



С. М. ДРОБЕНКОВ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ЭКОЛОГИЯ
ЕВРОПЕЙСКОЙ
БОЛОТНОЙ ЧЕРЕПАХИ
В БЕЛАРУСИ



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»

С. М. ДРОБЕНКОВ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ЭКОЛОГИЯ
ЕВРОПЕЙСКОЙ
БОЛОТНОЙ ЧЕРЕПАХИ
В БЕЛАРУСИ



Минск
«Беларуская навука»
2012

УДК 598.132.8 : 574.3 (476)

Дробенков, С. М. Популяционная экология европейской болотной черепахи в Беларуси / С. М. Дробенков. – Минск : Беларус. навука, 2012. – 106 с. : ил. – ISBN 978-985-08-1390-9.

В монографии обобщены результаты многолетних исследований экологии и структурной организации популяции европейской болотной черепахи (*Emys orbicularis*) в южной части Беларуси, в регионе Полесья. Дается характеристика современного распространения, водных и наземных местообитаний, половой и размерно-возрастной структуры популяции, питания и размножения этого вида. Оценивается влияние антропогенных факторов, предлагаются меры по охране полесской популяции черепахи.

Представляет интерес для специалистов в области экологии, зоологии, эволюционных исследований и охраны природы, а также для студентов и преподавателей биологических факультетов университетов.

Табл. 15. Ил. 28. Библиогр.: 189 назв.

Р е ц е н з е н т ы:

доктор биологических наук В. М. Байчоров,

доцент О. В. Янчуревич

ISBN 978-985-08-1390-9

© Дробенков С. М., 2012

© Оформление. РУП «Издательский дом
«Беларуская навука», 2012

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
<i>Глава 1. Материалы и методы исследований</i>	8
<i>Глава 2. Физико-географические условия района исследований</i>	14
<i>Глава 3. Область географического распространения, местообитания и численность</i>	18
3.1. Область распространения в Беларуси.....	20
3.2. Ландшафтно-биотопическое распределение и численность популяции	23
3.3. Экологические параметры водных местообитаний.....	31
<i>Глава 4. Морфологическая изменчивость и структурная организация популяции</i>	39
4.1. Морфологическая изменчивость	39
4.2. Половая структура	51
4.3. Возрастная структура	54
4.4. Пространственная структура и ее временная динамика	57
<i>Глава 5. Репродуктивная биология и воспроизводство популяции</i> ...	60
5.1. Репродуктивная биология	60
5.2. Воспроизводство популяции.....	69
<i>Глава 6. Питание и функциональная роль в водных экосистемах</i> ...	75
6.1. Таксономический спектр и состав объектов питания	75
6.2. Биомасса популяции	78
6.3. Биоценотическая роль в водоемах	80
<i>Глава 7. Влияние антропогенных факторов и охрана</i>	82
7.1. Влияние антропогенных факторов на популяцию	83
7.2. Меры охраны	88
Заключение	92
Summary	95
Литература	97

ВВЕДЕНИЕ

Черепашки (отряд TESTUDINES, или CHELONIA) – одна из наиболее древних, примитивных и крайне специализированных групп позвоночных животных, появившаяся в триасовом периоде мезозойской эры, примерно 230 млн лет назад (Черепанов, 2005). Наибольшего расцвета черепахи достигли в меловом периоде (около 135 млн лет назад), когда существовало до 26 разнообразных семейств этих животных, о чем свидетельствуют многочисленные археологические находки. В настоящее время этот отряд представлен относительно небольшим числом форм (12 семейств, включающих примерно 250–300 видов), основное видовое богатство которых приходится на теплые тропические и субтропические области земного шара. Таксономическое разнообразие этой группы в Европе очень ограничено, – здесь обитает всего лишь 4 вида пресноводных (*Emys orbicularis*, *Mauremys caspica*, *M. leprosa*, *M. revulata*) и 3 вида сухопутных черепах (*Testudo hermanni*, *T. graeca*, *T. marginata*), то есть значительно меньше, чем на других континентах, которые они населяют.

