



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

ПРАЦІ УКРАЇНСЬКОГО ГЕРПЕТОЛОГІЧНОГО ТОВАРИСТВА

ПРАЦІ УКРАЇНСЬКОГО ГЕРПЕТОЛОГІЧНОГО ТОВАРИСТВА № 5 • 2014



№ 5 • 2014

ISBN 978-966-02-5380-3 (серія)

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

Редакційна колегія	Editorial bord
д.б.н., проф. Ананьева 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)	Ph.D. Borkin L. J. (St. Petersburg, Russia)
д.б.н., проф. Смелянов І. Г. (Київ, Україна)	Prof. Emelyanov I. G. (Kyiv, Ukraine)
к.б.н. Літвінчук С. М. (С.-Петербург, Росія)	Ph.D. Litvinchuk S. N. (St. Petersburg, Russia)
к.б.н. Малюк А. Ю. (Київ, Україна)	Ph.D. Maljuk A. J. (Kyiv, Ukraine)
к.б.н. Песков В. М. (Київ, Україна)	Ph.D. Peskov V. M. (Kyiv, Ukraine)
к.б.н. Погребняк С. Г. (Київ, Україна)	Ph.D. 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)	Ph.D. 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 13.10.2015 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 05.10.2014 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

№ 5/2014

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

Зміст

АКУЛЕНКО Н.М. Возможно ли использование периферической крови рептилий для определения степени загрязнения биотопа?	3-11
БАХАРЕВ В.А. История формирования ареала <i>Emys orbicularis</i> (Testudines, Emydidae) и современное состояние его границ в пределах Беларуси	12-19
ВЕГЕРИНА А.О., БИРЮК О.В., ШАБАНОВ Д.А. Сравнение устойчивости сперматогенеза у гемиклонального межвидового гибрида <i>Pelophylax esculentus</i> и родительского вида <i>Pelophylax ridibundus</i> (Amphibia, Anura)	20-28
ДОЦЕНКО И.Б. Анализ распространения и биологии морских змей рода <i>Emydocephalus</i> (Squamata, Elapidae) в связи с находкой нового вида этого рода в водах Вьетнама	29-37
КАРМЫШЕВ Ю.В. Особенности размножения болотной черепахи, <i>Emys orbicularis</i> на юге Украины	38-39
КЛЁНИНА А.А., БАКИЕВ А.Г. Корреляционная зависимость формы яиц от их количества в кладках водяного ужа, <i>Natrix tessellata</i> (Reptilia, Colubridae)	40-44
МАЛЮК А.Ю. Формирование половых различий в постэмбриональном развитии прыткой ящерицы, <i>Lacerta agilis</i> (Sauria, Lacertidae)	45-54
МАНИЛО В.В., СМИРНОВ Н.А., МАНУИЛОВА О.Н. Сравнительный анализ морфологических и кариологических особенностей обыкновенной, <i>Hyla arborea</i> , и восточной, <i>Hyla orientalis</i> (Anura, Hylidae), квакш с территории Украины	55-72
МУРАВИНЕЦЬ О.А., МАРУЩАК О.Ю. Сталість ембріонального розвитку і оцінка стану природних популяцій прудкої ящірки, <i>Lacerta agilis</i> (Sauria, Lacertidae)	73-79
НЕКРАСОВА О.Д., ТИТАР В.М. Моделирование и биоклиматический анализ изменений ареала ужа водяного, <i>Natrix tessellata</i> (Reptilia, Colubridae) в Украине	80-83
НОВРУЗОВ Н.Э. Некоторые данные о территориальном поведении длинноногого сцинка, <i>Eumeces schneideri</i> (Sauria, Scincidae)	84-89
ПЕСКОВ В.Н., ПЕТРЕНКО Н.А. Половые различия в морфометрии зеленых (<i>Pelophylax</i>) и бурых (<i>Rana</i>) лягушек (Amphibia, Ranidae) фауны Украины	90-104
УШАКОВ М.В. Фаунистические исследования земноводных и пресмыкающихся в природном архитектурно-археологическом музее-заповеднике «Дивногорье», Россия	105-109
ЯРЦЕВ В.В., КУРАНОВА В.Н., МАРТЫНОВА Г.С. О возможности самок сибирского углозуба, <i>Salamandrella keyserlingii</i> , (Caudata, Hynobiidae) откладывать икру без самцов	110-115

PROCEEDING OF THE UKRANIAN HERPETOLOGICAL SOCIETY

№ 5/2014

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

Contents

AKULENKO N.M. Is it possible to use peripheral blood of reptiles to determine the biotope pollution level?	3-11
BAHAREV V.A. The history of the area <i>Emys orbicularis</i> (Testudines, Emydidae) and the current state of its borders within Belarus	12-19
VEGERINA A.O., BIRIUK O.V., SHABANOV D.A. Comparison of spermatogenesis stability in hemi-clonal interspecific hybrid <i>Pelophylax esculentus</i> and parental species <i>Pelophylax ridibundus</i> (Amphibia, Anura)	20-28
DOTSENKO I.B. Analysis of the distribution and biology of sea snakes genus <i>Emydocephalus</i> (Squamata, Elapidae) due to the finding of a new species of this genus in the waters of Vietnam	29-37
KARMYSHEV Y.V. Some specifics of pond turtle, <i>Emys orbicularis</i> breeding on South of Ukraine	38-39
KLENINA A.A., BAKIEV A.G. Correlation dependence of shape of eggs on their quantity in the catches of Dice Snake, <i>Natrix tessellate</i> (Reptilia, Colubridae)	40-44
MALJUK A. Formation of sex differences in the post-embryonic development of the sand lizard, <i>Lacerta agilis</i> (Sauria, Lacertidae)	45-54
MANILO V.V., SMIRNOV N.A., MANUILOVA O.N. Comparative analysis of morphological and karyological features of European tree frog, <i>Hyla arborea</i> , and the eastern tree frogs, <i>Hyla orientalis</i> (Anura, Hylidae) from Ukraine	55-72
MURAVINEC O.A., MARUSCHAK O.Y. Sustainability of embryonic development and estimation of sand lizard, <i>Lacerta agilis</i> (Sauria, Lacertidae) natural populations	73-79
NEKRASOVA O.D., TYTAR V.M. Bioclimatic modeling and analysis of home range changes in the dice snake <i>Natrix tessellata</i> (Reptilia, Colubridae) in Ukraine	80-83
NOVRUZOV N.E. Some data on the territorial behaviour of Schneider's skinks, <i>Eumeces schneideri</i> (Sauria, Scincidae)	84-89
PESKOV V.N., PETRENKO N.A. Sexual differences in morphometry of green (<i>Pelophylax</i>) and brown (<i>Rana</i>) frogs (Amphibia, Ranidae) of Ukraine fauna	90-104
USHAKOV M.V. The faunal studies of Amphibians and Reptiles in the Natural architectural and archaeological museum-reserve «Divnogorie», Russia	105-109
YARTSEV V.V., KURANOV V.N., MARTYNOVA G.S. On possibility of <i>Salamandrella keyserlingii</i> (Caudata, Hynobiidae) females to deposit roe with no males	110-115

УДК : 568.113.6 : 616.41

ВОЗМОЖНО ЛИ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ РЕПТИЛИЙ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СТЕПЕНИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ БИОТОПА?

Н.М. Акуленко

Институт зоологии НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина
E-mail: akden@i.ua

Возможно ли использование периферической крови рептилий для определения степени загрязнения биотопа? Акуленко Н.М. — На примере ящурки разноцветной (*Eremias arguta* Pallas, 1773) рассмотрена зависимость между степенью поражения печени в антропогенном ландшафте и изменениями лейкоцитарной формулы. Сделан вывод, что изменения лейкоцитарной формулы не являются надежным маркером для определения степени антропогенного загрязнения.

Ключевые слова: ящурка разноцветная, *Eremias arguta*, рептилия, антропогенное загрязнение, лейкоцитарная формула.

Is it possible to use peripheral blood of reptiles to determine the biotope pollution level? Akulenko N.M. — On the example of steppe-runner lizard (*Eremias arguta* Pallas, 1773) Relationship between the degree of the liver injury in man-made landscape and changes of the leucocyte count was examined. It was concluded that changes in leukocyte counts are not a reliable marker for determining the degree of anthropogenic pollution.

Key words. steppe-runner, *Eremias arguta*, reptile, anthropogenic pollution, wbc.

Введение

Поиск интегрального показателя для определения степени неблагоприятного воздействия на организм представителей позвоночных в условиях антропогенного загрязнения является одной из приоритетных задач на стыке зоологии, экологии и физиологии животных. Результаты таких исследований важны для современной фаунистики, так как загрязнение биотопов в значительной мере ограничивает распространение большинства видов позвоночных. Одновременно, использование позвоночных животных в качестве биомаркеров для определения степени антропогенного загрязнения также представляется перспективным направлением исследований в области медицинской экологии.

Ранее нами были рассмотрены различные методы определения интегрального воздействия загрязнений на организм амфибий для определения наиболее простого и надежного способа его оценки. Показано, что изменения структуры печени и количества пигментных включений в печени лягушек могут быть использованы для количественной оценки степени токсического воздействия антропогенного загрязнения (Акуленко и др., 2012). Рассматривались также изменения в лейкоцитарной формуле амфибий и был сделан вывод, что они могут использо-

ваться как один из методов для выявления наличия антропогенного загрязнения, но не годятся для его количественной оценки (Акуленко, 2013).

С этой точки зрения внимания заслуживают и представители чешуйчатых рептилий, которые в определенных условиях могут быть использованы в качестве индикаторов антропогенного загрязнения. Изменение гистологической структуры печени у рептилий является надежным показателем для определения степени токсичного воздействия на животное (Акуленко и др., 2012). Однако данный метод технически довольно сложен и требует забоя животного. Взятие крови является более щадящей процедурой; кроме того, определение лейкоцитарной формулы производится на мазках и не требует сложных манипуляций для получения гистологических препаратов. Поэтому нашей задачей в настоящем исследовании было проверить, насколько степень токсичного поражения организма (которая определялась по изменениям в гистоструктуре печени) отражается на составе периферической крови представителя чешуйчатых рептилий, ящурки разноцветной (*Eremias arguta* Pallas, 1773).

Материал и методы

Исследования производили на 20 половозрелых экземплярах ящурки разноцветной, *Eremias arguta*, отловленных в умеренно загрязненных биотопах в окрестностях Большой Александровки (Киевской обл., Бориспольского р-на). После забоя животных изготавливали препараты печени, мазки-отпечатки печени и мазки периферической крови. Препараты окрашивались гематоксилином-эозинном, мазки и отпечатки — по Паппенгейму. На мазках и отпечатках подсчитывали лейкограммы или миелограммы печени. Одновременно на мазках и отпечатках определяли долю незрелых эритроидных клеток относительно общего количества эритроцитов (в %). Для этого в 20 полях зрения с помощью окулярной сетки подсчитывали сначала общее количество эритроцитов потом количество среди них незрелых эритроидных клеток (эритробластов, нормобластов базофильных, полихромных и оксифильных).

Для статистической обработки из общей выборки на основании гистологического изучения срезов печени были выделены следующие выборки: животные с выраженным некрозом печени (7 экз.), животные с минимальными проявлениями некроза печени (7 экз.), животные с выраженными проявлениями жировой дистрофии печени и такие, у которых жировая дистрофия отсутствовала (по 5 экз.). Чтобы сравнить полученные результаты между выборками с размахом межпопуляционных и межвидовых различий лейкоцитарной формулы, привлекались данные для выборки ящурки разноцветной, забранной в окрестностях г. Николаева (7 экз., промышленно загрязненные биотопы) и ящерицы прыткой (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) из Кончи-Заспы (7 экз., лесопарковая зона г. Киева). Статистическую обработку производили по разработанной нами методике в Microsoft Excel (Акуленко, 2009).

Результаты и обсуждение

Гистологическое определение наличия-отсутствия некроза и жировой дистрофии печени не составляло большой трудности. У ящериц в исследованных нами биотопах эти патологические изменения в паренхиме печени были ярко выражены (рис. 1, 2, 3). Применяя статистические методы обработки альтернативных признаков (при которых учитывается наличие или отсутствие патологии), можно количественно оценивать степень токсического воздействия на популяцию животных в данном биотопе (Акуленко и др., 2012). Но в данном случае нам нужно было

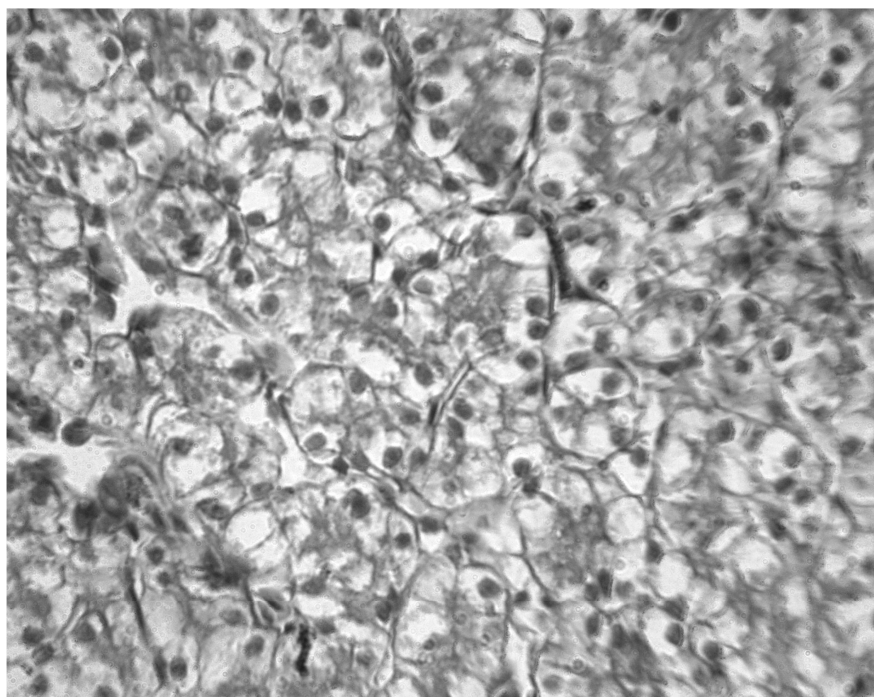


Рис. 1. Проявления жировой дистрофии в печени ящурки разноцветной. В гепатоцитах видны многочисленные жировые вакуоли. Гематоксилин-эозин. Ув. X200.

Fig. 1. Manifestations of fatty degeneration of the liver colored lizard. In hepatocytes seen numerous fat vacuoles. Hematoxylin-eosin. Mag. X200.

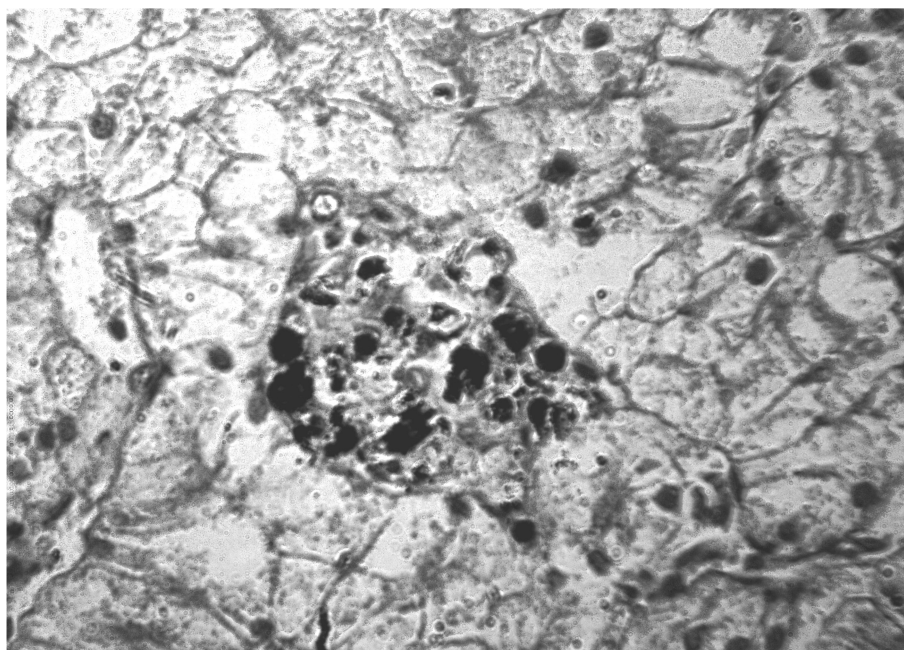


Рис. 2. Очаг некроза в печени ящурки разноцветной, связанный с выраженной белковой дистрофией. Виден осадок (мелкие белковые гранулы) на месте полностью или частично разрушенных гепатоцитов и остатки соединительнотканного каркаса печени. Гематоксилин-эозин. Ув. X200.

Fig. 2. Foci of necrosis in the liver lizard multicolored associated with the expressed protein dystrophy. Visible precipitate (small protein granules) on the site fully or partially destroyed by hepatocytes and liver remnants of connective tissue framework. Hematoxylin-eosin. Mag. X200.

сравнивать состояние конкретных особей, отловленных в одном биотопе, поэтому выраженность признака у данного животного оценивали полуколичественным методом. Животные, у которых зоны некроза или жировой дистрофии занимали большую часть гистологического среза, были отнесены в группу особей, имеющих выраженный признак. При наличии на срезе единичных жировых вакуолей в гепатоцитах или единичных очагов некроза, захватывающих 2–3 клетки, ящурки определялись в графу «без некроза» или «без жировой дистрофии». В противном случае набрать необходимую по численности контрольную группу из ящурок, обитающих в загрязненных условиях, оказалось бы физически невозможным.

Ранее было показано, что изменение лейкоцитарной формулы у зеленых лягушек может быть указанием на токсическое загрязнение биоценоза. Наиболее реактивными показателями у них являются изменение количества эозинофилов, базофилов, нейтрофилов и снижение общего количества гранулоцитов (Акуленко, 2013). Использование лейкоцитарной формулы рептилий в данных целях также представляется перспективным. Однако при использовании лейкоцитарной формулы чешуйчатых рептилий возникает множество проблем, связанных, прежде всего, с определением нормы для каждого конкретного вида (Васильев, 2005) На состояние крови влияет множество факторов, например, наличие инфекций и инвазий или избыток–недостаток трофических ресурсов. В данном случае предложенный нами метод сопоставления животных, отловленных в одном биотопе, позволяет обойти эту трудность и исключить межпопуляционные отличия в лейкоцитарной формуле. Основные отличия между животными из сравниваемых вы-

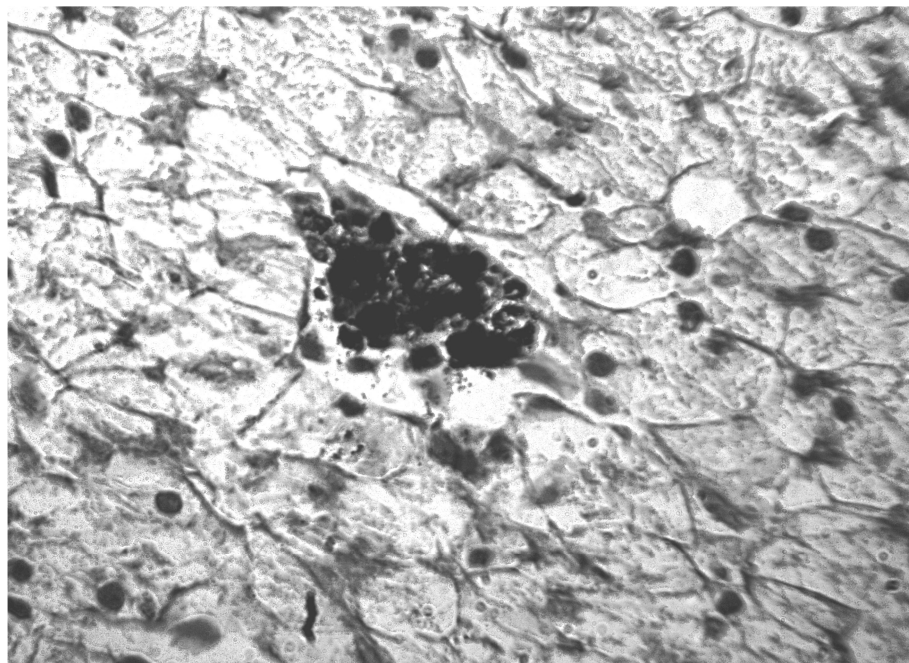


Рис. 3. Очаг некроза в печени ящурки разноцветной, связанный с комбинированной жировой и белковой дистрофией. Видны жировые вакуоли, полностью разрушенные гепатоциты и остатки соединительнотканного каркаса печени. В центре поля зрения — меланомакрофагальное скопление с отложениями пигмента. Гематоксилин–эозин. Ув. X200.

Fig. 3. Foci of necrosis in the liver lizard multicolored associated with the combination of fat and protein dystrophy. Visible fat vacuoles, completely destroyed the remnants of hepatocytes and liver connective tissue framework. In the center of the visual field — melanomacrophagal accumulation with deposits of pigment. Hematoxylin–eosin. Mag. X200.

борок заключаются именно в степени токсического поражения организма, определяемой по состоянию печени.

Определенную трудность представляет и классификация лейкоцитов периферической крови рептилий, поэтому прежде чем приводить количественные данные, необходимо договориться о терминологии. Различные исследователи определяют в периферической крови ящериц «специальные лейкоциты», гетерофилы, эозинофилы, азурофилы, (Хамидови др., 1978; Павлов, 1998; Martínez-Silvestre et al., 2005), или пользуются обычными для большинства позвоночных терминами «гетерофилы» и «эозинофилы» (Mutz et al., 2014). При этом гранулоциты в периферической крови крокодилов и черепах почти всегда определяются как гетерофилы (нейтрофилы) и эозинофилы (Stacy et al., 2000, Chung et al., 2009). У рассмотренных нами ящериц в крови выделен 1 тип клеток с крупными эозинофильными гранулами, которые мы, вопреки сложившейся в русскоязычной литературе традиции, называем не гетерофилами или специальными лейкоцитами, а эозинофилами. Одновременно в циркуляции присутствуют клетки с типичной мелкой гетерофильной зернистостью (азурофильной и, в меньшем количестве, эозинофильной см. рис 4), которые мы на основании морфологических признаков называем гетерофилами. Функциональное тождество их с нейтрофилами других наземных позвоночных в данном случае не рассматривается. В периферической крови ящериц эти клетки малочисленны и встречаются не у каждой из рассмотренных нами особей. Особенно редки палочкоядерные и сегментоядерные формы (табл. 1, 2). Это их явно отличает от нейтрофилов (гетерофилов) теплокровных позвоночных и амфибий. Однако защитные процессы в крови рептилий имеют свои отличительные особенности (Muthukkaruppan, Whitaker, 1982), поэтому рассуждать о функциональных соответствиях отдельных типов гранулоцитов в данном случае как минимум преждевременно.

Печень рептилий является довольно значительным локальным очагом кроветворения (Акуленко, 2012). Одновременно она, как и печень млекопитающих,

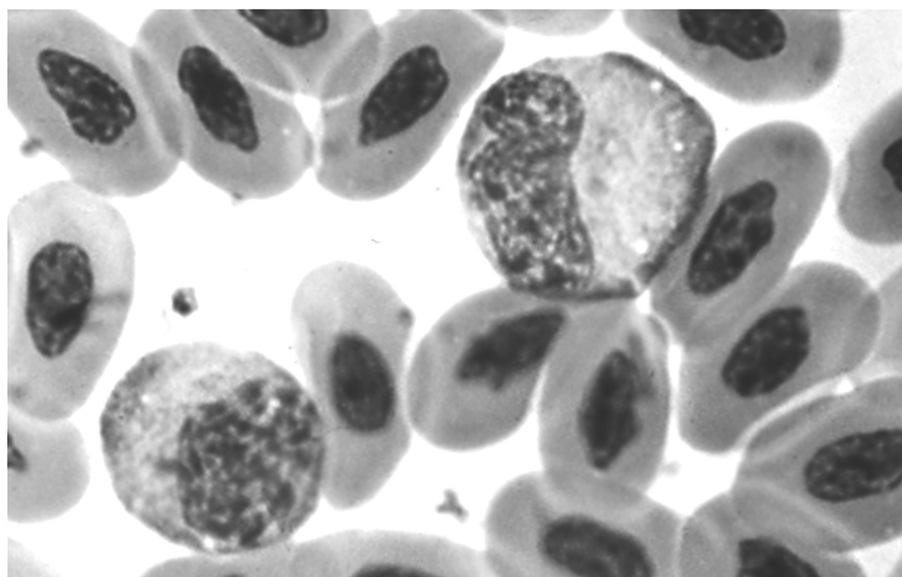


Рис. 4. Нейтрофилы (гетерофилы) ящурки разноцветной в циркуляции. Окраска по Паппенгейму. Ув. X900.

Fig. 4. Neutrophils (heterophyls) of the colored lizard in circulation. Painting on Pappenheim. Mag. X900.

Таблица 1. Показатели лейкоцитарной формулы и миелограмм печени в выборках ящурки разноцветной, сгруппированных в зависимости от степени поражения паренхимы печени (%).

Table 1. Indicators of the leukograms and liver samples myelogramms of steppe-runner, grouped according to the degree of damage of the liver parenchyma damage, (%).

Показатель	Периферическая кровь				Миелограммы печени				Периферическая кровь				Миелограммы печени			
	1		2		1		2		3		4		3		4	
	М	м	М	м	М	м	М	м	М	м	М	м	М	м	М	м
Эритробласты	1,6	0,5	2,2	1	0,6	0,2	1,2	0,5	2,1	0,8	1,3	0,5	1,1	0,6	0,5	0,2
Нормобласты базофильные	5,3	1,2	4,7	2,8	3,3	1	5,5	1,7	5,8	2	4,2	1,6	5,1	2,2	3,7	1
Нормобласты полихромные	20	3,1	17	5	14	2,1	15	5	19	5	18	2,2	7,9	2,4	17	3,3
Миелобласты	0,7	0,4	1,4	0,9	1,1	0,6	1,9	0,6	1,2	0,6	0,6	0,5	2,2	0,6	1,1	0,6
Миелоциты гетерофильные	0,4	0,3	0,3	0,3	1,2	0,6	2,6	1,2	0,6	0,4	0,1	0,1	2,2	0,4	1,9	1,4
Миелоциты эозинофильные	1,8	1,5	0,7	0,6	4	2,3	3,1	0,8	2,4	1,9	0,4	0,2	5,9	2,1	2	0,8
Метамиелоциты гетерофильные	2,3	1,1	2,3	1,9	6,1	4,5	2,5	1	3,7	1,8	1,3	0,4	7,6	4,7	2,4	1
Метамиелоциты эозинофильные	3,5	1	3,2	0,8	5,5	1	5	1,7	4	1	3,9	1,1	6,8	1,8	3,5	1,2
Гетерофилы палочкоядерн.	0,7	0,3	0,4	0,3	1,2	0,6	0,8	0,3	1	0,4	0,2	0,2	1	0,4	1,3	0,4
Эозинофил палочкоядерн.	4	1	5,1	2,1	3,7	1,5	3,2	1,3	4,7	1,7	5	1,4	3	1,5	3,9	1,3
Гетерофилы сегментоядерн.	0,3	0,3	0	0	0,4	0,4	0,3	0,2	0	0	0,4	0,4	0,1	0,1	0,5	0,4
Эозинофил сегментоядерн.	7	2,3	5,7	2	4,3	1,9	3,7	1,3	6,7	2,8	6,4	1,9	2,3	1,2	4,8	1,7
Моноцит *	0,5	0,1	0,3	0,2	0,5	0,2	0,5	0,2	0,6	0,1	0,2	0,1	0,4	0,2	0,6	0,2
Макрофаг незрелый	0,2	0,2	0	0	1	0,5	2,1	0,8	0	0	0,2	0,2	2,9	0,8	0,4	0,3
Макрофаг	0,7	0,3	0,9	0,5	7,8	3	6,6	1,6	0,8	0,3	0,6	0,4	7,9	1,8	5,6	2,4
Лимфобласт	0,5	0,2	0,7	0,4	2,2	0,8	4,2	0,9	0,9	0,3	0,6	0,2	4,3	0,8	2,2	0,9
Лимфоцит **	34	4,5	38	7,6	25	3,6	24	2,1	32	5,7	38	5,2	21	1,7	30	3,7
Плазмоцит ***	0,3	0,1	1,3	1,1	1,7	0,6	2,3	0,9	1,2	0,8	0	0	3,7	0,8	0,6	0,3
Недиффер. бласты	0,5	0,2	0,7	0,2	1,3	0,7	1,4	0,6	0,6	0,2	0,5	0,3	1,6	0,8	0,6	0,3
Митозы	0,2	0,2	0,1	0,1	0,5	0,2	0,3	0,1	0,2	0,1	0,2	0,2	0,4	0,2	0,3	0,2
Базофилы ****	15	1,9	15	2,2	15	3,3	14	2,3	12	1,6	18	1,9	12	2,9	16	2,8
Доля незрелых	2,2	0,6	3,7	1,0	5,5	1,6	4,0	1,1	3,4	1,0	2,1	0,6	4,3	1,0	5,6	1,9

Примечание. 1 – жировая дистрофия; 2 – без жировой дистрофии; 3 – некроз; 4 – без некроза. Достоверность различий показателей в выборках с некрозом и без: * – (2 p < 0,1 периф. кровь); ** – (2,2 p < 0,05 печень); *** – (3,7 p < 0,01 печень); **** – (2,2 p < 0,05 периф. кровь). Доля незрелых – доля незрелых эритроидных клеток от общего количества эритроцитов.

Таблица 2. Показатели лейкограммы в выборках ящурки разноцветной и прыткой ящерицы, сгруппированных в зависимости от места отлова (%).**Table 2. Indicators leukogram in samples steppe-runner and sand lizard, grouped according to the place of capture (%).**

Показатель	1		2		3		4	
	М	m	М	m	М	m	1 и 2	1 и 3
Эритробласты	2,4	0,6	0,4	0,2	1,5	0,5	4 p < 0,01	
Нормобласты базофильные	6,1	1,7	2,5	1,2	4,9	1,8	2,7 p < 0,05	
Нормобласты полихромные	22	3,3	11	3,4	16	5,6	3,3 p < 0,01	
Миелобласты	1,4	0,6	0	0	0,6	0,2	3,3 p < 0,01	
Миелоциты гетерофильные	0,6	0,3	0	0	0,9	0,3	2 p < 0,1	
Миелоциты эозинофильные	2	1,5	0,3	0,2	0,6	0,3		
Метамиелоциты гетерофильные	2,8	1,4	1,5	0,7	2,1	0,3		
Метамиелоциты эозинофильные	3,6	0,7	3,8	1,4	3,2	0,8		
Гетерофилы палочкоядерн.	0,8	0,3	0,3	0,2	1,6	0,7	1,9 p < 0,1	
Эозинофил палочкоядерн.	4,2	1,4	5,1	1,5	5,1	1	2,2 p < 0,05	
Гетерофилы сегментоядерн.	0	0	0,4	0,4	0,2	0,1		
Эозинофил сегментоядерн	5,4	1,6	7,1	3	1,5	0,3	3,1 p < 0,05	
Моноцит	0,5	0,1	0,1	0,1	0,9	0,4	2,7 p < 0,05	
Макрофаг незрелый	0,2	0,2	0	0	0,2	0,1		
Макрофаг	0,9	0,3	0,3	0,2	1,1	0,4	2,6 p < 0,05	
Лимфобласт	0,8	0,3	0,4	0,3	1,2	0,3		
Лимфоцит	31	4,7	36	7,7	46	6,4		
Плазмоцит	0,9	0,6	0	0	0,1	0,1		
Недиффер. бласты	0,8	0,2	0,1	0,1	0,4	0,2	6,5 p < 0,01	
Митозы	0,3	0,2	0	0	0	0	3 p < 0,05	
Базофилы	14	1,7	14	3,2	12	2		
Доля незрелых	8,31	1,15	5,54	0,79	0,83	0,42	2 p < 0,1	6,1 p < 0,01

Примечание. 1 – ящурка разноцветная, Большая Александровка; 2 – ящурка разноцветная, Николаев; 3 – ящерица прыткая Конча–Заспа; 4 – достоверность различий между выборками. Доля незрелых – доля незрелых эритроидных клеток от общего количества эритроцитов.

выделяет гуморальные регуляторы гемопоэза. Поэтому, ставя задачу исследования, можно было предполагать, что локальная гемопоэтическая активность в пораженной некрозом печени будет изменяться и что эти изменения повлияют на картину периферической крови.

Полученные нами данные (табл. 1) показывают, что сколько-нибудь значимых различий между животными со слабой и сильной степенью поражения печени нет. Развитие жировой дистрофии (которая указывает на специфическое поражение жирорастворимыми токсичными веществами, преимущественно бензином, смазочными маслами и др.) не влияет на картину крови и на гемопоэтическую картину печени (табл. 1, графы «с жировой дистрофией», без «жировой дистрофии»). Наличие обширных очагов некроза (который может быть вызван поражениями различной этиологии) вызывает усиленную дифференцировку плазмоцитов и макрофагов в печени, что легко объяснить необходимостью «убрать» из органа

остатки разрушенных клеток. Однако других изменений в лейкоцитарной формуле не наблюдается.

При этом лейкоцитарная формула разноцветной ящурки достаточно изменчива. Чтобы оценить размах ее изменчивости, мы для сравнения приводим в таблице 2 данные по популяции ящурки из Большой Александровки (сводная группа без учета повреждений печени) и из окрестностей г. Николаева. Оба биотопа достаточно загрязненные. Легко заметить, что достоверно различается больше половины показателей. Для сравнения приведены также данные по лейкоцитарной формуле ящерицы прыткой, отловленной в лесопарковой зоне г. Киева. Данные по двум видам, отловленным в относительно сходных биотопах, различаются значительно меньше. В целом полученные нами результаты показывают, что степень развития токсикоза у разноцветной ящурки меньше отражается на ее лейкоцитарной формуле, чем, например, географические различия.

Приведенные данные также показывают, что патологические изменения в паренхиме печени у ящурки мало влияют на процессы миелопоэза в ней. Ранее при исследовании печени озерной лягушки нами были получены результаты прямо противоположные (Акуленко, 2013). Но у амфибий в стимуляции и угнетении гемопоэза в печени были задействованы меланомacroфагальные скопления. У исследованных нами ящериц в печени также присутствуют меланомacroфагальные скопления (рис. 2, 3), однако в значительно меньших количествах. Предварительно можно предположить, что наличие–отсутствие депонированного гема или других соединений железа у разноцветной ящурки не имеет критического значения для миелопоэза, в отличие от половозрелых особей лягушки озерной.

Для амфибий одним из возможных показателей загрязнения является резкое увеличение или уменьшение количества базофилов в циркуляции. С этой точки зрения, возможно, стоит отметить, что во всех рассмотренных нами выборках, взятых из умеренно загрязненных биотопов, обнаруживается очень высокий процент базофилов (12–18 %), особенно если сравнивать с данными авторов, бравших животных из чистых биотопов (например, Хамидов и др., 1978). Однако Ганшук и Воробьева (2009) получали те же цифры, собирая ящериц, по–видимому, в чистых или слабо загрязненных биотопах.

Определенного внимания заслуживает тот факт, что общая эритропоэтическая активность в периферической крови ящурки (графа «Доля незрелых эритроидных клеток от общего количества эритроцитов»), по–видимому, все же зависит от состояния печени. Однако эта зависимость нелинейная. В выборках с выраженным поражением печени эритропоэтическая активность в периферической крови достоверно (по обеим выборкам $p < 0,01$) снижена по сравнению со средним значением для общей выборки «Большая Александровка», из которой данные выборки были выделены (табл. 1, 2). Такое же достоверное снижение наблюдается и в выборках с минимальными повреждениями печени. Таким образом, интенсивность эритропоэза в периферической крови разноцветной ящурки в определенной степени связана с наличием–отсутствием токсикоза, как это наблюдается у лягушки озерной (Чернышова, Старостин, 1994; Акуленко, 2010.) Но эта связь, очевидно, так же, как и у лягушки, неоднозначна и определяется балансом разнонаправленных влияний (Акуленко, 2010). Кроме того, интенсивность эритропоэза в организме зависит также от большого количества экологических и физиологических факторов, не связанных с загрязнением. Поэтому использование данного параметра в целях биомониторинга требует как минимум множества дополнительных исследований

Выводы

Предварительные данные показывают, что изменение лейкоцитарной формулы у ящерицы не может быть показателем степени загрязнения биоценоза. Другой показатель, изменение активности эритропоза в периферической крови, выраженный в процентном отношении незрелых эритроидных клеток в циркуляции к зрелым, может отражать наличие патологических изменений в печени. Однако зависимость носит нелинейный характер и использование данного параметра возможно только после дополнительного изучения. Учитывая, что определение доли незрелых эритроцитов в периферической крови производится достаточно легко и без забоя животного, исследования в данном направлении представляются нам перспективными.

- Акуленко Н.М. Анализ процессов кроветворения в Microsoft Excel с использованием системы специальных показателей // Збірник матеріалів науково-практичної конференції «Морфологічний стан тканин і органів систем організму в нормі та патології». — Тернопіль : Укрмедкнига, 2009. — С. 5–6.
- Акуленко Н.М. Модификация эритропоза 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. Особенности экстрамедуллярного кроветворения у ящериц // Сучасні проблеми біології, екології, та хімії. Збірка матеріалів III Міжнародної науково-практичної конференції. — Запоріжжя : Сору Арт., 2012. — С. 107–108.
- Акуленко Н.М. Пигментные клетки печени бесхвостых амфибий : физиологическая роль и возможное применение в целях биоиндикации // Праці Українського герпетологічного товариства. — 2013. — № 4. — С. 11–21.
- Акуленко Н.М., Гассо В.Я., Клименко Е.Ю. Исследование печени земноводных и пресмыкающихся в целях определения степени антропогенного загрязнения биоценоза : возможности метода // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда герпетологического общества им. А.М. Никольского, Минск, 24–27 сентября 2012 г. — Минск : ИООО «Право и экономика». — 2012. — С. 11–15.
- Васильев Д.Б. Ветеринарная герпетология ящерицы. — М. : Проект — Ф., 2005 — 480 с.
- Ганцук С. В., Воробьёва А. С. Сравнительная характеристика периферической двух видов ящериц Камского Предуралья // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука, 2009. — 18, № 1. — С. 47–50.
- Павлов А.В. Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от условий естественной и искусственной среды // Дисс. канд. биол. наук. — Казань, 1998. — 173 с. + Прилож.
- Хамидов Д.Х., Турдыев А.А., Акилов А.Т. Кровь и кроветворение у позвоночных животных. — Ташкент : Фан, 1978. — 224 с.
- 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.
- Chung C.S., Cheng C.H., Chin S.C. et al. Morphologic and cytochemical characteristics of Chinese striped-necked turtle (*Ocadia sinensis*) blood cells and their hematologic and plasma biochemical reference values // J. Zoo. Wildl. Med. — 2009, — 40, N 1, — P. 76–85.
- Martínez-Silvestre A, Marco I, Rodríguez-Domínguez M. A. et al. Morphology, cytochemical staining, and ultrastructural characteristics of the blood cells of the giant lizard of El Hierro (*Gallotia simonyi*) // Res. Vet Sci. — 2005. — 78, N 2. — P. 127–134.
- Motz V.L., Lewis W.D., Vardo-Zalik A.M. Leukocyte Profiles for Western Fence Lizards, *Sceloporus occidentalis*, Naturally Infected by the Malaria Parasite *Plasmodium mexicanum* // J Parasitol. — 2014. — 100, N 5. — P. 592–597.
- Muthukkaruppan Vr., Borisenko M.R. et Ridi. RES structure and function of reptilian // Reticuloendothelial syst. compr. treat. Vol. 13. — New York : London, 1982. — P. 461–508.
- Stacy B.A, Whitaker N. Hematology and blood biochemistry of captive mugger crocodiles (*Crocodylus palustris*) // J Zoo Wildl Med. — 2000. — 31, N 3. — P. 339–347.

УДК 591.9(476) : 598.132.8

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛА *EMYS ORBICULARIS* (TESTUDINES, EMYDIDAE) И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЕГО ГРАНИЦ В ПРЕДЕЛАХ БЕЛАРУСИ

В.А. Бахарев

Мозырский государственный педагогический университет им. И.П. Шамякина,
ул. Студенческая, 28, г. Мозырь, Гомельская обл., 247760 Республика Беларусь.
E-mail: Bach.vik@tut.by

История формирования ареала *Emys orbicularis* (Testudines, Emydidae) и современное состояние его границ в пределах Беларуси. Бахарев В.А. — Дана краткая историческая справка и проведён анализ характера распространения европейской болотной черепахи на территории Беларуси. Сопоставляется и проводится анализ распространения по палеонтологическим данным и публикациям разных авторов. Сравняется характер заселения видом территории республики во втором и начале третьего тысячелетия. Поднимается проблема интерпретации разных находок черепах. Автор логично предполагает, что пойманные на новых местах черепахи не являются животными, специально завозимыми сюда из отдаленных территорий. Нередко это выпуск рептилий, отловленных неподалёку. Поставлены проблемные вопросы, связанные с выживанием вида на краю ареала, и намечаются основные направления поддержания популяции в относительно стабильном состоянии.

Ключевые слова: Беларусь, Польша, Литва, Латвия, европейская болотная черепаха, *Emys orbicularis*, Красная книга, палеонтология, ареал.

The history of the area *Emys orbicularis* (Testudines, Emydidae) and the current state of its borders within Belarus. Baharev V.A. — The article gives a brief historical background and analysis of distribution of European Marsh turtle in Belarus. Maps and analyses the distribution of paleontological data and publications by various authors in the article compares the nature of settlement in view of the second and beginning of the third millennium. A problem of interpreting the various findings of the turtles raised. Implies that caught on new places of turtles are animals specially delivered here from distant lands. Often this issue of reptiles collected nearby. In the publication are issues related to the survival of species at the edge of the area and outlines main directions keeping the population in a State of relative stability.

Key words. Belarus, Poland, Lithuania, Latvia. european pond turtle, *Emys orbicularis*, Red Book, paleontology, distribution.

Введение

Сохранение биологического разнообразия — одна из ключевых проблем современности в свете Конвенции ООН 1992 г. Одним из направлений решения этого вопроса является оценка состояния редких и охраняемых видов Красной книги. Положение европейской болотной черепахи в этом отношении весьма парадоксально. В связи с тем что вид не редок в Полесье, некоторые учёные сомневались в необходимости включения его в список охраняемых. Вместе с тем европейская болотная черепаха относится к III категории (VU) Красной книги Республики

Беларусь (2004, с. 173), включена в Красный список МСОП и приложение II Бернской Конвенции, внесена в Красные книги Латвии и Литвы.

В последней сводке С.М. Дробенков (Дробенков, 2012: с. 20) указывает границу ареала по линии Пружаны – Белозерск – Телеханы – Дяковичи – Копаткевичи – Василевич – Добруж. Однако в монографии М.М. Пикулика (Пикулик, 1988: с. 18), вышедшей ранее, указана более северная граница. В начале III тысячелетия вид неоднократно отмечался севернее границы С.М. Дробенкова, причем в точках, ранее упомянутых М.М. Пикуликом. Мною с 1977 года велся сбор информации по распространению европейской болотной черепахи и часть этого материала вошла в уже упомянутую монографию М.М. Пикулика.

Таким образом, назрела необходимость провести анализ распространения этого вида. В целом по всей Беларуси это частично выполнено С.М. Дробенковым (Дробенков, 2012: с. 20–23). Назревший анализ весьма актуален в связи с более северными находками этого вида в Польше, Литве и Латвии. Целью публикации есть подведение итогов изучения границы ареала вида в республике с учётом данных на прилегающих территориях (Латвия, Литва, Польша). Данная цель достигается решением следующих задач: провести ретроспективный анализ исторического появления вида и палеонтологических находок и описаний находок черепах, начиная с XVIII века; выполнить зоогеографический анализ границы ареала в республике для выяснения механизмов существования вида в пограничных для него условиях.

Материал и методы

Собранный за более чем 15 лет в Полесье и за 25 лет в Гродненской области материал даёт возможность провести детальную оценку состояния этого вида именно на западной границе ареала в республике.

Результаты и обсуждение

История изучения вида. Имеющаяся на настоящий момент информация позволяет предположить, что расселение вида произошло из Северной Америки (рис. 1). Эту точку зрения У. Фрица (Fritz. U., 1996: с. 31–71) подтверждают данные В.Ю. Ратникова (Ратников, 2005: с. 157) о миграции рептилий из Северной Америки и разделении в связи с последующим полным отделением материков в эоцене. О происхождении эмидид из Северной Америки свидетельствует и монография В. Ющика (Juszczuk, 1997: с. 17). Вероятнее всего, древние предки европейской болотной черепахи распространились из Северной Америки по гипотетическому материка на территорию, которая находилась между морями Тетис и Паратетис. Последующие геологические процессы внесли свои корректировки в формирование ареала.

Анализ митохондриальной ДНК позволил восстановить историческую картину заселения видом Европы в постгляциальное время (рис. 2). Анализ по цитохрому *b* выявил географические вариации. В нашем случае гаплотип *Ia* имели черепахи из Литвы и Украины, а гаплотип *II* соответствовал центру расселения черепах из дунайского региона. Сейчас этот гаплотип отмечен в популяции Бранденбурга.

На территории Беларуси (Любаньский район Минской области) мною выполнен анализ субфоссильных остатков ископаемых черепах отложений 4700 ± 90 BP (IGSB–925) лет до н.э. (Кривальцевич, Бахарев, 2007; Бахарев, 2007; Кривальцевич и др., 2008). Здесь на месте поселения людей бронзового века обнаружен 2681 щиток карапакса болотной черепахи. Из них загривных щитков (*NU*) — 178.

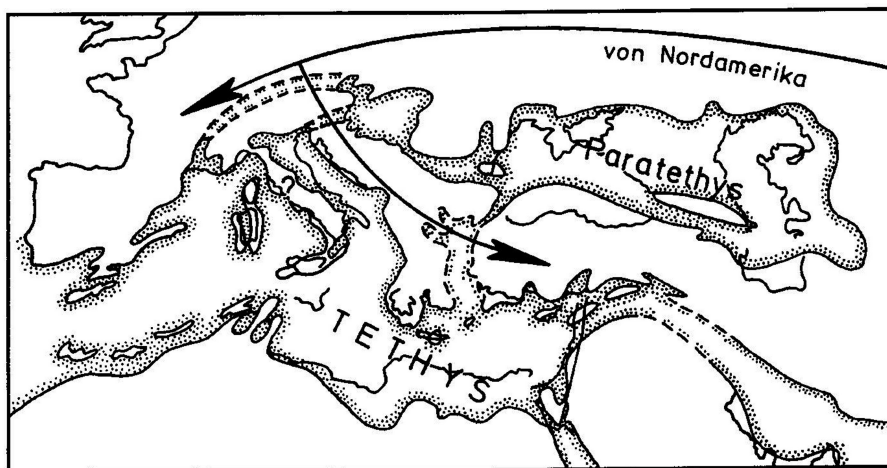


Рис. 1. Гипотетичное распространение эмидид в Европу в среднем и верхнем червертичном периоде (Fritz, 1996, с. 31–71).

Fig. 1. Hypothetical emiidid spread to Europe in the middle and upper Quaternary (Fritz, 1996, p. 31–71).

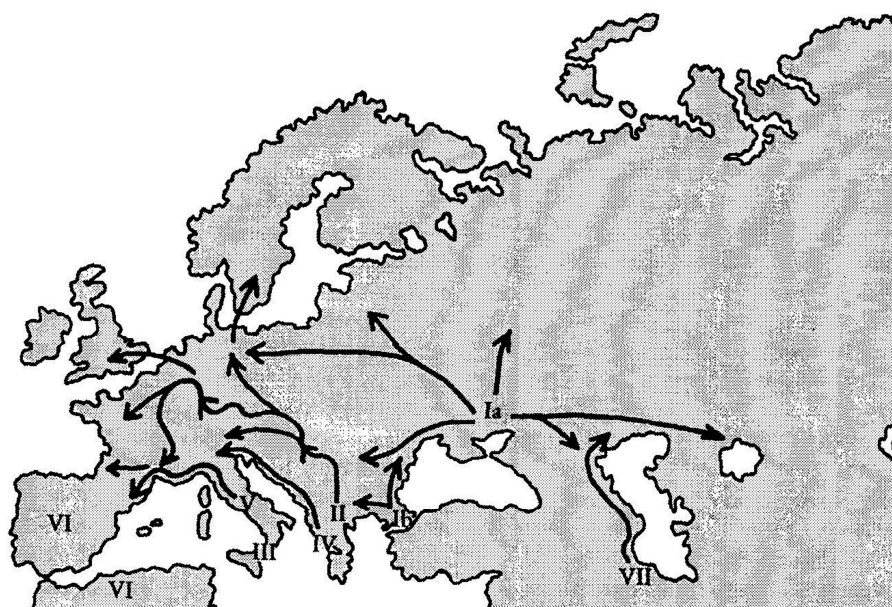


Рис. 2. Основные пути постгляциальной экспансии *E. orbicularis* : I, II — основные центры экспансии (Бахарев, 2008, с. 116).

