SVL_{\text{♂}}^b$  (где  $SVL_{\text{♀}}$  — средняя длина тела самок,  $SVL_{\text{♂}}$  —

Таблица 2. Взаимосвязь характеристик местообитаний (Т — длительность периода активности) популяций остромордой лягушки, средних для популяций значений возраста (age), длины тела (SVL) и коэффициента Ловича–Гиббонса (LGc), согласно литературным и нашим данным.

Table 2. The relationship between habitat characteristics (T — activity season length) of *Rana arvalis* populations, population means of age, body length (SVL) and Lovich-Gibbons coefficient (LGc), according to literature and our data.

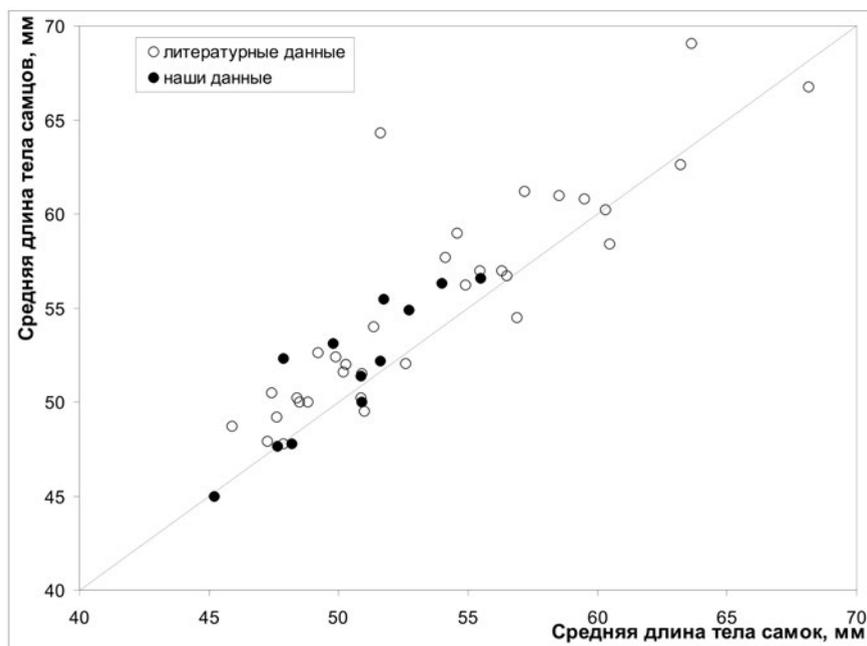
| Коррелирующие характеристики |         | <i>N</i> | <i>R<sub>s</sub></i> | <i>p</i> |
|------------------------------|---------|----------|----------------------|----------|
| широта                       | age♀    | 25       | 0,010                | 0,962    |
| широта                       | age♂    | 25       | 0,039                | 0,854    |
| широта                       | SVL♀    | 46       | -0,165               | 0,273    |
| широта                       | SVL♂    | 44       | <b>-0,381</b>        | 0,011    |
| широта                       | age_LGc | 23       | 0,303                | 0,160    |
| широта                       | SVL_LGc | 44       | 0,193                | 0,209    |
| широта                       | T       | 48       | <b>-0,846</b>        | 0,000    |
| T                            | age♀    | 25       | <b>-0,595</b>        | 0,002    |
| T                            | age♂    | 25       | -0,371               | 0,068    |
| T                            | SVL♀    | 47       | 0,088                | 0,558    |
| T                            | SVL♂    | 45       | 0,271                | 0,072    |
| T                            | age_LGc | 23       | <b>-0,524</b>        | 0,010    |
| T                            | SVL_LGc | 45       | -0,183               | 0,228    |
| age♀                         | age♂    | 23       | <b>0,617</b>         | 0,002    |
| SVL♀                         | SVL♂    | 45       | <b>0,879</b>         | 0,000    |
| age♀                         | age_LGc | 23       | <b>0,600</b>         | 0,002    |
| age♂                         | age_LGc | 23       | -0,139               | 0,526    |
| SVL♀                         | SVL_LGc | 45       | 0,137                | 0,368    |
| SVL♂                         | SVL_LGc | 45       | -0,278               | 0,065    |
| age♀                         | SVL♀    | 25       | <b>0,462</b>         | 0,020    |
| age♂                         | SVL♂    | 23       | -0,156               | 0,476    |
| age_LGc                      | SVL_LGc | 23       | 0,159                | 0,468    |

Примечания: *N* — объем выборки, *p* — уровень значимости. Достоверные различия ( $p < 0.05$ ) отмечены полужирным шрифтом.



*Рис. 5.* Половые и межпопуляционные различия по среднему возрасту.

*Fig. 5.* Sexual and among-population differences in mean age.



*Рис. 6.* Половые и межпопуляционные различия по средней длине тела.

*Fig. 6.* Sexual and among-population differences in mean body length.

средняя длина тела самцов) значение  $b$  составило 0,857 ( $a = 1,722$ ), другими словами, длина тела самцов увеличивается быстрее, чем у самок. В отличие от возраста, по мере увеличения среднепопуляционных значений длины тела не наблюдалось усиления половых различий, что отражалось в отсутствии корреляции коэффициента Ловича–Гиббонса со средней длиной самок и самцов (см. табл. 2). С увеличением  $T$  наблюдалось лишь увеличение изменчивости выраженности половых различий (рис. 9). Согласно нашим данным, самцы были достоверно крупнее самок только в южных популяциях (Чернобыль, Минск и Брянск) и в популяции ЗБС. Это означает, что при оптимальных условиях темпы роста самцов выше, чем у самок (при сходных значениях среднего возраста у обоих полов — см. табл. 3). Однако согласно литературным данным, эти оптимальные условия не соответствуют каким-либо определенным значениям в диапазоне изменений длительности сезона активности, поскольку, как уже отмечалось, не выявлено направленной зависимости коэффициента Ловича–Гиббонса от средней длины тела самок (рис. 7) и самцов (рис. 8). Кроме того, низкие значения коэффициента Ловича–Гиббонса (что соответствует сильным половым различиям) наблюдались только при высоких значениях  $T$ , в то время как высокие значения — во всем диапазоне  $T$  (рис. 9), и корреляция двух этих характеристик была недостоверной (табл. 2).

## Обсуждение

### *1. Географическая изменчивость возрастного состава и ее вклад в различия между популяциями по длине тела.*

#### *1. Закономерности географической изменчивости среднего возраста и возрастного состава.*

И у самцов, и у самок остромордой лягушки средние для популяций значения возраста изменяются направленно, т. е. увеличиваются с увеличением широты или высоты местности. При этом происходит не только направленное увеличение возраста первого размножения (см., например, Волонцевич и др., 2011), но и повышение доли старших возрастов в возрастном составе популяции. Наши данные по остромордой (Ляпков и др., 2010 б; Волонцевич и др., 2011) и травяной (Ляпков, 2012) лягушкам подтверждаются также исследованием 11 скандинавских популяций травяной лягушки (Hjernquist et al., 2012): с уменьшением длительности сезона активности происходит направленное увеличение не только среднего возраста, но и возраста первого размножения и максимальной продолжительности жизни.

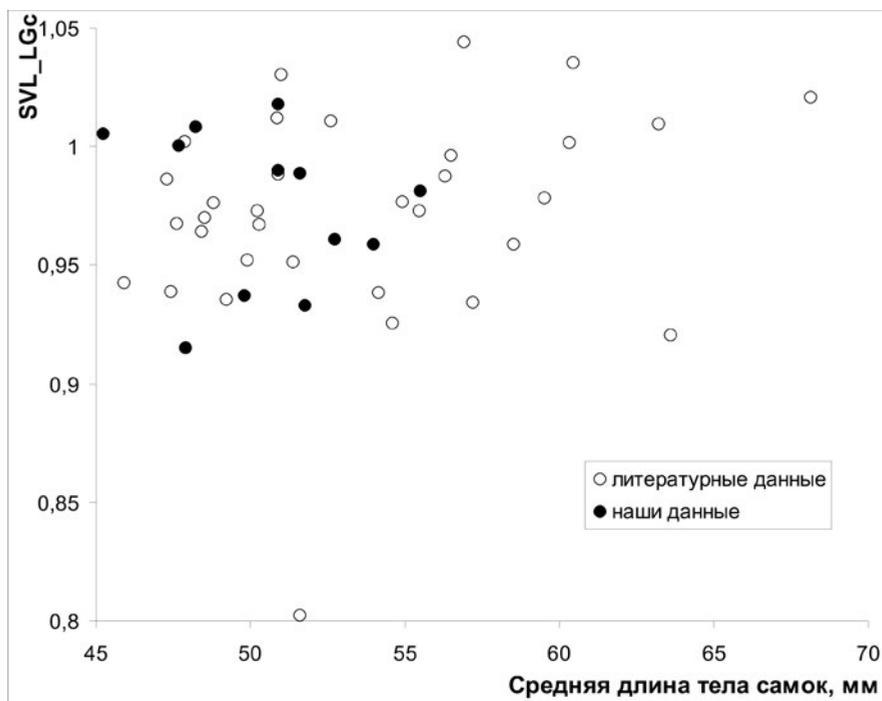
#### *2. Закономерности географической изменчивости длины тела, с учётом изменчивости возрастного состава.*

Согласно результатам нашего анализа данных, у остромордой лягушки не выявлена направленная изменчивость среднепопуляционных значений длины тела, которая соответствовала бы или, наоборот, не соответствовала бы правилу Бергмана. Вместо этого нами выявлена нелинейная зависимость среднепопуляционных размеров от длительности сезона активности: в популяциях, близких к северной границе ареала размеры особей сравнительно небольшие, по мере продвижения к центру ареала они увеличиваются до максимальных, а вблизи южной (юго-западной) границы ареала наблюдаются как максимальные, так и минимальные значения. Анализ различий по величине возрастнo-специфичной длины тела особей северных и южных популяций (см. табл. 3) позволяет считать главной причиной сравнительно мелких размеров особей из популяций с минимальной длительностью сезона активности сильное снижение темпов роста, которое не компенсируется увеличением среднего возраста до максимальных значений.

Таблица 3. Географическая изменчивость и возрастные различия длины тела (мм) половозрелых особей остромордой лягушки (Т — длительность периода активности).

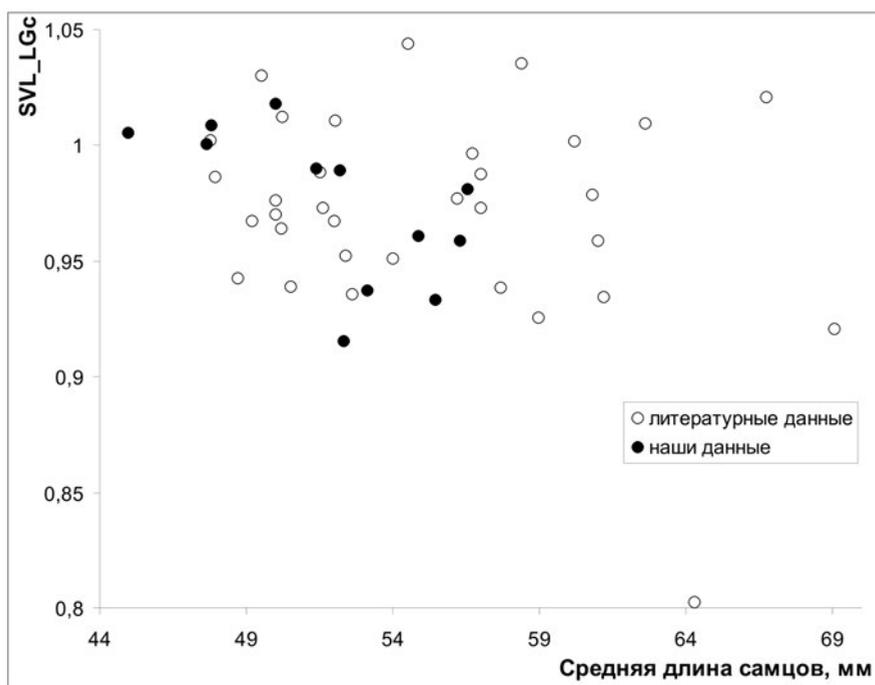
Table 3. Geographical variation and age differences in body length (mm) of adult *Rana arvalis*. (T — activity season length).

| Популяция                  | Т, мес. | Пол | Возраст     |       |      |      |      | Все возр.   | Источник               |
|----------------------------|---------|-----|-------------|-------|------|------|------|-------------|------------------------|
|                            |         |     | 2           | 3     | 4    | 5    | 6    |             |                        |
| Ямал                       | 3       | ♂+♀ | 21          | 29    | 39   | 45   | 51   |             | Ishchenko, 2005        |
| Зап. Сибирь, Полноват      | 4,3     | ♂+♀ |             | 46    | 50,5 | 54   | 58   |             | Ishchenko, 2005        |
| Зауралье, Талица           | 5       | ♂+♀ | 36,38       | 43,55 |      |      |      |             | Ищенко, Леденцов, 1985 |
| Зауралье, Талица           | 5       | ♂+♀ | 44          | 45,5  | 50   | 55   | 56,5 |             | Ishchenko, 2005        |
| Алтай, Кобухта             | 5,2     | ♂+♀ | 33          | 57,5  | 59   | 61   | 62,5 |             | Ishchenko, 2005        |
| Швеция, Karlstad           | 5,4     | ♂   | 50          | 56,81 | 59   | 60   |      |             | Berglind, 1994         |
|                            | 5,4     | ♀   | 49,21       | 54,73 | 58   |      |      |             |                        |
| Средн. Урал, Бутка         | 5,5     | ♂+♀ | 45          | 47    | 48   | 49   |      |             | Ishchenko, 2005        |
| Юж. Урал, Баталы           | 6       | ♂+♀ | 42,5        | 53,5  | 52   |      |      |             | Ishchenko, 2005        |
| Окский заповедник          | 6,5     | ♂   | 38,5        | 44    | 47,5 | 50   |      |             | Панченко, 1990         |
|                            | 6,5     | ♀   | 36          | 42    | 45,5 | 48   |      |             |                        |
| Юж.Швеция, Лунд            | 7,3     | ♂+♀ | 32          | 40    | 47,5 | 51   | 52,5 |             | Loman, 1978            |
| Украина, бассейн р. Юж.Буг | 7,8     | ♂   | 50,6        | 58,2  | 63,6 | 67,6 | 70,4 |             | Гончаренко, 2002       |
|                            | 7,8     | ♀   | 52          | 60,9  | 67,7 | 73   | 77,4 |             |                        |
| Центр. Польша              | 8       | ♂   | 44,8        |       |      |      |      |             | Berger, Rybacki, 1993  |
| Центр. Польша              | 8       | ♂+♀ | 42          | 46,5  | 51,5 | 60   |      |             | Berger, Rybacki, 1993  |
| Днепропетровск             | 8       | ♂   | <b>34,7</b> | 43,0  | 47,0 | 56,8 |      | 45,0        | наши данные            |
|                            |         | ♀   | <b>37,6</b> | 42,3  | 48,7 | 56,0 | 63,5 | 45,2        |                        |
| Чернобыль                  | 7,5     | ♂   | 46,0        | 50,3  | 56,7 | 59,5 | 60,3 | <b>52,3</b> | наши данные            |
|                            |         | ♀   | 42,4        | 48,3  | 56,3 | 59,0 | 64,0 | <b>47,9</b> |                        |
| Брянск                     | 7       | ♂   | 49,9        | 55,5  | 59,9 | 64,4 | 60,0 | 55,4        | наши данные            |
|                            |         | ♀   | 45,7        | 52,3  | 58,8 | 62,8 |      | 51,7        |                        |
| Минск                      | 7       | ♂   | 49,4        | 55,1  | 57,5 | 60,0 |      | 53,1        | наши данные            |
|                            |         | ♀   | 48,0        | 53,2  | 50,8 |      |      | 49,8        |                        |
| ЗБС                        | 6       | ♂   | 50,4        | 54,3  | 57,9 | 59,3 | 59,5 | 56,6        | наши данные            |
|                            |         | ♀   | 47,0        | 52,3  | 56,0 | 59,2 | 60,2 | 55,5        |                        |
| Киров                      | 5       | ♂   | 47,4        | 50,9  | 53,8 | 58,5 |      | 52,0        | наши данные            |
|                            |         | ♀   | 48,3        | 49,2  | 53,5 | 55,8 | 57,2 | 51,2        |                        |
| Томск                      | 4,5     | ♂   | 30,1        | 51,1  | 55,5 | 54,6 | 58,4 | 52,2        | наши данные            |
|                            |         | ♀   | 24,5        | 49,8  | 52,2 | 57,4 | 58,8 | 51,6        |                        |
| ХМАО                       | 3,8     | ♂   | 35,9        | 42,7  | 47,8 | 52,9 | 56,0 | 47,9        | наши данные            |
|                            |         | ♀   | 37,1        | 44,0  | 48,1 | 49,6 | 56,9 | 48,3        |                        |



**Рис. 7.** Зависимость коэффициента Ловича–Гиббонса (LGc\_SVL) от средних для популяций значений длины тела самок.

**Fig. 7.** The dependence of Lovich-Gibbons coefficient (LGc\_SVL) on population means of female body length.



**Рис. 8.** Зависимость коэффициента Ловича–Гиббонса (LGc\_SVL) от средних для популяций значений длины тела самцов.

**Fig. 8.** The dependence of Lovich-Gibbons coefficient (LGc\_SVL) on population means of male body length.

Такое объяснение хорошо соответствует предложенной нами модели, объясняющей нелинейный характер изменения средних размеров при направленном изменении длительности сезона активности (см. Введение). Основная причина выявленного сильного замедления роста — необходимость запасания сравнительно большого количества резервных веществ, необходимых для переживания длительной (до 9 месяцев) зимовки (Jonsson et al., 2009; Voituron et al., 2007). В пользу такого предположения указывают наши данные по росту особей различных популяций в одинаковых лабораторных условиях (см. Ляпков и др., 2009).

Не столь очевидны причины сильного замедления роста у особей из южных популяций с длительностью сезона активности, близкой к максимальной. Вероятно, вблизи южной границы ареала сезона условия, благоприятные для роста, часто сменяются менее благоприятными, засушливыми условиями (подробнее — см. Ляпков, 2012). Не вполне понятно, однако, почему сильное замедление роста присуще далеко не всем южным популяциям: высоким значениям длительности сезона активности могут соответствовать не только близкие к минимальным, но и близкие к максимальным значения средней длины тела (рис. 2). С учетом низких значений средних возрастов это указывает на наличие как низких, так и высоких значений средних для популяций темпов роста. Вместе с тем, поскольку данные по возрасту большинства популяций, включенных в анализ изменений средних размеров (рис. 2), отсутствуют, можно также предположить, что эти сильные различия в размерах связаны с межпопуляционными различиями в возрастном составе, которые, в свою очередь, отражают различия в постметаморфозной смертности, обусловленные такими факторами, как хищники или степень антропогенного воздействия.

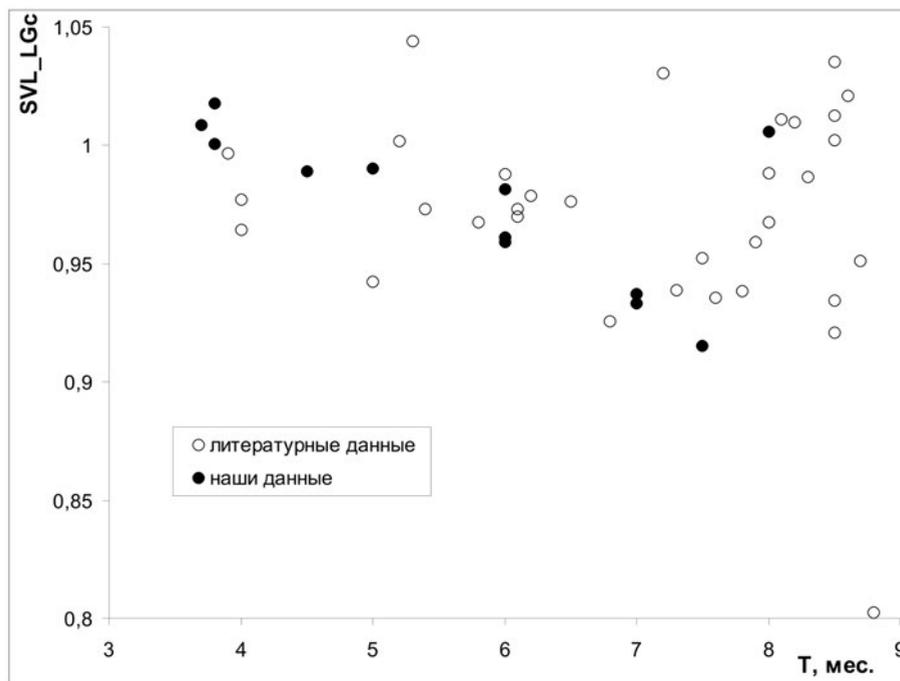
Другим объяснением наблюдаемой высокой изменчивости размеров может быть существование в юго-западной части ареала более крупного подвида *R. arvalis wolterstorffi* (обзор см. Кузьмин, 2012), однако область его распространения плохо изучена, а ее граница с таковой более мелкого номинативного подвида полностью не выявлена (насколько можно судить по местам находок крупных взрослых особей — см. табл. 1).

Недавно была предложена простая графическая модель, объясняющая условия выполнения и невыполнения правила Бергмана для межпопуляционной изменчивости размеров бесхвостых амфибий (Liao, Lu, 2011). Согласно предположениям этой модели, в случае сравнительно слабого замедления роста размеры при наступлении половой зрелости у особей более северных популяций будут превышать таковые у особей более южных популяций, однако при сильном замедлении роста соотношение изменится на противоположное (рис. 10). Эту модель можно легко модифицировать в более общую, если допустить, что с увеличением широты сначала будет наблюдаться сравнительно слабое замедление роста, а затем — более сильное. В таком виде эта модель во многом сходна с предложенным нами объяснением (см. Введение).

## **II. Географическая изменчивость направленности и выраженности половых различий.**

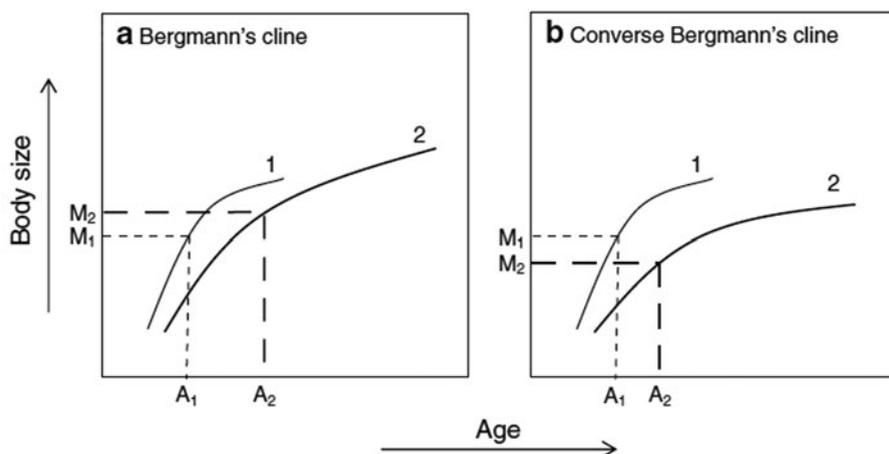
### **1. Половые различия по возрасту и закономерности их географической изменчивости.**

Согласно результатам нашего анализа межпопуляционных различий, средние возраста самок изменяются сильнее, чем у самцов, а направленность половых различий по мере увеличения длительности сезона активности изменяется на противоположную. Наши данные полностью соответствуют этой тенденции. Кроме того, анализ внутривидовой (межгодовой) изменчивости популяции



**Рис. 9.** Зависимость коэффициента Ловича–Гиббонса (LGc\_SVL) от длительности сезона активности (T).

**Fig. 9.** The dependence of Lovich–Gibbons coefficient (LGc\_SVL) on activity season duration (T).



**Рис. 10.** Графическая модель, показывающая сравнительное значение скорости роста и возраста в формировании клинальной изменчивости, соответствующей и не соответствующей правилу Бергмана. (Liao, Lu, 2011). A1 и A2 — возраст наступления половой зрелости; M1 и M2 — длина тела при наступлении половой зрелости.

**Fig. 10.** A sketch showing the relative roles of growth rate and age in generating Bergman's and converse Bergman's cline. A1 and A2 represent age at sexual maturity; M1 and M2 represent body size at sexual maturity.

Брянска выявил сходную тенденцию: изменчивость возрастного состава самок была выше, чем у самцов, а при высоких среднегодовых значениях возраста самок половые различия становились недостоверными (Ляпков, Волонцевич, 2013).

Более высокие средние значения возраста в популяциях из местообитаний с самым коротким сезоном активности были выявлены также в скандинавских популяциях травяной лягушки: в местообитаниях из самых высоких широт самки были старше самцов, в более южных — эти различия становились менее выраженными (Hjernquist et al., 2012; Patrelle et al., 2012). Поскольку выраженность половых различий изменяется с широтой сходно у двух видов, можно заключить, что их причиной является более сильное замедление темпов полового созревания у самок и их первое размножение в более позднем возрасте по сравнению с самцами. Другим возможным фактором, обуславливающим изменение направленности половых различий у остромордой лягушки, может быть более низкая смертность самцов в южных популяциях и их более высокая смертность в северных популяциях. Однако в исследованных нами популяциях ЗБС (Ляпков и др., 2007) и Кировской обл. (наши неопубл. данные) половых различий по выживаемости не было выявлено (хотя в целом выживаемость в популяции ЗБС была выше).

Выявленные закономерности позволяют сделать вывод, что у остромордой лягушки половые различия по среднему возрасту изменяются в соответствии с правилом Ренша: более изменчивым по этой характеристике полом являются самки, и по мере увеличения среднепопуляционных значений возраста происходит изменение направленности половых различий, что фактически означает их усиление (см. рис. 5). Причины низкой межпопуляционной изменчивости средних возрастов самцов (от 3,26 до 3,46) в диапазоне изменений возрастов самок от 3 до 4 лет остаются неисследованными.

## *2. Половые различия по длине тела и закономерности их географической изменчивости.*

Межпопуляционная изменчивость длины тела самцов достоверно выше, чем у самок, и в соответствии с правилом Ренша по мере увеличения среднепопуляционных значений половые различия должны усиливаться. Однако, согласно результатам нашего анализа, этого не происходит. Следует добавить, что анализ внутрипопуляционной изменчивости выявил иную тенденцию: изменчивость длины тела самок была достоверно выше, чем у самцов, а при высоких среднегодовых значениях возраста самок половые различия становились недостоверными (Ляпков, Волонцевич, 2013). Следовательно, характер половых различий по длине тела принципиально отличается от такового по возрасту: правило Ренша в случае длины тела выполняется только в пределах внутрипопуляционной изменчивости (с уточнением, что такая изменчивость, естественно, не является разновидностью географической) и не выполняется при рассмотрении собственно географической изменчивости.

Следует подробнее рассмотреть причины межпопуляционных половых различий, обуславливающие неодинаковое соотношение замедления темпов роста и полового созревания у самцов и самок по мере снижения длительности сезона активности. Количество ресурсов, необходимых для первого и каждого последующего размножения, может быть различным у самок и самцов (Jonsson et al., 2009). Согласно нашим данным (табл. 3), а также нашим результатам ретроспективной оценки длины тела (Ляпков и др., 2009), в возрасте одного года и двух лет самцы каждой из популяций были в среднем крупнее самок. По мере дальнейшего роста, это различие сохранялось во всех южных и центральных популяциях, однако самки популяций Кирова и Томска постепенно догоняли в размерах самцов, поэтому половые различия по размерам были недостоверны для совокупностей,

объединённых по всем возрастам. В самой северной из исследованных нами популяций (ХМАО) из-за низких темпов роста самки не отличались от самцов уже начиная с возраста 1 года, и в итоге половые различия по длине тела для всех половозрелых особей были недостоверны, при этом самки были достоверно старше самцов.

Следует также отметить, что этот онтогенетический механизм формирования половых различий по размерам и ослабления этих различий по мере снижения длительности сезона активности не объясняет наблюдаемых случаев слабых половых различий (или их полного отсутствия) в популяциях из юго-западной части ареала (см. рис. 9). Очевидно, что закономерное изменение выраженности половых различий по мере изменения длительности сезона активности представляет собой не правило, а исключение из него. Нам известна только одна публикация, в которой показано направленное увеличение с широтой половых различий по длине тела у двух близких видов бесхвостых амфибий согласно правилу Ренша (Schäuble, 2004), при этом у одного из видов самцы крупнее самок, у второго — наоборот.

В работе Бланкенхорна с соавт. (см. Fig.1 — Blanckenhorn et al., 2006) предложена графическая модель, предсказывающая выраженность и направленность половых различий по размерам. Эта модель учитывает 2 варианта: увеличение размеров с широтой, согласно правилу Бергмана, и их уменьшение, против правила Бергмана, однако, как и в случае рассмотренной выше модели (Liao, Lu, 2011), не допускает сочетания этих вариантов для объяснения нелинейных изменений размеров.

### ***III. Межвидовые различия.***

Остромордая лягушка — более мелкий вид, в сравнении с травяной, характеризующийся существенно меньшей изменчивостью не только длины тела, но и возраста: максимальное среднепопуляционное значение у самок 5,1 лет, у самцов — 5,5 лет (рис. 5), у травяной лягушки — соответственно, 11,9 и 8,5 лет (Ляпков, 2012), причем эти различия не связаны напрямую с сильными межвидовыми различиями в размерах. Эти два вида различаются также направленностью половых различий по размерам: в большинстве исследованных популяций остромордой лягушки самки мельче самцов, у травяной лягушки — наоборот, крупнее (Ляпков, 2012; Lyarkov, 2008). У травяной лягушки половые различия в размерах отчасти могут быть обусловлены различиями в возрасте, поскольку во многих популяциях самки в среднем старше самцов. Кроме того, у травяной лягушки межпопуляционные изменения выраженности половых различий происходят в соответствии с правилом Ренша, поскольку эти различия усиливаются по мере увеличения размеров самок — более изменчивого пола (в отличие от остромордой лягушки, длина тела самок увеличивается быстрее, чем у самцов:  $b = 1,143$ ,  $a = 0,575$  — Ляпков, 2012). У остромордой лягушки половые различия в размерах также могут быть обусловлены различиями в возрасте (поскольку самцы южных популяций старше самок), но главной причиной этих различий являются более высокие темпы роста самцов (Ляпков и др., 2010). Изменение выраженности половых различий не соответствует правилу Ренша, поскольку величина этих различий не зависит от размеров самцов (более изменчивого пола), как, впрочем, и самок.

Кроме того, литературные и наши данные (Ляпков, 2012, см. также «Результаты») указывают на неодинаковый у двух видов характер изменений половых различий по длине тела: у остромордой лягушки эти различия становятся более изменчивыми вблизи южной границы ареала (рис. 9), у травяной — они

максимальны как на юге, так и на севере и менее выражены в центральной части ареала.

Несмотря на отмеченные различия между видами, для обоих видов была выявлена общая закономерность межпопуляционной изменчивости возраста: с уменьшением длительности сезона активности у обоих полов происходит направленное увеличение как среднего возраста, так и возраста первого размножения и максимальной продолжительности жизни (Miaud et al., 1999; Hjernquist et al., 2012; Ляпков, 2012). Тем не менее различие между видами состоит в том, что у остромордой лягушки изменение степени выраженности половых различий по возрасту происходит в соответствии с правилом Ренша: корреляция коэффициента Ловича–Гиббонса со среднепопуляционными значениями возраста самок (более изменчивого пола) положительная и достоверная.

Вместе с тем характер географической изменчивости длины тела двух видов сходен лишь частично: у обоих видов по мере увеличения длительности сезона активности происходит увеличение среднепопуляционных значений, но далее у травяной лягушки происходит их уменьшение, а у остромордой — увеличение их разброса, так, что максимальной длительности сезона активности соответствуют и минимальные, и максимальные среднепопуляционные значения длины тела.

## Выводы

1. В пределах ареала остромордой лягушки среднепопуляционные значения возраста направленно уменьшаются по мере увеличения длительности сезона активности.
2. Среднепопуляционные значения длины тела изменяются по мере увеличения длительности сезона активности ненаправленно: сначала увеличиваются, затем несколько уменьшаются, а вблизи юго-западной границы наблюдается максимальная изменчивость размеров.
3. Направленность и выраженность половых различий по среднепопуляционным значениям возраста соответствует правилу Ренша.
4. Межпопуляционная изменчивость половых различий по размерам обусловлена половыми различиями не столько в возрастном составе, сколько в темпах роста, и не имеет чётко выраженных закономерностей.
5. У травяной лягушки (близкого, но более крупного вида) изменение среднепопуляционных значений возраста с уменьшением длительности сезона активности происходит сходным образом, но, в отличие от остромордой лягушки, изменение выраженности половых различий по длине тела происходит в соответствии с правилом Ренша.

*Работа выполнена при частичной поддержке гранта Министерства образования и науки РФ (соглашение с № 8818 от 14.11.2012).*

*Автор благодарен за помощь в сборе материала в Кировской обл. Ю.А. Кабардиной, в Киевской обл. — В.Г. Черданцеву и Е.М. Черданцевой, в Днепропетровской обл. — В.Я. Гассо, в Минской обл. — Е.В. Корзуну и Р.В. Новицкому, а также за сбор материала в Томской обл. — Р.В. Волонцевичу и в ХМАО — А.В. Матковскому.*

- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В. Фауна европейского северо-востока России. Амфибии и рептилии. — СПб. : Наука., 1996. — IV. — 130 с.
- Волонцевич Р.В., Ляпков С.М., Куранова В.Н. Географическая и внутривидовая изменчивость возрастного состава, длины тела и репродуктивных характеристик остромордой лягушки (*Rana arvalis*). // Праці Укр. герпетол. тов-ва. — 2011 — № 3. — С. 13–27.
- Гончаренко Г. С. Земноводні Побужжя : Монографія. — К. : Наук. Світ. — 2002. — 219 с.
- Иценко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М. : Наука, 1978. — 148 с.
- Иценко В.Г., Леденцов А.В. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. — Свердловск : УНЦ АН СССР. — 1985. — С. 11–21.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР — М. : КМК, 2012. — 370 с.
- Кутенков А. П. Экология травяной лягушки на Северо-Западе России. — Петрозаводск, Изд-во ПетрГУ. — 2009. — 140 с.
- Лада Г.А. О размножении и развитии серой жабы и остромордой лягушки под Тамбовом // Авторефераты докладов 7-й Всесоюз. герпетол. конф. — Киев, 1989. — С. 136–137.
- Леденцов А.В. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) : Дис. ... канд. биол. наук. — Свердловск. — 1990. — 23 с.
- Ляпков С.М. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления // Принципы экологии, — 2012. — № 2. С. 21–44.
- Ляпков С.М., Волонцевич Р.В. Внутривидовая изменчивость и половые различия возрастного состава и длины тела остромордой лягушки популяции Брянского леса // Вест. Тамбов. ун-та. Сер. естественные и технические науки. — 2013. — №5 (в печати)
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 1. Демографические и морфометрические характеристики // Зоол. журн. — 2004. — 83. вып. 11. — С. 1375–1386.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Сербинова И. А., Корзун Е. В., Новицкий Р. В. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология — 2009. — 9. Вып. 3/4. — С. 103–121.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Марченковская А.А. и др.. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. — Алматы. — 2010. — С. 150–165.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. журн. — 2007. — 86, вып. 4. — С. 475–491.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий // Журн. общ. биол. — 2010. — 71. № 4. — С. 337–358.
- Матковский А. В., Ляпков С.М., Стариков В.П. Темпы постметаморфозного роста и возрастной состав популяций остромордой лягушки вблизи северной границы ареала по данным скелетохронологии // Современная герпетология. — 2011. — 11, вып. 1. — С. 143–156.
- Панченко И.М. Материалы к изучению остромордой лягушки поймы Оки в районе Окского заповедника // Многолетняя динамика природных объектов Окского заповедника. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. — М. — 1990. — С.183–194.
- Ручин А.Б., Лукиянов С.В., Рыжов М.К., Чихляев И.В. Биология остромордой лягушки *Rana arvalis* в Мордовии. Сообщение 2. Размножение, активность и питание // Биологические науки Казахстана. 2008. — № 2. — С 24–33.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. — Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2006. — 160 с.
- Строшлов М.В. Изменчивость остромордых лягушек (*Rana arvalis*) из Харьковской области по относительным размерам ног и головы: Вопросы герпетологии. Материалы 3-го Съезда герпет. об-ва им. А. М. Никольского. — Пушино–Москва. — 2008. — С. 384–389.
- Таращук С.В. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины // Вестн. зоол. — 1984. — № 5. — С. 80–82.
- Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев : Наук. думка, 1980. — 268 с.
- Яковлев В.А. К морфологии остромордой лягушки у верхней и нижней границ вертикального распространения в Алтайском заповеднике // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. — М. : Наука, 1986. — С. 81–87.
- Яковлев В.А., Материалы по размножению остромордой лягушки в Прителецком районе Алтайского

- заповедника // Сб. науч. трудов. «Экол. исслед. в заповед. Юж. Сибири». — М. : Наука, 1989. — С. 107–116.
- Adams D. C., Church J. O. Amphibians do not follow Bergmann's rule // *Evolution* — 2008. — **62** № 2. — P. 413–420.
- Angilletta, M. J., Niewiarowski P. H., Dunham A. E., Leache A. D., Porter W. D. Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with sceloporine lizards. *Am. Nat.* — 2004. — **164**. — P. E168–E183.
- Ashton K. G. Do amphibians follow Bergmann's rule? // *Can. J. Zool.* — 2002. — **80**. — P. 708–716.
- Ashton K. G., Feldman C. R. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it // *Evolution* — 2003. — **57**. — P. 1151–1163.
- Berger L., Rybacki M. Growth and maturity of brown frogs, *Rana arvalis* and *Rana temporaria*, in central Poland // *Alytes* — 1993. — **11**, № 1. — P. 17–24.
- Berglind S.-A. Sexual strategies and size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis* Nilsson). Honour's thesis. Zoological Institute, University Göteborg. — 1994. — 22 p.
- Blackburn T. M., Gaston K. J., Loder N. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. // *Diversity and Distributions* — 1999. — **5**. — P. 165–174.
- Blanckenhorn W. U., Stillwell R. C., Young K. A., Fox C. W., Ashton K. G. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? // *Evolution*. — 2006. — **60**, № 10. — P. 2004–2011.
- 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.* — 2008. — **47**, № 2. — P. 171–180.
- Elmberg J. General ecology of the Moor Frog in boreal Sweden // *Zeitschrift für Feldherpetologie. Suppl.* 2008. — v. 13. — P.179–195.
- Ficetola G. F., Scali S., Denoël M., Montinaro G., Vukov T. D., Zuffi M. A. L., Padoa-Schioppa E. Ecogeographical variation of body size in the newt *Triturus carnifex*: comparing the hypotheses using an information-theoretic approach // *Global Ecology and Biogeography* — 2010. — **19**. — P. 485–495.
- Glandt D. Taschenlexikon der Amphibien und Reptilien Europas. Wiebelsheim : Quelle & Meyer Verlag. — 2009. — 636 s.
- Glandt D., Jehle R. (Hrsg), Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. *Zeitschrift für Feldherpetologie, Suppl.* — 2008. — Bd. 13. — 496 s.
- Hartung H.J. Untersuchungen zur terrestrischen Biologie von Population des Moorfrosches (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) unter besonderer Berücksichtigung der Jahresmobilität : Dissertation. — Hamburg. — 1991. — **139**. — 11 S.
- Hedengren I. Selection of body size, arm length and colour in male and female moor frogs (*Rana arvalis*). Master Sc. Thesis. University Stockholm — 1987. — 31 p.
- Hjernquist M. B., Soderman F., Jonsson K. I., Herczeg G., Laurila A., Merila J. Seasonality determines patterns of growth and age structure over a geographic gradient in an ectothermic vertebrate // *Oecologia*. — 2012. — **170**, N 3. — P. 641–649.
- Ishchenko V.G. Problems of demography and declining populations of some euroasiatic brown frogs // *Russian J. Herpetol.* — 1996. — **3**, № 2. — P. 143–151.
- Ishchenko V.G. Growth of brown frogs of fauna of Russia: some problems of study of growth in amphibians // Eds. N. Ananjeva, O. Tsinenko. *Herpetologia Petropolitana : Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol.*, August 12–16, 2003. — St. Petersburg. — 2005. *Russ. J. Herpetol.* — 12 / *Suppl.* — P. 153–157.
- Jonsson K. I., Herczeg G., O'Hara R. B. et al. Sexual patterns of prebreeding energy reserves in the common frog *Rana temporaria* along a latitudinal gradient // *Ecography* — 2009. — **32**, № 5. — P. 831–839.
- Juszczyk W., Krawczyk S., Zakrzewski M. et al.. Morphometric structure of population of *Rana temporaria* (L.), hibernating together with other amphibians in aquatic environment // *Acta Biol. Cracov., Ser. Zool.* — 1984. — **26**. — P. 39–50.
- Krone A., Kitzmann G. Zur Habitatwahl des Moorfrosches (*Rana arvalis*) am Beispiel einer Berliner Population // *Zeitschrift für Feldherpetologie.* — 2008. — **13**, Suppl. — P. 467–476.
- Laugen A. T., Laurila A., Jönsson K. I. et al.. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule? // *Evolutionary Ecology Research* — 2005. — **7**. — P. 717–731.
- Liao W., Lu X. Adult body size = f (initial size + growth rate x age): explaining the proximate cause of Bergman's cline in a toad along altitudinal gradients // *Evol. Ecol.* — 2011. — **25**. — P. 1–12.
- Loman J. Growth of brown frogs *Rana arvalis* Nilsson and *R. temporaria* L. in South Sweden // *Ekologia Polska* — 1978. — **26**, № 2. — P. 287–296.
- Lovich J. E., Gibbons J. W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // *Growth, development and aging* — 1992. — **56**, № 4. — P. 269–281.
- Lyapkov S.M. Geographical variation of sexual size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) in East

- Europe // Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie, Suppl. — 2008. — **13**. — P. 113–120.
- Miaud C., Guyétant R., Elmberg J. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (*Amphibia: Anura*): a literature review and new data from the French Alps // J. Zool., Lond. — 1999. — **249**. — P. 61–73.
- Morrison C., Hero J.-M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review // Journal of Animal Ecology. — 2003. — **72**. — P. 270–279.
- Olalla-Tarraga, M. A., Rodriguez M. A. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse // Glob. Ecol. Biogeogr. — 2007. — **16**. — P. 606–617.
- Patrelle C., Hjernquist M.B., Laurila A., Soderman F., Merila J. Sex differences in age structure, growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic // Polar Biology. — 2012. — **35**, Issue 10. — P. 1505–1513.
- Pintar M. Zur Bionomie von Anuren aus Lebensraeumen der Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau) // Folia Zoologica — 1984. — **33**. — P. 263–276.
- Poboljšaj K., Cipot M., Lešnik A. Distribution and status of the moorfrog in Slovenia // Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis. Zeitschrift für Feldherpetologie Suppl. — 2008. — **13**. — P. 317–328.
- Rasanen K., Soderman F., Laurila A. et al. Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis* // Ecology. — 2008. — **89**, № 9. — P. 2553–2562.
- Sas I., Kovacs E.-H., Szeibel N et al. The populations of *Rana arvalis* Nills. 1842 from the Ier Valley (The Western Plain, Romania), Part II: sex ratio and body size distribution of some populations // Herpetologica Romanica. — 2007 — **1**. — P. 38–44.
- Schäuble H. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii* // Biological Journal of the Linnean Society. — 2004. — **82**, № 1. — P. 39–56.
- Shine R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence // Quart. Rev. Biol. — 1989. — **64**, № 4. — P. 419–461.
- Söderman F., Comparative population ecology in moor frogs with particular reference to acidity // Digital comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the faculty of Science and Technology. Uppsala: Uppsala Univ, 2006. — 30 p.
- Tomasik L. The body size of adult grass frog (*Rana temporaria temporaria* L.) and field frog (*Rana arvalis arvalis* Nilss.). Przegląd zoologiczny — 1969. — **13**, № 1 — P. 94–98.
- Van Gelder J.J., Oomen H.C.J., Ecological observations on *Amphibia* in the Netherlands. I. *Rana arvalis* Nilsson: reproduction, growth, migration and population fluctuations // Neth. J. Zool. — 1970. — **20**, № 2. — P. 238–252.
- Voituron Y., Paaschburg L., Holmstrup M., Barre H., Ramlov H. Survival and metabolism of *Rana arvalis* during freezing // J Comp Physiol B. — 2009 — 179. — P. 223–230.
- Zhang L., Lu X. Amphibians live longer at higher altitudes but not at higher latitudes // Biol. J. Linn. Soc. — 2012. — **106**, № 3. — P. 623–632.

УДК 597.851(471)

## **МОРФОЛОГІЧНІ АНОМАЛІЇ В ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЯХ БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ (AMPHIBIA, ANURA) НА ТЕРЕНАХ УКРАЇНИ**

**О.Ю. Марущак, О.А. Муравинець**

ННЦ «Інститут біології», КНУ ім. Тараса Шевченка,  
пр. Академіка Глушкова, 2, Київ, 03022 Україна.  
E-mail: vse\_okei@bigmir.net ramota1022@meta.ua

**Морфологічні аномалії в природних популяціях безхвостих амфібій (Amphibia, Anura) на теренах України. Марущак О.Ю., Муравинець О.А.** — В статті представлено результати узагальнення власних та літературних даних щодо різноманіття морфологічних аномалій та зустрічальності аномальних особин у природних популяціях 7 видів безхвостих амфібій фауни України. Показано, що з усіх 1930 досліджених особин близько 30,0 % мали різноманітні аномалії. Найбільшу кількість аномалій відзначено у жаби озерної — 54,5 %, найменшу — у жаби гостромордої — 3,5 %. Усього було зареєстровано 617 аномалій, з яких 97,5 % складають аномалії кінцівок. Висвітлено зустрічальність аномалій у вибірках земноводних з відносно малозабруднених районів Київської, Рівненської та Черкаської областей. Визначено частку різних типів морфологічних відхилень у окремих видів з використанням показників парціальної ( $A_p$ ) та відносної ( $A_r$ ) зустрічальності.

Ключові слова: безхвості амфібії, морфологічні аномалії, природні популяції, зустрічальність, Україна.

**Morphological abnormalities in natural populations of anurans (Amphibia, Anura) in Ukraine. Marusshak O., Muravynets A.** — The results of generalization of our own and literary information in relation to occurrence of variety of morphological anomalies and abnormal individuals in natural populations of 7 types of tailless amphibians of Ukrainian fauna are presented in this article. It is worked out that from 1930 investigational individuals about 30% had various malformations. The most of anomalies is marked for marsh frogs — 54,5%, the least — for moor frogs - 3,5%. All in all there were registered 617 anomalies. Among them 97,5% were classified as limb anomalies. In this work it is shown the occurrence of anomalies for selections of amphibians from relatively unpolluted districts of the Kiev, Rivne and Tcherkasy areas. The part of different types of morphological rejections is counted for the separate species of Ukrainian amphibians with the use of indexes of parcial ( $A_p$ ) and relative ( $A_r$ ) frequency.

Key words: tailless amphibians, morphological anomalies, natural populations, occurrence, Ukraine.

### **Вступ**

Безхвості амфібії надзвичайно вразливі щодо згубної дії багатьох шкідливих факторів природного та антропогенного походження. Такі фактори, як швидке збільшення чисельності населення на Землі, зростаючі темпи урбанізації, знищення лісів, осушення боліт, зміна глобального клімату, забруднення навколишнього середовища тощо негативно впливають на природні популяції амфібій. По всьому світу реєструється різке зменшення чисельності або повне зникнення багатьох видів амфібій, скорочення та фрагментація їхніх ареалів, підвищення різноманіття

та загальної частки морфологічних аномалій в природних популяціях цієї групи тварин (Вершинин, 1989, 1997; Machado, Schlüter, 2010; Sower et al., 2000; Bancroft et al., 2007). Останнім часом дослідження морфологічних аномалій все частіше використовуються для оцінки стану природних популяцій амфібій (Вершинин, 1989, 2011; Леонтєва, Семенов, 1997) та якості середовища їхнього існування (Басарукин 1985; Вершинин 1989, 2011; Vershinin 1995; Курт'як 2005; Закс 2008; Спирина 2009; Неустроева 2011). Зрозуміло, що такі дослідження особливо актуальні для популяцій, які мешкають в антропогенно трансформованих екосистемах.

## Матеріал та методи

Матеріал, який покладено в основу даної роботи, було зібрано у травні – липні 2013 р. в Київській (м. Київ, с. Василів, Білоцерківський р-н), Рівненській (с. Дубівка, Володимирецький р-н) та Черкаській (с. Пекарі, Канівський природний заповідник — далі по тексту КПЗ) областях України. *Bufo bufo* Linnaeus, 1758 (n = 150; 88 m, 62 f), Голосіївський парк (оз. Дідорівка), м. Київ, 17.04.2013; *Rana temporaria* Linnaeus, 1768 (n = 100; 52 m, 48 f) Голосіївський парк (оз. Дідорівка), м. Київ (дорослі особини), 17.04.2013; та (n = 34) с. Пекарі, Канівський природний заповідник, Канівського р-ну, Черкаської обл., 13.06.2013; *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 (n = 100; 59 m, 41 f), с. Василів Білоцерківського р-ну (статевозрілі особини) 28.04.2013, та (n = 100) цьоголітки, Київської обл., 30.06.2013; *Bufo viridis*, Laurenti 1768 (n = 50; 39 m, 11 f), с. Дубівка (30 км від Рівненської АЕС), Володимирецького р-ну, Рівненської обл., 04.05.2013; *Rana arvalis*, Nilsson 1842 (n = 50; 27 m, 23 f), Володимирецького р-ну, Рівненської обл., 07.05.2013, 06.05.2013; *Pelophylax lessonae* Camerano, 1882 (n = 100; 67 m, 33 f), с. Дубівка (25 км від Рівненської АЕС), Володимирецького р-ну, Рівненської обл., 07.05.2013, *Pelophylax ridibundus*, Pallas 1771 (n = 25; 14 m, 11 f), болото на території Канівського природного заповідника (КПЗ), 24.06.2013, та (n = 20; 13 m, 7 f) правий берег р. Дніпро навпроти КПЗ, Канівського р-ну, Черкаської обл., 17.06.2013; *Pelophylax esculentus*, Linnaeus 1758 (n = 7; 5 m, 2 f), болото на території Канівського природного заповідника (КПЗ), 24.06.2013, *Hyla arborea*, Linnaeus 1758 (n = 17, 4 m, 13 f) Феофаніївський парк (Палладінські ставки), м. Київ, 26.04.2013; *Pelobates fuscus*, Laurenti 1768 поодинокі випадки в с. Василів Білоцерківського р-ну Київської обл., 30.06.2013 та с. Дубівка (30 км від Рівненської АЕС), Володимирецького р-ну, Рівненської обл., 6.06.2013.

Амфібій відловлювали, ретельно оглядали, описували та фотографували аномалії і відпускали на місці відлову. За аномалію ми вважали будь-яке відхилення від норми, середнього значення чи показника для даного виду, що виходить за межі ознак мінливості. При визначенні й описанні аномалій використовували класифікацію О.Д. Некрасової (2008), а також методичні рекомендації Л.Я. Боркіна із співавторами (Боркін, Безман-Мосейко, Литвинчук, 2012).