Европейская болотная черепаха (*Emys orbicularis* L., 1758) – единственный или один из немногих аутохтонных видов черепах в большинстве стран Европы, единственный ныне живущий представитель неарктических Emydidae в Евразии. Из 8 ранее существовавших видов рода *Emys* к настоящему времени сохранился лишь один, *E. orbicularis*, который очень близок американским черепахам, в связи с чем его даже называют «американским элементом» среди европейских рептилий (Młynarski, 1969). Еще недавно, примерно 100–200 лет назад, болотная черепаха была обычным компонентом европейской фауны: она распространилась в различных природно-климатических зонах (пустыни, полупустыни, степи, европейские леса) и населяла широкий спектр водоемов. Однако к настоящему времени в результате активной хозяйственной деятельности человека, радикальным образом изменившей природные ландшафты и естественную среду обитания, численность этого вида по всему ареалу резко сократилась. Во многих урбанизированных и экономически развитых странах болотная черепаха стала очень редкой и находится на грани исчезновения, в связи с чем внесена в национальные списки угрожаемых видов, а в некоторых из них уже стоит вопрос о ее реинтродукции.

По этой причине проблемам сохранения и восстановления популяций *E. orbicularis* сейчас уделяется значительное внимание; им посвящены много-

численные публикации, специальные экологические проекты и международные конференции (Дрезден, Германия, 1996 г.; Бланк, Франция, 1999 г., Валенсия, Испания, 2005 г.). С этой же задачей связана и еще одна очень важная, хотя и относительно новая проблема – оценка взаимоотношений болотной черепахи с другими интродуцированными декоративными видами *Chrysemys scripta elegans* и *Trachemys scripta*, завезенными из Северной и Южной Америки и постепенно вытесняющими аборигенный вид (Fernandez et al., 1994; Servan, Arvy, 1997; Gianaroli et al., 1999; Najbar, 2001; Gutleb, Happ, 2002).

Неуклонное сокращение численности этого представителя эмидид протекает на фоне глобального кризиса, охватившего всю эту древнейшую группу. Сегодня по причинам, связанным с интенсивной трансформацией природных экосистем, в критическом состоянии или даже на грани существования находится примерно 70% всех видов черепах, что значительно больше, чем среди других таксонов животных. В связи с критической ситуацией с этой группой рептилий Всемирный Союз Охраны Природы (IUCN) подготовил специальный план по их спасению, который включает список наиболее угрожаемых из них и программу экстренных мер по сохранению (A Global Action Plan for Conservation of Tortoises and Freshwater Turtles. Strategy and Funding Prospectus 2002–2007, 2002).

Актуальность изучения экологии и биологии болотной черепахи обусловлена и чисто научными вопросами, имеющими большое теоретическое значение. Значительный интерес представляет выяснение эволюционных механизмов экологической адаптации черепах к различным, нередко экстремальным условиям среды обитания, особенно сильно проявляющихся на крайних рубежах их распространения. Обширная область исследований касается выяснения морфофизиологических и экологических адаптаций водных черепах к существованию на границе водной, наземной и воздушной среды (Biology of turtles, 2008). Особое внимание привлекает изучение механизмов врожденной навигации и пространственной ориентации черепах, давно известных у морских форм, а в последнее время выявленных и у некоторых пресноводных видов (Papi, Mencacci, 1999; Lohmann et al., 1999; Lebborono, Chelazzi, 2000).

Слабо изучены многие аспекты, касающиеся процессов размножения и популяционного воспроизводства черепах, отличающихся длительным периодом жизни, поздним половым созреванием, медленной сменой поколений и связанной с этим сложной демографической структурой популяций (Biology of turtles, 2008). С этим же вопросом сопряжена необходимость изучения редкого биологического феномена – температурной детерминации пола, впервые обнаруженной у представителей семейства Emydidae, а затем и у многих других групп пресмыкающихся (Péau, 1975a, b, 1976, 1982; Georges, 1989). Как было установлено, температурный режим инкубации яиц является ведущим фактором, определяющим дифференциацию пола у черепах, что впоследствии отражается не только на половом балансе популяции, но и ее репродуктивном

потенциале и общей численности. Молекулярно-генетические механизмы половой инверсии пока еще слабо исследованы, а его адаптивное значение недостаточно понятно и вызывает активные дискуссии (Servan et al., 1989; Girondot, 1997).