Fig. 2. The main ways of *E. orbicularis* expansion after the Ice Age : I, II — main centers of expansion (Бахарев, 2008, p. 116).

Большую часть собранного материала составляли костальные (рёберные), маргинальные (краевые) щитки и их фрагменты. По числу загривных щитков можно определить количество отловленных в то время особей. Полный анализ материала приведен в указанных выше публикациях. Кроме этого, аналогичный анализ новых находок европейской болотной черепахи в Пинском районе Брестской области выполнен в 2010 г. (Исаенко, Бахарев, 2010). Это захоронение было представлено восемнадцатью костными пластинками (элементами карапакса и пластрона). Кроме этих находок ископаемых черепах имеется костальный щиток, обнаруженный в раскопках близ с. Осовца Бешенковичского района Витебской области (коллектор М.М. Чернявский). Все эти три находки относятся к эпохе бронзового века.

Анализ изучения вида в XVIII–XX веках выявил наиболее раннюю работу о рептилиях западной части Беларуси — труд Габриэля Ржачинского «История природы царства Польского, присоединенной Литовы, по провинциям, в 20 частях» (Rzaczynsky, 1721: 456 с.), где он описывает европейскую болотную черепаху. Позже, в 1781 году, выходит книга профессора Ж.Э. Жилибера (Gilibert, 1781: с. 76–90), где подробно описана европейская болотная черепаха из-под Гродно.

В сводке 1915 г. А.М. Никольский (Никольский, 1915: т.1, 534 с.) сообщает о встречах европейской болотной черепахи на западе страны по р. Нарев, а на востоке — вблизи г. Могилёва. Позже в наиболее полной фаунистической сводке (Никольский, 1916: т. 2, 872 с.) указано, что болотная черепаха по Днепру доходит до Орши. Позже З. Федорович (Fedorowicz, 1915–1918: т. 6, с. 206–221) описывает европейскую болотную черепаху для Гродненской, Минской и Витебской областей.

Ю.Ф. Сапоженков (Сапоженков, 1961) в 1961 г. отлавливал европейскую болотную черепаху в старице р. Щара, Слонимском и Желудокском районах Гродненской области, Ганцевичском районе Брестской области.

При общем описании фауны позвоночных Беларуси Ф.Н. Воронин (Воронин, 1967: 424 с.) сообщает о европейской болотной черепахе в реке Щара, озере Белом и ряде других мест республики. А.Г. Банников и З.В. Белова (Банников, Белова, 1956) при изучении Беловежской пуши в 1952–1955 г. пишут, что вид, по рассказам егерей, встречался в р. Нарев. Исследования А.Г. Банникова и З.В. Беловой были продолжены мною (1980–1985 г) в Беловежской пуше, где была поймана европейская болотная черепаха, мигрировавшая по р. Лесная Правая, что подтверждает вероятность перемещения вида по водотокам из Польши в Беларусь.

Современное состояние вида в западной части Беларуси и Белорусском Полесье. Исследуемый вид относится к номинальному подвиду *Emys orbicularis orbicularis* (Linneus, 1758). В последней сводке по европейской болотной черепахе Беларуси С.М. Дробенков (Дробенков, 2012: с. 20) указывает северную границу ареала по линии Пружаны – Белозерск – Телеханы – Дяковичи – Копаткевичи – Василевичи – Добруж, что и отражено на рисунке 3 соответствующими значками (квадратами). Правда, при этом он говорит о находках вида и в более северных районах: в Минске, Гродно, Жодино, Орше, Березинском биосферном заповеднике. Автор это объясняет тремя основными причинами: выпуском в природу, особенно в районе крупных городов; большой способностью черепах к миграциям; существованием угасающих реликтовых микропопуляций. Сравнивая приведённые данные с более ранними материалами (рис. 3, обозначение кружком — 3) отмечаем, что смещение границы произошло лишь в центральной части республики несколько на юг. Однако мой материал по самым последним данным, приведённый на рисунке 3 (незаштрихованный треугольник) свидетельствует об ином.



Рис. 3. Распространение европейской болотной черепахи по данным автора (1), С.М. Дробенкова (2), по более ранней публикации М.М. Пикулика (3), палеонтологические находки (4).

Fig. 3. Distribution of European Marsh turtle, according to the author (1), С.М. Дробенков (2), in an earlier publication, М.М. Пикулик (3), palaeontological finds (4).

Действительно, специально проведённые исследования (Бахарев, 1999) по проекту программы ТАСИС Европейского Союза выявили следующие места обитания вида в Гродненской области: Якубовское озеро — севернее г. Берёзовка и в русле р. Изовка (д. Изовка Новогрудского района). Позже две мигрирующие черепахи поселились в водоёме, образованном речкой Трицевкой рядом с с. Козловщина Дятловского района. Трицевка несколькими километрами ниже впадает в р. Щару. Предположительно, черепахи мигрировали из русла р. Щары, т. к. черепах сюда специально никто не запускал. Замечали черепаху в русле р. Свислочь Большого Берестовицкого района, в истоках р. Волпянка в окрестностях д. Дыхновичи Волковысского района, в оз. Вишнево Сморгонского района (устное сообщение А. Ясевича). Относительно крупное поселение вида существует рядом с Гродненской областью в республиканском заказнике «Выгонощанский» Ивацевичского района Брестской области. Кроме этого, есть публикация С.М. Дробенкова (Дробенков, 2012: с. 21) о находках одиночных особей и небольших групп черепах в пригороде Гродно. Это досадная ошибка, т. к. есть ссылка на мою публикацию 1999 г., в которой указано только два места находки черепахи, но пригород Гродно там даже и не упоминается. Поступившая мне устная информация о находке черепахи в Чертовом озере Гродненского района объясняется именно выпуском животных в природу человеком, т. к. названное озеро характеризуется относительно невысо-

кой температурой воды и окружением большим болотным массивом, отсутствуют удобные места для инкубирования яиц.

В рамках двух государственных программ научных исследований: «Оптимизация и рациональное использование особо охраняемых природных территорий Мозырско–Припятского Полесья» (2005–2008 г.) и «Природно-ресурсный потенциал» (2010–2013 г) проведено изучение распространения европейской болотной черепахи Белорусского Полесья. Итоги работы показали, что вид фиксируется ежегодно в следующих точках: в подтоплениях старицы реки Березина вниз по течению от г. Речица, Лоев; в мелиоративных каналах южнее Хойников; в водоемах деревни Бобры, г. Мозыря; в кв. 5, 6, 7 Букчанского лесничества (урочище Раскопаная) Лельчицкого района; в Лунинецком районе и даже под Брестом в русле реки Мухавец стойко существовало целое поселение черепах. Несомненно, основные группировки черепах находятся в Полесском государственном радиационно–экологическом заповеднике и Национальном парке «Припятский».

Ретроспективный анализ публикаций о находках черепах в прошлые века показал, что сейчас в реках Нарев, Щара, Брагинка, Случь, Лань, Припять вид встречается, как и в прошлые века. Несомненно, среди зафиксированных мною точек находок есть как естественные местообитания черепахи, так и места искусственного выпуска особей в природу. Однако, даже и в этом случае черепахи не завезены из соседних областей, а, как показывает практика, случайно отловлены рыбаками–любителями в местных водоёмах. Более детальный анализ мест встреч черепах выявил весьма интересную картину, когда эпизодически на одних и тех же местах особи появляются с заметным постоянством.

В последние десятилетия, по данным С.М. Дробенкова (Дробенков, 2012: с. 21) этот вид отмечается значительно севернее выявленной ранее границы ареала. Из немногочисленных публикаций прошлых лет следует, что вид в начале XX в. встречался шире, включая северные широты Беларуси. Автор делает вывод, что за последние 40–50 лет ареал вида сместился в южном направлении по меньшей мере на 150–200 км.

Однако, более тщательный анализ палеонтологических находок субфоссильных остатков этого вида в Беларуси (рис. 3) и особенно своеобразной картины южной границы последнего оледенения позволяет по-новому трактовать имеющиеся данные. Около четырёх тысячи лет назад (Кривальцевич, Бахарев, 2007) европейская болотная черепаха встречалась в северной части Беларуси, а публикации М. Пупиньша (Pupins, Pupina, 2007: 162 с.; 2012: 56 с.) показали, что вид не только существовал в Латвии раньше, но и способен сейчас жить и размножаться. Вид отмечен в Литве (Meeske, 2000, 2006), а в Польше В. Ющик (Juszczuk, 1997, с. 31–32) указывает точки находок этого вида на широте Витебской области. Таким образом, с некоторой уверенностью можно утверждать, что северные точки находок вида не только в Беларуси, но и прилегающих территориях не являются случайными.

Заключение

Подводя итоги исследований, следует отметить, что вид заселил территорию современной Беларуси из рифугиума севернее Крыма и осваивал пространства по мере отступления ледников. Около 4 тыс. лет назад черепаха, вероятнее всего, заселила всю территорию вплоть до Витебщины. Об этом свидетельствует находка щитка С4 в Бешенковичском районе. Зоогеографический анализ показал, что как в прежние времена, так и сейчас с удивительным постоянством регистрируют-

ся особи в тех же районах. Это притоки реки Неман (Щара, Свислочь) и рек, истоки которых находятся на территории Польши (Нарев, Лесная Правая). Не исключена возможность находок на границе с Литвой, тем более, что официальные подтверждения обитания черепахи в Сморгонском районе имеются. Именно здесь протекает р. Вилея, впадающая в литовскую р. Нярис. Недавно появились публикации о находках европейской болотной черепахи в Литве (Rogner, 2009: с. 209–212), Латвии (Rogner, 2009: с. 213–215).

В перспективе существование вида в западной части Беларуси возможно за счёт локальных поселений на охраняемых территориях заказников («Выгонощанский» и др.) региона и миграций из сохранившихся крупных поселений особей в Полесье: Полесского государственного радиационно-экологического заповедника, Национального парка «Припятский», вероятно сохранившегося ядра в Лунинецком районе и ряда других не выявленных очагов. Не исключена возможность миграций особей из Польши, Литвы.

Таким образом, существование вида на границе ареала возможно за счёт собственных ресурсов — откладка и инкубирование яиц в годы оптимума, а в неблагоприятные для вида годы — подпитка из очагов Полесья с более оптимальными условиями для репродукции. Последующей задачей исследований и является инвентаризация таких очагов и выявление путей миграций вида.

Работа выполнена в рамках двух государственных программ научных исследований: Оптимизация и рациональное использование особо охраняемых природных территорий Мозырско-Припятского Полесья (2005–2008 г.), № 20073573; Природно-ресурсный потенциал (2010–2013 г.), № 20112523.

Банников А.Г. Материалы к изучению земноводных и пресмыкающихся Беловежской пуши // Ученые записки Московского гор. пед. института им. А.П. Потемкина. — 1956. — 61, вып. 4–5. — С. 385–402.

Бахарев В.А. Особенности биологии и экологии редких видов амфибий и рептилий Гродненской области // Состояние и проблемы развития туризма в Гродненской области. Гродно. Издание проекта ТАСИС Региональное развитие и охрана природы в Еврорегионе «Неман», 1999. — с. 35–39.

Бахарев В.А. Характеристика болотной черепахи временных поселений человека среднего голоцена // Современные экологические проблемы устойчивого развития Полесского региона и сопредельных территорий : наука, образование, культура : Материалы III Междунар. науч.-практ. конф. (Мозырь, сентябрь, 2007 г.) : в 3 ч. — Мозырь : УО МГПУ им. И.П. Шамякина, 2007. — Ч. 1. — С. 34–39.

Бахарев В.А. Герпетология : курс лекций : в 2 ч. — Мозырь : УО МГПУ им. И.П. Шамякина, 2008. — ч. 1. — 187 с.

Воронин Ф.Н. Фауна Белоруссии и охрана природы : Позвоночные / Ф.Н. Воронин. — Минск : Вышэйшая школа, 1967. — 424 с.

Дробенков С.М. Популяционная экология европейской болотной черепахи в Беларуси. — Минск : Беларуская навука, 2012. — 166 с.

Исаенко В.Ф., Бахарев В.А. Характеристика элементов панциря болотной черепахи поселения неолита — эпохи бронзы Камень 8 // Матэрыялы па археалогіі Беларусі : Зборнік навуковых артыкулаў. Заснованы у 1957 годзе. Вып. 18. — Минск : «Беларуская навука», 2010. — с.287–289
Красная книга Республики Беларусь : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных. — Мн. : Бел. Эн, 2004. — 320 с.

Кривальцевич Н.Н., Бахарев В.А. Палеонтологический мониторинг последствий активной эксплуатации человеком зооты наземных и околоводных экосистем // Экологические проблемы западного региона Беларуси : Сб. науч. статей. — Гродно, ГрГУ, 2007. — с.187–190.

Кривальцевич Н.Н., Разлуцкая А.А., Бахарев В.А. Некоторые результаты археозоологических исследований на неолитическом поселении Кузьмичи 1 (ПредполесьеБеларуси) // Человек. Адаптация. Культура. РАН. Институт археологии. — Москва : ЗАО «Гриф и К» (Тула), 2008. — С. 147–161.

- Никольский А.М. Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся. — Петроград, 1915. — Т. 1 (Chelonia и Sauria). — 534 с.
- Никольский А.М. Гады и рыбы. — С-Петербург : Изд. Акц. общ. Брокгаузъ. — Ефрон, 1916. — Т. 2. — 872 с.
- Пикулик М.М., Бахарев В.А., Косов С.В. Пресмыкающиеся Белоруссии. — Минск : Наука и техника, 1988. — 166 с.
- Патников В.Ю. К истории ужей Европы // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии : Сб. науч. трудов. — Тольятти : Самарский научный центр РАН, 2005. — Вып. 8. — С. 154–164.
- Сапоженков Ю.Ф. Материалы по изучению амфибий и рептилий Белоруссии : Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. — Минск : Высшая школа, 1961. — С. 183–194.
- Fedorowicz Z. Plazy i Gady na Litwie / Z. Fedorowicz // Rocznik T-wa Przyjaciol Nauk w Wilnie. — 1915–1918. — 6. — S. 206–221.
- Fritz U. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). Intraspezifische hierarchie und Zoogeographie. — Zool. Abb. Mus. Tierkd. Dresden, 1996. — 49, N 3. — S. 31–71.
- Gilbert J.E. Indagatores Naturae in Lithvaniaseuopuscula v ar II argumenty quae historium animalium, vegetabilium in magnoducatu Lithuania et marborum quibus in hac Provincia homines vel maxime obnoxiisunt, illustri rare possunt, autore auctore Joan : Immanuele Gilbert. Anno, Vilnae : Typis Sacrae Regiae Majestatis Petes Academicam. — 1781. — P. 76–90.
- Juszczyk W. Plazy i Gady krajowe. Warszawa : Państwowe Wydawnictwo Naukowe. — 1997. — Czesc 3, Gady–Reptilia. — 214 s.
- Meeske M., Schneeweis C.M., Welter–Schulter F. Reproduction of the European Pond Turtle *Emys orbicularis* in the northern limit of the species range // Aufzucht und Wachstumsanalysen der Europäischen Schumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) aus Litauen. — Salamandra. — 2000. — 36, N 2. — P. 89–102.
- Meeske M., Pupins M., Ribczynski K. Erste Ergebnisse zur Verbreitung und zum Status der Europäischen Schumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) am nördlichen Rand ihrer Verbreitung in Litauen und Lettland M. Meeske // Zeitschrift für Herpetologie. — 2006. — 13. — S. 71–99.
- Pupins M., Pupina A. European pond turtle *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) and its preservation in Latvia. — Daugavpils : LES, 2007. — 162 p.
- Pupins M., Pupina A. Conservation of the European Pond Turtle in Latvia : LIFE–Herp to Latvia Project. Sigulda : Nature Conservation Agency, 2012. — 56 p.
- Rogner M. European pond turtle — *Emys orbicularis*. Chelonian Library. — Frankfurt am Main : Chimaira, 2009. — 269 p.
- Rzaczyński, G. Historianaturalis curiosa Regni Poloniae, Magniducatus Litvaniae, annexarumque provinciarum, in tractatus XX divisa: ex scriptoribus probates, servata primigeniacrum phrasi in locis plurimis, ex M.M.S. variis testibus oculatis, relationibus fide dignis, experimentis, desumpta // Sandomiriae : Typis Collegii Soc. Jesu. — 1721. — 456 p.

УДК 597.851(576.354.4)

СРАВНЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ СПЕРМАТОГЕНЕЗА У ГЕМИКЛОНАЛЬНОГО МЕЖВИДОВОГО ГИБРИДА *PELOPHYLAX ESCULENTUS* И РОДИТЕЛЬСКОГО ВИДА *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (AMPHIBIA, ANURA)

А.О. Вегерина, О.В. Бирюк, Д.А. Шабанов

Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина,
пл. Свободы, 4, Харьков, 61077 Украина
E-mail: anastasia.vegerina@gmail.com; mykhailova.o.v@gmail.com; d.a.shabanov@gmail.com

Сравнение устойчивости сперматогенеза у гемиклонального межвидового гибрида *Pelophylax esculentus* и родительского вида *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura). Вегерина А.О., Бирюк О.В., Шабанов Д.А. — Представлены результаты кариологического изучения клеток зародышевой линии самцов межвидовых гибридов *Pelophylax esculentus* и одного из его родительских видов, *P. ridibundus*. Анеуплоидные клетки были зарегистрированы как у гибридов, так и у особей родительского вида, однако средняя встречаемость сперматоцитов I с неправильным количеством бивалентов существенно выше у *P. esculentus*. Диапазон изменений доли нормальных клеток у особей в пределах выборки гибридов варьирует значительно шире, чем у *P. ridibundus*. Мы сделали вывод об относительной неустойчивости механизма гемиклонального наследования, которая приводит к затруднениям сперматогенеза и снижению эффективности воспроизводства межвидовых гибридов.

Ключевые слова: *Pelophylax esculentus*, сперматогенез, нарушения, анеуплоидия, гемиклональность.

Comparison of spermatogenesis stability in hemiclinal interspecific hybrid *Pelophylax esculentus* and parental species *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura). Vegerina A.O., Biriuk O.V., Shabanov D.A. — The article presents the results of karyological study of male germline cells of interspecific hybrid *Pelophylax esculentus* and one of its parental species *P. ridibundus*. Aneuploid cells were detected in both, hybrids and parental species individuals, but the average frequency of spermatocytes I with the wrong number of bivalents is significantly higher in *P. esculentus*. The range of changes in the normal cells proportion among the individuals in the sample of hybrids varies significantly wider than among *P. ridibundus*. We have concluded that the comparative instability of hemiclinal inheritance mechanism leads to difficulties in spermatogenesis and reduction of the interspecific hybrids reproductive efficiency.

Key words. *Pelophylax esculentus*, spermatogenesis, abnormalities, aneuploidy, hemiclinality.

Введение

В гибридогенный комплекс зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) входят два родительских вида: прудовая лягушка, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) и озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), а также их гибриды (Berger, 1964). Для обозначения межвидовых гибридов по ряду причин используется название, аналогичное видовому — съедобная лягушка, *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758). Как правило, у *P. esculentus* в гаметы переходит только

один родительский геном, который без рекомбинации (клонально) наследуется в ряду поколений (Tunner, 1974). Такое воспроизводство называется гемиклональным (Plötner, 2005). В типичном случае *P. esculentus* обитают и воспроизводятся совместно с представителями одного или обоих родительских видов, образуя гемиклональные популяционные системы, ГПС (Шабанов, Литвинчук, 2010). Для региона, названного Северско-Донецким центром разнообразия зеленых лягушек, характерны ГПС, состоящие из диплоидных и триплоидных *P. esculentus*, а также *P. ridibundus* (Шабанов, Литвинчук, 2010). *P. lessonae* в этом регионе отсутствует, и все ее геномы передаются через межвидовых гибридов, *P. esculentus*.

Гемиклональное воспроизводство гибридов обеспечивается специфическим характером гаметогенеза, который, по сути, является аномальным (при сравнении с типичным, характерным для представителей родительских видов). Геномы родительских видов *P. esculentus* complex отличаются настолько, что типичный мейоз у гибрида оказывается невозможным. Адаптация, позволяющая обойти это затруднение, заключается в том, что из клеток зародышевой линии ещё до начала мейоза удаляется один из родительских геномов. В серии цитогенетических исследований с применением флуоресцентной микроскопии австрийские авторы Х. Туннер и С. Хеппих-Туннер показали, что удаление неклонального генома происходит во время митотических делений клеток зародышевой линии. После этого клональный геном удваивается (дублируется), причем этот процесс протекает до вступления клеток в мейоз или же у самок может происходить уже в ходе мейоза (Tunner, Herrlich-Tunner, 1991). У триплоидных особей гаметогенез протекает аналогично, за исключением стадии удвоения (Vinogradov et al., 1991; Plötner, 2005). Вследствие таких аномальных процессов у гибридных лягушек, по сравнению с представителями родительских видов, воспроизводство сталкивается с рядом трудностей, к числу которых относятся нарушения развития гонад, аномалии личиночного развития, появление мозаичных особей, уменьшение жизнеспособности и продолжительности жизни (Berger, 2008; Михайлова и др., 2011).

Особенности гаметогенеза представителей Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек изучались с применением различных методик, в том числе при помощи проточной ДНК-цитометрии суспензии сперматозоидов (Боркин и др., 2005); получения метафазных пластинок из разрушенных клеток (Сурядная, 2003; Манило и др., 2007); при помощи электрофоретического анализа суспензии половых клеток (Межжерин и др., 2007; Морозов-Леонов и др., 2009). Работы по изучению овогенеза *P. esculentus* проводили также при помощи маркеров хромосом типа ламповых щеток и методики FISH (Dedukh et al., 2015). Кроме прочего, для изучения сперматогенеза применяли кареоанализ в давленных препаратах (Михайлова и др., 2011). На основании результатов перечисленных работ можно утверждать, что во многих клеточных линиях гибридов гаметогенез, который можно считать для них нормальным (с учетом его аномальности по сравнению с типичным случаем рекомбинантного наследования), нарушается. Следствием таких нарушений является появление значительного количества анеуплоидных и полиплоидных клеток зародышевой линии (вероятнее всего, в подавляющем большинстве не доходящих до стадии зрелых гамет). Это означает, что у *P. esculentus* в связи с гемиклональным наследованием процесс образования гамет протекает неустойчиво. Однако полученные результаты носят описательный характер, количественный учет нарушений в ходе гаметогенеза, который позволил бы оценить груз гемиклональности, до настоящего момента не производился.

На основании вышесказанного можно утверждать, что сравнение устойчивости сперматогенеза у диплоидных межвидовых гибридов зеленых лягушек

(*P. esculentus*) и родительских видов гибридогенного комплекса представляет значительный интерес. В связи с этим, задачей данной работы стало описание и подсчет аномальных митотических и мейотических пластинок в семенниках гибридов *P. esculentus* и одного из родительских видов *P. ridibundus*. Для этого мы применяли метод карิโอанализа по препаратам раскапанных клеток.

Материал и методы

Мы исследовали выборку из 23 особей зеленых лягушек, в которую входили 10 диплоидных самцов *P. esculentus* и 13 самцов *P. ridibundus* из Северско-Донецкого центра разнообразия — *P. esculentus* complex. Лягушек отловили с июня по октябрь 2013 г. в окрестностях с. Гайдары, с. Гениевка и с. Сухая Гомольша Змиевского района Харьковской области, а также в черте города Харькова (улица Тимуровцев). Видовую принадлежность лягушек определяли по комплексу внешних признаков (Шабанов и др., 2006). Для особей, собранных в черте города, состав генома был определен с помощью проточной ДНК-цитометрии, которая выполнялась Ю.М. Розановым и С.Н. Литвинчуком в ЦИН РАН (г. Санкт-Петербург). Для проведения кариологического анализа у животных были взяты фрагменты кишечника и семенники. Для косвенного определения ploидности у зеленых лягушек получали и исследовали мазки крови согласно опубликованной методике (Бондарева и др., 2012).

Каждая исследуемая особь за сутки до забоя получала внутрив брюшинную инъекцию 0,04% водного раствора колхицина по 0,1–0,3 мл (в зависимости от массы). Полученные в ходе вскрытия материалы промывали, разрезали на фрагменты и помещали в гипотонический раствор (0,07M KCl), на 20 мин. Затем раствор заменяли фиксатором Карнуа (3 части метанола и одна часть ледяной уксусной кислоты), при этом смену фиксатора производили трижды через каждые 30 мин. Из фиксированных материалов приготавливали кариологические препараты методом раскапывания. Для этого фрагмент ткани переносили в 70% раствор уксусной кислоты, где он мацерировался до образования суспензии клеток. Полученную суспензию наносили на нагретые до 60°C на нагревательном столике предметные стекла при помощи пастеровской пипетки в виде капель диаметром 1 см. Нанесенные капли немедленно забирали пипеткой, в результате чего на стеклах оставалось небольшое количество отдельно лежащих клеток. Препараты высушивали и помещали в термостат при температуре 37°C на 3 недели.

Окончательное определение ploидности проводили с помощью подсчета хромосом (26 для диплоидов или 39 для триплоидов) в не менее чем семи метафазных пластинках из соматической ткани каждой особи. В случае, когда метафазных пластинок, пригодных для подсчета в них хромосом, было недостаточно, ploидность определяли на основании числа ядрышек в ядрах не менее, чем 20 клеток. Для этого нами было использовано окрашивание нитратом серебра (серебрение) — метод, применяемый для обнаружения района ядрышкового организатора (РЯО, сайты 18S + 28S рДНК) в метафазных хромосомах, а также ядрышек в интерфазных ядрах соматических клеток (Birshtein, 1984; Schmid, 1982). В результате серебрения ядрышки становятся отчетливо видны как темные участки: два в ядрах диплоидных особей, и, соответственно, три — в ядрах триплоидных (Вегерина и др., 2013). Окрашенные нитратом серебра препараты помещали в 2% раствор красителя Гимзы, а затем промывали в дистиллированной воде и высушивали. Все изученные нами особи оказались диплоидными.

На полученных препаратах семенников выбирали клетки, находящиеся на разных стадиях митотического или мейотического деления. Пригодные для анали-

за пластинки микрофотографировали с увеличением в 160, 640 и 1600 раз с масляной иммерсией и фотографировали при помощи цифровой USB-камеры для микроскопа (ScienceLab View.7). На полученных фотографиях производили подсчет структур в пластинках на стадиях метафазы митоза, а также стадии диакинеза и метафазы I мейоза, в которых количество и структура хромосом или бивалентов видны наиболее отчетливо.

Статистическую обработку полученных данных производили с помощью программы Statistica.

Результаты и обсуждение

В семенниках зеленых лягушек нами было зарегистрировано значительное количество анеуплоидных клеток, то есть клеток, имеющих количество хромосом, не кратное гаплоидному набору. Анеуплоидные клетки мы наблюдали на разных стадиях гаметогенеза, причем как у гибридных особей, так и у особей родительских видов. Число хромосом в таких клетках колебалось в очень широких пределах. В то время как диплоидный набор у зеленых лягушек составляет 26 хромосом (рис. 1), мы регистрировали гипогиплоидные (меньше 13), гипергаплоидные (больше 13), гиподиплоидные (меньше 26) и гипердиплоидные (больше 26) пластинки (рис. 2). Наличие гипогиплоидных, гипергаплоидных и гиподиплоидных пластинок частично можно было бы объяснить потерями при изготовлении карิโอ-

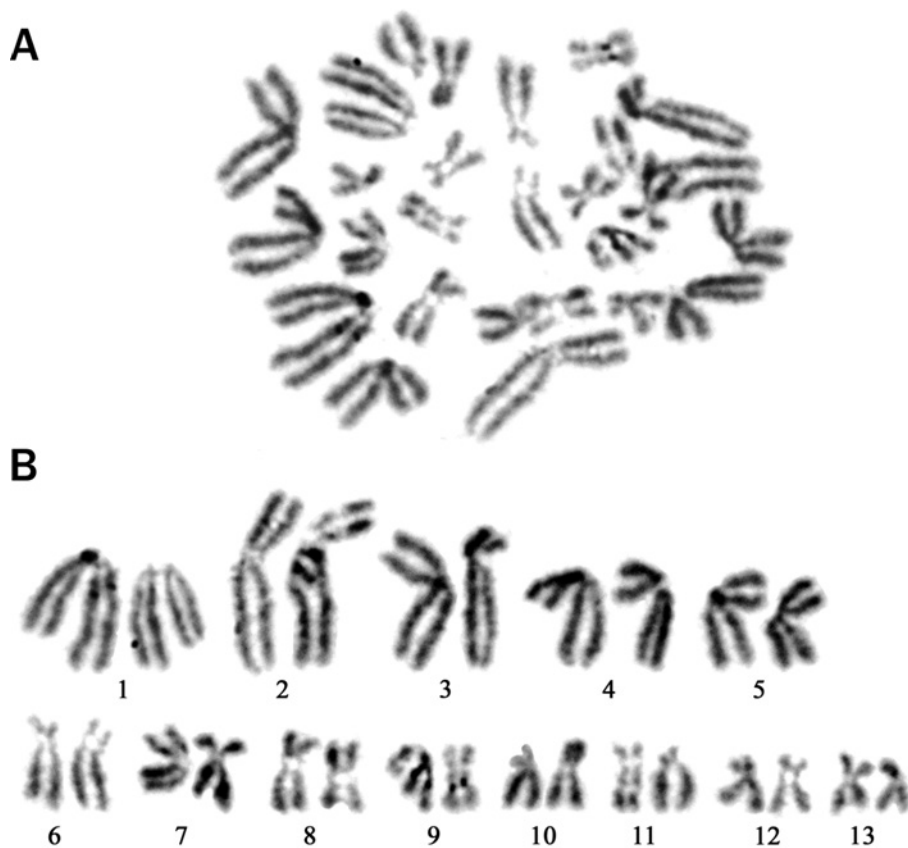


Рис. 1. Сперматогоний диплоидного самца *P. esculentus*. 2n метафаза митоза, 26 хромосом: А — метафазная пластинка; В — кариограмма.

Fig. 1. *P. esculentus* diploid male's spermatogonia. 2n metaphase of mitosis, 26 chromosomes: А — metaphase plate; В — karyogram.

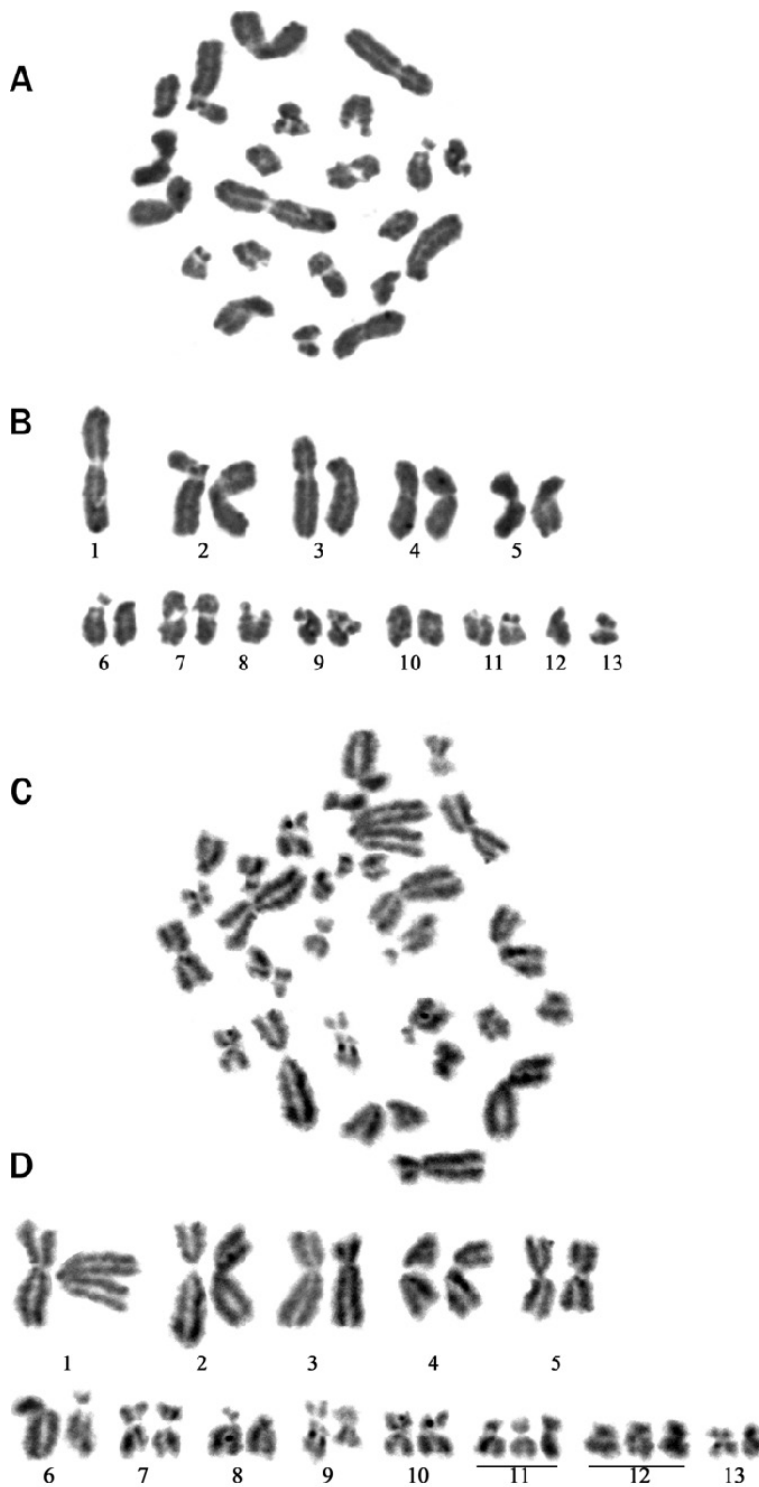


Рис. 2. Анеуплоидные сперматогонии диплоидных самцов *P. esculentus*. Гиподиплоидный набор хромосом на стадии метафазы митоза, 22 хромосомы: А — метафазная пластинка; В — кариограмма. Гипердиплоидный набор хромосом на стадии метафазы митоза: С — метафазная пластинка; D — кариограмма.

Fig. 2. Aneuploid spermatogonia of *P. esculentus* diploid males. Hyperdiploid chromosome set in metaphase of mitosis, 22 chromosomes: A — metaphase plate, B — karyogram. Hypodiploid chromosome set in metaphase of mitosis, 28 chromosomes: C — metaphase plate; D — karyogram.

логических препаратов методом раскапывания или, иначе говоря, списать на ошибку метода. Впрочем, следует учесть, что в использованном нами варианте кареоанализа проходило раскапывание не свободно взвешенных метафазных пластинок (что повышает вероятность потери части хромосом или наложения пластинок), а целых клеток, что резко уменьшает вероятность ошибок. Еще сложнее было бы объяснить ошибкой метода появление гипердиплоидных пластинок. Их наличие прямо указывает на нарушения в характерном для *P. esculentus* механизме гаметогенеза. Наконец, следует указать, что характер пространственного распределения хромосом указывает на то, что увеличение пloidности происходило в результате нарушений расхождения, а не наложения разных пластинок.

В мейозе мы также наблюдали анеуплоидные и удвоенные наборы бивалентов и, кроме того, нарушения в образовании самих бивалентов — униваленты, количество которых, в свою очередь, также могло быть не кратным гаплоидному набору (рис. 3). Следует отметить, что другими авторами, изучавшими самок *P. esculentus*, также были отмечены как анеуплоидные клетки среди оогониев (Tunner, Heppich-Tunner, 1991), так и ооциты, содержащие униваленты, удвоенное число бивалентов и даже биваленты и униваленты одновременно (Dedukh et al., 2015). В семенниках трех диплоидных самцов *P. esculentus* помимо анеуплоидных пластинок были найдены полиплоидные — $3n$ и $4n$ пластинки (рис. 4). Следует подчеркнуть, что у этих особей в соматических тканях наблюдали только диплоидные наборы хромосом и размер эритроцитов также колебался в пределах, соответствующих размерам диплоидных клеток (Бондарева и др., 2012).

В целом зарегистрированная для *P. esculentus* картина аномалий соответствовала результатам предыдущих исследований, проведенных нами с использованием иного метода (Михайлова и др., 2011). Кроме того, эти результаты совпадают с данными других авторов по лягушкам из Харьковской области (Сурядна, 2005; Манило и др., 2007, Dedukh et al., 2015), а также перекликаются с данными, полученными при изучении популяций зеленых лягушек из западной Европы (Günther, 1975; Tunner, Heppich-Tunner, 1991).

В семенниках *P. ridibundus* аномальные клетки с неправильным количеством структур встречались реже, чем у гибридных особей. Все зарегистрированные нарушения *P. ridibundus* были аналогичны описанному выше для *P. esculentus*. У одного из самцов озерной лягушки нами была зарегистрирована полиплоидная клетка с хромосомным набором, превышающим триплоидный ($n = 47$). Вероятно,

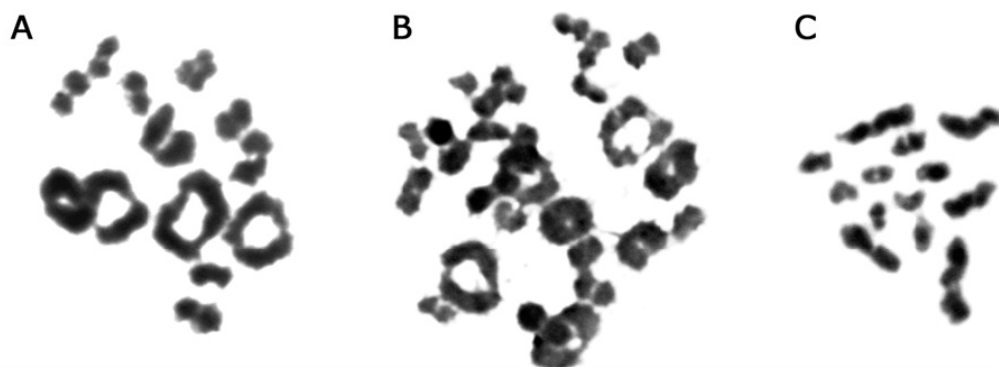


Рис. 3. Сперматоциты I диплоидных самцов *P. esculentus*: А — профазы I мейоза, 13 бивалентов (норма); В — профазы I мейоза, 26 бивалентов; С — 13 унивалентов.

Fig. 3. *P. esculentus* diploid male's spermatocytes I: А — prophase I of meiosis; 13 bivalents (normal); В — prophase I of meiosis, 26 bivalents; С — 13 univalents.



Рис. 4. Сперматогония диплоидного самца *P. esculentus*. Метафаза митоза, 51 хромосома (норма — $4n = 52$), одна хромосома из 5-й пары отсутствует: А — метафазная пластинка; В — кариограмма.

Fig. 4. *P. esculentus* diploid male's spermatogonia. Metaphase of mitosis, 51 chromosomes (normal — $4n = 52$), one chromosome in 5-st pair have been lost: А — metaphase plate; В — karyogram.

это была тетраплоидная пластинка, понесшая потери. Подобное отклонение от нормы у *P. ridibundus* регистрировалось и описывалось ранее другими авторами (Günther, 1975; Манило, Радченко, 2010).

Проведенный с помощью U-критерия Манна-Уитни анализ различий между выборками гибридов и особей родительского вида по количеству нормальных клеток (с количеством бивалентов равным тринадцати) показал, что отличие этих выборок является значимым ($p = 0,0015$). Отчетливо видно (рис. 5), что средняя доля нормальных сперматоцитов от их общего количества для изученных особей *P. ridibundus* (0,86) более, чем в полтора раза превышает таковую для *P. esculentus* (0,51), причем диапазон изменений этой доли у особей съедобных лягушек значительно шире. В целом доля нормальных сперматоцитов I среди всех изученных пластинок *P. ridibundus* составила 0,75, а для *P. esculentus* — 0,40. Более низкая общая доля нормальных клеток *P. ridibundus* среди изученных нами клеток (0,75) отличается от средней доли таких клеток, установленных нами для этого вида (0,86). Это отличие является следствием того, что мы более тщательно исследовали особей родительского вида с повышенной частотой аномалий в кариотипах: от каждой такой особи мы изучили большее количество клеток.

На рисунке 6 показано распределение частот встречаемости сперматоцитов I порядка с определенным числом бивалентов. Хорошо видно, что встречаемость клеток с неправильным количеством бивалентов существенно выше для *P. esculentus*. При этом пределы, в которых изменяется количество структур в сперматоцитах, у съедобных лягушек несколько шире, чем у озерных. Вероятно, значительная доля таких аномальных клеток на последующих этапах сперматогенеза отсеивается. Возможно, впрочем, что часть этих клеток может пройти все стадии гаме-

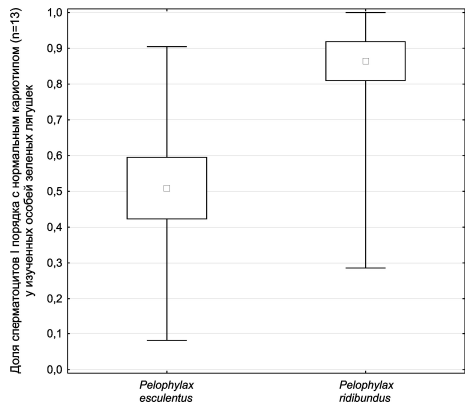


Рис. 5. Средние значения и доверительные интервалы долей сперматоцитов I порядка с нормальным количеством бивалентов ($n = 13$).

Fig. 5. Mean values and confidence intervals of spermatocytes I with a normal amount of bivalents ($n = 13$) share.

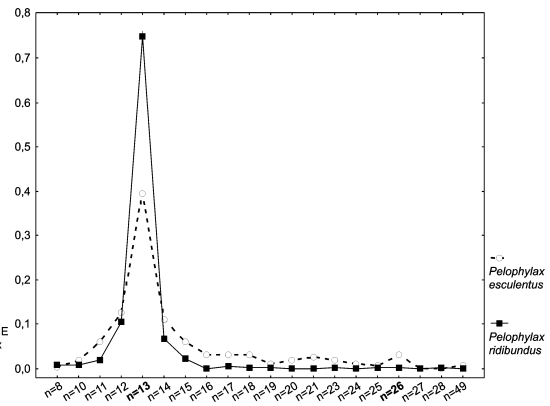


Рис. 6. Распределение частот встречаемости различных наборов бивалентов во всей изученной совокупности клеток *P. ridibundus* и *P. esculentus*.

Fig. 6. The arrangement of different bivalent sets frequencies of occurrence in the totality of *P. ridibundus* and *P. esculentus* cells studied.

тогенеза, давая начало анеуплоидным сперматозоидам. Интересно также наличие небольшого пика у *P. esculentus* для $n = 26$. Это означает, что в семенниках диплоидных гибридов образуется некоторое количество тетраплоидных клеток, которые затем могли бы привести к образованию диплоидной спермы. Несмотря на более чем десятилетнюю историю изучения Северско-Донецкого центра разнообразия зеленых лягушек, до сих пор остается невыясненным вопрос, в результате каких скрещиваний в нем возникают триплоидные *P. esculentus*. Образование диплоидными гибридными самцами диплоидной спермы является одним из потенциальных объяснений феномена появления триплоидов.

Таким образом можно заключить, что гемиклональность у межвидовых гибридов зеленых лягушек является менее устойчивым механизмом наследования, чем образование рекомбинантных гамет, характерное для представителей родительских видов. Относительная неустойчивость гаметогенеза гибридов должна приводить к снижению эффективности их воспроизводства. Однако следует принять во внимание, что, даже с учетом описанных аномалий, гемиклональное наследование как естественно возникающий способ преодоления гибридной стерильности обеспечивает массовое воспроизводство *P. esculentus* при скрещивании с родительскими видами.

По мнению авторов, апробированный в этой работе методический подход нуждается в применении к более широкому материалу. Желательно оценить долю аномалий в ходе сперматогенеза у другого родительского вида, *P. lessonae*. Интерес представляет выяснение того, как соотносится уровень аномалий при сперматогенезе у гибридов F1, возникающих от скрещивания родительских видов, и у гибридов, передававших клональный геном в значительном количестве поколений. Можно предположить, что уровень аномалий гаметогенеза у родительских видов, обитающих в ГПС вместе с гибридами, будет отличаться от такового у представителей того же вида, происходящих из обычных моновидовых популяций, и не контактирующих с гибридами.

- Бондарева А.А., Бибик Ю.С., Самило С.М., Шабанов Д.А. Цитогенетические особенности эритроцитов зеленых лягушек из Северско-Донецкого центра разнообразия *Pelophylax esculentus* complex // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Сер. біологія. — 2012. — Вип.15, № 1008. — С. 116–123. — [http:// batrachos.com /](http://batrachos.com/) Бондарева_2012_ Цитогенетические
- Боркин Л.Я., Зиненко А.И., Кориунов А.В. и др. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на Востоке Украины // Мат. I конф. Українського Герпетологічного Товариства. — К.: Зоомузей ННПМ НАНУ, 2005. — С. 23–26. — [http:// batrachos.com /](http://batrachos.com/) Боркин_др_2005_ Полиплоидия
- Вегерина А.О., Мелешко Е.В., Пырина И.С. и др. Определение соотношения диплоидов и триплоидов среди метаморфов зеленых лягушек в Северско-Донецком центре разнообразия *Pelophylax esculentus* complex // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Сер. біологія. — 2013. — Вип.18, № 1079. — С. 107–113. — [http:// batrachos.com /](http://batrachos.com/) Вегерина_др_2014_ Метаморфи1.
- Манило В.В., Радченко В.И., Кориунов А.В. Исследование кариотипа съедобной лягушки (*Rana kl esculenta*) из Харьковской области Украины // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 2007. — Вип. 21. — С. 68–73.
- Манило В.В., Радченко В.И. Кариологическое исследование *Pelophylax ridibundus* (Anura, Amphibia) восточной части Украины // Збірник праць Зоологічного музею. — 2010. — № 41 — С. 111–121.
- Михайлова О.В., Кечеджи А.Е., Шабанов Д.А. Изучение сперматогенеза у диплоидных *Pelophylax esculentus* (Amphibia, Anura) при помощи кареоанализа в раздавленных препаратах // Праці Українського герпетологічного товариства. — 2011. — № 3. — С. 120–127. — [http:// batrachos.com /](http://batrachos.com/) Михайлова_др_2011_ Сперматогенез_ диплоидов
- Михайлова О.В., Усова О.С., Шабанов Д.А. Як оцінити популяційний вантаж, що пов'язаний з геміклональною гібридизацією в популяційних системах *Pelophylax esculentus* complex? // Біологія та валеологія. — Вип. 13 — Харків : ХДПУ, 2011. — С. 44–50.
- Морозов-Леонов С.Ю., Межжерин С.В., Некрасова О.Д. и др. Наследование родительских геномов гибридной формой *Rana "esculenta"* (Amphibia, Ranidae) // Генетика. — 2009. — Том 45, № 4. — С. 488–495.
- Сурядная Н. Н. Материалы по кариологии зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana esculenta*) с территории Украины // Вестн. зоол. — 2003. — 37, № 1. — С. 33–40.
- Шабанов Д.А., Зиненко А.И., Кориунов А.В. и др. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вісник Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна. Серія: Біологія. — 2006. — Вип.3, №729. — С. 208–220.
- Шабанов Д.А., Лутвинчук С.Н. Зеленые лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции? // Природа. — 2010. — № 3 (1135). — С. 29–36. — [http:// batrachos.com /](http://batrachos.com/) Лягушки
- Dedukh D., Mazepa G., Shabanov D. et al. Optional endoreplication and selective elimination of parental genomes during oogenesis in diploid and triploid hybrid european water frogs // Plos One. — 2015. — 10, N 4. — P. 1–19.
- Berger L. Is *Rana esculenta lessonae* Camerano a distinct species? // Ann. Zool. PAN. — 1964. — 22, N 13. — P. 245–261.
- Berger L. European green frogs and their protection. — Poznan : Fundacja Biblioteka Ekologiczna, 2008. — 72 p.
- Birstein V.J. Localization of NORs in karyotypes of four *Rana* species // Genetica. — 1984. — N 64. — P. 149–154.
- Günther R. Untersuchungen der meiose bei mänchen von *Rana ridibunda* Pall., *Rana lessonae* Cam. und der bastardform „*Rana esculenta*“ L. (Anura) // Biologisches Zentralblatt. — 1975. — 94, N 3. — S. 277–294.
- Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche. — Bielefeld : Laurenti-Verlag, 2005. — 161 S.
- Schmid M. Analysis of the Structure and Variability of NORs in Anura // Chromosoma. — 1982. — N 87. — P. 327–344.
- Tunner H. G. Die Klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation // Z. zool. Syst. und Evolut.-forsch. — 1974. — 12, N 4. — S. 309–314.
- Tunner H.G., Heppich-Tunner S. Genome Exclusion and Two Strategies of Chromosome Duplication in Oogenesis of a Hybrid Frog // Naturwissenschaften. — 1991. — 78. — P. 32–34.
- Vinogradov A.E., Borkin L.J., Günther R., Rosanov J.M. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. — 1991. — 33. — P. 619–627.