В якості кількісних характеристик зустрічальності аномалій розраховували показники парціальної ( $A_p$ , %) та відносної зустрічальності аномалії ( $A_r$ , %). Парціальна зустрічальність аномалій вказує на долю особин у вибірці (в нашому випадку серед загальної кількості досліджених особин та особин одного виду), які мають дану аномалію. Вона розраховується як кількість особин з даною аномалією, виражена у відсотках загального числа особин як нормальних, так і аномальних. Підрахунок же показника відносної зустрічальності аномалій полягає у знаходженні відсотка даного відхилення від загальної кількості досліджених аномалій. Частку різних типів аномалій у окремих видів амфібій розраховували від загальної кількості морфологічних відхилень, знайдених у особин обох статей даного виду.

## Результати та обговорення

В таблиці 1 узагальнені дані щодо зустрічальності морфологічних аномалій в природних популяціях безхвостих амфібій фауни України.

Аналіз наведених даних показав, що найчастіше у представників Апуга на території України зустрічаються аномалії кінцівок. Найбільший відсоток аномалій кінцівок (66,3 %) зареєстрований у представників виду *P. esculentus* (Куртяк, 2005). Аналогічні аномалії знайдено у *B. bombina* із зустрічальністю 47,70 % у м. Нікополь та 33,0 % у м. Дніпропетровськ, *B. viridis* із зустрічальністю 6,30 % та *P. ridibundus* — 63,0 % в районі м. Нікополь (Flax, Borkin, 2004). Автори статті пояснюють такий високий рівень зустрічальності аномалій значним ступенем забрудненості усіх трьох досліджених регіонів (Flax, Borkin, 1997). Міжвидові відмінності, на нашу думку, полягають у різному ступені забруднення середовища існування цих видів. У представників виду *P. ridibundus* в м. Києві зустрічальність аномалій кінцівок склала 42,0 % (Некрасова, 2007). За даними наших досліджень, найчастіше зустрічаються аномалії кінцівок, адже вони складають 61,0 % усіх відзначених аномалій. Найбільша частка їх серед усіх досліджених нами особин виявлена у *H. arborea* і складає 25,90 %, тобто на 27 досліджених особин припадає 7 випадків аномалій кінцівки, а найменша у представників *P. lessonae* — 1,0 %.

Аналізуючи зустрічальність різних типів аномалій слід зауважити, що, наприклад, бронхіодактилія складає 27,7 % усіх аномалій і найчастіше виявлена у *P. ridibundus* ( $A_r = 9,20$  %), а найрідше — у *P. lessonae*, *R. arvalis* та *R. temporaria* ( $A_r = 1,85$  %). Ектродактилія, олігодактилія та хемімеція з частотою  $A_r = 1,85$  % знайдені лише у *B. viridis*, *R. temporaria* та *H. arborea*. Поліфалангія найчастіше відмічена у *P. fuscus* ( $A_r = 11,10$  %), а найрідше — у *B. viridis* ( $A_r = 1,85$  %). Аномальна шкірна складка зустрічається у *B. bufo* і *H. arborea*, у яких  $A_r = 1,85$  %. Аномалії очей з такою самою частотою ( $A_r = 1,85$  %) зустрічаються у *P. ridibundus* і *P. fuscus*. Було також зареєстровано 7 випадків аномального розташування суглобів у *H. arborea* ( $A_r = 12,9$  %) та один випадок у *P. fuscus* ( $A_r = 1,85$  %). Аномалії покривів найчастіше відзначені у *R. temporaria* ( $A_r = 5,55$  %), а найрідше у *B. viridis* ( $A_r = 1,85$  %). Аномалії щелепи знайдено у представників *R. arvalis*, *P. lessonae* і *B. bufo*, ( $A_r = 1,85$  %). Ураження резонаторів ми спостерігали лише у *P. lessonae* ( $A_r = 3,70$  %), у особини цього ж виду було знайдено папілому (1,85 %). Поранення та порізи були виявлені у *P. ridibundus* та *H. arborea*, ( $A_r = 1,85$  %). Відносно невисока зустрічальність аномалій у наших дослідженнях, може бути пояснена тим, що вибірки та окремі знахідки були взяті з місць з незначним забрудненням середовища їхнього існування.

Нижче наведено дані про частку різних типів аномалій серед окремих видів земноводних, у яких відносна зустрічальність аномалій вираховується не від загального числа аномалій, виявлених у всіх видів, а від сумарної кількості аномалій, що зустрічалися в особин одного виду.

### Аномалії кінцівок.

*Амеція* (Amelia) відсутність кінцівки. У дослідженнях Ф.Ф. Куртяка (2005) виявлено 11 випадків даної аномалії у представників *P. esculentus* ( $n = 89$ ,  $A_r = 13,09$  %).

*Фокомелія* (Phocomelia) — відсутність проксимальної частини кінцівки. Особин з даною аномалією нами знайдено не було, проте з досліджених *P. esculentus* (Куртяк, 2005) була відзначена 31 така аномалія ( $n = 89$ ,  $A_r = 52,54$  %).

*Бранхіодактилія* (Banchydactyly) — короткі пальці (зменшена кількість фаланг). Відзначена у 3 самців серед знайдених *B. bufo* ( $n = 154$ ,  $A_p = 1,90$  %,  $A_r$ ).

Таблиця 1. Трапляння морфологічних аномалій в природних популяціях безхвостих амфібій в межах України.

Table 1. The occurrence of morphological malformations in natural populations of tailless amphibians of Ukraine.

| Вид                  | Локалітет  | Об'єм вибірки (n)  | Зустрічальність аномалій, % | Джерело інформації      |
|----------------------|--|--------------------|-----------------------------|-------------------------|
| <i>B. bombina</i>    | м. Нікополь, Дніпропетровська обл.               | 216                | 47,70                       | Flyaks, Borkin, 2004    |
|                      | м. Новомосковськ, Дніпропетровська обл.          | 291                | 33,0                        | Flyaks, Borkin, 2004    |
|                      | с. Василів, Білоцерківський р-н, Київська обл.   | 100 (статевозрілі) | 1,0                         | Власні дані             |
|                      | с. Василів, Білоцерківський р-н, Київська обл.   | 100 (цьогорічки)   | 5,0                         | Власні дані             |
| <i>B. viridis</i>    | м. Нікополь, Дніпропетровська обл.               | 79                 | 6,30                        | Flyaks, Borkin, 2004    |
|                      | с. Дубівка, Володимирецький р-н, Рівненська обл. | 50                 | 6,0                         | Власні дані             |
| <i>P. ridibundus</i> | м. Нікополь, Дніпропетровська обл.               | 395                | 63,0                        | Flyaks and Borkin, 2004 |
|                      | Урочище Кинь Грусть, м. Київ                     | 65                 | 42,0                        | Некрасова, 2007         |
|                      | Берег р. Дніпро навпроти КПЗ, Черкаська обл.     | 20                 | 5,0                         | Власні дані             |
| <i>P. esculentus</i> | КПЗ, Черкаська обл.                              | 25                 | 24,0                        | Власні дані             |
|                      | с. Минай, Закарпатська обл.                      | 89                 | 66,30                       | Куртяк, 2005            |
| <i>B. bufo</i>       | оз. Дідорівка, Голосіївський парк, м. Київ       | 150                | 2,0                         | Власні дані             |
| <i>R. temporaria</i> | оз. Дідорівка, Голосіївський парк, м. Київ       | 100                | 3,0                         | Власні дані             |
|                      | с. Пекарі, Канівський р-н, Черкаська обл.        | 34                 | 5,89                        | Власні дані             |
| <i>R. arvalis</i>    | с. Дубівка, Володимирецький р-н, Рівненська обл. | 50                 | 4,0                         | Власні дані             |
| <i>P. lessonae</i>   | с. Дубівка, Володимирецький р-н, Рівненська обл. | 100                | 5,0                         | Власні дані             |
| <i>H. arborea</i>    | Феофанівський парк, м. Київ                      | 17                 | 58,80                       | Власні дані             |

= 60,0 %), у 1 самця та 2 самиць (всього 5 аномалій) з усіх *P. ridibundus* ( $n = 59$ ,  $A_p = 5,08$  %,  $A_r = 62,50$  %), у 1 самця *P. lessonae* ( $n = 100$ ,  $A_p = 1,0$  %,  $A_r = 20,0$  %), у 4 самців *B. bombina* ( $n = 202$ ,  $A_p = 1,90$  %,  $A_r = 66,60$  %), у 1 самця *R. arvalis* ( $n = 55$ ,  $A_p = 1,80$  %,  $A_r = 50,0$  %) та 1 самця *R. temporaria* ( $n = 189$ ,  $A_p = 0,50$  %,  $A_r = 20,0$  %).

**Ектродактилія** (Ectrodactyly) — відсутність кількох цілих пальців, що найчастіше виявляється у вигляді так званої клешні (рис.1) — відзначена у 1 самця *B. viridis* ( $n = 50$ ,  $A_p = 2,0$  %,  $A_r = 33,30$  %).

**Олігодактилія** (Oligodactyly) — відсутність одного або декількох пальців повністю, що не утворює «клешні» виявлена у однієї особини *R. temporaria* ( $n = 184$ ,  $A_p = 0,54$  %,  $A_r = 20,0$  %). В закарпатській популяції *P. esculentus* (Куртяк, 2005) було виявлено 19 випадків олігодактилії ( $n = 89$ ,  $A_r = 32,20$  %).

**Аномальна шкірна складка** (Skin web) — аномально зросла шкіра на різних ділянках кінцівок. Знайдена у одного самця *B. bufo* ( $n = 154$ ,  $A_p = 0,64$  %,  $A_r = 20,0$  %) та 1 самця *H. arborea* ( $n = 27$ ,  $A_p = 3,70$  %,  $A_r = 8,30$  %).

**Хеміме́лія** (Hemimelia) — скорочення різних частин кінцівок виявлена у 1 самиці *H. arborea* ( $n = 27$ ,  $A_p = 3,70$  %,  $A_r = 8,30$  %).

**Повернутий сегмент кінцівки** (Rotation) — перекручування різних частин кінцівки, зазвичай у місці суглоба. Виявлений у 7 (6 самиць і 1 самця) екземплярів *H. arborea* ( $n = 27$ ,  $A_p = 25,90$  %,  $A_r = 58,30$  %) та 1 самиці *P. fuscus* обох статей ( $n = 6$ ,  $A_p = 16,70$  %,  $A_r = 12,50$  %) (рис. 2).

**Полідактилія** (Polydactyly) — дублювання цілих пальців. Протягом наших досліджень подібних аномалій не відзначено. За даними літературних джерел (Куртяк, 2005) у *P. esculentus* зареєстровано 23 випадки полідактилії ( $n = 89$ ,  $A_r = 38,98$  %).

**Поліфалангія** (Polyphalangy) — часткове дублювання фаланг пальців виявлена у 1 самця *B. viridis* ( $n = 50$ ,  $A_p = 2,0$  %,  $A_r = 20,0$  %) та 6 випадків поліфалангії на кінцівках у 1 самиці *P. fuscus* ( $n = 6$ ,  $A_p = 16,67$  %,  $A_r = 75,0$  %) (рис. 3).

**Поліме́лія** (Polymelia) — збільшення кількості кінцівок або ж дублювання кількості сегментів кінцівок. Знайдена у 2001 р. у 27 особин *P. ridibundus* ( $n = 65$ ,  $A_p = 42,0$  %). Це явище може бути пояснене високим вмістом у водоймах урочища нафтопродуктів та фенолів, що були виявлені під час токсикологічних досліджень в урочищі Кинь Грусть у 2004 р., ці водойми вважаються одними з найбільш забруднених із 48 досліджених на той час у Києві (Некрасова, 2007).

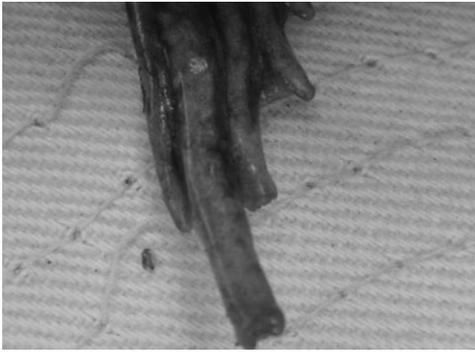


**Рис. 1** (зліва). Аномалія типу «клешня» у самця *B. viridis*. С. Дубівка, Володимирецький р-н, Рівненська обл., 04.05.2013.

**Рис. 2** (справа). Аномальне розташування суглоба на передній лапі у самиці *P. fuscus*. Присадибна ділянка в с. Василів, Білоцерківський р-н, Київська обл., 30.06.2013.

**Fig. 1** (left). The “claw” anomaly of a male *B. viridis*. Dubivka village, Volodimiretskil region, Rivne area, 04.05.2013.

**Fig. 2** (right). The misplaced joint on the front paw of a female *P. fuscus*. Farmstead territory of Vasyliv village, Bilotserkivskij region, Kyiv area, 30.06.2013.

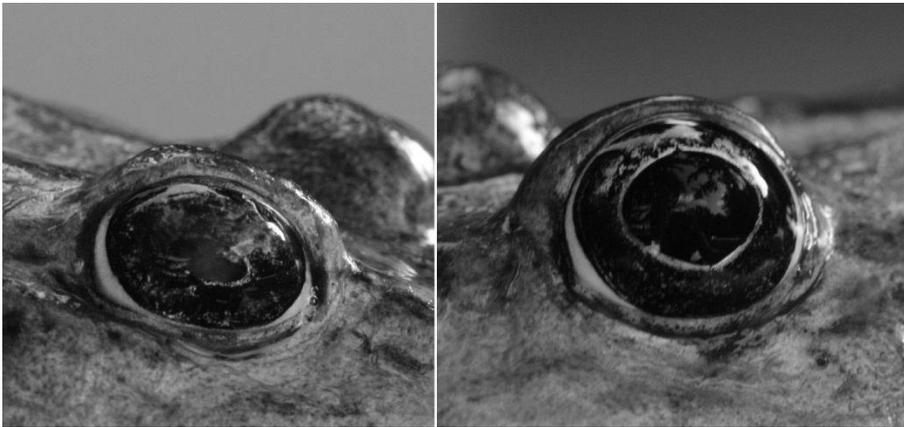


**Рис. 3.** Роздвоєні кінчики пальців у самиці *P. fuscus*. Присадибна ділянка в с. Василів, Білоцерківський р-н, Київська обл., 30.06.2013.

**Рис. 5.** Збільшена верхня щелепа у самця *B. bufo*. Аномалія «Крокодиляче рило». Озеро Дідорівка, м. Київ, 17.04.2013.

**Fig. 3.** Divided ends of the fingers of a female *P. fuscus*. Farmstead territory of Vasyliv village, Bilotserkivskij region, Kyiv area, 30.06.2013.

**Fig. 5.** Megascopic supramaxilla of a male *B. bufo*. "Crocodile nose" anomaly. Lake Didorivka, Kyiv, 17.04.2013.



**Рис. 4.** Аномальне (справа) та здорове (зліва) очі самиці *P. ridibundus*. Садина КПЗ, 24.06.2013.

**Fig. 4.** Two eyes of a female *P. ridibundus*: normal on the left and abnormal on the right. KNP farmstead, 24.06.2013.

### Аномалії голови.

*Аномалії очей* (Eye malformations) були зареєстровані у 1 самиці *P. ridibundus* ( $n = 59$ ,  $A_p = 1,70\%$ ,  $A_r = 12,50\%$ ) та 1 самця *P. fuscus* ( $n = 6$ ,  $A_p = 16,60\%$ ,  $A_r = 12,50\%$ ) (рис.4).

*Аномалії щелепи* (Jaw malformations) — пошкодження чи аномальний розвиток щелепної частини голови — відзначені у 1 самця *R. arvalis* ( $n = 55$ ,  $A_p = 1,81\%$ ,  $A_r = 50,0\%$ ), 1 самця *P. lessonae* ( $n = 100$ ,  $A_p = 1,0\%$ ,  $A_r = 20,0\%$ ) та 1 самця *B. bufo* ( $n = 154$ ,  $A_p = 0,64\%$ ,  $A_r = 20,0\%$ ) (рис. 5).

### Інші аномалії.

*Аномалії покриттів* (Skin malformations) — спотворення нормальної пігментації. Такі аномалії було виявлено у 2 самців *H. arborea* ( $n = 27$ ,  $A_p = 7,40\%$ ,  $A_r = 16,60\%$ ), у 1 самця *B. viridis* ( $n = 50$ ,  $A_p = 2,0\%$ ,  $A_r = 33,30\%$ ), у 2 цьоголіток *B. bombina* ( $n = 202$ ,  $A_p = 0,99\%$ ,  $A_r = 33,30\%$ ), у 3 самців *R. temporaria* ( $n = 184$ ,  $A_p = 1,63\%$ ,  $A_r = 60,0\%$ ) та у 1 самця *P. ridibundus* ( $n = 59$ ,  $A_p = 1,69\%$ ,  $A_r = 20,0\%$ ).

*Ураження резонаторів* — виразкове ураження шкіри в області резонаторів (не описаний у класифікації О. Д. Некрасової), проте ми вважаємо, що такі випадки теж мають бути відзначені. Таке відхилення мали 2 самця *P. lessonae* ( $n = 100$ ,  $A_p = 2,0\%$ ,  $A_r = 40,0\%$ ).

*Поранення та порізи* також можна віднести до аномальних утворень, хоча питання залишається спірним. Знайдені у 1 самиці *P. ridibundus* ( $n = 59$ ,  $A_p = 1,69\%$ ,  $A_r = 12,50\%$ ) та у 1 самця *H. arborea* ( $n = 27$ ,  $A_p = 3,70\%$ ,  $A_r = 8,30\%$ ).

*Бородавкоподібні утворення. Папіломи.* Подібні аномалії є спірними і нами не було знайдено згадок про них у жодній публікації, проте існує необхідність висвітлення й такого, на перший погляд, непомітного і малозначущого відхилення від норми. Виявлені у 1 самиці *P. lessonae* ( $n = 100$ ,  $A_p = 1,0\%$ ,  $A_r = 20,0\%$ ).

Окремі аномалії, виявлені в результаті наших досліджень, були надзвичайно рідкісними і, на нашу думку, заслуговують на більш детальний опис.

На присадибній ділянці с. Василів було знайдено самицю *P. fuscus* з кількома аномаліями. По-перше, обидві передні лапи вигнуті назад в області передплесна (див. Додаток С). Це добре помітно, якщо помістити особину у воду і спостерігати процес плавання. За О. Некрасовою (2008) таке відхилення можна віднести до повернутого сегменту кінцівки. На задній правій лапі дистальна фаланга 4-го пальця має роздвоєний кінець, що підпадає під класифікацію як поліфалангія (див. Додаток В). Аналогічна аномалія спостерігається також на 3-му та 4-му пальцях лівої задньої лапи, на 4-му пальці передньої лівої лапи та на 2-му і 4-му пальцях передньої правої лапи. Цей випадок може бути пояснений тим, що городи в селах кожного року вдобрюються величезною кількістю фосфатних добрив, аміачною селітрою, обробляються таким інсектицидами, як препарат «Престиж» та «Хорус», що може бути вірогідною причиною появи у амфібій аномалій.

На території оз. Дідорівка, в Голосіївському лісі м. Києва було знайдено самця сірої ропухи з деформацією морди, а саме роздутою (розширеною) верхньою щелепою (див. Додаток Е). Дана аномалія не підпадає під класифікацію О.Д. Некрасової у розділах *Аномалії голови* та *Аномалії щелепи*. Вирішено було дати назву цій аномалії — Крокодиляче рило.

У вибірці *P. ridibundus* на території садиби Канівського Природного Заповідника (КПЗ) було виявлено дорослу самицю із зменшеною зіницею у правому оці та аномальною райдушкою з неправильним темним візерунком (див. Додаток А). Окрім цього, ліва ніздря не функціонує в результаті поранення і заростання разом із раною.

## Заклучення

Матеріали дослідження показали, що найчастіше у окремих видів зустрічались браххідактилія ( $A_r = 9,20\%$ ) та повернутий сегмент кінцівки ( $A_r = 12,90\%$ ). В районі Рівненської АЕС в с. Дубівка була відзначена велика кількість особин різних видів з відкушеними фалангами пальців та різноманітними пораненнями.

*Ми висловлюємо свою вдячність В.М. Пескову за наукове керівництво роботою та допомогу у написанні статті, І.М. Коцержинській, І.О. Синявській та Н.А. Петренко, які допомагали збирати матеріал, С.О. Лопарьову за керівництво роботою під час проходження навчальної практики у Канівському природному заповіднику та М. Борисенку за надання якісних фотографій амфібій.*

*Боркін Л.Я., Безман-Мосейко О.С., Литвинчук С.Н., 2012. Оценка встречаемости морфологических аномалий в природных популяциях (на примере амфибий) // Тр. Зоол. Ин-та РАН. — 316, № 4. — С. 324–343.*

*Куртяк Ф.Ф., 2005. Аномалії розвитку кінцівок у одностатевих гібридних популяціях *Rana kl. Esculenta* Linne, 1758 (Amphibia, Anura, Ranidae) на теренах рівнинного Закарпаття // Матеріали першої конференції Українського герпетологічного товариства (10–12 жовтня 2005 р., Київ). — К.: Зоомузей ННПМ НАН України. — С. 87–90.*

*Некрасова О.Д., Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Сытник Ю.М., 2007. Случай массовой полимелии у озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pall., 1771) Киева // Науковий вісник Ужгород. ун-ту. Серія біологія. — вип. 21. — С. 92–95.*

*Некрасова О.Д., 2008. Классификация аномалий бесхвостых амфибий // Праці Українського герпетологічного товариства. — К.: ННПМ НАНУ. — 1. — С. 55–58.*

*Flax N.L., Borkin L.J., 1997. High of incidence in anurans in contaminated industrial areas (eastern Ukraine) // Herpetologia bonnensis. — P. 119–123.*

*Flax N.L., Borkin L.J., 2004. Morphological abnormalities and heavy metal concentrations in anurans of contaminated areas, eastern Ukraine. // Applied Herpetology. — 1. — P. 229–264.*

УДК 598.113:591.9(477)

## **ОБЫКНОВЕННАЯ СТЕННАЯ ЯЩЕРИЦА, *PODARCIS MURALIS* (SAURIA, LACERTIDAE), — НОВЫЙ ВИД В ФАУНЕ УКРАИНЫ**

**А.С. Матвеев, О.В. Кукушкин, Л.В. Соколов**

<sup>1</sup> Дунайский биосферный заповедник НАН Украины,  
ул. Татарбунарского восстания, 132 А, Вилково, Килийский р-н,  
Одесская обл., 68355 Украина  
e-mail: andrey.matvuyeyev@gmail.com

<sup>2</sup> Карадагский природный заповедник НАН Украины,  
ул. Науки, 24, Феодосия, АР Крым, 98188 Украина  
e-mail: viperka\_kuk@pochta.ru

<sup>3</sup> Черкасский зоопарк,  
ул. Смелянская, 132, Черкассы, Черкасская обл., 18000 Украина  
e-mail: sokolov\_leo@mail.ru

**Обыкновенная стенная ящерица, *Podarcis muralis* (Sauria, Lacertidae), — новый вид в фауне Украины. Матвеев А. С., Кукушкин О. В., Соколов Л. В.** — В 2012 г. на крайнем юго-западе Одесской области выявлены 2 локальных популяции *P. muralis*: в морском торговом порту г. Рени и на западном берегу озера Кагул. Вид населяет индустриальные ландшафты на небольшом удалении от воды. Находка *P. muralis* более чем в одном локалитете, наряду с высокой плотностью населения и обилием молодых особей, позволяет предполагать устойчивость популяций вида на северо-восточном пределе ареала. Обитание *P. muralis* в торговом порту и приуроченность вида к антропогенным местообитаниям свидетельствуют об аллохтонной природе его популяций. Причиной появления популяций *P. muralis* за пределами природного ареала мог быть случайный завоз с грузами из Румынии по р. Дунай — из Нижнедунайской низменности или Добруджи. Дан прогноз об увеличении доли видов-вселенцев в герпетофауне страны.

Ключевые слова: *Podarcis muralis*, Украина, Одесская область, Дунай, Румыния, непреднамеренная интродукция, вид-вселенец.

**Common Wall Lizard, *Podarcis muralis* (Sauria: Lacertidae), as a New Species in the Fauna of Ukraine. Matvuyeyev A.S., Kukushkin O.V., Sokolov L.V.** — In 2012 two local populations were discovered in the extreme south-west of Odessa Province *P. muralis*: in the Reni Merchant Sea Port and on the western shore of Lake Cahul. The species inhabits the industrial environments at a small distance from natural reservoirs. The finds of *P. muralis* in more than one locality, along with a high population density and abundance of young individuals, suggests the stability of populations of the species in the north-eastern limit of its range. An occurrence of *P. muralis* in a commercial port and its preference for anthropogenic habitats indicates the allochthonous nature of its populations. The cause of emergence of *P. muralis* outside its natural range could be its random delivery by Danube River with the goods from Romania — from Lower Danube Lowland or adjacent Dobrogea. The prognosis of increase of the share of alien species in the herpetofauna of the country was provided.

Key words: *Podarcis muralis*, Ukraine, Odessa Province, Danube River, Romania, occasional introduction, alien species.

## Введение

В Украине известен единственный вид рода стенных ящериц (*Podarcis* Wagler, 1830) — ящерица крымская, *P. tauricus* (Pallas, 1814). Этот аборигенный вид лацертид широко распространён в Крыму и юго-западной части степной зоны страны, главным образом западнее р. Днепр (Довженко, 2013 — in press.). Обыкновенная стенная ящерица, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768), в Украине никем прежде достоверно не регистрировалась, и в последних обстоятельных сводках по герпетофауне украинского Причерноморья (Доценко, Радченко, 2005; Котенко, 2007) и Молдовы (Borkin et al., 1997) не приводится. Все упоминания об этом виде в Украине, имеющиеся в фаунистических и паразитологических работах, либо носят ошибочный характер (см. Никольский, 1915; Hassl, 2012), либо связаны с предположениями о его вероятном обитании здесь. А.М. Никольский, несмотря на то, что в начале XX в. «*Lacera muralis*» все еще оставалась «сборным» видом, включавшим в себя несколько не находящихся в близком родстве форм ящериц, ныне относимых к родам *Podarcis* и *Darevskia* Arribas, 1997, справедливо считал ошибочными данные (Tardent, 1841), сообщавшего о широком распространении стенной ящерицы в Бессарабии<sup>1</sup> — на том основании, что «... едва ли эта чисто горная ящерица может часто встречаться в степной местности» (Никольский, 1915: 347). В последнее время сообщалось о возможности нахождения *P. muralis* в Закарпатском регионе (Луговой, Ковальчук, 2000). Именно на этом основании И. В. Загороднюк ввел *P. muralis* в список чешуйчатых пресмыкающихся Украины в своеобразной категории «фантомный вид» (т. е. вид, «відомий за випадковими знахідками» (см. Загороднюк, 2004: 8)). Однако никакие реальные находки вида, даже случайные, этому не предшествовали, поэтому включение вида в список герпетофауны страны нужно признать неоправданным.

Между тем нельзя обойти вниманием тот факт, что определённые предпосылки для находок *P. muralis* в Украине всё же имеются. Стенная ящерица — наиболее широкоареальный вид рода *Podarcis* Wagler, 1830, обладающий практически транс-европейским ареалом (Gruschwitz, Böhme, 1986; Böhme et al., 2009). На континенте *P. muralis* в настоящее время отсутствует лишь в Португалии и Польше (обитает неподалёку от их границ), в странах Скандинавии и Прибалтики. В отрыве от основного ареала процветающие интродуцированные популяции известны на Британских островах, в США и Канаде (Allan et al., 2006; Matsuda et al., 2006; Langton et al., 2011). На востоке Центральной Европы вид широко распространён в Румынии, в том числе в юго-восточной части страны — южной Добрудже (Tudor, Kozma, 2011). В начале — середине XX в. малочисленные изолированные популяции *P. muralis* были известны также в северной Добрудже, неподалеку от нынешней румыно-украинской границы (Gruschwitz and Böhme, 1986; Török, 2010; Tudor, 2010), хотя в последующие годы этот вид здесь не находили при специальных поисках (Котенко, 1993; Strugariu et al., 2008 a; Tudor, Cozma, 2011). В последние десятилетия *P. muralis* активно расширяет свой ареал в Европе, проявляя себя как высоко инвазивный элемент, чему способствует склонность вида к антропохории и некоторые особенности его биологии. Поэтому находка стенной ящерицы в Украине, которая произошла, наконец, в 2012 г. (на большом удалении от предполагаемых мест обитания «фантомного вида» И. В. Загороднюка), в целом была вполне ожидаемой.

<sup>1</sup> — В начале XX в. вся территория междуречья Прута и Днестра в пределах нынешних Молдовы и Украины входила в Бессарабскую губернию Российской Империи, причём крайний юго-запад Украины находился в составе Измаильского уезда. Как было установлено позже (см. Borkin et al., 1997), данные (Tardent, 1841) о находках стенной ящерицы относились к окрестностям г. Аккерман (ныне Белгород-Днестровский), расположенного на восточной границе района, известного как Бессарабия — в бывшем Аккерманском уезде.

На территории Украины в разное время неоднократно регистрировались виды рептилий, являющиеся (бесспорно или предположительно) чужеродными фаунистическими элементами, однако примеры их успешной интродукции в настоящее время немногочисленны. В некоторых случаях интродукция чужеродных видов производилась в экспериментальных целях. Так, в каньоне р. Тетерев в Житомирской области натурализовались 2 эндемичных для Армянского нагорья партеногенетических вида скальных ящериц рода *Darevskia* (*D. armeniaca* (Méhely, 1909) и *D. dahlii* (Darevsky, 1957)), выпущенных там в 1963 г. Н.Н. Щербакон и И.С. Даревским (Малышева, Доценко, 2010). Совсем недавно, в 2011 г., было подтверждено существование в г. Одесса устойчивой популяции туркестанского геккона, *Tenuidactylus fedtschenkoi* (Strauch, 1887), сведения о котором поступали с начала 2000-х гг. (Дузь и др., 2012). Этот эндемик Западного Памира и прилежащих равнин Центральной Азии проник в Украину из Узбекистана или восточного Туркменистана, вероятнее всего, в автофургонах с товарами. Перечисленными тремя видами, экзотическими для Украины и Европы в целом, список адвентивной герпетофауны страны исчерпывается<sup>2</sup>. В данном сообщении приводятся первые данные о новом для фауны Украины виде пресмыкающихся — обыкновенной стенной ящерице.

## Материал и методы

Сведения по экологии вида и количественные данные получены с использованием стандартных методик (Руководство..., 1989). Представление о рационе *P. muralis* составлено при наблюдениях за ящерицами в природе, а также при анализе экскрементов (около 20), полученных от 5 особей, добытых в 3 декаде октября 2012 г. Для отлова весьма подвижных и ловких ящериц на вертикальных поверхностях со сложным микрорельефом применяли волосяную петлю.

При описании внешней морфологии за основу была взята схема, традиционно используемая в работе с Lacertidae (Руководство..., 1989), с учётом определенной видовой специфики (De Luca, Grbac, 1995). Промеры снимали при помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм;. Фолидоз изучали под стереоскопическим микроскопом МБС-1. Список промеров, мм: L. — длина тела; L. cd. — длина неповрежденного хвоста; L. reg. — длина регенерата; L. c. — длина головы; Lt. c. max. — наибольшая ширина головы; Pil. — длина пилеуса; L. an. — длина анального щитка; Lt. an. — ширина анального; использован также ряд индексов на их основе (табл. 1). Для характеристики фолидоза использованы следующие признаки: Sq. — количество спинных чешуй вокруг середины тела; Ventr. — рядов брюшных чешуй; Coll. — увеличенных чешуй воротника; Gul. — горловых чешуй; P. fem. — бедренных пор; Lab. — верхнегубных щитков; L. oc. — верхнегубных спереди от подглазничного; Sub. — нижнегубных; Temp. — верхневисочных щитков; Cms. — чешуй вокруг центральновисочного щитка; Mas/Te — чешуй между центральновисочным и передним верхневисочным щитками; Mas/Ty — чешуй в наиболее узком месте между центральновисочным и барабанным щитками; Mas/La — чешуй между центральновисочным и ближайшим верхнегубным; Supracil. — верхнересничных щитков; Gran. — количество гранул в ряду между надглазничными и верхнересничными щитками; Pr. an. — преанальных щитков (а также количество резко увеличенных преанальных — PAn); Sbd — количество подпальцевых пластин на IV пальце задней конечности; PN — количество задне-

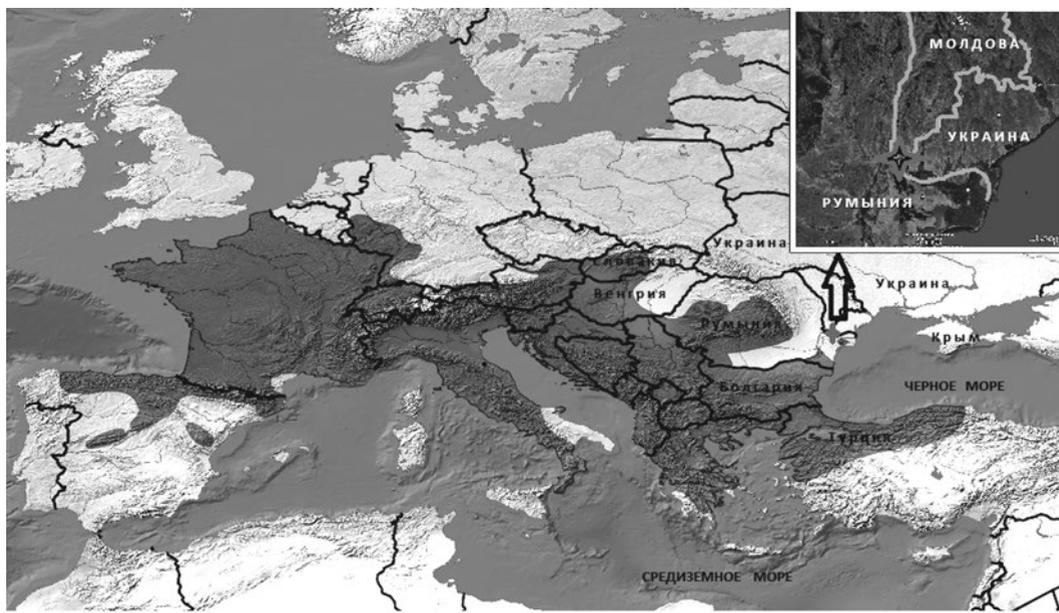
2— На Южном берегу Крыма и в Одесской области в последние годы участились встречи североамериканской красноухой черепахи, *Trachemys scripta* (Schoeppf, 1792), способной переносить мягкие южные зимы. Однако, поскольку сведения о размножении этого вида в природных условиях пока не поступали, его включение в список адвентивной герпетофауны кажется преждевременным.

носовых щитков. Учитывались также некоторые альтернативные варианты фоллидоза и наличие аберраций щиткования: Scr. — развитость ребрышек на спинных чешуях («с» — чешуи несут заметные ребрышки, «l» — почти гладкие); Fr/Na — относительная длина шва между лобным и лобносовыми щитками («L» — превышает длину шва между затылочным и межтеменным и длину шва между верхне-носовыми, «P» — в 2–3 раза меньше длины шва между затылочным и межтеменным и меньше длины шва между верхне-носовыми); FP — фрагментация теменных щитков позади от межтеменного ([+] — выражена, [0] — теменные цельные); KOI — характер контакта между затылочным и межтеменным щитками ([+] — контакт нарушен интеркалярным щитком, [\*] — затылочный и межтеменной соприкасаются в одной точке, [0] — щитки соприкасаются швом. При описании расцветки тела принимали во внимание особенности окраски спины, брюха, горла, степень выраженности затылочной и височных полос, наличие голубых пятен на внешних рядах брюшных щитков.

Собранные в Украине экземпляры *P. muralis* (n = 6) находятся на хранении в фондовой герпетологической коллекции Зоологического музея ННПМ НАН Украины, Киев: 5 экз. (1 ad. ♂, 1 ad. ♀, 3 juv.) происходят из порта г. Рени, 1 экз. (juv.) — с побережья оз. Кагул (инвентарные номера: Sr 4134: 26260–26264 и Sr 4135: 26265 соответственно).

## Результаты

На территории Украины вид впервые обнаружен 5.04.2012 г. в морском торговом порту г. Рени, Ренийский р-н, Одесская область (45°25'48.93"N; 28°17'19.36"E) (рис. 1). Ещё одна локальная популяция *P. muralis* выявлена 26.09.2012 г. на тер-



**Рис. 1.** Распространение *P. muralis* и район находок вида в Украине. Границы ареала вида показаны, согласно IUCN Red List (Böhme et al., 2009); даны названия причерноморских стран и граничащих с Украиной стран Центральной Европы, на территорию которых заходит ареал вида.

**Figure. 1.** General distribution of *P. muralis* and the area of its records in Ukraine. The boundaries of the species range are shown according to the IUCN Red List (Böhme et al., 2009); the names of the countries of the Black Sea Region and the countries of Central Europe bordering with Ukraine, which comes into the species range, are given.

ритории насосной станции на северо-западном берегу оз. Кагул — в 4.5 км к югу — юго-востоку от порта Рени и в 20–30 м от низменного берега озера (45°23'29.70"N; 28°18'34.24"E).

Экология вида в Украине практически не изучена, и на сегодняшний день сведения о ней исчерпываются приведенными ниже фрагментарными наблюдениями.

Стации и количественные данные. В порту г. Рени *P. muralis* населяет берегоукрепляющее сооружение (дамбу), расположенную вниз по течению р. Дунай от выведенного из эксплуатации причала № 7, неподалеку от поста Дунайской гидрометеорологической обсерватории и элеватора порта. Данное сооружение представляет собой старую, частично обрушившуюся цементированную каменную кладку высотой 1,5–2. Общая его протяжённость составляет 100–110 м, ширина 15–20 м. Основание дамбы под углом 45° уходит в Дунай. Ящерицы отмечались преимущественно на вертикальных поверхностях (стенах) западной экспозиции. Наблюдали, как отдельные особи выбегали на горизонтальную поверхность в направлении элеватора, не удаляясь, однако, от своих постоянных убежищ дальше, чем на 10–20 м, и при опасности незамедлительно возвращаясь на стену.

Плотность популяции *P. muralis*, по данным учётов в апреле и в октябре (24–26.10) 2012 г., составила 10–20 особей на 200 м<sup>2</sup> (максимальный показатель получен 26.10). В октябре в популяции численно доминировали молодые особи в соотношении приблизительно 3 : 1 (juv. + semiad. : ad.). Общая численность группировки, по ориентировочным оценкам, достигает как минимум 50 разновозрастных особей.

На насосной станции близ оз. Кагул ящерицы (3 особи на 30 м маршрута) наблюдались на бетонной стене южной экспозиции (2 особи) и в непосредственной близости к ней в невысокой траве (1 особь).

*Сезонная и суточная активность.* Из дат встреч стенных ящериц в порту г. Рени можно заключить, что это вид активен, по крайней мере, с конца марта — начала апреля до ноября.

5.04 погода была солнечной и жаркой, и между 14.00 и 16.00 было учтено порядка 10 особей *P. muralis* на площади около 200 м<sup>2</sup>. Последующие исследования в период с 24.10 по 26.10 позволили в первый день получить результаты, сходные с весенними учетными данными (24.10 наблюдали 10–12 особей вида). 26.10 по причине неблагоприятных погодных условий (пасмурный ветреный день) ящерицы убежищ не покидали и на поверхности не встречались. Переворачивание камней вдоль железнодорожного полотна элеватора порта позволило обнаружить единственную взрослую самку, находящуюся в укрытии в неактивном состоянии. 26.10 установилась солнечная безветренная теплая погода, что позволило ящерицам с утра прогреться и во второй половине дня перейти к активному поиску добычи. С 15.00 до 17.00 было встречено 20 особей *P. muralis*. Затем появилась облачность, поднялся ветер, и ящерицы срылись в убежищах.

*Питание.* В порту г. Рени мы наблюдали охоту ящериц на мух (Diptera: Syrphidae, Sarcophagidae), короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Acrididae) и муравьев (Hymenoptera, Formicidae). При разборе экскрементов наиболее значительная по объему доля принадлежала остаткам Acrididae и Syrphidae; единично встречались перепончатокрылые (Hymenoptera indet. (Apidae?) и Formicidae), Lepidoptera (микрочешуекрылые), ручейники (Trichoptera), тли (Hemiptera, Aphidoidea) и Arachnida (Acari, Parasitiformes: Gamasoidea). Паразитические клещи, очевидно, были заглочены вместе с линной кожей; найдены также семена растений (последние оказались в пищеварительном тракте явно вместе с муравьями, которые, попадая в пищевод, не всегда отпускают свою ношу).

*Размножение.* В Сербии, на широте г. Белград (~ 45° N) спаривание у *P. mi-*

*ralis* бывает с апреля по июнь; откладка яиц длится с конца мая до конца июля, причём за сезон активности большинство самок успевают отложить яйца дважды (Aleksić, Ljubasavljević, 2001). По данным этих же авторов, средний объём кладки составляет здесь 3,5 яйца на самку (lim. 2–5). Половая зрелость у самок достигается при длине тела около 50–51 мм — по-видимому, на втором году жизни. Можно предполагать, что сроки основных фенологических явлений и плодовитость самок в популяциях Центральных Балкан и Бессарабии достаточно сходны. Впрочем, стенная ящерица экологически очень пластична, и её репродуктивные характеристики значительно варьируют в различных частях ареала. Например, на Восточных Балканах (Болгария) объём кладки возрастает до 8 яиц (в среднем 6) (Определител..., 2007), а в Огайо (США), где *P. muralis* весьма успешно натурализовалась в XX в. и заняла большую территорию, самки откладывают до трёх кладок за сезон активности (Kwiat, Gist, 1987).

Соотношение полов в нашей небольшой выборке (ad. + juv.) оказалось равным. Сеголетки появляются, по-видимому, в августе начале сентября. Поскольку перед уходом на зимовку длина их тела составляла в среднем 52 мм (n = 3) (таблица), можно заключить, что половая зрелость в популяциях юго-западной Украины наступает не позднее второго года жизни.

Синтопичные виды герпетофауны. В порту г. Рени, на дамбе у уреза воды наблюдались несколько особей зелёных лягушек *Pelophylax kl. esculentus* Linnaeus, 1758. 25.10 под камнем в укрытии в непосредственной близости от особи *P. muralis* была найдена сеголетка обыкновенного ужа, *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758). 26.10. вместе с ящерицами на в щелях стены грелись на солнце 5 особей водяного ужа, *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768), по всей видимости, зимующие здесь же — в глубоких расщелинах дамбы. Наиболее обычным и многочисленным видом рептилий на побережье озера Кагул является крымская ящерица, *P. tauricus* (Доценко, Радченко, 2005; Котенко, 2007; наблюдения Л. В. Соколова), однако на территории насосной станции отмечена синтопия *P. muralis* и *Lacerta agilis chersonensis* Andrzejowskii, 1832 (плотность популяции последней составляет 10–12 особей на 30–50 м маршрута).

Враги. У многих наблюдавшихся особей отсутствовал хвост (особенно часто — у крупных взрослых особей), что, по-видимому, свидетельствует о воздействии пресса хищников — прежде всего одичавших кошек (одну наблюдали непосредственно за охотой).

*Этологические особенности.* При опасности ящерицы стремительно скрывались в щелях, некоторые спрыгивали со стены на нижнюю часть дамбы и уходили в густую растительность или щели у ее основания. Через непродолжительное время они вновь появлялись на своих индивидуальных участках на отвесной стене — близ постоянных убежищ.

Морфологическая характеристика нашей выборки приведена в таблице 1.

*Особенности окраски.* Спина и pileus буровато-коричневые (у взрослого самца — с оливковым оттенком) со сложным сетчатым узором (у двух сеголеток он слабо выражен). Затылочная полоса слабо заметна у взрослого самца, прерывиста у взрослой самки и совершенно отсутствует у сеголеток (рис. 2 а, б). Вентральные поверхности тела (брюхо, горло, бедра и центральные части голеней задних конечностей, приклоакальная область) у взрослого самца красновато-оранжевые, у взрослой самки — бронзово-белые. Брюхо сеголеток также бронзово-белое, однако тёмный пятнистый рисунок на двух внешних рядах брюшных щитков с каждой стороны тела, характерный для взрослых особей, совершенно отсутствует. На горле взрослых особей имеются многочисленные сливающиеся между собой чёрные пятна (рис. 2 с); на горле сеголеток — редко расположенные коричневые

Таблица 1. Морфологическая характеристика *P. muralis* (n = 6) с территории Украины (Одесская область). Условные обозначения. <sup>1</sup>Сторона тела: левая–правая; <sup>2</sup>Рени, 24-26.10.2012; <sup>3</sup>озеро Кагул, 26.09.2012.

Table 1. Morphological characteristics of the *P. muralis* sample (n = 6) from Ukrainian territory (Odessa Province). Legend. <sup>1</sup>Side of the body: left–right; <sup>2</sup>Reni, 24-26 October, 2012; <sup>3</sup>Cahul, 26 September, 2012

| Признак;<br>индекс<br>Sign, the<br>index | Возраст и пол особи<br>Age and sex of individuals |                      |                       |                       |                       |                       | Статистические<br>параметры<br>The statistical parameters<br>X±Sx (lim.) |
|--|---|----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|--|
|  | ad. (♂) <sup>2</sup>                              | ad. (♀) <sup>2</sup> | juv. (♀) <sup>2</sup> | juv. (♂) <sup>2</sup> | juv. (♂) <sup>2</sup> | juv. (♀) <sup>3</sup> |  |
| L., мм                                   | 62  | 63                   | 53                    | 52                    | 51                    | 44                    | ad. 62.5±0.50 (62.0-63.0)<br>juv. 50.0±2.04 (44.0-53.0)                  |
| L. cd., мм                               | L. reg.-60  | L. reg.-44           | 97                    | 103.5                 | 106                   | 85                    | juv. 97.9±4.69 (85.0-106.0)  |
| L./L.cd.                                 | -   | -                    | 0.55                  | 0,50                  | 0.48                  | 0.52                  | juv. 0.51±0.02 (0.48-0.52)   |
| L. cap., мм                              | 14.4  | 14.7                 | 10.9                  | 11.9                  | 11.0                  | 9.5                   | ad. 14.6±0.15 (14.4-14.7)<br>juv. 10.8±0.50 (9.5-11.9)                   |
| L./L.c.                                  | 4,31  | 4.29                 | 4.86                  | 4.37                  | 4.64                  | 4.63                  | ad. 4.30±0.01 (4.29-4.31)<br>juv. 4.63±0.10 (4.37-4.86)                  |
| L.c./Lt. c.<br>max                       | 1,87  | 1.77                 | 1.73                  | 1.95                  | 1.69                  | 1.79                  | 1.80±0.04 (1.69-1.95)  |
| L. c./Pil.                               | 1.01  | 0.96                 | 1.00                  | 0.96                  | 0.96                  | 0.96                  | 0.98±0.01 (0.96-1.01)  |
| Pil./Lt. c.<br>max                       | 2.47  | 2.25                 | 2.54                  | 2.88                  | 2.40                  | 2.48                  | 2.50±0.09 (2.25-2.88)  |
| Lt. an./L. an.                           | 1.96  | 1.96                 | 1.45                  | 2.00                  | 2.12                  | 1.86                  | 1.89±0.095 (1.45-2.12)   |
| Sq.                                      | 56  | 53                   | 49                    | 50                    | 54                    | 53                    | 52.5±1.06 (49-56)  |
| Ventr.                                   | 24  | 27                   | 31                    | 25                    | 26                    | 27                    | 26.7±0.99 (24-31)  |
| Coll.                                    | 10  | 11                   | 9                     | 9                     | 11                    | 10                    | 10.0±0.37 (9-11)   |
| Gul.                                     | 26  | 30                   | 30                    | 26                    | 30                    | 30                    | 28.7±0.84 (26-30)  |
| P. fem. <sup>1</sup>                     | 18 / 17   | 21 / 22              | 18 / 20               | 20 / 21               | 20 / 20               | 21 / 21               | 19.9±0.60 (17.5-21.5)  |
| Lab. <sup>1</sup>                        | 7 / 7   | 7 / 7                | 8 / 8                 | 7 / 7                 | 8 / 7                 | 7 / 7                 | 7.25±0.17 (7-8)  |
| Loc. <sup>1</sup>                        | 4 / 4   | 4 / 4                | 5 / 5                 | 4 / 4                 | 5 / 4                 | 4 / 4                 | 4.25±0.17 (4-5)  |
| Sub. <sup>1</sup>                        | 6 / 6   | 6 / 8                | 6 / 7                 | 7 / 6                 | 6 / 6                 | 6 / 6                 | 6.33±0.17 (6-7)  |
| Temp. <sup>1</sup>                       | 6 / 5   | 5 / 5                | 5 / 5                 | 3 / 3                 | 4 / 5                 | 6 / 6                 | 4.83±0.42 (3-6)  |
| Cms. <sup>1</sup>                        | 13 / 17   | 12 / 15              | 9 / 9                 | 8 / 8                 | 11 / 10               | 8 / 9                 | 10.75±1.17 (8-15)  |
| Mas/Ty <sup>1</sup>                      | 3 / 3   | 3 / 3                | 4 / 4                 | 4 / 4                 | 4 / 4                 | 4 / 3                 | 3.58±0.20 (3-4)  |
| Mas/Te <sup>1</sup>                      | 0 / 1   | 2 / 2                | 1 / 1                 | 2 / 2                 | 1 / 2                 | 2 / 2                 | 1.50±0.26 (0.5-2)  |
| Mas/La <sup>1</sup>                      | 2 / 2   | 2 / 3                | 2 / 2                 | 3 / 3                 | 3 / 2                 | 3 / 3                 | 2.50±0.18 (2-3)  |
| Supracil. <sup>1</sup>                   | 5 / 5   | 6 / 6                | 6 / 6                 | 6 / 6                 | 5 / 5                 | 6 / 6                 | 5.67±0.21 (5-6)  |
| Gran. <sup>1</sup>                       | 6 / 7   | 9 / 10               | 8 / 10                | 9 / 9                 | 10 / 9                | 10 / 10               | 8.92±0.51 (6.5-10)   |
| Pr. an. <sup>1</sup>                     | 9   | 8                    | 6                     | 6                     | 8                     | 7                     | 7.33±0.49 (6-9)  |

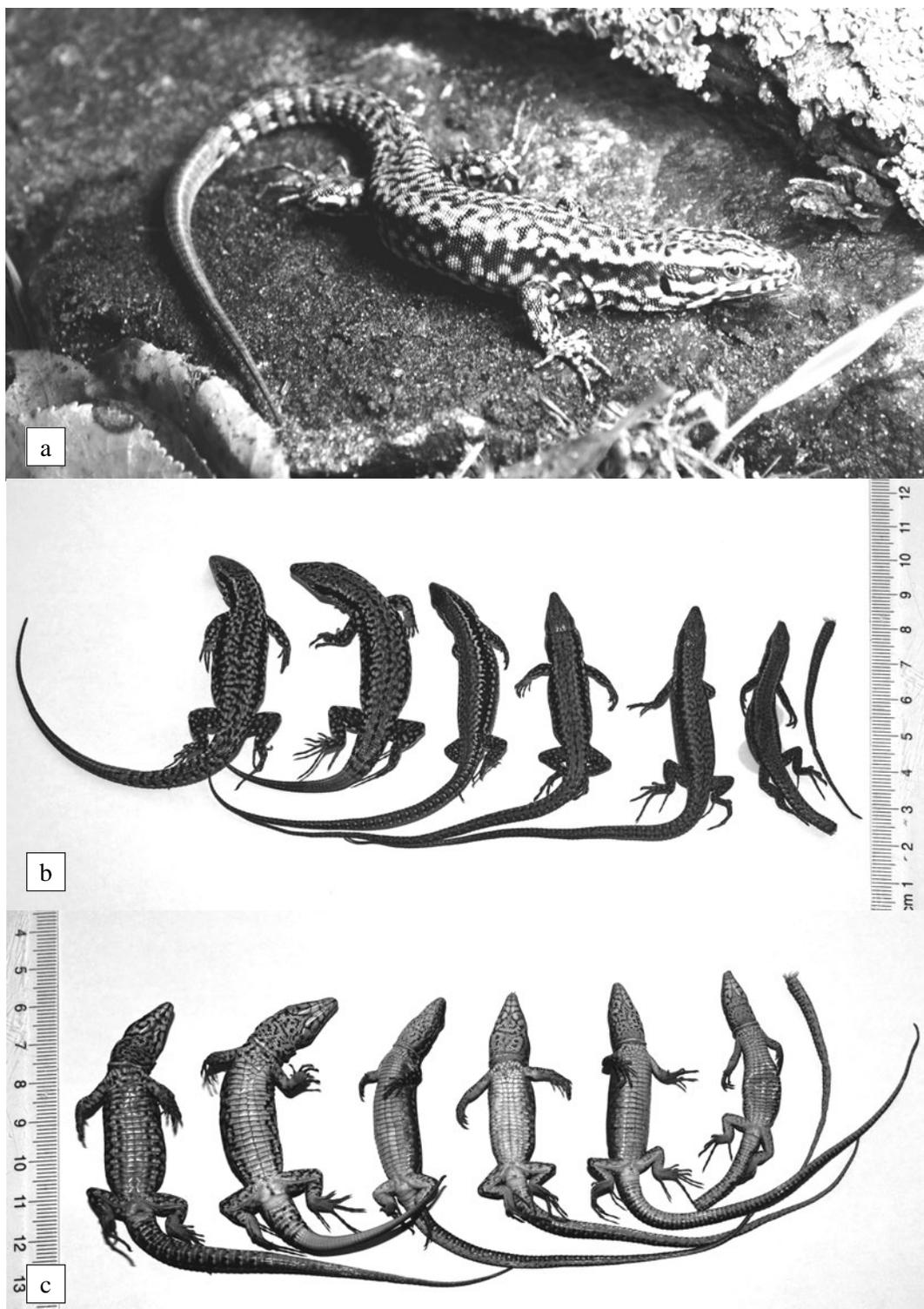
Окончание табл. 1.

| Признак;<br>индекс<br>Sign, the<br>index | Возраст и пол особи<br>Age and sex of individuals |                      |                       |                       |                       |                       | Статистические<br>параметры<br>The statistical<br>parameters<br>$X \pm Sx$ (lim.) |
|--|---|----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|---|
|  | ad. (♂) <sup>2</sup>                              | ad. (♀) <sup>2</sup> | juv. (♀) <sup>2</sup> | juv. (♂) <sup>2</sup> | juv. (♂) <sup>2</sup> | juv. (♀) <sup>3</sup> |   |
| PAn                                      | 2   | 2                    | 2                     | 1                     | 2                     | 0                     | 1.50±0.34 (0-2)   |
| Sbd <sup>1</sup>                         | 27/ 26  | 25/ 26               | 24/ 24                | 24/ 26                | 27/ 26                | 25/ 26                | 25.5±0.39 (24-26.5)   |
| PN <sup>1</sup>                          | 2/ 1  | 1/ 1                 | 1/1                   | 1/ 1                  | 1/ 1                  | 1/ 1                  | 1.08±0.01 (1-1.5)   |
| Scr                                      | «l»   | «l»                  | «с»                   | «l»                   | «с»                   | «l»                   | «l» – 66.7%;<br>«с» – 33.3%   |
| Fr/Na                                    | «L»   | «L»                  | «L»                   | «P»                   | «P»                   | «P»                   | «L» – 50%;<br>«P» – 50%   |
| FP                                       | [0]   | [0]                  | [+]                   | [+]                   | [0]                   | [0]                   | [+] – 33.3%;<br>[0] – 66.7%   |
| KOI                                      | [0]   | [*]                  | [+]                   | [+]                   | [0]                   | [0]                   | [+] – 33.3%;<br>[*] – 16.7%;<br>[0] – 50.0%                                       |

крапины. Височные полосы достаточно чётко выражены у взрослых, но особенно ясно — у сеголеток; у самца и ювенильных особей они сплошные, у самки — ажурные и образуют светлые глазки (рис. 2 б). Серо-голубые пятна на внешнем ряду брюшных щитков хорошо заметны у взрослых и некоторых молодых (у самца — по всей длине тела, у самки и одного ювенильного самца — в задней половине тела); у трёх сеголеток они отсутствовали.