Высокая морфологическая изменчивость, а также экологическая пластичность болотной черепахи, способствовавшие ее распространению на огромной территории, привели к широкой эволюционной радиации и возникновению различных географических форм. Однако многие вопросы, связанные с внутривидовой таксономией, популяционной дифференциацией и филогенезом *E. orbicularis* в пределах обширной зоны распространения до самого последнего времени оставались неясными и лишь благодаря активным разработкам немецкого исследователя У. Фритца получили развитие (Fritz, 1989, 1992, 1993a, 1995; Fritz, Obst, 1995; Fritz et al., 2005).

В связи с современной редкостью этого вида практически не изученными оказались его положение в структуре водных сообществ, а также та функциональная роль, которую он выполнял в продукционных процессах биогеоценоза, где еще совсем недавно являлся обычным компонентом.

Следует также отметить, что болотная черепаха – один из немногих аборигенных видов черепах в европейской фауне – в последнее время приобретает новое, особое значение как интересный объект для эколого-просветительских целей в области сохранения биологического разнообразия.

До самого последнего времени в Беларуси исследования *E. orbicularis* носили сопутствующий и отрывочный характер. В единичных работах, опубликованных в прошлом столетии, можно найти лишь отдельные упоминания и фрагментарные сведения, касающиеся в основном ее распространения и образа жизни (Никольский, 1915; Kozminski, 1923; Фядзюшын, 1928; Dehnal, 1929; Сапоженков, 1961; Воронин, 1967; Савіцкі, 1975; Бахарев, 1977, 1986, 1999; Пикулик и др., 1988). Исследования, проведенные в тот же период на сопредельных территориях Польши, Литвы, Латвии, Украины и России также были весьма ограниченными, что объясняется той же причиной – редкостью этого вида (Тарашук, 1959; Młynarski, 1971; Juszczak, 1987; Zemanek, 1988, 1991; Земанек, 1990; Ruprecht, 1989; Снешкус, 1985, 1986, 1989; Kosinski, 1991; Snieshkus, 1989, 1993, 1995; Jablonski, 1992; Meeske, 1997a, b; Jablonski, Jablonska, 1998; Meeske et al., 2002; Kuzmin, 2002; Puriņš, Puriņa, 2007).

Данная монография обобщает результаты многолетних исследований болотной черепахи, проведенных автором в южной части Беларуси, в регионе Полесья, охватывающем бассейн реки Припять и прилегающие участки водных систем Западного Буга и Немана. Значительное сходство внешне-морфологических признаков черепах, их экологии и поведения, установленное для различных географических группировок, дает основания объединить их в единую региональную полесскую популяцию.

Основная цель этого исследования – изучение экологии и структуры популяции европейской болотной черепахи в пределах зоны ее распространения в Беларуси, а также разработка эффективных мер по ее сохранению.

Основные задачи:

изучение современного географического распространения болотной черепахи на территории Беларуси; выявление факторов, определяющих ее ландшафтное и биотопическое распределение, а также динамику численности популяции;

анализ изменчивости комплекса внешне-морфологических признаков и оценка степени межпопуляционной дифференциации *E. orbicularis* в области ее распространения в Беларуси;

оценка современной половой и размерно-возрастной структуры полесской популяции;

изучение особенностей репродуктивной биологии болотной черепахи в условиях естественных и трансформированных ландшафтов Белорусского Полесья, расположенного на северной границе видового ареала;

выяснение таксономического спектра и состава объектов питания; оценка количественных показателей пищевого рациона и функциональной роли этого вида в водных экосистемах;

выявление важнейших антропогенных факторов, определивших современное состояние и динамику численности полесской популяции;

разработка комплекса эффективных мероприятий по сохранению болотной черепахи в Беларуси.

Автор выражает глубокую благодарность за финансовую и информационную поддержку своих исследований, а также некоторых практических действий по сохранению *E. orbicularis* в Беларуси международным природоохранным фондам: Rufford Small Grants Foundation, British Ecological Society, Linnaeus Foundation, British Chelonia Group, SOPTOM. За участие в исследованиях и всемерную помощь искренне признателен коллеге-герпетологу К. К. Рыжевичу и своим близким Е. Ф. Дробенковой и А. С. Дробенкову.