УДК 598.115.32:591.9(597.3)

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И БИОЛОГИИ МОРСКИХ ЗМЕЙ РОДА *EMYDOCEPHALUS* (SQUAMATA, ELAPIDAE) В СВЯЗИ С НАХОДКОЙ НОВОГО ВИДА ЭТОГО РОДА В ВОДАХ ВЬЕТНАМА

И.Б. Доценко

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Богдана Хмельницкого 15, Киев, 01601 Украина

Анализ распространения и биологии морских змей рода *Emydocephalus* (Squamata, Elapidae) в связи с находкой нового вида этого рода в водах Вьетнама. Доценко И.Б. — Анализируются литературные сведения о распространении и особенности биологии змей рода *Emydocephalus*, в связи с предыдущей первой находкой в водах Вьетнама и описанием нового вида *E. szczyrbaki*, обнаруженного в нехарактерном для этого рода морских змей-кораллобионтов и стенофагов (питаются исключительно икрой рыб) биотопе. Рассматривается возможность колонизации прибрежных вод Вьетнама представителями рода путем случайной интродукции и стремительного процесса видообразования в условиях изоляции от исходной популяции. Изучается заданный предыдущими исследователями полемический вопрос о применении к совокупности видов рода *Emydocephalus* понятия «комплекс видов».

Ключевые слова: морские змеи, распространение, *Emydocephalus*, *Emydocephalus szczyrbaki*, стенофаги, кораллобионт, морфологические различия, миграции, интродукция, колонизация, видообразование, видовой комплекс, половой диморфизм.

Analysis of the distribution and biology of sea snakes genus *Emydocephalus* (Squamata, Elapidae) due to the finding of a new species of this genus in the waters of Vietnam. Dotsenko I.B. — The data of literature on the distribution and biology of snakes the genus *Emydocephalus* is analyzed, in connection with the previous first finding in the Vietnam coastal waters and describing new species *E. szczyrbaki*, which found in unusual biotope for this sea-serpents genus inhabits of coral reefs and are stenophagous (feed exclusively fish caviar). The possibility of colonization by the coastal waters of Vietnam sort by random introduction and rapid speciation process in isolation from the paternal population are under consideration. Also the polemical question of application of "species complex" conception to aggregate species of *Emydocephalus* is considered.

Key words: sea snakes, distribution, *Emydocephalus*, *Emydocephalus szczyrbaki*, stenofags, corallobiontics, morphological differences, migration, introduction, colonization, speciation, species complex, sexual dimorphism.

Введение

Герпетофауна Вьетнама очень разнообразна, многочисленна и все еще не полностью изучена, о чем свидетельствует то обстоятельство, что в последнее время среди пресмыкающихся этой страны ежегодно обнаруживаются новые виды. В значительной степени это объясняется активизацией интереса к фауне Вьетнама среди герпетологов мира и обилием совместных исследований вьетнамских и иностранных специалистов.

В последние десятилетия герпетофауна Вьетнама пополнилась описанием многих новых видов пресмыкающихся (в т. ч. и морских змей), и ряд работ обзорного характера достаточно полно их отображает (Nguyen, 2006; Nguyễn, Hó, Nguyễn, 2009; Pham et al., 2013; Pham et al., 2014, Rasmussen et al., 2011).

Находка в 1989 г. в прибрежных водах Вьетнама (Донг Най, Вунг Тао) экземпляра черепахоголова, пополнившего коллекцию зоомузея ННПМ НАН Украины (Доценко, 1999), который впоследствии описан как новый вид *Emydocephalus szczerbaki* (Доценко, 2010), поднимает ряд вопросов о том, является ли описанный вид аборигенным в фауне Вьетнама, а также о вероятных путях проникновения представителей рода *Emydocephalus* в прибрежные воды Вьетнама, если найдутся опровергающие такое предположение обстоятельства.

Усомниться в том, что этот вид является представителем коренной фауны, заставляет приверженность черепахоголовов к коралловым рифам, о чем свидетельствуют многочисленные литературные данные, обзор которых предпринят в данной работе. Однако, по свидетельству сотрудника зоологического музея Ю.Е. Рабцевича, работавшего во Вьетнаме в составе экспедиции годом позже поимки описываемого здесь экземпляра, коралловые рифы отсутствуют в море поблизости от Донг Най (пров. Вунг Тао), хотя значительные массивы их имеются севернее в прибрежных водах Вьетнама (Нха Транг), а также южнее — вблизи побережья о. Кон Дао, и восточнее — у о-вов Спратли (Tran et al., 2012), а в виде небольших рифовых образований встречаются и ближе указанных мест вдоль побережья. При этом многими авторами отмечена существенная деградация коралловых построек в последние десятилетия (Pavlov et al., 2004; Tran et al., 2012 и др.).

Следует принять во внимание и то, что отсутствуют новые данные о нахождении змей этого рода вблизи берегов Вьетнама за почти 25 лет со времени находки черепахоголова и более чем 15 лет с момента первой публикации сведений о ней (Доценко, 1999).

Учитывая указанные обстоятельства, становится понятно, что исследование вопроса о происхождении в водах Вьетнама описанного вида, возможных путей его проникновения, а также существования и поддержания численности здесь требует подробного анализа известных данных о немногочисленных видах этого высокоспециализированного рода змей-стенофагов, в особенности об их экологии, поведении, особенностях распространения и путях миграций.

Результаты и обсуждение

Анализ литературных данных. При описании вида *E. szczerbaki* (Доценко, 2010) были подробно проанализированы имеющиеся в литературе данные о систематике и внешнеморфологических особенностях видов, относящихся к роду *Emydocephalus*. Однако существует ряд публикаций, содержащих сведения о черепахоголовах, мало что добавляющие к систематическим и морфологическим характеристикам этих змей, однако включающих данные об их распространении, а также особенностях экологии и поведения. Анализ этих данных важен для исследования происхождения и места нового вида морских змей-стенофагов в фауне Вьетнама.

Исследовав особенности змей, питающихся главным образом или исключительно икрой рыб (в т. ч. р. *Emydocephalus*), К. МакКарти (McCarthy, 1987) указывает на уникальный способ их питания: сжатие специализированного *m. geniomucosalis*, соединяющего внутреннюю часть ротовой полости с нижней челюстью, что позволяет всасывать икринки вместе с частичками песка, а также на сопутствующие адаптивные к такому питанию признаки: наличие шипа на ростральном щитке, слияние губных щитков и редукция зубов.

В сообщении М. Гвинея (Guinea, 1996) описываются условия существования, температурный и световой режим (глубина 20-50 м, t 27° С, дно песчаное с отдельными коралловыми глыбами) и особенности поведения при питании и спаривании, а также анализируется связь особенностей щиткования с пищевой специализацией и репродуктивной активностью *E.annulatus* на участке рифа Эшмор (Ashmore Reef), Австралия, где этот вид встречается вместе с видами рода *Aipysurus*.

Род *Emydocephalus* включает виды *E. annulatus*, распространенный вдоль северного побережья Австралии и у берегов Новой Каледонии, вдоль побережий Тиморского моря, в т. ч. и островов, вплоть до о. Тимор, и *E.ijimae*, распространенный у побережий южных островов Японии, а также Ю.-В. Китая и о. Тайвань. В работе А. Алкала с соавторами (Alcala et al., 2000), а также в подробном исследовании А. Расмуссена и И. Инича (Rasmussen, Ineich, 2010), содержащем анализ литературных данных о морфологии, систематике и распространении черепахоголов, приводятся данные о третьем виде, ещё не получившем названия и описания (авторы ссылаются на личное сообщение dr. Ота, исследующего этот вид), который локально известен из некоторых прибрежных участков Филиппин (центральная часть, рифы близ о. Бохол и о. Негрос). Предварительное описание этого вида приведено авторами по фотографиям, сделанным дайвером В. Мараном (Vincent Maran). Судя по данным указанных авторов и приведенным ими фотографиям, внешние признаки не совпадают с нашим описанием *E. szczerbaki* (Доценко, 2010) (главным образом по окраске и рисунку; авторы не приводят подробного описания особенностей фолидоза, поскольку не имели достаточного фотоматериала для обработки).

В упомянутой выше статье А. Алкала с соавторами (Alcala et al., 2000) приводятся данные наблюдений авторов (и ссылки на сообщение д-ра Ота) о крайне малой миграционной активности черепахоголов как у побережий Филиппинских островов (Бохол и Негрос), так и у о-вов Рюкю — их перемещения происходили на площади, не превышающей 50 м². Как факторы, объясняющие «пятнистость» и разорванность ареала черепахоголов, авторы рассматривают действие поверхностных течений, а также влияние штормов на расселение этих змей.

Т. Боулинг (Bowling, 1999–2001) сообщает о предпочтении значительными агрегациями вида *E. annulatus* лагунных банок с высокой плотностью рыб, а также о наблюдаемой им дневной активности змей при питании икрой рыб и ночной активности при спаривании, и о живорождении с появлением на свет небольшого числа вполне сформированных ювенильных особей. Подобные же местообитания указывают для этого вида и другие авторы (Heatwole, Cogger, 1993), причем подчеркивают, что пребывание в коралловых рифах выбирают виды, которые питаются икрой рыб; как правило, они осматривают коралловые расщелины, высматривая добычу — в эту группу входят *E. annulatus* и большинство видов *Aipysurus*. При совместном кормлении и пребывании в одних и тех же участках змеи рода *Aipysurus* переходят на питание в основном мелкими рыбами, черепахоголова же питаются только икрой. Черепахоголова встречаются на глубине 10-20 м в лагунных водах у границ рифовой зоны.

Для *E.annulatus* А.Р. Расмуссен (Rasmussen, 2001) указывает распространение вдоль всего побережья северной Австралии от Тиморского моря на западе до о. Лоялти (Новая Каледония) и сообщает о максимальной длине вида до 105 см. Однако ряд сайтов

<http://www.iucnredlist.org/details/176720/0>,

http://www.environment.gov.au/cgi-bin/sprat/public/publicspecies.pl?taxon_id=1125 отмечает, что вид распространён в восточной части побережья северной Австра-

лии, а также в западной, тогда как в заливе Карпентария он не встречается.

Детальное изучение агрегаций вблизи побережья Новой Каледонии (Shine et al., 2005) показало наличие у *E. annulatus* социальных групп и осуществление ими циклических миграций, в результате которых одни и те же меченые особи обнаруживаются в течение нескольких лет в один и тот же день в том же месте, где были пойманы в предшествующие годы. Несколько ранее Шайн с соавторами (Shine et al., 2003) приводят данные о местах обитания (в основном это мелководные участки с обломками кораллов, где в изобилии имеются кладки икры), размерной, возрастной и половой структуре популяций этого вида, указывая на встречаемость самцов в более широких пределах, чем самок и молодняка, а также на наличие в популяциях этого вида цветового полиморфизма и меланизма, частота обнаружения которого выше у более взрослых и крупных особей, и особенно у самцов.

По данным Шайна и др. (Shain et al., 2003), полученным у побережья Новой Каледонии, где проводились многолетние исследования на постоянном ограниченном участке, черепахоголовы встречаются в участках со щепнистым (~ 40 %), коралловым (~ 20 %), скалистым (~ 25 %) и песчаным (~ 15 %) дном.

В статье о *E. annulatus* у побережья Новой Каледонии И. Инич (Ineich, 2006) сообщает, что там эти змеи питаются преимущественно икрой рыб-ласточек, бленнид и бычков, находя ее более с помощью обоняния, чем зрения, тогда как зрение используют в большей степени при поиске партнера для размножения (феромоны действуют лишь при непосредственном физическом контакте), однако зрение помогает различать партнера лишь на расстоянии около 1 м. Ростральный шип используется самцами только при ухаживании и для стимуляции самок, и не имеет никакого значения для питания (как предполагалось раньше). Этот вид обычен и многочислен в чистых водах среди коралловых рифов в больших лагунах Новой Каледонии, в частности его часто находили близ берегов п-ова Нумея.

Статья В. Лукошек и др. (Lukoschek et al., 2007) посвящена рассмотрению особенностей существования отдельных популяций *E. annulatus* в составе метапопуляций совместно с *Aipysurus laevis* в южной части Большого Барьерного Рифа (о-ва Суэйн и Помпея) с привлечением данных за 35 лет. Авторами установлено, что из 90 исследованных участков рифов *E. annulatus* в настоящее время существует в 16, отсутствует в 68 и изменения произошли в 6 (в т. ч. в 3 они исчезли); обсуждаются влияние различных факторов: физических параметров среды обитания, наличия пищи и присутствия хищников, которые могут объяснить наблюдаемые закономерности распределения, а также потенциальные возможности межпопуляционного обмена особями. При этом указано, что статус охраняемых акваторий никак видимо не сказался на наличии и количестве встречаемых особей морских змей на исследованных участках. Неясны причины, по которым многочисленные агрегации вида встречаются вблизи одних рифов и не обнаружены у побережий соседних рифов, находящихся на близком расстоянии (менее 5 км, разделенные глубиной менее 50 м) и имеющих практически ничем не отличающиеся биофизические характеристики. В более поздней работе (Lukoschek, Shine, 2012), выполненной с привлечением молекулярно-генетических методов исследования, показано, что эти небольшие популяции обладают высокой степенью стабильности, и обмен генетическим материалом между ними происходит крайне редко, хотя расстояние между ними может быть лишь немного больше 1 км.

Подробный труд японских исследователей Г. Масунэга и Х. Ота (Masunaga, Ota, 2003) посвящен изучению динамики роста, сезонным особенностям поведения и размножению *E. ijimae* близ одного из островов группы Окинава (Рюкю, Япония). Наблюдения проводили на локальном участке мелководья между гребнями кораллового рифа и отчасти за его пределами. Авторы высказывают предполо-

жение, что *E. ijimae* — наиболее филопатричный, оседлый вид морских змей (повторный отлов меченых особей составляет 47,3%, что является наивысшим значением среди видов морских змей, для которых проводились исследования методом мечения и повторного отлова). Приводятся данные об отлове с последующим возвратом в море значительного количества самцов и самок, наблюдении и мечении 169 особей этих змей в течение 1994–1997 гг. Это одна из немногих работ, в которой исследовано такое большое количество экземпляров черепахоголов, из признаков внешней морфологии приводятся данные о размерах, весе, наличии рострального шипа и о числе подхвостовых щитков как показателе полового диморфизма (24–30, $M = 26,7$, $n = 62$ для самцов и 19–24, $M = 20,9$, $n = 29$ для самок). Соотношение полов (самцы : самки), по данным авторов, составляет примерно 1,6 : 1. Самцы и самки достигают репродуктивной стадии примерно в одном возрасте (соответственно между 19–26 и 19–28 неделями) — на третью весну после рождения, но при этом суточный прирост неполовозрелых самцов в среднем составляет 0,27 мм, а самок — 0,36 мм, соответственно, самки к моменту вступления в репродуктивную фазу крупнее самцов. Частота и успех участия самок в репродукции определяется успешностью нагула перед сезоном размножения, но тип этой связи скорее подобен таковому у наземных теплокровных животных (“income breeders”), чем у пойкилотермных (“capital breeders”). Также в этой работе (со ссылкой на Maki, 1931; Smith, 1926; Takahashi, 1984) сообщается, что данный вид весьма обычен для Восточно-Китайского моря.

Дискуссия. Из приведенного обзора литературных данных можно заключить, что виды рода *Emydocephalus* встречаются спорадически, часто значительными агрегациями, на мелководье прибрежных участков моря близ коралловых зарослей (что связано с их стенофагией — питаются исключительно икрой рыб), иногда довольно многочисленны, однако вместе с тем сообщения о них до недавнего времени (конец 1990-х–начало 2000-х годов) достаточно редки. Значительное увеличение числа публикаций о черепахоголовах связано, с одной стороны, с увеличением количества исследований по морской биологии и морской экологии в связи с необходимостью пересмотра стратегии использования и охраны морских биоресурсов, а с другой — с развитием дайвинга.

Обзор литературных данных, приведенный выше, дает представление об особенностях биотопов, обычных для представителей рода. Они свидетельствуют о несомненной приверженности черепахоголов к коралловым рифам. Основными биотопами, в которых чаще всего встречаются виды р. *Emydocephalus*, являются, без сомнения, мелководные (до 20 м, по некоторым данным, до 40 м — Alcalá et al., 2000) участки лагун близ коралловых рифов, как это следует из анализа их распространения и совокупности вышеприведенных данных литературы о местах их обитания. Эти участки особенно пригодны для существования черепахоголов по причине обилия пищи (икры рыб), которую эти змеи, будучи стенофагами, потребляют, медленно перемещаясь вдоль сложных поверхностей коралловых рифов, подобно стадам пастбищных животных (Shine et al., 2004). Однако у морских побережий Вьетнама вблизи Вунг Тау участков коралловых рифов не отмечено (возможно, они крайне незначительны по площади), и, хотя видовой состав коралловых полипов Вьетнама достаточно разнообразен, условия для существования кораллов осложнены значительным количеством наносов на морском дне, поэтому вода в прибрежных участках мутная. Расположенные у побережья Вьетнама острова (крупнейший из ближайших к месту находки — о. Кон Дао ~ 200 км к югу, а также система островов близ г. Нха Транг в 250–300 км к северу) имеют, по данным сайтов

<http://www.wepa-db.net/policies/state/vietnam/seaareas.htm>

значительные участки коралловых построек, которые, однако, в последние десятилетия подверглись существенной деградации (Pavlov et al., 2004, Tran et al., 2012).

Вместе с тем нет оснований считать этих змей облигатными кораллобионтами. Например, неглубокие прибрежные участки со скалистым и щебенчатым дном, особенно имеющие обилие убежищ для откладки рыбами икры и развитую поверхность, также, видимо, пригодны для их обитания (Shain et al., 2003). Таких мест много вдоль побережья и многочисленных островов Вьетнама. Однако такие участки, как правило, всё-таки находятся на относительно небольших расстояниях от коралловых рифов (из литературы не вполне ясно, каково максимальное удаление от коралловых зарослей, на котором встречаются черепахоголовы). Имеются и другие данные: в обзоре *E. annulatus* на интернет-ресурсе

<http://www.arkive.org/turtleheaded-sea-snake/emydocephalus-annulatus/image-G139447.html>)

сообщается, что эти змеи часто оказываются в каналах дренажных систем, куда заносятся во время морских приливов, и иногда там и остаются.

Более вероятно, что основным лимитирующим фактором в распространении этих змей, как пойкилотермных водных животных, является температура. В рассмотренной литературе нет сведений о встречах змей этого рода за пределами изотермы 20°C (хотя в данных, приведенных на сайте SeaLifeBase (UBC — Canada)

(<http://www.sealifebase.fisheries.ubc.ca/summary/Emydocephalus-annulatus.html>)

приводится минимальное значение температуры для представителей рода — 14.92°C, а максимальное удаление от суши — 476 км, при этом северное побережье Вьетнама указано на карте в числе наиболее вероятных мест обитания черепахоголов). По данным сайта

http://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular

полученным с применением ГИС (IPCC A2 scenario), для вида *E. annulatus* приводятся данные о распространении в западной (Индийской) части Пацифики, северо-западной Атлантике и Средиземном море (Indo-West Pacific, Northwest Atlantic and the Mediterranean) (последние два из приведенных местообитаний сомнительны, подтверждения не найдены). В интернет-ресурсе FaoAreaList

(<http://www.sealifebase.de/Country/FaoAreaList.php?ID=83920>)

вид *E. annulatus* приводится как нативный для восточной части Индийского океана (77°E — 150°E; 55°S — 24°N).

Кроме того, важным фактором, влияющим на распространение этих морских змей, по мнению ряда авторов, является солёность воды (Heatwole et al., 1993). Анализируя особенности ограниченного распространения черепахоголов в водах Филиппин, Расмуссен и Инич (Rasmussen, Ineich, 2010) ссылаясь на исследования предыдущих авторов, добавляют, что причиной его может быть комбинация экологических, океанографических и климатических факторов, из которых в особенности изменение солёности может ограничивать их распространение.

Следует учитывать как возможное объяснение появления представителей рода *Emydocephalus* в водах Вьетнама случайный завоз их крупными судами, например, с балластными водами. Отсутствие новых известий о находках черепахоголов вблизи берегов Вьетнама за почти 25 лет с момента находки черепахоголова косвенно указывает на их крайнюю редкость в водах этой страны, поэтому версия случайного завоза в эти воды представляется вполне вероятной, тем более, что близ г. Донг Най расположен один из крупнейших морских портов Вьетнама. Следует также упомянуть о доставке морским путём австралийских войск, участвовавших в военных действиях во Вьетнаме близ Сайгона в 1963–1974 гг., высад-

ка которых производилась в упомянутом порту, куда неоднократно приходили суда из Австралии. Кроме того, такое предположение подтверждается тем, что единственная находка змеи этого рода у берегов Вьетнама сделана в биотопе, нехарактерном для черепахоголовов (отсутствие кораллов, система заливов, глубоко вдающихся в материк, близость дельты р. Меконг и многих других рек, что предполагает пониженную солёность воды сравнительно с морской и пр.).

Поскольку змеи рода *Emydocephalus* наиболее обычны в прибрежном мелководье, то низка вероятность, что его представители могут быть принесены морскими течениями издалека, и, с другой стороны, в морях, омывающих полуостров Индокитай, отсутствуют значительные, выраженные морские течения, проходящие сюда от известных местообитаний черепахоголовов (Наумов и др., 1985), поэтому вероятность распространения черепахоголовов таким способом едва ли высока, и здесь не рассматривается.

Подытоживая анализ литературных данных и данных интернет-сайтов, можно заключить, что одной из вероятных причин появления в водах Вьетнама представителей рода *Emydocephalus* является непреднамеренная интродукция. Однако даже в этом случае несомненным является факт происходящей колонизации этих вод черепахоголовами, поскольку вероятность того, что экземпляр, добытый краткосрочной экспедицией Н.Н. Щербака, был единственной особью, случайно завезенной в воды Вьетнама, крайне мала. С другой стороны, учитывая обычную для видов данного рода особенность существования агрегациями из нескольких или даже нескольких десятков особей, следует признать, что этот процесс здесь идет очень медленными темпами (вероятно из-за недостатка пригодных биотопов, что, скорее всего, связано с существенной деградацией кораллов в водах Вьетнама в последние десятилетия), если за более чем 25 лет не найдено других особей черепахоголовов. Однако заметные отличия новоописанного вида *E. szcerbaki* (Доценко, 2010) от других видов рода могут свидетельствовать о быстром становлении нового вида, происходящего от единичных особей, попавших в изоляцию (Майр, 1974) и, согласно принципу основателя (Майр, 1968) получивших лишь малую часть генотипического разнообразия исходной популяции.

Особая точка зрения сформулирована в работе Расмуссена и Инича (Rasmussen, Ineich, 2010), проанализировавших литературные данные и отличительные признаки значительных выборок черепахоголовов *E. annulatus* из прибрежных вод Австралии, Новой Каледонии и *E. ijimae* из вод Японии. Обнаружив статистически достоверные различия по ряду признаков лишь между самцами, но не между самками, и предполагая, что обнаруженные достоверные различия самцов являются проявлением клинальной изменчивости, а также установив, что ряд признаков (количество предлобных — 2 и цельный анальный щиток у *E. annulatus* и 4 предлобных и разделённый анальный — у *E. ijimae* и др.) не являются однозначно, а лишь частично определяющими отличия этих видов, авторы высказали предположение, что черепахоголовы, возможно, представляют собой видовой комплекс (включая и экземпляр из Вьетнама). Такое предположение вполне оправдано как возможная трактовка полученных авторами данных, однако следует указать, что, во-первых, самки у большинства групп позвоночных проявляют значительный консерватизм признаков по сравнению с самцами: «у раздельнополых форм, после смены стабилизирующей среды на движущую, в течение многих поколений признак меняется только у мужского пола. У женского пола — сохраняется прежнее значение признака» (Геодакян, 1986), а во-вторых, существует большое число видов (как у Hydrophiidae, так и других групп Ophidia), не имеющих статистически достоверных различий по ряду традиционных определитель-

ных признаков, использованных этими авторами (Ventralia, Subcaudalia и др.), поскольку размах вариации этих признаков часто очень значителен. Вполне вероятно происхождение как *E. ijimae*, так и *E. szczyrbaki* от более широко распространенного вида *E. annulatus*, в т. ч. и в относительно недавнее исторически обозримое время, например, путём случайного завоза морским транспортом, однако и в этом случае вновь возникшие популяции, получив обособленный ареал и утратив возможность скрещивания с особями исходной популяции, в новых условиях формируют новый вид, отличающийся от исходного (Майр, 1974). Расмуссен и Инич сочли несущественными значительное число различий между *E. annulatus* и *E. ijimae*, а также экземпляром из Вьетнама, указанных предшествующими исследователями. Однако, даже учитывая их неабсолютный характер, эти признаки (в особенности число предлобных и относительные пропорции щитков и чешуй) следует принять во внимание, а также включить в число исследуемых признаков и некоторые другие, которые могут демонстрировать более явно различия между видами рода. Например, при ознакомлении с фотоматериалами ряда интернет-сайтов

(<http://www.arkive.org/turtleheaded-sea-snake/emydocephalus-annulatus/image-G139080.html>, <https://www.flickr.com/search/?tags=turtleheadseasnake&sort=interestingness-desc>)

становятся очевидными различия в относительных размерах носовых щитков (Nasalia), которые у *E. annulatus* существенно (примерно вдвое) крупнее предлобных (Prefrontalia) (у экземпляра *E. szczyrbaki* эти две пары щитков примерно равного размера, а у особей у берегов Чатан-хо, префектура Окинава, Япония, которые по месту обитания должны быть отнесены к *E. ijimae*, судя по фотографиям дайвера д-ра К. Штифеля, носовые очень крупные (более, чем в 2 раза превосходят по величине предлобные), предлобных 4, редко 2, а туловищные чешуи расположены не менее, чем в 18 рядов).

Вопрос о применимости к совокупности описанных и возможно ещё не описанных видов р. *Emydocephalus* понятия «видовой комплекс» нуждается в дальнейшем исследовании с привлечением большего материала по малоизученным видам, недостаточно представленным в коллекциях и изображениях, а также современных молекулярно-генетических методов исследования.

- Геодакян В.А. Половой диморфизм // Биол. журн. Армении. — 1986. — 39. — № 10. — С. 823–834.
- Геодакян В.А. Эволюционная логика дифференциации полов в онтогенезе и филогенезе. Автореф. дисс. докт. биол. наук. — М., 1987. — 20 с.
- Доценко И.Б. Змеи Вьетнама в коллекции зоологического музея ННПМ НАН Украины. Сообщение 1. Морские змеи — Hydrophiidae // Вестн. зоологии. — 1999. — № 6. — С. 39–51.
- Доценко И.Б. *Emydocephalus szczyrbaki* sp.n. (Serpentes, Elapidae, Hydrophiinae) — новый вид морской змеи рода черепахоголов из Вьетнама // Збірник праць зоологічного музею. — 2010. — № 41. — С. 128–139.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 598 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир. — 1974. — 460 с.
- Наумов В. П., Пропп М. В., Рыбаков С. Н. Мир кораллов. — Л.: Гидрометеиздат, 1985. — 358 с.
- Alcala A.C. Amphibians and Reptiles. Guide to Philippine flora and fauna. — 1986. — 10. — P. 1–195.
- Alcala A.C., Mayra J.P., Russ G.R. Distribution of the turtleheaded sea snakes *Emydocephalus* n. sp. on coral reefs of the central Philippines // UPV J. Nat. Sci. — 2000. — 5. — P. 27–32.
- Bowling T. *Emydocephalus annulatus*. James Cook University, 1999–2001 / Sea Snakes. Sydney: University of NSW Press, 2001.
- Guinea M.L. Functions of the cephalic scales of the sea snake *Emydocephalus annulatus* // J. Herpetol. — 1996. — 30. — P. 126–128.
- Heatwole H., Cogger H.G. Family Hydrophiidae. Chapter 36 in: Fauna of Australia (Amphibia & Reptilia). — 1993. — 2 A. — Canberra: Australian Biological Resources Studies. — P. 310–318.
- Ineich I. The Sea Snakes of New Caledonia (Elaphidae, Hydrophiinae): Compendium of marine species of

- New Caledonia — Doc. Sci. Tech. — 2006. — II 7, sec. ed., IRD Noumea. — P. 403–410.
- Lukoschek V., Heatwole H., Grech A., et al. Distribution of two species of sea snakes, *Aipysurus laevis* and *Emydocephalus annulatus*, in the southern Great Barrier Reef: metapopulation dynamics, marine protected areas and conservation // Coral Reefs. — 2007. — **26**, N 2. — P. 291–307.
- Lukoschek V., Shine R. Sea snakes rarely venture far from home // Ecology and Evolution. — 2012. — **2**, N 6. — P. 1113–1121.
- McCarthy C.J. Adaptations of sea snakes that eat fish eggs; with a note on the throat musculature of *Aipysurus eydouxi* (Gray, 1849) // J. Nat. Hist. — 1987. — **21**, N 5. — P. 1119–1128.
- Maki M.A. Monograph of the Snakes of Japan. Dai-ichi Shobo. — Tokyo : —1931. — **1**, N 7. — 240 p.
- Masunaga, G. and Ota H. Growth and reproduction of the sea snake, *Emydocephalus ijimae*, in the central Ryukyus, Japan: a mark and recapture study // Zool. Sci. — 2003. — 20. —P. 461–470.
- McDowell S.B. The genera of the Sea Snakes of the *Hydrophis* group (Serpentes, Elapidae) // Trs. of Zool. Soc. of London. — 1972. — **32**. — P. 189–247.
- Nguyen Q. T. Herpetological collaboration in Vietnam // Herpetologia Bonnensis II. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica. — 2006. — P. 233–240.
- Nguyễn V.S., Hồ T.C., Nguyễn Q.T. Herpetofauna of Vietnam. Edition Chimaira, Frankfurt am Main. — 2009. — 768 p.
- Pavlov D.S., Smurov A.V., Il'yash L.V., et al. Present-Day State of Coral Reefs of Nha Trang Bay (Southern Vietnam) and Possible Reasons for the Disturbance of Habitats of Scleractinian Corals // Russian Journal of Marine Biology. —2004. — **30**, N. 1. — P. 43–50.
- Pham V.A., Nguyen T.B.N., Nguyen T.M., Nguyen L.H.S., Nguyen Q.T. New records of snakes (Reptilia: Squamata: Serpentes) from Son La Province // Proceedings of the fifth National Scientific Conference on Ecological notes and Biological Resources. — Agriculture Publishing House, Hanoi. — 2013. — P. 16–22.
- Pham V.A., Nguyen L.H.S., Nguyen Q.T. New records of snakes (Squamata: Serpentes) from Son La Province, Vietnam // Herpetology Notes. — 2014. — **7**. — P. 771–777.
- Rasmussen, A.R., Ineich I. Species Diversity in the Genus *Emydocephalus* Krefft, 1869 (Serpentes, Elapidae, Hydrophiinae): Insight from Morphology and Anatomy // Herpetological Review. — 2010. — **41**, N 3. — P. 285–290.
- Rasmussen A.R., Elmberg J., Gravlund P., Ineich I. Sea snakes (Serpentes: subfamilies Hydrophiinae and Laticaudinae) in Vietnam: a comprehensive checklist and an updated identification key // Zootaxa. — 2011. — 2894. — P. 1–20.
- Smith M. A. Monograph of the Sea Snakes (Hydrophiidae). — London. — 1926. — 130 p.
- Shine R., Bonnet X., Elphik M.J., Barrott E.G. A novel foraging mode in snakes: browsing by the sea snake *Emydocephalus annulatus* (Serpentes, Hydrophiidae) // Functional Ecology. — 2004. — 18. — P. 16–24.
- Shine R., Shine T., Shine B. Intraspecific habitat partitioning by the sea snake *Emydocephalus annulatus* (Serpentes, Hydrophiidae): the effects of sex, body size, and color pattern // Biological Journal of the Linnean Society. — 2003. — 80. — P. 1–10.
- Shine R., Shine T., Shine J.M., Shine B.G. Synchrony in capture dates suggests cryptic social organization in sea snakes (*Emydocephalus annulatus*, Hydrophiidae) // Austral Ecology. — 2005. — **30**, N 7. — P. 805–811.
- Takahashi H. The number and distribution of the sea snakes observed in Ryukyu Islands, Southern Japan // Snake. — 1984. — 16. — P. 71–74
- Tran V.D., Phinn S., Roelfsema C. Coral Reef Mapping in Vietnam's Coastal Waters from High spatial Resolution Satellite and Field Survey Data // Asian Journal of Geoinformatics. — 2012. — **12**. — №.2.

УДК 591.9

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ БОЛОТНОЙ ЧЕРЕПАХИ, *EMYS ORBICULARIS* НА ЮГЕ УКРАИНЫ

Ю.В. Кармышев

Мелитопольский государственный педагогический университет,
ул. Ленина, 10, Мелитополь, 72312 Украина
E-mail: yu_karmishev@rambler.ru

Исследования проводились на протяжении 2010 – 2013 гг. на юге Украины в Запорожской области. Болотная черепаха в этом регионе обитает в реках, прудах, небольших пресных озерах на приморских косах, а также в оросительных каналах (Кармышев, 2002). В целом можно отметить, что на юге Украины немного мест, пригодных для обитания пресноводной черепахи. А имеющиеся места обитания находятся под отрицательным антропогенным влиянием. В результате необходимы постоянные мониторинговые наблюдения за состоянием популяции этого вида для своевременного принятия мер по его охране. Данное исследование посвящено изучению структуры популяции, особенностям размножения и факторам, влияющим на численность болотной черепахи на юге Украины.

Изучение возрастного состава показало, что в естественных условиях соотношение молодых и взрослых особей составляет 1 : 9 соответственно. Этот факт может свидетельствовать о том, что болотная черепаха относится к видам с незначительным приростом популяции (Одум, 1975). Исследования в разных водоемах юга Украины показали, что среди взрослых соотношение самцов и самок составляет примерно 1 : 1.

Спаривание черепах во всех водоемах юга Украины наблюдается в конце апреля — начале мая. Самки откладывают яйца с конца мая до начала июня. Иногда откладка яиц растягивается до начала июля. Для откладки самка выбирает места с рыхлым грунтом на расстоянии до 200 – 300 м от водоема. Яйца откладываются порциями с интервалом 5 – 7 минут. При этом интересно отметить, что черепахи, обитающие в реках, обладают большей плодовитостью (1 – 7 яиц, $8,8 \pm 1,21$) по сравнению с черепахами, обитающими в небольших водоемах на побережье Азовского моря (1 – 7 яиц, $3,27 \pm 0,5$). При этом яйца у первых более крупнее по весу ($1,4 - 9,9$, $7,42 \pm 0,1$), чем у вторых ($4,4 - 8,0$, $6,45 \pm 0,2$). Также у черепах, обитающих в закрытых водоемах побережья Азовского моря, иногда наблюдалась повторная кладка через 10 — 25 дней. Молодые выходят в августе – сентябре. При этом одна часть молодых черепах выходит из мест инкубации в конце августа — в начале сентября, а другая часть зимует и выходит на поверхность в середине апреля следующего года.

Исследованиями установлено, что черепахи наиболее уязвимы в период откладки яиц и до достижения молодыми 3–4 летнего возраста. По нашим данным часть яиц погибает по естественным причинам. В некоторых местах значительный ущерб кладкам доставляют лисы, собаки, хорьки. После выхода молодых из яиц большую угрозу для них представляют птицы (вороны, сороки, чайки). Часть молодых особей гибнет под колесами автотранспорта при пересечении автодорог. В последнее время молодые особи становятся добычей террариумистов.

Таким образом, для сохранения популяции болотной черепахи на юге Украины необходимо взять под охрану места откладки яиц и пути передвижения молодняка к водоемам. Возможно также изъятие яиц из природы и их инкубация в искусственных условиях с последующим выпуском в места обитания.

Кармищев Ю.В. Плазуни півдня степової зони України (поширення, мінливість, систематика та особливості біології) / автореферат на здобуття ступ. канд. біол. наук. — К., 2002. — 20 с.
Одум Ю. Основы экологии. — М. : Мир, 1975. — 740 с.

УДК 598.124:57.017.53(471)

КОРРЕЛЯЦИОННАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ФОРМЫ ЯИЦ ОТ ИХ КОЛИЧЕСТВА В КЛАДКАХ ВОДЯНОГО УЖА, *NATRIX TESSELLATA*, (REPTILIA, COLUBRIDAE)

А.А. Клєнина, А.Г. Бакиєв

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Российская Федерация
E-mail: colubrida@yandex.ru, herpetology@list.ru

Корреляционная зависимость формы яиц от их количества в кладках водяного ужа, *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae). Клєнина А.А., Бакиєв А.Г. — У водяного ужа выявлена положительная корреляция количества яиц в кладке с их диаметром, отрицательная — с их длиной. Диаметр и длина яиц отрицательно коррелируют между собой. Чем больше количество яиц в кладке, тем более округлая у них форма, что объясняется их деформацией при скоплении в яйцеводах.

Ключевые слова: водяной уж, *Natrix tessellata*, репродуктивная биология, размер кладки, форма яиц.

Correlation dependence of shape of eggs on their quantity in the catches of Dice Snake, *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae). Klenina A.A., Bakiev A.G. — Positive correlation between quantity of eggs in clutch of dice snake and their diameter, negative correlation between quantity of eggs and their length and between diameter of eggs and their length is revealed. That more the quantity of eggs in the clutch than more they are rounded, what explaining their deformation by congestion in oviduct.

Key words: dice snake *Natrix tessellata*, reproductive biology, size of clutch, shape of eggs.

Введение

Репродуктивная биология водяного ужа, *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) рассматривалась во многих публикациях. Опубликованные материалы касаются сроков наступления половой зрелости, периода спаривания, дат откладки яиц, плодовитости самок, размеров яиц в кладках и т.д. Так, по данным из Самарской области, 17 яиц, отложенных самками в террариумах, имели размеры 16–17 × 31–36 мм (Бакиев и др., 2009). В Саратовской области размер яиц водяного ужа колеблется в пределах 15–19 × 31–38 мм (Шляхтин, 2005), в Центральном Предкавказье — 15–19 × 32–38 мм (Тертышников, 2002).

Ни в одной из известных нам работ не рассматриваются корреляционные зависимости между диаметром и длиной яиц, формой яиц и их количеством в кладке.

Цель настоящей работы: выявление и объяснение названных корреляционных зависимостей.

Материалы и методы

Беременных самок (*L. corp.* 629–950 мм) отловили в Ставропольском и Сызранском районах Самарской области в июне–июле 2014 г. Пойманных змей ($n = 14$), содержали в террариумных условиях до откладки яиц. Каждая из них отложила от 8 до 22 яиц.

Длину (l) и диаметр (d) каждого яйца измеряли в день откладки электронным штангенциркулем (рис. 1). Жировые яйца при этом не учитывали. У склеенных яиц не всегда удавалось измерить и длину, и диаметр, поэтому количество измерений этих параметров в одной кладке иногда различается. В общей сумме исследовано 192 яйца. Математическую обработку данных осуществляли в программе Microsoft Excel.

Самки с полученным от них потомством возвращены в июле–августе 2014 г. в места отлова.

Результаты и обсуждение

Наибольшее количество яиц отложила самая крупная самка, наименьшее — самые мелкие самки (табл. 1), коэффициент корреляции — с поправкой для малочисленных выборок (Лакин, 1990) — между *L. corp.* самки и количеством отложенных ею яиц равен 0,835 ($P < 0,001$), что подтверждает известную из литературы положительную зависимость между размером самок данного вида и их плодовитостью (см., например, Carula et al., 2011).

Минимум и максимум, а также средняя и ее ошибка для длины (l), диаметра (d), их соотношения (d/l) и объем (V) яиц в кладках водяных ужей приведены в таблице.

Мы обратили внимание на то, что яйца водяного ужа из разных кладок могут сильно различаться по форме, а яйца из одной кладки имеют сходную форму (рис. 2, 3).

Количество яиц в кладках положительно коррелирует с их диаметром (рис. 4) и отрицательно — с длиной этих яиц (рис. 5). Длина отложенных яиц отрицательно коррелирует с их диаметром (рис. 6).

Корреляционные зависимости, отображенные на рис. 4 и 5, свидетельствуют о том, что при увеличении количества яиц в кладке уменьшается их длина, но при этом увеличивается их диаметр. Отрицательная зависимость между длиной и диаметром яиц, отраженная на рис. 6, подтверждает вышесказанное.

Выявленные зависимости, на наш взгляд, обусловлены деформацией яиц при их большом скоплении в яйцеводах самок. Как известно (Гуртовой и др., 1978), каждый из парных яйцеводов у водяных ужей вне периода размножения представляет собой широкую тонкостенную фестончато сложенную трубку, расположенную по бокам от кишки в задней части полости тела. В период размноже-

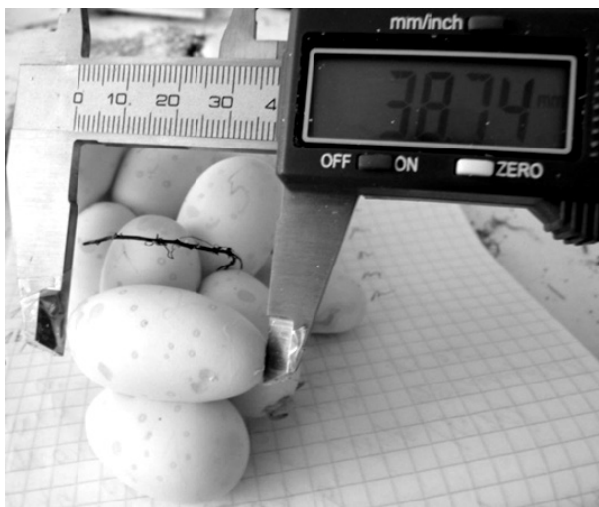


Рис. 1. Измерение длины (l) яйца электронным штангенциркулем.

Fig. 1. Measurement of egg length (l) by electronic caliper.



Рис. 2. Самка *N. tessellata* с кладкой из 8 яиц.
Fig. 2. Clutch of 8 eggs of *N. tessellata*.

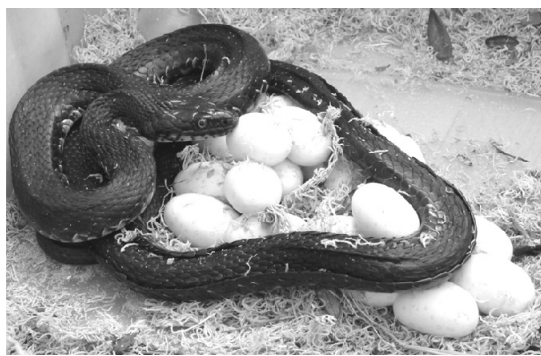


Рис. 3. Самка *N. tessellata* с кладкой из 19 яиц.
Fig. 3. Clutch of 19 eggs of *N. tessellata*.

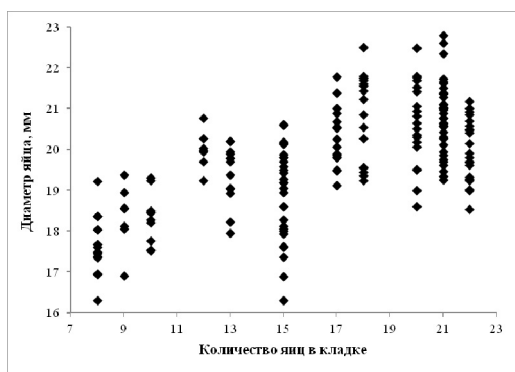


Рис. 4. Зависимость диаметра яиц от их количества в кладках водяного ужа, *N. tessellata* ($r = 0,665$, $P < 0,001$).

Fig. 4. Dependence of diameter of eggs on their quantity in the clutches of dice snake *N. tessellata* ($r = 0,665$, $P < 0,001$).

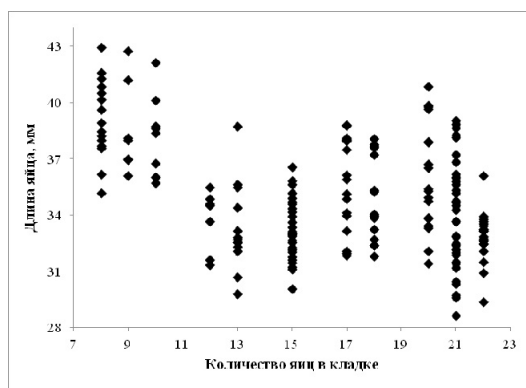


Рис. 5. Зависимость длины яиц их количества в кладках водяного ужа *N. tessellata* ($r = -0,426$, $P < 0,001$).

Fig. 5. Dependence length of eggs on their quantity in the clutches of dice snake *N. tessellata* ($r = -0,426$, $P < 0,001$).

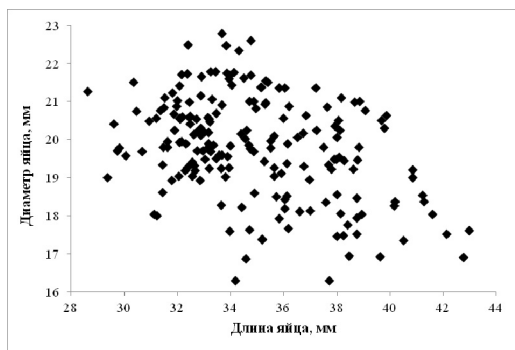


Рис. 6. Зависимость диаметра яиц от их количества в кладках водяного ужа, *N. tessellata* ($r = 0,665$, $P < 0,001$).

Fig. 6. Dependence of diameter of eggs on their quantity in the clutches of dice snake *N. tessellata* ($r = 0,665$, $P < 0,001$).

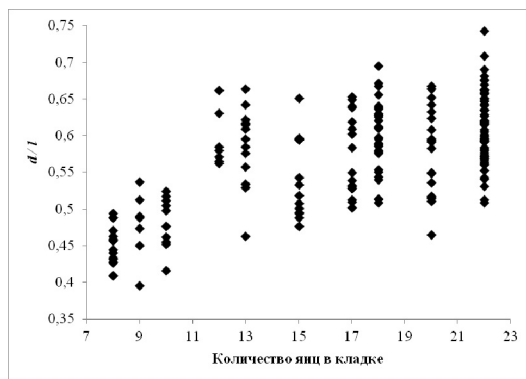


Рис. 7. Зависимость длины яиц их количества в кладках водяного ужа *N. tessellata* ($r = -0,426$, $P < 0,001$).

Fig. 7. Dependence length of eggs on their quantity in the clutches of dice snake *N. tessellata* ($r = -0,426$, $P < 0,001$).

ния яйцеводы по всей длине заполняются крупными яйцами, сильно растягиваются и занимают почти всю полость тела.

Яйца в яйцеводе располагаются в один ряд: при малом их количестве они принимают вытянутую форму под давлением со стороны кожных покровов и внутренних органов. Чем большим количеством яиц заполнен яйцевод, тем плотнее они контактируют внутри него, надавливая друг на друга, и поэтому становятся более округлыми.

Проиллюстрируем выдвинутое предположение о деформации яиц, выразив форму яйца через отношение его диаметра к ширине. Как видно из рис. 7, чем больше количество яиц в кладке, тем соотношение диаметра и длины яйца d/l ближе к единице, что означает: яйца имеют более округлую, менее вытянутую, форму. Оценка достоверности коэффициента корреляции опровергает нулевую гипотезу на 0,1% уровне значимости.

Выводы

У водяного ужа при увеличении количества яиц в кладке их форма меняется от более вытянутой к более округлой. На наш взгляд, это обусловлено деформацией яиц при их большом скоплении в яйцеводах самок.

Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуригина И.В. Змеи Самарской области. — Тольятти : Кассандра, 2009. — 170 с.

Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся. — М. : Высш. школа, 1978. — 408 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Тертышников М.Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. — Ставрополь : Ставрополь сервис школа, 2002. — 240 с.