Подвидовая принадлежность *P. muralis* с территории Румынии в настоящее время дискуссионна, единства мнений относительно таксономического положения популяций Добруджи нет до сих пор. Зачастую противоречащие друг другу выводы различных исследователей, как правило, базируются на данных по морфологии небольших выборок и с использованием молекулярных методов не проверялись. Некоторыми исследователями принимается, что в Карпатском регионе обитает номинативный подвид стеной ящерицы, в то время как Добруджу и долину Дуная к юго-западу от Бухареста (Giurgiu County) населяет *P. m. maculiventris* (Wegner, 1891) или, во всяком случае, форма с неустановленным таксономическим статусом, близкая к последнему из подвидов по комплексу признаков внешней морфологии — *P. m. aff. maculiventris* (Iftime, 2005; Török, 2008). Высказывалась также точка зрения об обитании в Добрудже в пределах Румынии и Болгарии *P. m. muralis* (Laurenti, 1768) (Mircea-Dragomir, 2002) и *P. m. albanica* (Bolkay, 1919) (Gruschwitz and Böhme, 1986; Определител..., 2007; Tudor, Cozma, 2011). Заметим, что *P. muralis* из Украины демонстрируют сходство по особенностям окраски дорсальной и вентральной сторон тела с некоторыми экземплярами из южной Добруджи (Dumbrveni Natural Reserve), отнесенных авторами к подвиду *P. m. albanica* (см. Tudor, Cozma, 2011: 127, Fig. 2). Впрочем, соответствие по морфологическим признакам популяций Добруджи с описанием *L. m. albanica* неполное, и последнее слово в решении данной проблемы остается за молекулярными методами (Sos, 2008). Не исключено, что юго-восточную Румынию населяет ещё неописанный таксон *P. muralis*.

Учитывая малый объем нашей выборки, чрезвычайную сложность популя-



**Рис. 2.** Внешний вид *P. muralis* из Украины: *a* — взрослый самец, прижизненное фото. Фото М.В. Яковлева; *b* — выборка, вид сверху; *c* — выборка, вид снизу (слева направо: ad. ♂, ad. ♀, 4 juv.). Фото Л.В. Знаменской.

**Figure. 1.** An appearance of *P. muralis* from Ukraine: *a* — living adult male. Photo by M.V. Yakovlev; *b* — the sample, top view; *c* — view from below (from left to right: ad. ♂, ad. ♀, 4 juv.). Photo by L.V. Znamenskaya.

ционно-генетической структуры вида, высокую вариабельность его внешнеморфологических признаков и ненадёжность «морфологических» методов при идентификации интерградирующих подвидовых форм, мы воздерживаемся от выводов о подвидовой принадлежности популяций *P. muralis*, обнаруженных в Одесской области Украины.

### Обсуждение

Интересную проблему представляет собой вопрос о биогеографическом статусе *P. muralis* в Украине. Картина распространения обыкновенной стенной ящерицы в Румынии до сих пор далека от полноты. Как было показано (Tögök, 2010, 2012), во многих случаях сведения о находках вида базировались на ошибках определения (многие исследователи путали этот вид с другими видами лацертид: *P. tauricus*, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) и даже *Lacerta viridis* Laurenti, 1768). Это обстоятельство вынуждает нас опираться в своих рассуждениях преимущественно на данные последних лет. *P. muralis* указана лишь для трех локалитетов на крайнем юго-западе Добруджи (Covaciu-Markov et al., 2006a, 2008), при этом подчеркивается, что стенная ящерица является наиболее редким в регионе видом пресмыкающихся. Даже в болгарской части Добруджи популяции стенной ящерицы малочисленны, а её распространение спорадично (Tudor, Cozma, 2010). Между тем, *P. muralis* была также известна из двух пунктов в северной Добрудже: из города Тульча и холмогорья Beştepe (Gruschwitz, Böhme, 1986; Tudor, 2010). Эти же локалитеты находим у З.С. Тёрёка (2008, 2010), который уточняет, что находки вида в северной Добрудже имели место свыше 70 лет назад, но после 1990 г. не были подтверждены при специальных поисках. Таким образом, в начале XX в., а, возможно, и позже, стенная ящерица еще обитала в районах Румынии, расположенных неподалеку от государственной границы современной Украины.

Поскольку в Украине этот вид обнаружен лишь на крайнем юго-западе Одесской области и только в антропогенных биотопах, логично предположить, что выявленные здесь популяции имеют аллохтонное происхождение. Безусловно, отсутствуют веские основания для того, чтобы считать их реликтовыми. Стенная ящерица в силу своей петрофильности легко переходит к полусинантропному образу жизни, причем быстрое расширение её ареала на Европейском континенте и за его пределами обусловлено не только пассивным расселением, но и самостоятельным продвижением вдоль транспортных артерий, где она находит благоприятные условия для жизни (например, на насыпях вдоль железнодорожных путей, бетонных опорах линий электропередач и т. пр.), и которые открывают ей путь на север (Covaciu-Markov et al., 2006 в; Gherghel et al., 2009). Находка вида в торговом порту г. Рени наводит на мысль о его случайном завозе. Практически не вызывает сомнения то, что вид проник в Украину из сопредельной Румынии — вероятнее всего, вместе с грузами в направлении вниз по р. Дунай. Расстояние от г. Рени до ближайшей достоверно известной в настоящее время точки находок вида на Нижне-Дунайской низменности (Canaralele Hârşova, Constanța County; 44°40'48" N, 27°56'31" E) (Tögök, 2008, 2010; Tudor, Kozma, 2011) по прямой линии равно 89 км. Между тем в Румынии известны примеры и более дальнего (свыше 100 км) пассивного расселения *P. muralis* по наземным транспортным артериям — например, в г. Бухарест она проникла предположительно со строительным камнем из внутренних районов страны (Strugariu et al., 2008 b). Случаи успешного расселения ящериц с использованием водного транспорта в северо-балканском регионе также известны. Так, в одном из крупнейших дунайских портов — г. Русе (Болгария) — неоднократно находили крымского геккона, *Mediodactylus kotschy*

*danilewskii* (Strauch, 1887) (Петков, 2002). В этом случае, очевидно, имело место расселение в направлении вверх по Дунаю.

Во время существования СССР порт г. Рени по объёму товарооборота являлся лидером среди портов Придунайских стран, и завоз *P. muralis* с лесом либо строительным камнем — ситуация вполне реальная. В связи с этим упомянем, что населённая ящерицами старая дамба, в значительной мере сложена из слабо обработанных блоков кристаллических пород (гранитов), доставленных из Румынии. Граниты добывались, например, близ г. Măcin на р. Дунай, расположенном всего в 25 км южнее г. Рени.

Следующие по удалённости точки находок вида в Румынии расположены на расстоянии 167 км от г. Рени каждая: Tufani (Drâgâneşti) в южной Добрудже (Covaciu-Markov et al., 2008) и Valea Uzului (Darmaneşti) в румынской Молдавии (Iftime et al., 2008). Однако, на данном этапе нам доступно лишь построение гипотез о том, когда и из какого именно региона Румынии *P. muralis* попала в Бессарабию, т. к. ведущая роль в успехе интродукции иногда принадлежит не дальности дистанции между исходным и конечным пунктами, а случайным факторам. Прекрасный пример такого рода представляет скачкообразное расселение туркестанского геккона на расстояние свыше 3000 км (Дузь и др., 2013).

Интересно отметить, что моделирование потенциального распространения принадлежащих к различным митохондриальным гаплогруппам европейских популяций *P. muralis* с использованием ГИС-технологий и программы Maxent 3.3.0, исходя из климатических условий их природных ареалов, продемонстрировало возможность обитания на крайнем юго-западе Украины и в южной Молдове именно представителей центральнобалканской клады, населяющей в том числе и территорию Румынии (Schulte et al., 2011). Географическая модель распространения данной клады *P. muralis* детерминирована главным образом годовой величиной испаряемости и осадками наиболее тёплого квартала года. Смягчающее влияния р. Дунай и близко расположенного Чёрного моря на климат окружающей территории очень существенно, поэтому климатические характеристики Добруджи (Тульча и Constanta County) почти идентичны таковым Придунайских районов Украины (Ruşti et al., 1997; Iordachsku, Boras, 2007). Умеренно-континентальный климат участка «Рени–Измаил» характеризуется мягкой зимой (средняя температура самого холодного месяца равна  $-0,5^{\circ}\text{C}$ ) и жарким летом со средней температурой июля  $22,8^{\circ}\text{C}$ , что заметно выше значения, лимитирующего, как принято считать, распространение вида в северной Европе —  $18^{\circ}\text{C}$  (Strijbosch et al., 1980). Годовое количество осадков низкое (414–580 мм), но 68–69 % годовой суммы приходится на тёплый период года. Поэтому такой термофильный и сравнительно мезофильный вид как *P. muralis*, безусловно, способен обосноваться здесь на отдельных участках, прилежащих к крупным рекам.

Вполне вероятно, что область распространения стенной ящерицы в Ренийском районе шире, чем это известно на сегодняшний день — целенаправленные поиски вида пока не предпринимались. В непосредственной близости от района находок стенной ящерицы сходятся государственные границы трёх стран: Украины, Румынии, Молдовы (рис. 1). Расстояние от г. Рени до границы с Молдовой (до населенного пункта Giurgiuleşti) не превышает 8 км. Поэтому в дальнейшем вполне можно ожидать находок вида и в Молдове: с наибольшей вероятностью — на юге Кагульского административного района (М. Ф. Цуркан, pers. comm.). Единственный, недавно выявленный, пункт обитания *P. muralis* в румынской Молдавии (Valea Uzului, Vasău County) (Iftime et al., 2008) удалён от границы Республики Молдова на значительно большее расстояние — около 130 км по кратчайшему пути.

Европейские популяции *P. muralis* внесены в Красный список МСОП в категории «LC» — least concern (Böhme et al., 2009). В Украине, по имеющимся на сегодняшний день сведениям, вид является адвентивным, но не инвазивным. Принимая во внимание локальное распространение стенной ящерицы в приграничном районе Украины и её синантропность, следует признать, что в данный момент она не оказывает сколько-нибудь значимого негативного влияния на природные экосистемы. Выявленные популяции *P. muralis* расположены на северо-восточном краю ареала и потому имеют высокую научную ценность — тем более, что в прилежащих районах Румынии (в северной Добрудже) вид считается исчезнувшим, а в южной Добрудже он является очень редким. Однако принятие специальных мер по его охране (например, включение в Красную книгу Украины) до проведения специального исследования ситуации представляется нецелесообразным. На первом этапе необходимо очертить более точно область распространения вида-вселенца и получить адекватные данные о его численности и тенденциях её изменения.

В завершение отметим, что Одесская область в силу своего географического положения (южного и приграничного) и развитой экономики является воротами для биологических инвазий — как с запада, так и с востока. Глобализация экономики, высокая миграционная активность населения и потепление климата последних десятилетий благоприятствуют фаунистическому обмену при отсутствии чисто географических предпосылок для него. В климатических условиях юго-западной Украины преимущество получают некрупные петрофильные, термотолерантные и сравнительно ксерофильные виды ящериц, способные к внедрению в урбоценозы и индустриальные экосистемы, где широко представлены искусственные аналоги их природных биотопов. Таким образом, южная Украина (с Крымом) приобретает роль своего рода «экологического коридора», по которому отдельные ирано-туранские или горные центральноазиатские фаунистические элементы (прежде всего гекконы рода *Tenuidactylus* Szczerbak et Golubev, 1984) и кавказские элементы (скальные ящерицы рода *Darevskia*) могут начать свое проникновение в города Западной Европы. В свою очередь, фауна Северного Причерноморья предположительно продолжит обогащаться европейско-средиземноморскими и восточносредиземноморскими элементами. Наиболее вероятными кандидатами на вселение сейчас кажутся турецкий полупалый геккон, *Hemidactylus turcicus* (Linnaeus, 1758) (см. Дузь и др., 2012), и некоторые антропохорные виды *Podarcis*.

*Авторы благодарят И.В. Доронина (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург) и В.Ф. Цуркана (ИЗ АН Республики Молдова, Кишинёв) за консультации и внимание к работе, М.В. Яковлева (ДБЗ НАН Украины, Вилково) и Л.В. Знаменскую (КаПриЗ НАН Украины, Феодосия) за выполнение фотографий животных, Г.И. Микитинец (МГПУ, Мелитополь) и А.Ю. Малюк (ЗМ ННМ НАН Украины, Киев) за содействие при транспортировке коллекций из Крыма в Киев и своевременную их каталогизацию. Особую признательность выражаем начальнику службы по режиму и морской безопасности Ренийского морского торгового порта С.М. Выборнову за возможность доступа в закрытую для посещения зону порта.*

*Довженко А. В.* Новые данные по распространению крымской ящерицы, *Podarcis tauricus* (Sauria, Lacertidae), в Херсонской и Николаевской областях Украины // Заповедники Крыма: Биоразнообразия и охрана природы в Азово-Черноморском регионе : Мат. VII Междунар. науч.-практ. конф. (Симферополь, 24–26 октября 2013 г.). — Симферополь, 2013. — In press.

*Доценко И. Б., Радченко В. И.* Герпетофауна антропогенных ландшафтов Николаевской и Одесской областей // Зб. праць Зоол. музею. — 2005. — 37. — С. 109–120.

- Дузь С. Л., Кукушкин О. В., Назаров Р. А. О находке туркестанского геккона, *Tenuidactylus fedtschenkoii* (Sauria, Gekkonidae), в юго-западной Украине // Современная герпетология. — 2012. — 12, вып. 3/4. — С. 123–133.
- Загороднюк І. Наземні хребетні України та їх охоронні категорії (довідник для семінарів з зоології, екології та охорони природи). — Ужгород: НУО «ЕКОСФЕРА», 2004. — 48 с.
- Котенко Т. И. Пресмыкающиеся холмогорья Бештепе (Румыния) // Вестн. зоологии. — 1993. — № 1. — С. 71.
- Котенко Т. И. Роль Азово-Черноморского функционального экокоридора в сохранении пресмыкающихся // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 2007. — Вип. 19. — С. 20–54.
- Луговой О., Ковальчук А. Раритетная фауна Закарпаття. Хребетні тварини. — Ужгород, 2000. — 121 с.
- Мальшица Д. Н., Доценко И. Б. Сравнительный анализ образцов ДНК скальных ящериц *Darevskia dahlii* и *D. armeniaca* из популяций Украины и Армении // 36. праць Зоол. музею. — 2010. — 41. — С. 122–127.
- Никольский А. М. Пресмыкающиеся (Reptilia). I. Chelonia и Sauria. — Петроград : Типография Импер. АН, 1915. — 532 с. — (Фауна России и сопредельных стран преимущественно по коллекции Зоологического Музея Императорской Академии наук).
- Определитель на земноводные и влечугите в България / Ред. В. Бисерков. — София: Зелени Балкани, 2007. — 196 с.
- Петков В. Второ находище на балканския гекон (*Cyrtodactylus kotschyii danilewskii* Strauch, 1887) в Русенско // *Historia naturalia bulgarica*. — 2002. — 15. — С. 156.
- Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Под ред. Н. Н. Щербака. — Киев : Наук. думка, 1989. — 172 с.
- Aleksić I., Ljubsavljević K. Reproductive cycle in the common wall lizard (*Podarcis muralis*) from Belgrade // *Arch. Biol. Sci.* — 2001. — 53, N 3–4. — P. 73–81.
- Allan G. M., Prelypchan C. J., and Gregory P. T. Population profile of an introduced species, the common wall lizard (*Podarcis muralis*), an Vancouver Island, Canada // *Can. J. Zool.* — 2006. — 84. — P. 51–57.
- Böhme W., Pérez-Mellado V., Cheylan M. et al. *Podarcis muralis* (Common Wall Lizard) // IUCN Red List of Threatened Species, version 2012.2. — Gland: IUCN, 2009. Available at: <http://www.iucnredlist.org/details/61550>.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., and Rosanov Yu. M. Amphibians and reptiles of Moldavia: additions and corrections with a list of species // *Russian J. Herp.* — 1997. — 4, N 1. — P. 50–62.
- Covaciu-Markov S.-D., Ghira I., Cicort-Lucaciu A.-Ş., Sas I., Strugariu A., Bogdan H. V. Contribution to knowledge regarding the geographical distribution of the herpetofauna of Dobrudja, Romania // *North-Western Journal of Zoology*. — 2006 a. — 2, N 2. — P. 88–125.
- Covaciu-Markov S.-D., Bogdan H. V., Ferenti S. Notes regarding the presence of some *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) populations on the railroads of western Romania // *North-Western Journal of Zoology*. — 2006 b. — 2, N 2. — C. 126–130.
- Covaciu-Markov S.-D., Cicort-Lucaciu A.-Ş., Bogdan H.-V., Ferenti S., Aniela F. New contribution to the study of the geographic distribution of the herpetofauna of the south-west Dobrudja, Romania // *Unversitatea din Craiova. Seria Biologie*. — 2008. — 13 (49). — P. 53–58.
- De Luca N., Grbac I. Phenetic relationship between *Podarcis muralis muralis* (Laurenti, 1768) and *Podarcis muralis maculiventris* (Werner, 1891) (Lacertidae, Reptilia) in a transition zone // *Nat. Croat.* — 1995. — 4, N 26 — P. 81–101.
- Gherghel I., Strugariu A., Sahlean T.C., Zamifrescu O. Anthropogenic impact or anthropogenic accomodatin? Distribution range expansion of the common wall lizard (*Podacis muralis*) by means of artificial habitats in the north-eastern limits of its distribution range // *Acta Herpetologica*. — 2009. — 4, N 2. — P. 183–189.
- Gruschwitz M., Böhme W. *Podarcis muralis* — Mauereidechse // *Handbuch der Reptilien and Amphibien Europas, Band 2/ II. Eschesen III (Podarcis)* / Ed. W. Bohme. — Wiesbaden: AULA-Verlag, 1986. — P. 155–208.
- Hassl A.R. Blood parasitism by hemogregarines in Central European lizards // *Herpetozoa*. — 2012. — 25, N 1/2. — P. 83–86.
- Iftime A. Heretological observations in the Danube floodplain sector in the Giurgiu county (Romania) // *Travaux du Musée National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*. — 2005. — 48. — P. 339–348.
- Iftime A., Gherghel I., Chiurcă D. Contribution to the knowledge of the herpetofauna of Bacău county (Romania) // *Travaux du Musée National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*. — 2008. — 51. — P. 243–253.
- Iordachsku A., Boras B. The Eco-Ethno-Cultural diversity of Dobrogea Region / coordinates by C. Bucova. — Constanta: "Ovidius" High School, 2007. — 77 p.
- Kwiat G. A., Gist D. H. Annual reproductive cycle of an introduced population of European wall lizards (*Podarcis muralis*) in Ohio // *J. Herpetol.* — 1987. — 21. — P. 205–209.

- Langton T. E. S., Atkins W., Herbert C.* On the distribution, ecology and management of non-native reptiles and amphibians in the London Area. Part 1. Distribution and predator / prey impacts // *The London Naturalist*. — 2011. — N 90. — P. 83–156.
- Matsuda B., Green D. and Gregory P. T.* The Amphibians and Reptiles of British Columbia. Handbook. — Victoria: Royal BC Museum, 2006. — 266 p.
- Mircea-Dragomir A.* Contributions to the knowledge of the herpetofauna of Southern Dobruja (Romania) // *Travaux du Musée National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*. — 2002. — **44**. — P. 357–373.
- Ruști D., Cogălniceanu D., Ciubuc C.* A zoogeographical zonation of the region of Dobrogea (SE Romania) // *Travaux du Musée National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*. — 1997. — **39**. — P. 291–304.
- Sos T.* Review of recent taxonomic and nomenclature changes in European Amphibia and Reptilia related to Romanian herpetofauna // *Herpetologica Romanica*. — 2008. — **2**. — P. 61–91.
- Schulte U., Hochkirch A., Lötters S. et al.* Cryptic niche conservatism among evolutionary lineages of an invasive lizard // *Global Ecology and Biogeography*. — 2011. — **21**. — P. 198–211.
- Strijbosch H., Bonnermayer J. J. A. M., Dietvorst P. J. M.* The Northernmost Population of *Podarcis muralis* (Lacertilia, Lacertidae) // *Amphibia — Reptilia*. — 1980. — N 1. — P. 161–172.
- Strugariu A., Sos T., Gherghel I. et al.* Distribution and current status of the herpetofauna from the northern Măcin Mountains area (Tulcea County, Romania) // *Analele Stiințifice ale Universității "Al. I. Cuza". S. Biologia animală*. — 2008 a. — **69**. — P. 191–206.
- Strugariu A., Gherghel I. and Zamifrescu Ș. R.* Conquering new ground: On the presence of *Podarcis muralis* (Reptilia: Lacertidae) in Bucharest, the capital city of Romania // *Herpetologica Romania*. — 2008 b. — **2**. — P. 47–50.
- Tardent C.* Essai sur l'histoire naturelle de la Bessarabie. — Losanne (pages not seen).
- Török Z.* Taxonomia și ecologia populațiilor de șopârle (Reptilia: Lacertidae) din Dobrogea de Nord // *Rezumat ... Teză de doctorat*. — București, 2008. — 61 p.
- Török Z.* GIS technique used for managing data on distribution in Romania of the species belonging to fam. Lacertidae // *Scientific Annals of the Danube Delta Institute*. — 2010. — **16**. — P. 71–84.
- Török Z. C.* Doubtful records of reptile species in some areas of the Danube Delta Biosphere Reserve (Romania) // *Scientific Annals of the Danube Delta Institute*. — 2012. — **18**. — P. 223–232.
- Tudor M.* Studii faunistice și ecologice asupra herpetofaunei Dobrogei // *Rezumatul Tezei de doctorat*. — Costanța: Univ. "Ovidius", 2010. — 58 p.
- Tudor M., Cozma A.* Research on isolated populations of common wall lizard *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) (Reptilia) from Dobrogea (Romania and Bulgaria) // *Travaux du Musée National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*. — 2011. — **54**. — P. 125–131.

УДК 598.1+597.6(477.74)

## К ИЗУЧЕНИЮ ГЕРПЕТОФАУНЫ ДОЛИНЫ СУХОГО ЛИМАНА (УКРАИНА)

О.Д. Некрасова

Институт зоологии НАН Украины.  
ул. Б. Хмельницького, 15, 012601, Киев-30, ГСП, 01601 Украина  
E-mail: oneks@mail.ru

**К изучению герпетофауны долины Сухого лимана (Украина). Некрасова О.Д.** — С начала XX века на территории лимана было зарегистрировано 5 видов амфибий и 7 видов рептилий из которых 3 занесены в Красную книгу. За последние 5 лет уменьшилось количество амфибий, но численность змей — водяных и обыкновенных ужей увеличилась.

Ключевые слова: герпетофауна, одесские лиманы.

**To the Study of the Herpetofauna in the Sukhyi Estuary Valley (Ukraine). Nekrasova O.D.** — Since the beginning of the XX century within the area of the estuary records were made of 5 species of amphibians and 7 species of reptiles of which 3 are listed in the Red Data Book of Ukraine. Over the past 5 years numbers of amphibians have decreased, but numbers of the snakes *Natrix natrix* and *N. tessellata* increased.

Key words: herpetofauna, Odesa's estuaries.

### Введение

Сухой (Клейнлибентальский) лиман расположен в Причерноморье Одесской области Украины, западнее Одессы. Более полувека назад (до 1957 г.) он был отделен от моря песчаной косой и использовался как рыбохозяйственный водоем. Затем в южной, прилегающей к морю части лимана, были проведены дноуглубительные работы по созданию канала глубиной 14 м, а на берегах сооружены Иличёвский порт и судоремонтный завод. Северная часть лимана представляет собой вытянутый в северо-западном направлении мелководный водоём, отделённый от портовой зоны переправой в виде понтонного моста. В верховье этой части находятся пресноводные источники. В лиман впадают реки Дальник (с севера) и Аккаржанка (с запада). Солёность воды в северной части лимана не превышает 4 ‰. В средней зоне северной части лимана находится песчаная коса. Глубина здесь около 1,5 м, грунты представлены чёрными илами с примесью песка и ракушек. Солёность воды колеблется в пределах 10,9–12,3 ‰ (Варигин, Рыбалко, 2009). В связи с тем, что территория Причерноморья активно осваивается людьми, то участков, где сохранились естественные комплексы животных и растений, очень мало и необходимость в их изучении не вызывает сомнений. Такие экосистемы на лиманах только в последнее время начинают активно «осваиваться» для садово-огородной, рекреационной и др. деятельности человека, а исторически использовались для транспортных (судоходных и др.) и рыбозаготовительных целей. При-

чём технозона в последнее время мало используется людьми и представляет собой остатки природных или восстановившихся прибрежных степных экосистем с редкими (краснокнижными) элементами флоры и фауны. Такие территории не только биотопически разнообразны, но и представляют собой экотоны, существующие на границе разных сред и экосистем. Особый интерес представляет Сухой лиман, современных данных по герпетофауне которого недостаточно. Большинство научных работ посвящено изучению герпетофауны Одессы и Одесской области или некоторым регионам Причерноморья (Браунер, 1906–1907, 1923; Волянський, 1928; Тарашук, 1987; Котенко, 1999, 2007; Доценко, Радченко, 2005; Деркач и др., 2007; Біляков, Тарашук, 2008; Беляков, 2011; Дузь, 2011 и др.). Целью наших исследований в течении 8 лет был мониторинг герпетофауны долины Сухого лимана.

## Материал и методы

Исследования проводили в 2006–2013 гг. на следующих модельных участках долины Сухого лимана (рис. 1, табл. 1): № 1. пос. Великодолинское (р. Аккаржанка, Пиляевские пруды); № 2. пос. Александровка — с. Малодолинское; № 3. с. Новая Долина — с. Великий Дальник (р. Дальник); № 4. с. Прилиманское (ручьи, озера); № 5. с. Сухой лиман (Сухолиманское водохр., коттеджи, дачные участки, рыбное хозяйство); № 6. с. Малодолинское — с. Таирово (Таировское вдхр.); № 7. Устье Сухого лимана (ок. Иличёвского порта, технозона); № 8. окр. с. Бурлачья Балка, пос. Люстдорф и дачный поселок на берегу моря.

Учёт численности проводился стандартным маршрутным методом, вдоль береговой линии, длиной минимум 100 м. Изучение морфологических показателей животных: метрических, рисунка и окраски тела проводили прижизненно, а также с помощью цифровых фотоснимков (фотоаппарат Olympus SP570UZ).



**Рис. 1.** Исследуемые участки долины Сухого лимана (№ 1–8, объяснения см. в материалах и методах).

**Fig. 1.** Plots of studied wetlands of the Sukhyi Estuary (№ 1–8, see materials and methods).

Таблица 1. Список амфибий и рептилий долины Сухого лимана.

Table 1. List of amphibians and reptiles of wetlands of the Sukhyi Estuary.

| Латинское название                           | Русское название        | Статус*                | Участок (№)    |
|--|-------------------------|------------------------|----------------|
| AMPHIBIA                                     | ЗЕМНОВОДНЫЕ             |                        |                |
| <i>Lissotriton vulgaris</i> (Linnaeus, 1758) | Обыкновенный тритон     | МСОП (LC), БК (3)      | 1              |
| <i>Bombina bombina</i> (Linnaeus, 1761)      | Краснобрюхая жерлянка   | МСОП (LC), БК (2)      | 1?             |
| <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)     | Обыкновенная чесночница | МСОП (LC), БК (2)      | 1, 3           |
| <i>Bufo viridis</i> Laurenti, 1768;          | Зеленая жаба            | МСОП (LC), БК (2)      | 8              |
| <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)  | Озерная лягушка         | МСОП (LC), БК (3)      | 1-5, 6**       |
| REPTILIA                                     | ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ          |                        |                |
| <i>Emys orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)     | Болотная черепаха       | МСОП (NT), БК (2)      | 1-5, 6**       |
| <i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758         | Прыткая ящерица         | МСОП (LC), БК (2)      | между 1 и 2; 3 |
| <i>Lacerta viridis</i> (Laurenti, 1768)      | Зеленая ящерица         | ЧКУ, МСОП (LC), БК (2) | 1-8            |
| <i>Hierophis caspius</i> (Gmelin, 1789)      | Желтобрюхий полоз       | ЧКУ, МСОП (LC), БК (2) | 5-8            |
| <i>Elaphe sauromates</i> (Pallas, [1814])    | Сарматский полоз        | ЧКУ, МСОП (LC), БК (2) | 4, 6, 8        |
| <i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758)        | Обыкновенный уж         | МСОП (LR/lc), БК (3)   | 1-2, 4-5, 6**  |
| <i>Natrix tessellata</i> (Laurenti, 1768)    | Водяной уж              | МСОП (LC), БК (2)      | 2, 4-8         |

Примечание: \* - В скобках для красных списков отмечена категория и статус, для конвенций - номер приложения; ЧКУ — Красная книга Украины (2009); МСОП — Красный список Международного союза охраны природы (IUCN Red List); БК — Бернская конвенция; \*\* - северная часть Таировского вдхр. (рис. 1); ? — необходимо дополнительное исследование для уточнения информации.

## Результаты и их обсуждение

Прибрежная морская территория Сухого лимана представляет собой уникальный комплекс охраняемых припортовых биоценозов (технозону, рис.1: № 7), где сохранились такие растения как - ирис карликовый, гиацинтик беловатый, гадючий лук, мак и др. (определение О.М. Деркача), в районе поселков и дачных участков они встречаются эпизодически. Кустарники немногочисленны и представлены в основном шиповником, боярышником, лохом, акацией белой (робиния). Заросли тростника служат убежищем для малых белых и рыжих цапель, лебедей, больших бакланов, лысух, черношеих гагар, по берегам встречаются фазаны, рябчики и др.

птицы. Из краснокнижных членистоногих встречаются: травяной краб (12.08.2013 уч. № 7–8), поликсена (по всем участкам 2006–2013 гг.; а на уч. № 5 летом — 2,5 ос./100 м, возле рыб. хоз-ва; 15.08.2012), махаон (по всем участкам 2006–2013 гг.; а на уч. № 8 весной — 5 ос./100 м; 24.04.2013), ксилокопа, мухоловка обыкновенная (лето 2010–2013 гг., уч. № 8) и др. В разные сезоны года доминируют разные виды. В 2011 г. нами здесь были описаны новые виды насекомых для фауны Украины: жук-долгоносик, *Sternuchopsis karelini* (Coleoptera, Curculionidae) (17.08.2011, № 8; Назаренко, Некрасова, 2011) и коровка-арлекин, *Harmonia axiridis* (Coleoptera, Coccinellidae), появившейся в 2011 г. в окр. Сухого лимана (24.07.2011, № 5; Некрасова, Титар, 2012). В результате наших исследований и литературных данных было выявлено, что герпетофауна Сухого лимана и окрестностей (в том числе и пресноводных речек) представлена пятью видами амфибий и семью видами рептилий, из них три "краснокнижных".

**Обыкновенный тритон, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758)**

По литературным данным обыкновенный тритон встречается р. Аккаржанка (Гросслибентальская речка) (Волянский, 1928). Необходимы дополнительные исследования, т. к. в прудах возле Сухого лимана он нами не был найден, а в солоноватых водах лимана его никто никогда не встречал.

**Краснобрюхая жерлянка, *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761)**

Находится в списках животных, которые подлежат строгой охране (II приложение Бернской конвенции).

По наблюдениям Б. Е. Волянского (1928) на левом берегу Сухого лимана до дачи Ковалевского жерлянка не наблюдалась. А вот по правому берегу этого лимана до Днестра в пресных источниках её много. Также её находили в р. Аккаржанка (Гросслибентальская речка) (Волянский, 1928). По нашим данным, несмотря на весенний круглосуточный «вокал» и активность в сумерках жерлянки вдоль Днестра в 2012–2013 гг. (от с. Беляевка до г. Овидиополь), в пресных водоёмах и ручейках окрестностей Сухого лимана нам её обнаружить не удалось.

**Обыкновенная чесночница, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)**

Находится в списках животных, которые подлежат строгой охране (II приложение Бернской конвенции).

Б. Е. Волянский (1928) находил чесночниц на хуторах по дороге (также в огородах, колодцах) до с. Дальник, а также её было много (личинки, взрослые) на р. Аккаржанка (Гросслибентальская речка) (Волянский, 1928). В настоящее время по сообщениям местных жителей её находили на грунтовой дороге вдоль с. В. Дальник, но эти данные необходимо проверять.

**Зеленая жаба, *Bufo viridis* Laurenti, 1768**

Находится в списках животных, которые подлежат строгой охране (II приложение Бернской конвенции).

По литературным данным в начале XX в. зеленой жабы в окр. Одессы было много (Пендель, 1925; Волянский, 1928). Также её находили в окр. пос. Великодолинское (Гросс-Либенталь).

Нами зеленая жаба была обнаружена на дачных участках во время дождя в июне 2006 г. в 200 метрах от моря (южнее с. Бурлачья Балка; уч. № 8).

**Озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)**

По литературным данным озерную лягушку в начале XX в. наблюдали в небольших водоёмах вдоль морского побережья от дачи Ковалевского до Сухого лимана (длиной 25–38 мм; 10.05.1924), р. Аккаржанка (Гросслибентальская речка) и в прудах Дальницкой балке (Волянский, 1928). Этот вид наблюдался возле с. Сухой лиман (Доценко, 2006) — в августе 2001–2002 гг. 36–45 ос./км и в августе 2004 г. 7–11 ос./км.

По нашим данным на исследуемой территории из комплекса зелёных лягушек встречаются только озерные лягушки. Они встречаются только на участках № 1–5 и в небольших прудиках северной части уч. № 6 (речках — Аккаржанка, Дальник; водохранилищах — Александрийское, Сухолиманское, северная часть Таировского, водоемы ближе к железнодорожному (ж/д) переезду и сопутствующие пруды возле этих участков). Причем наибольшая численность лягушек наблюдалась в прудах возле Александровского вдхр. — 3–5 ос./м (рис. 1, № 2, август, 2012), а в районе левого берега Сухолиманского вдхр. — 0,17–0,30 ос./м (рис. 1, № 5, август, 2012).

Большинство экземпляров озёрной лягушки имели дорсомедиальную полосу — 96,2 % ос. (уч. № 5; n = 26 ос., 01.08.2011). В Дунайском биосферном заповеднике (Одесская обл.), где комплекс зелёных лягушек представлен — озерной (R), прудовой (L) лягушками и их гибридом (E), у озерных лягушек дорсомедиальную полосу имели — 55,6 % ос. (n = 284 ос., 2008–2011 гг., Некрасова, 2013).

#### **Болотная черепаха, *Emys orbicularis* Linnaeus, 1758**

Находится в списках животных II Приложения Бернской конвенции (подлежит строгой охране) и в красном списке Международного союза охраны природы (МСОП — вид близкий к состоянию угрозы исчезновения (NT)).

А. Р. Пендель (1925) отмечал, что черепаха достаточно редкая в приморских водоемах. Однако Б.Е. Волянский (1928) высказывает мнение, что черепахи остались в районе р. Аккаржанка (Гросслибентальская речка), а в других местах, возможно, бывают в результате разливов Днестра (в т. ч. и в Сухом лимане). Тем не менее новорожденная черепаха была им найдена 17 мая 1924 г. на Сухом лимане (25 X 20 мм; Волянский, 1928: С. 86).

По нашим данным черепаха довольно многочисленна в районе Сухолиманского водохранилища (№ 5). Так, в небольших водоёмах у железнодорожного переезда 24.07.2011 г. наблюдалось одновременно скопления до 7 молодых черепах, с длиной панциря 10–13 см на 133 м береговой линии (5,3 ос./100 м). В основном она также встречалась в небольших водоемах и каналах летом 2012–2013 гг. на участках: № 1 в замусоренном озере п. Великодолинское и р. Аккарджанка; № 2 пос. Великодолинское — с. Малодолинское; № 4 южнее с. Прилиманское; № 5 в р-не «Рыбного хозяйства» и с. Сухой лиман; реже в небольших водоёмах в районе уч. № 6 северной части Таировского водохранилища (ближе к ж/д переезду, 2012). Угрозу сокращения численности этого вида черепахи представляют не только разрушение местообитаний, но и ловля их местными жителями, часто их вытаскивают рыбаки.

#### **Прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758**

Находится в списках животных, которые подлежат строгой охране (II приложение Бернской конвенции).

Б. Е. Волянский (1928) указывает о пребывании этого вида в канавах с кустами вдоль дороги от пос. Великодолинского (Грос-Либенталь) до с. Малодолинское (Кляйлибенталь), а также вдоль Сухого лимана. Также ее встречали в окр. Одессы: Браунер А.А. (1904); Доценко И.Б. (2004) (Доценко, Радченко, 2005).

По нашим данным на территории района Сухого лимана прыткая ящерица встречается реже, чем зеленая. Так, на берегу вдоль Сухого лимана она вообще не была найдена, там встречается только зеленая ящерица. А этот вид был найден в полностью измененном биотопе (антропогенном) вдоль дороги возле с. Новая Долина совместно с зеленой ящерицей, которая численно преобладала, недалеко от влажного биотопа (25.08.2012, № 3; р. Дальник), в окр. п. Великодолинское (21.06.2013, рыб.хоз; между № 1 и № 2). По-видимому, этот вид необходимо искать возле крупных населенных пунктов.

**Зелёная ящерица, *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768)**

Занесена в Красную книгу Украины (ЧКУ, 2009; категория — уязвимый вид) и в списки животных II Приложения Бернской конвенции (подлежит строгой охране).

Ранее указывалось на широкое распространение зелёной ящерицы в этом районе — кручи вдоль Сухого лимана и моря до Одессы (Волянський, 1928). Также её встречали в Одессе и окрестностях: А. А. Браунер (1901, 1903–1904, 1910); И. Б. Доценко (2004) (Доценко, Радченко, 2005).

Нами этот вид также был найден как в г. Одесса и её окрестностях — Черноморка, Червонный Хутор и др. (2012–2013 гг.), так и на всех исследуемых участках (рис. 1). Зарегистрирована зелёная ящерица в весенне-летний период в самых разнообразных стациях — от припортовой территории и побережья моря (в т. ч. окр. Ильичёвска, № 7, 2010–2013 гг.), дачных участков (№ 8, 2010–2012 гг.) до побережья лимана и рек, а также в сёлах и окрестностях — Малодолинское (№ 6, 2012 г.), Таирово (№ 6, 2010–2013 гг.), Прилиманское, восточный берег Грибного канала до с. Сухой лиман и окрестностей (№ 4, № 5, 2012–2013 гг.), Великодолинское (№ 1–2, 2012 г.), Александровка (№ 2, 2012 г.), Новая Долина (№ 3, 2012 г.), Бурлачья Балка и дачные участки (№ 8, 2010–2013 гг.), а также в Дальницком заказнике (21.06.2013). Изредка можно её встретить на полностью застроенных (забетонированных) участках (рис.1, № 8, причалы 121, 122; август 2013, единичные находки). Вдоль лимана в технозоне и ж/д путях (с. Бурлачья Балка — с. Таирово) она достаточно многочисленна и численность достигает — 0,2–2 ос./м, возле кустарниковой растительности — до 4 ос./м ящериц разного возраста, предпочитает затенённые экотонные местообитания (2012 г.). Поэтому необходимо отметить, что популяции этого вида в основном сохранились на заброшенных территориях и там, где ведётся наименьшая деятельность человека. Часто ящерицы гибнут на дорогах или становятся жертвами местного населения, а также их отлавливают на продажу. Взрослых ящериц в светлое время трудно встретить, избегают встреч с людьми. Активен в основном молодняк (коричневого окраса), поэтому многие исследователи и принимают его за другой вид — пряткую ящерицу.

**Водяной уж, *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768)**

Находится в списках животных, которые подлежат строгой охране (II Приложение Бернской конвенции).

По литературе известно, что водяной уж распространён в «биоценозе скал» от Днестра до Тилигульского лимана, в т. ч. возле Сухого лимана, в районе р. Аккаржанка (Гросслибентальская речка), Дальницкой балке и др. (Волянський, 1928). Однако другими исследователями с 2001–2005 гг. в районе Сухого лимана (близ с. Сухой лиман) ужи не регистрировались (Доценко, Радченко, 2005).

Нами с 2010 г. наблюдается большое количество ужей этого вида возле с. Сухой лиман (№ 5), что говорит об увеличении численности вида. Так, в летний период 2012 г. со стороны Рыбного хозяйства зарегистрировано 5 ужей (разных возрастных групп) на 200 м причала (2,5 ос./100 м), такая же численность возле с. Таирово (№ 6). В весенний период на берегу маленьких водоёмов возле ж/д переезда (№ 5; 20.04.2013) до 3–5 ужей на 1 м, а на многолюдном берегу водохранилища весной — 4,6 ос./100 м, наблюдались скопления. При этом водяные ужи были замечены почти на всех участках. В припортовой территории встречались ужи возле моря (№ 7–8, июнь 2012 г., апрель 2013 г.), 21.06.2013 недалеко возле моря был найден серый ювенильный экземпляр длиной 27 см и 14.08.2013 там же молодой экземпляр 43 см. К 2013 г. численность ужей в припортовой зоне увеличилась. Также ужи были обнаружены на левом и правом берегу Таировского водо-

хранилища (№ 6, 2010–2012 гг., апрель 2013 г.); Александрийского вдхр. (№ 2, лето 2012 г.) и в озере южнее с. Прилиманское (№ 4, 2012). Необходимо отметить, что водяных ужей активно уничтожают местные жители. Так, в апреле 2013 г., возле с. Таирово было найдено в гидрологическом колодце 13 водяных ужей убитых местными жителями, общей длиной 50–94 мм. По сообщениям местных жителей возле поселка на Сухом лимане за весну 2012 г. убито до полусотни этих змей.

Для этой местности водяные ужи указываются длиной — 1020 мм (Волянський, 1928). В водохранилищах Сухого лимана весной 2013 г. было встречено большое количество крупных змей. Самые большие экземпляры достигали 1040 мм. В основном ужи серого-оливкового окраса, только около 3 % — были меланистами (n = 34 ос.). В дальнейшем по морфологии ужей нами будет подготовлена отдельная статья.

#### **Обыкновенный уж, *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)**

В литературе упоминается, что этот вид обитает везде на морском побережье от Санжейки до Тилигульского лимана и на кручах Сухого лимана (Волянський, 1928). Также возле с. Сухой лиман (2001–2002 гг., И.Б. Доценко; Доценко, Радченко, 2005).

Обыкновенного ужа в долине Сухого лимана значительно меньше, чем водяного, а на морском побережье мы его не находили. Этот вид наблюдался нами в 2010–2013 гг. на пресноводных или малосолёных участках — начиная с северной части Таировского вдхр. (уч. № 6); затем больше всего его находили в Сухолиманском вдхр. (№ 5), 2,7 ос./100 м (24.07.2011); окр. с. Прилиманское (№ 4); Александровском вдхр. (№ 2); в окр. Великодолинское (№ 1).

Б. Е. Волянский (1928) упоминает, что в окр. Одессы встречается 2 цветовые формы: светлая и темная (Никольский, 1916: с. 49, предположительно — *N. natrix natrix* и *N. natrix atra*).

Нами на территории Сухого лимана отмечено два подвида ужа: *N. natrix natrix* светлые и тёмные формы, а также *N. natrix persa* Pallas, 1814 (единичная находка с. Сухой лиман, 24.04.2013, самка общей длиной 95 см; 2.08.2013 отложила 18 яиц). Необходимо отметить, что светлые формы ужей имеют тёмные пестрины, подобные водяным ужам. Причём, ранее в Одесской области персидский подвид ужа находили в Дунайском биосферном заповеднике (Кармышев, Мануилова, 2003; Некрасова, 2010–2012 гг., неопубликованные данные).

#### **Желтобрюхий (каспийский) полоз, *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789)**

Занесён в Красную книгу Украины (ЧКУ, 2009; категория — уязвимый вид) и в списки животных II Приложения Бернской конвенции (подлежит строгой охране).

По литературным данным желтобрюхий полоз был широко распространён в окр. Одессы, в т. ч. и на Сухом лимане (Волянський, 1928), причем полоз достигал размеров 2203 мм. Находили его также в окрестностях населённых пунктов в 1994–2006 гг. — с. Сухой лиман, с. Бурлачья Балка (Деркач и др., 2007; Біляков, Тарашук, 2008), 18.08.2004 в с. Сухой лиман (И.Б. Доценко, личные наблюдения; Доценко, Радченко, 2005).

В 2006–2010 гг. желтобрюхи часто встречались в питомнике для саженцев (№ 8 сейчас пос. Люстдорф), в окр. Ильичёвска (№ 7, лето, 2010 г.), 4.08.2013 — северная часть с. Малодолинское (№ 6). Находили также этих змей часто сбитыми на дороге — 8.08.2011 г. вдоль лимана (№ 7, 200 м от моря); 19.08.2012 г. в с. Таирово (№ 6, 110 см); 21.06.2013 возле п. Люстдорф (№ 8, 160 см, самец), видимо, гнался за зеленой ящерицей (там же остатки хвоста ящерицы). Часто полоз становится жертвой местного населения из-за агрессивного характера — в августе 2011 был найден убитый полоз возле причала 144 (№ 8).

### Сарматский (палласов) полоз, *Elaphe sauromates* (Pallas, [1814])

Занесён в Красную книгу Украины (ЧКУ, 2009; категория — уязвимый вид) и в списки животных II Приложения Бернской конвенции (подлежит строгой охране).

Этот вид встречается реже, чем желтобрюх. Ранее полоз был обнаружен в 1994–2006 гг. — с. Бурлачья Балка, с. Малодолинское (Деркач и др., 2007; Біляков, Тарашук, 2008). Нами был обнаружен этот полоз южнее с. Прилиманское (№ 4, весной 2012 г.) в районе фермы. Как и предыдущий вид, часто становится жертвой населения, а также вылавливается для содержания в неволе и продажи.