ГЛАВА I

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалы для настоящего исследования были собраны в 1985–2011 гг. на территории Беларуси, в пределах зоны современного распространения болотной черепахи, в общих чертах совпадающей с природным регионом Полесья. Полевые исследования проводились в бассейнах рек Припять (притоки Бобрик I, Бобрик II, Вить, Горынь, Желонь, Иппа, Лань, Птичь, Свиновод, Словечна, Случь, Ствига, Стырь, Тремля, Уборть, Чертень, Ясельда, озера Выгонощанское, Бобровичское и Червоное, каналы Днепровско-Бугский, Огинский и др.), Днепр (включая Припять, а также притоки Брагинка и Ола), Западный Буг (притоки Спановка, Малорита и Мухавец) и Неман.

Наиболее продолжительные стационарные исследования (до 15–25 лет) выполнялись в пяти районах Полесья, расположенных на расстоянии от 50 до 450 км друг от друга и различающихся по погодно-климатическим условиям, структуре ландшафтов, формам и интенсивности хозяйственной деятельности (рис. 1.1):

юго-западная часть Беларуси, бассейн реки Западный Буг;

центральный юг, правобережная часть Припяти (Национальный парк «Припятский»);

центральный юг, правобережная часть Припяти (бассейн реки Уборть);

центральный юг, левобережная часть Припяти (бассейны рек Тремля и Птичь);

юго-восточная часть страны, низовье Припяти (Полесский радиационно-экологический заповедник).

Для экологической оценки водных местообитаний болотной черепахи ($n = 119$) использовали 35 параметров, включающих характеристику рельефа, гидрологии, гидрографии и гидрохимии, описание водной и прибрежной растительности, анализ влияния антропогенных факторов. В качестве отдельных тестов экологических условий местообитаний (например, – проточности водоема) применяли метод экологической фитоиндикации (Викторов, Ремезова, 1988). При описании станций размножения ($n = 103$) использовали 23 показателя, характеризующих их расположение относительно водоемов-местообитаний, рельеф, тип, температурный режим и влажность грунта, растительный покров, удаленность от населенных пунктов и др. Описание растительности окружающих водоемы биогеоценозов и участков размножения черепахи проводилось на основе разработанной для Беларуси типологии растительных ассоциаций (Юркевич и др., 1979).



Рис. 1.1. Область современного распространения болотной черепахи *E. orbicularis* на территории Беларуси и участки стационарных исследований: I – бассейн реки Западный Буг; II – Национальный парк «Припятский»; III – бассейн реки Уборть; IV – бассейны рек Тремля и Птичь; V – Полесский радиационно-экологический заповедник

Относительная численность (плотность) населения оценивалась по результатам маршрутных учетов черепах, проведенных во время наземного баскинга, с пересчетом полученных данных на единицу площади акватории водоема или водотока. Плотность (D) выражали в количестве особей на 1 га площади водоема, а в некоторых случаях, в целях сравнительной оценки, – в особях на 1 км береговой линии (реки и каналы). Учеты проводили в пик наземной активности черепах – во время баскинга, когда большая часть населения концентрируется на освещенных участках берегов, выступающих из воды кочках и полузатопленных корягах. Наибольшая активность этого вида в районе исследований в весенний и осенний сезоны в ясную солнечную или малооблачную погоду проявляется с 10⁰⁰ до 16⁰⁰, летом – с 8³⁰ до 11⁰⁰ и с 16³⁰ до 18³⁰. Длина учетных маршрутов составляла от 100–200 м (небольшие стоячие водоемы) до 2–5 км (максимально – до 15 км) (водотоки). В нескольких случаях на отдельных участках малых и средних рек и каналов рыбоводных прудов учеты осуществлялись с лодки.

Как показали проведенные исследования, значительное влияние на результаты количественных оценок черепах в водоемах оказывают погодные условия (облачность, температура окружающей среды), степень развития прибрежной и водной растительности, а также эколого-физиологические особенности различных половых и возрастных групп популяции. В целях унифика-

ции условий выполнения учетов основные работы проводились в ясную теплую погоду со второй половины апреля по середину июня.