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Амфибии и рептилии : Учебное пособие // Животный мир Саратовской области. Кн. 4. — Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2005. — 116 с.

Capula M., Filippi E., Rugiero L., Luiselli L. Dietary, Thermal and Reproductive Ecology of *Natrix tessellata* in Central Italy: A Synthesis // The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palaearctic Species / Mertensiella. — 2011. — N 18. — P. 147–153.

УДК 598.112:59.018

ФОРМИРОВАНИЕ ПОЛОВЫХ РАЗЛИЧИЙ В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA AGILIS* (SAURIA, LACERTIDAE)

А.Ю. Малюк

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина
E-mail: a.maljuk@gmail.com

Формирование половых различий в постэмбриональном развитии прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Sauria, Lacertidae). Малюк А.Ю. — Представлены результаты изучения формирования половых различий в постэмбриональном развитии прыткой ящерицы. Выявлены признаки, различия по которым достоверны во всех возрастных группах, начиная с сеголеток. На основе полученных данных построены классификационные функции для определения пола у молодых неполовозрелых особей прыткой ящерицы.

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, прыткая ящерица, половой диморфизм, постэмбриональное развитие.

Formation of sex differences in the post-embryonic development of the sand lizard, *Lacerta agilis* (Sauria, Lacertidae). Maljuk A. — The results of studying of the sex differences formation in the post-embryonic development of the sand lizard. The signs, which differences are valid for all age groups, starting with fingerlings. Based on these data the classification function to determine the sex of young immature sand lizard.

Key words. *Lacerta agilis*, sand lizard, sexual dimorphism, postembryonic development.

Введение

У пресмыкающихся, включая настоящих ящериц, самцы и самки чаще всего различаются по общим размерам и пропорциям тела (Щербак, 1966; Тарашук, 1959; Котенко, 1983; Barbadillo, 1995; Bonner, 1982; Fitch, 1981; Arnold, 1989; Porkert, 1991; Gvozdik, Boukal, 1998; Bauwens, 1999; Табачишин, Завьялов, 2000; Chiricova et al., 2002; Gvozdik, 2003; Gvozdik, Van Damme, 2003; Vanhooydonck, Van Damme, 2003; Uller, Olsson, 2003; Uller, 2003; Kaliontzopoulou et al., 2005; Roitberg, Smirina, 2006 a; Roitberg, Smirina, 2006 b; Tomović et al., 2007; Симонов, 2008). Некоторые исследователи (Банников и др., 1977) указывают, что у большинства видов настоящих ящериц семейства Lacertidae самки крупнее самцов, хотя по другим данным (Щербак, 1966; Bauwens, 1999) различия между полами отсутствуют. К выводу о том, что общей закономерности в проявлении половых различий у ящериц не существует приходят Г.Г. Томсон и Ф.С. Визерз (Thompson, Withers, 2005), сравнив самцов и самок у 41 вида австралийских драконовых ящериц, хотя отмечают, что у большинства видов самцы характеризуются относительно более крупной головой, а у самок – относительно длиннее брюшная часть тела.

Как показывает анализ литературы, многие вопросы, касающиеся различных аспектов этого интересного и важного биологического явления у пресмыкающихся, до сих пор остаются изученными недостаточно. К их числу относится и формирование половых различий в онтогенезе ящериц, анализируемый в данной работе на примере прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758.

Материал и методы

Материал для настоящего исследования получен в результате обработки собственных сборов автора (Киевская область, г. Киев, о-в Труханов, основная часть выборки собрана в мае 2008 г., сеголеток отлавливали 11 сентября 2010 г.). В общей сложности обработано 116 экземпляров прыткой ящерицы (64 самца и 52 самки). Каждое животное измеряли с помощью штангенциркуля, линейки с точностью до 0,1 мм и окулярмикрометра стереомикроскопа МБС-9 при увеличении 1x8 (одно деление окулярмикрометра равно 0,1 мм) по схеме (рис. 1.): L. – длина тела (от начала морды до клоакальной щели); L. cr. – длина туловища (от горловой складки до клоакальной щели); L. с. – длина (от конца носа до конца затылочного щитка), Lt. с. – ширина (максимальная) и А. с. – высота (максимальная) головы; D. г.-о. – расстояние от 5 глаза до конца морды; D. п.-о. – расстояние от ноздри до переднего края глаза; D. тым.-о. – расстояние от заднего края глаза до барабанной перепонки; Sp. in. – расстояние между ноздрями; L. о. – длина глаза; L. тым. – длина барабанной перепонки; Lt. с. so. – ширина головы на уровне сочленения второго и третьего надглазничных щитков; D. q. m. – длина четвертого пальца передней конечности; D. q. p. – длина четвертого пальца задней конечности; P. а. – длина передней конечности; P. p. – длина задней конечности; L. ап. – длина анального щитка; Lt. ап. – ширина анального щитка; Cr. а. с. – диаметр локтевого сустава; Cr. а. г. – диаметр коленного сустава; Lt. cr. pelv. – ширина и А. cr. pelv. – высота туловища в тазовой области; Cr. cd. – толщина хвоста у основания; Lt. cr. stern. – ширина туловища на уровне второго верхнего ряда брюшных щитков (по крайним брюшным) (Малюк, Песков, 2011).

Дифференциацию ящериц разного возраста по приведенным значениям 24

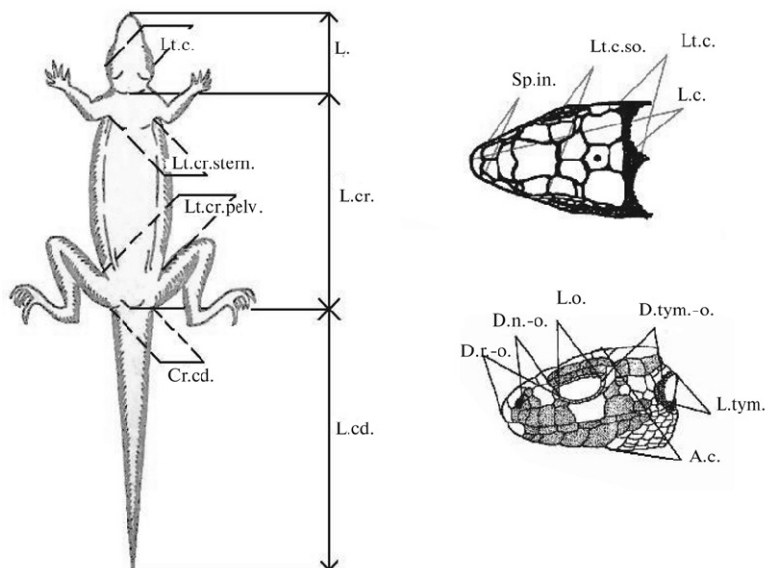


Рис. 1. Схема морфометрических промеров тела и головы прыткой и зеленой ящериц.

Fig. 1. Scheme of morphometric features of body and head of the sand and green lizards.

морфометрических признаков изучали с использованием иерархического кластерного анализа, в качестве метрики обобщенных различий между особями рассчитывали квадратичную дистанцию Евклида (SqED).

Репродуктивный статус самцов оценивали по длине тела, его окраске и величине семенников, самок – по длине тела, а также по наявности и размерам фолликулов и яиц, которые измеряли под биноклем при увеличении 8х1.

Для обработки полученных данных использовали методы одномерного и многомерного анализа с использованием компьютерной системы анализа данных STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc, 2001, США), коэффициенты многомерной аллометрии рассчитывались с помощью программы PAST (Hammer, Harper, 2004).

Результаты и обсуждение

Внутрипопуляционная дифференциация самцов и самок прыткой ящерицы по линейным размерам тела. По результатам кластерного анализа обе выборки (самцы и самки анализируются отдельно) на четыре субвыборки (внутрипопуляционные группы), что демонстрируется на примере самок (рис. 2). Группу А как у самцов, так и у самок составляют самые мелкие ящерицы ($L = 28,0–38,0$ мм). По всем признакам и срокам отлова это сеголетки. В группу В входят более крупные самцы ($L = 38,1–53,0$ мм) и самки ($L = 43,9–53,6$ мм). Их мы относим к полувзрослым (subadultus) неполовозрелым ящерицам. Группа С состоит из крупных самцов ($L = 58,1–70,3$ мм) и самок ($L = 58,7–77,1$ мм), которые по размерам тела и размерам гонад являются взрослыми половозрелыми животными. Группу D составляют самые крупные самцы ($L = 70,3–82,1$ мм) и самки ($L = 77,6–84,5$ мм) с максимальными значениями всех показателей.

Формирование половых различий по совокупности признаков. Изменчивость 24 морфометрических признаков в постэмбриональном периоде развития самцов и самок *L. a. chersonensis* на 98,7% описывается первыми тремя каноническими переменными, что свидетельствует о высоком уровне согласованности в изменчивости анализируемого комплекса морфометрических признаков (табл. 1).

Первая каноническая переменная (КП_I), является размерной, о чем свидетельствуют положительные нагрузки всех признаков на эту переменную. Суммар-

Таблица 1. Факторные нагрузки признаков на первые три канонические переменные в выборке *L. a. chersonensis*.

Table 1. Factor loading of the characters on the first three principal components in the population of *L. a. chersonensis*.

Признак	КП _I	КП _{II}	КП _{III}	Признак	КП _I	КП _{II}	КП _{III}
L.	0,61	-0,08	-0,31	Lt. cr. stern.	0,64	0,09	0,05
L. cr.	0,58	-0,17	-0,32	D. r.-o.	0,61	0,12	-0,20
L. c.	0,65	0,24	-0,30	D. n.-o.	0,54	0,15	-0,25
Lt. c.	0,60	0,31	-0,36	D. tym.-o.	0,56	0,32	-0,23
A. c.	0,59	0,31	-0,30	Sp. in.	0,59	0,10	-0,20
Cr. a. c.	0,72	0,03	0,14	L. o.	0,59	0,19	-0,09
Cr. a. g.	0,73	0,09	0,20	L. tym.	0,47	0,11	-0,04
Lt. cr. pelv.	0,55	-0,02	-0,25	Lt. c. so.	0,04	0,01	-0,12
A. cr. pelv.	0,56	-0,02	-0,17	D. q. m.	0,47	-0,01	0,22
Cr. cd.	0,66	0,04	-0,29	D. q. p.	0,53	0,05	0,22
P. a.	0,66	0,07	0,13	Lt. an.	0,40	0,15	-0,31
P. p.	0,65	0,09	0,15	L. an.	0,38	-0,04	-0,33
	Суммарная дисперсия, %				80,32	17,67	0,75

ная дисперсия, приходящаяся на KPI_1 , равна 80,32.

Распределение выборок вдоль первой канонической оси свидетельствует о том, что KPI_1 характеризует онтогенетическую изменчивость линейных размеров тела в постэмбриональном развитии *L. a. chersonensis*. Как видно из рисунка 3, молодые (juvenis, subadultus) и взрослые (adultus, adultus-senex) ящерицы сильно различаются по линейным размерам тела. Это объясняется тем, что сеголетки отлавливались в сентябре 2010 г. незадолго до ухода на зимовку, а полузрелые в мае 2008 г., т. е., практически сразу после выхода из зимовки. По этой причине ювенильные и полузрелые ящерицы этой выборки имеют очень близкие размеры тела и резко отличаются по общим размерам тела от взрослых особей, которые росли в течение весны, лета и осени 2007 г., предшествовавших зимовке 2008 г.

Вторая каноническая переменная (остаточная дисперсия составляет 17,67%) характеризует, прежде всего, изменчивость пропорций головы (L. с., Lt. с., A. с., D. г.-о., D. п.-о., D. тун.-о., L. о., L. тун.) и, в меньшей степени, относительных размеров конечностей (Ст. а. г., Р. а., Р. р.). Как видно из рисунка, различия между самцами и самками по значениям KPI_2 начинают проявляться уже ювенильных особей. Суть этих различий состоит в том, что относительные размеры (факторная нагрузка L. на KPI_2 очень незначительна) головы и конечностей у самцов больше по сравнению с самками и с возрастом эти различия значительно усиливаются.

Формирование половых различий по отдельным признакам. Границы варьирования всех морфометрических признаков у самцов и самок обеих выборок сильно перекрываются, поэтому ни один из признаков, взятый отдельно, не может быть использован для диагностики пола у сеголеток прыткой ящерицы.

По абсолютным значениям морфометрических признаков самки-сеголетки *L. a. chersonensis* крупнее самцов-сеголеток практически по всем промерам, но различия статистически достоверны не по всем признакам (табл. 2). У самок дос-

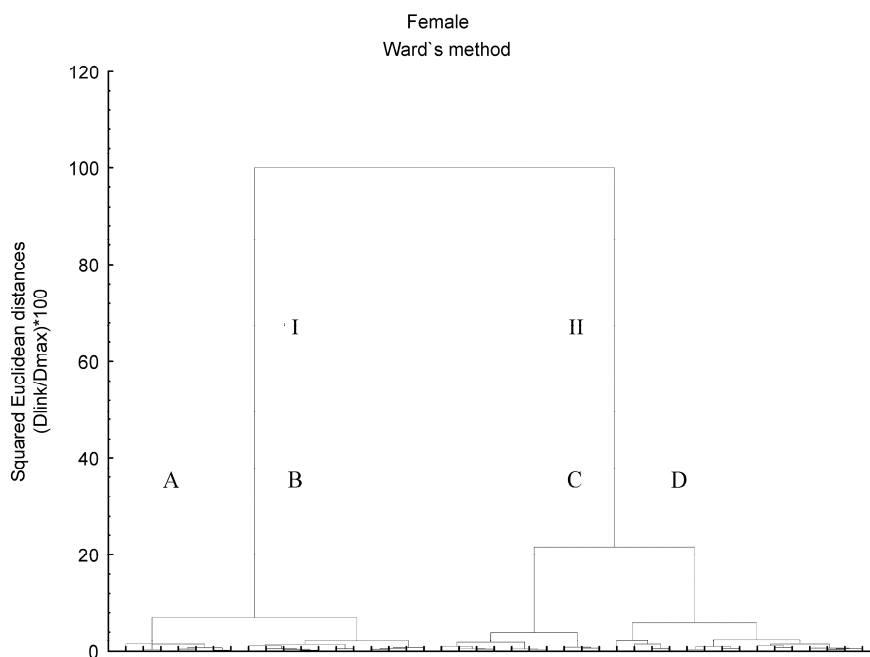


Рис. 2. Фенограмма, отражающая сходство самок *L. a. chersonensis* по приведенным значениям 24 морфометрических признаков (I, II номера основных субкластеров; А, В, С, D субкластеры второго порядка).

Fig. 2. Phenogram showing similarity of females *L. a. chersonensis* by relative meaning of 24 morphometric features.

Таблица 2. Различия в абсолютных и относительных значениях морфометрических признаков между самцами и самками у сеголеток *L. a. chersonensis* (t- критерий Стьюдента).

Table 2. Differences in the absolute and relative values of the morphometric features between males and females yearlings of *L. a. chersonensis* (t-test).

Признак	<i>L. a. chersonensis</i> , df = 26				
	Абсолютные	Относительные	Признак	Абсолютные	Относительные
L.	-4,78***	—	D. r.-o.	-3,05**	2,42*
L. cr.	-4,18***	-1,82	D. n.-o.	-3,86***	-0,55
L. c.	-1,23	4,74***	D. tym.-o.	-1,46	3,09**
Lt. c.	-3,42**	2,62*	Sp. in.	-1,41	3,26**
A. c.	-3,08**	1,53	L. o.	-1,14	3,80***
Cr. a. c.	-3,12**	0,33	L. tym.	-2,75*	-0,51
Cr. a. g.	-2,95**	0,55	Lt. c. so.	-1,04	-0,84
Lt. cr. pelv.	-4,23***	-1,04	D. q. m.	-1,14	2,06*
A. cr. pelv.	-4,71***	-0,96	D. q. p.	-1,33	3,17**
Cr. cd.	-3,84***	0,41	Lt. an.	-2,12*	0,92
P. a.	-3,72**	1,16	L. an.	-1,96	0,10
P. p.	-4,38***	1,64	L. cd.	-2,77*	0,31
Lt. cr. stern.	-2,62*	1,36			

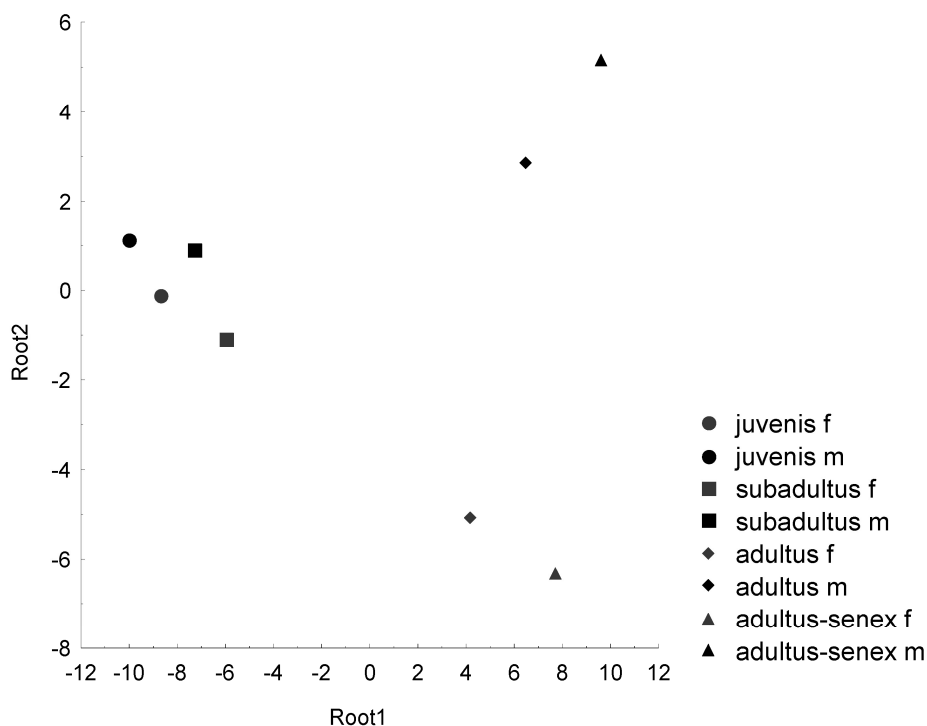


Рис. 3. Распределение самцов и самок *L. a. chersonensis* в пространстве значений 1 и 2 канонических переменных.

Fig. 3. The distribution of males and females *L. a. chersonensis* in the space of values of the 1 and 2 canonical variables.

товерно больше длина тела и туловища, некоторые промеры тела (Lt. cr. pelv., A. cr. pelv., Lt. cr. stern.), головы (Lt. c., D. r.-o., D. n.-o., L. tym.), конечностей (P. a., P. p., Cr. a. c., Cr. a. g.) и хвоста (Cr. cd., L. cd.).

Различия между сеголетками в пропорциях тела заключаются в том, что у самцов больше относительные размеры головы (L. c., Lt. c., D. r.-o., D. tym.-o., Sp. in.), глаза (L. o.) и четвертого пальца задней и передней конечностей (D. q. m., D. q. p.).

Таким образом, половой диморфизм по линейным размерам и пропорциям тела в постэмбриональном развитии прыткой ящерицы начинает формироваться уже на стадии развития сеголеток (табл. 2).

В группе subadultus сохраняется та же тенденция – самки крупнее самцов, но количество признаков с достоверными различиями уменьшается до 14 (табл. 3).

В группе adultus между самцами и самками нет различий по длине тела, туловища и анального щитка, а по всем остальным признакам самцы достоверно крупнее самок.

Между самцами и самками группы adultus-senex также нет различий по длине тела, туловища, анального щитка, кроме этого, они не различаются по длине хвоста и ширине туловища в области таза. По всем остальным признакам самцы высоко достоверно крупнее самок (табл. 3).

Таблица 3. Различия в средних значениях признаков между самцами и самками *L. a. chersonensis* (t-критерий Стьюдента).

Table 3. The differences in the mean values of features between males and females of *L. a. chersonensis* (t-test).

Признак, мм	subadultus, df = 22		adultus, df = 28		adultus-senex, df = 32	
	абсол	относ	абсол	относ	абсол	относ
L.	-3,37**	—	1,12	—	0,95	—
L. cr.	-4,18***	-4,23***	-0,49	-9,50***	-1,63	-8,27***
L. c.	-1,18	5,15***	6,55***	9,83***	11,27***	18,33***
Lt. c.	-0,66	3,98***	7,68***	9,27***	13,11***	18,34***
A. c.	-1,04	4,52***	6,49***	8,68***	14,27***	18,03***
Cr. a. c.	-2,20*	0,70	4,04***	2,84***	4,94***	3,39**
Cr. a. g.	-2,43*	0,59	5,44***	2,93***	8,30***	4,87***
Lt. cr. pelv.	-1,23	2,35*	2,90**	2,57*	1,44	0,93
A. cr. pelv.	-2,18*	1,36	2,10*	1,81	2,14*	1,96
Cr. cd.	-2,47*	1,55	3,22**	2,85**	4,39***	3,59**
P. a.	-2,21*	3,46**	4,30***	2,78*	7,23***	3,80***
P. p.	-1,95	3,70**	4,75***	3,60**	7,42***	5,04***
Lt. cr. stern.	-2,58*	-0,47	3,64**	3,89***	9,69***	6,01***
D. r.-o.	-2,95**	0,36	5,86***	3,94***	6,60**	9,79***
D. n.-o.	-0,42	3,35**	6,64***	5,73***	7,53***	7,90***
D. tym.-o.	-2,19*	2,20*	7,48***	12,41***	12,19***	17,37***
Sp. in.	-1,99	1,41	4,08***	2,72*	6,86**	5,54***
L. o.	-1,84	3,29**	6,04***	4,93***	10,12***	8,20***
L. tym.	-3,22**	-0,20	5,21***	3,92***	6,35***	4,19***
Lt. c. so.	0,30	1,99	4,62***	4,00***	6,98***	8,77***
D. q. m.	-2,20*	1,98	2,11*	0,63	2,35*	0,75
D. q. p.	-2,22*	1,97	4,17***	2,07*	4,56***	1,99
Lt. an.	-0,20	1,73	4,59***	4,88***	5,32***	6,01***
L. an.	-2,54*	-0,73	0,83	0,05	0,79	0,39
L. cd.	-0,11	2,10*	2,20*	1,32	1,52	1,18

Примечание. * (P < 0,05); ** (P < 0,01); *** (P < 0,001);

Как и следовало ожидать, минимальные различия по пропорциям тела наблюдаются между ювенильными особями, а максимальные – между взрослыми самцами и самками. Но есть признаки, различия по которым достоверны во всех размерно-возрастных группах – это относительная длина (L. с.) и ширина (Lt. с.) головы, относительное расстояние от конца глаза до слухового отверстия (D. tum.-о.) и относительная длина глаза (L. о.). Во всех группах у самцов достоверно больше значения этих признаков.

У самок больше относительная длина туловища, хотя между ювенильными самцами и самками различия не достоверны. У полувзрослых самцов группы subadultus по сравнению с самками кроме вышеописанных различий также высокодостоверно больше относительные значения высоты головы (A. с.), длина передней (P. а.) и задней (P. р.) конечностей и относительное расстояние от ноздри до глаза (D. n.-о.). Относительные значения всех этих признаков также будут больше у самцов в последующих группах. Еще у полувзрослых самцов относительно более длинный хвост (L. cd.), а у самцов групп subadultus и adultus больше относительная ширина туловища в области таза (Lt. cr. pelv.). Взрослые самцы группы adultus относительно крупнее, чем самки по всем признакам кроме пяти. Как было сказано выше, у самок достоверно относительно более длинное туловище, а по четырем признакам (относительная высота туловища в области таза, длина четвертого пальца передней конечности, длина анального щитка и хвоста), различия не обнаружены. Различия между самцами и самками группы adultus-senex практически такие же, как и в группе adultus, за исключением того, что самые взрослые самцы и самки не различаются по относительной толщине туловища в области таза и длине четвертого пальца задней конечности.

Аллометрический рост и формирование половых различий в постэмбриональном развитии прыткой ящерицы. Межпризнаковые соотношения в постэмбриональном развитии самцов и самок прыткой ящерицы очень похожи, о чем свидетельствует величина коэффициента корреляции рангов Спирмена ($R_s = 0,91$ при $P < 0,001$). Сходство проявляется в том, что как у самцов, так и у самок положительная аллометрия отмечена для L. cr., Cr. a. с., Cr. a. g., A. cr. pelv., Cr. cd., Lt. cr. stern., Lt. an. и L. an.; отрицательная – для: L. с., P. а., P. р., Sp. in., L. о., Lt. с. so., D. q. m. и D. q. p. (табл. 4).

Различия в аллометрическом росте отмечены лишь для 6 признаков из 24 проанализированных, что составляет 25%. Эти различия и составляют основу формирования полового диморфизма в постэмбриональном периоде развития прыткой ящерицы.

Суть различий сводится к следующему. Как уже отмечалось выше, самки несколько опережают самцов в росте длины тела и туловища. В результате этого относительная длина тела у взрослых самок достоверно больше, чем у самцов. Для высоты головы у самок отмечена изометрия ($A = 0,989$), у самцов положительная аллометрия ($A = 1,143$), ширина головы у самцов увеличивается изометрически ($A = 1,027$) а у самок – отрицательная аллометрия ($A = 0,884$) и, как результат, – относительно более высокая и широкая голова у самцов. Аллометрический рост D. tum.-о. у самцов относится к положительной аллометрии, в то время как у самок – изометрия. Соответственно относительные значения этого признака у самцов достоверно больше по сравнению с самками. Расстояние от глаза до ноздри у самцов увеличивается изометрически, в то время как у самок – отрицательная аллометрия. Положительная аллометрия у самок отмечена также для ширины туловища в области таза – у самцов этот признак увеличивается изометрически.

Таблица 4. Коэффициенты многомерной аллометрии количественных признаков у самцов и самок *L. a. chersonensis*.

Table 4. Odds multivariate allometry of quantitative features in males and females of *L. a. chersonensis*.

Признак	Самки			Самцы		
	A	2,5%	97,5%	A	2,5%	97,5%
L.	1,102	1,072	1,134	0,989	0,974	1,004
L. cr.	1,223	1,183	1,262	1,046	1,023	1,069
L. c.	0,858	0,829	0,892	0,893	0,873	0,914
Lt. c.	0,884	0,853	0,917	1,027	1,002	1,053
A. c.	0,989	0,955	1,024	1,143	1,105	1,179
Cr. a. c.	1,167	1,112	1,224	1,099	1,067	1,132
Cr. a. g.	1,065	1,008	1,127	1,055	1,022	1,089
Lt. cr. pelv.	1,122	1,062	1,181	1,027	0,984	1,071
A. cr. pelv.	1,267	1,222	1,312	1,159	1,122	1,195
Cr. cd.	1,246	1,197	1,294	1,138	1,101	1,173
P. a.	0,867	0,828	0,918	0,856	0,830	0,883
P. p.	0,884	0,851	0,917	0,879	0,852	0,907
Lt. cr. stern.	1,111	1,062	1,161	1,098	1,068	1,125
D. r.-o.	0,977	0,936	1,024	0,999	0,975	1,023
D. n.-o.	0,907	0,854	0,973	0,972	0,940	0,993
D. tym.-o.	1,011	0,960	1,060	1,185	1,152	1,218
Sp. in.	0,865	0,821	0,909	0,852	0,819	0,884
L. o.	0,792	0,750	0,831	0,823	0,796	0,851
L. tym.	0,920	0,811	1,015	1,022	0,982	1,066
Lt. c. so.	0,528	0,045	0,742	0,706	0,652	0,744
D. q. m.	0,801	0,745	0,861	0,721	0,672	0,765
D. q. p.	0,772	0,727	0,822	0,747	0,710	0,783
Lt. an.	1,279	1,174	1,376	1,296	1,241	1,354
L. an.	1,365	1,254	1,468	1,269	1,176	1,366

Определение пола по промерам тела у молодых неполовозрелых особей прыткой ящерицы. Для определения вероятности правильного определения пола у молодых неполовозрелых особей прыткой ящерицы проводили пошаговый дискриминантный анализ. В качестве диагностических признаков были отобраны 10 морфометрических признаков, которые использовали при составлении классификационных функций (табл. 5).

Подставляя значения признаков конкретной особи в соответствующие классификационные функции, для идентификации этой особи необходимо вычислить значение двух функций. При этом данную особь следует отнести к тому полу, значение классификационной функции для которого оказалось больше. Как показали результаты дискриминантного анализа, правильное определение пола у молодых самцов и самок возможно в 100% случаев.

Заключение

Самцы прыткой ящерицы по сравнению с самками имеют большие относительные значения 22 морфометрических признаков, благодаря чему они характеризуются массивным телом, непропорционально большой головой, длинными конечностями и хвостом. У самок достоверно больше относительная длина туловища и

Таблица 5. Классификационные функции, построенные по 10 морфометрическим признакам.
Table 5. Classification function, built on 10 morphometric features.

Переменная или константа	Функция 1, самки	Функция 2, самцы
L.	-7,45	-17,40
L. cr.	-4,13	-2,28
L. c.	32,98	43,63
A. c.	64,51	91,54
Cr. a. g.	36,94	85,23
A. cr. pelv.	-11,05	-0,62
D. tym.-o.	33,29	54,23
L. tym.	-25,43	-57,20
D. q. m.	32,38	52,84
L. an.	44,12	34,08
Константа	-192,50	-236,48

анального щитка. Половой диморфизм у прыткой ящерицы начинает формироваться у сеголеток.

Половой диморфизм по пропорциям тела формируется в постэмбриональном развитии прыткой ящерицы на основе изменчивости аллометрического роста, а также усиления градиентов роста без изменения аллометрических отношений между признаками.

На основе 10 морфометрических признаков составлены классификационные функции для определения пола у сеголеток. Подставляя значения признаков конкретной особи в соответствующие классификационные функции, можно определить пол молодой особи в 100% случаев.

- Банников А. Г., Даревский И. С., Иценко В. Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение, 1977 – 414 с.
- Геодакян В. А. О некоторых закономерностях и явлениях, связанных с полом // Вероятностные методы в биологии. Киев : Ин-т математики АН УССР. 1985. С. 19 – 41.
- Котенко Т. И. Пресмыкающиеся левобережной степи Украины : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1983. — 24 с.
- Малюк А. Ю., Песков В. Н. Половые различия в линейных размерах и пропорциях тела у прыткой (*Lacerta agilis*) и зелёной (*Lacerta viridis*) ящериц (Squamata, Lacertidae) // Зб. Пр.. Зоологічного музею. 2011. № 42. С.100-111.
- Симонов Е. П. Анализ полового диморфизма в популяциях прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) из разных природных зон юга Западной Сибири // Современная герпетология. — 8, вып. 1. 2008. С. 39–49.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. Экология и морфологическая характеристика двуполой прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichwald) северной части Нижнего Поволжья // Самарская Лука, 2000— № 11. — С. 296–301.
- Таращук С. В. Фауна України. Т. 7. Земноводні та плазуни. — К. : Вид-во АН УРСР, 1959. — 246 с.
- Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. — Киев : Наук. Думка, 1966. — 268 с.
- Arnold E.N. Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology / Arnold E. N. // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), 1989. — 55. — P. 209–257.
- Barbadillo L.J. Sexual differences in caudal morphology and its relation to tail autotomy in lacertid lizards / L.J. Barbadillo, D. Bauwens, F. Barahina, M.J. Sanchez-Herrera // Journal of Zoology, 1995. — 236, Iss. 1. — P. 83–93.
- Bauwens D. Life-history variation in lacertid lizards // Natura croat, 1999. — 8, N 3. — P. 239–252.
- Bonner J.T., Selection for size, shape and developmental timing / Bonner J. T., Horn H. S. in. Evolution and development. — ed. J. T. Bonner. — Berlin : Springer-Verlag, 1982. — P. 259–276
- Chirikova M.A. Morphological variation of the Eastern sand lizard, *Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831

- (Squamata, Lacertidae) in Kazakhstan / Chirikova M. A., Dubjansky V. M., Dujsebajeva T. N. // Russian Journal of Herpetology. — Moscow. — 2002. — **9**, №1. — P. 1–8.
- Cox R. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards / Cox R., Skelly S., John–Alder H.B. // Lawrence : Evolution, 2003. — **57**. — P. 1653–1669.
- Fitch H.S., Sexual size differences in reptiles // University of Kansas Publications of the Museum of Natural History, 1981. — **70**. — P. 1–72.
- Gvozdik L., Van Damme R. Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara* // J. Zool. — 2003. — **259**, N 1. — P. 7–13.
- Gvozdik L., 2003. Postprandial thermophily in the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus* // Journal of Thermal Biology. — 2003. — № 28. — P. 545–550.
- Gvozdik L., Boukal M. Sexual dimorphism and intersexual food niche overlap in the sand lizard, *Lacerta agilis* // Folia Zoologica. — 1998. — N 47. — P. 189–95. — http://ru.wikipedia.org/wiki/Половой_диморфизм
- Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Llorente G.A. Differences in the pholidotic patterns of *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli* and implications for species determination // Revista Española de Herpetología, 2005.— Vol.19. — P. 71–86.
- Porkert J. Nebelfrost als das Aussterben von Tetraonidenfördernder Faktor in den Ostsudeten // Acta ornithoecologica. — 1991. — **2**. — P. 195–209.
- Roitberg E.S., Smirina E.M. Adult body length and sexual size dimorphism in *Lacerta agilis boemica* (Reptilia, Lacertidae): between-year and interlocality variation // Mainland and Insular Lizards: a Mediterranean Perspective. — Florence : Florence University Press, 2006 a. — P. 175–187.
- Roitberg E.S., Smirina E.M. Age, body size and growth of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata*: a comparative study of two closely related lizards species based on skeletochronology // Herpetological journal. — 2006 b. — **16**. — P. 133–148.
- Thompson G.G., Withers P. Size-free shape differences between male and female Western Australian dragon Lizards (Agamidae) // Amphibia–Reptilia. — 2005. — **26**, № 1. — P. 55–63.
- Tomović Lj., Ajtić R., Crnobrnja-Isailović J. Ontogenic shift of sexual dimorphism in meadow viper (*Vipera ursini macrops*) from Bjelasica Mt. (Montenegro) // Programme and Abstracts : 2nd Biology of the Vipers Conference. — Porto, 2007. — P. 33.
- Uller T., Olsson M. Prenatal sex ratio influence sexual dimorphism in a reptile // Journal of experimental zoology. — 2003. — **295**, N 2. — P. 183–187.
- Uller T. Viviparity as a constraint on sex-ratio evolution // Evolution. — 2003. — **57**, N 4. — P. 27–31.
- Vanhooydonck B., Van Damme R. Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards // Functional Ecology. — 2003. — № 17, is. 2. — P. 160–169.

УДК: 597.842:[591.15 + 591.4](477)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И КАРИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ОБЫКНОВЕННОЙ, *HYLA ARBOREA*, И ВОСТОЧНОЙ, *HYLA ORIENTALIS* (ANURA, HYLIDAE), КВАКШ С ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

В.В. Манило, Н.А. Смирнов, О.Н. Мануилова

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: valentine_manilo@mail.ru; nazarsm@ukr.net; olga_manuilova@yahoo.com

Сравнительный анализ морфологических и кариологических особенностей обыкновенной, *Hyla arborea*, и восточной, *Hyla orientalis* (Anura, Hylidae), квакш с территории Украины. Манило В.В., Смирнов Н.А., Мануилова О.Н. — Анализ внешних морфологических признаков показал отличия между исследованными видами по размерам и пропорциям тела. В результате цитогенетического исследования на основе размеров плечевых индексов повторно описаны кариотипы и определены их хромосомные формулы. Кариологические различия определены только на межвидовом уровне.

Ключевые слова: *Hyla arborea*, *Hyla orientalis*, морфология, изменчивость, популяция, ареал, хромосома, плечевой индекс, кариотип.

Comparative analysis of morphological and karyological features of European tree frog, *Hyla arborea*, and the eastern tree frogs, *Hyla orientalis* (Anura, Hylidae) from Ukraine. Manilo V.V., Smirnov N.A., Manuilova O.N. — Analysis of external morphological characters showed differences between the studied species in size and proportions of the body. As a result of cytogenetic studies based on the size of brachial index redescribed karyotypes and determine their chromosome formula. Karyological differences are defined only on the interspecific level.

Key words. *Hyla arborea*, *Hyla orientalis*, morphology, variability, population, area, chromosome, brachial index, karyotype.

Введение

Семейство квакшевых (Hylidae) представлено в фауне Украины одним родом квакша, *Hyla* Laurenti, 1768. Древесных лягушек, обитающих в пределах нашей страны, длительное время относили к виду *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) (Zawadzki, 1840; Никольский, 1918; Терентьев, Чернов, 1949; Тарашук, 1959; Банников и др., 1977; Щербак, Щербань, 1980; Кузьмин, 1999; Кузьмин, Семенов, 2006; Litvinchuk et al., 2006; Писанец, 2007). В свое время, на основании анализа аллозимов, было предложено придать видовой статус крымской форме обыкновенной квакши (Межжерин, Морозов-Леонов, 1999), но дальнейшего развития эта идея не получила. Лишь относительно недавно, при изучении митохондриальной и ядерной ДНК представителей рода *Hyla* Европы, Азии и Северной Африки, установлено, что на территории Восточной Европы встречается два вида квакш,

ареалы которых разделены Карпатскими горами (Stöck et al., 2008). Предполагалось, что к востоку от этой горной системы (большая часть Украины) обитает *H. orientalis* Bedriaga, 1890, а к западу (в нашей стране на территории Закарпатья) — *H. arborea*. Последующий анализ в целом подтвердил это предположение, а также позволил существенно уточнить границы распространения указанных видов и установить наличие гибридизации между ними (Stöck et al., 2012).

Предварительное изучение межвидовой изменчивости *H. arborea* и *H. orientalis* с территории Украины не позволило обнаружить четкие отличия в строении хромосом (Писанец и др., 2011), а также в размерах и пропорциях тела (Писанец, Матвеев, 2012), хотя и показало некоторые особенности. В связи с этим возникла необходимость продолжить изучение этой группы амфибий с привлечением дополнительных внешнеморфологических и кариологических данных.

Материал и методы

Материалом для данного исследования послужили сборы квакш *H. arborea* из Закарпатской и *H. orientalis* из Львовской, Харьковской и Черновицкой областей Украины (табл. 1). Основная часть материала хранится в фондовых коллекциях зоологических музеев Национального научно-природоведческого музея и Львовского национального университета им. И. Франко, а также Черновицкого областного краеведческого музея. Выбор регионов определялся следующими соображениями. В соответствии с современными взглядами, Закарпатье входит в ареал обыкновенной квакши, а на Харьковщине находится типовая территория восточной квакши. При этом Львовская обл. расположена довольно близко (приблизительно в 100–150 км к востоку) от границы ареалов этих двух видов восточноевропейских хилид, которая, как предполагается, проходит по долине р. Висла на территории соседней Польши (Stöck et al., 2012). Принимая во внимание, что верховья это водной артерии заходят на территорию Львовской обл., в указанном регионе нельзя исключать возможность находок популяций, имеющих гибридное происхождение. Материал из Черновицкой обл. привлечен для сравнения, поскольку она характеризуется природными условиями, близкими ко Львовской обл., но более удалена от гипотетической зоны контакта *H. arborea* и *H. orientalis*.

В морфологических исследованиях задействовали 181 экз. квакш (142 самца и 39 самок) из 29 локалитетов (табл. 1). Амфибий измеряли по следующей схеме: L. — длина тела, L.c. — длина головы, D.r.o. — расстояние от переднего края глаза до кончика морды, D.n.o. — расстояние от переднего края глаза до середины ноздри, Sp.oc. — расстояние между передними краями глаз, Sp.n. — расстояние между ноздрями, L.o. — длина глаза, Lt.p. — ширина века, Lt.c. — ширина головы на уровне углов рта, Sp.p. — расстояние между веками, L.tym. — максимальная длина барабанной перепонки, F. — длина бедра, T. — длина голени, C.s. — длина дополнительной лапки, D.p. — длина первого (внутреннего) пальца задней конечности, C.int. — длина внутреннего пяточного бугорка по основанию. Абсолютные признаки, существенно взаимосвязанные между собой ($r \geq 0,7$), использовали для расчета индексов L./L.c., L./F., L./T., D.r.o./L.c., Lt.c./L.c., D.r.o./Sp.oc., Sp.oc./Lt.c., F./T., T./C.s., T./D.p., T./C.int.

Степень взаимосвязи между признаками изучали посредством параметрического корреляционного анализа Пирсона. Достоверность различий определяли с помощью t-критерия Стьюдента. В качестве меры обобщенных различий применяли дистанцию Махаланобиса (MD). Для проведения дискриминантного анализа использовали предварительно логарифмированные значения абсолютных признаков. Вычисления проводили в среде программ Microsoft Excel и Statistica 6.0.

Таблица 1. География и объем изученного материала.

Table 1. Location and volume of material studied.

№ вы-борки	Область	Район	Локалитет	Морфология		Кариология	
				самцы	самки	самцы	самки
1	Закарпатская	Береговский	с. Гать	5			
2	–	Мукачевский	с. Нижний Коропец	4	4	2	1
3	–	Тячевский	с. Солотвино	1			
4	–	Ужгородский	с. Подгорб		1		
5	–	–	с. Минай	7			
6	Львовская	Жолковский	г. Рава–Русская	26	2		
7	–	–	с. Любеля		2		
8	–	Золочевский	с. Подлисье	1			
9	–	Николаевский	с. Подлесье	1		2	–
10	–	–	с. Колодрубы	1			
11	–	Пустомытовский	с. Зимняя Вода	1			
12	–	Сколевский	пгт Верхнее Синевидное	1			
13	–	Турковский	пгт Борыня	2		3	–
14	–	Стрыйский	с. Колодница	4			
15	–	Яворовский	пгт Ивано-Франково		1		
16	Черновицкая	г. Черновцы	г. Черновцы	1	1		
17	–	Вижницкий	г. Вашковцы	2	1		
18	–	–	с. Волока		1		
19	–	–	с. Испас	6	4		
20	–	Герцаевский	с. Байраки		1		
21	–	Кицманский	с. Суховерхов		2		
22	–	–	с. Шипинцы	25	8		
23	–	Новоселицкий	с. Зелёный Гай	3		5	–
24	–	Сторожинецкий	г. Сторожинец	28	5		
25	–	Хотинский	с. Ворничаны		1		
26	–	–	с. Данковцы	1	1		
27	Харьковская	Змиевский	с. Гайдары, Иськов пруд	5	2	6	1
28	–	–	с. Задонецкое	14			
29	–	Изюмский	с. Снежковка	3	2		

Для кариологических исследований было задействовано 18 самцов и 2 самки, собранных в 1980–2013 гг. Хромосомные препараты изготавливались методом раскапывания клеточной суспензии крови по общепринятым методикам с нашими модификациями (Макгрегор, Варли, 1986; Манило, 1989; Радченко, Манило, 2009). После окрашивания препаратов 2% раствором красителя Гимза делящиеся клетки исследовали на стадии метафазы II митоза с помощью микроскопа Primo Star (Karl Zeiss) и программы Axio Vision Rel 4.7 при увеличении 900 (объектив 90, окуляр 10). Было изучено не менее 25 метафазных пластин из каждой популяции, а для сравнительно-кариологического анализа из них отбиралось не менее 5 метафазных пластин с четко выраженной формой хромосом. Описание кариоти-па проводили по таким параметрам: диплоидное число (2n), основное число кариоти-па (NF), длина короткого (Lp), длинного (Lq) плеч и общая длина каждой хро-мосомы, плечевой индекс (AR) — отношение размера длинного плеча хромосомы к размеру более короткого. Форма хромосом (t) определялась по положению цент-

ромеры (по значениям плечевого индекса) согласно классификации, предложенной А. Леваном с соавторами (Levan et al., 1964), с некоторыми модификациями.

Результаты и обсуждение

Изменчивость морфологических признаков. В конце XIX в. Я. Бедряга, изучив материал из Европы (в том числе из окрестностей Харькова), описал новый таксон — «*H. arborea* Var. *orientalis* Bedriaga, 1890». Автор привел ряд морфологических признаков, которые, по его мнению, отличали эту форму от типичной. Среди них: особенности рисунка боковых линий, форма головы и пропорции задних конечностей (Bedriaga, 1890, с. 473). Впрочем, эти признаки подвержены сильному перекрытию с типичным подвидом, что, вероятно, впоследствии и послужило причиной сведения названия «*H. a. orientalis*» в синонимы *H. a. arborea*.

После установления наличия в фауне Украины двух видов квакш было предпринято изучение изменчивости их внешних морфологических признаков (Писанец, Матвеев, 2012). Анализ показал, что по размерам и пропорциям тела закарпатские квакши несколько дифференцируются от других изученных авторами выборок восточноевропейских хилид. Впрочем, эти исследования не позволили определить степень пригодности внешних морфологических признаков для диагностики двух таксонов квакш. Это побудило нас провести дополнительный сравнительный морфологический анализ квакш фауны Украины.

На первом этапе исследований мы изучили выраженность полового диморфизма по использованным признакам, что позволило обнаружить ряд отличий между самцами и самками (табл. 2). В связи с этим последующий анализ проводили с учетом пола.

Результаты дискриминантного анализа 16 абсолютных признаков представлены на рисунке 1. Выборки самцов квакш создают единое облако, хотя и наблюдается некоторое смещение особей из Закарпатья в направлении увеличения значений первой канонической оси (рис. 1а). Судя по значениям факторных нагрузок (табл. 3), с этой переменной наиболее тесно связаны линейные размеры задних конечностей (признаки T., F. и C.s.) и головы (L.c. и Lt.c.). Таким образом, самцы *H. arborea*, в сравнении с *H. orientalis*, характеризуются несколько более короткими конечностями, в частности у них относительно короче бедро и голень (это выплывает и из характера изменчивости индексов L./T. и L./F. — см. табл. 2 и 4). Впрочем, значения этих признаков у самцов обоих видов заметно перекрываются (табл. 5), что не дает возможности применять их для диагностики квакш фауны Украины.

А вот при сравнении самок мы получили несколько иную картину (рис. 1б). В этом случае вдоль первой канонической оси достаточно хорошо отделились выборки квакш из Закарпатской и, частично, Львовской областей. Судя по факторным нагрузкам (табл. 3), такая дифференциация объясняется отличиями в ширине головы и длине бедра, что находит подтверждение и при сравнении индексов (табл. 2 и 4). Вдоль второй канонической оси наблюдается отделение квакш из Харьковской обл. Учитывая знак и величину факторных нагрузок (табл. 3), можно сделать заключение, что самки из Закарпатской и Львовской обл., в сравнении с самками из Черновицкой и Харьковской обл., характеризуются более расширенной головой (в частности, у них больше расстояние между передними краями глаз (Sp.oc.) и ширина века (Sp.p.)), а также более длинной голенью (T.). Впрочем, как и в случае с самцами, значения признаков подвержены существенному перекрытию (табл. 5), что не дает возможности их использования для корректного определения видов.

Некоторый интерес представляют результаты анализа квакш по комплексу

Таблица 2. Среднее значение и стандартное отклонение признаков в четырех региональных выборках квакш. Полужирным шрифтом выделены признаки, по которым обнаружены статистически значимые ($p < 0,05$) половые отличия.

Table 2. Mean and standard deviation of the traits in four regional samples tree frog. In bold signs, which showed statistically significant ($p < 0,05$) sex differences.