Необходимо отметить, что долина Сухого лимана представляет собой антропогенную территорию, где ведется активная деятельность человека. Поэтому уникальными являются участки, где такая деятельность минимизирована (технозона в устье Сухого лимана — с. Бурлачья Балка, прибрежная зона возле с. Малодолинское) или участки, где еще сохранились квази-природные элементы — южнее с. Прилиманское (с пресноводными источниками), восточный берег Грибного канала именно такие места нуждаются в охране и создании заповедных объектов (ПЗФ). В результате многолетней работы было выявлено, что в экотонных биотопах водно-болотных угодий более чем за 80-летний период сохранилось наибольшее количество видов растений и животных, особенно это касается герпетокомплексов (Волянський, 1928). Из 5 видов амфибий и 7 видов рептилий, зарегистрированных на данной территории, наиболее распространёнными в долине Сухого лимана являются (в порядке уменьшения; табл. 1): зелёная ящерица (ЧКУ); болотная черепаха; озёрная лягушка; водяной и обыкновенный ужи. Причем увеличение численности водяного ужа наблюдается в последние годы (2010–2013 гг.). При этом большая часть змей гибнет от рук местных жителей, которые принимают их за гадюк. Поэтому нами проводится разъяснительная работа среди местного населения по охране этих животных.

В связи с климатическими и ландшафтными изменениями меняются ареалы животных, появляются новые виды в результате прямого или косвенного воздействия человека. Так, в Одесской области были сделаны следующие находки — в Одессе устоявшаяся популяция туркестанского геккона, *Tenuidactylus (Cyrtopodion) fedtschenkoii* (Strauch, 1887), в Ильичёвском порту геккона *Hemidactylus* sp. (Дузь, 2011; Дузь и др., 2012), а также довольно часто наблюдается в водоёмах Одессы и окрестностей экзотическая красноухая черепаха, *Trachemys scripta* (Schöerff, 1792). Поэтому необходимо продолжать мониторинговые исследования в долине Сухого лимана, особенно, в районе Ильичёвского порта, где возможно появление новых инвазивных видов.

*Автор выражает благодарность Тарасу Викторовичу Колоцу, Максиму Борисовичу Болотову за содействие и помощь при выполнении данной работы.*

Біляков І.В. Динаміка стані популяції земноводних і пресмикаючихся Одеської області // Матеріали других наукових читань пам'яті Сергія Тарашука (6–7 квітня 2011 р.) — Миколаїв : ЧДУ ім. Петра Могили, 2011. — С. 29–31.

Біляков І.В., Тарашук С.В. До поширення у Північно-Західному Причорномор'ї деяких видів змій, які перебувають під особливою охороною в Україні // Знахідки тварин Червоної книги України. — 2008. — С. 16–22.

Браунер А.А. Гады Бессарабии // Тр. Бессараб. Об-ва естествоиспытателей. — Одесса, 1906–1907. — С. 1–6.

Варигин А.Ю., Рыбалко А.А. Видовое разнообразие зообентоса Сухого лимана (Северное Причерноморье) // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної наукової конференції. Zoocenosis, 2009. — Дніпропетровськ: Ліра, 2009. — С. 41–42.

- Волянський Б.С. Земноводні та плазуни околиць міста Одеси (Етюди до ойкології та економічного значення) // Зап. природничо-математичної секції Одеськ. наук. при УАН тов-ва. — Одеса, 1928. — 2. — С.75–109.
- Деркач О.М., Беляков І.В., Коломієць Г.В., Коломієць О.В., та ін. Збереження біорізноманіття в Приморсько-степовому екокоридорі. Каталог видів флори і фауни, що знаходяться під особливою охороною в Україні та є вразливими при здійсненні лісогосподарських заходів / Відп. ред. С.В. Тарашук. — К. : Громадська організація «Веселий Дельфін», 2007. — 105 с.
- Доценко І.Б., Радченко В.И. Герпетофауна антропогенних ландшафтов Николаевской и Одесской областей // Зб. праць Зоолог. музею. — 2005. — 37. — С. 109–120.
- Дузь С.Л. Новый вид рептилий Одессы и фауны Украины — туркестанский геккон // Сб. научных статей. КУ «Одесский зоопарк». — 2011 г. — (<http://zoo.ua/node/35>).
- Дузь С.Л., Кукушкин О.В., Назаров Р.А. О находке туркестанского геккона, *Tenuidactylus fedtschenko* (Sauria, Gekkonidae), в юго-западной Украине // Современная герпетология. — 2012. — 12, № 3–4. — С. 123–133.
- Кармышев Ю.В., Мануилова О.Н. Морфологическая изменчивость ужа обыкновенного (*Natrix natrix*) на юге Украины // Вест. зоологии. — 2003. — 37, № 4. — С. 81–83.
- Котенко Т.И. Збереження плазунів та земноводних. Приморсько-степовий екокоридор // Жива Україна. — 1999. — № 3, 4. — С. 13.
- Котенко Т.И. Роль Азово-Черноморского функционального экоридора в сохранении пресмыкающихся // Наук. віс. Ужгород. уні-ту, Сер. Біологія. — 2007. — 21. — С. 20–54.
- Назаренко В.Ю., Некрасова О.Д. Первая находка жука-долгоносика *Sternuchopsis karelini* (Coleoptera, Curculionidae) в Одесской области // Вест. зоологии. — 2011. — 45, № 6. — С. 512.
- Некрасова О.Д. До використання морфологічних особливостей зелених жаб на прикладі *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Ranidae) Кілійського гирла // Зб. наук. праць за матеріалами V Міжнар. наук. конф. «Актуальні проблеми дослідження довкілля». — Т. 1. (23–25 травня 2013 р., м. Суми). — Суми : СумДПУ ім. А.С. Макаренка, 2013. — С. 208–211.
- Некрасова О.Д., Титар В.М. К изучению распространения инвазивного вида *Harmonia axiridis* (Coleoptera, Coccinellidae) на территории Украины // Матеріали III міжнар. науч.-прак. конф. «Сучасні проблеми біології, екології та хімії» (Запоріжжя, 11–13 травня 2012 г.). — Запоріжжя. — 2012. — С. 151–152.
- Никольский А.М. Пресмыкающиеся (Reptilia). — 2. — Петроград, 1916. — 350 с.
- Пендель А.Р. Матеріали к изучению пресноводной фауны окрестностей Одессы // Вісн. Одеськ. комісії краєзнавства при Укр. Акад. Наук. — Одеса, 1925. — № 2-3. — 19 с.
- Тарашук С.В. Герпетофауна Северо-Западного Причерноморья и ее изменения под действием антрополических факторов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1987. — 25 с.

УДК [598.11:639.1.04]: 59.006

## НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО РАЗВЕДЕНИЮ И ВЫРАЩИВАНИЮ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ЧЕРЕПАХИ, *TESTUDO GRAECA* (REPTILIA, TESTUDINES) В УСЛОВИЯХ ОТКРЫТОГО ВОЛЬЕРА

Н.Э. Новрузов

Институт зоологии НАН Азербайджана,  
проезд 1128, квартал 504, AZ1073 Баку  
E-mail: niznovzoo@mail.ru

**Некоторые данные по разведению и выращиванию средиземноморской черепахи, *Testudo graeca* (Reptilia, Testudines) в условиях открытого вольера. Новрузов Н.Э.** — Приводятся результаты исследований по разведению и выращиванию молодняка средиземноморских черепах в условиях открытого вольера с целью сохранения и восполнения их численности в природе.

Ключевые слова: средиземноморская черепаха, разведение, вольер.

**Some Data on Breeding and Rearing of the Mediterranean Tortoises, *Testudo graeca* (Reptilia, Testudines) at the Conditions of an Open-Air Enclosure. Novruzov N.E.** — The results of investigation on breeding and rearing of juveniles of the Mediterranean Tortoises at the conditions of an open-air enclosure for the purpose of completion of number of their population in the nature are provided.

Key words: Mediterranean Tortoise, breeding, open-air enclosure.

### Введение

Ареал средиземноморской черепахи, *Testudo graeca* (Linnaeus, 1758), охватывает северную Африку, южную Европу, юго-западную Азию и Кавказ (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 2004). Вид включён в международный список охраняемых видов (IUCN Red List of Threatened Animals), в список Конвенции о международной торговле видами дикой флоры и фауны — Приложение II (Convention on International trade in endangered species of wild fauna and flora — CITES), в Приложение II Бернской конвенции (Bern Convention), Красную книгу Российской Федерации (Даревский, 2001).

О подвидовой систематике этого вида единого мнения все еще не существует. Разными авторами выделяются от 15 до 20 подвидов. В настоящее время самыми достоверными принято считать данные о существовании 10 подвидов: *T. g. graeca*, *T. g. iberica*, *T. g. armenica*, *T. g. buxtoni*, *T. g. zarudnyi*, *T. g. cyrenaica*, *T. g. marokkensis*, *T. g. nabeulensis*, *T. g. soussensis*, *T. g. terrestris* (Rhodin, et al., 2010).

Подвид средиземноморской черепахи, *T. g. iberica* (Pallas, 1814), довольно широко распространён в Азербайджане. Встречается на равнинах, населяя сухие степи, на холмистых участках предгорий с травянистым покровом, на склонах гор,

покрытых кустарниками и травянистой растительностью, в низменных лесах и садах, может осваивать посевные площади, лесозащитные полосы и виноградные плантации (Алекперов, 1975). Под влиянием антропогенного пресса и в характерных местообитаниях численность этого вида неуклонно снижается. Основным фактор, приводящий к сокращению численности средиземноморской черепахи в пределах республики, — незаконный отлов на продажу и сокращение площадей естественных местообитаний в результате хозяйственной деятельности человека (Алекперов, 1981; Алиев и др., 1983; Алиев, Ганиев, 1997). Из-за резкого сокращения численности средиземноморская черепаха еще около 30 лет назад была включена в Красную книгу Азербайджана (1989). По учётам численности, проведенным в республике к 2000 г., плотность популяции этих черепах составляла в разных районах от 10 до 16 ос. на 10 км маршрута (Джафарова, 2000). В последние 10 лет процесс урбанизации принял еще большие масштабы, что не могло не сказаться на численности этого вида. По данным учетов численности проведенных автором на Абшеронском полуострове и в юго-восточном Гобустане в 2012 г, плотность популяции составила в среднем 2,8 ос. на 10 км маршрута. Для предотвращения резкого снижения численности средиземноморской черепахи в Азербайджане были приняты некоторые меры. В частности, в 2003 г. был создан Ширванский национальный парк и Ширванский государственный природный заповедник, где взяты под охрану многие представители местной фауны, в том числе и черепахи. Взяты они под защиту и на территории Гобустанского историко-художественного заповедника, созданного еще в 1966 г. Сотрудниками лаборатории герпетологии Института зоологии НАН Азербайджана регулярно пропагандируются цели и задачи охраны редких и исчезающих представителей герпетофауны в средствах массовой информации. Кроме того, во всех районах республики в период проведения сельскохозяйственных работ рекомендовано проводить операцию «Внимание, черепаха!». Всех этих мероприятий недостаточно для своевременного решения проблемы. Необходима разработка более действенных мер по оптимизации охраны вида, созданию устойчивых территориальных группировок черепах.

Целью исследования было изучение особенностей экологии, разведения и выращивания на территории Азербайджана средиземноморских черепах в вольерных условиях.

## Материал и методика

Работа проводилась с 2000 по 2012 гг. в открытом экспериментальном вольере, оборудованном на одном из дачных участков Абшеронского полуострова. Площадь вольера составляла 0,6 га. Условия, созданные черепахам были максимально приближены к естественным. Для проведения работы были отобраны 8 крупных половозрелых особей (6♀ и 3♂) из черепах, обитающих в окрестностях дачных участков на территории Абшеронского полуострова. Питание черепах осуществлялось на 80 % за счёт ресурсов вольера. Раз в неделю их подкармливали сочными растительными кормами, мясным фаршем и поили с добавлением в обычную воду минеральных и витаминных добавок. Изучались кладки яиц, условия их инкубации в гнездовых камерах и динамика роста молодняка в течение первого года жизни. Температуру и относительную влажность в гнездовых камерах определяли портативным электротермометром ТРТ-133 и психрометром РН-300. Показания снимали трижды за день (утром, днем и вечером). Для расчётов брались средние значения показателей. Были исследованы основные стандартные морфологические признаки родившихся в вольере черепах. Все линейные промеры черепах выполнялись штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Массу тела определяли

при помощи электронных весов SCA-301 (точность до 0,1 г). Для оценки интенсивности роста черепах использовались минимальные и максимальные значения их весовых и линейных характеристик. Морфометрические и другие цифровые данные статистически обрабатывали с использованием программы Microsoft Office Excel 2007.

## Результаты и обсуждение

Период активности черепах начинался с середины марта и заканчивался к концу октября. Зимовка продолжалась от 4 до 5 месяцев. Первыми из зимовки появлялись взрослые самки. Несколько позже неполовозрелые особи и взрослые самцы. Первые спаривания черепах наблюдали в апреле — мае, последние в августе. Ежегодно в сезон размножения самки черепах производили 2, реже 3 кладки яиц (по 3–12 яиц в кладке,  $M = 7,8$ ). В первых кладках яиц, как правило, бывает больше, чем в последующих. Откладывание яиц наблюдалось с начала июня до середины августа. Несколько раз наблюдалось порционное откладывание яиц в разные участки вольера с перерывом в 2–3 дня. Всего за год одна взрослая самка откладывала от 12 до 28 яиц. Длина яиц варьировала от 38,9 до 52,1 мм ( $M = 43,5$  мм), при массе от 18,7 до 24,4 г ( $M = 21,5$  г). Инкубационный период продолжался от 56 до 78 дней. Молодые появлялись с середины июля до конца сентября. За все время проведения работы имеющиеся в наличии маточное поголовье отложило 538 яиц. Вылупляемость в разные годы составляла от 87 до 95 % ( $M = 92$  %) и зависела от климатических условий в летние месяцы. Данные за 2000, 2004, 2010–2012 гг. по температурно-влажностному режиму инкубации яиц в гнездовых камерах и результатам вылупляемости приведены в таблице (табл. 1).

Из табличных данных видно, что наибольшее количество погибших и аномально рожденных черепах наблюдается при наиболее высоких температурах инкубации и низкой влажности отмеченных в 2000 и 2010 гг.

В течение первых 3 месяцев жизни отсев молоди составлял 2,5–7,5 % ( $M =$

*Таблица 1. Результаты инкубации яиц черепах при различных условиях температуры и влажности.*

*Table 1. Results of incubation of eggs of tortoise under various conditions of temperature and humidity.*

| Температура, °C |             | Влажность, % |             | N  | Результаты инкубации |            |                    |                   |
|-----------------|-------------|--------------|-------------|----|----------------------|------------|--------------------|-------------------|
| Min–max         | M ± m       | Min–max      | M ± m       |    | родились             |            | погибли            |                   |
|                 |             |              |             |    | Нормальные           | Аномальные | В начале инкубации | В конце инкубации |
| 23–25,6         | 24,3 ± 0,18 | 68–72,4      | 70,1 ± 0,25 | 38 | 34                   | 2          | 0                  | 2                 |
| 26–28,3         | 27,1 ± 0,28 | 57–60,5      | 58,8 ± 0,31 | 40 | 39                   | 0          | 0                  | 1                 |
| 28–32,6         | 30,2 ± 0,18 | 46–49,1      | 47,7 ± 0,14 | 43 | 43                   | 0          | 0                  | 0                 |
| 30–33,8         | 32,0 ± 0,31 | 38–41,9      | 39,6 ± 0,20 | 31 | 25                   | 4          | 2                  | 0                 |
| 36–39,2         | 37,5 ± 0,13 | 28–30,9      | 29,3 ± 0,29 | 34 | 18                   | 10         | 5                  | 1                 |

**Таблица 2. Основные морфометрические параметры ювенильных черепах после рождения и после первой зимовки (n = 248).****Table 2. The basic morphometric parameters of juvenile tortoises after a birth and after the first wintering (n = 248)**

| Признак,<br>(мм) | Min-max             |                         | M ± m               |                         |
|------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|-------------------------|
|                  | После<br>вылупления | После<br>первой зимовки | После<br>Вылупления | После<br>первой зимовки |
| L.car.           | 39,1–47,1           | 40,9–48,5               | 43,3 ± 0,25         | 46,3 ± 0,27             |
| Lt.car.          | 36,6–43,1           | 39,7–47,7               | 37,7 ± 0,83         | 43,8 ± 0,71             |
| Al.t             | 20,1–25,5           | 21,3–30,2               | 23,7 ± 0,25         | 24,9 ± 0,27             |
| L.cd.            | 3,1–5,2             | 3,8–6,2                 | 4,0 ± 0,01          | 5,1 ± 0,01              |
| L.car./Lt.car.   | 1,02–1,13           | 1,09–1,17               | 1,06 ± 0,05         | 1,12 ± 0,04             |
| L.car./Al.t      | 1,65–1,99           | 1,86–2,09               | 1,78 ± 0,011        | 1,89 ± 0,014            |
| Масса (г)        | 13,4–25,0           | 23,6–29,2               | 20,2 ± 0,29         | 26,5 ± 0,33             |

5,5%). Черепахи пережившие первые 7 месяцев своей жизни в дальнейшем благополучно развивались, практически не отставая в росте и регулярно прибавляя в массе (табл. 2).

В первую неделю после вылупления размер молоди колебался от 39,1 до 47,1мм (M = 43,3 мм), масса составляла от 13,4 до 25 г (M = 20,2г). После первой зимовки (через 7 мес.) размер молоди составлял 40,9–48,5мм (M = 46,3), а масса 23,6–29,2 г (M = 26,5 г). Учитывая, что во время зимовки черепах темпы их развития незначительны, весовые и линейные характеристики свидетельствуют о вполне удовлетворительной динамике роста.

## Выводы

Материалы исследования позволяют считать достаточно перспективным разведение и выращивание средиземноморских черепах на малых площадях в вольерах открытого типа для последующей реинтродукции молоди в местах естественного обитания. Главное преимущество вольерного разведения перед разведением в питомниках или на фермах — это подходящие, как правило, микроклиматические условия для обитания этого вида на большинстве территории равнинного Азербайджана, отсутствие необходимости определённых капиталовложений для строительства коммуникаций, содержания штата сотрудников и т.д. Уход за вольером вполне под силу одному добросовестному работнику имеющему навыки обращения с рептилиями.

*Алекперов А.М.* Материалы по изучению черепах Азербайджанской ССР // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Азербайджана. — Баку. — 1975. — С.237–252.

*Алекперов А.М.* Редкие и исчезающие виды герпетофауны Азербайджана // Вопросы герпетологии : Материалы V Всесоюз. герпет. конф. , Л. : Наука. — 1981. — С. 5.

*Алиев Т.Р., Ахмедов С.Б., Ганиев Ф.Р.* Редкие пресмыкающиеся Нахичеванской АССР и их охрана // Изв. АН Аз.ССР. Сер. биол. наук., 1983. — № 6, — С. 44–50.

- Алиев Т.Р., Ганиев Ф.Р.* Современное состояние батрахо- и герпетофауны в Азербайджане // Изучение и охрана животного мира. — Баку. — 1997. — С.144–145.
- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г. и др.* Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, распространение и природоохранный статус). — С.-Пб. : Зоол. ин-т РАН. — 2004. — 232 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др.* Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение, 1977. — С. 75–76.
- Даревский И.С.* Средиземноморская черепаха // Красная книга Российской Федерации (животные). — М. — 2001. — С. 326–327.
- Джафарова С.К.* Средиземноморская черепаха // Животный мир Азербайджана. — 3 : Позвоночные. — Баку : Элм. — 2000. — С. 200–201.
- Красная книга Азербайджанской ССР.* — Баку : Ишыг. — 1989. — С.141–169.
- Rhodin A.G.J., Paul van Duk P., Iverson J.B. et al.* Turtles of the World, 2010 Update // Annotated checklist of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status. Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises — 2010. — № 5. — P. 122–125. — Chelonian Research Monographs.

УДК 598.112:591.4

## **ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ, МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ПОПУЛЯЦИОННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ *LACERTA AGILIS CHERSONENSIS* (SQUAMATA, LACERTIDAE)**

**В.Н. Песков<sup>1</sup>, А.Ю. Малюк<sup>2</sup>, А.С. Матвеев<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15/2, Киев, ГСП, 01601 Украина  
E-mail: peskov\_53@mail.ru

<sup>2</sup> Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, ГСП, 01601 Украина

<sup>3</sup> Дунайский биосферный заповедник НАН Украины,  
ул. Татарбунарского восстания, 132 А, Вилково, 68355 Украина

**Изменчивость морфометрических признаков, морфологическое и популяционное разнообразие *Lacerta agilis chersonensis* (Squamata, Lacertidae). Песков В.Н., Малюк А.Ю., Матвеев А.С.** — Методами многомерного анализа изучены изменчивость морфометрических признаков, морфологическое и биологическое разнообразие особей в популяции *L. a. chersonensis*, населяющей Жебриянскую гряду в окр. г. Вилково Одесской обл. Украины. По результатам факторного анализа установлен высокий уровень согласованности в изменчивости 24 морфометрических признаков, а также дифференциация ящериц по возрасту и полу. Выделено 8 поло-возрастных групп особей, которые различаются по линейным размерам и пропорциям тела. Показано, что половые различия у прыткой ящерицы проявляются как в темпах роста (самцы растут быстрее самок), так и в морфологии (взрослые самцы — морфологически наиболее уникальная группа животных).

Ключевые слова: прыткая ящерица, морфометрические признаки, изменчивость, линейные размеры, пропорции тела, разнообразие особей.

**Variability of Morphometric Characters, Morphological and Population Diversity of Individuals in the Population of *Lacerta agilis chersonensis* (Squamata, Lacertidae). Peskov V., Maljuk A., Matveev A.** — The variability of morphometric characters, morphological and biological diversity of individuals in the population of *L. a. chersonensis* inhabiting Zhebriyanskuyu ridge (Vilkovo, Odessa region, Ukraine) examined by the methods of multivariate analysis. The high level of consistency in the variability of 24 morphometric characters, as well as lizards differentiation by age and gender determined according to the results of factor analysis. Allocated 8 age-and gender groups of individuals who differ in their linear dimensions and proportions of the body. It is shown that sex differences in sand lizard manifested in the growth rate (males grow faster than females), and in morphology (adult males — the most morphologically unique group of animals).

Key words: sand lizard, morphometric characters, variability, linear dimensions, the proportions of the body, a variety of individuals.

## Введение

Согласно современным представлениям (Fuhn, Vancea, 1964, Калябина-Хауф, 2003; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Песков, Бровко, 2005; Песков и др., 2012), территорию Украины населяют *L. a. exigua* Eichwald, 1831; *L. a. tauridica* Suchow, 1926; *L. a. chersonensis* Andrzejowski, 1832, *L. Agilis* ssp., а также *L. a. euxinica* (Котенко Тарашук, 1982).

*L. a. euxinica* описана из восточной области Румынии (Добруджа) в качестве самостоятельного подвида. Однако позже подвидовой статус *L. a. euxinica* не был подтверждён данными электрофореза белков (Котенко и др., 1999), а также результатами изучения митохондриального гена цитохрома *b* (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Таким образом, следует признать, что В. Бишоф (Bischoff, 1984) еще в 1984 г. совершенно справедливо свёл эту форму в синонимы к *L. a. chersonensis* и рассматривал её как экотип прыткой ящерицы южной. Этот статус был подтвержден с использованием признаков внешней морфологии для прыткой ящерицы, населяющей черноморское побережье Украины (Песков, Бровко, 2005; Tytov et al., 2005; Песков и др., 2012, Песков, 2013).

На Левобережье *L. a. euxinica* образует зону интерградации с восточным подвидом (*L. a. exigua*), которая доходит до линии Джарылгач–Скадовск–Буркуты–Цюрупинск (Котенко, Тарашук, 1982). На Правобережье, по мнению Ю. Кармышева (Кармишев, 2002), она изолирована от *L. a. chersonensis* биотопически, поскольку населяет приморские участки с песчаными почвами. В современных границах Дунайского биосферного заповедника встречаются практически «чистые» *L. a. euxinica* (Жебриянская гряда и окр. г. Вилково) и гибриды между этим подвидом и *L. a. chersonensis* (окрестности с. Приморское, берега канала Дунай–Сасык) (Котенко, 1999).

Целью настоящего исследования было проанализировать внутривидовую изменчивость морфометрических признаков и изучить морфологическое и популяционное разнообразие *L. a. chersonensis* с территории Жебриянской гряды.

## Материал и методы

Материал представлен выборкой прыткой ящерицы южной, населяющей Жебриянскую гряду в окр. г. Вилково, Одесской обл. Выборка из 53 ос. (27 самцов и 26 самок разного возраста), собранной в августе–сентябре 2007 и в сентябре 2010 гг. Пол ящериц определяли по гонадам и вторичным половым признакам.

Каждую ящерицу измеряли с помощью штангенциркуля и линейки с точностью до 0,1 мм, а также окулярмикрометра стереомикроскопа МБС-9 (x8) по схеме, включающей 25 признаков (Малюк, Песков, 2011). Изменчивость длины хвоста не учитывалась, поскольку у многих особей хвост был утрачен или деформирован.

Изучение морфометрических признаков у прыткой ящерицы исследовали посредством факторного анализа (метод главных компонент) их абсолютных значений с целью выяснения признаковой структуры и биологической природы этой изменчивости.

Наряду с абсолютными значениями признаков, величина которых выражена в мм, использовались их безразмерные (относительные) значения как отношение индивидуального значения признака у данной особи к его среднему значению в исследуемой выборке. Безразмерные значения признаков использовали для оценки линейных размеров тела каждой отдельно взятой *i*-той особи ( $LL_i$ ); в данном случае  $i = 1, 2, 3, \dots, 53$ . В качестве показателя  $LL_i$  рассчитывали среднее арифметическое безразмерных значений всех 24 признаков у *i*-той особи.

Индивидуальные различия между особями в выборке по линейным размерам тела анализировали, сравнивая их друг с другом по безразмерным значениям 24 морфометрических признаков посредством расчета метрики Евклида (DE). Полученную таким образом матрицу  $DE_{LL}$  обрабатывали факторным анализом. На этом этапе исследования животных сравнивали друг с другом не по значениям 24 морфометрических признаков, а по значениям DE, то есть по величине и характеру их отличия от других особей выборки.

Структурированность сходственных отношений между особями изучаемой выборки (= наличие внутривидовых групп) фиксировали в том случае, если каждая из первых значимых ГК (обычно  $GK_1$ – $GK_3$ ) маркировала особей, различающихся по возрасту и полу, статически достоверными и одинаковыми по знаку коэффициентами факторных корреляций (КФК). При этом место каждой особи в структуре сходственных отношений определяли по номеру ГК, величине и знаку КФК особи с данной ГК. Использование понятия «коэффициенты факторных корреляций» вместо привычного «коэффициенты факторных нагрузок» вполне отвечает понятийному аппарату факторного анализа (Ефимов, Ковалева, 2007), а в нашем случае и более адекватно отражает реальную природу рассчитываемых коэффициентов.

Морфологические различия между особями разных внутривидовых групп изучали по абсолютным значениям признаков с использованием дискриминантного анализа. При этом в качестве количественного показателя обобщенных различий между особями рассчитывали величину квадратичной дистанции Махаланобиса ( $SqMD$ ). Для количественной оценки внутривидового разнообразия особей по полу и возрасту использовали индекс Шеннона (H). Все расчеты выполнены на основе статистических пакетов Statistica для Windows, V. 6.0. и PAST.

## Результаты и обсуждение

Внутривидовая изменчивость морфометрических признаков самцов и самок прыткой ящерицы черноморской достаточно полно описывается первыми тремя главными компонентами (табл. 1). Об этом свидетельствует тот факт, что, во-первых, на долю этих компонент ( $GK_1$ – $GK_3$ ) приходится 97,6 % общей дисперсии всех анализируемых признаков, во-вторых, — высокие значения их факторных нагрузок на  $GK_1$  (0,74–0,98). Эти данные свидетельствуют о высоком уровне согласованности в изменчивости линейных размеров различных частей тела в позднем онтогенезе прыткой ящерицы.

Разная величина факторных нагрузок признаков на  $GK_1$  отражает неравномерность темпов их изменения в постэмбриональном развитии как результат аллометрического роста. Из этого можно сделать вывод о том, что с возрастом у прыткой ящерицы изменяются не только линейные размеры, но и пропорции тела, хотя и в значительно меньшей степени.

Первая главная компонента ( $GK_1$ ), на долю которой приходится 95,01 % остаточной дисперсии, характеризует возрастную изменчивость линейных размеров тела (рис. 1). Данный вывод подтверждается тем, что факторные значения  $GK_1$ , рассчитанные для каждой особи, увеличиваются справа налево — от самого мелкого в данной выборке ювенильного самца ( $L = 32,9$  мм) до самого крупного взрослого ( $L = 80,5$  мм).

Следует отметить, что максимальная длина тела у взрослых самцов ( $L = 80,5$  мм) и самок ( $L = 79,0$  мм) в исследуемой выборке прыткой ящерицы, по всей видимости, не является предельной. По данным Т.И. Котенко и С.В. Тарашука (1982),

Таблица 1. Величина факторных нагрузок признаков на первые три главные компоненты (ГК<sub>1</sub>–ГК<sub>3</sub>) в популяции прыткой ящерицы.

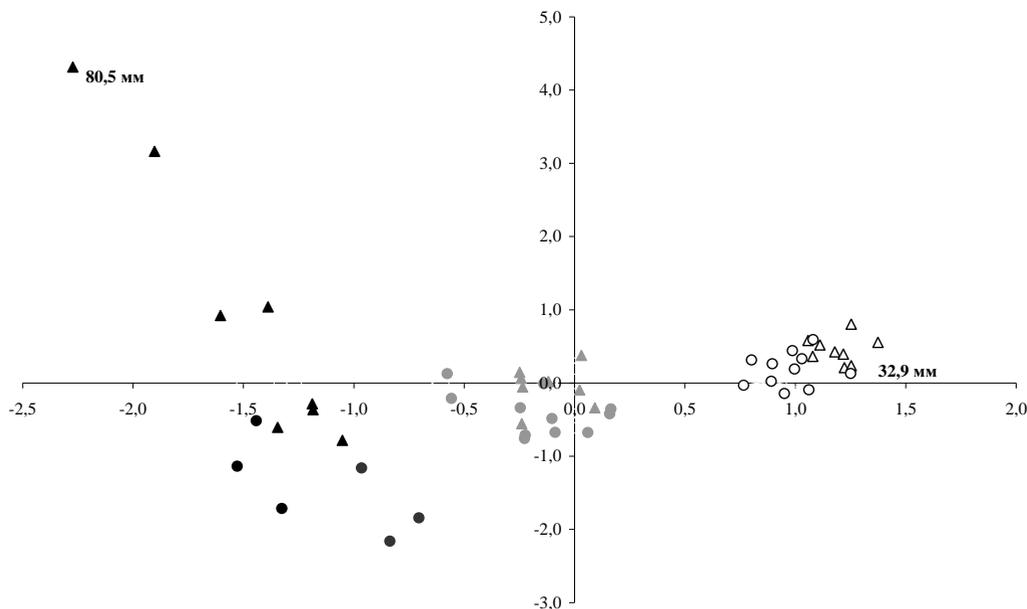
Table 1. The value of factor loadings of the characters on the first three principal components (GK<sub>1</sub> – GK<sub>3</sub>) in the population of sand lizard.

| №  | Признак, мм             | ГК 1  | ГК 2         | ГК 3  |
|----|-------------------------|-------|--------------|-------|
| 1  | L.                      | -0,98 | -0,13        | 0,04  |
| 2  | L. cr.                  | -0,93 | <b>-0,34</b> | 0,04  |
| 3  | L. c.                   | -0,99 | 0,06         | 0,01  |
| 4  | Lt. c.                  | -0,99 | 0,12         | 0,04  |
| 5  | A. c.                   | -0,98 | <b>0,18</b>  | 0,04  |
| 6  | Cr. a. c.               | -0,99 | -0,10        | -0,06 |
| 7  | Cr. a. g.               | -0,99 | -0,04        | -0,01 |
| 8  | Lt. cr. pelv.           | -0,99 | 0,00         | 0,05  |
| 9  | A. cr. pelv.            | -0,98 | 0,11         | 0,06  |
| 10 | Cr. cd.                 | -0,98 | 0,13         | 0,01  |
| 11 | P. a.                   | -0,99 | -0,07        | -0,03 |
| 12 | P. p.                   | -0,99 | -0,08        | -0,06 |
| 13 | Lt. cr. stern.          | -0,99 | -0,02        | 0,01  |
| 14 | D. r.-o.                | -0,99 | 0,08         | -0,04 |
| 15 | D. n.-o.                | -0,97 | 0,13         | -0,04 |
| 16 | D. tym.-o.              | -0,96 | <b>0,25</b>  | 0,03  |
| 17 | Sp. in.                 | -0,97 | 0,02         | -0,01 |
| 18 | L. o.                   | -0,98 | 0,01         | 0,02  |
| 19 | L. tym.                 | -0,98 | 0,03         | -0,04 |
| 20 | Lt. c. so.              | -0,98 | 0,10         | 0,04  |
| 21 | D. q. m.                | -0,96 | -0,12        | -0,18 |
| 22 | D. q. p.                | -0,95 | -0,11        | -0,22 |
| 23 | Lt. an.                 | -0,98 | 0,03         | 0,09  |
| 24 | L. an.                  | -0,91 | <b>-0,30</b> | 0,21  |
|    | Остаточная дисперсия, % | 95,01 | 1,87         | 0,68  |

в Николаевской и Одесской областях Украины длина тела взрослых самок достигает 80,0 мм, самцов–84,0 мм, в Херсонской–у самок  $L_{\max} = 85,1$  мм; у самцов  $L_{\max} = 80,3$  мм.

ГК<sub>2</sub> (доля остаточной дисперсии 1,87 %) описывает изменчивость нескольких признаков (L. cr., D. tym.-o., L. an., A. c. и некоторых других), определяемую полом животных (Малюк, Песков, 2011). Однако, поскольку различия по величине этих признаков в полной мере проявляются только у взрослых ящериц (рис. 1), постольку их факторные нагрузки на ГК<sub>2</sub> в разновозрастной выборке незначительны по величине (0,18–0,34) и статистически не достоверны.

ГК<sub>3</sub>-остаточная дисперсия (0,68 %) меньше 1, факторные нагрузки наиболее информативных признаков (D. q. m., D. q. p. и L. an.) варьируют от 0,18 до 0,22 и



**Рис. 1.** Распределение самцов (треугольники) и самок (кружки) прыткой ящерицы черноморской на плоскости значений  $GK_1$  и  $GK_2$  (adultus—черный цвет, subadultus—серый и juvenis—белый; длина тела самого крупного и самого мелкого самцов в выборке 80,5 мм и 32,9 мм соответственно).

**Figures 1.** The distribution of males (triangle) and females (circle) of sand lizard in the plane of  $GK_1$  and  $GK_2$  value (adultus - black, subadultus—gray and juvenis—white; body length of the largest and the smallest males in the sample is 80,5 mm and 32,9 mm respectively).

также статистически не достоверны. Анализ распределения особей вдоль  $GK_3$  показывает, что относительная длина четвертого пальца передней и задней конечности больше у полу взрослых особей, тогда как длина анального щитка—у взрослых ящериц, особенно у самцов.

Приведенные выше данные позволяют утверждать, что в постэмбриональном периоде развития морфологическая дифференциация особей прыткой ящерицы определяется их возрастом (примерно на 95 %) и, значительно меньше, полом (около 5 %). При этом возрастная изменчивость проявляется в различиях между особями разного возраста, прежде всего, по линейным размерам тела и значительно меньше—по его пропорциям. Различия особей по этим двум интегральным характеристикам определяют их морфологическую дифференциацию в природных популяциях ящериц (рис. 1).

*Морфологическая дифференциация особей по линейным размерам и пропорциям тела* хорошо видна на рисунке 1, где вдоль  $GK_1$  все 53 особи по значениям этой компоненты разделились на три размерно-возрастные группы. Дифференциация по полу достаточно четко проявляется в характере распределения взрослых самцов и самок вдоль  $GK_2$ . Эти данные однозначно свидетельствуют о структурированности сходственных отношений между особями в выборке, определяемых их возрастом и полом. При этом четко прослеживается доминирование возрастной изменчивости по отношению к половым различиям. На материале, которым мы располагали, пока не получилось вычленить различия, определяемые предполагаемой гибридизацией между *L. a. chersonensis* и её песчаной экоморфой.

Для количественной оценки морфологических различий между особями в исследуемой выборке каждую из них сравнивали со всеми остальными по безраз-

мерным значениям 24 признаков с использованием DE. В результате этого была получена матрица  $DE_{LL}$  (53 x 53), характеризующая величину (значение DE) отличия каждой отдельной особи от 52 других по линейным размерам и пропорциям тела.

Затем матрицу  $DE_{LL}$  обрабатывали факторным анализом с целью сокращения её размерности, определения и оценки структуры сходственных отношений между особями в выборке (= выявление групповой изменчивости), а также установления факторов и их соотношения в детерминации этой изменчивости. Остановимся на этом подробнее.

*Факторный анализ структуры сходственных отношений между особями и выявление внутрипопуляционных групп.* Согласно результатам факторного анализа, изменчивость величины DE в выборке прыткой ящерицы черноморской описывается первыми двумя ГК на 97,1 %. При этом взрослые (adultus) особи маркируются высокими отрицательными, ювенильные (juvenis)—положительными значениями коэффициентов факторной корреляции (КФК) с ГК<sub>1</sub>. Полузрелые (subadultus) имеют достоверные отрицательные значения КФК с ГК<sub>2</sub> (табл. 2).

Кроме ювенильных, полузрелых и взрослых особей среди самцов и самок обнаружены животные с «промежуточным» возрастом. Они характеризуются статистически достоверными КФК с одной из двух ГК и не достоверными, но высокими значениями КФК с другой. Например, в группе самцов возраст двух особей можно определить как «subadultus–adultus». Как полузрелых их характеризуют достоверные положительные значения КФК — с ГК<sub>1</sub> (0,80 и 0,81), как взрослых — высокие отрицательные (-0,57 и -0,58), хотя и не достоверные значения КФК с ГК<sub>2</sub> (табл. 2). Среди самок обнаружена особь с достоверным отрицательным значением КФК = -0,82 с ГК<sub>1</sub> (adultus) и недостоверным, но достаточно высоким положительным значением КФК = 0,52 с ГК<sub>2</sub> (subadultus). Возраст этой самки был определен как «adultus–subadultus» (соответственно).

Здесь важно еще раз подчеркнуть, что на фоне четкой дифференциации

*Таблица 2. Статистические характеристики внутрипопуляционных групп и отдельных особей прыткой ящерицы разного возраста.*

*Table 2. Statistical characteristics of intra-population groups and individuals of sand lizard of different ages.*

| Возрастные группы   | Пол | n  | Коэффициенты факторных корреляций с ГК |                   | Длина тела, мм | Линейные размеры тела |
|---------------------|-----|----|--|-------------------|----------------|-----------------------|
|                     |     |    | ГК1                                    | ГК2               |                |                       |
| Juvenis             | m   | 9  | <b>0,96–0,99</b>                       | -0,17–0,25        | 32,9–36,8      | 0,611–0,699           |
| Subadultus          | m   | 8  | -0,21–0,25                             | <b>-0,96–0,99</b> | 50,3–55,0      | 0,975–1,069           |
| Subadultus –adultus | m   | 2  | -0,58; -0,57                           | <b>0,80; 0,81</b> | 58,6; 59,2     | 1,155–1,159           |
| Adultus             | m   | 8  | <b>-0,91–0,99</b>                      | -0,35–0,18        | 68,0–80,5      | 1,300–1,647           |
| Juvenis             | f   | 11 | <b>0,97–0,99</b>                       | 0,03–0,22         | 34,6–43,6      | 0,649–0,784           |
| Subadultus          | f   | 9  | -0,32–0,45                             | <b>0,87–0,99</b>  | 51,4–59,3      | 0,950–1,067           |
| Adultus–subadultus  | f   | 1  | <b>-0,82</b>                           | 0,52              | 64,6           | 1,196                 |
| Adultus             | f   | 5  | <b>-0,91–0,99</b>                      | -0,01–0,35        | 69,8–79,0      | 1,274–1,443           |

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены статистически достоверные коэффициенты факторных корреляций.

ящериц по возрасту, дифференциация по полу проявляется только у взрослых особей (рис. 1).

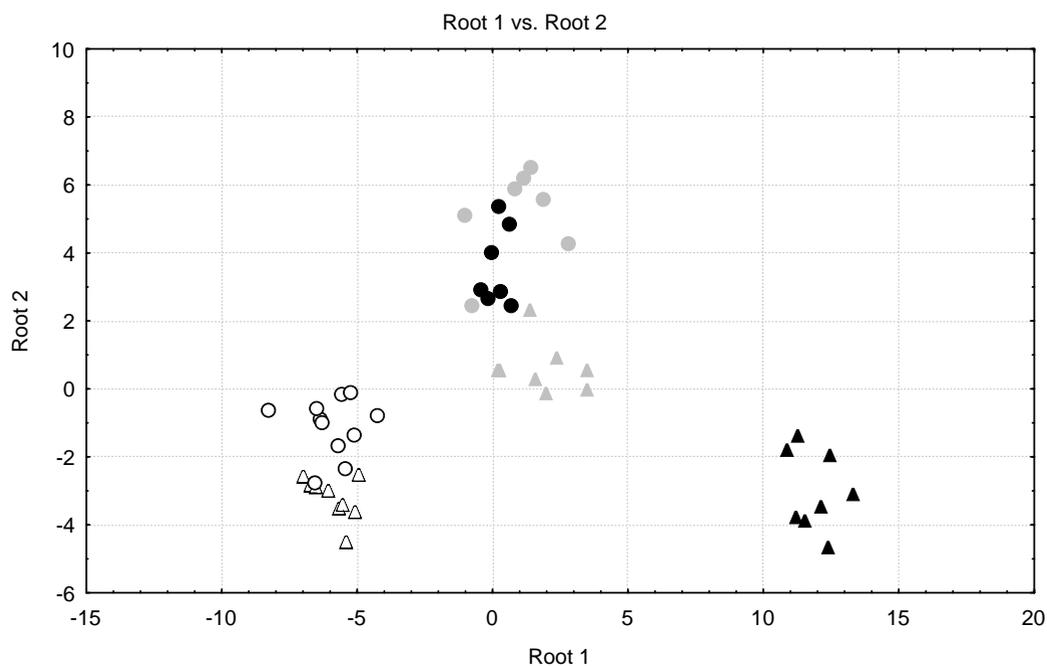
*Морфологические различия, определяемые полом и возрастом ящериц (дискриминантный анализ).* Ящериц шести половозрастных групп сравнивали по абсолютным значениям 24 морфометрических признаков с использованием дискриминантного анализа, результаты представлены в таблице 3 и на рисунке 2.

Максимальные различия в линейных размерах и пропорциях тела отмечены между взрослыми самцами, с одной стороны, и ювенильными самцами ( $SqMD =$

**Таблица 3. Величина морфологических различий (SqMD) между ящерицами разного пола и возраста.**

**Table 3. The value of the morphological differences (SqMD) between lizards of different sex and age.**

|           |              |           |           |              |           |
|-----------|--------------|-----------|-----------|--------------|-----------|
| m juvenis |              |           |           |              |           |
| 101,21    | m subadultus |           |           |              |           |
| 365,39    | 151,85       | m adultus |           |              |           |
| 20,74     | 96,97        | 369,57    | f juvenis |              |           |
| 113,50    | 49,14        | 218,13    | 82,53     | f subadultus |           |
| 138,68    | 49,25        | 222,33    | 111,55    | 39,64        | f adultus |



**Рис. 2.** Распределение самцов (треугольники) и самок (кружки) на плоскости значений 1-й и 2-й канонических переменных (juvenis — белые; subadultus — серые; adultus — черные).

**Fig. 2.** The distribution of males (triangles) and females (circles) in the plane of 1st and 2nd canonical variables values (juvenis — white; subadultus — gray; adultus — black).

365,4) и самками (SqMD = 369,6),—с другой. Различия между ювенильными самцами и самками—наименьшие (SqMD = 20,74), при этом они в 4 раза меньше различий между молодыми и полувзрослыми особями у самок и в 4,9 раз—у самцов (табл. 3). Половые различия в группе полувзрослых ящериц (SqMD = 49,14) по величине заметно уступают различиям между самцами разного возраста и меньше таковых между полувзрослыми и взрослыми самками (SqMD = 39,64). Наконец, половые различия в группе взрослых ящериц (SqMD = 222,33) значительно больше таковых между самками разного возраста, но меньше, чем между взрослыми самцами и ювенильными особями обоих полов (табл. 3). Все это находит четкое отражение на рисунке 2 и позволяет утверждать, что в постэмбриональном морфогенезе прыткой ящерицы у самцов больше выражен возрастной аспект изменчивости, у самок — половой. Различия между самцами и самками в постэмбриональном развитии формируются достаточно интенсивно. Так, полувзрослые самцы и самки различаются в 2,4 раза больше по сравнению с ювенильными, а взрослые—в 4,5 раза больше, чем полувзрослые (табл. 3).

Морфологические различия между особями соседних возрастных групп у самцов выражены значительно больше, чем у самок. При этом у самцов с возрастом они увеличиваются в 1,5 раза, у самок—в 2,1 раза уменьшаются (табл. 3). Это означает, что в постэмбриональном периоде онтогенеза самцы растут быстрее самок и с возрастом темпы их роста несколько даже увеличиваются, в то время, как у самок, напротив, снижаются. Эти различия, несомненно, определяются более высокими энергетическими затратами самок как на подготовку организма к размножению, так и на сам процесс размножения (формирование и вынашивание яиц), что и снижает темпы их роста.

Важно также отметить то, что у самок морфологические различия между взрослыми и молодыми особями в 3,3 раза, а между взрослыми и полувзрослыми—в 3,8 раза меньше, чем у самцов. Это значит, что размеры и форма тела самок с возрастом изменяется меньше по сравнению с самцами, поэтому взрослые половозрелые самки сохраняют некоторые черты ювенильности в его пропорциях.

Согласно всему вышесказанному, а также данным таблицы 3, в природных популяциях ящериц морфологически самой дифференцированной группой являются взрослые самцы (SqMD у них варьирует от 151,85 до 369,57), наименее дифференцированы полувзрослые самцы (49,14–101,21). При этом морфологическая уникальность взрослых самцов проявляется не только в морфометрии тела (Малюк, 2010; Малюк, Песков, 2011), но, как известно, и в его окраске, особенно в брачный период.

## Заключение

Результаты проведенного исследования позволяют утверждать, что в августе—сентябре в популяции прыткой ящерицы, населяющей Жебриянскую грядку, изменчивость морфометрических признаков на 97,6 % описывается первыми тремя главными компонентами. При этом она примерно на 95 % определяется возрастом и только на 5 % полом.

Материалы работы также свидетельствуют о том, что морфологическая дифференциация и, соответственно, морфологическое разнообразие особей в исследованной выборке прыткой ящерицы также определяются возрастом и полом ящериц. Возрастные различия формируются в первой половине постэмбрионального развития на стадии «juvenis—subadultus» под влиянием фактора роста (соматотропный гормон), половые — на стадии «subadultus—adultus» под воздействием половых гормонов и в полной мере проявляются только у взрослых особей.

Данные исследования указывают на то, что самцы растут быстрее самок на стадии «juvenis–subadultus». На стадии «subadultus–adultus» темпы роста самцов даже несколько увеличиваются, в то время как у самок–резко снижаются. Интенсивное формирование половых различий наиболее четко проявляются на второй стадии постэмбриогенеза.

Один из показателей разнообразия популяции прыткой ящерицы, населяющей Жебриянскую гряду в окр. г. Вилково, определяется наличием в структуре популяции 8 поло-возрастных групп, а также количеством особей, представляющих каждую из них. Вполне логично, что разнообразие ящериц по полу и возрасту ( $H_{m,f} = 1,92$ ), практически в 2 раза больше разнообразия самцов ( $H_m = 1,22$ ) и самок ( $H_f = 1,11$ ) по возрасту. Различия в величине  $H_m$  и  $H_f$  статистически не достоверны ( $t = 0,77$ ;  $P = 0,440$ ).

- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. Многомерный анализ биологических данных: учебное пособие. — Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2007. — 75 с.
- Калыбина-Хауф С. А. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 : Автореф. ... канд. биол. наук. — СПб., 2003. — 24 с.
- Калыбина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b). — СПб., 2004. — 108 с.
- Кармишев Ю.В. Плазуни півдня Степової зони України (поширення, мінливість, систематика та особливості біології) : Дис. ... канд. біол. наук. — Мелітополь, 2002. — 292 арк. — Машинопис.
- Котенко Т.І., Межжерін С.В., Морозов-Леонов С. Ю. Генетична різноманітність земноводних і плазунів // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. — К. : Наук. думка, 1999. — С. 217–226.
- Котенко Т. И., Таращук С.В. Новый в фауне СССР подвид прыткой ящерицы–*Lacerta agilis euxinica* Fuhrn et Vancea, 1964 (Reptilia, Lacertidae) // Вестн. зоологии. — 1982. — № 6. — С. 33–37.
- Котенко Т. І. Земноводні та плазуни // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління, — К., 1999. — С. 139–145.
- Малюк А.Ю., Песков В.Н. Половые различия в линейных размерах и пропорциях тела у прыткой (*Lacerta agilis*) и зеленой (*Lacerta viridis*) ящериц (Squamata, Lacertidae) // Зб. праць Зоол. музею. — 2011. — № 42. — С. 100–111.
- Малюк А.Ю. Онтогенетическая изменчивость линейных размеров и пропорций тела и периодизация постэмбрионального развития прыткой ящерицы // Вестн., зоологии, 2010. — 44, № 4. — С. 337–348.
- Песков В.Н. Морфологическая изменчивость и биологическое разнообразие особей в популяции *Lacerta agilis* L. // Актуальні проблеми дослідження довкілля. Збірник наук. праць (за матер. V Міжнар. наук. конференції, 23-25 травня 2013 р., м. Суми). — т. 1. — Суми : СумДПУ ім. А.С.Макаренка, 2013. — С. 214–218.
- Песков В.Н., Бровко А.Ю. Изменчивость меристических признаков фolidоза и морфологическая дифференциация *Lacerta agilis* (Lacertidae, Sauria, Reptilia) на территории Украины // Матеріали Першої конф. Укр. герпетол. тов-ва. — К. : Зоомузей ННІМ НАН України. — 2005. — С. 128–34.
- Песков В.Н., Свириденко Е. Ю., Малюк А. Ю. и др. Изменчивость фolidоза и дифференциация подвидов прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), на территории Украины // Вестн. зоологии — 2011. — 45, № 6. — С. 541–554.
- Arribas O. J. Morphology and taxonomic revalidation of *Lacerta agilis garzoni* Palacios and Castroviejo, 1975 / Mediterranean basin lacertid lizards: a biological approach / Eds L. Vicente, E. G. Grespo, — Lisboa : ICN, 2001. — P. 39–49.
- Bischoff W. *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758–Zauneidechse // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/1, Echsen 2 (Lacerta).–Wiesbaden : Aula, 1984. — P. 23–68.
- Fuhrn I, E., Vancea St, Die innerartliche Gliederung der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) in Rumdnien (Reptilia, Lacertidae) // Senckenb. biol. — 1964. — 45, № 3–5. — S. 469–489.
- Тытов О.А., Песков В.Н., Бровко А.У. Taxonomical analysis of morphological variety of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in Ukraine // Herpetologia Petropolitana. — 2005. — P. 100–101.