Для оценки абсолютной численности некоторых небольших локальных группировок (например, населения пруда или канала) использовали метод мечения и повторного отлова (Коли, 1979), а также многократные «тотальные» отловы черепах в течение 2–3 сут. Оценку численности самок в стациях размножения и плотности размещения гнезд проводили с середины мая по середину июня методом маршрутных учетов.

Популяционно-морфологическую изменчивость болотной черепахи изучали по 32 экстерьерным признакам, характеризующим линейные размеры карапакса, пластрона, головы, хвоста, пропорции тела, окраску, рисунок и особенности щиткования панциря. Общая схема элементов панциря черепах соответствует международной номенклатуре (Zangerl, 1969). В качестве основных метрических (измерительных) и неметрических (варьирующих дискретно) признаков использовались общепринятые (Банников и др., 1977; Juszczuk, 1987; Снешкус, 1989; Fritz, 1989, 1996), а некоторые, касающиеся, например, окраски и рисунка, являются оригинальными (рис. 1.2., табл. 1.1).

Основой для анализа внутривидовой изменчивости и популяционной дифференциации *E. orbicularis* в регионе Белорусского Полесья послужила собранная выборка, представленная 409 половозрелыми самками и 190 самцами из 22 локалитетов (включая 5 крупных серий из основных стационаров). Возрастная изменчивость внешне-морфологических признаков прослежена на примере 48 молодых черепах различных возрастов. Минимальный объем выборки, необходимый для выявления фенотипического разнообразия популяции (с вероятностью 0,95) и сравнительно редких фенотипов (с долей в группировке око-

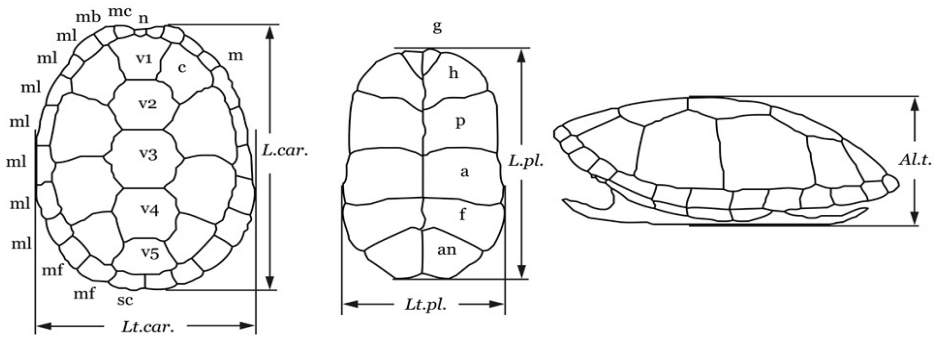


Рис. 1.2. Схема щиткования и основные промеры панциря болотной черепахи *E. orbicularis*: n – sc. nuchale, v – sc. vertebralia, c – sc. costalia, m – sc. marginalia, mc – sc. margino-costalia, mb – sc. margino-brachialia, ml – sc. margino-lateralia, mf – sc. margino-femoralia, sc – sc. supracaudalia, g – sc. gularia, h – sc. humeralia, p – sc. pectoralia, a – sc. abdominalia, f – sc. femoralia, an – sc. analia. L. car. – длина карапакса, L. pl. – длина пластрона, Lt. car. – ширина карапакса, Lt. pl. – ширина пластрона, Al. t. – высота панциря

ло 10%), составлял, согласно имеющимся рекомендациям (Животовский, 1991), 25–30 взрослых особей. Для оценки степени сходства между популяционными группировками различных районов и построения соответствующих дендрограмм использовали пакет прикладных программ STATISTICA 5.