Признак	Закарпатская обл.		Львовская обл.		Черновицкая обл.		Харьковская обл.	
	Самцы (n=17)	Самки (n=5)	Самцы (n=37)	Самки (n=5)	Самцы (n=66)	Самки (n=25)	Самцы (n=22)	Самки (n=4)
L	39,02±3,72	40,88±1,97	38,87±3,19	38,16±3,05	42,07±2,30	43,04±4,30	42,71±3,59	41,65±1,58
D.n.o.	2,93±0,27	3,14±0,25	3,07±0,28	3,04±0,22	3,14±0,27	3,11±0,26	3,20±0,30	3,25±0,24
Sp.n.	2,87±0,29	3,06±0,27	3,02±0,29	2,74±0,22	3,14±0,28	3,07±0,40	3,25±0,36	2,95±0,31
L.o.	4,13±0,57	4,18±0,21	3,87±0,36	3,92±0,24	4,29±0,53	4,26±0,44	4,40±0,36	4,33±0,43
L.t.p.	3,05±0,24	2,90±0,19	3,04±0,32	2,88±0,40	3,23±0,41	3,18±0,47	3,09±0,45	2,98±0,44
Sp.p.	4,13±0,42	4,18±0,11	4,17±0,50	4,28±0,38	4,36±0,48	4,72±0,57	4,57±0,44	4,38±0,42
L.t.y.m.	2,01±0,26	2,26±0,18	2,18±0,27	2,08±0,19	2,28±0,25	2,31±0,34	2,21±0,40	2,35±0,25
L./L.c.	3,521±0,172	3,452±0,106	3,474±0,146	3,491±0,179	3,529±0,126	3,593±0,138	3,621±0,097	3,557±0,043
D.r.o./L.c.	0,546±0,022	0,506±0,033	0,548±0,026	0,531±0,047	0,534±0,026	0,525±0,040	0,540±0,027	0,520±0,022
D.r.o./Sp.oc.	0,834±0,027	0,816±0,049	0,825±0,035	0,781±0,049	0,821±0,052	0,781±0,052	0,826±0,044	0,857±0,040
Sp.oc./L.t.c.	0,564±0,019	0,518±0,028	0,561±0,028	0,600±0,035	0,551±0,030	0,565±0,030	0,543±0,027	0,537±0,070
L.t.c./L.c.	1,162±0,039	1,197±0,041	1,186±0,058	1,134±0,063	1,184±0,048	1,192±0,046	1,206±0,038	1,138±0,055
L./F.	2,186±0,094	2,051±0,030	2,098±0,090	2,041±0,110	2,080±0,097	2,101±0,105	2,122±0,088	2,020±0,121
L./T.	2,241±0,052	2,105±0,067	2,148±0,057	2,131±0,114	2,125±0,078	2,115±0,052	2,181±0,088	2,044±0,056
F./T.	1,026±0,035	1,026±0,032	1,025±0,040	1,046±0,061	1,023±0,038	1,009±0,046	1,028±0,025	1,014±0,048
T./C.s.	1,851±0,043	1,792±0,059	1,909±0,095	1,832±0,128	1,878±0,074	1,843±0,085	1,927±0,080	1,904±0,089
T./D.p.	3,755±0,139	3,559±0,306	3,995±0,270	3,910±0,486	3,978±0,233	3,909±0,291	3,800±0,342	4,081±0,193
T./C.int.	9,652±1,274	9,394±0,823	9,810±0,770	9,894±1,500	9,609±0,859	9,749±1,093	9,988±1,013	11,033±0,514

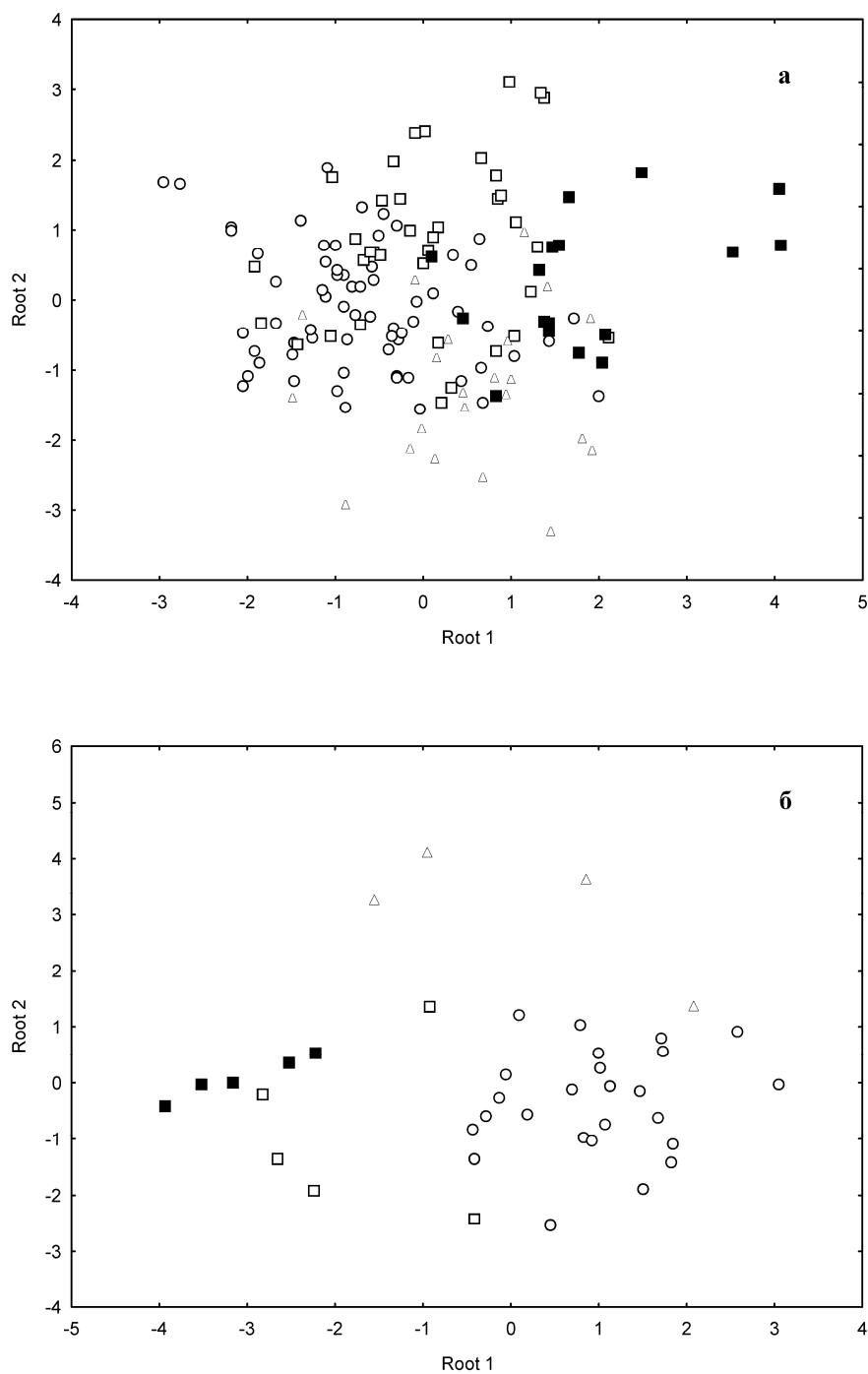


Рис. 1. Расположение выборок самцов (а) и самок (б) квакш в пространстве двух первых канонических переменных: ■ — Закарпатская обл., □ — Львовская обл., ○ — Черновицкая обл., Δ — Харьковская обл.

Fig. 1. Location of samples of males (а) and females (б) tree frog in the space of the first two canonical variables: ■ — Transcarpathian region, □ — Lviv region, ○ — Chernivtsi region, Δ — Kharkiv region.

Таблица 3. Факторные нагрузки двух первых канонических переменных абсолютных значений морфологических признаков самцов и самок квакш фауны Украины.

Table 3. Factor loadings of the first two canonical variables of the absolute values of morphological traits of male and female tree frog fauna of Ukraine.

Признак	Самцы		Самки	
	F1	F2	F1	F2
L.	-0,356	-0,687	0,230	0,038
L.c.	-0,415	-0,461	0,129	0,063
D.r.o.	-0,252	-0,302	0,164	0,017
D.n.o.	-0,237	-0,273	0,011	0,183
Sp.oc.	-0,313	-0,292	0,311	-0,327
Sp.n.	-0,288	-0,403	0,088	0,009
L.o.	-0,111	-0,564	0,120	0,129
Lt.p.	-0,217	-0,097	0,180	-0,067
Lt.c.	-0,405	-0,513	0,168	-0,029
Sp.p.	-0,113	-0,430	0,281	-0,111
L.tym.	-0,373	-0,105	0,104	0,123
F.	-0,562	-0,612	0,132	0,111
T.	-0,602	-0,614	0,240	0,157
C.s.	-0,530	-0,499	0,149	0,041
D.p.	-0,209	-0,616	0,026	0,014
C.int.	-0,394	-0,314	0,098	-0,131
Объясненная дисперсия, %	48,33	31,54	52,19	27,05

морфометрических признаков, что нашло выражение в величине дистанций Махаланобиса между выборками из этих регионов (табл. 4). У самок наблюдается увеличение различий по комплексу признаков в направлении Закарпатская — Львовская — Черновицкая — Харьковская области. При этом наиболее значимые отличия отмечены между выборками квакш из Закарпатской и Харьковской областей, а наименьшие — между особями из Львовщины и Буковины, которые занимают промежуточное положение между двумя другими выборками. У самцов картина в целом довольно похожая, но амфибии из Харьковской обл. по комплексу признаков более близки к квакшам из Закарпатья, чем к особям из Буковины. При этом степень различий между *H. arborea* и *H. orientalis* из Львовской и Черновицкой областей соответствует таковому у самок.

В целом, результаты дискриминантного анализа показали некоторые отличия между квакшами из различных регионов и, особенно, относящихся к разным видам, что проявляется при установлении уровня надежности отнесения каждой конкретной особи к определенной региональной или видовой выборке (табл. 6). Причем, надежность отнесения к своему виду существенно выше, чем к региону, и составляет для самцов почти 94%, а для самок — 100%.

Описание кариотипов. В результате цитогенетического исследования препаратов крови из всех исследуемых точек было еще раз подтверждено, что оба вида имеют одинаковое количество хромосом в диплоидном наборе ($2n = 24$) и одинаковое количество хромосомных плеч (основное число $NF = 48$). После вычисления размера основных параметров хромосом, определения их формы, составления хромосомных формул и проведения сравнительно-кариологического

Таблица 4. Результаты попарного сравнения морфометрических признаков квакш.

Table 4. Results of pairwise comparison of frogs morphometric characters.

Пол/Признаки	Самцы						Самки					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
L	-	+++	++	+++	+++	-	-	-	-	+	-	-
D.n.o.	-	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sp.n.	-	+++	++	+	+	-	-	-	-	-	-	-
L.o.	+	-	-	+++	+++	-	-	-	-	-	-	-
Lt.p.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Sp.p.	-	-	++	-	++	-	-	+	-	-	-	-
L.tym.	+	+++	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
L./L.c.	-	-	+	+	+++	+++	-	+	-	-	-	-
D.r.o./L.c.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
D.r.o./Sp.oc.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Sp.oc./Lt.c.	-	-	+	-	+	-	++	++	-	+	-	-
Lt.c./L.c.	-	-	++	-	-	-	-	-	-	+	-	+
L./F.	++	+++	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L./T.	+++	+++	+	-	-	++	-	-	-	-	-	+
F./T.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T./C.s.	+	-	++	-	-	++	-	-	-	-	-	-
T./D.p.	++	+++	-	-	+	++	-	+	+	-	-	-
T./C.int.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
MD	5,58	7,01	6,24	2,43	4,78	3,93	16,79	20,30	26,58	14,56	24,04	14,75

Примечание. 1 — Закарпатская обл.; 2 — Львовская обл.; 3 — Черновицкая обл.; 4 — Харьковская обл.

Note. 1 — Transcarpathian region, 2—Lviv region, 3—Chernivtsi region, 4—Kharkiv region.

Таблица 6. Результаты дискриминантного анализа: число правильно классифицированных особей по признакам внешней морфологии.

Table 6. Results of discriminant analysis: the number of correctly classifying individuals on the basis of external morphology.

Выборка	1	2	3	4	5	6	Правильно определенные особи	
							выборка	всего
Самцы								
1	Закарпатская обл.	12	2	3	0	-	-	70,6
2	Львовская обл.	1	23	9	4	-	-	62,2
3	Черновицкая обл.	1	4	57	4	-	-	86,4
4	Харьковская обл.	0	14	6	2	-	-	63,6
5	<i>H. arborea</i> (все)	-	-	-	-	10	7	58,8
6	<i>H. orientalis</i> (все)	-	-	-	-	2	123	98,4
Самки								
1	Закарпатская обл.	5	0	0	0	-	-	100
2	Львовская обл.	0	5	0	0	-	-	100
3	Черновицкая обл.	0	0	25	0	-	-	100
4	Харьковская обл.	0	0	1	3	-	-	75,0
5	<i>H. arborea</i> (все)	-	-	-	-	5	0	100,0
6	<i>H. orientalis</i> (все)	-	-	-	-	0	34	100,0

Таблица 5. Сравнение квакш фауны Украины по некоторым морфометрическим признакам. Полу жирным шрифтом выделены признаки, по которым обнаружены статистически значимые межвидовые отличия ($p < 0,05$).

Table 5. Comparison of tree frog fauna of Ukraine on some morphometric characters. In bold signs, which showed statistically significant interspecific differences ($p < 0,05$).

Вид/Признак	<i>H. arborea</i>				<i>H. orientalis</i>			
	Самцы (n=17)		Самки (n=5)		Самцы (n=125)		Самки (n=34)	
	M±SD	min-max	M±SD	min-max	M±SD	min-max	M±SD	min-max
L.	39,02±3,72	32,8-43,8	40,88±1,97	38,5-43,4	41,24±3,21	30,8-49,0	42,16±4,22	33,9-51,0
D.n.o.	2,93±0,27	2,5-3,5	3,14±0,25	2,9-3,5	3,13±0,28	2,4-3,7	3,12±0,25	2,6-3,8
Sp.n.	2,87±1,08	2,4-3,3	3,06±0,27	2,6-3,3	3,13±0,30	2,5-3,9	3,01±0,38	2,2-4,0
L.tym.	2,01±0,26	1,6-2,5	2,26±0,18	2,0-2,5	2,24±0,28	1,4-3,0	2,28±0,32	1,8-3,3
L./F.	2,186±0,094	2,04-2,33	2,051±0,030	2,02-2,09	2,092±0,094	1,91-2,39	2,082±0,109	1,87-2,29
L./T.	2,241±0,052	2,15-2,34	2,105±0,067	2,04-2,18	2,142±0,076	1,93-2,37	2,109±0,067	2,00-2,29
T./D.p.	3,755±0,139	3,51-3,96	3,559±0,306	3,24-4,06	3,952±0,273	3,25-4,66	3,929±0,311	3,50-4,81
L.t.c./L.c.	1,162±0,039	1,09-1,23	1,197±0,041	1,17-1,27	1,188±0,050	1,04-1,39	1,177±0,054	1,03-1,28
T./C.s.	1,851±0,043	1,78-1,94	1,792±0,059	1,71-1,86	1,896±0,084	1,73-2,18	1,849±0,092	1,61-1,99
Sp.oc./L.t.c.	0,564±0,019	0,53-0,60	0,518±0,028	0,47-0,55	0,553±0,029	0,48-0,63	0,567±0,039	0,47-0,64

Таблица 7. Морфологические характеристики и плечевые индексы хромосом.

Table 7. Morphological characteristics and brachial index chromosomes.

Место сбора	Львовская обл., Николаевский р-н, окр. с. Подлесье		Львовская обл., Турковский р-н, окр. пгт. Борыня		Черновицкая обл.		Закарпатская обл.		Харьковская обл.	
	A.R.	tx	A.R.	tx	A.R.	tx	A.R.	tx	A.R.	tx
1	1,44±0,03	M	1,51±0,07	M	1,44±0,04	M	1,49±0,05	M	1,70±0,01	M
2	1,37±0,03	M	1,37±0,05	M	1,41±0,03	M	1,29±0,04	M	1,43±0,02	M
3	2,87±0,30	sM	1,81±0,02	sM	1,89±0,04	sM	1,96±0,03	sM	2,82±0,35	sM
4	3,31±0,26	sT	3,67±0,13	sT	4,01±0,14	sT	4,12±0,04	sT	3,40±0,34	sT
5	2,62±0,26	sM	2,32±0,17	sM	2,52±0,27	sM	1,90±0,02	sM	1,97±0,02	sM
6	3,40±0,33	sT	3,40±0,31	sT	3,33±0,32	sT	3,99±0,16	sT	4,56±0,25	sT
7	1,76±0,11	sM	1,23±0,02	M	1,91±0,09	sM	1,98±0,19	sM	1,44±0,05	M
8	1,70±0,07	M	1,95±0,07	sM	1,61±0,08	M	1,93±0,12	sM	1,65±0,06	M
9	2,39±0,04	sM	1,95±0,07	sM	1,9 ±0,02	sM	3,10±0,05 2,21±0,09	sT sM	1,92±0,09	sM
10	1,77±0,06	sM	1,84±0,04	sM	1,84±0,07	sM	1,87±0,02	sM	2,08±0,05	sM
11	1,82±0,06	sM	1,80±0,06	sM	1,72±0,07	sM	2,01±0,11	sM	1,70±0,14	sM
12	1,51±0,03	M	1,52±0,05	M	1,43±0,03	M	1,70±0,1	M	1,52±0,03	M

Примечание. A.R. — плечевой индекс, tx — тип хромосом (определялся по пограничным показателям плечевого индекса: M — 1.0–1.7; sM — 1.71–3.0; sT — 3.1–7 и больше (Levan et al, 1964).

Note. A.R. — Brachial index, tx — type chromosomes (determined by the boundary indications brachial index: M — 1.0–1.7; sM — 1.71–3.0; sT — 3.1–7 and more (Levan et al, 1964).

анализа, установлено, что диплоидные наборы исследованных популяций *H. orientalis* различаются только формой одной пары хромосом: восточные квакши из Харьковской обл. имеют хромосомную формулу: $2n = 10M + 10sM + 4sT = 24$ (табл. 7, рис. 5), а из Львовской (окр. пгт Борыня и окр. с. Подлесье) и Черновицкой области — одинаковое количество мета-, субмета- и субтелоцентрических хромосом в своих кариотипах: $2n = 8M + 12sM + 4sT = 24$ (табл. 7, рис. 2–4).

Хромосомная формула обыкновенной квакши из Закарпатской обл. значительно отличается от таковых восточного вида не только по морфологии нескольких пар мета- и субметацентрических хромосом, но и по наличию одной гетероморфной пары: $2n = 6M + 12sM + 4sT + 2sT/sV = 24$ (табл. 7, рис. 6).

Вторичные перетяжки обнаружены на большинстве метафазных пластин у обоих исследованных видов на 9 паре хромосом, включая и гетероморфную (рис. 2–6), а также на нескольких метафазных пластинах на коротком плече второй пары хромосом у *H. orientalis* из Харьковской обл.

Сравнительно-кариотипический анализ. Кариологические исследования квакш группы *H. arborea* начались еще в начале прошлого века и сводились только к подсчету хромосом в диплоидных и гаплоидных наборах. хромосом в гаплоидном наборе (Bataillon, 1930; Bushnell et al., 1930; Iriki, 1930, Morescalchi, 1965 и др.). В начале 1960-х гг. японскими цитогенетиками Т. Сето и С. Макино был исследован кариотип *H. a. japonica*. Кроме подсчета хромосом в диплоидных наборах, авторы описали их морфологию, разделили кариотип на две размерные группы и впервые выявили гетероморфизм, а также наличие спутничных хромосом в шестой паре (Seto, Makino, 1964).

Первое описание кариотипа *H. arborea* (= *H. orientalis*) с территории Украи-

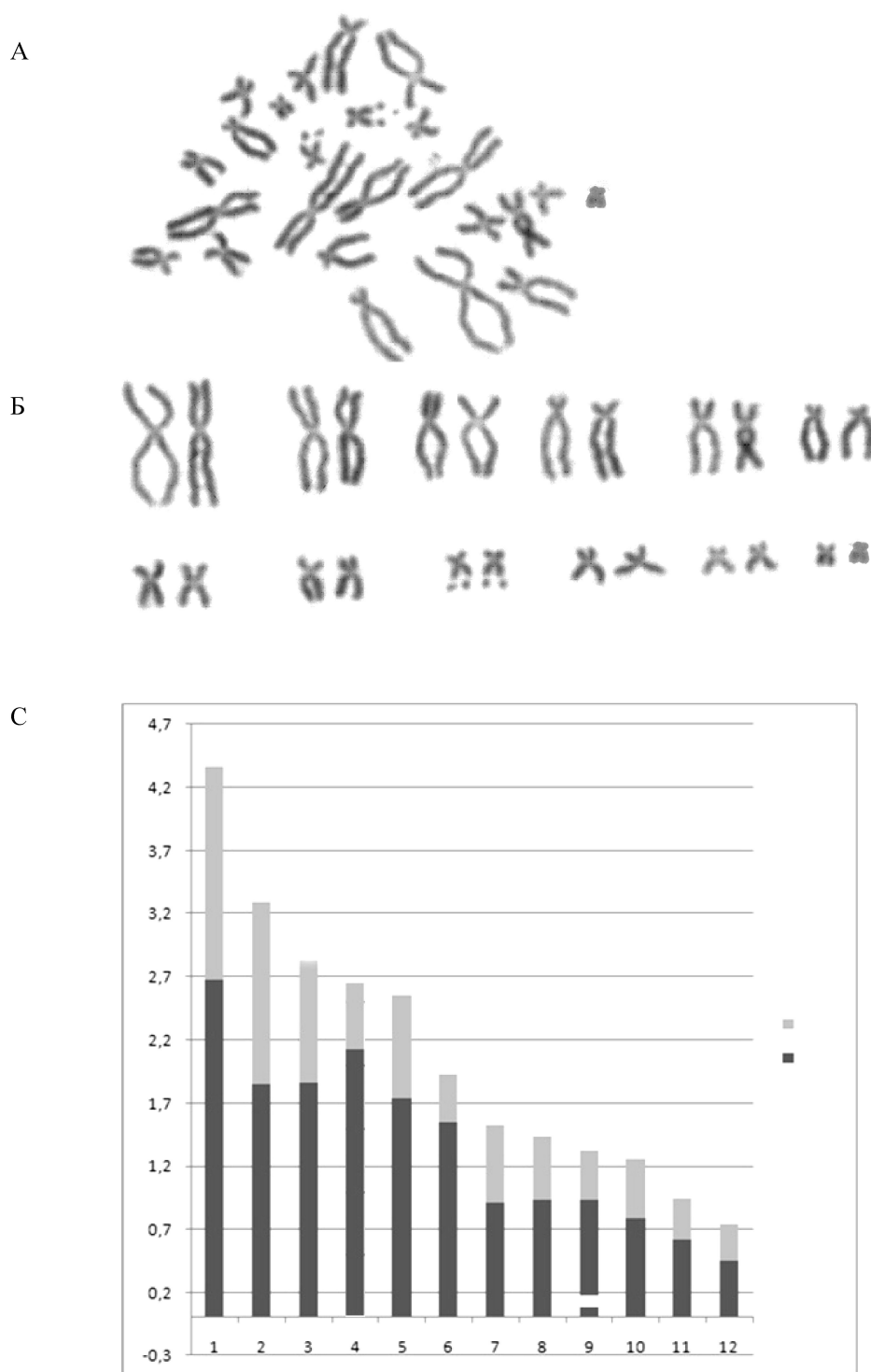


Рис. 2. Кариотип *Hyla orientalis* из Львовской области, Николаевского р-на, окр. с. Подлесье: А — метафазная пластинка; Б — кариограмма, С — идиограмма.

Fig. 2. The karyotype of *Hyla orientalis*, Lviv region, Lviv region, Mykolaiv district, Pidlissia vil.: А — metaphase plate, Б — karyogram, С — ideogram.

А



Б

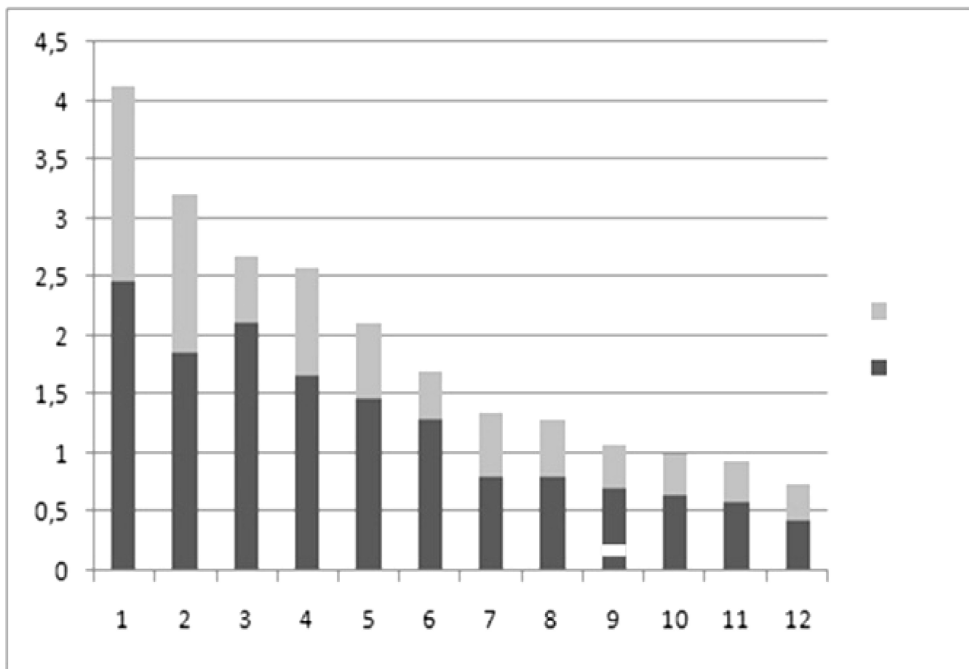


Рис. 3. Кариотип *Hyla orientalis* из Львовской области, Турковского р-на, окр. с. Борыня: А — кариограмма, Б — идиограмма.

Fig. 3. Karyotype of *Hyla orientalis*, Lviv region, Turka district, Borynia vil.: А — karyogram, Б — ideogram.

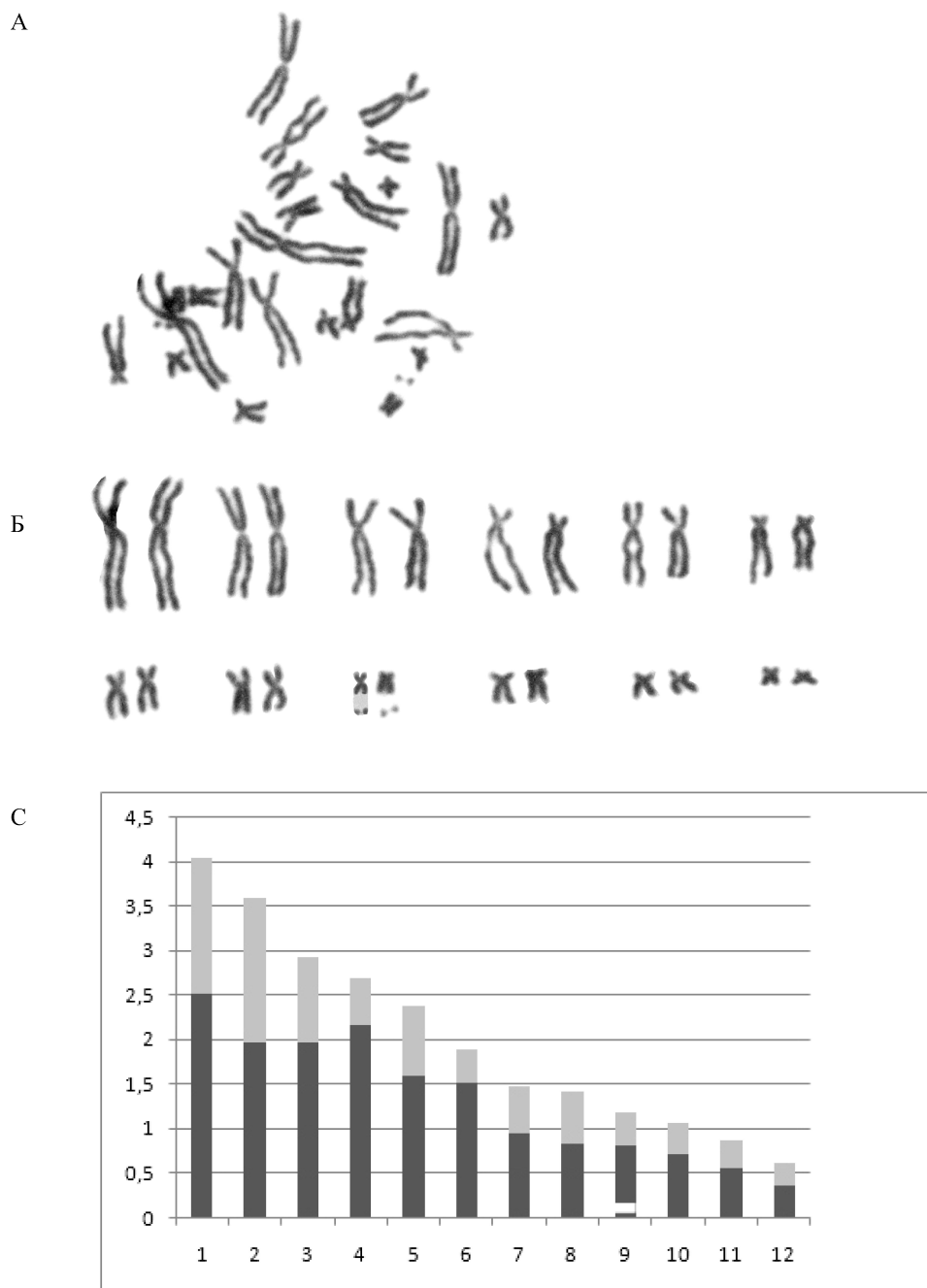


Рис. 4. Кариотип *Hyla orientalis* из Черновицкой области: а — метафазная пластинка с клетки крови, б — кариограмма, с — идиограмма.

Fig. 4. Karyotype of *Hyla orientalis*, Chernivtsi region: A — metaphase plate with red blood cells, b — karyogram, b — ideogram.

ны сделано нами несколько лет назад (Манило, Радченко, 2008). Но, поскольку для исследования было использовано очень мало материала (одна выборка из Киевской обл.), а также произошли таксономические изменения в группе квакш, в том числе и с территории Украины, позже мы провели повторное сравнительно-кариологическое исследование уже обоих видов и на более обширном материале (Писанец и др., 2011). К сожалению, в результате не выявлены безоговорочные видоспецифичные различия между кариотипами *H. arborea* и *H. orientalis*. В цитируемой работе мы впервые описали кариотип *H. arborea*, который, по нашим предварительным сведениям, включал 4 пары мета-, 5 пар субмета-, 2 пары субтелоцентриков и одну гетероморфную пару — мета- / субметацентрик. Новые исследования, основанные на размерах плечевых индексов, позволили уточнить морфологию некоторых пар хромосом, включая и 9-ю гетероморфную пару, которая состоит из субмета- / субтелоцентрика. На наш взгляд, именно она является маркерной в определении кариологических различий между исследуемыми видами (табл. 7).

Сравнительный анализ морфологических характеристик хромосом восточной квакши, приводимых в настоящей работе, показал, с одной стороны, кариологическую однородность животных из Черновицкой и Львовской областей: $2n = 8M + 12sM + 4sT = 24$, а с другой — отличия в морфологии некоторых пар хромосом в кариотипе из Харьковской области: увеличение количества метацентриков и уменьшение субметацентриков на одну пару — $2n = 10M + 10sM + 4sT = 24$ (табл. 7, рис. 5). Если учесть, что Харьковская область является типовой территорией для *H. orientalis*, то и кариотип из этой территории также можно считать типовым для этого вида, а кариотипы из других изученных участков ареала — производными от типового. Выявленная нами переменность в морфологии хромосом может свидетельствовать или о наличии каких-либо эволюционных процессов внутри вида, или о влиянии на него неких внешних факторов мутагенного характера. В определенной мере эти выводы совпадают с выводами ранее опубликованной работы по кариологии квакш фауны Украины (Писанец и др., 2011), где также обнаружена межпопуляционная кариотипическая изменчивость, проявляющаяся в переменности морфологических параметров некоторых пар хромосом у *H. orientalis*.

В результате сравнительно-кариологического исследования нам не удалось определить цитогенетическим методом зону интерградации исследуемых видов, поскольку в кариотипах квакш из Львовской обл., которая ближе всего расположена к ареалу обыкновенной квакши, не обнаружена характерная для кариотипа *H. arborea* маркерная гетероморфная пара хромосом.

Выводы

Анализ внешних морфологических признаков показал некоторые отличия между *H. arborea* и *H. orientalis* из Украины по размерам и пропорциям тела (в частности, по относительным размерам задних конечностей и параметрам, описывающим ширину головы). Однако признаки, которые можно применять для определения квакш в полевых условиях или для диагностики музейных образцов, среди использованных нами параметров не выявлены.

В результате повторного сравнительно-кариологического анализа *H. arborea* с территории Закарпатской области, и *H. orientalis* — Харьковской области, а также с учетом данных первичного исследования кариотипа восточной квакши из ранее не изученных популяций Черновицкой и Львовской областей было установлено:

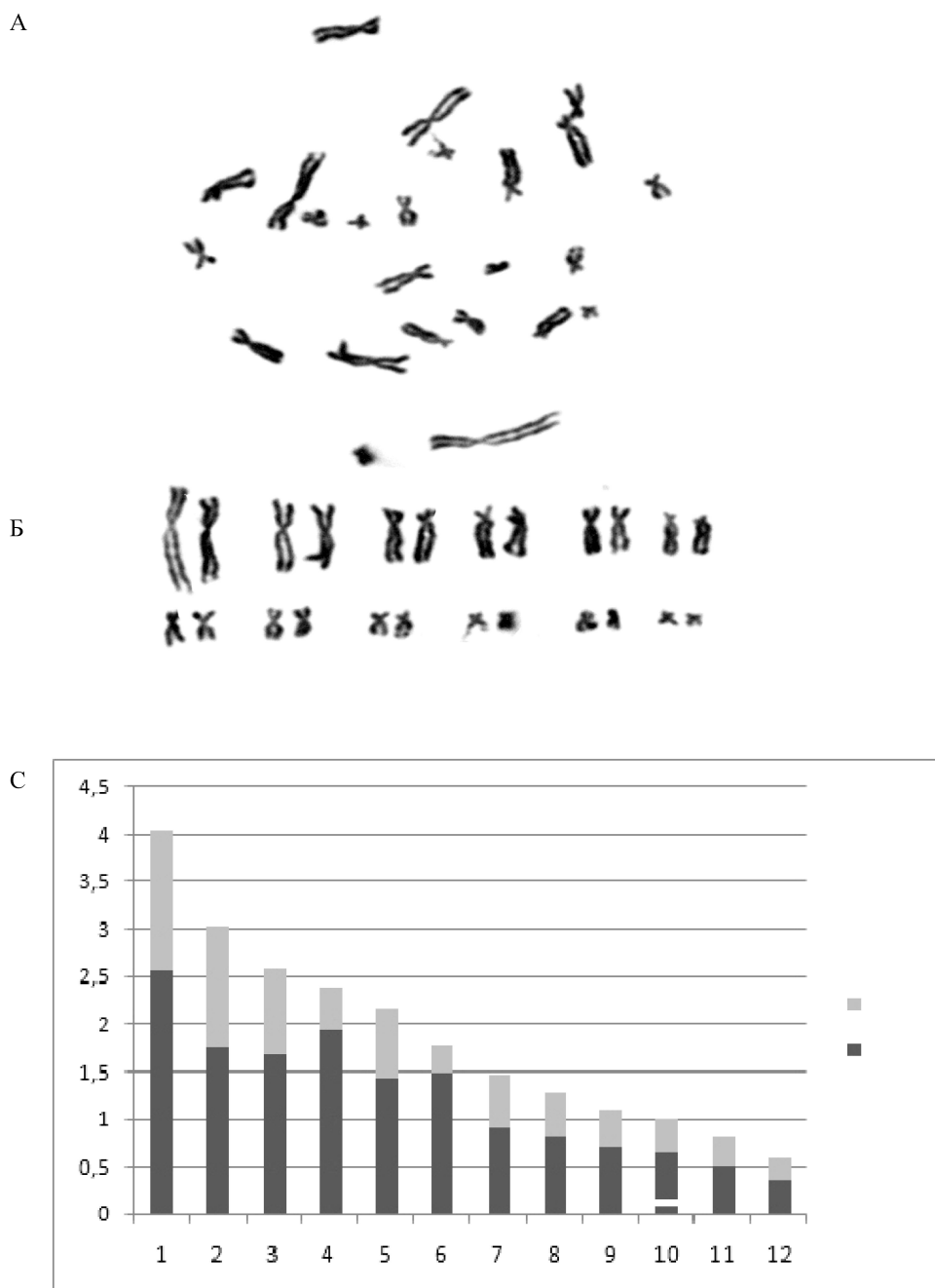


Рис. 5. Кариотип *Hyla orientalis* из Харьковской области: а — метафазная пластинка с клетки крови, б — кариограмма, с — идиограмма.

Fig. 5. Karyotype of *Hyla orientalis*, Kharkiv region: A — metaphase plate with red blood cells, b — karyogram, c — ideogram.

А



Б



С

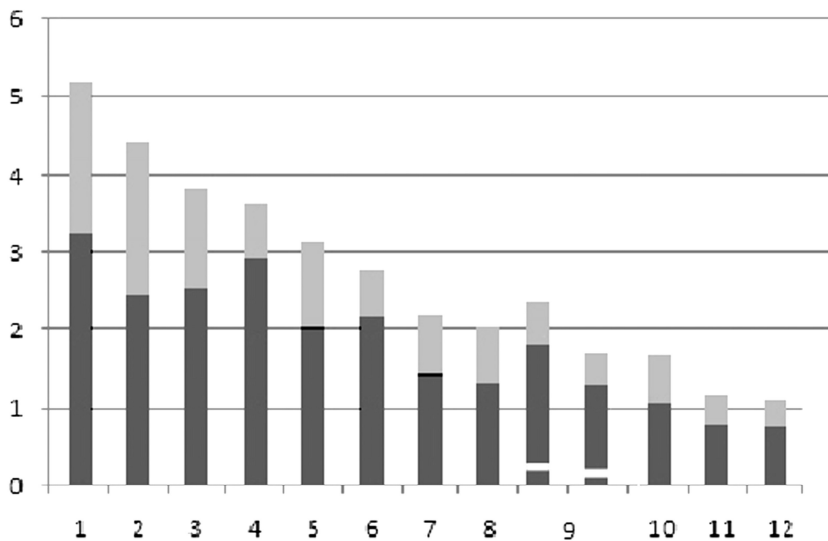


Рис. 6. Кариотип *Hyla arborea* из Закарпатской области: а — метафазная пластинка с клетки крови, б — кариограмма, с — идиограмма.

Fig. 6. Karyotype of *Hyla arborea* from Transcarpathian region.: A — metaphase plate with red blood cells, b — karyogram, c — ideogram.

1. Диплоидные наборы восточной и обыкновенной квакш включают 24 двуплечие хромосомы. Принципиальные различия касаются только морфологических характеристик отдельных пар хромосом, а главное отличие — это присутствие в кариотипе обыкновенной квакши маркерной гетероморфной пары хромосом sT/sM.
2. Все исследованные экземпляры восточной квакши из западных регионов Украины имели абсолютно идентичный кариотип $2n = 8M + 12sM + 4sT$, который отличался от такового с типичной территории вида (Харьковская обл.) $2n = 10M + 10sM + 4sT$ и описанного нами ранее (Писанец и др., 2011) $2n = 6M + 14sM + 4sT$. Различия касаются морфологии нескольких пар мета-/ субметацентрических хромосом, что можно объяснить либо погрешностями промеров при вычислении плечевого индекса и определении формы хромосом, либо разной степенью спирализации исследуемых хромосом.
3. Зону интерградации двух обитающих на территории Украины видов квакш кариологическим методом установить не удалось. В связи с этим можно предположить, что либо она есть, но очень узкая и прерывистая, либо ареалы видов не перекрываются.

Авторы искренне признательны А.В. Коришуну за предоставление материала из Харьковской обл.

- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. — М. : Просвещение. — 1977. — 415 с.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. — М. : Т-во науч. изд. КМК, 1999. — 298 с.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. — М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. — 139 с.
- Макгрегор Г., Варли Дж. Метод работы с хромосомами. — М. : Мир. — 1986. — 262 с.
- Манило В.В. Кариологическое исследование рептилий // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. — Киев, 1989. — С. 100–109.
- Манило В.В., Радченко В.И. Кариологическое исследование бесхвостых земноводных Украины // Праці Укр. герпетол. т-ва. — 2008. — № 1. — С. 29–38.
- Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю. Аллозимная изменчивость и генетические связи обыкновенной квакши *Hyla arborea* (L., 1758) (Amphibia: Hylidae) горного Крыма // Цитология и генетика. — 1999. — **33**, № 1. — С. 44–48.
- Никольский А.М. Земноводные (Amphibia). — Петроград : Типография Росс. Акад. Наук. — 1918. — 309 с.
- Писанец Е.М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). — Киев : Зоомузей ННПМ НАН Украины. — 2007. — 312 с.
- Писанец Е.М., Манило В.В., Матвеев А.С. Предварительные материалы по изменчивости обыкновенной, *Hyla arborea* и восточной, *H. orientalis* квакш Восточной Европы (Amphibia, Hylidae) // Праці Укр. герпетол. т-ва. — 2011. — № 3. — С. 128–138.
- Писанец Е.М., Матвеев А.С. Предварительные материалы по изменчивости квакш (Amphibia, Hylidae) Восточной Европы // Материалы Пятого съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского (Минск, 25–28 сентября 2012 г.). — Минск : Право и экономика, 2012. — С. 241–248.
- Радченко В.И., Манило В.В. Сравнительно-кариологический анализ жаб рода *Bufo* (Anura, Amphibia) с территории Украины // Вестн. зоологии. — 2009. — **43**, № 6. — С. 575–581.
- Таращук В.І. Земноводні та плазуни. — К. : Вид-во АН УРСР. — 1959. — 246 с. (Фауна України; Т. 7).
- Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. — М. : Сов. наука. — 1949. — 390 с.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев : Наук. думка, 1980. — 268 с.
- Bataillon E. Etudes analytiques et experimentales sur les ritamus cinetiques dans l'oeuf (*Hyla arborea*, *Paracentrotus lividus*, *Bombux miro*) // Arch. boil. — 1930. — 40. — P. 439–540.
- Bushnell R.J., Bushnell E.P., Parker M.V. A chromosome study of five members of the famili Hylidae // J. Tenn. Acad. Sci. — 1930. — **14**. — P. 209–215.

- Bedriaga J. von.* Die Lurchfauna Europa's. I. Anura. Froschlurche // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. — (1889) 1890. — **3**. — P. 466–622.
- Iriki S.* Studies on amphibian chromosomes I. On the chromosomes of *Hyla arborea Japonica* Guenther // Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. — 1930, Ser. B. 5. — P. 1–17.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A.* Nomenclature for centromeric positions on chromosomes // Hereditas. — 1964. — **55**, N 1. — P. 115–124.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M., Skorinov D.V.* Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii*, from the Talysh mountains // Russ. J. of Herpetology. — 2006. — **13**, N 3. — P. 187–206.
- Morescalchi A.* Il corredo cromosomico di *Hyla arborea arborea* (L.) e di *Hyla regilla* Baird and Girard: il problema dei cromosomi sessuali e l'evoluzione del cariotipo di *Hyla* // Cariologia. — 1965. — **18**, N 2. — P. 193–206.
- Seto T., Makino S.* On the Heteromorphism in an Autosomal Pair in the Japanese Tree Frog // Proc. Jap. Acad. — 1964. — **40**. — P. 862–865.
- Stöck M., Dubey S., Klütsch C.* et. al. Mitochondrial and nuclear phylogeny of circum-Mediterranean tree frogs from the *Hyla arborea* group // Mol. Phyl. and Evol. — 2008. — **49**, is. 3. — P. 1019–1024.
- Stöck M., Dufresnes C., Litvinchuk S.N.* et. al. Cryptic diversity among Western Palearctic tree frogs: Postglacial range expansion, range limits, and secondary contacts of three European tree frog lineages (*Hyla arborea* group) // Mol. Phyl. and Evol. — 2012. — **65**, is. 1. — P. 1–9.
- Zawadzki A.* Fauna der galizisch-bukowinischen Wirbelthiere. Eine systematische Übersicht der in diesen Provinzen vorkommenden Säugethiere, Vögel, Amphibien und Fische, mit Rücksicht auf ihre Lebensweise und Verbreitung. — Stuttgart. — 1840. — **8**. — 195 s.

УДК 591.3

СТАЛІСТЬ ЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТКУ І ОЦІНКА СТАНУ ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ПРУДКОЇ ЯЩІРКИ, *LACERTA AGILIS* (SAURIA, LACERTIDAE)

О.А. Муравинець, О.Ю. Марущак

ННЦ «Інститут біології», КНУ ім. Тараса Шевченка,
проспект Академіка Глушкова, 2, Київ, 03022 Україна
E-mail: ramota1022@meta.ua; vse_okei@bigmir.net

Сталість ембріонального розвитку і оцінка стану природних популяцій прудкої ящірки, *Lacerta agilis* (Sauria, Lacertidae). Муравинець О.А., Марущак О.Ю. — Шляхом дослідження та статистичного опрацювання 25 білатеральних ознак фолідозу з'ясовано рівень асиметрії 8 вибірок прудкої ящірки з 6 областей України. На основі отриманих даних була дана оцінка сталості онтогенетичного розвитку ящірок та умов існування для кожної з представлених популяцій. У більшості вибірок показаний низький рівень сталості розвитку, що відповідає незадовільним умовам існування, а частина характеризується нестабільним розвитком, що дозволяє оцінити умови існування цього виду в даних місцевостях як критичні. Було визначено найбільш репрезентативні ознаки фолідозу для даних популяцій, що показують найближче до середнього значення рівня флуктуаційної асиметрії кожної окремої вибірки.

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, білатеральні ознаки фолідозу, асиметричність розвитку, сталість ембріогенезу, стан середовища.

Sustainability of embryonic development and estimation of sand lizard, *Lacerta agilis* (Sauria, Lacertidae) natural populations. Muravinec O.A., Maruschak O.Y. — Through the research and statistical study of 25 bilateral pholidosis traits the level of asymmetry of 8 samples of sand lizard from 6 regions of Ukraine was found. On the basis of this data the sustainability of ontogenetic development of lizards and living conditions for each of the represented populations was assessed. Thus, in most samples a low level of sustainability was indicated, that meets the unsatisfactory conditions of existence, and some are characterized by unstable development, to assess the conditions of existence of this species in these areas as critical. There were determined the most representative traits of pholidosis for these populations, that shows the closest figure to the mean level of fluctuation asymmetry of each individual sample.

Key words. *Lacerta agilis*, bilateral pholidosis traits, asymmetric development, embryogenesis sustainability, the state of the environment.

Вступ

У білатерально симетричних тварин розвиток гомологічних ознак з обох боків тіла в нормі є однаковим (Астауров, 1974). Висока сталість онтогенезу підтримується на базі генетичної коадаптації при оптимальних умовах середовища. Зміна будь-якого з цих параметрів веде до порушень розвитку, що ідентифікуються за рівнем онтогенетичного шуму (флуктуаційної асиметрії). Найпоширенішими серед причин виникнення ФА є деградація середовища проживання, його забруднення, гібридизація, інбридинг, невеликий розмір популяції і розміщення її на межі ареалу (Herczeg et al., 2005).

Стабільність розвитку, як здатність організму розвиватися без порушень і помилок, виступає як онтогенетична характеристика стану організму, морфологічна міра генетичної коадаптації і впливу середовищного стресу. Окрім того, зміни, що виявляються при дослідженні сталості розвитку, відображають зміни загального стану всього організму (Захаров и др., 2001). Асиметричність прояву ознак фолідозу, які формуються у другій половині ембріонального розвитку прудкої ящірки (Яблоков, 1976), можна використовувати в якості індикатора сталості ембріонального розвитку.

Причини виникнення флуктуаційної асиметрії були і залишаються предметом дослідження багатьох вчених (Астауров, 1927; Вейль, 1968; Жданова, 2003; Гелашвили и др., 2004; Palmer, 1996). Одним з поширених напрямків є вивчення її зв'язку зі сталістю онтогенетичного розвитку і використання цього показника як міри середовищного стресу (Захаров, 2001; Гелашвили, 2007; Гуртяк, 2012; Белоусов, 2013; Moller, 1997; Herczeg et al, 2005).

Матеріал та методи

Загальний обсяг обробленого матеріалу становить 309 особин. Його стислу характеристику надано в таблиці 1.

Кожну ящірку було проаналізовано за 25 білатеральними ознаками (див. рис. 1, А – Г) за такою схемою: 1 – кількість задньоносових щитків; 2 – передньовиличних щитків; 3 – передчочномкових щитків; 4 – верхньогубних (ВГ) щитків до підчочномкового (ПО); 5 – кількість ВГ щитків після ПО; 6 – кількість нижньогубних (НГ) щитків; 7 – кількість НГ, що стикаються з великим нижньощелепним (НЩ); 8 – кількість НЩ щитків; 9 – кількість надчочномкових (НОЯ) щитків; 10 – кількість верхньовійкових щитків; 11 – кількість нижньовійкових щитків (НВ); 12 – кількість НВ щитків, що стикаються з ПО; 13 – кількість очномково-скроневищитків; 14 – кількість верхньоскроневищитків (ВС); 15 – кількість щитків, що стикаються з ВС від великого НВ до тім'яних; 16 – кількість щитків між 1-м ВС і вушних отвором; 17 – кількість лусочок, що прилягають до тім'яних щитків; 18 –

Таблиця 1. Характеристика обробленого матеріалу.