УДК 597.8:575.853(477)

## АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ КАРИОТИПА ЗЕЛЁНОЙ ЖАБЫ, *BUFO VIRIDIS* (AMPHIBIA, BUFONIDAE) КРЫМА

Е.М. Писанец<sup>1</sup>, Н.Н. Сурядная<sup>2</sup>, О.Н. Мануилова<sup>1</sup>, А.М. Писанец<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина  
e-mail: yevgen\_pysanets@yahoo.com

<sup>2</sup> Мелитопольский институт экологии и социальных  
технологий университета "Украина",  
ул. Дзержинского, 380, Мелитополь, Запорожская обл., 72319 Украина  
e-mail: suryadna@mail.ru

<sup>3</sup> Мелитопольский государственный педагогический университет  
им. Б. Хмельницкого, каф. экологии и зоологии,  
ул. Ленина, 20, Мелитополь, Запорожская обл., 72312 Украина  
e-mail: pma\_seminis@mail.ru

**Анализ изменчивости кариотипа зелёной жабы, *Bufo viridis* (Amphibia, Bufonidae) Крыма. Писанец Е.М., Сурядная Н.Н., Мануилова О.Н., Писанец А.М.** — Представлены результаты хромосомного анализа зелёных жаб (*Bufo viridis*) Крыма. Показано, что кариотип этих земноводных полуострова Тарханкут и жаб из Карадагского природного заповедника Крыма состоит из 22 хромосом ( $2n = 22$ ), приведены материалы по изменчивости хромосомных наборов соматических и половых клеток (всего 188 клеток). В работе обсуждаются различия между оригинальными данными о хромосомном наборе диплоидных *B. viridis* с полуострова Тарханкут и сведениями о строении кариотипа (описание и фотографии) ди- и триплоидной зелёных жаб с этого же региона, а также тетраплоидов из Казахстана, приведенными другими авторами. Отмечено, что гомологи 6-й группы у диплоидных зелёных жаб и хромосомы этой же группы на фотографии кариотипа триплоидной самки из Тарханкута (Borkin et al., 2007) характеризуется субметацентрической (а не метацентрической) морфологией. Указано на гетерогенность гомологов у тетраплоидов из Казахстана и Таджикистана: напр. в 3-й группе из 4-х гомологов только одна пара характеризуется наличием спутничных хромосом.

Ключевые слова: Amphibia, Anura, *Bufo viridis*, полиплоидия, кариотип, митоз, мейоз, Крым, Украина.

**Analysis of the karyotype variation of the green toad, *Bufo viridis* (Amphibia, Bufonidae) from the Crimea. Pysanets Y.M., Suryadna N.N., Manuilova O.N., Pysanets A.M.** — Karyotypes of the Green toad (*Bufo viridis*) from the Tarkhankut Peninsula and Karadag Nature Reserve (Crimea, Ukraine) are described. A chromosome analysis of the somatic and testes tissues (188 metaphase plates) allowed to describe chromosome variability of *B. viridis* ( $2n=22$ ). The original data on the diploid toads from the Tarkhankut Peninsula compared with the chromosome studies conducted by the other authors on the triploid toad from the Tarkhankut Peninsula, tetraploid toads from Kazakhstan (Borkin et al., 2007), diploid Green toads from other localities in Crimea and tetraploid toads from Tajikistan. Comparison of all data revealed differences in karyotypes, such as: homologues of 6th group in diploid toads and chromosomes of the same group on the photograph of the chromosomes obtained from triploid toad from Tarkhankut (Borkin et al., 2007) are submetacentric (not metacentric); homologues in tetraploid toads from Kazakhstan and Tadjikistan are heterogeneous: e.g. in 3rd group only one pair homolog chromosomes is characterized by presence of the satellities.

Key words: Amphibia, Anura, *Bufo viridis*, polyploidy, karyotype, mitosis, meiosis, Crimea, Ukraine.

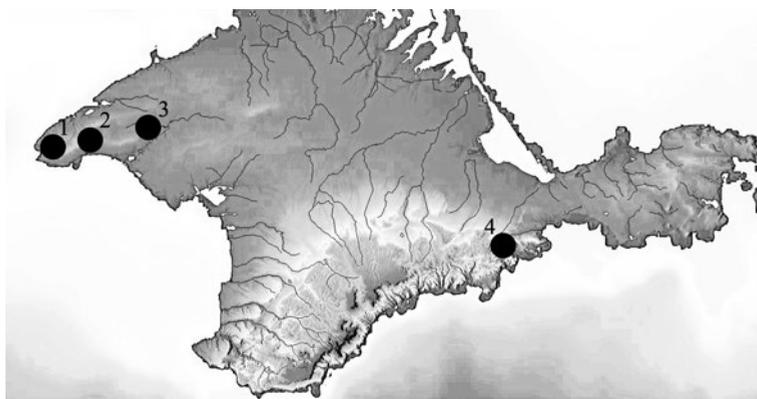
## Введение

Одно из выдающихся открытий нашего времени не только в деле исследования евразийских жаб, но и в области изучения наземных позвоночных, связано с группой зелёных жаб, которых сейчас предложено рассматривать в составе рода *Bufo*, подрод *Bufotes* (Dubois, Bour, 2010; Писанец, 2012). Серией блестящих работ (Stöck et al., 1999; Stöck et al., 2002; Stöck et al., 2005; Stöck et al., 2006; Stöck et al., 2012 и др.) показано, что среди азиатских бисексуальных зелёных жаб с тетраплоидным набором хромосом (Мазик и др., 1976; Писанец, 1978, 1991; Писанец, Щербак, 1979; Litvinchuk et al., 2006 и др.), самцы и самки жабы *Bufo baturae* (Stoek, Schmid, Steinlein & Grosse, 1999) характеризуются триплоидным набором 33 хромосомами и специфическим характером образования половых клеток (Stöck et al., 2002; Stöck et al., 2012). На фоне этих открытий неожиданным оказалось сообщение о случае естественной триплоидии у *B. viridis* из Крыма (Borkin et al., 2007). Данное обстоятельство стало причиной нашего исследования изменчивости кариотипов этих животных на территории полуострова.

## Материал и методы

В работе использовано 26 особей *B. viridis* (21 самец, 5 самок) из 4 популяций Крыма (полуостров Тарханкут Черноморский р-н), собранных: окр. с. Оленевка (45°22'42" с.ш., 32°32'02" в.д., 11 самцов, 3 самки 14.04.2009), окр. с. Окуневка (45°24,33" с.ш., 32°46,21" в.д., 6 самцов, 1 самка — 14.04.2009 и 17.05.2013 гг.), с. Красноярское (45°30'13" с.ш., 33°16'00" в.д., 7 самцов 13.04.2009 г.); окр. г. Карадаг (44°55'55" с.ш., 35°13'44" в.д., 1 самка, 1989 г.), Карадагский природный заповедник, гора Карадаг (рис. 1).

Препараты хромосом готовили по стандартной методике (Макгрегор, Варли 1986) с некоторыми модификациями. За 10–15 часов до начала приготовления препаратов из костного мозга и семенников животным внутрибрюшинно вводили раствор колхицина (концентрация 0,8–0,9 %). Костный мозг из бедренных костей вымывали раствором КСl 0,75 М. Ткань семенников доводили до гомогенной массы и также помещали в раствор КСl 0,75 М (температура около 35–37<sup>0</sup>, время нахождения в указанном р-ре 20 мин.). Приготовлению препаратов из клеток крови предшествовало 3 разовое (1 раз в сут.) внутрибрюшинное введение 25 %-го р-ра



**Рис. 1.** Точки сбора зелёных жаб (*B. viridis*) в Крыму (1 — с. Оленевка, 2 — с. Окуневка, 3 — с. Красноярское, 4 — окр. горы Карадаг).

**Fig. 1.** Localities of the Green toads (*B. viridis*) in Crimea (Tarkhankut Peninsula: 1 — Olenevka village, 2 — Okunevka village, 3 — Krasnojarskoe village; 4 — Karadag Nature Reserve, Karadag mountain).

фитогемоагглютини́на (ФГА М «Difco») из расчета 0,2 мл на 20 г животного. На 4-ые сут. и за 2 ч. (5-ые сут.) до приготовления, животным также вводили колхицин. Клетки крови (0,2 мл) заливали 2,0 мл 0,9 %-ного раствора цитрата натрия и 0,5 мл 0,56 %-ного раствора КСl. Пробирки с клеточной суспензией помещали в термостат при температуре 38° С на 20 мин. После центрифугирования (5 минут) производилось двухкратное фиксирование клеток в растворе ледяной уксусной кислоты и метанола (соотношение 3 : 1). Каждой фиксации клеток предшествовало 20-минутное помещение пробирок в холодильную камеру. Клеточную суспензию методом раскапывания наносили на предметные стекла с последующим высушиванием на воздухе. Полученные препараты были окрашены азу́р-эози́ном (по Романовскому).

Всего приготовлено 109 хромосомных препаратов (21 — кровь, 42 — клетки костного мозга, 46 — семенники). Препараты хранятся в коллекциях Зоологического музея им. Н.Н. Щербака ННПМ НАН Украины (г. Киев).

Кариопрепараты просматривали на бинокулярном 4-объективном микроскопе KONUS #5306 CAMPUS 1000X и Ulab XY-B2T, фотоагировали цифровой камерой Digital Camera for Microscope DCM300 (3 Mpixels, USB2.0) и Canon Power Shot A640 10.0 mega pixels с использованием компьютерной программы ScopePhoto. Типологию хромосом проводили согласно общепринятой классификации (Levan et al., 1964; Макгрегор, Варли 1986).

Всего проанализовано 188 пластинок (168 на стадии метафазы митоза, 6 пластинок метафазы II мейоза и 12 бивалентов диакинеза).

## Результаты

Материалы по изменчивости количества хромосом у *B. viridis* с территории Крыма представлены в таблице 1 и на рисунке 2.

Материалы, представленные в таблице и на рисунке, демонстрируют изменчивость количества хромосом в соматических и половых клетках *B. viridis* в пределах от 18 до 36. Учитывая то, что чаще всего количество хромосом в соматических клетках соответствует 22, то такой набор ( $2n = 22$ ) можно считать типичным для амфибий этого вида на п-ве Тарханкут.

Фотографии метафазных пластинок делящихся клетках костного мозга и семенников, а также идентификация гомологов представлены на рис. 3 (А, Б, В, Г).

Кариотип зелёных жаб из 3 разных популяций п-ва Тарханкут (с. Оленевка, с. Окуневка, с. Красноярское) и окр. горы Карадаг характеризуются одинаковым диплоидным числом в 22 хромосомы, 6 пар из которых существенно превышают по размерам 5 пар других (группа крупных и группа мелких гомологов). Хромосомные наборы самцов и самок практически не отличаются, спутничные хромосомы не обнаружены. Расположение первичных перетяжек на гомологах позволяет определить их форму как мета- или субметацентрики.

Анализ мейоза в общем показал примерно ту же картину, что и результаты изучения соматических клеток: в большинстве случаев при формировании половых клеток формировалось 11 бивалентов (рис. 4, А и Б).

## Обсуждение

Материалы исследования показывают, что у *B. viridis*, кроме диплоидных 22-хромосомных клеток, также встречаются клетки с иным набором хромосом (с большим или меньшим количеством гомологов) и их относительная численность может составлять 0,5–4,6 % . Одна из причин изменения количества гомологов в отдельных хромосомных пластинках, которое наблюдалось на препаратах, может

Таблица 1. Результаты исследования хромосомных наборов *B. viridis* с территории Крыма.Table 1. Karyotype of the *B. viridis* from Crimea.

| № п/п | Место сбора и количество особей (n) | Пол    | Количество хромосом в соматических клетках |      |      |      |        |      |      |      | Количество бивалентов в половых клетках |       |        | Общее кол-во пластинок |    |
|-------|-------------------------------------|--------|--|------|------|------|--------|------|------|------|---|-------|--------|------------------------|----|
|       |                                     |        | 16   | 18   | 20   | 21   | 22     | 23   | 35   | 36   | 8                                       | 10    | 11     |                        |    |
| 1     |                                     | самец  |  |      |      |      | 2      |      |      |      |   |       |        |                        | 2  |
| 2     |                                     | самец  |  |      |      |      | 9      |      |      |      |   |       |        |                        | 9  |
| 3     |                                     | самец  |  |      |      |      | 9      |      |      |      |   |       |        |                        | 9  |
| 4     | с. Оленевка (n=8)                   | самка  |  |      |      |      | 2      |      |      |      |   |       |        |                        | 2  |
| 5     |                                     | самка  |  |      |      |      | 19     |      |      |      |   |       |        |                        | 19 |
| 6     |                                     | самец  |  |      | 1    | 5    | 44     | 1    |      |      |   |       |        |                        | 51 |
| 7     |                                     | самец  |  |      |      |      |        |      |      | 1    | 2                                       | 1     | 4      | 8                      |    |
| 8     |                                     | самка  |  |      |      |      | 16     |      |      |      |   |       |        | 16                     |    |
| 9     | с. Красно-ярское (n=3)              | самец  |  |      |      |      | 4      |      |      |      |   |       |        | 4                      |    |
| 10    |                                     | самец  |  |      |      |      | 10     |      |      |      |   |       |        | 10                     |    |
| 11    |                                     | самец  |  |      | 1    | 1    | 9      |      |      |      |   |       |        | 11                     |    |
| 12    |                                     | самец  |  |      |      |      | 1      |      |      |      |   |       |        | 1                      |    |
| 13    |                                     | самец  |  |      |      |      | 20     |      |      |      |   |       |        | 20                     |    |
| 14    | с. Окуневка (n=5)                   | самец  |  |      |      | 1    | 3      |      |      |      |   |       | 3      | 7                      |    |
| 15    |                                     | самец  | 1  |      |      | 1    | 12     |      | 1    |      |   | 1     | 1      | 17                     |    |
| 16    |                                     | самка  |  | 1    |      |      | 1      |      |      |      |   |       |        | 2                      |    |
|       |                                     | Кол-во | 1  | 1    | 2    | 8    | 161    | 1    | 1    | 1    | 2                                       | 2     | 8      |                        |    |
|       | Всего                               | %      | 0,57                                       | 0,57 | 1,14 | 4,55 | 91,46  | 0,57 | 0,57 | 0,57 | 16,67                                   | 16,67 | 66,67  | 188                    |    |
|       |                                     |        |  |      |      |      | 100,00 |      |      |      |   |       | 100,00 |                        |    |

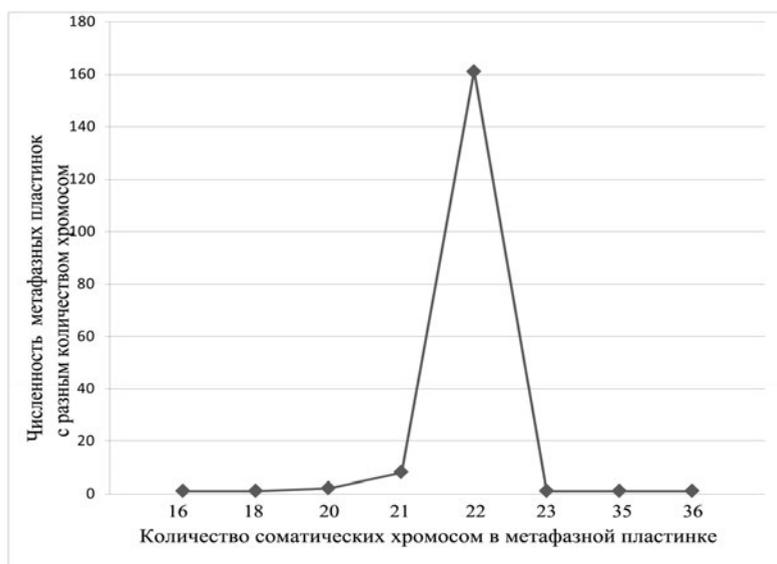
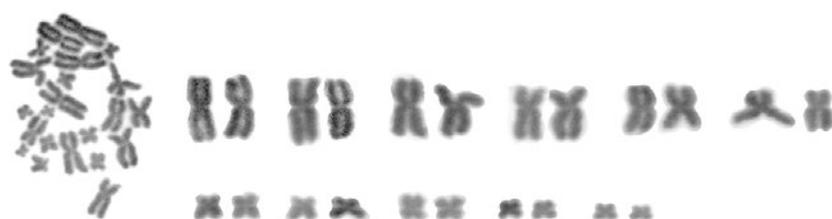
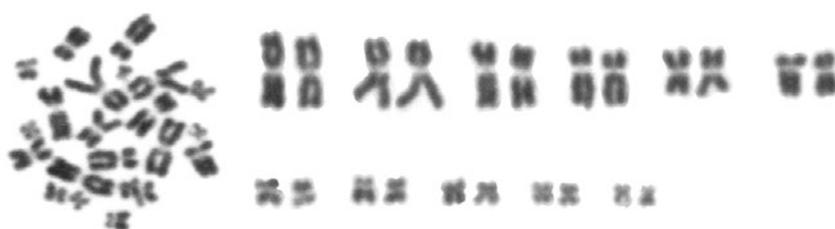


Рис. 2. Изменчивость численности метафазных пластинок с разным количеством хромосом у зелёных жаб Крыма.

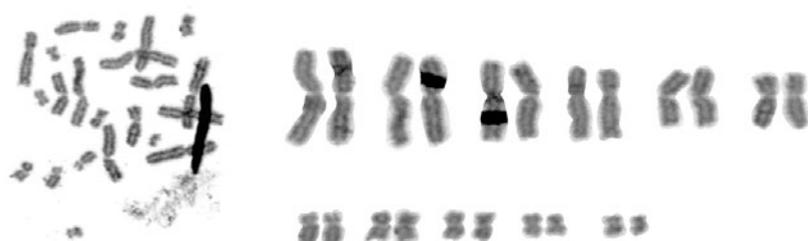
Fig. 2. The variation of the chromosome number of the Green toads in Crimea.



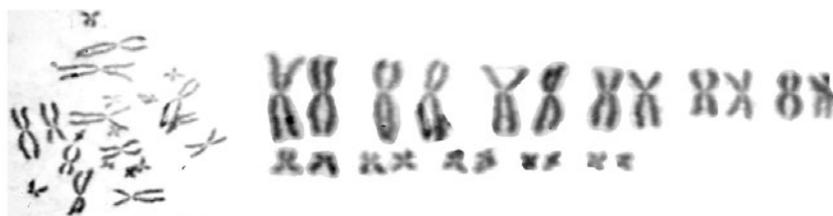
А



Б



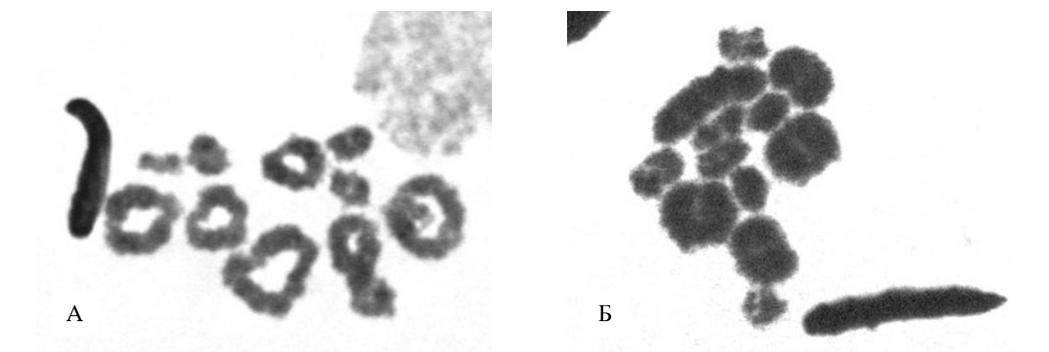
В



Г

**Рис. 3.** Метафазные пластинки и идентификация гомологичных хромосом *B. viridis* Крыма. А — метафазная пластинка клеток костного мозга самца зелёной жабы из окр. с. Оленовка, Б — метафазная пластинка из клетки костного мозга самца зелёной жабы из окр. с. Окуневка, В — метафазная пластинка из семенника самца зелёной жабы из окр. с. Окуневка, Г — метафазная пластинка из клетки костного мозга самца зелёной жабы из окр. горы Карадаг.

**Fig. 3.** Mitotic metaphases (the plates and chromosomes) of the Green toad from Crimea. А — male somatic plates from the Olenovka village, Б — male somatic plates from the Okunevka village, В — male testes tissueplates from the Okunevka village, Г — male somatic plates from the Karadag mountain, Karadag Nature Reserve.



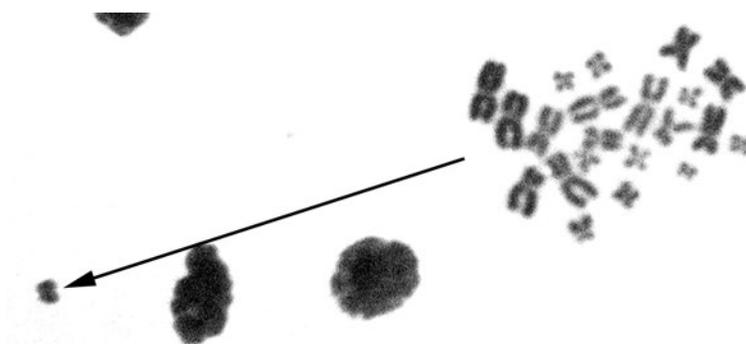
**Рис. 4.** Мейоз (диакинез) у самца зелёной жабы из окр. Окуневки демонстрирует формирование 11 бивалентов.

**Fig. 4.** Meiosis (diakinesis) of the Green toad from the Okunevka village with 11 bivalents.

быть следствием разной реакции клеток на физические и химические факторы при приготовлении препаратов: действия гипотонического р-ра, центрифугирования, раскапывания на предметные стекла и пр. Результатом этого может быть потеря отдельных гомологов (рис. 5), расположение двух отдельных хромосомных пластинок (или их частей) на предметном стекле настолько близко, что они будут создавать впечатление единой пластинки и т. д. Не следует исключать и естественные причины (хромосомные мутации ?) уменьшения или увеличения (процессы гибридизации ?) количества хромосом в клетках жаб.

Результаты исследования указывают на то, что 22-хромосомные наборы крымских зелёных жаб морфологически почти не отличаются от кариотипов *B. viridis*, описанных из других участков ареала (Поров, Ванова, 1976; Писанец, 1978, 1991; Roth, Rab, 1986 и др.).

Несмотря на обширный анализ предшествующих литературных данных о ди- и полиплоидии евразийских зелёных жаб, в описании естественной триплоидии зелёной жабы из Крыма (Borkin et al., 2007) некоторые особенности обращают на себя внимание. Так, учитывая отсутствие представителей иных таксонов жаб в Крыму, авторы считают в пользу аутоотриплоидным происхождение 33-хромосомной самки зелёной жабы из Тарханкутского полуострова («We suggest that, at least, the Crimean triploid female can be classified as an autotriploid because no other toad species inhabits this peninsula», Borkin et al., 2007, p. 129). Последнее предполагает идентичность или во всяком случае большое сходство в кариотипах родительского (= исходного) ди- и дочернего (аутоотриплоидного) животных.



**Рис.5.** Метафазная пластинка с одной «утерянной» хромосомой (показана стрелкой) ( $2n = 22: 21 + 1$ )

**Fig 5.** Mitotic metaphases plate with the “lost” chromosome ( $2n = 22: 21 + 1$ )

В описании кариотипа 22-хромосомных зелёных жаб Тарханкутского полуострова Крыма, авторы указывают на явную субметацентричность только 4-й пары гомологов и метацентричность остальных пяти пар из группы крупных хромосом. При сравнении 22-хромосомного кариотипа с хромосомным набором найденной здесь же триплоидной самки, а также с тетраплоидами из Казахстана подчеркивается, что различия между хромосомами ди-, три- и тетраплоидов найти не удалось («We failed to find any differences between chromosomes of di-, tri-, and tetraploid animals» — Borkin et al., 2007, p.124).

Вместе с тем, при знакомстве с раскладками кариотипов (Borkin et al., 2007, Fig. 3, p. 124) на себя обращает внимание 6-й триплет хромосом триплоидной самки, который носит также достаточно чёткий субметацентрический характер (хотя 6-я пара у диплоидов, как и утверждают авторы, метацентрик). Явная гетерогенность наблюдается и в 3-й четвёрке гомологов на фотографии раскладки кариотипа тетраплоидной жабы — одна из четырёх хромосом явно превышает по размерам три остальных гомолога из этой группы. Не исключено, что причиной морфологических отличий в этом сравнении теоретически могло стать аллополиплоидное происхождение тетраплоида.

Отметим, что наши более ранние исследования кариотипов тетераплоидных жаб из Таджикистана (Писанец, 1991) также свидетельствовали о некоторых различиях между хромосомами в их размерах и морфологии внутри каждой из 11 групп гомологов (рис. 6). Более того, было показано, что появление некоторых тетраплоидных азиатских жаб явно связано с процессами гибридизации, что также отражается на кариологическом уровне.

К сожалению, отсутствие сведений об общем количестве проанализированных метафазных пластинок у триплоидной самки из Тарханкутского полуострова оставляет открытыми вопросы о частоте встречаемости у этой особи соматических клеток с 33-хромосомным набором, а также о возможностях её репродукции (факты отклонений в строении гонад у полиплоидных животных отмечались ранее; Писанец, 1992).



**Рис. 6.** Хромосомный набор тетраплоидной жабы ( $4n = 44$ ) из окр. г. Файзабада, Таджикистан (стрелками указаны гомологи со спутничными хромосомами).

**Fig. 6.** The karyotype of the tetraploid toad ( $4n = 44$ ) from the Fayzabad town, Tajikistan (satellite chromosomes are marked with arrows).

## Выводы

Материалы исследования убедительно показывают, что типичный кариотип зелёных жаб Крыма представлен 22-хромосомным набором ( $2n = 22$ ,  $NF = 44$ ), новые находки на полуострове Тарханкут триплоидных жаб, характеризующиеся набором соматических клеток с 33-хромосомами, отсутствуют. Гомологи 6-й группы у диплоидных зелёных жаб и хромосомы этой же группы на фотографии кариотипа триплоидной самки из Тарханкута (Borkin et al., 2007) характеризуется субметацентрической (а не метацентрической) морфологией. Указано на гетерогенность гомологов у тетраплоидов из Казахстана и Таджикистана: напр. в 3-й группе из 4-х гомологов только одна пара характеризуется наличием спутничных хромосом

- Мазик Е.Ю., Кадырова Б.К., Токтосунов А.Т. Особенности кариотипа зелёной жабы (*Bufo viridis*) в Киргизии // Зоол. журн. — 1976. — 55, № 11. — С. 1740–1743.
- Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных. — М.: Мир, 1986. — 272 с.
- Писанец Е.М. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatensis* Pisanetz sp.n. из Туркмении // Докл. АН УССР., — Сер. Б, геол., хим., биол. наук. — 1978. — № 3. — С. 280–284.
- Писанец Е.М. Новые данные по кариологии *Bufo viridis*-complex (Amphibia, Bufonidae) и вопросы происхождения азиатских тетраплоидных жаб // Герпетологические исследования. Вып. 1. — Л.: Лисс, 1991. — С. 41–50.
- Писанец Е.М. Полиплоидия и отклонения в морфологии гонад у тетраплоидных жаб *Bufo danatensis* (Amphibia: Anura: Bufonidae) // Цитология и генетика. — 1992. — 26, № 6. — С.35–40.
- Писанець Є.М. Земноводні Східної Європи. Частина 1. Ряд Хвостаті. — 2012. — Київ: Зоологічний музей ННПМ НАН України. — 208 с.
- Писанец Е.М., Щербак Н.Н. Систематика зелёных жаб (Amphibia, Anura) фауны СССР // Вестник зоологии. — 1979. — № 4. — С. 11–16.
- Borkin L.J., Shabanov D.A., Brandler O.V. et al. A case of natural triploidy in european diploid Green toad (*Bufo viridis*), with some distributional records of diploid and tetraploid toads // Russian Journal of Herpetology. — 2007. — 14, № 2. — P. 121–132.
- Dubois A., Bour R. The nomenclatural status of the nomina of amphibians and reptiles created by Garsault (1764), with a parsimonious solution to an old nomenclatural problem regarding the genus *Bufo* (Amphibia, Anura), comments on the taxonomy of this genus, and comments on some nomina created by Laurenti (1768) // Zootaxa. — 2010. — 2447. — P. 1–52.
- Levan A., Fregda K., Sandberg A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. — 1964. — 52. — P. 201–220.
- Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Usmanova N. M. et al. Variation of microsatellites BM224 and Bca17 in populations of green toads (*Bufo viridis*-complex) with various nuclear DNA content and ploidy // Tsitologiya. — 2006. — 48 (4). — P. 332–345 [in Russian], translated to English: Cell Tissue Biol. — 2007. — 1 (1). — P. 65–79.
- Popov P., Banova M. Investigation on the karyotype of Amphibia, Anura in Bulgaria. III. Karyotype of *Bufo viridis* Laur. / Trav. Sci. Univ. Plovdiv / Paissi Hilendarski, Biol. — 1976. — 14 (4). — P. 61–68. — in Bulgarian, with English summary.
- Roth P., Ráb P. Karyotype analysis of the *Bufo viridis* group: systematic implications. Ed. Z. Roček. Studies in Herpetology / Prague, Charles University: 1986. — P. 131–135.
- Stöck M., Lamatsch D. K., Steinlein C. et al. A bisexually reproducing all-triploid vertebrate // Nat. Gen. — 2002. — 30 (3). — P. 325–328.
- Stöck M., Schmid M., Steinlein C., Grosse W.-R. Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakoram with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions // Ital. J. Zool. — 1999. — 66 (3). — P. 215–232.
- Stöck M., Steinlein C., Lamatsch D. K. et al. Multiple origins of tetraploid taxa in the Eurasian *Bufo viridis* subgroup // Genetica. — 2005. — 124. — P. 255–272.
- Stöck M., Moritz C., Hickerson M. et al. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2006. — 41. — P. 663–689.
- Stöck M., Ustinova J., Betto-Colliard C. et al. Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing, all-triploid vertebrate // Proceedings of the Royal Society B. — 2012. — 279 (1732). — P. 1293–1299.

УДК 598.112.591.52

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ПОЛОВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИИ КРУГЛОГОЛОВКИ-ВЕРТИХВОСТКИ, *PHRYNOCEPHALUS GUTTATUS GUTTATUS*, (AGAMIDAE, SAURIA) В ПЕСЧАНЫХ ПОЛУПУСТЫНЯХ АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Г.В. Польшова, А.В. Бажинова

Экологический факультет Российского университета Дружбы Народов,  
Миклухо-Маклая ул., 6, Юго-Западный АО, город Москва, 117198 Россия  
E-mail: galinapolynova@mail.ru mileri92@mail.ru

**Новые данные по половозрастной структуре популяции круглоголовки-вертихвостки, *Phrynocephalus guttatus guttatus* (Agamidae, Sauria) в песчаных полупустынях Астраханской области. Г.В. Польшова, А.В. Бажинова.** — Изучение половозрастной структуры весеннего поселения круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel.) показало наличие в нем относительно стабильных по численности половозрастных групп: 1–2 неполовозрелых особей, 3–4 самок и 3 самцов. В целом в популяции преобладает молодняк. Среди половозрелых животных самок больше, чем самцов за счет младшей размерной группы. В старших возрастных группах преобладают самцы. Самая крупная и старшая по возрасту группа включает только самок.

Ключевые слова: круглоголовка-вертихвостка, *Phrynocephalus guttatus guttatus*, Астраханская область.

**New data on the age and sex structure of the population of toad-randy, *Phrynocephalus guttatus guttatus* (Agamidae, Sauria) in the sandy semi-deserts of Astrakhan region. Polinova G., Bazhinova A.** — The detailed investigation in *Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel. sex and age population structure shows the existence of 7–9 sex-age groups: 1 or 2 of young animals, 3 or 4 of females and 3 of males. Their body sizes and number are the same from year to year. The young animals form the largest part of the population. In the adult part females are larger in number than males due to the youngest female group. The eldest group consists of females only.

Keywords: toad-randy, *Phrynocephalus guttatus guttatus*, Astrakhan region.

### Введение

Знание структуры и механизмов функционирования герпетокомплексов песчаных пустынь и полупустынь является одним из наиболее важных компонентов научной базы, необходимой для разработки мер по сохранению биогеоценозов данной природной зоны.

Первым этапом исследований в этой области должно быть изучение основных популяционных параметров, составляющих экосистему видов. Одной из наиболее значимых характеристик является половозрастная структура — обязательный компонент описания популяций всех позвоночных животных. Половозрастная структура популяции — это генетически обусловленное для каждого вида соотношение полов и возрастных групп. Особенности этого соотношения факти-

чески определяют темпы размножения, общую численность популяции и её изменение во времени.

В песчаных полупустынях Астраханской области (Astrakhan region) основной герпетокомплексом является круглоголовка-вертихвостка (здесь обитает номинативный подвид — *Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmelin, 1789). Массовое, открыто живущее и лёгкое при поимке животное, круглоголовка-вертихвостка служит почти идеальным модельным объектом популяционных исследований.

Целью исследования было изучение популяционных характеристик круглоголовки-вертихвостки, *Ph. g. guttatus*, и, в том числе, особенностей и динамики половозрастной структуры её популяций.

## Методы и материалы исследования

Работа проводилась в окрестностях пос. Досанг Астраханской области (Dosang, Astrakhan region). Изучаемое поселение ящериц, соответствующее уровню элементарной популяции (Наумов, 1963), обитало на изолированном участке полузакреплённого песка площадью 0,4 га.

Работа проходила в первой декаде мая 2010 и 2011 гг. На территории поселения за это время были отловлены, промерены и помечены все встреченные круглоголовки-вертихвостки. Общее число пойманных животных составляло 187 ящерицы (82 и 105 особей соответственно). У пойманных животных измеряли длину тела и длину хвоста с точностью до мм, у половозрелых ящериц определяли пол. В нашем материале пол животных надёжно идентифицировался начиная с длины тела 33 мм для самцов и 35 мм для самок, что в целом соответствует нижней границе размера половозрелых животных, приведенной другими авторами (Банников и др., 1977; Брушко, 1995; Бадмаева, Мушаев, 1989). Кроме того, у животных этого размера уже отмечались элементы брачного поведения.

В основе разделения особей на размерно-возрастные группы был использован параметр длины тела (мм). На базе полученных данных построены вариационные кривые. Оценка достоверности размерной разницы между возрастными группами была осуществлена с помощью критерия Стьюдента ( $t_{st}$ ).

Для удобства наблюдений всех животных метили индивидуальным номером. Номер наносился на спину нитрокраской (Mayhew, 1963; Tinkle, Woodward, 1967) и хорошо сохранялся в течение одного полевого периода.

Для многолетнего характера исследований было проведено пожизненное мечение, путем отрезания 1–2 фаланг пальцев по классической схеме (Tinkle, Woodward, 1967). На задних конечностях отмечали единицы, а на передних десятки и сотни. В последнем случае у животного отрезали комбинацию из трёх пальцев: двух на передних и одного на задних конечностях. По нашим наблюдениям метки заметно не сказывались на жизнеспособности животных.

## Результаты и обсуждение

Данные по половозрастным группам популяции круглоголовки-вертихвостки представлены на рисунке 1, 2, 3 и в таблице 1.

Из приведенных материалов видно, что весеннее поселение круглоголовок-вертихвосток распадается на несколько половозрастных групп. В мае 2010 г. их было 9 : 2 группы молодняка, 4 группы самок и 3 группы самцов. Весной 2011 г. групп было меньше, 7 : 1, 3 и 3 соответственно. Отсутствовали сеголетки (группа № 1) и не было средней по размеру группы самок (№ 4).

Наши материалы по росту меченых ящериц (Польшова и др., 2012) говорят о том, что большинство особей популяции — это животные в возрасте от 1 до 2 лет. Существование дискретных размерных групп скорее всего связано с их изначальной принадлежностью к разным кладкам одного года. О растянутости сроков размножения и наличии у самок нескольких кладок также говорят материалы по Волго-Уральским пескам (3 кладки — Чернов, 1954) и по Дагестану (2 кладки — Банников и др., 1977). О возможности существования 2 кладок свидетельствуют и материалы З.К. Брушко (1995) по Казахстану.

Объективность существования отдельных размерных групп была подтверждена статистически: достоверна по третьему порогу коэффициента Стьюдента (табл. 2).

Кроме того, размерные характеристики одновозрастных групп достоверно совпадают по годам (табл. 3).

Анализ полученных данных мы начнём с размерно-возрастных групп молодняка.

**Неполовозрелые особи (группы № 1 и № 2).** Выделение неполовозрелых особей базируется на невозможности определения пола, соответствующих материалах по размеру молодняка других авторов (Банников и др., 1977; Брушко, 1995; Бадмаева, Мушаев, 1989) и данных по росту меченных животных (Польшова и др., 2012). В 2010 г. молодняк включал 2 размерные группы (рис. 1 и табл. 1 и 2). Группа № 1 — сеголетки (juv.), недавно вылупившиеся и впервые вышедшие весной на поверхность особи из последней кладки прошлого года. Группа № 2 — неполовозрелые особи в возрасте менее года (sad), вылупившиеся в прошлом году и перезимовавший один раз.

Группа № 1 по численности составляет лишь 2 % популяции. Аналогичную и также малочисленную (5 %) группу сеголеток наблюдали весной и в калмыцкой популяции вида (Бадмаева, Мушаев, 1989).

Весной 2011 г. сеголеток в нашей популяции встречено не было, что, вероятно, связано с отсутствием или гибелью поздних кладок предыдущего года. Все неполовозрелые особи составляют одну большую группу с достаточно широкими

Таблица 1. Морфометрические данные половозрастных групп круглоголовки-вертихвостки.

Table 1. Body length of *Phrynocephalus guttatus guttatus* sex and age groups.

| Сезон | Май 2010 |               |                   | Май 2011              |                   |                       |
|-------|----------|---------------|-------------------|-----------------------|-------------------|-----------------------|
|       | № группы | Пол и возраст | Количество особей | Длина тела, мм        | Количество особей | Длина тела, мм        |
|       | 1        | juv.          | 2                 | 24,0 ± 2,00 (23 – 25) | –                 | –                     |
|       | 2        | sad           | 28                | 32,1 ± 0,57 (30 – 34) | 55                | 30,9 ± 0,48 (28 – 34) |
|       | 3        | самки         | 19                | 35,8 ± 0,41 (35 – 37) | 17                | 35,3 ± 0,34 (35 – 37) |
|       | 4        | самки         | 5                 | 40,4 ± 0,80 (40 – 42) | –                 | –                     |
|       | 5        | самки         | 7                 | 46,1 ± 0,68 (45 – 47) | 8                 | 45,5 ± 0,75 (44 – 47) |
|       | 6        | самки         | 3                 | 50,3 ± 0,52 (50 – 51) | 1                 | 50                    |
|       | 7        | самцы         | 3                 | 35,3 ± 0,66 (35 – 36) | 11                | 34,7 ± 0,89 (33 – 37) |
|       | 8        | самцы         | 6                 | 40,5 ± 0,68 (39 – 41) | 5                 | 40,2 ± 0,98 (39 – 41) |
|       | 9        | самцы         | 9                 | 45,2 ± 0,55 (44 – 47) | 8                 | 45,5 ± 1,25 (43 – 48) |

Таблица 2. Достоверность различий размерных групп круглоголовки-вертихвостки.

Table 2. The significance of differences in *Phrynocephalus guttatus guttatus* sex and age groups.

| Сезон    | Вариант сравнения (группы) | Критерий Стьюдента tst | Уровень значимости |
|----------|----------------------------|------------------------|--------------------|
| Май 2010 | juv.№ 1 – sad№ 2           | 3,89                   | $p \leq 0,001$     |
|          | sad№ 2 – самки № 3         | 5,13                   | $p \leq 0,001$     |
|          | sad№ 2 – самцы № 7         | 3,67                   | $p \leq 0,001$     |
|          | самки № 3 – самки № 4      | 5,12                   | $p \leq 0,001$     |
|          | самки № 4 – самки № 5      | 5,43                   | $p \leq 0,001$     |
|          | самки № 5 – самки № 6      | 4,91                   | $p \leq 0,001$     |
|          | самцы № 7 – самцы № 8      | 5,49                   | $p \leq 0,001$     |
|          | самцы № 8 – самцы № 9      | 5,37                   | $p \leq 0,001$     |
|          | sad № 2 – самки № 5        | 7,48                   | $p \leq 0,001$     |
| Май 2011 | sad № 2 – самцы № 7        | 3,76                   | $p \leq 0,001$     |
|          | самки № 3 – самки № 5      | 12,32                  | $p \leq 0,001$     |
|          | самки № 5 – самки № 6      | 6,0                    | $p \leq 0,001$     |
|          | самцы № 7 – самцы № 8      | 4,17                   | $p \leq 0,001$     |



Рис. 1. Размерные группы неполовозрелых особей круглоголовки-вертихвостки.

Fig. 1. *Phrynocephalus guttatus guttatus* subadult size groups.

Таблица 3. Достоверность различий одновозрастных размерных групп круглоголовки-вертихвостки по сезонам.

Table 3. The significance of differences in the same age groups of *Phrynocephalus guttatus guttatus*.

| Вариант сравнения (группы)        | Критерий Стьюдента $t_{st}$ | Уровень значимости |               |
|-----------------------------------|-----------------------------|--------------------|---------------|
| sad № 2(2010) – sad № 2 (2011)    | 1,6                         | н.д.               | $p \geq 0,05$ |
| самки № 3, 2010 – самки № 3, 2011 | 0,9                         | н.д.               | $p \geq 0,05$ |
| самки № 5, 2010 – самки № 5, 2011 | 0,6                         | н.д.               | $p \geq 0,05$ |
| самки № 6, 2010 – самки № 6, 2011 | 0,6                         | н.д.               | $p \geq 0,05$ |
| самцы № 7, 2010 – самцы № 7, 2011 | 0,5                         | н.д.               | $p \geq 0,05$ |
| самцы № 8, 2010 – самцы № 8, 2011 | 0,3                         | н.д.               | $p \geq 0,05$ |

размерными границами, в которую, очевидно, входят как животные из самых первых, так и из более поздних кладок.

В целом неполовозрелые особи представляют одну из наиболее многочисленных популяционных единиц. Доля молодняка по годам 37 и 52 % соответственно. О высокой доли молодняка в весенней популяциях вида свидетельствуют и материалы по Западному Казахстану: 80–82 % популяции (Окулова, 1964), и по Калмыкии — 65 % (Бадмаева, Мушаев, 1989).

**Половозрелые самки (группы № 3, № 4, № 5 и № 6).** В 2010 году половозрелые самки распадаются на 4 размерно-возрастные группы, а в 2011 году групп только на 3: не встречены особи в размерном диапазоне группы № 4 (рис. 2 и табл. 1 и 2). Наличие в популяции нескольких возрастных групп половозрелых животных подтверждают и опубликованные сведения других авторов (Бадмаева, Мушаев, 1989; Брушко, 1995).

Самки группы № 3 — животные в возрасте около года. Это ящерицы, которые перезимовали только один раз и по возрасту чуть старше крупного молодняка. Наступление половой зрелости в возрасте 12 — 13 месяцев отмечено также в Южном Прибалхашье (Брушко, 1995) и в Дагестане (Банников и др., 1977).

Опубликованные нами данные по росту меченых животных (Полынова и др., 2012) показывают, что молодые самки активно растут и к середине июня достигают размеров самок предпоследней размерной группы № 5. Активный рост идет до конца лета, а дальше значительно замедляется, так что дважды перезимовавшие животные фактически не превышают осенних размеров особей после первой зимовки. Рост замедляется, но не прекращается. Это в целом соответствует хорошо известным представлениям о постэмбриональном росте рептилий (Сергеев, 1939).

Самки группы № 4, вероятно, соответствуют по своей судьбе сеголеткам группы № 1, т. е. животным из поздних кладок, впервые вышедшим на поверхность весной следующего года. Их возраст, скорее всего, чуть больше года, и в жизни была только одна зимовка. Отсутствие в 2011 г. размерной группы № 4, вероятно, имеет те же причины, что и отсутствие сеголеток.

Самые крупные животные групп № 5 и № 6, несомненно, перезимовали не менее двух раз и в весенний сезон имеют возраст от двух лет, что также подтверждается уже опубликованными материалами по росту меченых животных (Полынова и др., 2012). Наличие в популяции животных в возрасте 2 лет демонст-

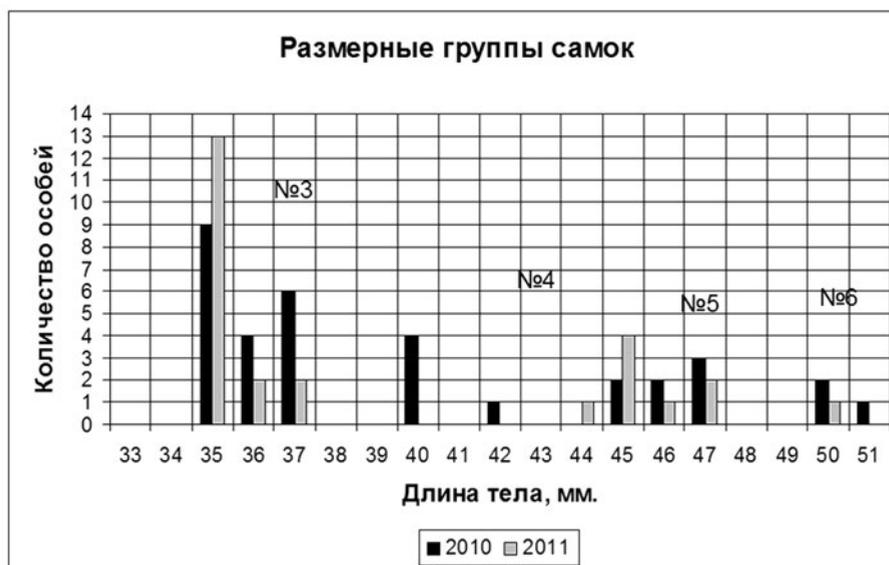


Рис. 2. Размерные группы самок круглоголовки-вертихвостки.

Fig. 2. *Phrynocephalus guttatus guttatus* female size groups.

рируют и данные по меченым круглоголовкам З.К. Брушко (1995). В.И. Бадмаева и В. Мушаев (1989) полагают, что полная смена популяции происходит к концу второго сезона, но при этом отмечают в популяции и ящериц более старшего возраста: 3 и 4 лет. Скорее всего, в последнем случае речь идет о старших размерных группах, точный возраст которых авторами установлен не был, хотя существование в калмыцкой популяции круглоголовок с длиной тела от 50 до 70 мм говорит в пользу этого положения.

В нашей популяции доля самок в 2010 г. составляет 41 %, т. е. больше, чем доля молодняка. В 2011 г. количество молодняка в популяции в 2 раза превышает число самок (52 % и 25 % соответственно).

Как и следовало ожидать, наиболее многочисленной оказывается младшая группа самок (№ 3). Количество особей в этой группе в разные годы почти одинаково: 19 и 17 ящериц соответственно. Преобладание младшей размерной группы половозрелых ящериц в весенний период описана и для Калмыкии (Бадмаева, Мушаев, 1989). Вторая по численности — возрастная группа № 5, количество особей в ней также стабильно: 7 и 8 соответственно.

**Половозрелые самцы (группы № 7, № 8 и № 9).** В материалах обоих полевых сезонов самцы распадаются на 3 размерные группы (рис. 3 и табл. 1 и 2).

Основываясь на уже отмеченных нами данных по росту меченых особей, размерную группу самцов № 7 можно с уверенностью считать животными в возрасте около года, впервые готовыми к участию в размножении. Самцы группы № 8 соответствуют самкам группы № 4, т. е. животным в возрасте более года. Самые крупные самцы группы № 9, вероятно, перезимовали дважды и в весенний сезон оказываются в возрасте около двух лет. Оценка возраста последней группы самцов также базируется на данных по характеру роста меченых особей (Полынова и др., 2012).

В 2010 г. самая многочисленная среди самцов старшая группа (№ 9), а в

2011 по аналогии с самками — младшая (№ 7). Интересен тот факт, что как и у самок, численность большинства соответствующих размерных групп самцов от года к году почти совпадает. Так группа № 8 состоит из 6 и 5, а группа № 9 из 9 и 8 особей соответственно.

Малочисленность младшей группы самцов 2010 г. при условии одновременной многочисленности младшей группы самок объяснить сложно. Можно лишь предположить, что на дифференциацию пола оказывают влияние температурные условия обитания, и особенности инкубации изменили численное соотношение половых групп.

В целом самцы стабильно составляют 22–23 % популяции.

Полная характеристика количественного соотношения половозрелых групп приведена в таблице 4. Сравнение в половозрелой части популяции проведено между одновозрастными группами.

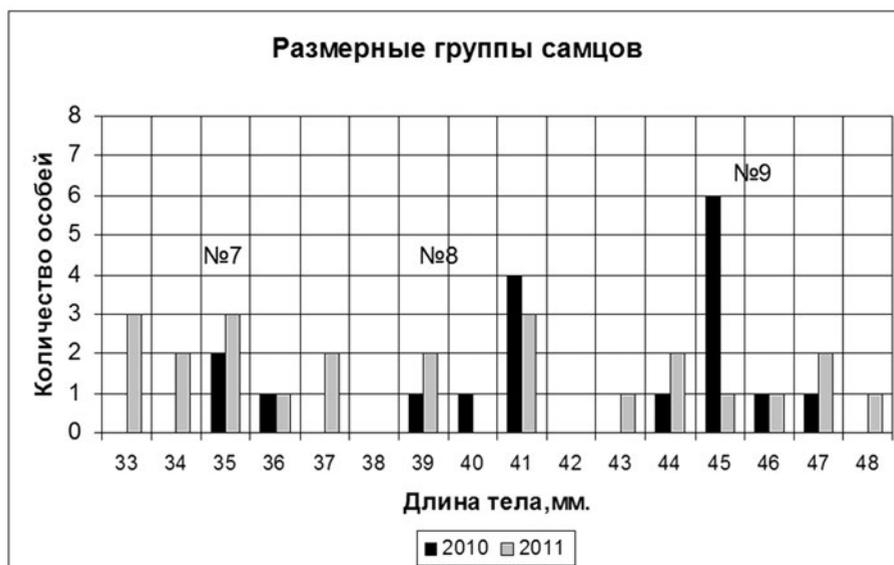
Анализ представленных в таблице данных позволяет выявить некоторые закономерности в соотношении половозрелых групп круглоголовки-вертихвостки:

- молодняка в популяции обычно больше, чем половозрелых особей;
- самок в целом больше, чем самцов. Последнее связано с их преобладанием в младшей размерной группе. О преобладании во взрослой части популяции самок говорят и материалы других исследователей (Окулова, 1964; Бадмаева, Мушаев, 1989).
- в старших размерных группах, напротив, больше самцов: в 2010 г. в обеих размерных группах, а в 2011 г. за счет отсутствия средней группы самок;
- отсутствие четвертой, самой старшей по размеру и возрасту, группы самцов.
- Остальные показатели от года к году меняются, что, очевидно, определяется особенностями каждого из сезонов.