Таблица 1.1. Основные морфотипические признаки, использованные при изучении популяционной изменчивости болотной черепахи *E. orbicularis* в Беларуси

Линейные размеры и масса	Индексы	Фенотипические признаки
Длина карапакса (<i>L. car.</i>)	Относительная длина пластрона (<i>L. car./L. pl.</i>)	Цвет карапакса: черный, темно-коричневый, оливковый, другие.
Длина пластрона (<i>L. pl.</i>)	Относительная ширина пластрона (<i>L. car./Lt. pl.</i>)	Радиальный рисунок на щитках карапакса: в виде точек, пунктирных линий, сплошных линий, отсутствует.
Длина головы (<i>L. car.</i>)	Относительная ширина карапакса (<i>L. car./Lt. car.</i>)	
Длина хвоста (<i>L. cd.</i>)	Относительная высота панциря (<i>L. car./Al. t.</i>)	Цвет пластрона: черный, темно-коричневый, оливковый, желтый, другие.
Ширина карапакса (<i>Lt. car.</i>)	Относительная длина головы (<i>L. car./L. cap.</i>)	Количество выраженных светлых пятен на пластроне и их относительная площадь (%).
Ширина пластрона (<i>Lt. pl.</i>)	Относительная длина хвоста (<i>L. car./L. cd.</i>)	Окраска горла: черная с желтыми пятнами, желтая с черными пятнами, другая.
Ширина головы (<i>Lt. cap.</i>)	Соотношение масса и длины (<i>W./L. car.</i>)	Цвет радужной оболочки глаза: коричневая, красная, другая.
Ширина хвоста у основания (<i>Lt. cd.</i>)		Рисунок на латеральной поверхности передних конечностей представлен: разбросанными пятнами, одной выраженной линией пятен, двумя линиями пятен, другой.
Высота панциря (<i>Al. t.</i>)		Рисунок на латеральной поверхности задних конечностей представлен: разбросанными пятнами, одной выраженной линией пятен, двумя линиями пятен, другой.
Масса (<i>W.</i>)		Рисунок на латеральной поверхности хвоста представлен: разбросанными пятнами, одной выраженной линией пятен, двумя линиями пятен, другой.
		Число подхвостовых щитков (<i>Scd</i>)

Плодовитость болотной черепахи (*E*) оценивали по 108 кладкам, собранным в естественных стациях размножения или полученным от самок, обнаруженных во время их предрепродуктивных миграций. Участки размножения устанавливали при слежении за беременными самками в период

наземных миграций, а также по скорлупе яиц из разрушенных хищниками кладок, которые, как установлено, хорошо сохраняются до 3–4 мес. Наличие яиц у самок определяли методом пальпации межпанцирного пространства в области задних конечностей в конце мая – начале июня (1-я кладка) и в начале июля (2-я кладка). Успех размножения в популяции оценивался в середине августа по доле не разрушенных хищниками кладок и среднему числу вылупившихся черепашат по специально помеченным в сезон откладки яиц гнездам ($n = 123$).

Для изучения направлений, траекторий и протяженности репродуктивных миграций самок, оценки половой и размерно-возрастной структуры популяции, а также динамики роста черепах в естественных условиях использовали оригинальный метод мечения, основанный на нанесении нескольких узких сквозных отверстий на 8 задних, наиболее тонких щитков карапакса (*sc. margino-lateralis*, *sc. margino-femoralis* и *sc. supracaudalis*) в различных комбинациях (Дробенков, 1992). Возможные варианты расположения отверстий позволяют маркировать сотни особей, чего вполне достаточно для изучения популяционной экологии этого вида. Длительную сохранность и безвредность таких меток для животных подтвердили ежегодные наблюдения за мечеными особями в течение 12–15 лет. Единственную группу, для которой использование данного метода оказалось невозможным, представляли молодые особи с мягким неокостеневшим панцирем, длиной (*L. car.*) до 60–70 мм. В целях мечения самых молодых черепах на краевых участках маргинальных щитков их карапакса вырезались небольшие клиновидные кусочки, которые служили хорошими метками, сохраняющимися, как и сквозные отверстия, всю жизнь.