Table 1. Characteristics of the treated material.

Локалітет	Дата збору	Об'єм вибірки, п	Зборщик	Місцезнаходження колекції
о. Труханів, м. Київ	18.05.2008	68	А.Ю. Малюк	ІЗНАНУ*
хут. Ровжи, Київська обл.	28.07.2007	68	А.Ю. Малюк	ІЗНАНУ
м. Ужгород, Закарпатська обл.	09–10. 06. 2009	47	В.М. Песков	ІЗНАНУ
оз. Пісочне, Волинська обл.	17.06.2009	26	В.М. Песков	ІЗНАНУ
с. Дубівка, Рівненська обл.	22–25. 06. 2014	28	О.Ю. Марушак	власні дані
с. Мостище, Київська обл.	–	18	А.Ю. Малюк	ІЗНАНУ
с. Майдан, Житомирська обл.	–	29	А.Ю. Малюк	ІЗНАНУ
Стрільцівський степ, Луганська обл.	–	25	Т.І. Котенко	ІЗНАНУ

Примітка. * ІЗНАНУ – Інститут зоології НАН України.

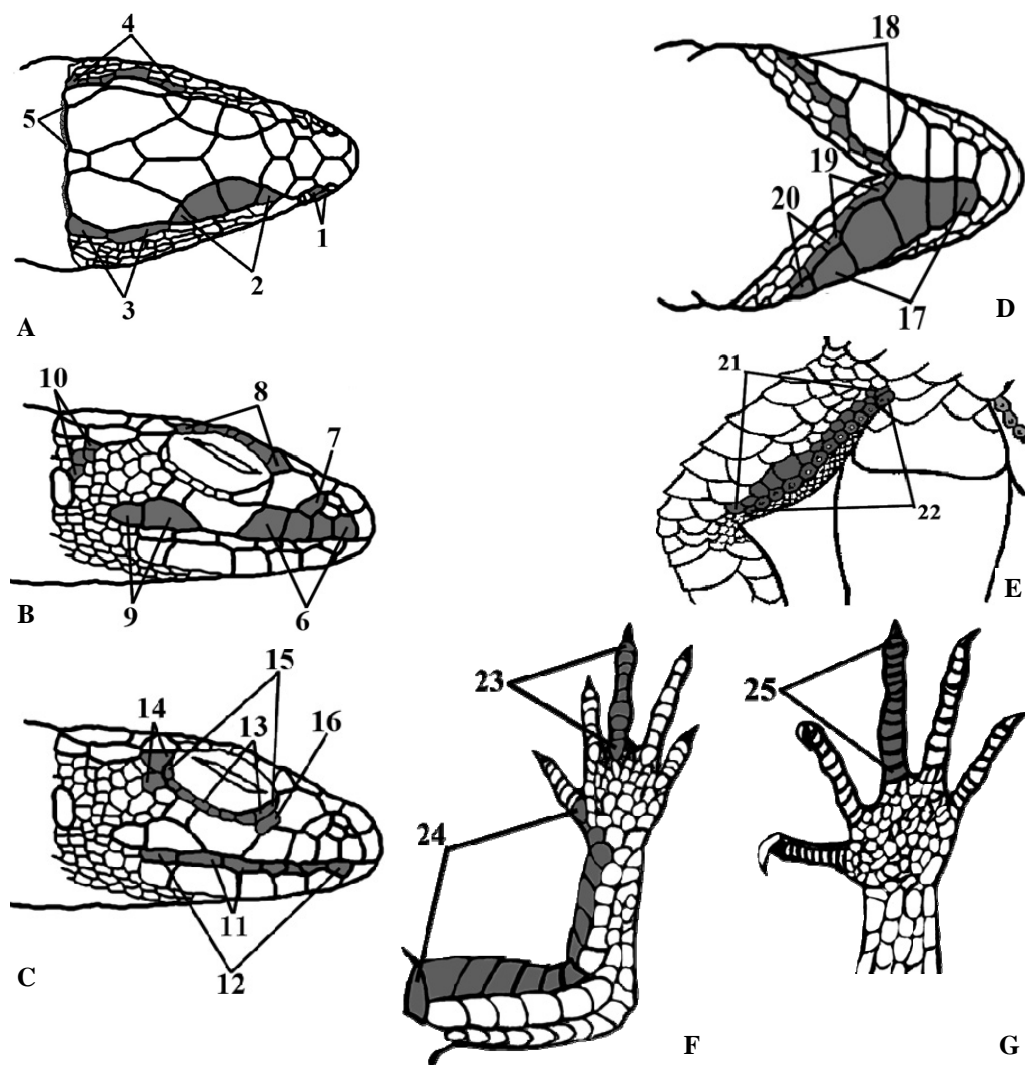


Рис. 1. Схема розташування щитків і лусочок на тілі прудкої ящірки. 1 – задньоносові щитки; 2 – надочномкові щитки; 3 – верхньоскроневі щитки; 4 – щитки, що стикаються з верхньоскроневим (ВС) від великого НВ до тім'яних; 5 – лусочки, що прилягають до тім'яних щитків; 6 – верхньогубні (ВГ) щитки до піччюямкового (ПО); 7 – передньовиличні щитки; 8 – верхньовійкові щитки; 9 – ВГ щитки після ПО; 10 – щитки між 1-м верхньоскроневим (ВС) і ушним отвором; 11 – нижньогубні (НГ), що стикаються з великим нижньощелепним (НЩ) щитком; 12 – НГ щитки; 13 – нижньовійкові (НВ) щитки, що стикаються з ПО; 14 – очномково-скроневі щитки; 15 – НВ щитки; 16 – передчюямкові щитки; 17 – НЩ щитки. 18 – горлові лусочки уздовж всього ряду НЩ до НГ; 19 – горлові лусочки, що стикаються з передостаннім НЩ щитком; 20 – горлові лусочки, що стикаються з останнім НЩ щитком; 21 – лусочки зверху (вздовж) ряду стегнових пор; 22 – стегнові пори; 23 – надпальцеві щитки на середньому пальці кисті; 24 – луски у верхньому ряду на плечі і передпліччі від основи 1-го пальця кисті; 25 – підпальцеві щитки на середньому пальці кисті.

Fig. 1. Localization of squamas and scales on the body of sand lizard. 1 – postnasals; 2 – supraoculars; 3 – supratemples; 4 – squamas, that touches the supratemples (ST) from the biggest under eyelash to crowns; 5 – squamas, that adjoin to the crowns; 6 – supralabials (SL) before the supraocular one (SO); 7 – precheekbones; 8. supraeyelashes; 9 – supralabials that goes after underoculars; 10 – squamas, that goes behind the first supratemple (ST) and the earhole; 11 – underlabials, that touches the large underjaw (UJ) squama; 12 – underlabials; 13 – undereyelashes (UE), that touches to underoculars; 14 – ocularo-temple; 15 – underoculars; 16 – preoculars; 17 – underjaws; 18 – throat squamas situated along the line of underjaws up to underlabials; 19 – throat squamas, that touches to the penultimate underjaw squama; 20 – throat squamas, that touches the last underjaw squama; 21 – squamas, situated over the line of tight pores; 22 – tight pores; 23 – overfinger squamas on the middle finger; 24 – squamas situated on the upper line of squamas on the shoulder and forearm; 25 – underfinger squamas on the middle finger of the hand.

Таблиця 2. Результати статистичної обробки даних за вибірками.

Table 2. Results of statistical data processing of samples.

Локалітет	Об'єм вибірки, n	СЧАПО, $M \pm m$	t-критерій Стьюдента	Бальна оцінка	Оцінка сталості онтогенетичного розвитку прудкої ящірки та умов існування її популяцій
о. Труханів, м. Київ	68	$0,38 \pm 0,09$	4,22***	5	Розвиток не стабільний. Стан середовища критичний
хут. Ровжи, Київська обл.	68	$0,31 \pm 0,08$	3,88***	4	Низький рівень сталості розвитку. Стан середовища незадовільний
м. Ужгород, Закарпатська обл.	47	$0,33 \pm 0,08$	4,13***	4	Низький рівень сталості розвитку. Стан середовища незадовільний
оз. Пісочне, Волинська обл.	26	$0,34 \pm 0,09$	3,78***	4	Низький рівень сталості розвитку. Стан середовища незадовільний
с. Дубівка, Рівненська обл.	28	$0,33 \pm 0,08$	4,13***	4	Низький рівень сталості розвитку. Стан середовища незадовільний
с. Мостище, Київська обл.	18	$0,35 \pm 0,10$	3,50**	5	Розвиток не стабільний. Стан середовища критичний
с. Майдан, Житомирська обл.	29	$0,31 \pm 0,07$	4,43***	4	Низький рівень сталості розвитку. Стан середовища незадовільний.
Стрільцівський степ, Луганська обл.	25	$0,34 \pm 0,07$	4,85***	4	Низький рівень сталості розвитку. Стан середовища незадовільний

Примітка. ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

кількість горлових лусочок, що стикаються з передостаннім НЩ щитком; 19 – кількість горлових лусочок, що стикаються з останнім НЩ щитком; 20 – кількість горлових лусочок уздовж всього ряду НЩ до НГ; 21 – кількість лусочок у верхньому ряду на плечі і передпліччі від основи 1-го пальця кисті; 22 – кількість стегнових пор; 23 – кількість лусочок зверху (вздовж) ряду стегнових пір; 24 – кількість надпальцевих щитків на середньому пальці кисті; 25 – кількість підпальцевих щитків на середньому пальці кисті. Кожна ознака була проаналізована на лівій і правій сторонах.

Статистична обробка включала розрахунок різниці між величинами ознаки на лівій і правій стороні тіла (L-R, де L – величина ознаки на лівій стороні, R – на правій), перевірку на нормальність розподілу даних в кожній групі, яка проводилася з використанням критеріїв Шапіро-Уїлка, Лілліфорса і Колмогорова-Смірнова. Проводився підрахунок кількості особин з асиметрією кожної з ознак (якщо L-R не дорівнює 0, то ознака у тварини має асиметрію) та визначення середньої частоти асиметричного прояву на ознаку – СЧАПО (кількість асиметричних за даною ознакою особин / загальна кількість особин). Статистичну достовірність середніх значень СЧАПО для кожної вибірки визначали за допомогою t-критерію Стьюдента (Зайцев, 1984). Обрахунки проводились в програмах Microsoft Excel (Microsoft Corporation) та STATISTICA 8 (StatSoftInc) (Herczeg et al, 2005; Гелашвили, 2007; Гуртяк, 2012).

Результати та обговорення

Всі ознаки у досліджених вибірках мають нормальний або близький до нього розподіл. Статистичні тести виявили, що переважна більшість ознак характеризується флуктуаційним розподілом даних. Згідно даних, які наведено у роботі В.М. Захарова із співавторами (2001), середні значення СЧАПО було переведено у бали, за якими визначено рівень сталості розвитку та надано орієнтовну оцінку стану середовища у місцях існування популяцій. Основні показники за результатами статистичної обробки представлені у таблиці 2.

Найменше значення середньої частоти асиметричного прояву на ознаку (0,31) виявлено у вибірці з хут. Ровжи Київської області та села Майдан Житомирської області, найбільше (0,38) – в популяції з Труханова острова (м. Київ). Важливо підкреслити, що всі 8 середніх значень СЧАПО статистично достовірні ($t = 3,50 - 4,43$ при $0,01 > P < 0,001$), що дозволяє використати цей показник для оцінки сталості онтогенетичного розвитку та стану середовища існування 8 популяцій прудкої ящірки.

Отримані нами дані свідчать про те, що в 6 досліджених популяціях спостерігається низький рівень сталості ембріонального розвитку прудкої ящірки, а в двох ембріогенез взагалі не є сталим. Таким чином, на більшості досліджених територій (хут. Ровжи, м. Ужгород, оз. Пісочне, с. Дубівка, с. Майдан, Стрільцівський степ) умови існування прудкої ящірки характеризується значними відхиленнями від норми або стан середовища її існування є критичним (о. Труханів, с. Мостище).

За даними Н.А. Булахової (2004), найменша величина СЧАПО (0,21–1 бал) спостерігається у лісостеповій зоні Західного Сибіру (Росія), що свідчить про оптимальні умови існування цього виду в даній місцевості. Підтвердженням цьому є висока чисельність виду в лісостепових популяціях. Ящірки із степових популяцій (південна периферія ареалу) мають проміжні значення СЧАПО (0,23–2 бали). Від Лісостепу на північ до зони листяних лісів рівень асиметрії зростає, сягаючи значень 0,26 (2 бали) – 0,29 (3 бали), тобто умови існування і розмноження прудкої ящірки в цьому напрямку помітно погіршуються. В.М. Захаров із співавторами (2001) показали, що середня частота асиметричного прояву на ознаку зростає в напрямку північної периферії ареалу (від Ростовської до Ленінградської області) від 0,21 (1 бал) до 0,38 (5 балів) з незначними флуктуаціями. Окрім цього, було підтверджено переважаючий вплив середовища на стабільність розвитку – популяція з хімічно забрудненого регіону мала СЧАПО 0,31 (4 бали), тоді як вибірка з відносно чистої периферії ареалу – 0,38 (1 балів).

Порівнюючи наші дані з даними, отриманими на території Росії, слід зауважити, що вищий рівень асиметричного прояву білатеральних ознак фолідозу у прудкої ящірки досліджених українських популяцій можна пояснити впливом двох основних чинників. По-перше, шість з восьми досліджених популяцій суто степового виду населяють поліський регіон. По-друге, усі вісім популяцій мешкають в умовах високого антропогенного тиску.

На основі СЧАПО було побудовано гістограму (рис. 2), що ілюструє відмінність у відносній кількості асиметричних проявів на кожну ознаку між усіма вибірками. Очевидно, що ці показники для різних вибірок приблизно однакові.

Заключення

На основі отриманих результатів можна стверджувати, що умови проживання досліджених вибірок є незадовільними, що може пояснюватися як значним антропо-

генним навантаженням, так і негативним впливом середовища, зокрема такими чинниками, як вологість і температура. На користь останнього свідчить, зокрема, той факт, що вибірка зі Стрільцівського степу була відловлена на заповідній території з мінімальним впливом цивілізації, проте має низький рівень сталості розвитку. Окрім того, представлені вибірки зібрані з території, наближеної до північної периферії ареалу, і, відповідно, мешкають в умовах, далеких від оптимуму.

Згідно результатів підрахунку відносної кількості асиметричних особин на ознаку, які ілюструє гістограма (рис. 2) можна припустити, що прояв асиметрії за аналогічними ознаками в різних популяціях даного виду схожий і в подальшому може бути створена єдина система оцінювання рівня сталості ембріогенезу прудкої ящірки за білатеральними ознаками фолідозу.

Ми висловлюємо свою вдячність В.М. Пескову за наукове керівництво роботою, І.О. Снявській за допомогу в опрацюванні матеріалу та рекомендації щодо статистичної обробки даних.

Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophilla melanogaster* Schin. // Журнал эксперимент биологии (А). — 1927. — 3, вып. 1–2, б. — С. 1–61.

Белюсов Л.В. Симметричные преобразования в развитии организмов : Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия (М., 2012 г.). — М. : ПИН РАН, 2013. — С. 6–21.

Булахова Н.А. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (география, экология, морфология) : Автореф. ... канд. биол. наук. — Томск. — 2004. — 27 с.

Вейль Г. Симметрия. — М. : Наука, 1968. — 192 с.

Гелаишвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологи : Сб. науч. тр. Вып. 7. Тольятти, 2004. — С. 45–59.

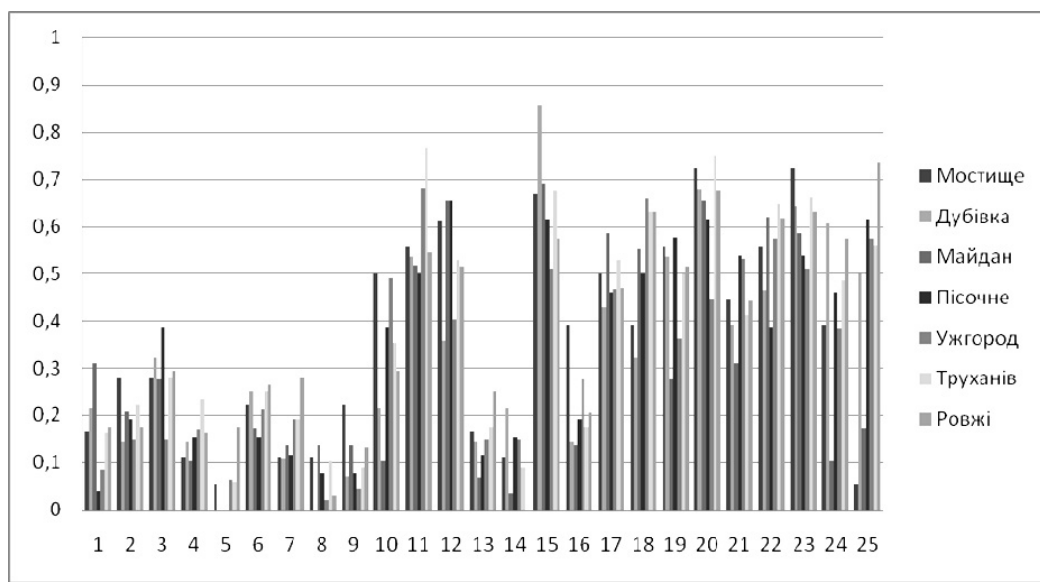


Рис. 3. Відмінність у відносній кількості асиметричних проявів на кожну ознаку між сімома вибірками.

Fig. 3. Difference in the relative number of asymmetric displays per each feature among the seven samples.

- Гелашвили Д.Б., Нижегородцев А.А., Епланова Г.В., Табачишин В.Г. Флуктуирующая асимметрия билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* как популяционная характеристика // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2007. — 9, № 4. — С. 941–949.
- Гуртяк А.А. К вопросу оценки состояния среды урбанизированных территорий с использованием коэффициента флуктуирующей асимметрии // Вестн. МГОУ. Сер. Естественные науки. — 2012. — № 5. — С. 85–88.
- Жданова Н.П. Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных популяциях на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.): Автореф. ... канд. биол. наук. — М. — 2003. — 15 с.
- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — М. : Наука, 1984. — 424 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). — М. : Наука, 1987. — 217 с.
- Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Экология. — 2001. — № 3. — С. 164–168.
- Яблоков А.В. (ред.) Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. — М. : Наука, 1976. — 376 с.
- Elisa M. Tarlow, Daniel T. Blumstein. Evaluating methods to quantify anthropogenic stressors on wild animals // Animal Behaviour Science. — 2007. — № 102. — P. 429–451.
- Herczeg G., Szaby K., Korsys Z. Asymmetry and population characteristics in dice snakes (*Natrix tessellata*): an interpopulation comparison // Amphibia–Reptilia. — 2005. — 26. — P. 422–426.
- Marko M. Lazic, Antigoni Kaliontzopoulou, Miguel A. Carretero et al. Lizards from urban areas are more asymmetric: using fluctuating asymmetry to evaluate environmental disturbance // PLOS ONE. — 2013. — 8, is. 12. — P. 1–9.
- Moller A.P., Thornhill R. A meta-analysis of the heritability of developmental stability // Journal of Evolutionary Biology. — 1997. — 10. — P. 1–16.
- Palmer A.R. Waltzing with Asymmetry // BioScience. — 1996. — 46, № 7. — P. 518–532.

УДК 598.115.31(477)

МОДЕЛИРОВАНИЕ И БИОКЛИМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЙ АРЕАЛА УЖА ВОДЯНОГО *NATRIX TESSELLATA* (REPTILIA, COLUBRIDAE) В УКРАИНЕ

О.Д. Некрасова, В.М. Титар

Институт зоологии НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина
E-mail: oneks@mail.ru

Моделирование и биоклиматический анализ изменений ареала ужа водяного, *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) в Украине. Некрасова О.Д., Титар В.М. — С начала XXI века границы распространения водяного ужа, *Natrix tessellata*, в Украине расширились, а численность в некоторых группировках увеличилась. Так, за 10 лет уж продвинулся на 70 км севернее по Днепру. По нашим прогнозам, к 2030 г. территория, пригодная для обитания водяного ужа, увеличится еще на 3%, а в Киевской области — на 17%. Поэтому есть вероятность встреч водяного ужа и под Киевом.

Ключевые слова: уж, *Natrix tessellata*, ГИС моделирование, MaxEnt, изменение климата.

Bioclimatic modeling and analysis of home range changes in the dice snake *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) in Ukraine. Nekrasova O.D., Tytar V.M. — Since the beginning of the twenty-first century boundaries of the dice snake *Natrix tessellata* in Ukraine have expanded and certain populations have increased in numbers. For instance, the species has moved northwards along the Dnieper, covering a distance of 70 km within 10 years. We predict that by 2030, the territory suitable for dice snake habitat will increase by 3%, and in the Kiev region — by 17%. Therefore, there is a growing chance for meeting the dice snake nearby Kiev.

Key words: dice snake, *Natrix tessellata*, GIS modeling, MaxEnt, climate change.

Введение

В последнее время во всем мире наблюдаются изменения границ распространения животных. Эти изменения связаны с разными факторами: климатическими, антропогенными (в т. ч. инвазиями), а также и со степенью изученности данного вопроса.

Так, северная граница распространения водяного ужа, *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768), изучена недостаточно. В 50–70-х годах считалось, что этот вид распространен только на юге и западе Украины: в Закарпатской, Днепропетровской, Луганской, Одесской, Запорожской, Николаевской, Херсонской, почти везде на побережье Черного и Азовского морей, в т.ч. АР Крым (Тарашук, 1959; Щербак, 1966; Щербак, Щербань, 1980). При этом в Украине ареал этого вида доходил (середина XX ст.) до с. Пелагеевка (Николаевская обл., 47°44' N) и с. Любимовка (Днепропетровская обл., 48°22' N) (Тарашук, 1959). Нами были установлены новые пределы распространения водяного ужа в Украине — Переяслав-

Хмельницкий р-н Киевской области (50°02' N) и Каневский р-н Черкасской области (49°59' N). Данные пункты находятся на расстоянии около 70–80 км севернее предыдущей границы ареала вида (Kotenko et al., 2011; Nekrasova et al., 2013). В России уж распространен до 53–54° северной широты — северо-запад Самарской обл. (Бакиев и др., 2009). Однако появляется новая информация о «продвижении» водяного ужа на север, которую необходимо проверять в дальнейшем. Поэтому целью нашей работы было спрогнозировать возможные варианты расселения этого вида. С помощью моделирования и биоклиматического анализа можно дать ответ на актуальный вопрос, как климатические изменения повлияют на пространственное распределение животных в современных условиях, а также и в ближайшем будущем. Эти сложные задачи с успехом решаются с использованием геоинформационных систем (ГИС). В последнее десятилетие идея применения многомерного статистического анализа для выявления экологических предпочтений вида и определения, на этой основе, границ его распространения активно разрабатывается и реализуется в современном методе биоклиматического моделирования (Титар, 2011).

Материал и методы

В результате мониторинговых исследований на протяжении 2002–2014 гг. нами были выявлены группировки водяного ужа в Полтавской, Киевской, Черновицкой, Хмельницкой, Одесской, Николаевской, Херсонской, Запорожской областях и Крыма а также по сообщениям из Донецкой, Луганской и Харьковской областей (устн. сообщ. А. Биатов, А. Василюк и др.).

Картографическое сопровождение осуществляли с помощью программы *OziExplorer v.3.95.4m*, где была создана База Данных (БД). При этом для моделирования использовали литературные данные (84 точки, Kotenko et al., 2011; Писанец и др., 2005; Доценко, Радченко, 2005; Тарашук, 1999; Щербак, 1966; Щербак, Щербань, 1980 и др.) а также наши современные данные (107 точек, Некрасова, 2010, 2013; Nekrasova, Gavis, Kuubida, 2013 и др.) по находкам водяного ужа в Украине.

Для построения модели пространственного распределения водяного ужа на территории Украины и выявления факторов, влияющих на распространение этого вида использовали статистический метод максимальной энтропии и пакет математических программ с одноименным названием (MaxEnt). Данный подход основан на принципе нахождения распределения вероятности максимальной энтропии с учетом ограничений, налагаемых доступной информацией о наблюдаемом распространении видов (т. е. по наличию регистраций) и распределения экологических условий в районе исследования (Phillips et al., 2006). Для моделирования использовали как биоклиматические индексы, характеризующие состояние среды, учитывающие ее температуру, влажность, солнечную радиацию, всего 35 показателей из базы геоданных *CliMond* (<https://www.climond.org>), содержащей значения параметров современного климата, так и, в частности, предполагаемые значения параметров в 2030. В качестве порогового значения использовали 5% процентиль. Значения ниже этого percentиля считали, таким, что не удовлетворяют экологическим требованиям вида. Визуализация данных и пространственный анализ результатов моделирования проводили в геоинформационной среде *DIVA GIS* (<http://www.diva-gis.org>).

Результаты и обсуждение

Среди использованных в модели биоклиматических факторов были выявлены те, которые оказывают наибольшее влияние (т. е. > 10%) на пространственное распределение водяного ужа. К ним относятся: *Bio01* — среднегодовая температура (19,1%), *Bio02* — средний суточный температурный диапазон (13,8%) и *Bio26* — показатель солнечного излучения самого теплого квартала (12,7%). В скобках указана доля в процентах вклада фактора в общее влияние на распространение водяного ужа. Необходимо отметить, что вид *Natrix tessellata* по биотопическим и климатическим предпочтениям относится к степным южным гидрофильно-термофильным видам средиземноморского происхождения, поэтому для его обитания большое значение имеют термофизические показатели.

Построение потенциального ареала водяного ужа в Украине с помощью программы MaxEnt показало, что уже при современных климатических условиях водяной уж может встречаться заметно шире (рис.1). Так, например, в Киевской области площади, удовлетворяющие экологическим требованиям вида, составляют примерно 70 % ее территории. Прогнозируемая моделью максимальная вероятность нахождения вида на принимаемой пригодной для него территории составляет 0,634, но в среднем эта величина достаточно небольшая — всего $0,169 \pm 0,014$. Для сравнения можно привести результаты по Николаевской области, где на 100% ее территории имеются условия, удовлетворяющие экологическим требованиям вида, а средняя величина вероятности его обнаружения примерно вдвое выше — $0,367 \pm 0,015$. Во Львовской области этот вид встречается достаточно редко (в Яворивском НПП, в природном заповеднике Ростоцье и др.). В целом свыше 70% территории этой области может считаться пригодной для обитания водяного ужа, а средняя величина вероятности его обнаружения здесь составляет $0,203 \pm 0,016$. То же самое касается Винницкой, Кировоградской и ряда других областей.

Анализ будущих изменений при климатических условиях 2030 г. (рис. 2) показывает, что в целом территория, которая может считаться пригодной для обитания водяного ужа увеличится незначительно — примерно на 3%. При этом может увеличиться средняя прогнозируемая вероятность того, что среда для вида окажется более благоприятной (естественно, в рамках рассматриваемых биоклиматических показателей). Так в Киевской области она возрастет примерно на 17%. Также вероятно появление водяного ужа к тому времени на юге Вольинской области.

Таким образом, на современном этапе подтверждаются возможности обитания термофильного вида — водяного ужа на юге Житомирской области (г. Ружин, 1958 г., leg. Бруховский В., Житомирский краеведческий музей, лит. дан. (Щербак, 1967). А также на севере Винницкой, Черкасской, Полтавской и даже на юге Черниговской областей. Поступившие к нам данные о возможности обитания водяного ужа: в Киеве (на Жуковом острове, Киевская обл., устн. сообщ. рыбаки, фото, 2013) и в ок. с. Волчанск (р. Волчьа — Северский Донец, Харьковская обл., устн. сообщ. А. Кулиш, лето 2009) необходимо еще проверять. Но продвижение группировок водяного ужа до Киева и зимовка в берегоукрепительных насыпях вполне возможны. А также следует отметить появление большого спектра и увеличение кормовой базы — бычков (*Gobiidae*) в Киеве и окрестностях. Учитывая полученные данные и результаты моделирования потенциального ареала водяного ужа в Украине, необходимо продолжать мониторинговые исследования в вышеперечисленных областях Украины.

Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуришина И.В. Змеи Самарской области. — Тольятти: Кассандра, 2009. — 170 с.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. — Москва: Просвещение, 1977. — 415 с.

Доценко И. Б., Радченко В. И. Герпетофауна антропогенных ландшафтов Николаевской и Одесской областей // Збірник праць Зоологічного музею. — 2005. — № 37. — С. 109–120.

Некрасова О. Д. Земноводні та плазуни Дніпровського екокоридору // Водно-болотні угіддя Дніпровського екологічного коридору, кол. Монографія (відп. ред. В. І. Мальцев). — К.: Недержавна наукова установа Ін-т екології ІНЕКО, Карадзький природний заповідник НАН України, 2010. — С. 28–30.

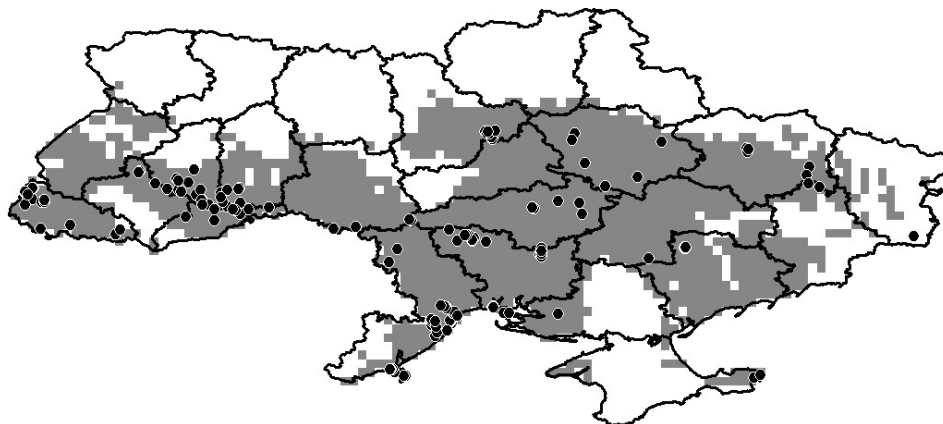


Рис. 1. Модель потенциального ареала водяного ужа в Украине при современных климатических условиях (точками отмечены места находок водяного ужа).

Fig. 1. Model of the potential distribution of the dice snake in Ukraine under contemporary climate (dots indicate locations of the dice snake).

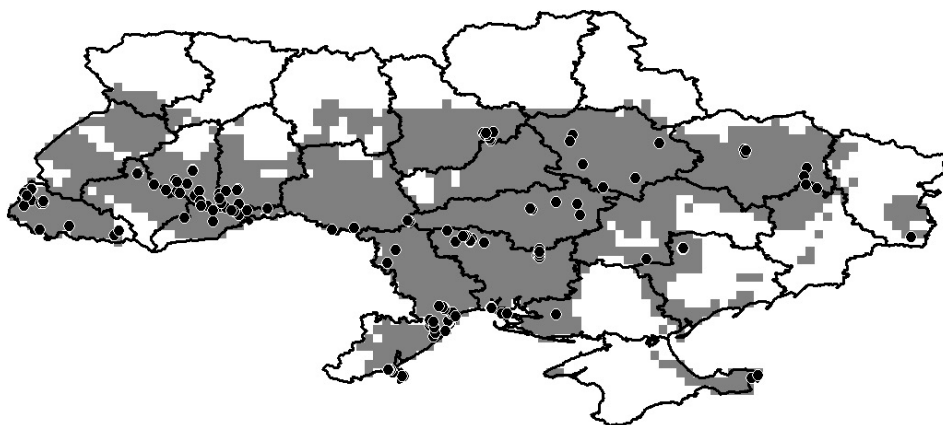


Рис. 2. Модель потенциального ареала водяного ужа в Украине при климатических условиях 2030 г.

Fig. 2. Model of the potential distribution of the dice snake in Ukraine under climate predicted for 2030.

Некрасова О. Д. К изучению герпетофауны Сухого лимана (Украина) // Матеріали VII Міжнар. конф. Праці Українського герпетологічного товариства. — 2013. — № 4. — С. 109–117.

Некрасова О. Д. К вивченню герпетофауни Приінгульського регіонального ландшафтного парку // Матеріали міжнар. наук.–практ. конф. «Екологія ВБУ і торфищ» (Зб. стат., гол. ред. В. В. Коніщук). — К., 2013. — С. 200–205.

Некрасова О. Д., Титар В. М. Обнаружение божьей коровки арлекина *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera : Coccinellidae) в Киеве // Вест. зоол. — 2009. — 42, № 6. — С. 538.

Олейник Я. В., Некрасова О. Д. Новые данные о северной границе распространения гадюки Никольского *Vipera nikolskii* (Reptilia, Viperidae) в пределах Киевской области // Вест. зоол. — 2012. — 46, № 3. — С. 258.

Писанец Е. М., Мануилова О. Н., Матвеев А. С., Писанец А. М. Матеріали по изменчивости водяного ужа (*Natrix tessellata*) юга Украины // Матеріали 1 конференції Українського герпетологічного общества. — Киев : Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. — С. 135–142.

Таращук В. І. Земноводні та плазуни. (Фауна України. Т. 7). — К. : Вид-во АН УРСР, 1959. — 247 с.

Таращук С. В. Вуж водяний — *Natrix tessellata* // Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. — К. : 1999. — С. 57–59.

Титар В. М. Аналіз ареалів у видів : підхід, заснований на моделюванні екологічної ніші // Вестн. зоол. — 2011. — Окр. вип. № 25. — 96 с.

Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. — Киев : Наук. думка, 1966. — 239 с.

Щербак Н. Н. О северной границе ареала некоторых пресмыкающихся фауны Украины // Вест. зоол. — 1967. — № 6. — С. 76–77.

Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев : Наук. думка, 1980. — 268 с.

Kotenko T. I., Shaitan S. V., Starkov V. G., & Zinenko O. I. The northern range limit of the dice snake (*Natrix tessellata*) in Ukraine and the Don river Basin in Russia // Mertensiella. — 2011. — 18. — P. 311–325.

Nekrasova O. D., Gavris G. G., Kuybida V. V. Changes in the Northern Border of the Home Range of the Dice Snake, *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae), in the Dnipro Basin (Ukraine) // Vestnik zoologii. — 2013. — 47, N 5. — P. 475–479.

Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. — 2006. — 190. — N 3–4. — P. 231–259.

УДК 598. 1–15

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ТЕРРИТОРИАЛЬНОМ ПОВЕДЕНИИ ДЛИННОНОГОГО СЦИНКА, *EUMECES SCHNEIDERI* (SAURIA, SCINCIDAE)

Н.Э. Новрузов

Институт зоологии НАН Азербайджана,
проезд 1128, квартал 504, Баку, AZ 1073 Азербайджанская Республика
E-mail: niznovzoo@mail.ru

Некоторые данные о территориальном поведении длинноногого сцинка, *Eumeces schneideri* (Sauria, Scincidae). Новрузов Н.Э. — Исследовалось территориальное поведение длинноногих сцинков. Установлены основные параметры индивидуальных участков ящериц разных половозрастных групп и варианты их использования. Обсуждаются территориальные взаимоотношения особей разного пола и возраста.

Ключевые слова: *Eumeces schneideri*, длинноногий сцинк, поведение.

Some data on the territorial behaviour of Schneider's skinks, *Eumeces schneideri* (Sauria, Scincidae). Novruzov N.E. — In article the data of researches of territorial behaviour Schneider's skinks is cited. Some parameters of home ranges of lizards and variants of their use are presented. Character of mutual relations of skinks a different sexes and age is discussed.

Key words: *Eumeces schneideri*, Schneider's skink, home range, behaviour.

Введение

Упорядоченность в использовании территории обитания у Scincidae, как и у других ящериц, может выражаться в существовании у них индивидуальных участков. Эта ящерица является одним из ярких представителей заурофауны в аридных зонах восточного Азербайджана. Сведений о них в литературе недостаточно, что обусловлено чрезвычайно скрытным образом жизни. Практически нет данных о территориальном поведении и взаимоотношениях с особями своего вида. Между тем исследования в указанных направлениях могли бы иметь определенную значимость для объективной оценки пространственной организации популяций этих ящериц. Исследование территориального поведения представителей этой группы, тем более такого малоизученного вида как длинноногий сцинк — актуальная задача.

Цель настоящей работы — изучение некоторых особенностей территориального поведения длинноногого сцинка *Eumeces schneideri* (Daudin, 1802) в условиях Азербайджана.

Материал и методы

Полевые исследования проводились с апреля по июль в течении двух лет (2012–2013 гг.) в условиях естественных местообитаний ящериц (междуречье Пирсагат–Джейранкечмез, Гобустан, Восточный Азербайджан). Наблюдения велись на тер-

ритории, состоящей из различных элементов ландшафта: мелкобугристые полузакрепленные пески, глинисто-солончаковые полупустынные участки, каменистые склоны холмов с редкой полкустарниковой и древесной растительностью. На всей территории отмечались вкрапления скальных останцев высотой от 3 до 6 м, с которых и была проведена большая часть наших наблюдений.

На первом этапе работы проводили учет относительной численности сцинков на каменистых склонах и равнинных участках. Устанавливали таксономический и количественный состав фауны беспозвоночных исследуемой территории. При проведении учета численности ящериц, их по возможности отлавливали, измеряли, определяли пол и метили. Всего изначально было помечено 42 экз. ящериц. Из них 23 взрослых особей (Ad.) (10 ♂♂ и 13 ♀♀) и 19 молодых (Sad.). В определении возраста ящериц мы ограничились разделением их на 3 размерно-возрастные группы: взрослые старшей группы Ad. I (L = 130–175 мм); взрослые средней группы Ad. II (L = 90–120 мм); молодые Sad. (L = 50–80 мм). Все учетные работы проводились по общепринятым методикам (Даревский, Щербак, 1989). Наблюдения за ящерицами вели с наиболее возвышенных точек ландшафта (скалы) при помощи бинокля. По разным причинам сбор данных удалось осуществить только с 70% помеченных ящериц.

Была составлена карта-план местности с нанесением значимых ориентиров. На плане фиксировали маршруты перемещений ящериц, регистрировали все биологически важные точки — места длительного и кратковременного пребывания животных (Don, Rennolls, 1983). Затем, на план накладывала масштабную сетку со стороной квадрата 2 м для определения площади индивидуального участка, составлялась его пространственная модель по методу выпуклого многоугольника (Roze, 1982). Структура индивидуального участка определялась на основе полученных данных регистрации на план-карте точек неподвижности и точек передвижения (не менее 50 для каждой особи) за все время исследований.

Результаты и обсуждение

В сообщении, основанном на материалах ранних исследований, нами уже отмечалось существование индивидуальных участков у представителей *Eumeces schneideri* (Нуриев, Новрузов, 2001). На том этапе мы не располагали данными по территориальности у разных возрастных групп. Как выяснилось в процессе последних наблюдений, только взрослые самцы этого вида имеют четко обозначенные и реально охраняемые ими индивидуальные участки. Границы участков взрослых самок могут перекрываться, и потому не всегда достаточно четко дифференцируемы. Участки молодых перекрываются еще чаще, не постоянны по площади и расположению.

В процессе работы накопилось определенное количество данных, позволивших в дальнейшем полностью отказаться от методики фиксации всех, даже случайных обнаружений объектов в пределах исследуемой территории, используемой в ранних исследованиях. Результаты последних наблюдений все больше свидетельствовали, что распределение точек встреч иногда носит случайный характер и, следовательно, применение статистической методики здесь было бы неконструктивно.

Учет численности ящериц и установление качественного и количественного состава беспозвоночных, проведенные на исследуемой территории, показали, что плотность популяции сцинков неоднородна и зависит в большей степени от наличия надежных убежищ и в меньшей — от кормности биотопа. На равнинных участках, где укрытиями им служили исключительно многочисленные норы в коло-

ниях мелких грызунов, а из беспозвоночных преобладали лишь саранчовые (48,1%) и гусеницы различных чешуекрылых (38,6%), относительная численность их была выше (10–12 ос./км²). На каменистых склонах холмов, где норы грызунов встречались реже и потенциальными укрытиями ящерицам служили в основном пустоты под крупными камнями численность сцинков была на порядок ниже (5–7 ос./км²). Хотя таксономический состав беспозвоночных здесь был гораздо представительней (преобладали пауки 10,9%, жесткокрылые 23,3%, прямокрылые 25,2%, перепончатокрылые 8,2%, равноногие 10,6% и др.) (табл. 1).

Прослеживая характер и маршруты перемещений ящериц, мы пришли к выводу, что их перемещения могут быть как эксплуатационными (в пределах участка), так и экскурсионными (за пределами участка). Нами неоднократно фиксировались меченые самцы на удалении 300 и более метров от их индивидуальных территорий. Чтобы отсечь места случайного пребывания ящериц, было решено учитывать только те пункты, где животных наблюдали не менее 3 раз за день (Семенов, 1977). В результате удалось установить более точные параметры индивидуальных участков сцинков (табл. 2).

Как видно по табличным данным, длинноногие сцинки могут иметь различные по площади индивидуальные участки. Величина их предположительно зависит от характера и микрорельефа местности, количества и расположения убежищ, обилия и распределения кормовых объектов, Так, на каменистых склонах холмов

Таблица 1. Ландшафтные особенности распределения беспозвоночных.

Table 1. Landscape features of allocation of invertebrates.

Беспозвоночные	Встречаемость в биотопах, %	
	каменистые склоны холмов	полупустынная равнина
Isopoda	10,6	2,2
Aranei	10,9	1,6
Orthoptera	25,2	48,1
Hemiptera	9,2	0,2
Coleoptera	23,3	3,1
Lepidoptera	8,3	38,6
Hymenoptera	8,2	3,4
Diptera	4,3	2,7

Таблица 2. Параметры индивидуальных участков сцинков.

Table 2. Parametres of individual fields skinks.

Возраст	Пол	N	Кол-во регистраций	Площадь участка, м ²		степень перекрытв, %
				каменистые склоны холмов	полупустынная равнина	
Ad. I	♂	4	425	300–350	400–650	3
	♀	3	220	200–250	300–350	14
Ad. II	♂	3	206	250–300	350–400	5
	♀	5	395	150–200	200–250	16
Sad.	–	7	415	80–100	100–120	51

их участки не превышали по площади $350 \pm 25 \text{ м}^2$, а на равнинных участках, могли доходить до $650 \pm 35 \text{ м}^2$.

В пределах индивидуального участка выделяли зоны комфорта и отдыха (ночные и дневные укрытия), зоны перемещений по выбранным маршрутам и зоны повседневной (рутинной) активности, где ящерицы проводили до 60–70% бюджетного времени. В зонах рутинной активности осуществлялась большая часть жизненно важных функций животных, таких как «баскинг», питание, социальные контакты, отдых.

Сцинки, обитающие на каменистых склонах, в процессе эксплуатации своего участка всегда пользовались только теми маршрутами, на пути которых имелись в достаточном количестве разнообразные укрытия. Можно сказать и так, что их передвижения часто напоминали перебежки от одного укрытия к другому. Выходить на широко открытые пространства, лишенные густой растительности, камней и нор, где при необходимости всегда можно укрыться, они практически избегали.

По-иному вели себя сцинки, обитающие на равнинных участках. Имея в расположении своего участка множество (40–80) нор колонии грызунов, сцинки практически в любой части участка имели возможность укрыться в одной из них. Учитывая сложную систему лабиринта этих нор и наличие десятков запасных выходов, можно предположить, что ящерицы активно используют эти ходы для перемещений по своему участку, подменяя тем самым наземные маршруты. По крайней мере, неоднократно отмечалось использования системы нор особями сцинков в процессе эксплуатации своего участка. Сцинки и сами способны создавать сложную систему нор на площади 10–12 м^2 и сохранять активность, передвигаясь по этим ходам в самые жаркие часы дня.

У молодых ящериц (Sad.) в зависимости от рельефа местности отмечалось два способа использования пространства. В одном случае животные (на каменистых склонах) фиксировались на постоянном, но небольшом по площади (50–80 м^2) индивидуальном участке. В другом случае (на равнинных участках) молодые особи часто перемещались в разных направлениях, и их отмечали при этом на участках других особей. Пребывание молодых особей на чужой территории было в 80% случаев кратковременным и занимало по продолжительности не более нескольких часов.

Индивидуальные участки сцинков значительно перекрывались только у молодых ящериц (Sad.) — 51%, менее значительно у взрослых самок (Ad. I и Ad. II) — 14 и 16%. У взрослых самцов (Ad. I и Ad. II) участки почти не перекрывались (3 и 5%). При перекрывании индивидуальных участков часть их площади использовалась совместно, особенно зона активности, включающая в себя места охоты и баскинга. В ряде случаев отмечалось совместное использование самками (Ad. II) зоны комфорта и отдыха (ночные укрытия). Перекрывание участков самок носило временный характер чаще в рамках одного, реже двух месяцев сезона активности.

Среди поведенческих актов, наблюдаемых во взаимоотношениях сцинков при встречах с особями своего вида, выделяли следующее: нейтральное поведение (безразличие), избегание контакта (с ретированием и без него), угроза, прямая агрессия (нападение). Проявление угрозы наблюдалось в двух вариантах исполнения: кратковременная (предупредительная), ограничивающаяся принятием всего одной или двух поз (широко раскрытая пасть, вибрация хвоста) и ритуалистическая, с целым комплексом чередующихся и повторяющихся поз и движений (табл. 3).

На равнинных участках совместное использование территории взрослыми

Таблица 3. Реакции взрослых сцинков (♂♂ и ♀♀) на других особей своего вида.

Table 3. Reactions of adults skinks on other individuals of the species.

Группа	Ad. I ♂, %					Ad. I ♀, %				
	Ней-траль-ное	Избег. кон-так-та	Уг-роза	Аг-рес-сия	Кол-во кон-тактов	Ней-траль-ное	Избег. кон-такта	Уг-роза	Аг-рес-сия	Кол-во кон-тактов
Ad. I ♂	7,1	4,7	50,2	38	42	93,7	6,2	0,1	0	48
Ad. I ♀	89,5	6	4,1	0,2	48	58,9	16,2	23,2	1,7	56
Ad. II. ♂♀	86,6	0,1	13,3	0	30	59,7	38,8	1,5	0	36
Sad.	96,1	0	3,8	0	26	93,7	6,2	0	0	32

(Ad. I, Ad. II) сцинками в 92% случаев проходило без проявления агрессии. На каменистых склонах между отдельными особями гораздо чаще (23%) наблюдались как агрессивные отношения со стычками (между самцами), так и отношения доминирования и подчинения (34%) (между самцами и самками). Агрессивное поведение обычно следовало после серии ритуальных поз и угрожающих демонстраций и представляло собой активные действия, заключающиеся в укусах за хвост и конечности, иногда за голову. Элементы импонирующего поведения обычно выражались в медленном как бы растянутом во времени приближении, раскрытии пасти, выгибании спины, частых движениях хвостом из стороны в сторону. Умиротворяющее поведение заключалось в замирании на месте с поднятой вверх или наоборот опущенной вниз головой, почти полностью выпрямленных и вытянутых вдоль туловища передних, а иногда и задних конечностей. Самки по отношению друг к другу и к молодым особям демонстрировали лишь кратковременное угрожающее поведение. Агрессивное поведение, направленное на других особей вида, у длинноногого сцинка четко выражалось лишь у самцов.

Импонирующее поведение самцов наблюдалось по отношению к особям обоего пола. Лишь в период наступления половой активности в период рецептивности самок импонирующее поведение самцов по отношению к ним сменялось ухаживанием. Самки по отношению к самцам и друг другу демонстрировали исключительно нейтральное или умиротворяющее поведение.

Установлено, что на индивидуальных участках взрослых (Ad. I) самцов биологически важные точки (места кратковременного отдыха, охоты, баскинга) распределены более равномерно. На участках самок (Ad. I, Ad. II) и самцов (Ad. II) они чаще концентрировались возле постоянных и временных укрытий.

Индивидуальные участки редко использовались ящерицами по всей площади в течение всего дня. Обычно их использование ограничивалось пребыванием на каких-либо одном–двух фрагментах, составляющих только 20–30% всей площади участка. Причем каждый раз могли использоваться иные по расположению фрагменты. Предположительно, это могло быть связано с изменениями в количественном и качественном составе кормовых объектов, фактором беспокойства со стороны других животных или человека, изменениями макро- и микроклиматических условий.