Таблица 4. Численное соотношение половозрелых групп круглоголовки-вертихвостки.

Table 4. Numerical relation in *Phrynocephalus guttatus guttatus* sex and age groups.

| Сезон    | Вариант соотношения   | Долевое соотношение |
|----------|-----------------------|---------------------|
| Май 2010 | ad : sad              | 1 : 1, 7            |
|          | самцы : самки         | 1 : 1, 1            |
|          | самцы № 7 : самки № 3 | 1 : 6, 3            |
|          | самцы № 8 : самки № 4 | 1, 2 : 1            |
|          | самцы № 9 : самки № 5 | 1, 3 : 1            |
|          | самки № 6             | –                   |
| Май 2011 | ad : sad              | 1 : 1, 1            |
|          | самцы : самки         | 1 : 1, 8            |
|          | самцы № 7 : самки № 3 | 1 : 1, 5            |
|          | самцы № 8 : самки № 4 | –                   |
|          | самцы № 9 : самки № 5 | 1 : 1               |
|          | самки № 6             | –                   |



**Рис. 3.** Размерные группы самцов круглоголовки-вертихвостки.

**Fig. 3.** *Phrynocephalus guttatus guttatus* male size groups.

Завершая анализ полученных материалов можно прийти к следующим **выводам**.

1. Весеннее поселение круглоголовок-вертихвосток достоверно представлено несколькими половозрастными группами: 1–2 группы молодняка, 3–4 группы самок и 3 группы самцов.
2. Среди половозрелых животных преобладают самки за счет их большего количества в младшей размерной группе, в старших возрастных группах преобладают самцы.
3. Наиболее крупная и старшая по возрасту группа включает только самок.

- Бадмаева В. И., Мушаев В.* Возрастной состав популяции калмыцкой круглоголовки-вертихвостки // Вопросы герпетологии (Киев, 26–29 сентября 1989). — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 19.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Иценко В. Г. и др.* Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. — М.: Просвещение, 1977. — 415 с.
- Брушко З. К.* Ящерицы пустынь Казахстана. — Алматы: Конжык, 1995. — 231 с.
- Наумов Н. П.* Экология животных. 2-е изд. — М.: Выс. шк., 1963. — 618 с.
- Окулова Н. М.* К биологии круглоголовок Западного Казахстана // Вопр. герпетологии. — Л.: Наука, 1964. — С. 50–51.
- Полынова Г. В., Бажина А. В.* Материалы по демографической структуре популяции круглоголовки-вертихвостки в районе поселка Досанг Астраханской области // Актуальные проблемы экологии и природопользования (Москва, 21–22 апреля 2011). — М.: Изд-во РУДН, 2011. — С. 156–161.
- Полынова Г. В., Бажина А. В., Окитейн И. Л.* Материалы по росту меченных круглоголовок-вертихвосток как ключ к выделению половозрастных групп в популяции // Вопр. герпетологии (Минск, 25–28 сентября 2012). — Минск: Право и экономика, 2012. — С. 252–256.
- Сергеев А. М.* Материалы по постэмбриональному росту рептилий // Зоологический журн. — 1939. — **28**, вып. 5. — С. 888–903.
- Чернов С. А.* Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга-Урал // Тр. ЗИН АН СССР. — 1954. — **16**. — С. 137–158.
- Mayhew W. W.* Biology of the granite spring lizard, *Sceloporus orcutti* // Amer. Midl. Nat. — 1963. — **69**, N 2. — P. 310–327.
- Tinkle D. W., Woodward D. W.* Relative movements of lizards in natural populations as determined from receptive radii // Ecology. — 1967. — **48**, N 1. — P. 166–168.

УДК 597.9+598: 591.4

## **ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ СТРОМЫ КОСТНОГО МОЗГА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НАЗЕМНЫХ ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ**

**Е.В. Скрипченко**

Институт зоологии им. И.И.Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б.Хмельницкого, 15, г. Киев, 01601 Украина  
E-mail: zookon2012@yandex.ru

**Особенности структуры стромы костного мозга у представителей наземных пойкилотермных позвоночных. Скрипченко Е.В.**— Методами гистологии, электронной трансмиссионной и растровой микроскопии исследована строма костного мозга бедренных костей представителей амфибий и рептилий. Установлено, что у хвостатых амфибий в скелете отмечается наличие только ретикулярной ткани, идентичной по структуре некроветворной части костного мозга других позвоночных. У бесхвостых амфибий ретикулярная основа заселяется кроветворными клеточными элементами и становится фактически стромой костного мозга. Она состоит из: костномозговой оболочки, мембранно-фибрилярного каркаса и гетерогенной популяции стромальных клеток, включающей: фибробластоподобные клетки, адипоциты, фагоцитирующие ретикулярные клетки, ретикулоэндотелиальные и эндотелиальные клетки кровеносных капилляров, макрофаги. Для стромальных клеток костного мозга бесхвостых амфибий характерна высокая фагоцитарная активность. У рептилий происходит усовершенствование стромальной части: возникновение новых форм взаимоотношений между стромальными и гемопоэтическими клетками. Это выражается, в частности, в появлении островков лимфоцитоподобных клеток с центрально расположенной фагоцитирующей ретикулярной клеткой или макрофагом.

Ключевые слова: амфибии, рептилии, строма костного мозга.

**Features of the Structure of Bone Marrow Stroma from Representatives of Terrestrial Vertebrates Poikilothermal. Skrypchenko H.V.**— By the methods of histology, an electronic transmission and raster microscopy stroma of bone marrow of femoral bones of representatives of amphibians and reptilians is investigated. It is set in a skeleton of tail amphibians registers only the reticulum. At tailless amphibians stroma of bone marrow consists of: bone marrows shell, membran-fibrilyar framework and population of cells, including: fibroblast-alike cells, adipocity, fagocitic reticular cells, retikuloendothelial and endothelial cells off the circulatory system capillaries, makrofags. For the stroma cells of bone marrow of tailless amphibians high fagocitic activity is characteristic. The reptilians have an improvement of stroma's part: origin of new forms of mutual relations between stroma's and by bloodformations cells. It is expressed, in particular, in appearance of island of limfocit-alike cells with the centrally located fagocitic reticular cell or makrofag.

Key words: amphibians, reptilians, stroma of bone marrow.

### **Введение**

В ряду позвоночных от амфибий до млекопитающих костный мозг превращается из органа дополнительного кроветворения (у бесхвостых амфибий) в основной орган гемопоэза (у всех теплокровных позвоночных). Различная степень интенсивности кроветворения (при сравнении периодов максимальной активности), существенные различия в составе образующихся гемопоэтических клеток и в

ультраструктуре клеток, принадлежащих к однотипным кроветворным росткам у различных позвоночных, вероятно, связаны с особенностями стромы этого органа, поскольку, многочисленными исследованиями костного мозга млекопитающих показана роль стромальных клеток в регуляции пролиферации и дифференцировки гемопоэтических клеток.

Однако, если строма костного мозга млекопитающих — предмет активных исследований (Родионова, 1989; Родионова, Скрипченко, 2010; Паюшина и др., 2006; Bianko et al., 2001; и др.), сведения о строме костного мозга у амфибий (Хамидов и др. 1978г., Грушко, 2010), рептилий (Zapata et al, 1981; 2005; Грушко, 2010) являются скудными и фрагментарными. Безусловно, исследование стромы костного мозга наземных пойкилотермных позвоночных необходимо для понимания ее структуры и функции у млекопитающих, в том числе и человека.

Цель нашего исследования — определить составляющие стромы костного мозга у представителей наземных пойкилотермных позвоночных.

### Материал и методы

Структуру стромы костного мозга изучали на материале, отобранном из бедренных и плечевых костей представителей амфибий: саламандры огненной (*Salamandra salamandra* Linnaeus, 1758); жабы серой (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758); лягушки озерной (*Pelophilax ridibunda* Pallas, 1771) и рептилий: ящерицы прыткой (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758). Взрослых животных отлавливали в природе в весенне-летний период, то есть период высокой активности гемопоэза.

Клеточный состав стромы костного мозга, ультраструктуру клеток и морфологию неклеточного компонента костного мозга изучали методами гистологии, трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии.

Ткани органов фиксировали в 10 %-м нейтральном формалине. Далее материал заливали в парафин, срезы изготавливали на микротоме. Гистологические срезы окрашивали гематоксилином по Майеру—эозином (Волкова, Елецкий, 1982: с. 228).

Для электронной микроскопии биообразцы фиксировали в 2,5 %-м глутаральдегиде и 1 %-м растворе Os O<sub>4</sub>, заключали в аралдит. Ультратонкие срезы изучали в электронном микроскопе «Тесла БС500».

Фиксированные в 2,5% глутаральдегиде биообразцы после напыления золотом изучали в растровом микроскопе «GSM-35C».

### Результаты и обсуждение

При гистологическом исследовании плечевой и бедренной костей у саламандры отмечено, что эпифизы их хрящевые, но на боковых поверхностях (кроме суставного хряща) покрыты тонким слоем кости — продолжением диафизарной трубки. Кроме того, на хрящевом метафизе со стороны внутрикостной полости обнаруживаются очаги энхондральной оссификации.

Содержимое внутрикостной полости у саламандры отделено от кости оболочкой. Она состоит из плоских клеток, с вытянутыми в длину плотными ядрами. В полости кости в сети ретикулярных волокон обнаруживаются отросчатые ретикулярные клетки и адипоциты (составляющее большинство), капиллярная сеть представлена истинным и синусоидными капиллярами. Гемопоэтические клетки в экстравакулярном пространстве отсутствуют. Обычно в просвете капилляров на гистологических срезах регистрируются эритроциты. В синусоидных капиллярах кроме зрелых эритроцитов содержатся многочисленные клетки с плотным округлым ядром и узким ободком цитоплазмы. Они располагаются чаще у стенки сосу-

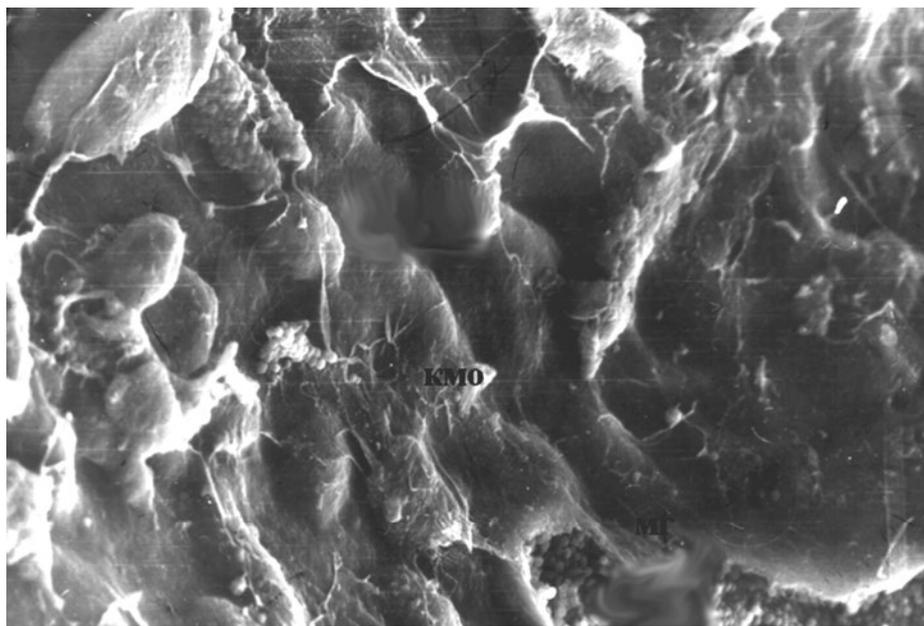
да. В отдельных таких клетках увеличивается масса эозинофильной цитоплазмы. Внеклеточные отложения пигмента в полости кости не обнаружены. Редко встречаются ретикулярные клетки с гранулами меланина в цитоплазме.

Таким образом, у представителя отряда хвостатых земноводных саламандры огненной в полостях бедренной и плечевой костей нет кроветворного костного мозга. Эти полости заполнены ретикулярной тканью, которая образуется ретикулиновыми волокнами, ретикулярными клетками, адипоцитами, эндотелиальными и ретикулоэндотелиальными клетками. Многочисленные адипоциты обеспечивают выполнение этой тканью запасающей функции, поскольку жир является депо макроэргических соединений и воды.

У бесхвостых амфибий появляется новый кроветворный орган костный мозг, выполняющий функцию дополнительного очага кроветворения. Строма костного мозга включает: мембранно-фибрилярные структуры и гетерогенную популяцию клеток: фибробластоподобные клетки; фагоцитирующие ретикулярные клетки; адипоциты; макрофаги; эндотелиальные клетки.

Локализация кроветворной паренхимы характерна для костного мозга всех исследованных нами бесхвостых амфибий: муфтообразно по периметру костного мозга и островками в остальном пространстве.

При исследовании под сканирующим электронным микроскопом обнаруживается, что костный мозг окутан оболочкой, отделяющей его от кости (рис. 1). Такое образование, названное костномозговым мешком, обнаружено у млекопитающих (Menton et al., 1982: 159). Роль клеток костномозгового мешка не ясна. Авторы предполагают, что основная их функция — способствовать продвижению остеогенных клеток-предшественников из костного мозга к поверхности кости, не исключается возможная роль этого образования в качестве ионной перегородки между клетками эндоста и костным мозгом.



**Рис.1.** Костномозговая оболочка (КМО) в бедренной кости *Rana ridibunda*. Ув. 2000. Гм — гранулы меланина.

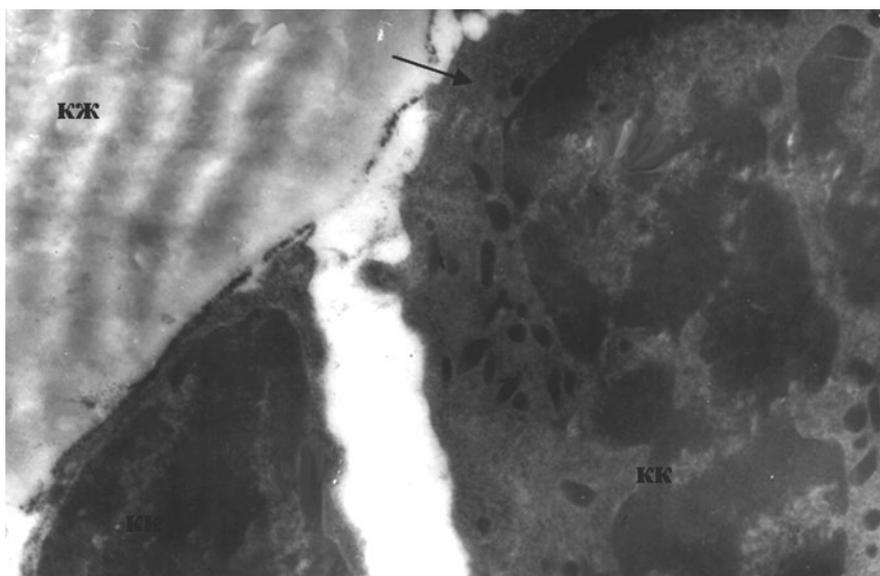
**Fig.1.** A kostnomozgovaya shell (KMO) is in the thigh-bone of *Pelophilax ridibunda*. Increase 2000. Гм — granule of melanin.

Пока ясно одно, что появившись в костномозговой полости ещё у хвостатых амфибий, эта структура сохраняется в филогенезе животных. Это обстоятельство указывает на важность функций костномозговой оболочки.

В этой оболочке имеются отверстия для сосудов, связанные с ней волокна пронизывают всю паренхиму костного мозга. Отдельные волокна проходят сквозь оболочку и прикрепляются к внутренней поверхности костной трубки. Таким образом, волокнистый каркас и оболочка обеспечивают закрепление костного мозга в полости кости. В то же время волокнистая сеть придаёт механическую прочность строме и является основой для расположения и передвижения кроветворных клеток.

Самая многочисленная популяция стромальных клеток — адипоциты. Обычно адипоциты имеют оттеснённое к периферии удлинённое ядро, в цитоплазме располагаются рибосомы, митохондрии, пиноцитозные пузырьки, элементы эндоплазматической сети, лизосомы, фагосомы. Как обязательный компонент присутствует одна или несколько жировых капель разного размера. Возможно, адипоциты обладают определённой способностью к перемещению. Часто эти клетки имеют длинные, тонкие, разветвляющиеся отростки или многочисленные, густо расположенные короткие выросты. Возможность к перемещениям способствует и выполнению фагоцитарной функции жировыми клетками, о наличии которых свидетельствуют фаго- и лизосомы в цитоплазме.

У многих адипоцитов жировые капли достигают крупных размеров и занимают собой основной объём цитоплазмы. Иногда плазматическая мембрана разрывается, и жир приходит в непосредственное соприкосновение с межклеточной средой. Таким способом облегчается доступ к жировым запасам для кроветворных клеток. Жировые капли обнаруживаются в цитоплазме плазматических клеток и созревающих клеток эритроидного ряда. Отмечаются неединичные случаи контактов между адипоцитами и кроветворными клетками гранулоцитарного ряда и лимфоцитоподобными клетками (рис. 2).



**Рис.2.** Фрагмент адипоцита, контактирующего с развивающимися гемопоэтическими клетками, в костном мозге *Bufo bufo*. Ув. 7000. Кк-кроветворная клетка, кж — капля жира.

**Fig.2.** Part of adipocit, contacting with developing bloodformations cells, in marrow of *Bufo bufo*. Increase 7000. Кк — bloodformation cell, кж — drop of fat.

Контакты осуществляются преимущественно в местах максимально близкого расположения жировой капли к цитоплазматической мембране. Вполне вероятно, что кроме захвата жировых капель путём фагоцитоза, использование кроветворными клетками жировых запасов адипоцитов может происходить с помощью прямых межклеточных контактов.

В некоторых адипоцитах наряду с жировыми каплями в цитоплазме имеются большие вакуоли с электронно-прозрачным содержимым. По мере увеличения диаметра жировой капли и вакуоли истончается слой цитоплазмы, разделяющий их. В определённый момент под давлением жира цитоплазма разрывается, и жир устремляется в соседнюю вакуоль. Таким способом может расширяться пространство для жировых накоплений.

Способность к фагоцитозу отмечается у всех клеток стромы. В качестве одной из основных функций фагоцитоз выступает у фагоцитирующих ретикулярных клеток и макрофагов. В цитоплазме фагоцитирующих ретикулярных клеток кроме фаго- и лизосом имеются митохондрии, рибосомы, элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума. Многочисленные цитоплазматические отростки таких клеток свидетельствуют об активных взаимодействиях с внеклеточным матриксом. Между отростками соседних ретикулярных клеток наблюдаются прямые контакты, в том числе по типу «замка».

Макрофаги отличаются от фагоцитирующих ретикулярных клеток низким ядерно-цитоплазматическим отношением. Обычно макрофаги - свободно мигрирующие клетки, они могут иметь временные контакты, как со стромальными, так и с кроветворными клетками.

Единичные фагосомы обнаруживаются и в клетках, ограничивающих просвет синусоидных капилляров. Такие клетки (только у млекопитающих) были названы И. И. Новиковым (1983: с. 45) ретикулоэндотелиальными.

Как известно, в синусоидных капиллярах в костном мозге у бесхвостых амфибий происходит эритропоэз.

Ретикулоэндотелиальные клетки обычно сильно уплощённой формы с некоторым утолщением в ядерной области. Такое строение стенки сосуда позволяет осуществлять миграцию зрелым и созревающим клеткам крови из костного мозга в кровеносное русло. Стенки синусоидных капилляров пронизаны многочисленными отверстиями, оставшимися после прохождения клеток крови в сосуд.

Ретикулоэндотелиальные клетки, по-видимому, оказывают регуляторное влияние на эритропоэз. Косвенным доказательством этому может служить характерная пристеночная локализация в синусоидном капилляре незрелых клеток эритроидного ряда. При этом короткие отростки цитоплазмы эритробластов могут контактировать с ретикулоэндотелиальными клетками. Зрелые эритроциты располагаются преимущественно ближе к середине просвета сосудистого канала.

Увеличивающийся объём жировых капель в околосоидных адипоцитах может влиять на состояние просвета в самом сосуде.

Таким образом, кроме закрепления кровеносных сосудов в костном мозге, вполне вероятно, что внесосудистые клеточные элементы стромального каркаса оказывают влияние и на условия циркуляции в кровеносном русле.

Приспособление к новым условиям существования и усложнение общей организации рептилий, по сравнению с земноводными, привели к интенсификации кроветворения в костном мозге. Некоторые исследователи (Efrati, Yaari, 1970: 25; Zapata et al., 1981: 41) подчёркивают, что в системе кроветворения у рептилий костный мозг играет главную роль. Однако у пресмыкающихся, как у амфибий, кроветворение носит диффузный характер, т.е. нет чёткого деления лимфоидного и миелоидного кроветворения (Акилов, Заремская, 1979: с.64). В костном

мозге происходит созревание гемопоэтических клеток всех 4 ростков. Пролиферация и дифференцировка их осуществляется с участием стромы костного мозга.

У исследованных нами ящериц в костном мозге сохраняется такой же состав стромальной части, что и у бесхвостых амфибий.

Эритропоэтических островков в костном мозге *L. agilis* в экстравакулярном пространстве нами выявлено не было, хотя имеется сообщение об их наличии «в центре кроветворной ткани» (Грушко, 2010: с. 26). Кроме того, автор выявляла и смешанные гранулоцитарные и эритробластические островки.

Наши данные согласуются с данными Запата (Zapata 2005: 140) об интравакулярном эритропоэзе у рептилий. В костном мозге у исследованных ящериц имеются синусоидные капилляры — расширенные участки капиллярной сети. Их стенки образованы ретикулоэндотелиальными клетками, расположенными в один слой. В полостях этих сосудов можно обнаружить клетки эритроидного ряда разной степени зрелости. Наблюдается характерная пристеночная локализация созревающих клеток. Зрелые эритроциты теряют связь с ретикулоэндотелиальными клетками, передвигаются к центру просвета синусоидного капилляра и вовлекаются в циркуляцию.

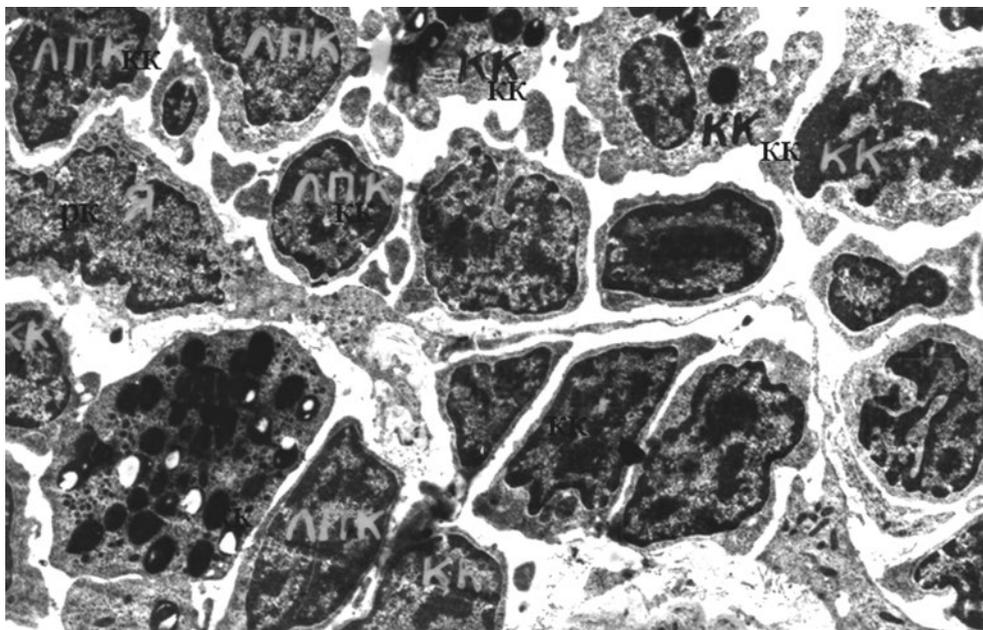
Характерное сильное уплощение этих клеток связано с функцией синусоидных капилляров. Эти сосуды являются местом миграции созревших клеток крови из костного мозга в кровеносное русло. В связи с этим наблюдаются скопления клеток гранулоцитарного и лимфоидного рядов в экстравакулярном пространстве у стенки синусоидных капилляров.

По сравнению с костным мозгом амфибий у рептилий возникают новые формы взаимоотношений между стромальными и гемопоэтическими клетками, что выражается в появлении островков лимфоцитоподобных клеток, с центрально расположенной фагоцитирующей ретикулярной клеткой. Часто встречаются также клеточные группы, в которых центральное положение занимает макрофаг, окружают его лимфоцитоподобные клетки и клетки гранулоцитарного ряда. Принимая во внимание подвижность макрофагов, и, в то же время, отмечая наличие множественных, часто обширных контактов макрофагов с окружающими его клетками, мы склонны считать такие клеточные группы довольно устойчивыми образованиями. Наличие таких клеточных групп свидетельствует о возможной регуляторной функции центральных стромальных клеток по отношению к кроветворным.

Таким образом, у рептилий происходит более чёткое обособление островков лимфоцитоподобных клеток в костном мозге, что связано с усовершенствованием в регуляции их созревания. Это в свою очередь влияет на продуктивность (в сторону увеличения) клеток лимфоидного ряда. Костномозговой лимфопоэз наряду с селезёночным приводят к выраженному у пресмыкающихся лимфоидному характеру периферической крови.

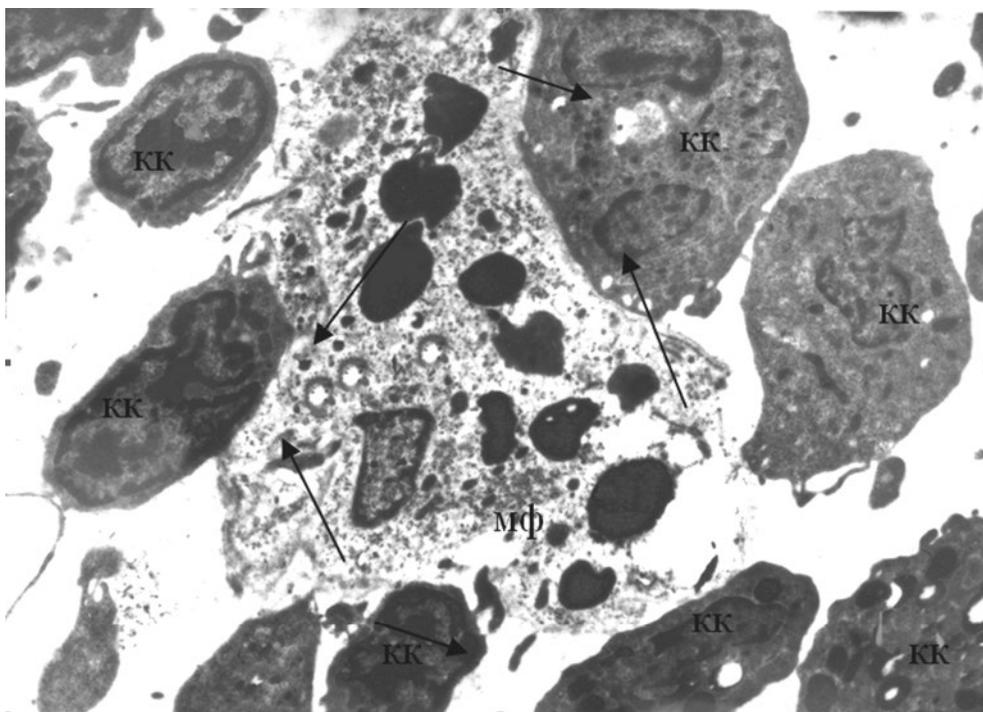
Ранее нами отмечалось наличие значительных запасов гликогена в цитоплазме ретикулярных клеток стромы костного мозга черепах (Скрипченко, 2012: 164).

Следует отметить, что адипоциты в костном мозге у амфибий и рептилий, вероятно, обладают определённой способностью к перемещениям. Часто эти клетки имеют длинные, тонкие разветвляющиеся отростки или многочисленные, густо расположенные короткие, цитоплазматические выросты, что, вероятно, свидетельствует об их активных перемещениях. Судя по морфологии, фагоцитирующие ретикулярные клетки также способны к активным перемещениям. Благоприятствует передвижению стромальных клеток наличие значительных межклеточных пространств, заполненных межтканевой жидкостью и ретикулиновых



**Рис. 3.** Фрагмент костного мозга *Lacerta agilis*. Фагоцитирующая ретикулярная клетка (Рк) окружена лимфоцитоподобными клетками и клетками гранулоцитарного ряда. Ув. 3000. Кк — кроветворная клетка.

**Fig. 3.** Part of bone marrow of *Lacerta agilis*. A fagocitic retikulyar cell is surrounded by limfocit-like cells and cells of granulocytic row. Increase 3000 . Кк — bloodformation cell.



**Рис. 4.** Макрофаг (Мф) в окружении лимфоцитоподобных клеток и клеток гранулоцитарного роста в костном мозге бедренной кости *Lacerta agilis*. Ув. 4000. Кк — кроветворная клетка.

**Fig. 4.** Makrofag (Мф) in surroundings by limfocit-like cells and cells of granulocytic sprout in bone marrow of thigh-bone of *Lacerta agilis*. Increase 4000. Кк — bloodformation cell.

волокон в костном мозге земноводных и рептилий. Передвижение стромальных клеток способствует не только интенсификации фагоцитоза, но и в определённой степени изменению микроокружения для кроветворных клеток.

## Выводы

Таким образом, у хвостатых амфибий в скелете отмечается наличие только ретикулярной ткани, идентичной по структуре некроветворной части костного мозга других позвоночных. У бесхвостых амфибий ретикулярная ткань становится фактически стромой костного мозга. Она состоит из: костномозговой оболочки, мембранно-фибрилярного каркаса и гетерогенной популяции стромальных клеток, включающей: фибробластоподобные клетки, адипоциты, фагоцитирующие ретикулярные клетки, ретикулоэндотелиальные и эндотелиальные клетки кровеносных капилляров, макрофаги. Для стромальных клеток костного мозга бесхвостых амфибий характерна высокая фагоцитарная активность. У рептилий происходит усовершенствование стромальной части: возникновение новых форм взаимоотношений между стромальными и гемопоэтическими клетками. Это выражается, в частности, в появлении островков лимфоцитоподобных клеток с центрально расположенной фагоцитирующей ретикулярной клеткой или макрофагом.

Дальнейшее исследование стромы костного мозга в ряду наземных позвоночных необходимо для понимания устройства стромальной части костного мозга млекопитающих, в том числе и человека.

- Акилов А. Т., Заремская А. М. Элементы крови и очаги гемопоэза амниот в фило- и онтогенезе // Цитологические механизмы гистогенезов. — М.: Наука, 1979. — С. 63–65.
- Волкова О.В., Елецкий Ю.К. Основы гистологии и гистологической техники. — М.: Медицина, 1982. — 303 с.
- Грушко М.П. Клеточный состав кроветворных органов половозрелых самок представителей класса рыб, земноводных и пресмыкающихся: Автореф. дис. докт. биол. наук. — Астрахань, 2010. — С. 44.
- Новиков И. И. Кровеносные сосуды костного мозга // Экспериментально-морфологическое исследование/. — М.: Медицина, 1983. — 151 с.
- Паюшина О.В., Домарацкая Е.И., Старостин В.И. Мезенхимные стволовые клетки: источники, фенотип и потенции к дифференцировке // Изв. РАН. Сер. биол., 2006. — № 1. — С. 6–25.
- Родионова Н.В. Функциональная морфология клеток в остеогенезе. — К.: Наук. думка, 1989. — 188 с.
- Родионова Н.В., Скрипченко Е.В. Особенности репродукции и ультраструктура малодифференцированных стромальных клеток в зонах энхондрального процесса при снятии опорной нагрузки : Материалы симпозиума «Морфогенез органов и тканей под влиянием экзогенных факторов» 7–9 октября 2010 года, Симферополь–Алушта. — Симферополь, 2010, — С.132–136.
- Скрипченко Е.В. Особенности стромы костного мозга у черепах // Збірка матеріалів III Міжнародної науково-практичної конференції «Сучасні проблеми біології, екології та хімії». –Запоріжжя, 2012. — С. 164–165.
- Хамидов Д. Х., Акилов А. Т., Турдыев А. А. Кровь и кроветворение у позвоночных животных. — Ташкент: Фан, 1978. — 168 с.
- Bianko P., Riminucci M., Gronthos S., Robey P.G. Bone marrow stromal stem cells; nature, biology, and potential applications// Stem Cells. — 2001. — **19**, N3. — P. 180–192.
- Efrati P. E., Yaari A. Morphological and cytochemical observations on cell of the hematopoietic system of *Agama stellio* (Linnaeus) // Israel. J. Med. Sci. — 1970. — **6**, N1. — P. 23–31.
- Menton D., Simmons D., Orr B., Plurad S. A cellular investment of bone marrow // Anat. Rec. — 1982. — **203**, N1. — P. 157–164.
- Zapata A., Loceta T., Villena A. Reptilian bone marrow. An ultrastructural study in the Spanish lizard, *Lacerta hispanica* // J. Morphol. — 1981. — **168**, N 2. — P. 137–149.
- Zapata A. , Leceta J., Villena A. Reptilian bone marrow. An ultrastructural study in the spanish lizard, *Lacerta hispanica* // J. Morphol. — 2005. — 168, N2. — P.137–149.

УДК 597.94(477)

## АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АЛЬПИЙСКОГО ТРИТОНА, *ICHTHYOSAURA ALPESTRIS* (CAUDATA, SALAMANDRIDAE) В УКРАИНЕ

Н.А. Смирнов

Черновицкий национальный университет им. Юрия Федьковича,  
ул. Коцюбинского, 2, Черновцы, 58012 Украина  
Черновицкий областной краеведческий музей,  
ул. О. Кобылянской, 28, Черновцы, 58002 Украина

**Анализ распространения альпийского тритона, *Ichthyosaura alpestris* (Caudata, Salamandridae) в Украине. Смирнов Н.А.** — Обобщены сведения о распространении альпийского тритона в Украине. Установлено, что в настоящее время вид обнаружен более чем в 160 локалитетах. Проведено моделирование его потенциального ареала. Высказано предположение, что вид может обитать на более обширных территориях Подолья, чем теперь принято считать.

Ключевые слова: *Ichthyosaura alpestris*, распространение, моделирование экологической ниши, Украина.

**Analysis of Distribution of the Alpine Newt, *Ichthyosaura alpestris* (Caudata, Salamandridae) in Ukraine. Smirnov N.A.** — Data about Alpine Newt distribution in Ukraine were generalized. It is established that the species was found in more than 160 localities now. The modeling of species potential home range were performed. It has been suggested that this species may inhabit on the more wide territories of Podillya, than it considered to be now.

Key words: *Ichthyosaura alpestris*, distribution, ecological niches modeling, Ukraine.

### Введение

Альпийский тритон, *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768), широко распространён в Европе. В Украине он в настоящее время обнаружен в четырёх областях — Закарпатской, Ивано-Франковской, Львовской и Черновицкой (Писанец и др., 2005; Писанец, 2007 и др.). В ряде публикаций неверно указана Черниговская область вместо Черновицкой (Даревский, Орлов, 1988: с. 67; 1990: с. 182; Дунаев, 1999: с. 110). До конца 1970-х гг. считалось, что этот вид обитает исключительно в горных и предгорных районах Украинских Карпат (Щербак, Щербань, 1980). Впрочем, ещё в 1935 г. этот тритон был отловлен в окр. с. Раковец Пустомытовского р-на Львовской обл. (кол. ЗМ ННПМ, инв. № 43). Последующие исследования показали, что он также встречается на крайнем западе Подольской возвышенности (Полушина и др., 1989; Полушина, Бондар, 1992; Федонюк, 2005 и др.). Ранее сведения о распространении *I. alpestris* в Украине были обобщены Е.М. Писанцем с соавторами (2005), однако с момента публикации цитируемого справочника появилось много новых данных, существенно уточняющих его распространение (прежде всего, в восточной части ареала). Учитывая, что альпийский тритон отнесён к категории «уязвимые виды» в Красной книге Украины (Писа-

нець, 2009), несомненный интерес представляет анализ его распространения в нашей стране.

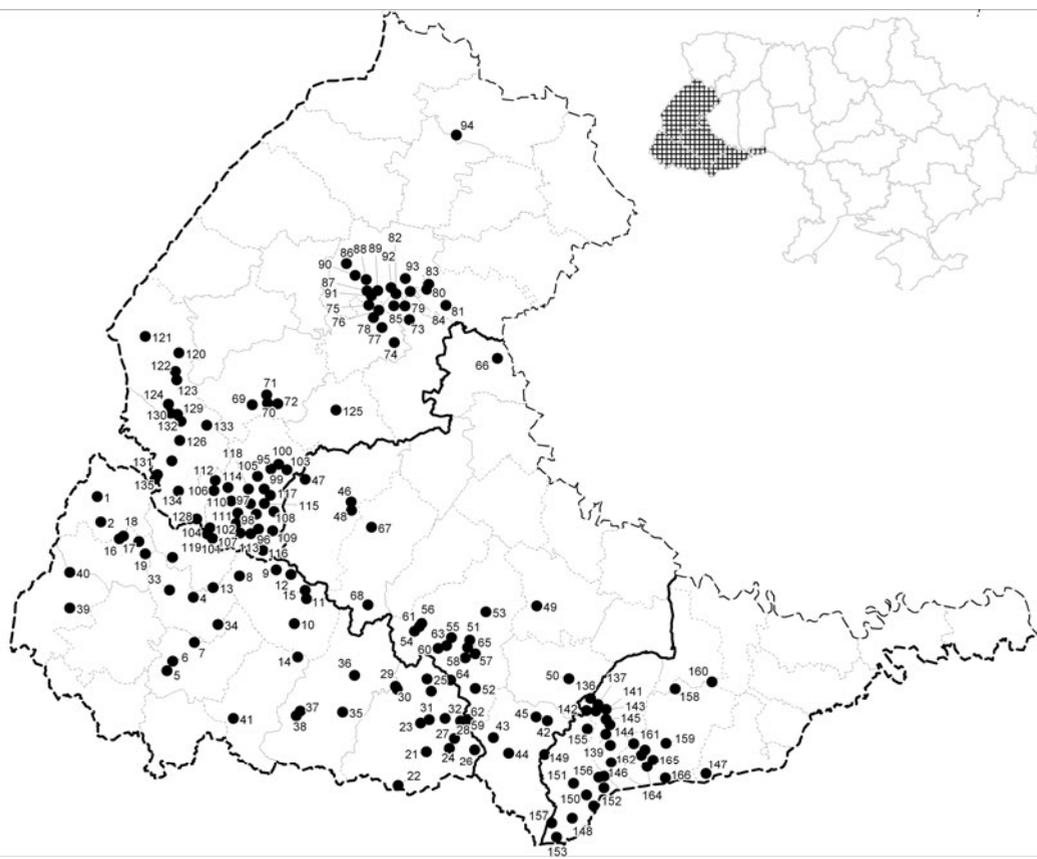
## Материалы и методы

Материалом для настоящего сообщения послужили результаты изучения фондовых коллекций Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (ЗМ ННПМ, Киев), Государственного природоведческого музея НАН Украины (ГПМ, Львов), Зоологического музея Львовского национального университета им. Ивана Франко (ЗМ ЛНУ, Львов), Природоведческого музея Черновицкого национального университета им. Юрия Федьковича (ПМ ЧНУ, Черновцы), Черновицкого областного краеведческого музея (ЧОКМ, Черновцы); критического анализа доступных литературных источников и данные автора, собранные в процессе проведения полевых исследований на территориях Ивано-Франковской, Львовской и Черновицкой областей в 2003–2013 гг.

На основании обобщения всех доступных данных создана электронная база мест находок вида в Украине (локалитеты геокодированы с помощью программы Google Earth). Обработку полученного материала и моделирование потенциального распространения проводили с помощью программ Diva-Gis v. 7.5 ([www.diva-gis.org](http://www.diva-gis.org)) и Maxent v. 3.3.3k ([www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/](http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/)), применяя алгоритмы Domain (Carpenter et al., 1993) и Maxent (Phillips et al., 2006). В качестве переменных для построения моделей использовали гипсометрическую высоту и 19 биоклиматических параметров (разрешение 2,5 угловые минуты) из электронной базы WorldClim v. 1.4 ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)). Статистический анализ данных проводили с помощью программы Statistica v. 6.0. Качество модели проверяли посредством ROC-анализа, используя показатель «Площадь под кривой / Area Under the ROC Curve (AUC)».

## Результаты и обсуждение

Как следует из полученных результатов, область распространения альпийского тритона на территории Украины охватывает Карпаты и смежные участки; здесь он в настоящее время известен более чем из 160 локалитетов (рис. 1; с целью экономии места мы не приводим ссылки на источники данных — подробную информацию можно найти в обобщающей работе Е.М. Писанца с соавт. (2005) и других источниках (например, Федонюк, 2005; Смірнов, Скільський, 2010 и др.). Большинство пунктов его находок приурочены к горам и предгорьям, но почти 1/8 их часть расположена на равнине. На юго-западном макросклоне Украинских Карпат этот вид распространён в горах и предгорьях приблизительно до границы с Закарпатской низменностью (Куртяк, 2004; Писанец и др., 2005). На северо-восточном макросклоне ситуация несколько сложнее. С одной стороны, область относительно сплошного распространения в целом совпадает с границей гор с предгорьями (см. рис. 1), хотя известно несколько локалитетов в предгорьях на границе с равниной. С другой — этот вид обнаружен более чем в 20 пунктах вне пределов собственно Карпатского региона, на территории Ополя. Кроме того, в фондах ГПМ хранятся 2 экземпляра вида (инв. № зх-з 45), которые якобы были добыты в 1935 г. в окрестностях с. Раковище (теперь Радеховский р-н Львовской обл.). С целью изучения этого вопроса автором в мае 2013 г. были предприняты кратковременные поиски в указанном пункте, которые не принесли положительных результатов — альпийский тритон (как и карпатский, *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880), который также указывался для этой местности (Писанец и др., 2005; кол. ГПМ, инв. № зх-з 47)) обнаружен не был. В ходе наших полевых иссле-



*Рис. 1.* Распространение альпийского тритона в Украине.

*Fig. 1.* Distribution of the Alpine Newt in Ukraine.

дований в указанном пункте не были также отмечены характерные для вида биотопы. Вероятно, в рассматриваемом случае мы имеем дело с ошибкой при этикетировании (возможно, на самом деле эти животные были отловлены в окр. с. Раковец Пустомытовского р-на, а ошибка произошла во время очередного переписывания этикетки).

ЗАКАРПАТСКАЯ ОБЛ. *Великоберезнянский р-н:* 1 — с. Кострина; 2 — с. Черногора. *Воловецкий р-н:* 3 — с. Верхняя Грабовница (= с. Грабовница); 4 — уроч. Волчий. *Иршавский р-н:* 5 — с. Арданово; 6 — с. Дешковица; 7 — уроч. Чёрное Багно (= болото Багно). *Межгорский р-н:* 8 — с. Пилипец; 9 — с. Прислоп; 10 — с. Синевир; 11 — с. Синевирская Поляна; 12 — с. Торунь; 13 — гора Стоги, пол. Боржава; 14 — Вильшанское вдхр. (= Колочавское вдхр.); 15 — оз. Синевир. *Перечинский р-н:* 16 — с. Лумшоры; 17 — оз. Комсомольское, пол. Руна (= пол. Ривна); 18 — турбаза «Полонина» (= санаторий «Полонины»); 19 — форелевый завод «Шипот». *Раховский р-н:* 20 — пгт Ясиня; 21 — с. Выдричка; 22 — с. Деловое; 23 — с. Квасы; 24 — с. Луги; 25 — с. Чёрная Тиса; 26 — болото (гать) Балца-тул; 27 — гать Говерла, р. Говерляна; 28 — гора Говерла; 29 — оз. Апшенецкое; 30 — оз. Догазка, пол. Догазка; 31 — пол. Менчул; 32 — пол. Петрос. *Свялявский р-н:* 33 — с. Поляна; 34 — санаторий «Човен» (с. Керецки). *Тячевский р-н:* 35 — пгт Дубовое; 36 — пгт Усть-Чорна; 37 — с. Большая Уголька; 38 — с. Малая Уголька. *Ужгородский р-н:* 39 — санаторий «Кооператор», с. Нижнее Солотвино; 40 — уроч. Анталовецкая Поляна. *Хустский р-н:* 41 — г. Хуст.

ИВАНО-ФРАНКОВСКАЯ ОБЛ. *Верховинский р-н*: 42 — с. Верхний Ясенов; 43 — с. Дземброня (= Берестечко); 44 — с. Зелёное; 45 — с. Криворовня. *Долинский р-н*: 46 — пгт Выгода; 47 — с. Буковец; 48 — с. Шевченко. *Коломыйский р-н*: 49 — Княждворский тисовый заказник (окр. с. Княждвор). *Косовский р-н*: 50 — г. Косов. *Надворнянский р-н*: 51 — г. Яремче; 52 — пгт Ворохта; 53 — пгт Делятин; 54 — с. Быстрица; 55 — с. Зелёная; 56 — с. Максимец; 57 — с. Микуличин; 58 — с. Татаров; 59 — гора Брескул; 60 — пол. Верхнижня (окр. горы Добошанка); 61 — уроч. Джурджи (окр. с. Быстрица); 62 — спортбаза «Заросляк», пол. Заросляк; 63 — уроч. Ильм, верховья р. Зубринка (окр. с. Зелёное); 64 — Яблуницкий пер.; 65 — пол. Яворник и уроч. Воуча (окр. г. Яремче). *Рогатинский р-н*: 66 — с. Добринов. *Рожнятовский р-н*: 67 — с. Луги; 68 — с. Осмолода. ЛЬВОВСКАЯ ОБЛ. *Дрогобычский р-н*: 69 — г. Борислав; 70 — г. Трускавец; 71 — с. Модрычи; 72 — с. Станья. *Жидачовский р-н*: 73 — с. Выбрановка. *Николаевский р-н*: 74 — с. Гранки-Куты; 75 — с. Красов; 76 — с. Поляна; 77 — с. Стольско; 78 — с. Сухая Долина. *Перемышлянский р-н*: 79 — с. Великие Глебовичи; 80 — с. Воловое; 81 — с. Глебовичи; 82 — с. Лопушна; 83 — с. Подгородище; 84 — с. Подмонастырь; 85 — с. Суходол. *Пустомытовский р-н*: 86 — с. Годовица; 87 — с. Деревач; 88 — с. Липники; 89 — с. Подтёмное; 90 — с. Поршна; 91 — с. Раковец; 92 — с. Селиско; 93 — с. Старое Село. *Радеховский р-н*: 94 — с. Раковище. *Сколевский р-н*: 95 — г. Сколе; 96 — пгт Славское; 97 — с. Головецко; 98 — с. Грабовец; 99 — с. Гребенов; 100 — с. Дубина; 101 — с. Жупаны; 102 — с. Кальное; 103 — с. Каменка; 104 — с. Климец; 105 — с. Коростов; 106 — с. Кривое; 107 — с. Лавочное; 108 — с. Либохора; 109 — с. Нижняя Рожанка; 110 — с. Орява; 111 — с. Плавья; 112 — с. Росохач; 113 — с. Тернавка; 114 — с. Тисовец; 115 — с. Тухля; 116 — с. Ялынковатое; 117 — бас. р. Зелемьянка (окр. с. Тухля); 118 — уроч. Панасовка (между сс. Коростов и Козево); 119 — пер. Средний Верецкий (= Средневерецкий). *Старосамборский р-н*: 120 — г. Старый Самбор; 121 — г. Хыров; 122 — с. Бусовиско; 123 — с. Верхний Лужок; 124 — с. Ясеница-Замковая. *Стрыйский р-н*: 125 — г. Стрый. *Турковский р-н*: 126 — г. Турка; 127 — пгт Борыня; 128 — с. Ивашковцы; 129 — с. Малая Волосянка; 130 — с. Розлуч; 131 — с. Сянки; 132 — с. Явора; 133 — с. Ясеница; 134 — хр. между селами Верхнее Высоцкое и Битля; 135 — Ужокский пер.

ЧЕРНОВИЦКАЯ ОБЛ. *Вижницкий р-н*: 136 — г. Вижница; 137 — с. Багна; 138 — с. Долишний Шепот; 139 — с. Лекечи; 140 — с. Лопушна; 141 — с. Черешенка; 142 — уроч. Лужки (окр. с. Виженка); 143 — уроч. Малая Виженка (там же); 144 — уроч. Стебник (окр. пгт Берегомет); 145 — уроч. Сухой (там же); 146 — пер. Шурдин. *Глыбокский р-н*: 147 — зак. «Петровицкий» (окр. с. Корчевцы). *Путильский р-н*: 148 — с. Верхний Яловец; 149 — с. Конятин; 150 — с. Плоская; 151 — с. Рипень; 152 — с. Русская; 153 — с. Сарата; 154 — с. Селятин; 155 — с. Товарница; 156 — с. Фошки; 157 — лесоч. Перкалаб. *Сторожинецкий р-н*: 158 — с. Костинцы; 159 — с. Новая Красношора; 160 — с. Спасская; 161 — уроч. Гильча (окр. с. Банилов-Подгорный); 162 — уроч. Кошива, р. Думитрица (там же); 163 — уроч. Струнгил (там же); 164 — зак. «Лунковский» (окр. пгт Красноильск); 165 — запов. уроч. «Горянка» (там же); 166 — запов. уроч. «Лаура» (там же).

Распространение *I. alpestris* в Украине изучено явно недостаточно, в особенности в восточной части Прикарпатья. Например, неизвестно, имеется ли связь между популяциями вида с территории Карпат и западной части Подольской возвышенности (Ополье). Как представляется в настоящее время, эти участки видового ареала отделены друг от друга долиной реки Днестр. Впрочем, не исключено, что дальнейшие полевые исследования позволят обнаружить новые, ранее неизвест-

ные локалитеты, через которые карпатские и подольские популяции связаны друг с другом. Кроме того, имеются довольно фрагментарные сведения относительно обитания альпийского тритона в предгорьях вдоль северо-восточного макросклона Украинских Карпат. Из-за этого, например, мы ранее пришли к выводу, что в Черновицкой обл. этот вид распространен в горной части и лишь местами заходит на смежные участки предгорий (Скільський та ін., 2007; Смірнов, Скільський, 2010). Новые полевые исследования показали, что он спорадически встречается в предгорьях практически до границы с равниной (весной 2013 г. вид обнаружен в окрестностях сел Костинцы и Спасская Сторожинецкого р-на). Это, а также недавние находки в смежных областях (например, в мае 2011 г. в Княждворском тисовом заказнике в окр. с. Княждвор Коломыйского р-на Ивано-Франковской обл.) позволили сместить известную ранее границу видовой ареала в регионе на несколько десятков километров к северо-востоку, до долины р. Прут.

С целью определения потенциальной области распространения альпийского тритона в Украине мы использовали возможности геоинформационных систем, позволяющие путем анализа переменных среды в известных местах обнаружения вида установить степень пригодности для его обитания других территорий. Модели потенциального распространения строили, используя два алгоритма и 20 переменных (см. раздел «Материал и методы»). Чтобы избежать искажения результатов в анализ включали только одну кадастровую точку из квадрата 10x10 км (поэтому для создания моделей и последующего статистического анализа данных о биоклиматических параметрах были задействованы сведения лишь о 105 локалитетах). В анализ также не включен локалитет «с. Раковище», поскольку эта находка нуждается в подтверждении (см. текст). Полученные в результате карты представлены на рис. 2.