При изучении демографической структуры популяции и темпов роста болотной черепахи в естественных условиях использовали комбинированный подход, который применяется в последнее время для различных видов черепах (Bertolero et al., 2005). Результаты оценки динамики роста *E. orbicularis* в районе исследований показали, что размеры панциря (*L. car.*) и возраст (*T*) молодых особей до 9–10-летнего возраста положительно коррелируют с количеством колец роста на щитках карапакса и пластрона. Сопоставление размеров панциря 9–10-летних черепах с их ежегодным приростом в течение пяти последующих лет позволило выделить довольно четкие размерные границы средней возрастной группы (10–15 лет), которые, следует отметить, значительно отличались почти в каждой из изученных территориальных группировок. Длина панциря и количество колец роста у черепах старших возрастов ($T > 15$), как установлено по серии фотоснимков одних и тех же особей в течение ряда последовательных лет, из-за незначительного ежегодного прироста или даже его отсутствия не могут служить точным показателем их биологического возраста.

Для выяснения таксономического спектра и состава объектов питания *E. orbicularis* использовали метод промывания содержимого желудка (Legler, 1977). С этой же целью проводился анализ фекальных проб, полученных от жи-

вотных, отловленных в естественных местообитаниях в период их активности с апреля по сентябрь. Некоторые сведения о составе пищи и режимах кормодобывания этого вида были получены при визуальных наблюдениях в природной среде.

При изучении ритмов сезонной активности и термобиологии болотной черепахи использовался ряд стандартных показателей: ректальная температура тела (*t rect.*), температура воды в разных зонах водоема, почвы на участках атмосферного баскинга, воздуха в приземном слое (20 см) и на высоте 1 м, а также освещенность, влажность воздуха и некоторые другие (Слоним, 1986; Даревский, 1987; Черлин, 1989, 1991; Исабекова, 1990; Магомедова, 2001).

Факторы смертности в полесской популяции болотной черепахи проанализированы по 34 трупам и крупным фрагментам скелета погибших животных, обнаруженным около водоемов или на путях наземных перемещений. Спектр естественных врагов, потребляющих черепах и их яйца, оценивался по результатам визуальных наблюдений, следам жизнедеятельности хищников (отпечатки лап, фекалии) и опросам, проведенным среди работников лесной охраны и местных жителей. О прессе хищников на популяцию можно судить по частоте встречаемости особей с характерными деформациями панциря, травмированными или отсутствующими конечностями и хвостом (хотя иногда такие повреждения являются последствиями некроза после отморожения при зимовке).

Картирование водных местообитаний и станций размножения, траекторий и протяженности репродуктивных миграций черепах проводили с использованием GPS-навигатора и крупномасштабных геоботанических карт (1:50 000). Площадь индивидуальных участков оценивалась в сезон активности по крайним точкам регистрации меченых особей.

Во время полевых исследований болотной черепахи нередко возникали самые различные затруднения, связанные с высокой трудоемкостью сбора материалов, значительной стоимостью и недоступностью специального полевого оборудования, а также недостаточной разработанностью полевых методик. Это касалось, например, точной оценки численности популяции, изучения условий гибернации, определения биологического возраста старых особей, а также пола молодых черепах, установления величины пищевого рациона и других вопросов. По этой причине, а также в целях унификации методических подходов в настоящей работе были использованы в основном наиболее традиционные, хорошо отработанные методы, а также стандартные и информативные признаки, позволяющие получить сопоставимые результаты. Некоторые аспекты биологии изучались на основе оригинальных методик, появившихся в процессе собственных исследований.

В связи с высоким природоохранным статусом болотной черепахи в Беларуси, а также исходя из гуманных целей, все материалы для настоящего исследования были получены прижизненными и наиболее щадящими методами, без травмирования и изъятия животных из естественной среды обитания.

ГЛАВА 2

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основная область современного распространения болотной черепахи в Беларуси охватывает Полесье – обширный природный регион Восточной Европы, расположенный на сопредельной территории южной части Беларуси, северной Украины и северо-западной части России (Брянско-Жиздринское Полесье) (География Белоруссии, 1977).

Природными границами Полесья служат пределы Полесской низменности, представляющей собой плоскую низменную равнину, местами пересеченную отдельными повышениями и расплывчатыми широкими террасами Припяти и ее притоков (Природа Белоруссии, 1986). На территории Беларуси Полесская низменность простирается с запада на восток более чем на 500 км, с севера на юг – приблизительно на 200 км. Ее площадь – около 13,2 млн га, из них на Белорусское Полесье приходится 6,2 млн га, или 46,2% всей территории (Голод, 2000).