В подавляющем большинстве случаев ящерицы в период пребывания на поверхности выбирали те фрагменты индивидуального участка, которые удобны для передвижений, баскинга и охоты. Считается, что ящерицы в большинстве случаев лишены возможности улавливать разницу в кормности микробитопопов и потому

выбирают тот, где удастся добыть пищу с наименьшими затратами (Целлариус, 1985). На всей исследуемой территории качество и количество потенциальных объектов питания за сезон активности претерпевали определенные циклические изменения. Сцинки компенсировали эти изменения, используя различную стратегию и тактику добывания пищи. У сцинков наблюдалось две стратегии в добывании пищи: стратегия выжидания объекта до его появления в зоне досягаемости с последующим преследованием стратегия активного поиска — используемая для обнаружения мелких и малоподвижных объектов (моллюсков, гусениц и др.). В добывании пищи сцинки на равнине чаще использовали стратегию выжидания и погони за объектом. На каменистых склонах наблюдалась в основном стратегия поиска, и отчасти выжидания появления объекта в зоне досягаемости. Здесь же отмечалось употребление сцинками растительной пищи — зрелых плодов каперсов и шелковицы. По нашим наблюдениям комфортность участка у сцинков в большей мере определялась характером субстрата, наличием растительности и надежных укрытий. Заходить на участки с сыпучим субстратом, где к тому же слабо развита травянистая растительность и отсутствуют надежные укрытия, сцинки старательно избегали. Вероятно, это происходило еще и потому, что сцинки морфологически не адаптированы к песчаным местообитаниям. В этих условиях им гораздо труднее передвигаться, охотиться, своевременно уходить от преследования.

Выводы

- Индивидуальные участки самцов длинноногого сцинка по площади превышают участки самок и молодых особей и перекрываются значительно реже.
- Размеры участков и способы их эксплуатации могут отличаться в зависимости от рельефа местности.
- Только самцам длинноногого сцинка свойственна реальная защита своих индивидуальных участков, проявляющаяся в агрессии по отношению к другим самцам и в меньшей степени к самкам.
- Размещение и площадь индивидуальных участков взрослых ящериц могут быть постоянными в течение всего сезона активности.
- У взрослых самцов размещение индивидуальных участков остается неизменным, по крайней мере, на протяжении 2 лет.
- Структурные элементы индивидуальных участков у самцов сцинков более рассредоточены по всей площади. Центры активности индивидуальных участков у самок и молодых сцинков привязаны к постоянным и временным убежищам.

Даревский И. С. , Щербак Н. Н. Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. — Киев : Наукова думка, 1989. — 172с.

Нуриев Э. Р. , Новрузов Н. Э. Некоторые данные о поведении длинноногих сцинков *Eumeces schneideri princeps* Eichwald, 1839. // Изучение и охрана животного мира в конце XX века. — Баку : Элм, 2001. — С. 393–396.

Семенов Д. В. Индивидуальные участки некоторых видов полупустынных ящериц // Вопросы герпетологии. — Л.: Наука, 1977. — С. 191–192.

Целлариус А. Ю. Кормодобывание и использование территории пустынными ящерицами // Вопросы герпетологии : Материалы VI Всесоюз. герпетол. конф. — Ташкент, 1985. — С. 227–228.

Don B. A. C. , Rennolls K. A home range model incorporating biological attraction points. J. Anim. Ecol. — 1983. — 52, N 1. — P. 69–81.

Rose Barbara. Lizard home ranges: methodology and functions // J. Herpetol. — 1982. — 16, N 3. — P. 253–269.

УДК: 597.851:591.4 (477)

ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В МОРФОМЕТРИИ ЗЕЛЕННЫХ (*PELOPHYLAX*) И БУРЫХ (*RANA*) ЛЯГУШЕК (*AMPHIBIA, RANIDAE*) ФАУНЫ УКРАИНЫ

В.Н. Песков¹, Н.А. Петренко²

¹ Институт зоологии НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина

² Институт Биологии КНУ им. Тараса Шевченко,
ул. Владимирская, 64/13, Киев, 01030, Украина
E-mail: Peskov_53@mail.ru

Половые различия в морфометрии зеленых (*Pelophylax*) и бурых (*Rana*) лягушек (*Amphibia, Ranidae*) фауны Украины. Песков В. Н., Петренко Н. А. — Установлено, что половые различия у зеленых (*Pelophylax*) и бурых (*Rana*) лягушек фауны Украины выражены как по отдельным признакам, так и по их совокупности. Показано, что по абсолютным значениям признаков самки крупнее самцов у *R. temporaria*, *R. dalmatina*, *P. ridibundus*, *P. esculentus* и *P. lessonae*. У *R. arvalis*, напротив, самцы крупнее самок. При одинаковой длине тела средние значения передних и задних конечностей и некоторых других признаков достоверно больше у самцов всех 6 изученных видов лягушек. Сделан вывод о том, что набор диморфных признаков, выраженность и направленность половых различий в морфометрии лягушек зависят от возраста животных и по-разному проявляются у разных видов и в географических популяциях одного и того же вида.

Ключевые слова: *Pelophylax*, *Rana*, лягушки, морфометрия, половые различия, абсолютные и относительные значения признаков.

Sexual differences in morphometry of green (*Pelophylax*) and brown (*Rana*) frogs (*Amphibia, Ranidae*) of Ukraine fauna. Peskov V.N., Petrenko N.A. — It is found that sexual differences of green (*Pelophylax*) and brown (*Rana*) frogs of Ukraine's fauna expressed both in individual features and in their complex. It is shown that the absolute values features of the females are larger than males' signs among *R. temporaria*, *R. dalmatina*, *P. ridibundus*, *P. esculentus* and *P. lessonae*. In contrast, *R. arvalis* males are larger than females. For the same body length averages of front and back limbs and some other features are bigger than other males' of all 6 studied frog species. It is concluded that a set of dimorphic features, severity and direction of sexual differences in morphometry of frogs depend on age of animals and differently appear in different species and in geographical populations of the same species.

Key words: *Pelophylax*, *Rana*, frog, morphometry, sexual differences, the absolute and relative values of features.

Введение

Половые различия у бесхвостых амфибий до сих пор сравнительно редко выступают в качестве самостоятельного предмета специальных исследований, а чаще всего анализируются в рамках изучения различных аспектов морфологической изменчивости того или иного вида или группы видов. В монографических обобщениях по амфибиям исследователи часто ограничиваются описанием различий между самцами и самками по вторичным половым признакам, по которым для

многих видов лягушек известен половой диморфизм (см., например, Тарашук, 1959; Кузьмин, 1999; Писанец, 2007).

Сразу же оговоримся, что под половым диморфизмом мы понимаем случай дискретной изменчивости вида по одному или нескольким морфологическим признакам, тесно связанным с полом животных, когда самцы и самки по этим признакам представляют собою две самостоятельные дискретные морфы (формы). У бесхвостых амфибий к категории полового диморфизма относятся различия между самцами и самками по первичным и вторичным половым признакам, т. е. признакам, маркирующим пол животных. Как известно, у лягушек к первичным половым признакам относятся особенности строения гонад, ко вторичным — наличие у самцов брачных мозолей, парных голосовых резонаторов и брачной окраски.

Различия между самцами и самками по признакам с непрерывной формой изменчивости (это, прежде всего, морфометрические признаки), а также признакам, реализация которых в фенотипе особи не сопряжена с ее полом, на наш взгляд, следует рассматривать как «половые различия» или «половую изменчивость», но не как «половой диморфизм». Поэтому не совсем правильно, на наш взгляд, говорить о половом диморфизме у лягушек, например, по длине или массе тела, по абсолютным или относительным размерам морфометрических признаков, по частоте встречаемости признаков окраски и рисунка.

Половые различия относятся к числу одной из основных форм групповой изменчивости бесхвостых амфибий, которая в совокупности с другими формами составляет основу формирования структуры их морфологического разнообразия. Поэтому рассмотрение этой формы изменчивости у амфибий в качестве самостоятельного предмета изучения представляется нам весьма актуальным и важным. Поэтому целью настоящей работы является сравнительное изучение набора диморфных признаков, выраженности и направленности половых различий в линейных размерах и пропорциях тела у зеленых и бурых лягушек фауны Украины.

Материал и методы

В основу работы положены данные по морфометрии трех видов бурых (*Rana*) и трех видов зеленых (*Pelophylax*) лягушек фауны Украины, полученные в результате обработки собственных сборов авторов, а также научных коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. В общей сложности исследовано 429 взрослых половозрелых экземпляров 6 видов лягушек с территории Украины. Из них: 66 экз. *P. ridibundus* (21 м, 45 ф); 81 экз. *P. esculentus* (34 м, 47 ф); 54 экз. *P. lessonae* (27 м, 27 ф); 70 экз. *R. arvalis* (37 м, 33 ф); 66 экз. *R. temporaria* (40 м, 26 ф) и 92 экз. *R. dalmatina* (52 м, 40 ф) с территории Украины.

Каждую лягушку измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм по 26 морфометрическим признакам (Руководство..., 1989; Песков, Коцержинская, 2004; Писанец, 2007): L. — длина тела; L.c. — длина и Lt.c.tum. — ширина головы на уровне барабанных перепонок; D.r.-n. — расстояние от ноздри до конца морды; Sp.in. — расстояние между ноздрями; D.r.-o. — длина рыла (расстояние от глаза до конца морды); D.n.-o. — расстояние от ноздри до переднего края глаза; L.o. — наибольшая горизонтальная длина глаза; L.tum. — наибольшая длина барабанной перепонки; Sp.oc. — расстояние между передними краями глаз; L.brach. — длина плеча; L.antbr. — длина предплечья; L.m. — длина передней лапки (кисти); Lt.m. — ширина кисти; D.p. — длина первого пальца передней конечности; F. — длина бедра; T. — длина голени; L.c.s. — длина дополнительной голени; L.p. — длина задней лапки (стопы); Lt.c.s. — ширина дополнительной голени; D.h. — длина первого пальца задней конечности; L.t.ci. — наибольшая длина внутреннего пя-

точного бугра у его основания; A.t.ci. — наибольшая высота внутреннего пяточного бугра; Cr.a.c. — диаметр локтевого сустава; Cr.a.g. — диаметр коленного сустава; Cr.f.t.t. — диаметр голеностопного сустава.

Взрослых половозрелых лягушек отбирали по результатам предварительного анализа морфологической дифференциации особей в выборках лягушек разного возраста (самцов и самок изучали отдельно) по абсолютным значениям 26 морфометрических признаков (Песков, Коцержинская, 2004; Песков и др., 2013). В качестве дополнительных признаков учитывали степень развития гонад и выраженность вторичных половых признаков (Кабардина, Ляпков, 2001; Кабардина, 2002, 2004; Песков и др., 2013).

Половые различия у лягушек изучали как по абсолютным, так и по приведенным (скорректированным по длине тела) значениям морфометрических признаков. Приведенные (скорректированные) значения признаков рассчитывали по методике, предложенной одним из авторов еще в 1993 г. (Песков, 1993) с некоторыми изменениями. Сначала, для каждой особи по всем признакам рассчитывали классические индексы как отношение величины i -того признака X у j -той особи (X_{ij}) к длине ее тела (L_j). Затем, полученное значение индекса (k_{ij}) умножали на некоторое стандартное значение длины тела ($L_{st.}$), в качестве которого использовали среднее для анализируемой выборки значение L . В результате получаем новое значение i -того признака у j -той особи (X'_{ij}), скорректированное по $L_{st.}$ или приведенное к $L_{st.}$. Важно подчеркнуть, что при этом мы не выходим за рамки привычной размерности анализируемых признаков, поэтому нет необходимости думать над тем, что отражают приведенные значения признаков. Между тем как в результате традиционного индексирования часто возникает вопрос о том, какую информацию несут получаемые при этом безразмерные величины (индексы). Не менее важно также и то, что в этом случае перед исследователем не встают вопросы, что к чему относить, а также, сколько и какие индексы рассчитывать.

Для абсолютных и приведенных значений морфометрических признаков в каждой из 12 выборок рассчитывали среднюю величину признака (M) и статистическую ошибку средней (m). В некоторых случаях близость выборочной средней к генеральному параметру оценивали по показателю точности ее определения ($C_s = m/M * 100$ %). Самцов и самок одного вида сравнивали по средней величине абсолютных и приведенных значений признаков с использованием t -критерия Стьюдента, а также на предмет оценки половых различий по всей совокупности анализируемых признаков с использованием непараметрического парного критерия Вилкоксона (W). Этот критерий позволяет оценить, насколько статистически достоверно отличаются от нуля различия (отклонения) между самцами и самками по 26 анализируемым признакам (Лакин, 1990). Все расчёты выполнены с помощью статистического пакета Statistica для Windows, V. 6.0.

Результаты и их обсуждение

Многолетний опыт изучения дифференциации бесхвостых амфибий по линейным размерам (абсолютным значениям морфометрических признаков туловища, головы и конечностей) и пропорциям тела (соразмерности различных его частей) убеждает нас в том, что с помощью методов многомерной статистики (прежде всего кластерного анализа) можно выделить, как минимум, три размерно-возрастные группы особей: ювенильные (*juvenis*), полувзрослые (*subadultus*) и взрослые (*adultus*). При этом группа взрослых половозрелых особей включает самых крупных животных, которые характеризуются хорошо выраженными вторичными половыми признаками, обычно используемыми при определении возраста лягу-

шек (Кабардина, 2002; Песков, Коцержинская, 2004; Песков и др., 2013 и др.). Используя эту методику, мы в каждой из 12 выборок выделяли особей размерно-возрастной группы «adultus-senex», которых затем использовали при изучения половых различий.

Остромордая лягушка, *R. arvalis*, в данной работе представлена 27 взрослыми самцами ($L = 53,9\text{--}62,2$ мм) и 33 самками ($L = 51,2\text{--}65,1$ мм) из Сумской, Харьковской, Днепропетровской, Винницкой и Киевской областей Украины. В результате их сравнения по средней величине абсолютных значений 26 морфометрических признаков установлено, что в среднем длина тела (L) и 19 других признаков достоверно больше у самцов по сравнению с самками. Различия по 6 признакам головы ($L.c.$, $D.r.-n.$, $S.p. in.$, $D.r.-o.$, $D.n.-o.$ и $L.tym.$) статистически не достоверны (табл. 1). Если принять, что средняя длина тела у взрослых особей обоего пола

Таблица 1. Средняя величина ($M \pm m$) 26 абсолютных и приведенных значений морфометрических признаков самцов и самок *R. arvalis* и результаты их сравнения (t -критерий Стьюдента).

Table 1. Mean values ($M \pm m$) of the absolute and relative 26 morphometric features of males and females *R. arvalis* and data analysis (Student's t -test).

Признак, мм	Абсолютные значения признаков					Приведенные значения признаков				
	Самцы, n = 52		Самки, n = 40		t	Самцы, n = 52		Самки, n = 40		t
	M	m	M	m		M	m	M	m	
L.	57,90	0,369	55,17	0,522	***	56,53	0,000	56,53	0,000	–
L.c.	17,18	0,361	17,05	0,176	–	16,80	0,354	17,49	0,151	–
Lt.c.tym.	18,73	0,153	17,51	0,198	***	18,29	0,110	17,94	0,099	*
D.r.-n.	4,24	0,044	3,95	0,048	***	4,14	0,034	4,05	0,040	–
S.p.in.	4,22	0,045	4,09	0,066	–	4,13	0,036	4,19	0,054	–
D.r.-o.	7,80	0,164	7,57	0,086	–	7,63	0,170	7,76	0,089	–
D.n.-o.	3,58	0,055	3,59	0,051	–	3,50	0,052	3,68	0,054	*
L.o.	6,62	0,076	6,06	0,074	***	6,47	0,069	6,22	0,067	*
L.tym.	3,43	0,056	3,51	0,060	–	3,35	0,055	3,60	0,059	**
Sp.oc.	8,11	0,083	7,80	0,122	*	7,92	0,079	7,99	0,095	–
L.antbr.	14,96	0,123	12,90	0,163	***	14,61	0,082	13,22	0,105	***
L.brach.	12,29	0,163	10,90	0,281	***	12,00	0,146	11,15	0,249	**
L.m.	13,71	0,097	12,83	0,338	*	13,39	0,076	13,14	0,324	–
Lt.m.	4,07	0,075	3,38	0,087	***	3,98	0,066	3,47	0,086	***
D.p.	9,31	0,103	9,34	0,123	–	9,09	0,092	9,57	0,112	**
F.	29,69	0,213	27,10	0,293	***	29,00	0,173	27,77	0,178	***
T.	32,45	0,239	29,63	0,327	***	31,70	0,166	30,37	0,231	***
L.c.s.	18,80	0,288	16,87	0,174	***	18,37	0,298	17,29	0,106	**
L.p.	34,26	0,323	30,80	0,312	***	33,46	0,237	31,59	0,258	***
Lt.c.s.	5,99	0,084	5,40	0,080	***	5,85	0,062	5,53	0,056	***
D.h.	5,39	0,096	5,05	0,085	**	5,26	0,081	5,18	0,082	–
L.t.ci.	3,44	0,076	3,19	0,066	*	3,36	0,072	3,27	0,064	–
A.t.ci.	2,18	0,041	1,97	0,051	**	2,13	0,040	2,02	0,050	–
Cr.a.c.	4,40	0,061	3,31	0,045	***	4,29	0,046	3,39	0,032	***
Cr.a.g.	4,86	0,046	4,45	0,057	***	4,74	0,040	4,57	0,051	**
Cr.f.t.t.	4,89	0,041	4,46	0,051	***	4,78	0,032	4,57	0,032	***

Примечание. в таблицах 1–6 звездочкой отмечены три уровни значимости различий: * ($P < 0,05$), ** ($P < 0,01$), *** ($P < 0,001$).

одинакова и равна 56,3 мм, то окажется, что у самцов достоверно больше средняя величина приведенных к этой длине тела значений 13 (Lt.c.tum., L.o., L.antbr., L.brach., Lt.m., F., T., L.c.s., L.p., Lt.c.s., Cr.a.c., Cr.a.g. и Cr.f.t.t.), у самок — трех (D.n.-o., L.tum. и D.p.) морфометрических признаков. Половые различия отсутствуют по средней скорректированной величине 9 признаков (L.c., D.r.-n., S.p.in., D.r.-o., Sp.oc., L.m., D.h., L.t.ci. и A.t.ci.).

Как видно из приведенных данных, у самцов по сравнению с самками достоверно больше средняя длина тела и величина абсолютных и скорректированных значений передних и задних конечностей. О том, что самцы остромордой лягушки в большинстве популяций с территории Украины характеризуются более длинными задними конечностями, чем самки, писал еще С.В. Тарашук (1984). По данным Е.М. Писанца (2014), в Киевской области длина тела (L), средняя величина 14 абсолютных признаков и трех индексов (L/T, F/T и T/L.t.ci.) достоверно больше у самцов по сравнению с самками, не достоверны различия только по L.tum. В Закарпатской области различия по длине тела между самцами и самками статистически не достоверны и, соответственно, половые различия статистически значимы по средним значениям только 9 признаков. Согласно данным Н.А. Смирнова (2015), на территории Прикарпатья и Внешних Карпат самцы остромордой лягушки достоверно крупнее самок.

В ряде исследований показано, что выраженность половых различий у остромордой лягушки изменяется с возрастом и зависит от географии (Ляпков, 2008; Ляпков, Волонцевич, 2013; Писанец, 2014). Так, в популяции Звенигородской биостанции МГУ (Московская обл.) половые различия по длине тела достоверны только у лягушек 3 и 4 лет, в Кировской области – в возрасте 3 лет, в Брянской области половые различия не достоверны ни в одной из возрастных групп (Ляпков, 2008). В популяции Брянского леса (Брянская обл., Россия) 3- и 4-летние самцы достоверно крупнее самок аналогичного возраста, однако у 4- и 5-летних лягушек половые различия по длине тела отсутствуют. При этом длина тела всех размножающихся самцов в среднем достоверно больше таковой у половозрелых самок (Ляпков, Волонцевич, 2013).

Прыткая лягушка, *R. dalmatina*, представлена в работе 40 взрослыми половозрелыми самцами (L = 51,6–63,2 мм) и 26 самками (L = 51,3–72,8 мм) из Закарпатской области Украины. У самок по сравнению с самцами в среднем достоверно больше длина тела ($t = 3,94$; $P < 0,001$) и средняя величина 15 других признаков. Средняя величина трех признаков (L.brach., Lt.m. и Cr.a.c.) значимо больше у самцов. Половые различия по 7 признакам (S.p.n., L.o., L.tum., L.antbr., L.m., L.p. и L.t.ci.) статистически не достоверны (табл. 2). При одинаковой длине тела у взрослых особей обоего пола (L = 56,9 мм) самцы характеризуются достоверно большей величиной 10 приведенных признаков (L.c., Lt.c.tum., L.o., L.tum., L.antbr., L.brach., L.m., Lt.m., L.p. и Cr.a.c.), в то время как самки — только одного (Cr.f.t.t.). Половые различия статистически не достоверны по приведенным (скорректированным) значениям 15 признаков.

В Закарпатской области самки ($M \pm m = 54,4 \pm 1,21$) в среднем крупнее самцов ($M \pm m = 52,9 \pm 0,55$) на 1,5 мм (Писанец, 2014), однако, как показывают наши расчеты, эти различия статистически не достоверны ($t = 1,17$; $P > 0,05$). Согласно данным Н.А. Смирнова (2012), в популяции прыткой лягушки из Черновицкой области Украины среди половозрелых особей самки в среднем (L = 57,65 ± 1,15) крупнее самцов (L = 51,62 ± 1,15), причем различия высоко достоверны ($t = 5,27$; $P < 0,001$). У самок по сравнению с самцами достоверно больше средняя величина абсолютных значений большинства признаков, кроме расстояния между веками и длины барабанной перепонки. У них также относительно короче голова

Таблица 2. Средняя величина ($M \pm m$) 26 абсолютных и приведенных значений морфометрических признаков самцов и самок *R. dalmatina* и результаты их сравнения (t-критерий Стьюдента).

Table 2. Mean values ($M \pm m$) of the absolute and relative 26 morphometric features of males and females *R. dalmatina* and data analysis (Student's t-test).

При- знак, мм	Абсолютные значения признаков					Приведенные значения признаков				
	Самцы, n = 52		Самки, n = 40		t	Самцы, n = 52		Самки, n = 40		t
	M	m	M	m		M	m	M	m	
L.	55,22	0,322	58,50	0,766	***	56,86	0,000	56,86	0,000	–
L.c.	18,24	0,081	18,80	0,187	**	18,80	0,100	18,31	0,117	**
Lt.c.tym.	18,66	0,131	19,39	0,238	**	19,22	0,099	18,87	0,123	*
D.r.-n.	4,42	0,043	4,62	0,072	*	4,55	0,044	4,49	0,042	–
S.p.in.	4,29	0,059	4,43	0,058	–	4,43	0,061	4,32	0,041	–
D.r.-o.	8,00	0,064	8,28	0,091	*	8,24	0,064	8,07	0,083	–
D.n.-o.	3,89	0,031	4,14	0,062	***	4,00	0,034	4,04	0,061	–
L.o.	6,38	0,070	6,44	0,086	–	6,57	0,065	6,27	0,069	**
L.tym.	4,54	0,050	4,55	0,066	–	4,68	0,056	4,43	0,042	***
Sp.oc.	8,23	0,054	8,63	0,087	***	8,48	0,058	8,41	0,065	–
L.antbr.	14,54	0,086	14,25	0,190	–	14,99	0,087	13,86	0,104	***
L.brach.	12,65	0,112	11,65	0,182	***	13,04	0,124	11,34	0,145	***
L.m.	14,97	0,082	15,20	0,122	–	15,43	0,102	14,82	0,113	***
Lt.m.	3,82	0,063	3,59	0,069	*	3,94	0,066	3,50	0,062	***
D.p.	9,83	0,141	10,63	0,132	***	10,13	0,147	10,36	0,116	–
F.	30,15	0,190	32,10	0,434	***	31,06	0,176	31,24	0,273	–
T.	34,51	0,189	36,47	0,407	***	35,57	0,210	35,51	0,223	–
L.c.s.	18,46	0,215	19,82	0,311	***	19,01	0,182	19,33	0,322	–
L.p.	32,96	0,210	33,04	0,357	–	33,98	0,257	32,20	0,291	***
Lt.c.s.	4,77	0,054	4,95	0,060	*	4,91	0,044	4,83	0,045	–
D.h.	6,15	0,065	6,49	0,072	***	6,34	0,069	6,34	0,083	–
L.t.ci.	3,09	0,030	3,17	0,050	–	3,19	0,031	3,08	0,042	–
A.t.ci.	1,57	0,033	1,67	0,031	*	1,61	0,030	1,62	0,028	–
Cr.a.c.	3,88	0,053	3,46	0,045	***	3,99	0,046	3,37	0,034	***
Cr.a.g.	4,67	0,043	4,88	0,064	**	4,81	0,039	4,76	0,054	–
Cr.f.t.t.	4,32	0,038	4,69	0,054	***	4,45	0,039	4,56	0,036	*

(L.c./L), меньше относительная длина глаза (L.o./L) и ширина рыла (S.p.n. / L). Все эти различия статистически достоверны ($P < 0,01$). Самки заметно крупнее самцов в северной Греции (Schneider et al., 1988, цит. по: Писанец, 2007). Такая направленность половых различий отмечается в каждой возрастной группе (Kuhn, Schmidt-Sibeth, 1998; Sarasola-Puente et al., 2011).

По данным В.Г. Ищенко (1999), в окрестностях Ужгорода у молодых самцов прыткой лягушки средняя длина тела перед второй зимовкой на 4,3 мм больше, чем у самок, перед третьей и четвертой, напротив, у самок больше на 5,4 и 6,2 мм соответственно. Исходя из этих данных, можно предположить, что в первые два года наземной жизни (0+ и 1+) самцы опережают в росте самок. После полового созревания (2+), самки растут быстрее самцов и достигают больших размеров.

Травяная лягушка, *R. temporaria*, представлена в работе 40 взрослыми самцами ($L = 67,6–87,8$ мм) и 26 самками ($L = 71,8–84,5$ мм) из Винницкой, Киевской и Житомирской областей Украины. У взрослых самок достоверно больше, чем у самцов длина тела (L), длина кисти (L.m.) и первого пальца передней конечности (D.p.). У самцов по сравнению с самками значимо больше средняя величина L.antbr., L.brach., Lt.m. и Cr.a.c. Половые различия не доказаны по средним значе-

ниям 19 признаков (табл. 3). При одинаковой средней длине тела ($L = 76,1$ мм) взрослые самцы и самки травяной лягушки достоверно различаются по 13 признакам, средние значения 12 из которых больше у самцов (*L.tym.*, *L.antbr.*, *L.brach.*, *Lt.m.*, *D.p.*, *F.*, *T.*, *L.c.s.*, *L.p.*, *Lt.c.s.*, *Cr.a.c.*, *Cr.a.g.* и *Cr.f.t.t.*) и только один (*D.p.*) — у самок. Половые различия не доказаны по средним значениям 13 приведенных признаков (табл. 3).

По данным Е.М. Писанца (2014), в Винницкой области Украины длина тела у полувзрослых и взрослых самцов варьирует в пределах 48,3–89,0 мм ($M \pm m = 70,3 \pm 1,34$), у самок аналогичной размерно-возрастной группы – 47,5–85,1 мм ($M \pm m = 69,4 \pm 1,22$). По средним значениям длины тела половые различия не достоверны, о чем свидетельствует величина критерия Стьюдента ($t = 0,50$; $P > 0,05$), рассчитанная нами по этим данным.

Выраженность и направленность половых различий по длине тела у *R. temporaria* может зависеть от возраста и географии. Самки начинают опережать в росте самцов после трехлетнего возраста, поэтому их размеры в каждом из возрастов, начиная с 4-летнего, больше, чем у самцов. При этом, несмотря на достоверно меньшую длину тела, у самцов травяной лягушки относительные размеры отделов

Таблица 3. Средняя величина ($M \pm m$) 26 абсолютных и приведенных значений морфометрических признаков самцов и самок *R. temporaria* и результаты их сравнения (t-критерий Стьюдента).

Table 3. Mean values ($M \pm m$) of the absolute and relative 26 morphometric features of males and females *R. temporaria* and data analysis (Student's t-test).

При- знак, мм	Абсолютные значения признаков					Приведенные значения признаков				
	Самцы, n = 52		Самки, n = 40		t	Самцы, n = 52		Самки, n = 40		t
	M	m	M	m		M	m	M	m	
L.	74,80	0,691	77,35	0,730	*	76,07	0,000	76,07	0,000	–
L.c.	22,00	0,211	22,57	0,234	–	22,39	0,172	22,21	0,174	–
Lt.c.tym.	24,34	0,326	24,92	0,293	–	24,73	0,184	24,51	0,178	–
D.r.-n.	5,98	0,081	6,02	0,081	–	6,08	0,066	5,92	0,059	–
S.p.in.	5,66	0,083	5,74	0,086	–	5,76	0,071	5,65	0,095	–
D.r.-o.	10,15	0,124	10,31	0,142	–	10,32	0,090	10,14	0,096	–
D.n.-o.	4,62	0,065	4,81	0,120	–	4,70	0,064	4,73	0,109	–
L.o.	7,39	0,091	7,51	0,159	–	7,52	0,081	7,39	0,147	–
L.tym.	5,02	0,099	4,90	0,098	–	5,11	0,090	4,82	0,087	*
Sp.oc.	11,09	0,109	11,40	0,154	–	11,28	0,081	11,22	0,129	–
L.antbr.	20,03	0,227	18,78	0,218	***	20,39	0,174	18,48	0,137	***
L.brach.	18,38	0,264	15,05	0,280	***	18,73	0,274	14,84	0,306	***
L.m.	19,09	0,186	19,92	0,186	**	19,44	0,174	19,60	0,140	–
Lt.m.	6,26	0,137	5,54	0,151	***	6,37	0,134	5,45	0,137	***
D.p.	12,34	0,144	13,45	0,136	***	12,57	0,137	13,23	0,106	***
F.	37,19	0,387	36,97	0,362	–	37,85	0,310	36,39	0,299	**
T.	40,45	0,373	40,38	0,382	–	41,19	0,323	39,74	0,289	**
L.c.s.	22,88	0,228	22,73	0,233	–	23,28	0,152	22,36	0,120	***
L.p.	42,51	0,350	42,02	0,429	–	43,30	0,345	41,35	0,325	***
Lt.c.s.	7,81	0,090	7,50	0,128	–	7,94	0,062	7,37	0,100	***
D.h.	9,36	0,132	9,37	0,161	–	9,52	0,120	9,22	0,136	–
L.t.ci.	3,53	0,063	3,75	0,092	–	3,59	0,051	3,68	0,069	–
A.t.ci.	1,85	0,033	1,93	0,042	–	1,88	0,027	1,90	0,039	–
Cr.a.c.	5,84	0,095	4,81	0,056	***	5,93	0,070	4,73	0,042	***
Cr.a.g.	6,24	0,062	6,16	0,067	–	6,35	0,051	6,06	0,046	***
Cr.f.t.t.	6,44	0,074	6,40	0,086	–	6,54	0,045	6,30	0,062	**

передних и задних конечностей больше, чем у самок (Ляпков и др., 2004). В популяции Брянского леса (Россия) половые различия во всех возрастных группах не достоверны, в то время как в популяциях Московской и Кировской областей самки достоверно крупнее в 4- и 5-летнем возрасте, а в возрасте 3-х лет, напротив, самцы достоверно крупнее самок в кировской популяции (Ляпков, 2008). В европейской части Северо-Востока России половые различия по размерам тела и его пропорциям у травяной лягушки практически отсутствуют (Топоркова, 1970; Ануфриев, Бобрецов, 1996).

Некоторые исследователи утверждают, что в популяциях этого вида, испытывающих негативные антропогенные воздействия, отмечается изменение направленности половых различий, т.е. самцы достоверно крупнее самок. Например, А.А. Лебединским и Е.Н. Помориной (2008), изучавшим популяцию травяной лягушки из Нижнего Новгорода (Россия) в течение нескольких лет, были выявлены достоверные различия между половозрелыми самцами и самками — у самцов средние значения длины тела, бедра и голени оказались больше, чем у самок. К большому сожалению, этим данным нельзя доверять безоговорочно по нескольким причинам. Во-первых, в статье не указаны методы определения возраста и репродуктивного состояния исследованных особей. Не указаны даже сроки отлова лягушек, что могло бы хотя бы примерно сориентировать специалистов. Кроме того, самок травяной лягушки со средней длиной тела 43,03 мм (2001 г.) и 43,12 мм (2002 г.) вряд ли можно считать половозрелыми, поскольку, по данным Ю.А. Кабардиной (2002), средняя длина тела у половозрелых особей этого вида из Подмосковья равна 69,68 мм (самки) и 68,26 мм (самцы). Во-вторых, 7 из 10 исследованных выборок имели очень маленький объем (3–15 особей). В-третьих, в 1993 г. достоверными оказались половые различия только по длине голени ($t = 2,12$; $P < 0,05$), в 2000 г. различия не достоверны ни по одному из признаков. В 2001 и 2002 гг. различия достоверны по всем признакам, поскольку сравниваются неполовозрелые самки ($L_{\text{ср.}} = 43,03$ и $43,12$ мм соответственно) с более крупными и, вероятно, половозрелыми самцами ($L_{\text{ср.}} = 52,92$ и $59,1$ мм соответственно). В выборке самок из популяции «Зеленый город» (2002 г.) очень грубо определена средняя длина тела ($C_s = 9,4$ %), а выборка самцов состоит всего из трех особей.

Со ссылкой на выше цитированную статью (Лебединский, Поморина, 2008) М.А. Сиротина (2011) аналогичным образом объясняет природу половых различий (самцы крупнее самок) в одной из популяций травяной лягушки с территории Костромской области России. Однако и в этом случае ошибка в определении выборочной средней в выборке самок ($L = 64,66 \pm 3,60$) оказалась слишком велика ($C_s = 5,6$ %). Поэтому вполне вероятно, что выявленные различия в размерах самцов и самок могут исчезнуть, если устранить указанный недостаток. Кроме того, таких различий не установлено в соседней популяции из заповедника «Кологривский лес».

Более крупные размеры самок травяной лягушки, по-видимому, являются следствием отбора на плодовитость и повышением их выживаемости (Ляпков и др., 2002; Ляпков 2005). Более мелкие размеры самцов обусловлены высокими энергетическими затратами, а также прессом хищников и воздействием неблагоприятных условий среды в брачный период (Ляпков 2005).

Озерная лягушка, *P. ridibundus*, представлена в работе 21 самцом и 45 самками из Донецкой, Запорожской и Николаевской областей Украины. У взрослых самок длина тела в среднем значимо больше, чем у самцов ($t = 3,45$; $P < 0,01$). Кроме того, у самок достоверно больше средняя величина 19 других абсолютных морфометрических признаков (табл. 4). Половые различия не доказаны по абсолютным значениям 6 признаков ($L.o.$, $L.antbr.$, $L.brach.$, $Lt.m.$, $A.t.ci.$ и $Cr.a.c.$). При

Таблица 4. Средняя величина ($M \pm m$) 26 абсолютных и приведенных значений морфометрических признаков самцов и самок *P. ridibundus* и результаты их сравнения (t-критерий Стьюдента).

Table 4. Mean values ($M \pm m$) of the absolute and relative 26 morphometric features of males and females *P. ridibundus* and data analysis (Student's t-test).

При- знак, мм	Абсолютные значения признаков				t	Приведенные значения признаков				t
	Самцы, n = 21		Самки, n = 45			Самцы, n = 21		Самки, n = 45		
	M	m	M	m		M	m	M	m	
L.	78,80	1,364	87,80	2,219	**	83,30	0,000	83,30	0,000	–
L.c.	26,35	0,453	27,83	0,367	*	27,90	0,319	26,70	0,317	*
Lt.c.tym.	28,23	0,464	30,35	0,498	**	29,87	0,204	29,04	0,296	*
D.r.-n.	7,11	0,175	7,85	0,146	**	7,51	0,100	7,50	0,093	–
S.p.in.	4,74	0,105	5,12	0,092	**	5,01	0,069	4,91	0,071	–
D.r.-o.	12,42	0,224	13,67	0,208	***	13,14	0,098	13,10	0,157	–
D.n.-o.	5,70	0,105	6,16	0,109	**	6,02	0,064	5,89	0,080	–
L.o.	8,93	0,142	9,05	0,123	–	9,47	0,143	8,71	0,138	***
L.tym.	5,70	0,113	6,17	0,097	**	6,03	0,102	5,93	0,095	–
Sp.oc.	10,67	0,156	11,55	0,206	**	11,30	0,117	11,06	0,154	–
L.antbr.	18,37	0,498	19,41	0,517	–	19,42	0,391	18,60	0,426	–
L.brach.	16,39	0,490	16,09	0,372	–	17,29	0,332	15,37	0,264	***
L.m.	21,09	0,371	22,54	0,379	**	22,33	0,297	21,59	0,284	–
Lt.m.	7,11	0,267	7,44	0,178	–	7,50	0,217	7,10	0,126	–
D.p.	15,22	0,254	16,33	0,250	**	16,10	0,136	15,65	0,194	–
F.	38,25	0,750	41,41	0,755	**	40,44	0,418	39,58	0,454	–
T.	40,57	0,684	43,47	0,723	**	42,92	0,364	41,59	0,451	*
L.c.s.	23,26	0,411	24,87	0,435	**	24,60	0,181	23,78	0,260	*
L.p.	43,77	0,702	46,94	0,765	**	46,31	0,315	44,92	0,496	*
Lt.c.s.	7,62	0,153	8,43	0,155	***	8,05	0,066	8,06	0,101	–
D.h.	10,79	0,224	11,74	0,223	**	11,41	0,167	11,23	0,153	–
L.t.ci.	4,26	0,089	4,58	0,097	*	4,51	0,078	4,39	0,086	–
A.t.ci.	1,76	0,049	1,82	0,034	–	1,86	0,042	1,75	0,035	*
Cr.a.c.	5,52	0,154	5,43	0,113	–	5,83	0,080	5,19	0,081	***
Cr.a.g.	6,88	0,129	7,39	0,116	**	7,28	0,084	7,09	0,098	–
Cr.f.t.t.	6,64	0,143	7,17	0,115	**	7,02	0,081	6,87	0,080	–

одинаковой средней длине тела ($L = 83,3$ мм) у самцов и самок величина большинства исследованных признаков больше у первых, хотя статистически достоверные различия по приведенным значениям доказаны только для 9 признаков (L.c., Lt.c.tym., L.o., L.brach., T., L.c.s., L.p., A.t.ci. и Cr.a.c.).

На примере киевской популяции этого вида было показано (Песков, Коцержинская, 2004), что выраженность половых различий увеличивается с возрастом лягушек и достоверные различия между самцами и самками по длине тела обнаруживаются только в группе самых крупных взрослых (adultus-II) лягушек ($L_M = 83,5$; $L_F = 92,2$; $t = 4,8$ при $P < 0,001$). В размерно-возрастной группе adultus-I самки также крупнее самцов ($L_M = 80,1$; $L_F = 81,8$), но в этом случае различия статистически не достоверны ($t = 1,3$ при $P > 0,05$). У самок озерной лягушки, *P. ridibundus* из низовий Днестра (Украина) по сравнению с самцами достоверно больше ($P < 0,05$) средние значения 13 морфометрических признаков, в то время, как по длине тела (L) различия не доказаны ($P > 0,05$). У самцов достоверно больше средние значения индексов L/F и L/Lt.c. (Микитинец, Сурядная, 2007). В Запорожской области Украины самки крупнее самцов по длине тела и ряду других признаков (Писанец, 2014). Половозрелые самки озерной лягушки достоверно крупнее

самцов в двух исследованных популяциях из Винницкой и Черновицкой областей (Смирнов, Хлус, 2005). В Центрально-Черноземном регионе России самки крупнее самцов по длине и массе тела и всем другим исследованным признакам (Лада, 1993).

В Ивановской области России половые различия по длине тела у озерной лягушки отсутствуют (Okulova et. al., 1997), на наш взгляд, по причине критично малого объема сравниваемых выборок, особенно выборки самок ($n = 9$). В результате этого величина показателя точности определения средней по длине тела в выборке самок ($C_s = 6,5\%$) превышает допустимый уровень $C_s = 3-5\%$, что указывает на необходимость увеличения объема этой выборки (Лакин, 1990).

По данным Н.Н. Сурядной (2002), в степном и предгорном Крыму самки озерной лягушки крупнее самцов практически по всем 18 исследованным морфометрическим признакам. При этом автор делает вывод об отсутствии полового диморфизма в разных популяциях Крыма как по морфометрическим, так и по феноетическим показателям. Оценив значимость половых различий по этим данным с использованием t -критерия Стьюдента, мы обнаружили, что различия статистически достоверны по 8 (Предгорья) и одному (Степь) признакам.

Обратная направленность половых различий выявлена у озерной лягушки с территории Приднестровья (Некрасова, Морозов-Леонов, 2001). Согласно данным этих авторов, средняя длина тела у самцов ($L = 84,2 \pm 1,37$) значительно больше, чем у самок ($L = 79,9 \pm 0,80$). Сравнив эти данные по t -критерию Стьюдента, убеждаемся в том, что указанные различия статистически достоверны ($t = 2,71$; $P < 0,01$). Самцы ($L = 82,67 \pm 1,69$) крупнее самок ($79,36 \pm 3,11$) и на территории Мордовии (Ручин и др., 2005), однако в этом случае различия оказались статистически недостоверными ($t = 0,94$; $P > 0,05$).

Прудовая лягушка, *P. lessonae*, представлена в работе 27 самцами и 27 самками из Житомирской, Винницкой, Черниговской, Черновицкой, Закарпатской и Киевской областей Украины. Длина тела и абсолютные размеры еще 9 признаков в среднем достоверно больше у самок по сравнению с самцами. При этом у самцов достоверно больше длина плеча ($L.brach.$) и диаметр локтевого сустава ($Cr.a.c.$).

Если самцов и самок привести к одинаковой длине тела ($L = 61,8$ мм), то окажется, что средние значения большинства приведенных признаков (17 из 26) больше у самцов по сравнению с самками. При этом для 10 из них различия статистически достоверны ($L.antbr.$, $L.brach.$, $F.$, $T.$, $L.c.s.$, $L.p.$, $L.t.ci.$, $A.t.ci.$, $Cr.a.c.$ и $Cr.f.t.t.$). У самок достоверно больше приведенные значения максимальной ширины головы ($Lt.c.tum.$) и длины первого пальца кисти передней конечности ($D.p.$) (табл. 5).

В популяциях с территории Винницкой, Житомирской и Черниговской областей Украины, с территории Ленинградской области и Мордовии (Россия) самки статистически достоверно крупнее самцов (Боркин, Тихенко, 1979; Ручин и др., 2005; Петренко, 2014; Писанец, 2014). При этом половые различия в популяции с территории Житомирской области достоверны по средним значениям 14 морфометрических признаков, в Винницкой и Полтавской – по 25 (Петренко, 2014).

По данным О.Д. Некрасовой и С.Ю. Морозова-Леонова (2001), на территории Приднестровья (Киевская и Черкасская области) по длине тела самцы ($60,9 \pm 0,7$ мм) крупнее самок ($56,6 \pm 0,57$ мм). Сравнив эти данные по t -критерию Стьюдента, убеждаемся, что различия статистически высоко достоверны ($t = 4,76$; $P < 0,001$; $df = 83$).

Съедобная лягушка, *P. esculentus*, представлена в этой работе 34 самцами и 47 самками с территории Волынской, Харьковской, Житомирской, Винницкой, Киевской, Закарпатской и Черновицкой областей Украины. По этим данным, самки съедобной лягушки достоверно крупнее самцов, поскольку средние значения

Таблица 5. Средняя величина ($M \pm m$) 26 абсолютных и приведенных значений морфометрических признаков самцов и самок *P. lessonae* и результаты их сравнения (t-критерий Стьюдента).

Table 5. Mean values ($M \pm m$) of the absolute and relative 26 morphometric features of males and females *P. lessonae* and data analysis (Student's t-test).

При- знак, мм	Абсолютные значения признаков				t	Приведенные значения признаков				t
	Самцы, n = 52		Самки, n = 40			Самцы, n = 52		Самки, n = 40		
	M	m	M	m		M	m	M	m	
L.	60,35	0,283	63,17	0,655	***	61,76	0,000	61,76	0,000	–
L.c.	19,66	0,165	20,55	0,189	***	20,12	0,142	20,11	0,139	–
Lt.c.tym.	20,16	0,132	21,50	0,233	***	20,63	0,099	21,02	0,114	*
D.r.-n.	5,38	0,056	5,69	0,050	***	5,50	0,053	5,57	0,058	–
S.p.in.	3,79	0,053	4,00	0,058	*	3,88	0,050	3,91	0,058	–
D.r.-o.	9,13	0,093	9,44	0,112	*	9,34	0,090	9,24	0,078	–
D.n.-o.	4,02	0,057	4,16	0,078	–	4,12	0,056	4,07	0,063	–
L.o.	6,99	0,101	7,07	0,089	–	7,15	0,098	6,92	0,089	–
L.tym.	4,62	0,060	4,70	0,057	–	4,73	0,052	4,60	0,059	–
Sp.oc.	7,94	0,124	8,20	0,079	–	8,13	0,124	8,02	0,072	–
L.antbr.	14,53	0,099	14,40	0,152	–	14,86	0,065	14,09	0,082	***
L.brach.	13,29	0,194	11,64	0,187	***	13,60	0,185	11,39	0,164	***
L.m.	14,75	0,145	15,60	0,135	***	15,09	0,128	15,27	0,134	–
Lt.m.	4,33	0,110	4,61	0,123	–	4,43	0,113	4,51	0,112	–
D.p.	10,40	0,106	11,39	0,111	***	10,65	0,108	11,14	0,097	**
F.	27,23	0,271	27,31	0,298	–	27,86	0,221	26,71	0,141	***
T.	26,95	0,255	26,99	0,284	–	27,58	0,220	26,42	0,226	***
L.c.s.	16,51	0,128	16,57	0,148	–	16,90	0,096	16,21	0,113	***
L.p.	33,70	0,261	33,10	0,368	–	34,49	0,233	32,40	0,349	***
Lt.c.s.	6,02	0,061	6,30	0,071	**	6,16	0,061	6,17	0,066	–
D.h.	7,10	0,077	7,33	0,126	–	7,27	0,086	7,16	0,097	–
L.t.ci.	4,51	0,056	4,47	0,064	–	4,62	0,053	4,38	0,060	**
A.t.ci.	2,46	0,034	2,41	0,050	–	2,52	0,036	2,37	0,053	*
Cr.a.c.	4,27	0,051	3,83	0,066	***	4,37	0,049	3,75	0,057	***
Cr.a.g.	5,03	0,040	5,19	0,068	*	5,15	0,039	5,08	0,049	–
Cr.f.t.t.	4,90	0,040	4,98	0,070	–	5,01	0,034	4,87	0,057	*

16 признаков, включая длину тела, у них достоверно больше. У самцов, несмотря на их более мелкие размеры, средние значения двух признаков (L.brach. и Cr.a.c.) достоверно больше по сравнению с самками. Половые различия отсутствуют по средним абсолютным значениям 8 признаков (табл. 6). При одинаковой длине тела (74,7 мм) у взрослых самцов и самок средние размеры 10 признаков (L.o., Sp.oc., L.antbr., L.brach., Lt.m., T., L.p., D.h. Cr.a.c. и Cr.f.t.t.) достоверно больше у самцов, чем у самок. Половые различия не доказаны по средним значениям 16 приведенных признаков (табл. 6).

Средние значения длины тела и ряда других признаков у самок достоверно больше по сравнению с самцами в Винницкой, Житомирской и Киевской областях Украины (Писанец, 2014), в Мордовии (Ручин и др., 2005) и в Центрально-Черноземном регионе России (Лада, 1993). В популяции из низовий Днепра (Украина) половые различия обнаружены только по отношению бедра и голени (F/T). По длине тела и всем другим признакам различия оказались статистически не достоверными (Микитинец, Сурядная, 2007). Исходя из данных, использованных авторами (табл. 3, с. 89), можно предположить, что указанный результат обусловлен малочисленностью выборок и включением в анализ молодых неполовозрелых особей.

Таблица 6. Средняя величина ($M \pm m$) 26 абсолютных и приведенных значений морфометрических признаков самцов и самок *P. esculentus* и результаты их сравнения (t-критерий Стьюдента).

Table 6. Mean values ($M \pm m$) of the absolute and relative 26 morphometric features of males and females *P. esculentus* and data analysis (Student's t-test).