Как и следовало ожидать, наиболее благоприятные условия для обитания альпийского тритона существуют в горах и предгорьях Украинских Карпат, а также на западе Подольской возвышенности (на это указывают обе модели). Кроме того, на карте, созданной с использованием алгоритма Domain (рис. 2, а), обнаруживается довольно широкая область, где, вероятно, присутствуют вполне пригодные для обитания вида условия, и которая является своеобразным «мостиком», связывающим карпатскую и подольскую части ареала (охватывает территории Городокского, Жидачевского и Николаевского р-нов Львовской обл.). Возможно, при проведении специальных исследований в различных лесных массивах, разбросанных по указанной территории, в дальнейшем будут обнаружены новые популяции альпийского тритона, которые соединят локалитеты, расположенные на обоих берегах Днестра. На карте, полученной при помощи алгоритма Maxent, упоминаемый выше «мостик» отсутствует, а карпатская и подольская части ареала разобщены узкой (около 15–30 км шириной) полосой, где условия представляются мало пригодными для обитания *I. alpestris* (рис. 2, б). Примечательно, что эта модель указывает на возможность более широкого распространения альпийского тритона на территории Подолья. В соответствии с ней вполне благоприятные для вида климатические условия складываются в юго-западной части Тернопольской и в центре Хмельницкой обл. Эти результаты несколько неожиданны и на первый взгляд кажутся сомнительными. Впрочем, если учесть что: 1) территория Подолья в герпетологическом отношении изучена недостаточно (например, недавно здесь обнаружена прыткая лягушка, *Rana dalmatina* Fitzinger, 1839 (Ремінний, 2007); 2) в этом регионе проходит восточная граница ареала европейского бука, *Fagus sylvatica* Linnaeus, 1753 (Косець, 1971), с насаждениями которого довольно тесно связано распространение альпийского тритона (эти виды имеют схожие требования к режиму температур и осадков в местах обитания), возможность обнаруже-

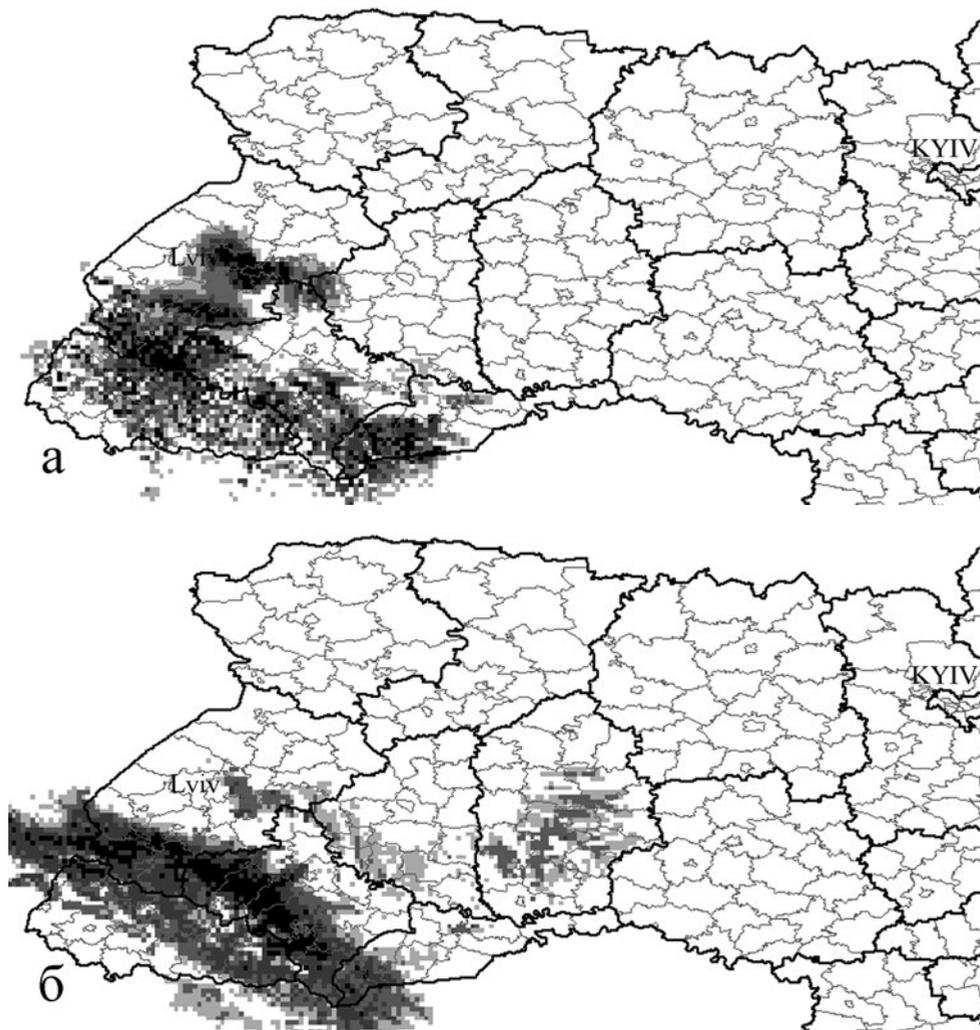


Рис. 2. Потенциальное распространение альпийского тритона в Украине. Алгоритмы: а — Domain, б — Maxent.

Fig. 2. Potential distribution of the Alpine Newt in Ukraine. Algorithms: a — Domain, б — Maxent.

ния здесь последнего выглядит вполне реальной. Принимая во внимание, что полученная модель имеет очень высокий уровень точности ( $AUC = 99,6\%$ ), дальнейшие поиски популяций альпийского тритона в регионе кажутся нам вполне целесообразными. Во всяком случае, нуждается в детальном обследовании крайний запад Тернопольской обл. (прежде всего в границах Бережанского р-на), где задействованные модели показали наличие весьма подходящих для его обитания климатических условий. Также обе модели указывают на пригодность для обитания *I. alpestris* территории Хотинской возвышенности, расположенной к северо-востоку от Черновцов. И хотя до сих пор этот вид в регионе не встречали (Смірнов, 2012), принимая во внимание наличие вполне характерных биотопов (имеются значительные площади буковых лесов) и то, что здесь встречается ряд видов типично горных животных, относящихся к различным таксономическим группам, дальнейшие специальные поиски на этой территории могут существенно расширить наше представление о восточной границе ареала этой амфибии.

В своём распространении альпийский тритон явно тяготеет к влажным горным

лесам, а локалитеты на территории Предкарпатья и смежных равнин приурочены, прежде всего, к хорошо увлажнённым возвышенным участкам с пересечённым рельефом, где сохранились массивы широколиственных и смешанных лесов (в первую очередь буковых). Как свидетельствуют результаты анализа, выполненного с помощью программы Maxent, наибольшее влияние на распространение вида оказывают осадки самого сухого месяца (37,9 %); значимость остальных изученных факторов существенно ниже (табл. 1). Анализ биоклиматических параметров в местах обитания вида позволяет охарактеризовать альпийского тритона как довольно влаголюбивый вид, избегающий мест с высокими температурами и их резкими колебаниями.

*Таблица 1. Значения характеристик среды и их относительное влияние на распространение альпийского тритона в Украине.*

*Table 1. Values of environmental characters and their relative contributions on the distribution of Alpine Newt in Ukraine.*

| Параметр   | $M \pm m$     | min — max      | Влияние фактора, % |
|--|---------------|----------------|--------------------|
| Высота, м н. у. м. (ALT)                                     | 663,9 ± 26,68 | 174,0 — 1406,0 | 8,8                |
| Среднегодовая температура, °C (BIO1)                         | 6,4 ± 0,12    | 3,0 — 9,4      | 5,5                |
| Среднесуточная амплитуда (BIO2)                              | 8,6 ± 0,05    | 7,7 — 9,4      | 1,2                |
| Изотермичность (BIO3)  | 28,7 ± 0,09   | 26,6 — 30,3    | 0,8                |
| Температурная сезонность (BIO4)                              | 790,2 ± 2,23  | 733,5 — 856,8  | 4,2                |
| Максимальная температура наиболее жаркого месяца, °C (BIO5)  | 21,5 ± 0,16   | 17,1 — 25,4    | 0                  |
| Минимальная температура наиболее холодного месяца, °C (BIO6) | -8,3 ± 0,11   | -10,7 — -6,2   | 6,1                |
| Годовой размах температур (BIO7)                             | 29,8 ± 0,09   | 27,7 — 31,9    | 2,2                |
| Средняя температура наиболее влажного сезона, °C (BIO8)      | 14,5 ± 0,16   | 10,2 — 17,6    | 1,1                |
| Средняя температура наиболее сухого сезона, °C (BIO9)        | -2,6 ± 0,12   | -5,5 — 4,5     | 5,9                |
| Средняя температура наиболее жаркого сезона, °C (BIO10)      | 15,7 ± 0,14   | 11,7 — 18,9    | 0,5                |
| Средняя температура наиболее холодного сезона, °C (BIO11)    | -3,7 ± 0,10   | -6,2 — -1,2    | 9,1                |
| Среднегодовые осадки, мм (BIO12)                             | 779,9 ± 6,37  | 657,0 — 949,0  | 1,8                |
| Осадки наиболее влажного месяца, мм (BIO13)                  | 110,2 ± 0,97  | 88,0 — 136,0   | 0                  |
| Осадки наиболее сухого месяца, мм (BIO14)                    | 40,7 ± 0,50   | 28,0 — 51,0    | 37,9               |
| Сезонность осадков, % (BIO15)                                | 38,7 ± 0,54   | 26,0 — 52,5    | 10,7               |
| Осадки наиболее влажного сезона, мм (BIO16)                  | 302,5 ± 2,59  | 241,0 — 373,0  | 0                  |
| Осадки наиболее сухого сезона, мм (BIO17)                    | 127,6 ± 1,57  | 89,0 — 161,0   | 0                  |
| Осадки наиболее жаркого сезона, мм (BIO18)                   | 298,3 ± 2,55  | 241,0 — 368,0  | 4,4                |
| Осадки наиболее холодного сезона, мм (BIO19)                 | 138,1 ± 1,90  | 89,0 — 174,0   | 0                  |

Для оценки возможных изменений ареала альпийского тритона мы использовали сведения о климатических условиях в регионе, ожидаемых к 2050 г. (модель ССМ<sub>3</sub>). Согласно полученным результатам, к середине XXI в. можно ожидать небольшое сокращение площадей, потенциально пригодных для обитания *I. alpestris*. Впрочем, практически во всех локалитетах, откуда известны находки вида, климатические условия останутся вполне приемлемыми. Отметим, что в соответствии с использованной моделью, в местах обитания этого тритона ожидается заметное потепление (например, среднегодовая температура должна возрасти с  $6,4 \pm 0,12$  до  $9,0 \pm 0,12$  °C), в то время как среднегодовое количество осадков практически не изменится ( $779,9 \pm 6,37$  против  $776,0 \pm 6,29$  мм), хотя может произойти перераспределение их количества по сезонам (например, увеличение весной и уменьшение –летом).

Итак, в ближайшие десятилетия возможные изменения климата, вероятно, не окажут существенного влияния на распространение альпийского тритона в Украине. Впрочем, на более отдалённую перспективу их роль может существенно усилиться, и значительное повышение температуры при изменении количества и сезонности осадков, скорее всего, отрицательно скажется на общих размерах ареала вида, в первую очередь за счет ухудшения условий в маргинальных популяциях на равнине и в предгорьях (вплоть до их вымирания).

## Выводы

Таким образом, в настоящее время альпийский тритон известен в Украине более чем из 160 локалитетов, расположенных преимущественно в горах и предгорьях Карпат, а также в западной части Подольской возвышенности. Моделирование потенциального распространения вида в нашей стране показало, что он может встречаться на более обширной территории, прежде всего на возвышенных участках Западного Подолья и Прут-Днестровского междуречья.

В ближайшие десятилетия, несмотря на возможное небольшое сокращение площадей пригодных для обитания территорий, серьезные флуктуации ареала *I. alpestris* в связи с изменениями климатических условий маловероятны.

*Содействие в обработке музейных коллекций оказали Е.М. Писанец, В.Ю. Реминный и О.Н. Мануилова (ЗМ ННПМ), А.А. Бокотей (ГПМ), И.В. Шидловский и А.Т. Затушевский (ЗМ ЛНУ), Т.Г. Андриюченко (ПМ ЧНУ), а Р.В. Беженар, И.Б. Доценко, В.Б. Карашиевский, Т.Б. Маланюк, И.В. Скильский, Д.А. Смирнов, Н.Н. Суслык принимали участие в отдельных полевых выездах. Всем указанным лицам автор выражает искреннюю благодарность.*

*Работа частично выполнена в рамках госбюджетной темы «Организация мониторинга современных тенденций динамики раритетной флоры и фауны Буковины в связи с изменениями климата с использованием ГИС-технологий» (№ госрегистрации 0113U003244).*

Даревский И.С., Орлов Н.Л. Редкие и исчезающие животные. Земноводные и пресмыкающиеся. — М.: Высш. шк., 1988. — 463 с.

Даревский И.С., Орлов Н.Л. Класс земноводные — Amphibia // Редкие животные нашей страны. — Л.: Наука, 1990. — С. 179–186.

Дунаев Е.А. Разнообразие земноводных (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). — М.: Изд-во МГУ, 1999. — 304 с.

Косець М.І. Букові ліси // Рослинність УРСР. Ліси УРСР. — К.: Наук. думка, 1971. — С. 137–177.

Куртяк Ф.Ф. Амфібії рівнинного Закарпаття: стан фауни і аналіз проблемних груп: Дис... канд. біол. наук. — К., 2004. — 190 с.

- Писанец Е.М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). — К.: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2007. — 312 с.
- Писанец С.М. Тритон альпийський *Mesotriton alpestris* (Laurenti, 1768) // Червона книга України. Тваринний світ. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 382.
- Писанец Е.М., Литвинчук С.Н., Куртяк Ф.Ф., Радченко В.И. Земноводные Красной книги Украины: справочник-кадастр. — К.: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2005. — 230 с.
- Полушина Н.А., Боднар Б.Н., Матковская Л.И. Новые данные о распространении и численности земноводных Красной книги на западе Украины // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. VII Всесоюз. герпетол. конф. (Киев, 26–29 сент. 1989 г.). — К.: Наук. думка, 1989. — С. 199–200.
- Полушина Н.А., Боднар Б.М. Про необхідність створення зоологічного заказника у Бібрко-Стільському горбогір'ї // Проблеми охорони видів фауни і флори, занесених до Червоної книги України: Тези доп. — Миколаїв, 1992. — С. 115–116.
- Ремінний В.Ю. Нові відомості про східну межу ареалу прудкої жаби *Rana dalmatina* (Ranidae, Amphibia) // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер.: Біологія. — 2007. — Вип. 21. — С. 113–116.
- Скільський І.В., Хлус Л.М., Череватов В.Ф., Смирнов Н.А., Чередарик М.І., Худий О.І., Мелещук Л.І. Червона книга Буковини. Тваринний світ. — Чернівці: Друк Арт, 2007. — Т.2, ч.1. — 260 с.
- Смирнов Н.А. Клас Земноводні (Amphibia) // Хотинська височина. — Чернівці: ДрукАрт, 2012. — С. 120–124.
- Смирнов Н.А., Скільський І.В. Морфологічні й екологічні особливості хвостатих земноводних у Чернівецькій області. 3. Альпійський тритон // Запов. справа в Україні. — 2010. — 16, вип. 2. — С. 84–91.
- Федонюк О.В. Проблема охорони карпатського и альпійського тритонів на Україні // Актуальні проблеми герпетологии и токсинологии. — Тольятти, 2005. — Вып. 8. — С. 188–191.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев: Наук. думка, 1980. — 268 с.
- Carpenter G., Gillison A.N., Winter J. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distribution of plants and animals // Biodiversity and Conservation. — 1993. — 2. — P. 667–680.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. — 2006. — 190. — P. 231–259.

УДК 611.018.54:598.1

## **ПОКАЗАТЕЛИ МЕТАБОЛИЗМА СОЕДИНИТЕЛЬНОЙ ТКАНИ В СЫВОРОТКЕ КРОВИ КЛИНИЧЕСКИ ЗДОРОВЫХ РЕПТИЛИЙ**

**А.А. Степаненко**

*Харьковская государственная зооветеринарная академия  
п/о Малая Даниловка, Дергачевский район, Харьковская обл., 62341 Украина*

**Показатели метаболизма соединительной ткани в сыворотке крови клинически здоровых рептилий. Степаненко А. А.** — Исследована сыворотка крови представителей трёх семей класса Reptilia с подтвержденным клиническим статусом и отсутствием денситометрически верифицированных проявлений вторичного алиментарного гиперпаратиреозидизма в возрасте до 2 лет и массой  $450 \pm 65$  г, общим количеством 42 особи. Выявлена тенденция к видовой специализации показателей состояния биополимеров межклеточного матрикса.

Ключевые слова: герпетология, метаболизм, соединительная ткань, рептилии, клиническая верификация.

**The Indexes of Connective Tissue Metabolism in Blood Serum of Healthy Reptiles. Stepanenko A.A.** — The serum from the three families of class Reptilia with proven clinical status and the lack of verified densitometry manifestations of secondary hyperparathyroidism nutritional younger than 2 years old and weighing  $450 \pm 65$ , a total amount of 42 was researched. A trend toward specialization of species indicators of the biopolymers of the extracellular matrix had identified.

Key words: herpetology, metabolism, connective tissue, reptiles, clinical verification.

### **Введение**

Создавая террариум как изолированную экосистему, часто игнорируются биологические особенности жизни особи или группы, исходя из конструктивных решений, социальных и экономических возможностей.

Среди метаболических болезней рептилий, безусловно, доминируют нарушения минерального обмена, особенно характерные для молодняка (в легкой форме встречаются у 70 % водных черепах, 90 % сухопутных и 32 % игуан) (Васильев, 2006). В комплексе болезней, связанных с нарушениями минерального обмена, выделен ряд нозологий, объединенных основным этиопатогенетическим механизмом вторичного пищевого гиперпаратиреозидизма (ВПГ) или почечного (остеоренальный синдром) (Jacobson, 2003).

Поэтому вопрос значений нормы для многих биохимических тестов характеризующих состояние органического матрикса костной ткани в сыворотке крови рептилий, остается открытым и актуальным.

## Материал и методы

Исследования проводились на базе клиники ветеринарной медицины г. Харькова и на базе отдела лабораторной диагностики и иммунологии ГУ «Институт патологии позвоночника и суставов им. проф. М.И. Ситенко НАМН Украины».

Материалом исследования была сыворотка крови представителей трёх семейств класса Reptilia в возрасте до 2 лет и массой  $450 \pm 65$  г: 20 зеленых игуан (*Iguana iguana*), 11 бородатых агам (*Pogona vittiseps*) и 11 синезыких сцинков (*Tiliqua occipitalis*) – общим количеством 42 особи. После детального клинического обследования и денситометрии скелета для определения оптической плотности костной ткани рептилии каждого семейства без клинических проявлений инфекционных и других заболеваний были распределены в исследовательские группы по таксономической принадлежности. В них вошли здоровые животные, с подтвержденным клиническим статусом, а также отсутствием денситометрически верифицированных проявлений вторичного алиментарного гиперпаратиреозидизма.

Исследования плотности костной ткани животных проводились на базе лаборатории биомеханики Государственного учреждения «Институт патологии позвоночника и суставов им. проф. М.И. Ситенко НАМН Украины» с использованием программного комплекса «X-Rays», разработанного на кафедре биотехнических медицинских автоматизированных систем Харьковского национального университета радиозлектроники (Тимошенко, 2001). Состояние костной ткани оценивали по изменению оптической плотности изображения кости на рентгеновском снимке. Рентгенограммы вводились в компьютер с помощью сканера UMAX ASTRA-1220P со слайд-модулем. Сканировали с оптическим разрешением 600 dpi в формате BMP.

В сыворотке крови определяли содержание: гликопротеинов (ГП), хондроитинсульфатов (ХСТ), общего кальция (Ca), неорганического фосфора (P), мочевины, мочевой кислоты, активности аланиновой (АлАТ) и аспарагиновой (АсАТ) аминотрансфераз, а также фракционный состав гликозаминогликанов (ГАГ). Содержание в сыворотке крови гликопротеинов определяли по методу О.П. Штейнберга и Я.Н. Доценко, сиаловых кислот – по методу Гесса, хондроитинсульфатов – по методу Nemeth–Csoka в модификации Л.И. Слуцкого, фракции гликозаминогликанов – по методу М.Р. Штерна с соавторами (Морозенко, 2012).

## Результаты

Кровь у рептилий брали в объеме 0,6-0,8 % относительно массы тела из вентральной хвостовой вены с соблюдением всех правил асептики и антисептики.

Результаты исследований сыворотки крови зеленых игуан, бородатых агам и синезыких сцинков приведены в таблице 1.

Как видно из приведенных в таблице данных, уровень показателей общего обмена (общий кальций, неорганический фосфор, мочевина, мочевая кислота, АлАт, АсАТ), что уже было отмечено нами ранее, не является видоспецифическим и находится у клинически здоровых особей в пределах физиологических значений, установленных другими авторами (Васильев, 2002).

Показатели же состояния биополимеров межклеточного матрикса соединительной ткани, наоборот, имеют тенденцию к видовой специализации. Особый интерес вызывает фракционное перераспределение общих ГАГ, приведенное в таблице 1 и на рисунке 1.

Таблица 1. Биохимические показатели сыворотки крови рептилий при отсутствии клинических признаков патологии.

Table 1. Biochemical indicators of blood serum of reptiles in the absence of clinical signs of disease.

| Показатели                 | Зеленая игуана | Бородатая агама | Синеязыкий сцинк |
|----------------------------|----------------|-----------------|------------------|
|                            | М ± m          | М ± m           | М ± m            |
| ГАГ общие, у.е.            | 11.28 ± 1.04*  | 17.13 ± 2.18    | 13,9 ± 0,76**    |
| I фракция, у.е.            | 5.29 ± 0.50*   | 10.74 ± 1.04*** | 8,26 ± 0,41**    |
| II фракция, у.е.           | 3.13 ± 0.35*   | 5.35 ± 1.01     | 3,14 ± 0,34      |
| III фракция, у.е.          | 3.00 ± 0.32    | 2.05 ± 0.43     | 2,50 ± 0,39      |
| ХСТ, г/л                   | 0.42 ± 0.05*   | 0.25 ± 0.03     | 0,39 ± 0,09      |
| Гликопротеины, г/л         | 1.68 ± 0.16*   | 1.26 ± 0.06     | 1,82 ± 0,30      |
| Кальций, (ммоль/л)         | 2,24 ± 0,10    | 1.94 ± 0,02     | 2,02 ± 0,12      |
| Фосфор, (ммоль/л)          | 2,26 ± 0,02    | 2,0 ± 0,01      | 1,98 ± 0,16      |
| Мочевая кислота, (ммоль/л) | 0,86 ± 0,37    | 0.30 ± 0,02     | 0,27 ± 0,06      |
| Мочевина, (ммоль/л)        | 1.77 ± 0.26    | 1.44 ± 0.19     | 1,57 ± 0,16      |
| АлАТ, ед/л                 | 33.39 ± 5.36   | 34.43 ± 7.44    | 32,21 ± 7,01     |
| АсАТ, ед/л                 | 46,86 ± 9,40   | 36.88 ± 13.13   | 40,8 ± 6,012     |

Примечание. Разница достоверна ( $p < 0,05$ ) \* — для 1–2; \*\* — для 1–3; \*\*\* — для 2–3.

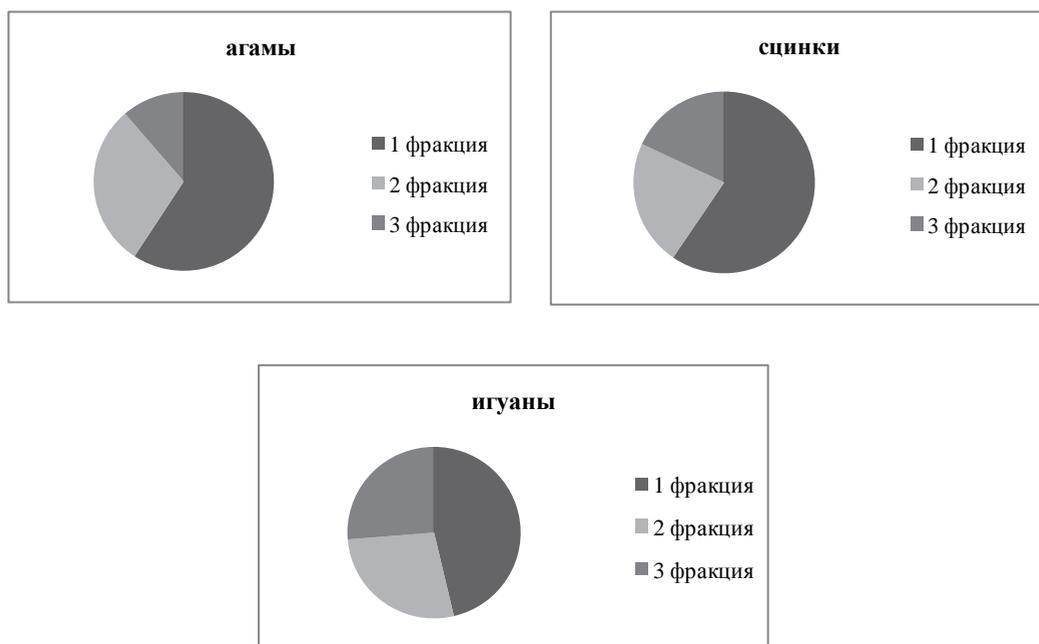


Рис 1. Долевые значения фракций ГАГ в сыворотке крови рептилий различных семейств, (%).

Fig 1. Matching values fractions GAG serum reptiles different families, (%).

Содержание общих ГАГ в сыворотке крови у сцинков и игуан, как и содержание общих ХСТ, находится на одинаковом уровне. У агам такая тенденция не прослеживается. Доли I и II фракций ГАГ, т.е. ХС-6 и ХС-4 сульфатов, являются наибольшими и составляют 61 % и 31 % соответственно, в то время как доля III фракции ГАГ является меньшей, чем у остальных двух видов рептилий и составляет лишь 8 %. У игуан III фракция ГАГ составляет  $3,0 \pm 0,32$  у.е., т.е. в сыворотке крови этих растительноядных рептилий содержание кератан- и гепарансульфатов выше на 18 %, чем у агам, и на 9 %, чем у сцинков.

Содержание гликопротеинов колеблется в пределах 1,26–1,82 у.е., составляя в среднем  $1,58 \pm 0,60$  у.е., что приближается к этому показателю у игуан ( $1,68 \pm 0,16$  ед.) и значительно выше, чем у агам ( $1,26 \pm 0,06$  у.е.). Содержание ХСТ составляет  $0,250 \pm 0,03$  у агам,  $0,420 \pm 0,05$  у игуан и  $0,39 \pm 0,09$  у сцинков.

## Обсуждение

Выбор методов исследования включал главным образом показатели, позволяющие оценить состояние биополимеров межклеточного матрикса соединительной ткани, в частности, гликопротеинов, хондроитинсульфатов, гликозаминогликанов и отдельных их фракций. Денситометрический анализ плотности костной ткани проводился для исключения животных с субклиническими проявлениями остеопатий из групп клинически здоровых особей (Тимошенко, Степаненко, 2010).

Необходимо подчеркнуть, что рептилии являются животными с очень пролонгированной продромальной стадией течения болезни, что стимулирует врача ветеринарной медицины к поиску новых методологических подходов к этой группе пациентов. Ведь рутинные биохимические тесты, характеризующие состояние минерального гомеостаза, который изменяется лишь при существенных нарушениях системы его эндокринной регуляции и значительной степени повреждений структуры костной ткани, не могут быть рекомендованы для диагностики субклинической патологии костной системы у рептилий. Сведения о состоянии органической составляющей костной ткани у рептилий в норме и при метаболических остеопатиях весьма ограничены (Степаненко, 2010; Jacobson, 2003).

Таким образом, показатели состояния соединительной ткани имеют видовые особенности, поэтому сравнение целесообразно проводить исключительно в пределах одной таксономической единицы.

## Выводы

1. Уровень показателей общего обмена в сыворотке крови рептилий, принадлежащих к разным семействам, не является видоспецифическим и в основном находится в пределах физиологических значений, установленных другими авторами.
2. Доли I и II фракции ГАГ, т.е. хондроитинсульфатов 4 и 6 у агам являются наибольшими и составляют 61 % и 31 % соответственно, в то время как доля III фракции ГАГ, содержащей кератан — и гепарансульфат является наименьшей и составляет лишь 8 %.
3. Содержание гликопротеинов колеблется в пределах 1,26–1,82 у.е., составляя в среднем  $1,58 \pm 0,60$  у.е., что приближается к этому показателю у игуан ( $1,68 \pm 0,16$  ед.) и значительно выше, чем у агам ( $1,26 \pm 0,06$  у.е.). Содержание ХСТ составляет  $0,25 \pm 0,03$  у агам,  $0,42 \pm 0,05$  у игуан и  $0,39 \pm 0,09$  у сцинков.
4. Полученные данные следует учитывать при диагностике заболеваний скелета у рептилий, принадлежащих к разным таксономическим группам.

- Васильев Д.Б.* Остеоренальный синдром у рептилий: особенности патогенеза и терапии // Ветеринарная патология. — 2006. — № 2 (17). — С. 85–89.
- Васильев Д.Б.* Профилактика нарушений минерального обмена у рептилий в неволе и применение витаминно-минеральных подкормок / Д. Б. Васильев, В. С. Швед / Научные исследования в зоологических парках, Московский зоопарк. — 2006. — № 20. — С. 50–63.
- Васильев Д.Б.* Фосфорно-кальциевый обмен у наземных позвоночных. Сравнительная патология, Дифференциальная диагностика, терапия основных, сопутствующих и клинически сходных болезней в рептилий // Матер. X Междунар. вет. конгресса. — М. — 2002. — С. 134–152.
- Морозенко Д.В., Левченко В.И., Тимошенко О.П.* Биохимические показатели состояния соединительной ткани в диагностике болезней собак и кошек: методические рекомендации // — Белая Церковь. — 2012. — 42 с.
- Тимошенко О.П., Сегадин А.Б., Степаненко А.А.* Использование программной денситометрии для изучения состояния костной системы рептилий // Научно-технический бюллетень Института биологии животных НААН государственный научно-исследовательский контрольный институт ветеринарных препаратов и кормовых добавок МАПиП Украины. — Львов : Сполон. — 2012. — № 13. — С. 449–456.
- Степаненко А.А., Тимошенко О.П.* Целесообразность использования клинико-биохимических показателей состояния соединительной ткани у разных видов рептилий // Научный вестник Луганского НАУ. Сер. Ветеринарные науки. — Луганск : Элтон-2. — 2010. — № 18. — С. 126–131.
- Тимошенко О.П., Карпинский М.Ю.* Исследование диагностических возможностей программного комплекса «X-rays» // Медицина и ... — 2001. — № 1. — С. 62–64
- Jacobson E.R.* Biology, husbandry, and medicine of the Green iguana. / ER Jacobson // Krieger Publishing Co. Malabar, FL. — 2003. — 177 p.

УДК 598.1

## **МІНЛИВІСТЬ МОРФОМЕТРИЧНИХ ПОКАЗНИКІВ ТА МЕРИСТИЧНИХ ОЗНАК ФОЛІДОЗУ ВУЖА ВОДЯНОГО (*NATRIX TESSELLATA*) В МЕЖАХ НПП «ПОДІЛЬСЬКІ ТОВТРИ»**

**М.О. Тарасенко, А.О. Меліксетян**

*Кам'янець-Подільський національний університет імені Івана Огієнка,  
вул. І. Огієнка, 61., м. Кам'янець-Подільський, 32300 Україна  
E-mail: lanius@meta.ua alenalacerta@gmail.com*

**Изменчивость морфометрических показателей и меристических признаков фоллидоза ужа водяного в условиях НПП «Подольские Товтри». Тарасенко М.О., Меликсетян А.О.** — В данном исследовании осуществлен анализ морфометрических и меристических признаков ужа водяного в условиях НПП «Подольские Товтри». Определены и статистически доказаны половой диморфизм у ужа водяного.

Ключевые слова: уж водяной, Подольские Товтри.

**Variability of morphometric parameters and meristic characters of folsdosis water snake in NPP "Podolski Tovtry". Tarasenko M., Meliqsetyan A.** — In research an analysis is carried out morphometric signs of Grass Snake aquatic in the conditions of NNP "Podilski Tovtry". Certain and sexual dimorphism is statistically well-proven for a grass-snake aquatic.

Key words: water snake, Podolski Tovtry.

### **Вступ**

Вуж водяний (*Natrix tessellate* Laurenti, 1768) поширений на більшій частині України. Однак дані щодо морфології цього виду стосуються переважно південно-східного регіону, зокрема, Криму (Щербак, 1966; Писанець і др., 2005), Карпат (Щербак, Щербань, 1980) та Закарпаття (Синявська, 2008). На території Поділля, зокрема НПП «Подільські Товтри», де вуж водяний є звичайним видом, дані дослідження не проводились. Метою роботи є аналіз морфології та статевого диморфізму вужа водяного з використанням морфометричних та меристичних ознак фолідозу.

### **Матеріал та методи**

Матеріал був зібраний під час польових досліджень у квітні 2013 р. на трьох ділянках у межах НПП «Подільські Товтри». Перша та друга ділянки розміщені в долині р. Смотрич на відстані 15 км. Перша — на західній околиці с. Нігин Кам'янець-Подільського р-ну Хмельницької обл., друга — на північно-західній околиці міста Кам'янець-Подільський, третя — на південно-східній околиці міста, в долині р. Мукша. Друга та третя ділянки розділені містом. Відстань між ними складає 8,5 км. Ділянки являють собою щебенисті розсипи та виходи вапняків на

схилі західної експозиції з розрідженим травостоєм та куртинами чагарників, представлених глодом, шипшиною та тереном. Відловлювали плазунів в місцях скупчення тварин в шлюбний період. Вимірювання особин здійснювалось з допомогою матерчатого метра та електронного штангельциркуля з ціною поділки в 0,01 мм.

Загалом за період дослідження виміряли та описали 38 особин вужа водяного, з них 21 самець та 17 самок.

Морфометричний та меристичний аналіз здійснювали з використанням стандартних методик (Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся, 1989) за 22 ознаками: L. — довжина тіла; L.cd. — довжина хвоста; L.cap. — довжина голови; L.pil. — довжина пілеусу; Lt.cap. — ширина голови; L.front. — довжина лобного щитка; Lt.front. — ширина лобного щитка; L.pront. — довжина тім'яного щитка; Lt.pront. — ширина тім'яного щитка; L.oc. — діаметр ока; Lt. cap. — ширина голови на рівні очей; D. rs.-os. — відстань від початку морди до ока; L.rostr. — довжина міжщелепного щитка; D.nch. — відстань між ніздрями; Ventr. — кількість черевних щитків; Scd. — кількість хвостових щитків; Sq. — кількість лусок навколо тіла; Lab. — кількість верхньогубних щитків; Sublab. — кількість нижньогубних щитків (l — зліва; p — зправа); Temp. — кількість виличних щитків (l — зліва; p — зправа); Psoc. — кількість передочних щитків; Spoc. — кількість заочних щитків.

Зібраний матеріал обробляли з використанням математично-статистичного пакету Statistica 6.0.

## Результати та обговорення

За результатами аналізу зовнішніх морфометричних та меристичних ознак фолідозу між самцями та самками (табл.1, 2) встановлено чіткий статевий диморфізм, що підтверджується статистично для усіх показників, окрім L.front. та Lt.pront. (достовірність підтверджена на високому рівні значущості при  $p > 0,5$ ).

У порівнянні з іншими регіонами України морфометричні показники вужа водяного з території НПП «Подільські Товтри» дещо відрізняються. Так, самки вужа водяного з території Закарпаття є значно більшими за розмірами від самців (Синявська, 2008), тоді як в нашому випадку, навпаки, самці характеризуються вищими показниками лінійних ознак, на відміну від самок. Отримані нами дані підтверджуються результатами аналізу лінійних показників у самців та самок з інших регіонів Європи (Meber, 2011).

Між морфологічними ознаками простежуються певні корелятивні зв'язки. Однак вони розрізняються за статями. Так, у самців виявлена дуже щільна пряма кореляція між довжиною тіла та метричними характеристиками голови. В свою чергу, між метричними характеристиками голови у самців виявлена дуже щільна або ж щільна пряма кореляція (табл. 3).

У самок характер кореляції значно відрізняється. Так, пряма кореляція між більшістю ознак є нижчою ніж у самців. Також простежується щільна обернена кореляція між наступними парами ознак: L.cd./Lt.cap., значна між Lt.cap./Lt.front., помірна між L.cd./D.nch., Lt.cap./D.rs.-ok., L.pront./Lt.cap. та слабка між L./Lt.cap., L./D.nch., L.cap./Lt.cap., Lt.cap./L.cd., Lt.cap./L.front., Lt.cap./Lt.front., Lt.cap./D.rs.-ok., Lt.cap./L.pil., Lt.cap./Lt.pront., Lt.cap./L.rostr., L.pil./D.nch., Lt.front./D.nch., L.pront./D.nch., Lt.pront./D.rs.-ok., L.rostr./D.nch., D.nch./D.rs.-ok. (табл. 4).

Корелятивні зв'язки підтверджуються індексами співвідношення між різними частинами тіла самців та самок. Так, індекси співвідношень лінійних показників у самців є наступними: L.cd./L. —  $0,281 \pm 0,1$  (в межах 0,219–0,352), L.cap./L.

Таблиця 1. Морфометричні показники вужа водяного в умовах НПП «Подільські Товтри».

Table 1. Morphometric indexes of Diced Snake are in the conditions of NNP «Podilski Tovtry».

| Ознака, (мм) | Стать  | M     | m     | Lim         | Cv (%) |
|--------------|--------|-------|-------|-------------|--------|
| L.           | male   | 513,0 | 110,2 | 326,0–799,0 | 22,3   |
|              | female | 490,0 | 41,9  | 431,0–570,0 | 8,6    |
| L.cd.        | male   | 167,9 | 20,6  | 105,0–201,0 | 15,0   |
|              | female | 132,2 | 21,8  | 74,0–149,0  | 16,5   |
| L. cap.      | male   | 21,4  | 4,5   | 16,5–33,4   | 21,0   |
|              | female | 20,2  | 2,0   | 17,4–25,1   | 9,9    |
| Lt.cap.      | male   | 12,4  | 3,9   | 8,0–25,2    | 31,5   |
|              | female | 11,6  | 1,4   | 9,6–13,8    | 12,1   |
| Lt.cap.      | male   | 9,3   | 2,2   | 6,3–14,2    | 23,7   |
|              | female | 8,6   | 0,8   | 7,7–9,5     | 9,3    |
| L. pil.      | male   | 17,2  | 3,1   | 13,0–22,5   | 18,0   |
|              | female | 15,9  | 1,5   | 14,4–18,0   | 9,4    |
| L. fnt.      | male   | 4,9   | 0,6   | 4,0–6,5     | 12,2   |
|              | female | 4,9   | 0,5   | 4,2–5,6     | 10,2   |
| Lt. fnt.     | male   | 2,5   | 0,4   | 1,8–3,8     | 16,0   |
|              | female | 2,5   | 0,2   | 2,3–2,7     | 8,0    |
| L. pmt.      | male   | 6,9   | 1,2   | 5,4–9,8     | 17,4   |
|              | female | 6,8   | 0,7   | 6,0–8,1     | 10,3   |
| Lt. pmt.     | male   | 3,6   | 0,7   | 2,7–5,5     | 19,4   |
|              | female | 3,5   | 0,2   | 3,1–3,8     | 5,7    |
| L. oc.       | male   | 3,3   | 0,5   | 2,2–4,6     | 15,2   |
|              | female | 3,4   | 0,3   | 3,1–3,8     | 8,8    |
| D. rs.-ok.   | male   | 6,3   | 1,0   | 4,6–8,6     | 15,9   |
|              | female | 6,2   | 0,6   | 5,1–6,9     | 9,7    |
| L. rostr.    | male   | 3,3   | 0,5   | 2,4–4,4     | 15,2   |
|              | female | 3,2   | 0,2   | 3,0–3,7     | 6,3    |
| D. nch.      | male   | 3,2   | 0,7   | 2,4–5,1     | 21,9   |
|              | female | 3,4   | 0,2   | 3,1–3,6     | 5,9    |

Таблиця 2. Меристичні показники вужа водяного в умовах НПП «Подільські Товтри».

Table 2. Carried indexes of Diced Snake are in the conditions of NNP «Podilski Tovtry».

| Ознака, (n) | Стать  | M     | m   | Lim         | Cv (%) |
|-------------|--------|-------|-----|-------------|--------|
| Ventr.      | male   | 173,5 | 5,6 | 167,0–193,0 | 3,2    |
|             | female | 168,8 | 2,4 | 166,0–173,0 | 1,4    |
| Scd.        | male   | 68,0  | 3,8 | 59,0–73,0   | 5,6    |
|             | female | 68,8  | 3,6 | 65,0–75,0   | 5,2    |
| Sq.         | male   | 19,0  | 0,3 | 18,0–20,0   | 1,6    |
|             | female | 18,9  | 0,3 | 18,0–19,0   | 1,6    |
| Lab.        | male   | 8,1   | 0,5 | 7,0–9,0     | 6,2    |
|             | female | 8,2   | 0,4 | 8,0–9,0     | 4,9    |
| Sublab.     | male   | 8,3   | 0,8 | 7,0–11,0    | 9,6    |
|             | female | 8,6   | 0,6 | 8,0–10,0    | 7,0    |
| Temp.       | male   | 3,0   | 0,4 | 2,0–4,0     | 13,3   |
|             | female | 3,0   | 0,6 | 2,0–5,0     | 20,0   |
| Psoc.       | male   | 2,5   | 0,5 | 2,0–4,0     | 20,0   |
|             | female | 2,6   | 0,6 | 2,0–4,0     | 23,1   |
| Spoc.       | male   | 3,7   | 0,8 | 2,0–5,0     | 21,6   |
|             | female | 3,8   | 0,4 | 3,0–4,0     | 10,5   |

—  $0,044 \pm 0,1$  (в межах  $0,037–0,060$ ), Lt.cap./L. —  $0,025 \pm 0,1$  (в межах  $0,018–0,032$ ), Lt.cap./L.cap. —  $0,571 \pm 0,1$  (в межах  $0,433–0,754$ ). Тоді, як у самок вони становлять: L.cd./L. —  $0,269 \pm 0,1$  (в межах  $0,171–0,304$ ), L.cap./L. —  $0,041 \pm 0,1$  (в межах  $0,037–0,046$ ), Lt.cap./L. —  $0,024 \pm 0,1$  (в межах  $0,021–0,025$ ), Lt.cap./L.cap. —  $0,576 \pm 0,1$  (в межах  $0,485–0,665$ ).

Таким чином, між самцями та самками, відловленими в межах НПП «Подільські Товтри», простежується чіткий статевий диморфізм, що виявляється в різниці морфометричних та меристичних ознак фолідозу, а також підтверджується корелятивними зв'язками між окремими ознаками.

Писанець Е.М., Мануилова О.Н., Матвеев А.С., Писанець А.М. Матеріали по изменчивости водяного ужа (*Natrix tessellata*) юга Украины // Матеріали Першої конференції Українського герпетологічного товариства. — К. : Зоомузей ННПМ АНА України, 2005. — С. 135–141.

Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся (отв. ред. Н.Н. Щербак). — Киев, 1989. — С. 23–39.

Синявська І.О. Дослідження залежності основних ознак фолідозу у вужа водяного (*Natrix tessellata*) на Закарпатті // Молодь і поступ біології: Збірник тез IV Міжнародної конференції студентів і аспірантів. — Львів, 2008. — С. 208.

Щербак Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. — Киев: Наук. думка, 1966. — 240 с.

Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Карпат. — Киев: Наук. думка, 1980. — 269 с.

Meberk K. Geographic Variation of Morphological Characters in the Dice Snake (*Natrix tessellata*) // The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palearctic Species. 2011. — 18. — P. 11–19.

**Таблиця 3. Кореляція між метричними показниками у самців вужа водяного в умовах НПП «Подільські Товтри».**

**Table 3. Correlation between metrical indexes for males of Diced Snake are in the conditions of NNP «Podilski Tovtry».**

| Самці     | L.   | L.cd. | L.cap. | Lt.cap. | Lt.cap. | L.pil. | L.fmt. | Lt.fmt. | L.pmt. | Lt.pmt. | L.oc. | D.rs.-ok. | L.rostr. | D.nch. |
|-----------|------|-------|--------|---------|---------|--------|--------|---------|--------|---------|-------|-----------|----------|--------|
| L.        | 1,00 | 0,86  | 0,98   | 0,93    | 0,90    | 0,95   | 0,94   | 0,90    | 0,91   | 0,96    | 0,96  | 0,88      | 0,91     | 0,95   |
| L.cd.     | 0,86 | 1,00  | 0,85   | 0,88    | 0,89    | 0,79   | 0,81   | 0,88    | 0,68   | 0,80    | 0,84  | 0,78      | 0,82     | 0,86   |
| L.cap.    | 0,98 | 0,85  | 1,00   | 0,95    | 0,91    | 0,95   | 0,95   | 0,91    | 0,91   | 0,97    | 0,94  | 0,89      | 0,93     | 0,95   |
| Lt.cap.   | 0,93 | 0,88  | 0,95   | 1,00    | 0,94    | 0,91   | 0,94   | 0,97    | 0,85   | 0,94    | 0,93  | 0,81      | 0,85     | 0,86   |
| Lt.cap.   | 0,90 | 0,89  | 0,91   | 0,94    | 1,00    | 0,89   | 0,89   | 0,94    | 0,81   | 0,89    | 0,91  | 0,75      | 0,86     | 0,86   |
| L.pil.    | 0,95 | 0,79  | 0,95   | 0,91    | 0,89    | 1,00   | 0,96   | 0,87    | 0,97   | 0,95    | 0,97  | 0,88      | 0,93     | 0,89   |
| L.fmt.    | 0,94 | 0,81  | 0,95   | 0,94    | 0,89    | 0,96   | 1,00   | 0,92    | 0,92   | 0,95    | 0,92  | 0,80      | 0,92     | 0,89   |
| Lt.fmt.   | 0,90 | 0,88  | 0,91   | 0,97    | 0,94    | 0,87   | 0,92   | 1,00    | 0,80   | 0,91    | 0,92  | 0,75      | 0,82     | 0,83   |
| L.pmt.    | 0,91 | 0,68  | 0,91   | 0,85    | 0,81    | 0,97   | 0,92   | 0,80    | 1,00   | 0,93    | 0,94  | 0,86      | 0,92     | 0,84   |
| Lt.pmt.   | 0,96 | 0,80  | 0,97   | 0,94    | 0,89    | 0,95   | 0,95   | 0,91    | 0,93   | 1,00    | 0,94  | 0,90      | 0,92     | 0,87   |
| L.oc.     | 0,96 | 0,84  | 0,94   | 0,93    | 0,91    | 0,97   | 0,92   | 0,92    | 0,94   | 0,94    | 1,00  | 0,87      | 0,90     | 0,89   |
| D.rs.-ok. | 0,88 | 0,78  | 0,89   | 0,81    | 0,75    | 0,88   | 0,80   | 0,75    | 0,86   | 0,90    | 0,87  | 1,00      | 0,86     | 0,84   |
| L.rostr.  | 0,91 | 0,82  | 0,93   | 0,85    | 0,86    | 0,93   | 0,92   | 0,82    | 0,92   | 0,92    | 0,90  | 0,86      | 1,00     | 0,93   |
| D.nch.    | 0,95 | 0,86  | 0,95   | 0,86    | 0,86    | 0,89   | 0,89   | 0,83    | 0,84   | 0,87    | 0,89  | 0,84      | 0,93     | 1,00   |

**Таблиця 4. Кореляція між метричними показниками у самок вужа водяного в умовах НПП «Подільські Товтри».**

**Table 4. Correlation between metrical indexes for females of Diced Snake are in the conditions of NNP «Podilski Tovtry».**

| Самки     | L.   | L.cd. | L.cap. | Lt.cap. | Lt.cap. | L.pil. | L.fmt. | Lt.fmt. | L.pmt. | Lt.pmt. | L.oc. | D.rs.-ok. | L.rostr. | D.nch. |
|-----------|------|-------|--------|---------|---------|--------|--------|---------|--------|---------|-------|-----------|----------|--------|
| L.        | 1,00 | 0,52  | 0,79   | 0,66    | 0,03    | 0,97   | 0,97   | 0,72    | 0,84   | 0,60    | 0,86  | 0,86      | 0,95     | 0,18   |
| L.cd.     | 0,52 | 1,00  | 0,61   | -0,05   | -0,84   | 0,60   | 0,36   | 0,97    | 0,82   | 0,09    | 0,31  | 0,88      | 0,75     | -0,32  |
| L.cap.    | 0,79 | 0,61  | 1,00   | 0,75    | -0,21   | 0,91   | 0,82   | 0,72    | 0,95   | 0,84    | 0,92  | 0,74      | 0,88     | 0,51   |
| Lt.cap.   | 0,66 | -0,05 | 0,75   | 1,00    | 0,49    | 0,72   | 0,82   | 0,15    | 0,53   | 0,96    | 0,93  | 0,27      | 0,55     | 0,85   |
| Lt.cap.   | 0,03 | -0,84 | -0,21  | 0,49    | 1,00    | -0,08  | 0,20   | -0,68   | -0,42  | 0,28    | 0,18  | -0,49     | -0,27    | 0,50   |
| L.pil.    | 0,97 | 0,60  | 0,91   | 0,72    | -0,08   | 1,00   | 0,96   | 0,77    | 0,93   | 0,71    | 0,92  | 0,87      | 0,97     | 0,30   |
| L.fmt.    | 0,97 | 0,36  | 0,82   | 0,82    | 0,20    | 0,96   | 1,00   | 0,58    | 0,78   | 0,74    | 0,94  | 0,73      | 0,89     | 0,39   |
| Lt.fmt.   | 0,72 | 0,97  | 0,72   | 0,15    | -0,68   | 0,77   | 0,58   | 1,00    | 0,91   | 0,24    | 0,50  | 0,97      | 0,89     | -0,23  |
| L.pmt.    | 0,84 | 0,82  | 0,95   | 0,53    | -0,42   | 0,93   | 0,78   | 0,91    | 1,00   | 0,63    | 0,80  | 0,91      | 0,96     | 0,20   |
| Lt.pmt.   | 0,60 | 0,09  | 0,84   | 0,96    | 0,28    | 0,71   | 0,74   | 0,24    | 0,63   | 1,00    | 0,92  | 0,31      | 0,56     | 0,88   |
| L.oc.     | 0,86 | 0,31  | 0,92   | 0,93    | 0,18    | 0,92   | 0,94   | 0,50    | 0,80   | 0,92    | 1,00  | 0,61      | 0,81     | 0,65   |
| D.rs.-ok. | 0,86 | 0,88  | 0,74   | 0,27    | -0,49   | 0,87   | 0,73   | 0,97    | 0,91   | 0,31    | 0,61  | 1,00      | 0,96     | -0,18  |
| L.rostr.  | 0,95 | 0,75  | 0,88   | 0,55    | -0,27   | 0,97   | 0,89   | 0,89    | 0,96   | 0,56    | 0,81  | 0,96      | 1,00     | 0,10   |
| D.nch.    | 0,18 | -0,32 | 0,51   | 0,85    | 0,50    | 0,30   | 0,39   | -0,23   | 0,20   | 0,88    | 0,65  | -0,18     | 0,10     | 1,00   |

УДК 597.6

## СОВРЕМЕННЫЕ ТЕХНОЛОГИИ РАЗВЕДЕНИЯ АМФИБИЙ

**В.К. Утешев, С.А. Каурова, Н.В. Шишова, А.А. Манохин, Е.В. Мельникова,  
Э.Н. Гахова**

*Институт биофизики клетки РАН (ИБК РАН),  
ул. Институтская 3, г. Пущино, 142290 Россия  
E-mail: uteshev-cryobank@mail.ru*

**Современные технологии разведения амфибий. Утешев В. К., Каурова С. А., Шишова Н. В., Манохин А. А., Мельникова Е. В., Гахова Э. Н.** — В работе представлен обзор современных технологий разведения амфибий, основанных на методах гормональной стимуляции спермато- и оогенеза, методах получения овулировавших ооцитов и зрелых сперматозоидов, применения тестикулярной и уринальной спермы для искусственного оплодотворения икры, краткосрочного (дни, недели) и долгосрочного (годы, десятилетия) хранения репродуктивных клеток, методах криоконсервации и криобанкирования геномов амфибий.

Ключевые слова: амфибии, репродуктивные технологии, искусственное оплодотворение, икра, сперматозоиды, криоконсервация, генетические криобанки.

**Modern technology amphibian breeding. Uteshev V.K., Kaurova S.A., Shishova N.R., Manokhin A.A., Melnikova E.V., Gakhova E.N.** — The paper presents review of nowadays technologies of amphibian breeding based on techniques of hormonal stimulation of spermatogenesis and oogenesis; techniques for production of ovulated oocytes and mature spermatozoa; application of testicular and urinal sperms for artificial fertilization of eggs; short-term (days or weeks) and long-term (years or decades) storage of reproductive cells and techniques for cryopreservation and cryobanking of amphibian genomes.

Key words: amphibians, reproductive technologies, artificial fertilization, eggs, spermatozoa, cryopreservation, germplasm cryobanks.

### Введение

Угроза значительного и повсеместного снижения видового разнообразия амфибий в последние несколько десятилетий становится все более реальной. Для сохранения биоразнообразия амфибий необходимо, на наш взгляд, создавать комплекс эффективных природоохранных мероприятий. Одним из важных элементов, составляющих этот комплекс, является организация работ по разведению животных исчезающего вида «*ex situ*» в специализированных лабораториях, питомниках или в зоопарках (Флинт, 2004). Работы по разведению исчезающих видов амфибий в искусственных условиях должны проводиться с учетом всех современных достижений репродуктивных технологий. В данном обзоре рассмотрены репродуктивные технологии, которые могут найти применение при разведении амфибий в неволе и создании различных батрахокультур.

### **Гормональная стимуляция естественного нереста.**

Наиболее широко в герпетологии используют методы применения гонадотропных гормонов при разведении амфибий в искусственных условиях. К настоящему времени подробно исследована система последовательных этапов естественной стимуляции созревания половых продуктов, начиная от выброса гипоталамусом нейрогормона люлиберина (лютеинизирующий гормон-рилизинг гормон (LHRH)), и до участия эстрогенов и андрогенов в созревании ооцитов и сперматозоидов в гонадах.

Гонадотропные гормоны достаточно давно и успешно используются для стимуляции нереста как бесхвостых, так и хвостатых амфибий. Первоначально для стимуляции созревания половых продуктов применяли гипофизы тех же или близкородственных видов (Rugh, 1962; Объекты..., 1975). Гонадотропные гормоны гипофиза (фолликулостимулирующий и лютеинизирующий), воздействуя на гонады, стимулируют созревание ооцитов и сперматозоидов, запускают репродуктивное поведение и нерест. Основным недостатком этого метода является необходимость забоя животных для извлечения гипофиза. Во всех случаях забой животных является нежелательным, а для редких и исчезающих видов он и вовсе неприемлем. Другим недостатком инъекций гипофизарных экстрактов является видоспецифичность стимулирующего эффекта. Поэтому в последние десятилетия при разведении амфибий обычно применяют синтетические гонадотропные гормоны. В практике разведения наиболее часто используют различные аналоги гипоталамического нейрогормона люлиберина (LHRHa). За рубежом выпускают ряд модификаций этого препарата. В России аналог люлиберина производят под названием сурфагон.

Наряду с аналогами люлиберина в практике разведения амфибий для стимуляции нереста нередко используют хорионический гонадотропин, который оказывает стимулирующее воздействие, аналогичное действию гипофизарных гонадотропных гормонов (Kouba et al. 2012). Однако этот препарат менее универсален, чем LHRHa и не на все семейства амфибий оказывает стимулирующее нерест воздействие.

К настоящему времени накоплен богатый опыт использования гормональных стимуляций при разведении бесхвостых амфибий (Uteshev, Borkin, 1985; Goncharov et al., 1989; Гончаров и др., 1989; Сербинова и др., 1990 а, б; Кидов, Сербинова, 2008). Имеются положительные результаты использования гормонов при размножении в неволе и некоторых видов хвостатых земноводных (Goncharov et al. 1989; Сербинова, Туниев, 1986; Сербинова и др., 1990 б).

### **Искусственное оплодотворение икры.**

В ряде случаев помимо стимуляции естественного нереста при разведении амфибий применяют технологию искусственного оплодотворения. Процедура искусственного оплодотворения икры бесхвостых амфибий хорошо описана на примере травяной лягушки *Rana temporaria*, в книге «Объекты биологии развития» (1975). Для искусственного оплодотворения неоплодотворенную икру помещают в чашку Петри, заливают её полученной спермой (взвесью сперматозоидов), через 10-15 минут взвесь сперматозоидов сливают, икру отмывают небольшой порцией отстоянной воды и теперь уже оплодотворенную икру ставят на дальнейшее развитие.

В упомянутом руководстве (Объекты..., 1975) описан метод, в котором для получения неоплодотворенной икры вне сезона размножения используют инъекцию суспензии гипофиза, что и приводит к созреванию и овуляции ооцитов и накоплению яиц в нижней части яйцевода, называемой яйцевым мешком. В на-

стоящее время для овуляции ооцитов обычно используют синтетические аналоги люлиберина (LHRHa) или хорионические гонадотропины (Browne et al., 2006; Kouba et al., 2009).

#### **Получение икры для искусственного оплодотворения.**

В ранних работах икру для искусственного оплодотворения (овулировавшие ооциты) извлекали из тела декапетированной самки, вскрывая брюшную полость и стенку нижней части яйцевода. (Объекты . . ., 1975). Недостатком этого метода получения икры является необходимость умерщвления животных. В последние годы наряду с описанным методом применяют два альтернативных, особенностью которых является возможность сохранения жизни самки при получении ооцитов.

Первый из этих альтернативных методов заключается в том, что гормонально стимулированную самку помещают одну без самца в нерестовую ёмкость с небольшим количеством физиологического раствора. Неоплодотворенная икра, отложенная самкой в физиологический раствор, в течение 12 часов сохраняет способность к оплодотворению (Browne et al., 2006 f). Такую неоплодотворенную икру извлекают из физиологического раствора и используют для искусственного оплодотворения.

Другой прижизненный способ получения неоплодотворенной икры описан в обзоре А. Кобы с соавторами (Kouba et al., 2009). Согласно этому методу, самкам для стимуляции овуляции ооцитов инъецируют гонадотропные гормоны. Овулировавшие ооциты попадают в яйцевод и накапливаются в его нижней части. Для получения этих неоплодотворенных яиц самке мягко массируют брюшную область, одновременно вводя небольшой катетер в клоаку, чем способствуют ослаблению тонуса запирающего сфинктера. Истекающую из клоаки икру собирают в чашку Петри и используют для искусственного оплодотворения. Однако следует отметить, что с самками далеко не всех видов бесхвостых амфибий легко осуществить прижизненное получение неоплодотворенных яиц описанным методом. По нашим неопубликованным данным, лишь 30-40 % самок травяной лягушки, *Rana temporaria*, «отдают» овулировавшие яйца в результате массажа и мягкого расширения запирающего сфинктера при помощи введенного в клоаку катетера. Поэтому необходимо проведение дополнительных исследований по применению медикаментозных средств или других способов воздействия для ослабления тонуса клоакального сфинктера и создания надежного метода прижизненного извлечения овулировавших яиц из яйцевых мешков самок бесхвостых амфибий.

#### **Получение сперматозоидов для искусственного оплодотворения.**

Первоначально для искусственного оплодотворения икры бесхвостых амфибий использовали так называемую тестикулярную сперму. Для получения тестикулярной спермы из тушек декапетированных самцов вырезают семенники, измельчают их и из измельченных семенников приготавливают взвесь сперматозоидов в небольшом количестве воды или активирующего раствора (Объекты..., 1975). Искусственное осеменение осуществляют, заливая помещённую в чашку Петри неоплодотворенную икру полученной тестикулярной спермой. Следует отметить, что зрелые сперматозоиды находятся в семенниках самцов амфибий лишь в определённые сезоны. Естественно, что в сезон нереста в семенниках нерестящихся самцов любых видов присутствует достаточное количество зрелых сперматозоидов. У самцов некоторых видов бурых лягушек, таких, как травяная, *Rana temporaria*, и остромордая, *Rana arvalis*, зрелые сперматозоиды обнаруживаются в семенниках в период всего зимнего анабиоза. Для стимуляции сперматогенеза и получения тестикулярной спермы вне сезона естественного нереста необхо-

димо применять инъекции различных гонадотропных гормонов. При этом можно использовать те же гормоны и в тех же дозах, как и для стимуляции естественного нереста (Goncharov et al., 1989; Гончаров и др., 1989). Основным недостатком метода получения тестикулярной спермы является необходимость забоя животных, что является практически неприемлемым для реализации всех современных программ по искусственному разведению амфибий для сохранения их видового разнообразия.

Исключением являются работы с применением постмортальной тестикулярной спермы. Постмортальную сперму получают из семенников умерших животных. В исследованиях, выполненных на млекопитающих, показано, что постмортальная сперма, полученная из семенников, хранившихся в тушках погибших самцов в холодильниках при низких положительных температурах в течение нескольких дней, сохраняет подвижность и оплодотворяющую способность и может быть использована для искусственного оплодотворения (Maksudov et al., 2009). Сперма, посмертно выделенная через несколько дней из молок охлаждённой рыбы, также пригодна для осеменения икры (Billard et al., 1981). В наших исследованиях было показано, что сперматозоиды из семенников декапетированных самцов травяной лягушки, *R. temporaria*, хранящихся в холодильнике при температуре +4°C, сохраняют подвижность и оплодотворяющую способность до 5–6 дней. Головастики, полученные из икры, оплодотворенной такой постмортальной спермой, нормально развивались до метаморфоза (Shishova et al., в печати). Следует отметить, что метод искусственного осеменения икры постмортальной спермой пока не используется в программах по сохранению исчезающих видов амфибий. Однако в будущем этот метод по мере его развития найдёт, мы надеемся, свое применение.

Значительным шагом в развитии репродуктивных технологий для амфибий явилось создание методов прижизненного получения уринальной спермы (Obringer et al., 2000; Limori et al., 2005; Browne et al. 2006 a, 2006 b; Kouba et al., 2009; Browne, Figiel, 2010). Уринальная сперма представляет собой урину гормонально стимулированных самцов амфибий, содержащую в себе спермальную плазму и некоторое количество сперматозоидов. Для получения уринальной спермы самцам амфибий инъецируют гонадотропные гормоны, а затем через 1–24 часа после гормонального воздействия, мягко массируя брюшную часть в области мочевого пузыря, собирают вытекающую из клоаки уринальную сперму. Количество уринальной спермы и её концентрация (количество сперматозоидов в единице объёма спермы) зависит от вида используемых для стимуляции гормонов и от их дозы (Uteshev et al., 2012). Кроме того, средняя и максимальная концентрация уринальной спермы может значительно различаться у самцов разных видов бесхвостых амфибий. Так, например, средняя и максимальная концентрация уринальной спермы травяной лягушки, *Rana temporaria*, может достигать  $301,7 \pm 90,5 \times 10^6$ /мл и  $1000 \times 10^6$ /мл соответственно. Эти же показатели уринальной спермы гирканской лягушки *Rana psevdodalmatina* составляют только  $12,3 \pm 8,6 \times 10^6$ /мл и  $38,0 \times 10^6$ /мл соответственно (Утешев и др., в печати). Максимальное количество сперматозоидов в уринальной сперме также зависит от нескольких факторов (вида исследуемых амфибий, используемых гормонов и применяемых доз). В исследовании А. Кобы с соавторами, выполненном на нескольких видах жаб (*Bufo americanus*, *B. fowleri*, *B. baxteri*, *B. boreas*, *B. lemur*, *B. valliceps*), максимум спермиации (общее количество сперматозоидов в урине) наблюдался через 3–5 часов после гормональных инъекций (Kouba et al., 2009). В наших экспериментах, выполненных на травяной лягушке, максимальная спермиация наблюдалась через 1–3 часа после введения LHRHa и через 1 час после инъекций хорионического

гонадотропина. При этом наибольшая концентрация сперматозоидов в уринальной сперме в этих опытах регистрировалась через 1 час после введения и LHRHa, и хорионического гонадотропина (Uteshev et al., 2012). Кроме того, мы наблюдали заметные индивидуальные различия в реакции самцов травяной лягушки на гормональные воздействия, что проявлялось в значительном разбросе индивидуальных показателей получаемой уринальной спермы.

### **Краткосрочное сохранение репродуктивных клеток амфибий.**

В большинстве случаев процедуру искусственного осеменения осуществляют сразу после получения неоплодотворенной икры и тестикулярной или уринальной спермы. Однако в отдельных случаях возникает необходимость перенесения процедуры искусственного осеменения на некоторое время после получения половых продуктов и соответственно необходимость кратковременного сохранения на один или несколько дней полученной икры и (или) спермы в жизнеспособном состоянии. В литературе имеются описания результатов исследований, в которых возможность кратковременного хранения репродуктивных клеток амфибий при низких положительных температурах. Было показано, что неактивированная тестикулярная сперма амфибий при температурах, близких к 0°C, хранится достаточно длительное время. Так, Р. Браун с соавторами (Browne et. al., 2002 a) сообщали, что если неактивированные тестикулярные сперматозоиды тростниковой жабы, *Bufo (Rhinella) marinus*, хранить в виде суспензии на основе физиологического раствора для амфибий (SAR) при 0°C, то после 6 дней хранения 75 % спермиев проявляли подвижность после их активации. При этом отмечено, что сперматозоиды сохраняются лучше в суспензии, чем в вырезанных тестисах (Browne et. al., 2002). На время жизни сперматозоидов большое воздействие оказывает также температура хранения. Так, в другой работе (Browne et. al., 2001) авторы наблюдали сохранение более 50 % подвижных тестикулярных сперматозоидов *Bufo (Rhinella) marinus*, хранившихся в вырезанных семенниках в течение 7 дней при температуре 0°C. При температуре 4°C такой же процент (50 %) подвижных сперматозоидов наблюдался лишь после 5 дней хранения. Более длительные сроки хранения семенников (до 7 дней) при температуре 4°C приводили к снижению количества подвижных сперматозоидов ниже 50 %. Максимально длительное (до 25–30 дней) сохранение подвижности и оплодотворяющей способности наблюдали в концентрированной суспензии сперматозоидов с SAR (1 : 1) в анаэробных условиях при температуре хранения 0°C (Browne et. al., 2001).

В отличие от неактивированных спермиев тестикулярной спермы активированные сперматозоиды уринальной спермы хранятся более короткое время. В наших исследованиях показано, что длительность хранения уринальной спермы зависит от вида исследуемых животных, температуры хранения, концентрации сперматозоидов в уринальной сперме. Однако и в этих случаях длительность хранения подвижных уринальных сперматозоидов варьирует от 2–3 до 6–7 дней (Утешев с соав., в печати).

На краткосрочное хранение ооцитов оказывают влияние разные факторы. Одним из важнейших является осмотичность среды инкубации. Так, Д. Эдвардс с соавторами (Edwards et. al., 2004), работая с ооцитами *Limnodynastes tasmaniensis*, показали, что хранение ооцитов в течение 2 часов в низко гипотоническом растворе осмотичностью 5 мосм кг<sup>-1</sup> не оказывало значительного влияния на их оплодотворяемость. Время успешного оплодотворения ооцитов увеличивалось до 4 часов при хранении ооцитов в растворах средней и высокой осмотичности (124–271 мосм кг<sup>-1</sup>). В работе Д. Брауна с соавторами (Browne et. al., 2001) ооциты *Bufo (Rhinella) marinus* в физиологическом растворе для амфибий (SAR) при оптималь-

ной для данного вида температуре 15°C сохраняли способность к оплодотворению после 8 часов хранения. Максимально длительное хранение ооцитов в SAR (220 мосм кг<sup>-1</sup>) в течение 12 часов отмечено в работе Д. Брауна (Browne et al., 2006 b). По нашим неопубликованным данным ооциты, хранившиеся в яйцевом мешке декапитированной самки при температуре 6°C в течение 24 часов, сохраняют способность к оплодотворению, сравнимую с оплодотворением ооцитов, осуществленным сразу после декапитации самки.

### **Длительное сохранение репродуктивных клеток амфибий путём их криоконсервации.**

В последнее время значительно возрос интерес к проблемам длительного сохранения путём криоконсервации репродуктивных и соматических клеток животных в целом и клеток амфибий в частности. Поэтому разработка технологий криоконсервации репродуктивных клеток амфибий и создание генетических криобанков для их длительного сохранения является задачей вполне актуальной (Утешев, Гахова, 1994; Гахова с соавт., 2006; Гогова, Ушутев, 2007; Uteshev, Gakhova, 2005; Browne et al., 2011). Потенциальными объектами для генетических криоколлекций и криобанков геномов амфибий могли бы быть сперматозоиды, икра, ранние зародыши, стволовые клетки и, возможно, некоторые соматические клетки. Однако к настоящему времени в литературе имеются описания успешной криоконсервации лишь только спермы амфибий. Ни икру, ни ранних зародышей амфибий криоконсервировать пока не удается.

Первые эксперименты по криоконсервации репродуктивных клеток амфибий были проведены на тестикулярной сперме травяной лягушки (Каурова с соавт., 1996; Утешев с соавт., 1999; Kaurova et al., 1997) и тростниковой жабы (Browne et al., 1998;). В этих работах была показана принципиальная возможность успешного замораживания сперматозоидов бесхвостых амфибий до температуры жидкого азота (-196°C). После размораживания такие сперматозоиды были с успехом использованы для искусственного оплодотворения. Из икры, оплодотворенной криоконсервированной тестикулярной спермой, развивались полноценные зародыши, а затем и головастики до метаморфоза (Каурова с соавт., 1996; Browne et al., 1998). Впоследствии был проведен еще ряд исследований по криоконсервации тестикулярной спермы различных видов бесхвостых амфибий (Каурова с соавт., 2008; Mansour et al., 2009, 2010; Brown, Figiel, 2010). Однако, несмотря на очевидные достоинства такого подхода, эксперименты по криоконсервации тестикулярной спермы имеют и свои недостатки. Необходимость забоя животных для получения тестикулярной спермы накладывает ограничения на использование этого метода для работ по сохранению редких и исчезающих видов.

Положительные результаты применения постмортальной спермы для искусственного оплодотворения икры обусловили наш интерес к изучению её криоконсервации. Мы исследовали возможность криоконсервации постмортальной спермы, полученной из семенников декапитированных самцов травяной лягушки, тушки которых хранились в холодильнике при +4°C от 1 до 6 дней. Обнаружено, что криоконсервированная тестикулярная сперма, полученная из семенников декапитированных самцов после 4 дней холодного хранения, сохраняла 35,0 ± 4,2 % подвижности и 25,3 ± 4,0 % оплодотворяющей способности. Головастики, полученные при использовании такой спермы для оплодотворения икры, успешно развивались до метаморфоза (материалы готовятся к печати). Таким образом, показана принципиальная пригодность постмортальной спермы амфибий для криоконсервации и длительного сохранения в криобанках.

Наиболее приемлемой технологией для длительного сохранения спермы

редких видов амфибий является технология криоконсервации уринальной спермы. Результаты первых успешных экспериментов по криоконсервации уринальной спермы опубликованы нами в 2011 г. (Shishova et al., 2011). В этих экспериментах удалось обратимо заморозить до жидкого азота уринальную сперму травяной лягушки, *R. temporaria*. Размороженную сперму использовали для искусственного оплодотворения икры. Полученные зародыши, а затем головастики нормально развивались до метаморфоза. В настоящее время исследования по криоконсервации уринальной спермы амфибий ведутся нами и на других видах. Данные по замораживанию–оттаиванию уринальной спермы прудовой лягушки находятся в печати (Uteshev et. al., в печати), а результаты успешных экспериментов по криоконсервации уринальной спермы серой жабы готовятся к опубликованию. Таким образом, экспериментально показана принципиальная возможность криоконсервации и длительного хранения не только тестикулярной, но и уринальной спермы бесхвостых амфибий.

### **Две функции криобанков.**

Длительное хранение криоконсервированного биоматериала происходит в криобанках. В настоящее время криобанки криоконсервированного материала амфибий могут выполнять две функции. Во-первых, генетические криобанки должны в будущем стать неотъемлемой частью любых питомников по разведению амфибий. В генетических криобанках может быть собран и на длительное время сохранен генетический материал, прижизненно полученный от большого числа полноценных производителей. Этот материал может в дальнейшем активно использоваться для размножения и длительного поддержания батрахокультуры. Использование криоконсервированного генетического материала от большого числа производителей позволит содержать в специализированных питомниках разумное число живых производителей, не опасаясь проявления последствий близкородственного скрещивания и снижения внутривидового генетического разнообразия. Другой функцией криобанка является создание страховой, длительно хранящейся криоколлекции генетического материала видов, находящихся под угрозой исчезновения, на случаи природных или техногенных катастроф, в результате которых живых особей данного вида не останется. При наличии в криобанке криоконсервированного генетического материала сохраняется возможность восстановления утраченного вида.

Представленные материалы могут быть положены в основу современных репродуктивных технологий, которые уже сейчас или в недалёком будущем, могут быть использованы в программах по сохранению видов амфибий, находящихся под угрозой исчезновения, путем их разведения в питомниках, создания батрахокультур и подготовки выращенного материала для реинтродукции в природу для поддержания угнетенных или восстановления повреждённых естественных биоценозов.

Гахова Э.Н., Утешев В.К. Программа Б. Н. Вепринцева «Консервация генетических ресурсов» в стратегии сохранения биологического мира Земли // Ветеринарная патология.— 2007. — №1. — С. 12–14

Гахова Э. Н., Утешев В. К., Шишова Н.В., Яшина С.Г. Криобанк геномов животных и растений в Институте биофизики клетки РАН // Биофизика живой клетки. — 2006. — Т. 8: Консервация генетических ресурсов. — С. 14–38

Гончаров Б.Ф., Сербинова И.А., Утешев В.К., Шубравый О.И. Разработка методов гормональной стимуляции процессов размножения у амфибий // Проблемы доместикации амфибий. — М. : 1989. — С. 197–201.

- Каурова С.А., Чекурова Н.Р., Мельникова Е.А., Утешев В.К., Гахова Э.Н. Сохранение оплодотворяющей способности спермы травяной лягушки *Rana temporaria* после криоконсервации // Консервация генетических ресурсов. Материалы рабочего совещания (Пушино, 28-30 мая 1996 г.). — Пушино, 1996. — С. 106–107.
- Каурова С.А., Утешев В.К., Гахова Э.Н. Криоконсервация тестикулярных сперматозоидов серой жабы *Bufo bufo* // Биофизика живой клетки. — 2008. — Т. 9: Консервация генетических ресурсов. — С. 62.
- Кидов А.А., Сербинова И.А. Опыт разведения кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в лабораторных условиях // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия: Материалы Всероссийской конференции. (Владикавказ, Сев.-Осет. ИГСИ им. В.И. Абаева). — 2008. — С. 49–53.
- Объекты биологии развития. — М.: Наука, 1975. — 579 С.
- Сербинова И.А., Туниев Б.С. Содержание, разведение и реинтродукция малоазиатского тритона (*Triturus vittatus*): Тезисы докладов I Всесоюзного совещания по проблемам зоокультуры. Ч. II. (Москва, 1986), М. — 1986. — С. 147–150.
- Сербинова И.А., Туниев Б.С., Утешев В.К., Шубравый О.И., Гончаров Б.Ф. Создание поддерживаемой в искусственных условиях популяции малоазиатского тритона (*Triturus vittatus ophryticus*) // Зоокультура амфибий. — 1990 б. — М. — С. 75–81.
- Сербинова И.А., Шубравый О.И., Утешев В.К., Агасян А.Л., Гончаров Б.Ф. Содержание, разведение в неволе и создание новых природных популяций сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus Boettger*) // Зоокультура амфибий. — 1990 а. — Москва. — С. 82–89.
- Утешев В.К., Гахова Э.Н. Перспективы создания криобанка геномов редких видов амфибий // Биофизика живой клетки. — 1994. — № 6. — С. 27–32
- Утешев В.К., Каурова С.А., Врублевская В.В., Гахова Э.Н. 1999, Криоконсервация спермы и зародышевых тотипотентных клеток амфибий // Цитология. — 1999. — 41, № 3–4. — С. 321
- Флинт В.Е. Стратегия сохранения редких видов в России: теория и практика. — М.: Московский зоопарк. — 2004. — 376 С.
- Billard, R., Marcel, J., and Matei, D. Survie in vitro et post mortem des gametes de truite fario (*Salmo trutta fario*) // Canad. J. Zool. — 1981. — 59, №1. — P. 29–33.
- Browne R. K., Clulow J, Mahony M. Short-term storage of cane toad (*Bufo marinus*) gametes // Reproduction. — 2001. — 121, №1. — P. 167–173.
- Browne R.K, Clulow J, Mahony M. The short-term storage and cryopreservation of spermatozoa from hylid and myobatrachid frogs // Cryo Letters. — 2002. — 23. — P. 129–36.
- Browne R.K, Clulow J, Mahony M, Clark A. Successful recovery of motility and fertility of cryopreserved cane toad (*Bufo marinus*) sperm // Cryobiology. — 1998. — 37. — P. 339–45
- Browne R.K, Davis J, Pomeroy M, Clulow J. Storage of cane toad (*Bufo marinus*) sperm for 6 days at 0 with subsequent cryopreservation // Reproduction, Fertility and Development. — 2002. — 14, № 5–6. — P. 267.
- Browne R.K., Figiel C. Cryopreservation in Amphibians // Cryopreservation of Aquatic Species. V. 8 Tiersch T., Mazic P., (eds). — Baton Rouge: World Aquaculture Society, 2010. — P. 450.
- Browne R.K, Li H, Seratt J, Kouba A.J. Progesterone improves the number and quality of hormone induced Fowler toad (*Bufo fowleri*) oocytes // Reproductive Biology and Endocrinology. — 2006 а. — 4. — P. 3
- Browne R.K., Li H., Robertson H., Uteshev V.K., Shishova N.V., McGinnity D., Nofs S., Figiel C.R., Mansour N., Lloyd R.E., Agnew D., Carleton C.L., Gakhova E. N.. Reptile and amphibian conservation through gene banking and other reproduction technologies // Russian Journal of Herpetology. — 2011. — 18, № 3. — P. 165–174
- Browne R.K., Seratt J., Vance C., Kouba A. Hormonal priming, induction of ovulation and in-vitro fertilization of the endangered Wyoming toad (*Bufo baxteri*) // Reproductive Biology and Endocrinology. — 2006 b. — 4. — P. 34
- Edwards D.L., Mahony M.J., Clulow J. Effect of sperm concentration, medium osmolality and oocyte storage on artificial fertilisation success in a myobatrachid frog (*Limnodynastes tasmaniensis*) // Reproduction, Fertility and Development. — 2004. — 16, №3. — P. 347–354
- Goncharov, B.F., Shubrav, O.I., Serbinova, I.A., and Uteshev, V.K. The USSR programme for breeding amphibians, including rare and endangered species // International Zoo Yearbook. 1989. — 28. — P. 10–21.
- Kaurova, S.A., Uteshev, V.K., Chekurova, N.R., and Gakhova, E.N. Cryopreservation of testis of frog *Rana temporaria* // Infusionstherapie. — 1997. — 24, № 5. — P. 78.
- Kouba A.J., Vance C.K., Willis E.L. Artificial fertilization for amphibian conservation: Current knowledge and future considerations // Theriogenology. — 2009. — V. 71. — P. 214–227

- Kouba A.J., Javier del Barco-Trillo, Vance C.K., Milam C., Carr M.A. Comparison of human chorionic gonadotropin and luteinizing hormone releasing hormone on the induction of spermiation and amplexus in the American toad (*Anaxyrus americanus*) // *Reproductive Biology and Endocrinology*. — 2012. — **10**. — P. 59
- Limori E, D'Occhio M.J., Lisle A.T., Johnston S.D. Testosterone secretion and pharmacological spermatozoa recovery in the cane toad // *Animal Reproduction Science*. — 2005. — **90**. — P. 163–73.
- Maksudov, G.Y., Shishova, N.V., and Katkov, I.I. The cycle of life: cryopreservation of post-mortem sperm as a valuable source in restoration of rare and endangered species // *Endangered Species: New Research*. // pp 181–240. Eds, A. Columbus and L. Kuznetsov. — Nova Science Publishers, 2009. — P. 181–240.
- Mansour, N., Lahnsteiner, F., Patzner, R. A. Optimization of the cryopreservation of African clawed frog (*Xenopus laevis*) sperm // *Theriogenology*. — 2009. — **72**, N. 9. — P. 1221–1228.
- Mansour, N., Lahnsteiner, F., Patzner, R.A. Motility and cryopreservation of spermatozoa of European common frog, *Rana temporaria* // *Theriogenology*. — 2010. — **74**, №5. — P. 724–732.
- Obringer A.R, O'Brien J.K, Saunders R.L, Yamamoto K, Kikuyama S, Roth T.L. Characterization of the spermiation response, luteinizing hormone release and sperm quality in the American toad (*Bufo americanus*) and the endangered Wyoming toad (*Bufo baxteri*) // *Reproduction Fertility and Development*. — 2000. — **2**. — P. 51–8.
- Rugh, R. *Experimental Embryology. Techniques and Procedures*. Minneapolis 15, Minnesota: Burgess Publishing Company. — 1962.
- Shishova N.R., Uteshev V.K., Kaurova S.A., Browne R.K., Gakhova E.N. Cryopreservation of hormonally induced sperm for the conservation of threatened amphibians with *Rana temporaria* as a model research species. // *Theriogenology*. — 2011. — **75**, № 2. — P. 220–232
- Shishova N.V., Uteshev V.K., Sirota N. P., Kuznetsova E.A., Kaurova S.A., Browne R.K., Gakhova E.N. The quality and fertility of sperm collected from European common frog (*Rana temporaria*) carcasses refrigerated for up to seven days // *Zoo Biology* (в печати).
- Uteshev V.K., Borkin L.I. Interspecific hybridization of European far eastern discoglossid toads of the genus *Bombina* // *Zoologischer Anzeiger*. — 1985. — **5/6**. — P. 355–367
- Uteshev V.K., Gakhova E.N. Gene cryobanks for conservation of endangered amphibian species // *Russian Journal of Herpetology*. — 2005. — **12**. — P. 233–234
- Uteshev V.K., Shishova N.V., Kaurova S.A., Browne R.K. Gakhova E.N. Hormonal induction of spermatozoa from amphibians with *Rana temporaria* and *Bufo bufo* as anuran models // *Reproduction Fertility and Development*. — 2012. — **24**, №4. — P. 599–607.
- Uteshev V.K., Shishova N.V., Kaurova S.A., Manokhin A.A., Gakhova E.N. Collection and cryopreservation of hormonally induced sperm of pool frog (*Pelophylax lessonae*) // *Russian Journal of Herpetology* (в печати).

УДК 591.128.1.3.4: 591.543.1: 598.115

## СРАВНЕНИЕ ТЕРМОБИОЛОГИИ ТРЕХ ВИДОВ ЗМЕЙ СРЕДНЕЙ АЗИИ (*ECHIS MULTISQUAMATUS*, *SPALEROSOPHIS DIADEMA*, *PSAMMOPHIS LINEOLATUM*)

**В.А. Черлин**

СПб ГУП «Зоопарк»,  
Александровский парк, 1. г. Санкт-Петербург, 197198 Россия  
E-mail: cherlin51@mail.ru

Сравнение термобиологии трёх видов змей Средней Азии, *Echis multisquamatus*, *Spalerosophis diadema*, *Psammophis lineolatum* (Reptilia, Viperidae; Reptilia, Colubridae). Черлин В.А. — Была исследована термобиология среднеазиатской эфы, *Echis multisquamatus*, чешуелобого полоза, *Spalerosophis diadema* и стрелы-змеи, *Psammophis lineolatum* в пустынях Средней Азии. У среднеазиатской эфы температура полной активности 25,0–34,0° С, температура термостабилизации 30–32° С, ночные температуры от 10° С весной до 32° С летом. У чешуелобого полоза температура полной активности 28,0–34,5° С, температура термостабилизации 28,8–32,4° С, ночные температуры от 10° С весной до 32° С летом. У стрелы-змеи температура полной активности 32,0–40,4° С, температура термостабилизации 34,0–40,0° С, ночные температуры от 16° С весной до 36° С летом. Показано, что эколого-физиологические, термобиологические показатели и видоспецифичные поведенческие возможности их под-держания в значительной степени определяют пространственно-вре-менную структуру суточной и сезонной активности разных видов змей, объясняют экологические различия, наблюдающиеся между ними, и помогают понять некоторые различия в их географическом распространении.

Ключевые слова: змеи, температура тела, структура активности.

**The Comparison of Thermal Biology of three Snake Species from Middle Asia *Echis multisquamatus*, *Spalerosophis diadema* and *Psammophis lineolatum* (Reptilia, Viperidae; Reptilia, Colubridae). Cherlin V.A.** — The thermal biology of *Echis multisquamatus*, *Spalerosophis diadema* and *Psammophis lineolatum* in different regions of Middle Asia was studied. In *Echis multisquamatus* the full activity body temperature range was 25,0–34,0° C, the thermostabilization range was 30–32° C, night temperatures was from 10° C in spring to 32° C in summer. In *Spalerosophis diadema* the full activity body temperature range was 28,0–34,5° C, the thermostabilization range was 28,8–32,4° C, night temperatures was from 10° C in spring to 32° C in summer. In *Psammophis lineolatum* the full activity body temperature range was 32,0–40,4° C, the thermostabilization range was 34,0–40,0° C, night temperatures was from 16° C in spring to 36° C in summer. It is demonstrated how physiology-ecological, thermobiological characteristics and species-specific behavior ways of its regulation influenced the formation of different daily and annual activity regimes, ecology and geographical distribution.

Key words: snakes, body temperature, structure activity.

### Введение

В пустынях Средней Азии змеи встречаются в разных биотопах от аридных до очень влажных, в дневную жару и прохладную ночь. Для сравнения показателей термобиологии были выбраны три вида с различной биологией — среднеазиатская эфа, *Echis multisquamatus*, чешуелобый полоз, *Spalerosophis diadema* и стрела-змея,

*Psammophis lineolatum*. Первые два вида являются относительно мезофиллами, весной и осенью встречаются в светлое время суток, но в тёплый сезон переходят на сумеречно-ночной образ жизни. Третий вид весной активен весь день, а к лету встречается утром и вечером, когда спадает сильная жара, либо на кустах даже в середине дня. Материал был собран в разные сезоны в Туркмении во впадине Еройландуз (Бадхыз), в окрестностях пос. Кара–Кала (юго–западный Туркменистан), в окрестностях пос. Репетек (Восточные Каракумы), а также в Кызылкумском заповеднике (юго–западные Кызылкумы, Узбекистан). Всего за период работ был обработан материал по 128 встречам эф, 55 встречам чешуелобых полозов и 89 встречам стрелы-змеи. Кроме того, были использованы материалы, полученные при содержании этих змей в Ленинградском и Ташкентском зоопарках.

Целью нашего исследования было изучение термобиологии трёх видов змей Средней Азии (*Echis multisquamatus*, *Spalerosophis diadema*, *Psammophis lineolatum*)

## Материал и методы

Методика работы по термобиологии рептилий была описана нами ранее (Черлин, Целлариус, 1981; Черлин, 1983; Черлин, 1988; Черлин, Музыченко, 1983; Черлин, Музыченко, 1988; Черлин, 2010, 2012). В районе работ устанавливалась специальная метеоплощадка, на которой изучался ход различных климатических параметров на поверхности почвы, на высоте до 1 м и в глубине почвы до 50–80 см. На регулярных маршрутах проводили отлов животных, измерения температур тела и среды, по разработанной схеме фиксировали элементы поведения и т.п. Кроме того, проводили специальные наблюдения за поведением отдельных животных.

В данной статье применены термины, которые уже использовались нами ранее (Черлин, 2012), но во избежание разночтений они требуют здесь специального определения. *Полная активность* — фаза активности, при которой рептилии находятся в физиологическом состоянии, в полной мере обеспечивающем эффективное протекание всех основных комплексов поведенческих актов, а) реализующих жизнеобеспечение особей (индивидуальная безопасность, терморегуляция, питание, и пр.); б) включающих их в жизнь популяций (поддержание социальной структуры, охрана, размножение и пр.) и в) включающих их в жизнь биоценозов (пищевые цепи, межвидовые взаимодействия и пр.). В этом состоянии движения рептилий активны, быстры (адекватно видовым особенностям) и точны. *Диапазон температур полной активности* — весь диапазон температур тела, при котором рептилии находятся в состоянии полной активности. *Минимальная и максимальная температуры полной активности* ограничивают снизу и сверху диапазон температур полной активности. *Диапазон термостабилизации* — довольно узкий и высокий диапазон температур тела, который рептилии, находясь в состоянии полной активности, направленно поддерживают у себя в течение более или менее продолжительного времени.

## Результаты и обсуждение

Все изученные змеи часто населяют сходные биотопы, и особенности их биологии во многом уже были описаны ранее. (Атаев, 1985; Богданов, 1962, 1965; Саид–Алиев, 1979; Целлариус, Черлин и др., 1983; Черлин, Целлариус, 1981; Чернов, 1959).

Материалы исследования подтвердили, что стадии обитания эфы и чешуелобого полоза в значительной степени совпадают. Стрела значительно шире, чем два первых вида, распространена на адырах, каменных россыпях и в отличие от них значительно выше поднимается в горы, а также активно использует вет-ви деревьев и кустарников. По нашим наблюдениям, в качестве убежищ эфы, полоза и стрелы использовали норы грызунов, черепах, ящериц, трещины и промоины почвы, а последний вид также отмечался нами под различными предметами, лежащими на поверхности почвы. Эти данные соответствуют опубликованным в литературе материалам (Банников и др., 1977; Даревский, 1969; Шаммаков, 1981).

Эфа и чешуелобый полоз оказались по целому ряду параметров поразительно сходными. Они населяли одни и те же биотопы, использовали в качестве убежищ одни и те же норы, появлялись на поверхности примерно в одно и то же время. Полозы значительно длиннее эф, но так же как и последние тесно связаны в теплообмене с поверхностным слоем почвы. Как показали измерения, разница температур тела и среды в месте нахождения полозов очень невелика (табл. 1), что типично и для эф (Черлин, Целлариус, 1981). Их термобиологические параметры также очень сходны (табл. 2). То, что мы отметили у полозов чуть более высокую минимальную температуру активного состояния, скорее всего связано с тем, что значительную часть времени активности они проводят в норах.

Обладая сходным характером теплообмена и почти идентичными пространственно-временными структурами активности, змеи обоих видов должны неизбежно иметь сходную суточную динамику температуры тела. Единственным серьёзным отличием в типе поведения этих двух видов змей является то, что полозы — активные охотники (в отличие от эф), в целях терморегуляции и в поисках пищи они могут передвигаться на значительные расстояния.

Данные по температурам тела и поведению стрелы-змеи требуют более подробного освещения. У них возможно выделить ряд форм термозависимого поведения. Поскольку все змеи относятся к термонеутрально активным рептилиям (Черлин, 1983, 2012), у стрелы-змеи можно наблюдать такие же формы поведения, как и у серого геккона (Черлин, 1988). «Нагревание» отмечено у змей,

Таблица 1. Разница между температурами тела и среды у чешуелобых полозов, °С.

Table 1. The difference in temperature between the body and the environment for *Spalerosophis diadema*, °С.

| Разность между парами показателей      | $x \pm m$      | min | max |
|--|----------------|-----|-----|
| Температура тела — температура почвы   | $1,8 \pm 0,30$ | 0,5 | 6,2 |
| Температура тела — температура воздуха | $1,2 \pm 0,23$ | 0,0 | 3,5 |

Таблица 2. Термобиологические показатели трех видов змей, °С.

Table 2. Thermobiological characters in three snake species, °С.

| Вид                 | Минимальная температура полной активности | Максимальная температура полной активности | Температура термостабилизации | Ночная температура |
|---------------------|---|--|-------------------------------|--------------------|
| Чешуелобый полоз    | 28,0                                      | 34,5                                       | 28,8–32,4                     | 10–32              |
| Среднеазиатская эфа | 25,0                                      | 34,0                                       | 30–32                         | 10–32              |
| Стрела-змея         | 32,0                                      | 40,4                                       | 34,0–40,0                     | 16–36              |

встреченных на открытых участках. При этой форме поведения они лежат, прижавшись к хорошо прогреваемым участкам почвы. Наблюдается это при температурах тела от 28,5 до примерно 32,0° С (у термонеутрально активных видов температурная гра-ница между нагреванием и термонеутральным поведением выделена слабо) и почти при такой же температуре почвы. В этой форме поведения змеи тесно контактируют с почвой. Поскольку тело их очень тонкое и теплообмен с почвой велик, температуры тела при нагревании почти соответствуют температуре среды, отличаясь от последней в среднем на  $2,3 \pm 0,39^\circ \text{C}$  и не более, чем на  $2,5^\circ \text{C}$ . «Термонеутральное поведение» (ТНП), при котором змеи вели активную деятельность (охотились и т.п.), наблюдалось у них как на поверхности почвы, так и на куртинах полыни и селина, на ветвях кустарников и деревьев при температурах почвы от 32 до примерно 54–56° С и при температуре тела змей от 32,0 до 40,4° С. При этом подвижные змеи при ТНП проскакивают горячие участки почвы, залезают на ветки, в результате чего температуры тела заметно отличаются от температур среды (табл. 3). Наиболее часто встречается диапазон температур тела от 34,0 до 40,0° С. В весенний и осенний периоды стрела-змея встречается на поверхности почти весь день примерно с 8.30 до 18.30–19.00 ча-сов. Летом в середине дня они либо затаивались в кронах деревьев, либо уходили в убежища с 12–13 до 17 ч. Такую же динамику активности отмечает и С. Шаммаков (1981). Всего 3 раза стрелы-змеи встречались в форме поведения «остывание». Температуры тела и почвы при этом были около 30–32° С.

В убежищах змеи находились весной примерно с 19<sup>00</sup> до 8<sup>30</sup> (т.е. около 13–14 часов) при температурах от 16–20 до 20–25° С (диапазон суточных колебаний температуры там в каждый конкретный день не превышает 3–4° С, и этот диапазон в течение сезона сдвигается постепенно вверх), а летом с 19.00 до 8.00–8.30 и в середине дня с 12.00–13.00 до 17.00 (хотя могут во второй половине дня вообще не выходить) при температурах примерно 33–36° С. Зимой и ранней весной температуры в норах грызунов, занимаемых этими змеями, находятся в пределах от 7–9 до 13–16° С января по март.

Все эти данные позволяют получить ряд термобиологических характеристик стрелы-змеи (табл. 2). Таким образом, температуры полной активности у стрелы-змеи 32–40,4° С. Они довольно высоки для змей. Диапазон температур термостабилизации примерно 34,0–40,0° С, ночные температуры в период активности составляют от 13–16° С весной до 33–36° С летом.

Несмотря на то, что все три вида змей часто обитают в одних и тех же биотопах, структура их активности и, следовательно, термобиологические показатели могут быть весьма различными. Как видно из таблицы 2, температуры полной активности стрелы-змеи значительно выше, чем у эфы и чешуелобого полоза. Однако при этом эфа и полоз обитают в основном в подзоне южных пустынь умеренного пояса (Мильков, 1977), а стрела-змея заходит значительно дальше на север и поднимается намного выше в горы. Разгадка этого кажущегося

Таблица 3. Разница между температурами тела и среды у стрелы-змеи, °С.

Table 3. The difference in temperature between the body and the environment for *Echis multisquamatus*, °C.

| Разность между парами показателей      | $x \pm m$      | min | max  |
|--|----------------|-----|------|
| Температура тела — температура почвы   | $7,7 \pm 1,35$ | 2,6 | 17,5 |
| Температура тела — температура воздуха | $5,0 \pm 0,59$ | 2,6 | 8,9  |

противоречия состоит, видимо, в различных возможностях терморегуляции у змей этих видов. Как уже говорилось выше, температура тела эф и полозов тесно связана, прежде всего, с температурами почвы. С одной стороны, невысокий диапазон температур полной активности не позволяет им использовать для жизнедеятельности разогретую поверхность почвы, что не препятствовало бы полозам распространяться как на север, так и высоко в горы. Однако, с другой стороны, как и у эф, в их физиологические потребности (исходя из суточной динамики температуры тела) явно входит необходимость длительного поддержания диапазона температуры тела в пределах 28–32° С как в течение суток, так и в течение года. При их типе теплообмена со средой это может быть обеспечено только в условиях очень теплого климата, где горизонты почвы на глубине залегания нор (около 20–30 см) сохраняют температуру около 30° С днем и ночью с весны до осени. Именно это и удерживает, видимо, эф и чешуелобых полозов в южных пустынях. Но разница в географическом распространении между ними, хоть и небольшая, но всё-таки есть. Эфы обитают строго в подзоне южных пустынь, а полозы распространены немного шире, захватывая южную часть подзоны северных пустынь. Поскольку их терморегуляционные характеристики очень сходны, то такие различия могут быть объяснены только тем, что полоза, видимо, выдерживают немного более низкие зимние температуры и для завершения всех их ежегодных физиологических циклов допустимо немного меньшее количество тепла (меньшая годовая сумма эффективных температур), чем для эф.

У стрелы-змеи, как уже говорилось выше, тепло-обмен со средой очень высок. На почве температуры 34–42° С встречаются даже в бореальной зоне и в горах при довольно низкой температуре воздуха. Высокая подвижность, гибкость и хороший теплообмен с почвой (при необходимости) обеспечивает змеям возможность даже в таких сложных климатических условиях при наличии мощной инсоляции быстро набирать и поддерживать необходимую высокую температуру тела. Поэтому они распространены дальше эф и полозов на север и выше них поднимаются в горы. Однако необходимость длительного периода активности в году (высокая температура тела, высокий обмен и интенсивное питание) и тёплых нор (табл. 2) всё-таки ограничивает и их распространение в более холодные районы. В жарком же климате стрела-змея переносит очень высокие температуры среды. У неё существует особый тип движения по горячей почве: она двигается вперед подобно свернутой спирали, касаясь почвы только несколькими точками, которые каждый следующий момент времени меняются. Кроме того, жаркое время дня стрелы-змеи охотно проводят на ветвях деревьев и кустарников, где они отделены от горячей почвы и могут даже в самую жару подобно серым гекконам (Черлин, 1988) найти положение, которое не дает им перегреться. Благодаря этому они оказываются значительно более «свободными» по отношению к климатическим условиям, чем эфы и полозы.

## Выводы

Таким образом, эколого-физиологические, термобиологические показатели и видоспецифичные поведенческие возможности их поддержания в значительной степени определяют пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности изученных нами видов змей, объясняют экологические различия, наблюдающиеся между ними, и помогают понять некоторые различия в их географическом распространении.

- Атаев Ч. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. — Ашхабад: Ылым, 1985. — 344 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Иценко В.Г., и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. — М.: Просвещение, 1977. — 415 с.
- Богданов О. П. Пресмыкающиеся Туркмении. — Ашхабад: Изд-во АН Туркм. ССР, 1962. — 236 с.
- Богданов О. П. Экология пресмыкающихся Средней Азии. — Ташкент: На-ука Узб. ССР, 1965. — 260 с.
- Даревский И.С.. Подсемейство ложные ужи (*Boiginae*) // Жизнь жи-вотных. — Т. 4, ч. 2 / Под ред. проф. А.Г. Банникова. — М.: Просвещение, 1969. — С. 379–388.
- Мильков Ф.Н. Природные зоны СССР. — М.: Мысль, 1977. — 293 с.
- Саид-Алиев С.А.. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. — Ду-шанбе: Дониш, 1979. — 146 с.
- Скалон Н.В. Земноводные и пресмыкающиеся юго-западного Копетдага // Природа западного Копетдага / Ашхабад: Ылым, 1982. — С. 146–157.
- Целлариус А.Ю., Черлин В.А., Лукин Ю.А. Население пресмыкающихся бессточной впадины Еройландуз (Бадхыз, Туркмения) // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. науки. — 1983. — № 6. — С. 63–65.
- Черлин В.А.. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным ус-ловиям среды // Журн. общ. биологии. — 1983. — 64, № 6. — С. 753–764.
- Черлин В.А. К термобиологии серого геккона (*Cyrtopodion russowi*), поло-сатой ящурки (*Eremias scripta*) и степной агамы (*Trapelus sanguinolentus*) в восточных Каракумах // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. науки — 1988. — № 5. — С. 36–43.
- Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство). — СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2010. — 124 с.
- Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общая концепция. — СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2012. — 361 с.
- Черлин В.А., Музыченко И.В. Термобиология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) кругло-головок летом в восточных Каракумах // Зоол. журн. — 1983. — 62, вып. 6. — С. 897–908.
- Черлин В.А., Музыченко И.В. Сезонная изменчивость термобиологиче-ских показателей некоторых аридных ящериц // Зоол. журн. — 1988. — 67, вып. 3. — С. 406–416.
- Черлин В. А., Целлариус А.Ю. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echis multisquamatus*, Cherlin, 1981 от температурных условий в южной Туркмении // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. / Под ред. Н.Б. Ананьевой, Л.Я. Боркина. — Тр. ЗИН АН СССР. — 1981. — 101. — С. 96–108.
- Чернов С.А. Пресмыкающиеся. Фауна Таджикской ССР. // Тр. Ин-ститута зоол. и паразитол. АН Тадж. ССР. — 1959. — 98. — 204 с.
- Шаммамаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. — Ашхабад: Ылым, 1981. — 312 с.
- Яковлева И. Д. Пресмыкающиеся Киргизии. — Фрунзе: Изд-во АН Кирг. ССР, 1964. — 272 с.