При- знак, мм	Абсолютные значения признаков					Приведенные значения признаков				
	Самцы, n = 34		Самки, n = 47		t	Самцы, n = 34		Самки, n = 47		t
	M	m	M	m		M	m	M	m	
L.	72,72	0,575	76,63	0,839	***	74,67	0,000	74,67	0,000	–
L.c.	24,06	0,217	25,13	0,229	**	24,72	0,144	24,53	0,137	–
Lt.c.tym.	24,96	0,222	26,56	0,268	***	25,64	0,153	25,91	0,125	–
D.r.-n.	6,51	0,083	6,78	0,074	**	6,69	0,071	6,61	0,054	–
S.p.in.	4,27	0,049	4,55	0,051	***	4,39	0,045	4,44	0,036	–
D.r.-o.	11,08	0,113	11,52	0,123	*	11,39	0,108	11,24	0,077	–
D.n.-o.	5,28	0,057	5,64	0,069	***	5,43	0,064	5,51	0,063	–
L.o.	8,09	0,084	8,24	0,076	–	8,32	0,090	8,06	0,072	*
L.tym.	5,29	0,072	5,58	0,062	**	5,44	0,062	5,45	0,058	–
Sp.oc.	9,96	0,100	10,21	0,119	–	10,23	0,087	9,96	0,081	*
L.antbr.	17,35	0,170	17,49	0,236	–	17,82	0,111	17,04	0,129	***
L.brach.	15,41	0,252	14,25	0,228	***	15,83	0,223	13,90	0,185	***
L.m.	18,35	0,158	19,58	0,231	***	18,86	0,144	19,09	0,119	–
Lt.m.	6,44	0,100	6,50	0,104	–	6,62	0,082	6,33	0,064	**
D.p.	13,40	0,122	14,40	0,198	***	13,77	0,104	14,05	0,153	–
F.	33,56	0,349	35,30	0,370	***	34,48	0,279	34,46	0,272	–
T.	34,86	0,244	36,05	0,330	**	35,82	0,208	35,19	0,220	*
L.c.s.	20,55	0,174	21,31	0,186	**	21,11	0,137	20,81	0,113	–
L.p.	40,25	0,396	41,16	0,453	–	41,35	0,326	40,18	0,332	*
Lt.c.s.	7,05	0,071	7,39	0,107	**	7,24	0,058	7,21	0,076	–
D.h.	9,77	0,091	10,05	0,121	–	10,04	0,086	9,80	0,076	*
L.t.ci.	4,44	0,070	4,69	0,070	*	4,56	0,056	4,56	0,040	–
A.t.ci.	2,06	0,043	2,20	0,039	*	2,12	0,040	2,15	0,038	–
Cr.a.c.	5,10	0,066	4,83	0,054	**	5,24	0,052	4,72	0,040	***
Cr.a.g.	6,33	0,070	6,51	0,064	–	6,50	0,059	6,35	0,048	–
Cr.f.t.t.	5,99	0,067	6,13	0,072	–	6,15	0,049	5,97	0,044	**

Половые различия в линейных размерах головы лягушек. Согласно результатам проведенного исследования (табл. 1–6), половые различия в линейных размерах головы у зеленых лягушек выражены заметно больше, чем у бурых. У всех трех видов зеленых лягушек самки характеризуются достоверно большей длиной и шириной головы и ряда других признаков (D.r.-n., S.p.in., D.r.-o.). По средней величине расстояния от переднего края глаза до ноздри (D.n.-o.) и максимальной длине барабанной перепонки (L.tym.) у прудовой лягушки половые различия отсутствуют. Различия между самцами и самками по среднему значению расстояния между уголками глаз (Sp.oc.) статистически достоверны только у озерной лягушки (больше у самок). Половые различия по абсолютным значениям Lt.c.tym. и D.r.-n. выявлены у всех видов лягушек, кроме травяной, в то время как, по длине глаза (L.o.) различия достоверны только у остромордой лягушки (больше у самцов).

Таким образом, половые различия по абсолютным значениям признаков головы больше всего выражены у озерной лягушки, у которой средняя величина 7 признаков достоверно больше у самок по сравнению с самцами и практически полностью отсутствуют (статистически не достоверны) у травяной.

При сравнении самцов и самок с одинаковой длиной тела половые различия

по признакам головы заметно уменьшаются. Больше всего они выражены у прыткой лягушки (L.c., Lt.c.tym., L.o. и L.tym. — больше у самцов) и только по одному из 9 признаков — у травяной (L.tym. больше у самцов) и прудовой (Lt.c.tym. больше у самок).

Половые различия в размерах конечностей. Для взрослых особей всех 6 видов лягушек доказаны половые различия по приведенным значениям трех признаков (у самцов достоверно больше средняя величина L.brach., L.p. и Cr.a.c.). У самцов 5 видов (за исключением *P. ridibundus*) по сравнению с самками достоверно больше средняя величина предплечья (L.antbr.). По мнению некоторых авторов (Кабардина, Ляпков, 2001; Кабардина, 2002), половые различия в абсолютных и относительных размерах конечностей объясняются действием полового отбора.

Половые различия по совокупности признаков. Результаты сравнения самцов и самок на предмет оценки обобщенных различий между ними по всему комплексу признаков приведены в таблице 7. Согласно данным этой таблицы, половые различия по абсолютным значениям 26 признаков статистически достоверны у 5 видов и отсутствуют у травяной лягушки ($W = 0,190$ при $P = 0,849$). Половые различия по приведенным значениям признаков статистически достоверны у всех 6 видов лягушек. Как и при сравнении по каждому признаку отдельно (см. табл. 1–6), у *R. dalmatina*, *P. ridibundus*, *P. esculentus* и *P. lessonae* в группе взрослых половозрелых особей самки в среднем достоверно крупнее самцов, в то время как у *R. arvalis*, напротив, самцы крупнее самок. При сравнении взрослых самцов и самок по приведенным значениям признаков выясняется, что у всех 6 видов лягушек фауны Украины самцы достоверно крупнее самок, прежде всего, по размерам передних и задних конечностей (табл. 7).

Заключение

Согласно результатам проведенного исследования, а также литературным данным, половые различия у зеленых (*Pelophylax*) и бурых (*Rana*) лягушек фауны Украины выражены как по отдельным признакам, так и по их совокупности. При этом по абсолютным значениям признаков у *R. temporaria*, *R. dalmatina*, *P. ridibundus*, *P. esculentus* и *P. lessonae* самки крупнее самцов, в то время как у *R. arvalis*, напротив, самцы крупнее самок. Случай, когда самцы крупнее самок, среди бесхвостых амфибий встречается довольно редко, примерно у 10 % видов (Shine, 1979).

Таблица 6. Средняя величина ($M \pm m$) 26 абсолютных и приведенных значений морфометрических признаков самцов и самок *R. temporaria* и результаты их сравнения (t-критерий Стьюдента).

Table 6. Mean values ($M \pm m$) of the absolute and relative 26 morphometric features of males and females *R. temporaria* and data analysis (Student's t-test).

Вид	Абсолютные значения признаков		Приведенные значения признаков	
	W	P	W	P
<i>R. arvalis</i>	4,31	0,000	2,65	0,008
<i>R. dalmatina</i>	2,83	0,005	2,76	0,006
<i>R. temporaria</i>	0,19	0,849	3,51	0,000
<i>P. ridibundus</i>	4,31	0,000	4,32	0,000
<i>P. esculentus</i>	3,67	0,000	2,49	0,013
<i>P. lessonae</i>	2,49	0,013	2,62	0,009

При одинаковой длине тела у взрослых самцов и самок шести видов лягушек фауны Украины первые достоверно крупнее вторых, прежде всего, по признакам, обеспечивающим их высокую репродуктивную активность в брачный период (размеры передних и задних конечностей).

Более крупные размеры самок у большинства видов лягушек, по всей видимости, определяются отбором на увеличение их плодовитости (Ляпков и др., 2007). Абсолютно и относительно более длинные передние и задние конечности у самцов влияют на их репродуктивный успех и, очевидно, являются следствием полового отбора (Кабардина, Ляпков, 2001; Кабардина, 2002).

Набор диморфных признаков, выраженность и направленность половых различий в морфометрии лягушек зависят от возраста животных и по-разному проявляются у разных видов и в географических популяциях одного и того же вида.

Авторы искренне признательны зав. отделом Зоологический музей ННПМ НАН Украины, д.б.н., проф. Е.М. Писанцу и куратору научных фондов амфибий О.Н. Мануиловой за предоставленную возможность обработать коллекции бурых и зеленых лягушек, необходимые для выполнения настоящего исследования.

- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В. Амфибии и рептилии. — СПб.: Наука, 1996. — 130 с. — (Фауна европейского Северо-Востока России. Амфибии и рептилии; Т. 4).
- Боркин Л.Я., Тихенко Н.Д. Некоторые аспекты морфологической изменчивости полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Экология и систематика амфибий и рептилий. — Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1979. — С. 18–54.
- Иценко В.Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: Дис. в виде науч. докл. ... докт. биол. наук. — СПб., 1999. — 65 с.
- Кабардина Ю.А. Формирование межвидовых различий по морфометрическим признакам травяной, *Rana temporaria*, и остромордой, *R. arvalis* лягушек // Зоол. журн. — 2002. — **81**, вып. 2. — С. 221–233.
- Кабардина Ю.А. Локальная и географическая изменчивость темпов роста, морфометрических признаков и репродуктивных характеристик в процессе постметаморфозного роста бурых лягушек (*Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilss.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2004. — 24 с.
- Кабардина Ю.А., Ляпков С.М. Формирование полового диморфизма в процессе метаморфозного роста и адаптивное значение диморфных морфометрических признаков у травяной лягушки // Тр. Звенигород. биол. ст., 2001. — **3**. — С. 184–201.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. — М. : Т-во науч. изд. КМК, 1999. — 298 с.
- Лада Г.А. Эколого-фаунистический анализ амфибий Центрального Черноземья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб., 1993. — 22 с.
- Лада Г.А. Бесхвостые земноводные (Anura) Русской Равнины: изменчивость, видообразование, ареалы, проблемы охраны: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Казань, 2012. — 48 с.
- Лякин Г.Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1990. — 293 с.
- Лебединский А.А., Поморина Е.Н. Некоторые особенности популяции травяной лягушки в связи с ее обитанием на урбанизированной территории // Вестн. Нижегородского ун-та им. Н. И. Лобачевского, 2008. — № 2. — С. 91–95.
- Ляпков С.М. Географическая и возрастная изменчивость половых различий по длине тела и темпам роста бурых лягушек // Вопросы герпетологии : Материалы Третьего съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского (9–13 декабря 2006 г., Пушино-на-Оке). — СПб., 2008. — С. 262–267.
- Ляпков С.М. Половой диморфизм у бурых лягушек: различия по размерам тела и демографическим характеристикам // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. — М. : Изд-во КМК, 2005. — С. 297–310.
- Ляпков С.М., Волонцевич Р.В. Внутрипопуляционная изменчивость и половые различия возрастного состава и длины тела остромордой лягушки популяции Брянского леса // Вестн. Тамбов. ун-та. Сер. Естествен. и технич. науки. — 2013. — **18**, № 6–1. — С. 3038–3041.

- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоол. журн. — 2002. — **81**, № 6. — С. 719–733.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С. Связь морфометрических особенностей самцов с их репродуктивным успехом // Зоол. журн. — 2004. — **83**, № 12. — С. 1448–1462.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Половой диморфизм по морфометрическим признакам у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) // Зоол. журн. — 2007. — **86**, № 10. — С. 1237–1249.
- Микитинец Г.И., Сурядная Н.М. Распространение и морфологические особенности зеленых лягушек низовий Днепра // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 2007. — Вип. 21. — С. 85–91.
- Некрасова О.Д., Морозов-Леонов С.Ю. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций Приднестровья // Вестн. зоологии. — 2001. — **35**, № 5. — С. 47–52.
- Песков В.Н. Сравнительное изучение степени развития признаков у животных различного возраста и размера // Вестн. зоологии. — 1993. — N 1. — С. 82–85.
- Песков В.Н., Коцержинская И.М. Внутрипопуляционная дифференциация озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pall., 1771) по длине и пропорциям тела // Вестн. зоологии. — 2004. — **38**, № 5. — С. 29–40.
- Песков В.Н., Малюк А.Ю., Петренко Н.А. Линейные размеры тела и биологический возраст амфибий и рептилий на примере *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) и *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) // Вестн. Тамбов. ун-та. Сер. естествен. и технич. науки. — 2013. — **18**, вып. 6. — С. 3055–3058.
- Петренко Н.А. Статевий диморфізм і міжпопуляційна мінливість *Pelophylax lessonae* (Amphibia, Anura) з деяких регіонів України // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біологія. — 2014. — Вип. 67. — С. 208–216.
- Писанец Е.М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). — К.: Зоол. музей ННПМ НАН Украины, 2007. — 312 с.
- Писанець Є. Земноводні Східної Європи. Частина II. Ряд Безхвості. — К.: Зоол. музей ННПМ НАН України, 2014. — 192 с.
- Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. — К., 1989. — 172 с.
- Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. и др., Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta complex*) Мордовии // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. — 2005. — **110**, Вып. 2. — С. 3–10.
- Сиротина М. В. Анализ морфо-экологических показателей популяций *Rana temporaria* окрестностей города Костромы и заповедника «Кологривский лес» // Вестн. Костром. гос. ун-та им. Н.А. Некрасова. — 2011, № 5–6. — С. 15–18.
- Смирнов Н.А. Об изменчивости прыткой лягушки (*Rana dalmatina*) на северо-востоке ареала // Вопросы герпетологии: Материалы Пятого съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского, Минск 24–27 сентября 2012 г. — Минск, 2012. — С. 289–292.
- Смірнов Н.А. Земноводні Передкарпаття та Зовнішніх Карпат: видовий склад, поширення, мінливість та деякі аспекти екології. — Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2015. — 21 с.
- Смірнов Н.А., Хлус Л.М. До вивчення внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості *Rana ridibunda* Pall. (Anura, Ranidae) // Наук. вісн. Чернівецького ун-ту: Зб. наук. праць. Біологія. — 2005. — Вип. 260. — С. 201–207.
- Сурядная Н.Н. Характеристика морфологической изменчивости озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall., 1771) с территории Крыма // Вісн. Запорізького держ. ун-ту. — 2002. — № 2. — С. 148–153.
- Таращук В.І. Земноводні та плазуни. — К.: Вид-во АН УРСР, 1959. — 246 с. (Фауна України; Т. 7).
- Таращук С.В. Об изменчивости остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на территории Украины // Вестн. зоологии. — 1984. — № 5. — С. 80–82.
- Топоркова Л.Я. О географической изменчивости некоторых признаков амфибий, связанных с полом // Фауна Урала и пути ее реконструкции. — Свердловск, 1970. — С. 67–70.
- Kuhn J., Schmidt-Sibeth J. Zur biologie und populationsökologie der springfroschs (*Rana dalmatina*): langzeibeobachtungen aus Oberbayern // Zeitschrift für Feldherpetologie. — 1998. — **5**: S. 115–137.
- Okulova N.M., Borkin L.Y., Bogdanov A.S., Guseva A.Y. The green frogs in Ivanovo province // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union, 1997. — **2**. — P. 71–94.
- Sarasola-Puente V., Gosá A., Oromí N. et al. Growth, size and age at maturity of the agile frog (*Rana dalmatina*) in an Iberian Peninsula population // Zoology. — 2011. — **114** (3). — P. 150–154.
- Shine R. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia // Copeia. — 1979. — N 2. — P. 279–306.

УДК 502.72:[597.6+598.1](470.324)

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В ПРИРОДНОМ АРХИТЕКТУРНО-АРХЕОЛОГИЧЕСКОМ МУЗЕЕ-ЗАПОВЕДНИКЕ «ДИВНОГОРЬЕ», РОССИЯ

М.В. Ушаков

Воронежский государственный университет, заповедник «Галичья гора»,
п/о Донское, Задонский р-н, Липецкая обл, 399240 Российская Федерация
E-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru

Фаунистические исследования земноводных и пресмыкающихся в природном архитектурно-археологическом музее-заповеднике «Дивногорье», Россия. Ушаков М.В. — В работе даются результаты первых исследований фауны земноводных и пресмыкающихся природного архитектурно-археологического музея-заповедника «Дивногорье». Приводятся сведения об обитании на территории резервата 3 видов земноводных и 3 видов пресмыкающихся.

Ключевые слова: земноводные пресмыкающиеся, герпетофауна, заповедник, Воронежская область.

The faunal studies of Amphibians and Reptiles in the Natural architectural and archaeological museum-reserve «Divnogorie», Russia. Ushakov M.V. — The paper gives the results of the first research of the fauna of amphibians and reptiles of the natural architectural and archaeological museum-reserve «Divnogorie». The article provides the information about living in the reserve 3 species of amphibians and 3 species of reptiles.

Key words: amphibian, reptiles, herpetofauna, reserve, Voronezh Region.

Введение

Музей-заповедник «Дивногорье» расположен на одноименной возвышенности в Лискинском районе Воронежской области России на правом берегу реки Дон в 10 км к западу от районного центра и в 80 км к югу от Воронежа. Он имеет площадь в 1100 га и представлен меловыми отложениями на поверхности Земли, возвышающимися на 103 м над протекающими в его границах Доном и его притоком Тихой Сосной. Растительность заповедника состоит из ксерофитных травянистых сообществ, на крутых склонах произрастают петрофитные виды. Древесный покров представлен созданной в 1956 г. по инициативе И.В. Сталина «докучаевской» лесозащитной полосой в основном из ясеня и небольших облесненных участков у подножия склонов.

Фаунистические исследования позвоночных животных в рамках современной территории заповедника по ряду причин до сих пор составляют немногие наблюдения. Поэтому объем фауны резервата (Голуб и др., 1996; Пантелеева, Соболев, 2012), определяемый в результате интерполяции данных по распространению видов в регионе, носит достаточно спекулятивный характер. Содержащийся в приведенных работах состав земноводных и пресмыкающихся также является

результатом интерполяции. Поэтому, несмотря на потенциальную возможность обитания какого-то вида на территории заповедника, затруднительно опираться на опубликованные материалы, т. к. непонятно были ли у авторов реальные наблюдения животного. Поэтому задачей исследования стало установление видового состава земноводных и пресмыкающихся музея-заповедника.

Материал и методы

Материал для этой работы был получен в результате наблюдений и исследований, проведенных в музее-заповеднике в период с 2012 по 2014 г. Наблюдения осуществляли во время экскурсий по территории музея-заповедника. Рептилий учитывали маршрутным методом, а также путем тотального отлова на ограниченной территории. Маршрут также использовали и для изучения питания земноводных путем сбора экскрементов (Ушаков, 2014).

Результаты и обсуждение

Наши исследования на настоящий момент могут указывать на обитание на территории музея-заповедника трех видов земноводных и трех видов пресмыкающихся.

Класс Земноводные, Amphibia Gray, 1825

Отряд Бесхвостые земноводные, Anura (Fischer von Waldheim, 1813) Gray, 1825

Семейство Жерлянки, Bombinatoridae Gray, 1825

Род Жерлянки, *Bombina* Oken, 1816

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

Этот вид приводится в фаунистических обзорах музея-заповедника (Голуб и др., 1996). Однако странным является указание на места встреч — меловые склоны, что наводит на мысль об ошибке определения земноводного. Наши исследования пока не позволили обнаружить этот вид. На территории музея-заповедника фактически отсутствуют неглубокие водоемы. Тем не менее, в дождевых лужах пойменной части территории музея-заповедника в 2000-х г. жерлянку отлавливали сотрудником Воронежского госпедуниверситета А. Н. Тимофеевым (личное сообщение). Туда земноводное могло мигрировать из какого-нибудь мелководного затона Тихой Сосны. Поэтому требуется исследование этого притока Дона.

Краснобрюхая жерлянка занесена в Красный список МСОП в категории LC ver. 3.1 (Вызывающие наименьшие опасения). Она попадает под действие Бернской конвенции (Пр. II — строго охраняемые виды).

Семейство Жабы, Bufonidae Gray, 1825

Род Зеленые жабы, *Pseudepidalea* Frost et al., 2006

Зеленая жаба, *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1768).

Является обычным земноводным музея-заповедника. Встречается по всей территории. Приводится в фаунистических обзорах (Голуб и др., 1996; Пантелеева, Соболев, 2012). Весной размножается в обширной затопляемой пойме после весеннего разлива Тихой Сосны и Дона. В 2014 г. размножение земноводного не отмечалось, т. к. в этот год не было разлива рек. В 2013 г. был заложен учетный маршрут длиной в 760 м для изучения питания путем сбора экскрементов (Ушаков, 2013, 2014). Предварительные результаты показывают достаточно изменчивый характер нахождения земноводных в области маршрута. По данным 2013 г. в питании жабы помимо традиционных насекомых и пауков дважды были

обнаружены фрагменты остатков восточной степной гадюки, *Pelias renardi* (Christoph, 1861), первого года жизни (Ушаков, 2014).

Зеленая жаба занесена в Красный список МСОП в категории LC ver. 3.1 (Вызывающие наименьшие опасения). Попадает под действие Бернской конвенции (Пр. II — строго охраняемые виды).

Семейство Настоящие лягушки, Ranidae Rafinesque, 1814

Род Зеленые лягушки, *Pelophylax* Fitzinger, 1843

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

Озерная лягушка обитает в Дону и его притоке — Тихой Сосне. Обычна. Приводится в фаунистических списках (Голуб и др., 1996; Пантелеева, Соболев, 2012). Занесена в Красный список МСОП в категории LC ver. 3.1 (Вызывающие наименьшие опасения). Попадает под действие Бернской конвенции (Пр. III — охраняемые виды).

Нами также рассматривалось потенциально возможное обитание на территории «Дивногорья» обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758), и чесночницы Паласа, *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771). Обследования весной временных водоемов близ села Селявное (у северо-восточной границы музея-заповедника) пока результатов не дали.

Класс Lepidosauria, Naeckel, 1866

Отряд Ящерицы, Lacertilia

Семейство Настоящие ящерицы, Lacertidae Fitzinger, 1826

Род Зеленые ящерицы, *Lacerta* Linnaeus, 1758

Прыткая ящерица, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758.

Обычна. Встречается на всей территории. Приводится в фаунистических списках (Голуб и др., 1996; Пантелеева, Соболев, 2012). На незадернованных меловых обнажениях количество встреч падает. Для изучения численности рептилии в 2013 г. на территории музея-заповедника заложено несколько учетных маршрутов. Двухлетние результаты позволяют получить оценки численности прыткой ящерицы в районах расположения учетных маршрутов. Плотность половозрелых самцов колеблется от 7,7 до 13,3 ос/га, половозрелых самок — 6,1–40,0 ос/га, неполовозрелых особей — от 69,7 до 115,7 ос/га.

Прыткая ящерица занесена в Красный список МСОП в категории LC ver. 3.1 (Вызывающие наименьшие опасения). Попадает под действие Бернской конвенции (Пр. II — строго охраняемые виды).

Отряд Змеи, Serpentes Linnaeus, 1758

Семейство Ужеобразные змеи, Colubridae Oppel, 1811

Род Настоящие ужи, *Natrix* Laurenti, 1768

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

Обычен. Встречается в пойме и на склонах музея-заповедника. Приводится в фаунистических списках (Голуб и др., 1996; Пантелеева, Соболев, 2012). Занесен в Красный список МСОП в категории LR/lc ver. 2.3 (Низкий риск / вызывающие наименьшие опасения). Попадает под действие Бернской конвенции (Пр. III — охраняемые виды).

Семейство Гадюковые змеи, *Viperidae* Laurenti, 1768
Род Щиткоголовые гадюки, *Pelias* Merrem, 1820
Восточная степная гадюка, *Pelias renardi* (Christoph, 1861).

Восточная степная гадюка оказалась, чуть ли ни единственным видом, чье обитание было документировано (Ушаков и др., 2006). Самые ранние наблюдения змеи были сделаны сотрудницей Воронежского госуниверситета Л. Н. Хицовой в 60-е г. прошлого столетия (Природные..., 1996). В 1998 г. в окрестностях Маяцкого городища были отловлены две гадюки (Власов, Власова, 2000, 2001). Наши исследования были начаты в 2012 г. Они показали, что гадюка встречается практически по всей территории музея-заповедника. Однако ее встречи очень редки. Наибольшее количество рептилий приходится на район Маяцкого городища. Биотопы гадюки представляют открытые забурьяненные участки нередко с наличием древесной растительности. Видимо, оптимальным для гадюки является сочетание таких участков со слабозадернованными пространствами в виде меловых обнажений и осыпей. Змей отмечали как на меловых склонах, так и среди ковылей. Для изучения рептилий была определена территория размером в 5,94 га, включающая окрестности Маяцкого городища (Ушаков, 2012). В ее границах в апреле каждого года, начиная с 2012 г., отлавливали всех встреченных змей, которые после обмеров и описания выпускали обратно. Были получены материалы по морфологии восточной степной гадюки заповедника (Фролова, Климов, 2013; Фролова, Ушаков, 2013). В 2012 г. на исследуемой территории было отловлено 26 гадюк, что определяло плотность населения в 4,4 ос/га. В 2013 г. на этой территории было встречено уже 6 гадюк (1,0 ос/га). Полагаем, что это стало результатом неблагоприятной для ядовитых рептилий зимы 2012–2013 гг. Снеговой покров был незначительным, верхние части склонов вообще не покрывались снегом. К тому же мягкая в первые месяцы зима сменилась сильными морозами в феврале. Поэтому ожидаема дальнейшая депрессия численности. В 2014 г. было встречено 3 особи (0,5 ос/га).

Восточная степная гадюка в рамках таксона *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835) занесена в Красную книгу Воронежской области (категория 1 — вид, находящийся под угрозой исчезновения) (Красная..., 2011). Попадает под действие Бернской конвенции (Пр. II — строго охраняемые виды).

Автор выражает признательность директору М.И. Лыловой и главному научному сотруднику музея-заповедника «Дивногорье» С.Л. Соболеву за помощь и теплое отношение при выполнении работы.

Власов А.А., Власова О.П. Биология и распространение степной гадюки на северной границе ареала в Центрально-Черноземном регионе // Зоологические исследования в заповедниках Центрального Черноземья : Тр. Ассоциации особо охр. прир. территорий Центр. Черноземья России. Вып. 2. — Тула, 2001. — С. 116–121.

Власов А.А., Власова О.П. Степная гадюка (*Vipera ursini*) в Центральном Черноземье // Состояние и проблемы экосистем Среднерусской лесостепи. Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ. Вып. 14. — Воронеж : ВГУ, 2000. — С. 15–22.

Голуб В.Б., Пантелева Н.Ю., Соболев С.Л., Чернобылова М.В. К вопросу сохранения генофонда растительного и животного мира степных участков заповедника «Дивногорье» // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья : Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ. Вып. 9. — Воронеж : ВГУ, 1996. — С. 12–15.

Красная книга Воронежской области: в 2 т. Т. 2: Животные. — Воронеж : МОДЭК, 2011. — 424 с.

- Пантелеева Н.Ю., Соболев С.Л. Животный мир Дивногорья: история изучения и современное состояние // Дивногорский сборник : Тр. музея-зап-ка «Дивногорье». Вып. 3. — Воронеж : Издательско-полиграфический центр «Научная книга», 2012. — С. 262–272.
- Природные ресурсы Воронежской области. Позвоночные животные. Кадастр. — Воронеж : Биомик, 1996. — 225 с.
- Ушаков М.В. Данные по питанию зеленой жабы (Amphibia: Anura: Bufonidae) в природном архитектурно-археологическом музее-заповеднике «Дивногорье» // Современные проблемы зоологии и паразитологии: матер. VI Междунар. науч. конф. «Чтения памяти профессора И. И. Барабаш-Никифорова» (г. Воронеж, 25 марта 2014). — Воронеж : Издательский дом ВГУ, 2014. — С. 187–190.
- Ушаков М.В. Изучение питания зеленой жабы (Amphibia: Anura: Bufonidae) в заповеднике «Галичья гора» // Совр. герпетология. — 2013. — 13, № 3–4. — С. 166 – 169.
- Ушаков М.В. Использование картографии и геоинформационных систем для зоологических учетов // Геоинформационное картографирование в регионах России: Матер. IV (заочной) Всерос. науч.-практич. конф. (Воронеж, 15 ноября 2012 г.). — Воронеж : Научная книга, 2012. — С. 134 – 138.
- Ушаков М.В., Климов А.С., Ткаченко А.В. К изучению распространения восточной степной гадюки, *Vipera renardi* (Christoph, 1861), в Воронежской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 9.— Тольятти, 2006. — С. 172–175.
- Фролова Е.Н., Климов А.С. Некоторые морфологические особенности восточной степной гадюки (*Pelias renardi*) из окрестностей музея-заповедника «Дивногорье» // Современная герпетология: Статьи по матер. докл. Первой междунар. молодеж. конф. герпетологов России и сопр. стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.). — СПб : Зоологический институт, 2013. — С. 150 – 152.
- Фролова Е.Н., Ушаков М.В. Некоторые особенности морфологии восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Cristoph, 1861) с территории музея-заповедника «Дивногорье» // Современные проблемы зоологии и паразитологии : матер. V Междунар. науч. конф. «Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова», г. Воронеж, 14–16 марта 2013 г. — Воронеж : Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, 2013. — С. 224–228.

УДК [591.5+591.16](597.9)

О ВОЗМОЖНОСТИ САМОК СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА, *SALAMANDRELLA KEYSERLINGII* (CAUDATA, HYNوبيИДАЕ) ОТКЛАДЫВАТЬ ИКРУ БЕЗ САМЦОВ

В.В. Ярцев, В.Н. Куранова, Г.С. Мартынова

Национальный исследовательский Томский государственный университет,
пр. Ленина, 36, 634050 Российская Федерация,

О возможности самок сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, HynوبيИдае) откладывать икру без самцов. Ярцев В.В., Куранова В.Н., Мартынова Г.С. — Половое поведение более детально исследовано у самцов углозубов рода *Salamandrella* и в меньшей степени — у самок. Нами проведены лабораторные наблюдения за икротетанием самок *S. keyserlingii* в условиях отсутствия самцов, а также исследование двух кладок от таких самок и двух кладок из нерестового водоема. Икротетание самок без участия самцов сопровождалось задержкой овуляции и аномальным выходом икры: самки не прикрепляли икрные мешки к субстрату и не могли вытянуть их самостоятельно. В оболочках икры и теке кладок из нерестового водоема обнаружены многочисленные сперматозоиды, а в кладках одиночных самок в террариуме или в водоеме? они отсутствовали. Полученные результаты являются дополнительными фактами, подтверждающими возможность наружного оплодотворения у *S. keyserlingii*.

Ключевые слова: отложение икры, размножение, половое поведение, сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii*, HynوبيИдае.

On possibility of *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, HynوبيИдае) females to deposit roe with no males. Yartsev V.V., Kuranova V.N., Martynova G.S. — Reproductive behavior described more detail in males of genera *Salamandrella* than in females. We conducted laboratory observations of roe deposition in the females of *S. keyserlingii* in the absence of males (single females), and we studied two clutches by these females and two clutches from breeding pond. Single females have delay ovulation and abnormal clutch output: females are not attached eggsacs to substrates and they cannot free themselves from their eggsacs. We have found the spermatozoa in the theca and in the egg jelly capsules of eggsacs from breeding pond, and we have not observed the spermatozoa in the eggsacs of single females. These results are additional facts indicating possibility of external fertilization in *S. keyserlingii*.

Key words: spawning, breeding, reproductive behavior, Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii*, HynوبيИдае.

Введение

Хвостатые земноводные характеризуются разнообразными формами репродуктивного поведения, основные особенности которого определяются способами размножения и оплодотворения (Houck, Arnold, 2003; Wells, 2007). Представители семейства HynوبيИдае Cope, 1859 имеют наружное оплодотворение (Makino, 1934; Thorn, 1986). В ходе икротетания у углозубых отмечены такие элементы брачного поведения как амплексус, помощь самцов самкам в вытягивании икры («акушерское поведение»), формирование «брачных клубков», схватки между самцами (Nus-

sbaum, 1985; Thorn, 1986; Hasumi, Iwasawa, 1990; Hasumi, 1994). Аналогичные формы описаны у видов рода *Salamandrella* Dybowski, 1870 (Григорьев, 1976; Берман и др., 1983; Басарукин, Боркин, 1984; Сытина и др., 1987; Савельев и др., 1993; Кузьмин и др., 1995; Ярцев, 2011, 2014; Ярцев, Аднагулов, 2012; Ярцев, Куранова, 2013). Значительный интерес представляют наблюдения за самками, метавшими икру в отсутствие самцов. На возможность самок, отловленных весной в природе на пути миграции к водоему, метать икру без самцов, и развитие икры, полученной таким способом, указывалось ранее (Савельев и др., 1993). В ходе исследований репродуктивного поведения углозубов рода *Salamandrella* нами проведены полевые и лабораторные наблюдения за икрометанием самок сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, в отсутствие самцов и развитием полученной от них икры.

Материал и методы

Наблюдения за половым поведением животных проведены в ходе учетных работ весной 2009–2013 гг. в окрестностях Томска (56° 28' N, 84° 58' E). Отлов самок сибирского углозуба для лабораторных наблюдений осуществлен в 2009–2013 гг. в ловчие канавы на пути миграции в нерестовый водоем. Самок размещали в аквариумы размерами 31 × 15 × 21 см. В качестве субстрата для прикрепления кладок служили притопленные в воде ветки березы или тополя. Использованы искусственное и естественное освещение, периодическая аэрация воды воздушным компрессором. Наблюдения проведены за 6 самками.

Возможность развития двух кладок, полученных от одиночных самок, и двух кладок из нерестового водоема (собраны 11.05.2010) оценивали по наличию сперматозоидов в теке и оболочках икры, а также по результатам наблюдений в течение первых двух недель за состоянием икринок в кладках. Выявление сперматозоидов в оболочках 15 произвольно выбранных икринок из верхней, средней и нижней части одного икряного шнура осуществлено при общем увеличении 100 × под стереоскопическим микроскопом МБС–9. Для микроскопии теки изготовлены микропрепараты: участки размером около 10 × 10 мм из верхней, средней и нижней части одного шнура кладки помещали на предметные стекла, подкрашивали на стекле красителем Романовского-Гимза, промывали, заключали под покровное стекло в глицерин и окантовывали лаком (Ромейс, 1954). Всего просмотрено 40 икринок и 12 образцов теки, последние хранятся в научной коллекции микропрепаратов кафедры зоологии позвоночных и экологии Томского государственного университета.

Результаты и обсуждение

В лабораторных условиях поведение самок *S. keyserlingii* до икрометания без самцов не отличается от такового в их присутствии. Самки находились на дне, ветках или пассивно плавали у поверхности воды. В неподвижном состоянии они не оставались длительное время, а периодически резко переплывали из одной части аквариума в другую. В мае 2010 г., когда в одном аквариуме временно находилось две неотметавшие икру самки, у одной из них замечена интересная форма поведения. Расположившись на одной из веток, самка около 40 мин совершала колебательные движения хвостом и задней частью туловища. При этом вторая самка, наблюдая за ней со дна, периодически реагировала на колебания и пыталась подплыть к первой.

Пребывание в акватеррариумах самок без самцов завершилось четырьмя разными вариантами. У одной из особей спустя 11 сут. содержания начался асин-

хронный выход икранных шнуров, что привело к ее гибели. Выход икры у 3 самок начался спустя 2–6 сут. и происходил синхронно. У одной особи овуляция не происходила в течение 13 сут. после начала наблюдений, затем она погибла. Другая самка находилась без овуляции в течение 36 суток. После этого она была посажена в террариум, где содержалась до конца октября, а затем размещена в искусственную зимовку, в ходе которой погибла. Перед началом зимовки внешний осмотр показал, что явно выраженные маточные отделы яйцеводов не просматриваются сквозь вентральную стенку, как это имеет место у созревающих (готовящихся к размножению следующей весной) самок перед зимовкой (Ярцев, 2011, 2014). Все самки, у которых наблюдалось появление икры, не смогли самостоятельно прикрепить ее к субстрату и плавали с выходящими икранными мешками (рис. 1), которые в таких условиях выходили крайне медленно: в течение первых суток появлялось около 2–3 см шнуров. Полное освобождение самок от икры стало возможно только искусственно, когда на вторые сутки концы икранных шнуров были зажаты пальцами. При этом самки пытались вытянуть мешки, начиная активно плавать. На это вместе с короткими перерывами потребовалось 10–15 мин.

Асинхронный выход икры у самки также отмечен в ходе полевых наблюдений на нерестовом водоеме 21 апреля 2012 г. В период с 18 ч 20 мин до 19 ч 55 мин в полуметре от береговой линии нерестового водоема (глубина около 20–30 см) удалось наблюдать одиночно плывущую самку сибирского углозуба с выходящим из нее одним икранным мешком. Проплыв небольшое расстояние, самка разместилась на ветке. Самцы рядом отсутствовали (рис. 1).

Результаты указывают, что икрометание самок в отсутствие самцов приводит к нестандартным ситуациям, связанным с поведенческими реакциями самок или ходом овуляции. Зарегистрированные нами случаи асинхронного выхода икранных мешков отмечали ранее в естественных условиях у самок сибирского (Кашенко, 1896) и приморского углозубов (Коротков, 1977), это явление рассматривается в качестве аномальной ситуации (Кузьмин и др., 1995). Другой особенностью одиночного икрометания самок является невозможность прикрепить икру к субстрату и полноценно вытянуть икранные мешки. Это указывает на важную роль «акушерского» поведения самцов в ходе икрометания, которые привлекают самку



Рис. 1. Самка *Salamandrella keyserlingii* с асинхронно выходящими икранными мешками при икрометании без самцов (А) (акватеррариум, 27.05.2009); кладка икры, полученная от одиночной самки (Б) (акватеррариум, 19.05.2010).

Fig. 1. Asynchronous output of eggsacs in the female of *Salamandrella keyserlingii* in the absence of males (A) (aquaterrarium, 27.05.2009); the clutch of single female (aquaterrarium, 19.05.2010).

к субстрату и помогают ей освободиться от икряных мешков (Григорьев, 1977; Nakabayashi et al., 1986; Савельев и др., 1993). Похожее поведение отмечено у самцов *Hynobius retardatus* (Sato, 1992). Однако, указания на возможность самок откладывать икру самостоятельно, без помощи самцов (Савельев и др., 1993), позволяют предположить, что это индивидуальная особенность, которая варьирует среди особей. Необходимо исследование большой выборки для выявления того, насколько типична такая особенность поведения.

Овуляция у земноводных происходит под действием гонадотропинов (главным образом лютеинизирующего гормона) (Tsai, 2011). Экспериментально показано, что у самок *H. nigrescens* овуляция наступает после инъекции гонадотропинов в количестве более 500 ЕД (Hasumi, 1996). Возможно, именно внешние сигналы от самцов, главным образом, вибрационные, тактильные и химические (Park, Sung, 2006; Kim et al., 2009, 2010 a, b), наряду с внутренними влияниями, стимулируют быструю и своевременную овуляцию, а также активируют поведение самок, направленное на прикрепление кладки к субстрату.

Наблюдение за икрой, полученной в лабораторных условиях от самок сибирского углозуба при отсутствии самцов, в течение двух недель показало, что развитие икринок не происходит (рис. 1). В теке и оболочках икринок таких кладок не обнаружены сперматозоиды, которые присутствовали в кладках с развивающимися эмбрионами из водоемов (рис. 2).

Аналогичные результаты получены нами и для *S. tridactyla* (Ярцев, Аднагулов, 2012). Две самки приморского углозуба с икрой, содержащиеся после отлова в контейнере с влажным мхом при температуре +5°C, выметали икряные шнуры в субстрат, которые перенесли в аквариум и содержали при комнатной температуре. Наблюдения в течение двух недель за кладкой показали, что данная икра не развивается.

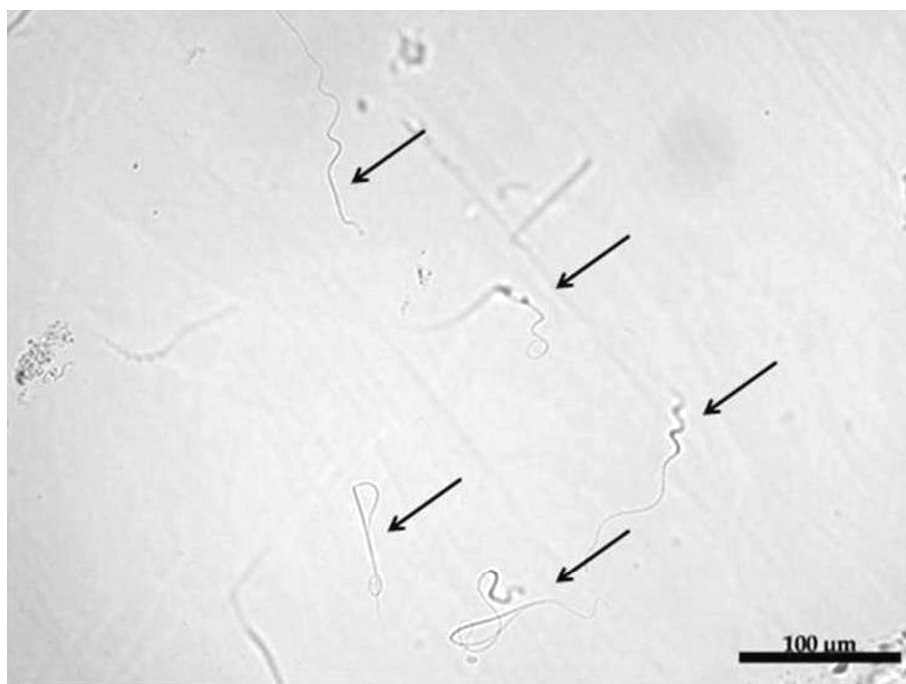


Рис. 2. Сперматозоиды в теке икряного мешка *Salamandrella keyserlingii* из нерестового водоема (Западная Сибирь, окрестности г. Томска, 21.05.2010). Стрелки указывают на сперматозоиды.

Fig. 2. Spermatozoa in the theca of *Salamandrella keyserlingii* eggsac from breed ingpond (Western Siberia, vicinity of Tomsk, 21.05.2010). Arrows: spermatozoa.

Факты о неспособности к развитию икринок, отсутствию сперматозоидов в оболочках икры, полученной от одиночных самок сибирского и приморского углозубов, и, напротив — об их наличии в кладках из водоема не согласуются с приводимыми ранее наблюдениями (Савельев и др., 1993). Аналогичные наблюдения за икрой *H. retardatus*, полученной в условиях отсутствия самцов, показали, что икра не оплодотворена (Geyer, 1942; цит. По: Thorn, 1986).

Заключение

Икрометание самок без участия самцов вызывает задержку овуляции, приводит к аномальному выходу икры (самка не прикрепляет икринные мешки к субстрату, вследствие чего не может вытянуть их самостоятельно). Вероятно, это связано с отсутствием половых сигналов от самцов, а также их помощи по вытягиванию икры. Полученная в таких условиях икра не развивается, в теке икринных мешков и студенистых оболочках икринок отсутствуют сперматозоиды, которые, напротив, многочисленны в кладках, выметанных в ходе естественного икрометания с участием самцов в природе.

Работа выполнена в рамках Программы повышения конкурентоспособности Томского государственного университета.

- Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hynobiuskeyserlingii*, на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. — Л.: Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1984. — 124. — С. 12–54.
- Берман Д.И., Бойко Е.А., Михайлова Е.И. Брачное поведение сибирского углозуба // Прикладная этология. — М.: Наука, 1983. — 3. — С. 167–171.
- Григорьев О.В. Групповое поведение сибирского углозуба в брачный период // Групповое поведение животных. — М.: Наука, 1976. — С. 81–82.
- Григорьев О.В. О способе откладки икры у сибирского углозуба // Вопросы герпетологии. — Л.: Наука. — 1977. — Т. 6. — С. 72–73.
- Кащенко Н.Ф. Сибирский четырехпалый тритон (*Salamandrella keyserlingii* Dyb.) // Изв. Том. ун-та. — 1896. — Т. 10. — С. 1–13.
- Коротков Ю.М. К экологии когтистого тритона (*Onychodactylus fischeri*) и сибирского углозуба (*Hynobiuskeyserlingi*) в Приморском крае // Зоологический журнал. — 1977. — 56, 8. — С. 1258–1260.
- Кузьмин С.Л., Ищенко В.Г., Марголис С.Э., Година Л.Б. Поведение и ритм активности // Сибирский углозуб: экология, поведение, охрана. — М.: Наука. — 1995. — С. 124–140.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника / под ред. И. И. Соколова. — М.: Изд-во иностранной литературы, 1954. — 718 с.
- Савельев С.В., Куранова В.Н., Бесова Н.В. Размножение сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* // Зоол. журн. — 1993. — 72, № 8. — С. 59–69.
- Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. Развитие сибирского углозуба. — М.: Наука, 1987. — 87 с.
- Ярцев В.В. Межвидовая дифференциация углозубов рода *Salamandrella* Dübowski, 1870 по экологическим и морфологическим признакам: Дис. ... магистра биологии. — Томск, 2011. — 160 с.
- Ярцев В.В. Репродуктивная биология хвостатых земноводных рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae): Дис. ... канд. биол. наук. — Томск, 2014. — 253 с.
- Ярцев В.В., Аднагулов Э.В. Некоторые особенности поведения самцов приморского углозуба, *Salamandrella tridactyla* (Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Вестн. Томс. Гос. Ун-та. Биология. — 2012. — № 3(19). — С. 92–99.
- Ярцев В.В., Куранова В.Н. О возможности гибридизации приморского, *Salamandrella tridactyla*, и сибирского, *S. keyserlingii*, углозубов (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) // Вестн. Томс. Гос. Ун-та. Биология. — 2013. — 3(23). — С. 83–90.

- Hasumi M. Reproductive behavior of the salamander *Hynobiusnigrescens*: monopoly of egg sacs during scramble competition // J. Herpetol. — 1994. — **28**, N 2. — P. 264–267.
- Hasumi M. Times required for ovulation egg sac formation and ventral crand secretion in the Salamander *Hynobiusnigrescens* // Herpetologica. — 1996. — **52**. — P. 605–611.
- Hasumi M., Iwasawa H. Seasonal changes in body shape and mass in the salamander, *Hynobius nigrescens* // J. Herpetol. — 1990. — **24**, N 2. — P. 113–118.
- Houck L.D., Arnold S.J. Courtship and mating behavior // Reproductive biology and phylogeny of Urodèles / Ed. by D. M. Sever Science Publishers, New Hampshire. — 2003. — P. 383–424.
- Kim J., Lee J., Ra N., Lee H., Eom J., Park D. Reproductive function of the body and tail undulations of *Hynobiusleechii* (Amphibia: Hynobiidae): a quantitative approach // Animal Cells and System. — 2009. — **13**. — P. 71–78.
- Kim S., Lee J., Ra N., Park D. Ovulated female salamander (*Hynobius leechii*) respond to water currents // J. Ecol. Field Biol. — 2010. — **33**, N 3. — P. 217–222.
- Kim J., Park D., Kim J. Female cues to evoke the body undulation of the male salamander *Hynobius leechii* // Korean J. Herpetol. — 2010. — N 2. — P. 1–7.
- Makino S.A. Cytological study on the maturation and fertilization of the egg of *Hynobiusretardatus* (an Urodelan Amphibian) // J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. VI Zool. — 1934. — N 3. — P. 117–167.
- Nakabayashi S., Ueda T., Sato T. [Spawning and its behavior of *Salamandrella keyserlingii* in Kushiro Marsh] // Kushiro Shiritsu Hakubutsukan Kampo [Rep Kushiro City Mus]. — 1986. — N 299. — P. 99–107.
- Nussbaum R.A. The evolution of parental care in salamanders // Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan. — 1985. — 169. — P.1–50.
- Park D., Sung H. Male *Hynobiusleechii* (Amphibia: Hynobiidae) discriminate female reproductive states based on chemical cues // Integrative Biosciences. — 2006. — **10**, N 3. — P. 137–143.
- Sato T. Reproductive behavior in the japanese salamander *Hynobiusretardatus* // Jpn. J. Herpetol. — 1992. — **14**, N 4. — P. 184–190.
- Thorn R. Propos sur le comportement sexuel et sur la reproduction en captivité chez quatre espèces de Salamandres de la famille des Hynobiidés (Amphibia, Caudata) // Bull. Soc. Nat. luxemb. — 1986. — **86**. — P. 67–74.
- Tsai P-S. Neuroendocrine control of reproduction in amphibians // Hormones and Reproduction of Vertebrates. Vol 2: Amphibians./ Eds D.O.Norris, K.-H. Lopez. — London : Academic Press. — 2011. — P. 21–38.
- Wells K.D. The Ecology and Behavior of Amphibians. — London : The University of Chicago Press, 2007. — 1148 p.