В сравнительном отношении регион Белорусского Полесья выделяется рядом специфических ландшафтно-географических и гидрологических особенностей, природно-климатическими условиями, структурой фито- и зооценозов, а также формами современной хозяйственной деятельности. Согласно физико-географическому районированию Белорусское Полесье подразделяется на пять районов: Брестское Полесье, Припятское Полесье (основная часть водосбора Припяти), Загородье, Мозырское Полесье и Гомельское Полесье (Дементьев, 1960).

Рельеф Полесья преимущественно равнинный или слабоволнистый, выделяются отдельные денудированные моренные гряды и возвышенности периода днепровского оледенения (Левков и др., 1973; Матвеев, 1990). Крупнейшие из них находятся в Белорусском Полесье – Мозырская гряда, Хойникско-Брагинские высоты и Овручский кряж в междуречье рек Словечна и Уж. Для территории Полесья характерны параболические дюны аллювиальных отложений (отложения русловых водных потоков, слагающие поймы и террасы речных долин и образующие аллювиальные равнины), в составе которых сочетаются пески, гравий, галька, суглинки и глины. Типичны холмы, представляющие собой небольшие возвышенности округлой или овальной формы, с пологими склонами, мягко очерченной вершиной и слабо выраженным подножием, высотой до нескольких десятков метров. Выделяют холмы ледникового (друмлины), водно-ледникового (камы, озы), эолового

(дюны) происхождения и образованные текущей водой (останцы). Суженные и вытянутые в длину холмы называют гривами (Марцинкевич и др., 1989).

Рельеф и речная сеть Полесья в основных чертах сформировались в антропогене. На протяжении геологической истории его территория неоднократно покрывалась морем и затем вновь становилась сушей (Природа Белоруссии, 1986).

Климат и природные условия Белорусского Полесья определяются географическим положением (примерно между 51 и 53° с. ш. и 23 и 33° в. д.), преобладанием равнинного рельефа и относительным удалением от Атлантического океана. Регион расположен в умеренном климатическом поясе, его климат умеренно континентальный, на юго-востоке – переходный к лесостепному (Шкляр, 1973). На юго-западе, в верховье Припяти, климат более мягкий и влажный, а в ее истоках континентальность постепенно усиливается. Зима мягкая и влажная, средняя температура января от $-4,4$ °С на западе до -7 °С на востоке (минимальная -36 °С). Лето относительно прохладное, часто дождливое, особенно во второй половине, средняя температура июля $+18$ – $+19$ °С (максимальная $+38$ °С). Ежегодное количество осадков составляет 540–645 мм, длительность безморозного периода – 130–174 сут, вегетационный период – 193–208 сут. Малые и средние реки водной системы Припяти замерзают обычно в первой-второй декаде декабря, большие – в конце декабря – начале января. Вскрытие большинства рек происходит с начала марта по начало апреля.

С конца XIX в. по 70-е годы XX в. в Беларуси отмечены три периода заметных изменений климата, проявляющихся в повышении среднегодовой температуры воздуха на $0,4$ – $0,6$ °С, что соответствует сдвигу климатических поясов в северном направлении на 100–150 км (Шкляр, 1973). В XX в. наиболее значительные повышения температуры происходили в 30-е, а также 50–60-е годы, после чего температура несколько понизилась, но продолжала оставаться выше нормы. Особенно заметное повышение температуры охватило южную часть Беларуси – Полесье (Шкляр, 1973).

Гидрографическая сеть Полесской низменности представлена многочисленными реками, старицами, озерами, болотами, каналами, прудами и водохранилищами. Главная река Полесья – Припять (приток Днепра), длина которой составляет 761 км, из них 548 км – в пределах Беларуси. Ширина речной долины Припяти достигает 70–75 км, общая площадь водосбора – 121 тыс. км² (в Беларуси – примерно 52,7 тыс. км²). Средняя густота речной сети составляет $0,34$ км/км² (Козлов, 1977; Широков, Кирвель, 1987).

В речную систему водосбора Припяти входит свыше 800 рек длиной более 1 км, крупнейшие из которых: Пина, Ясельда, Бобрик 1, Лань, Случь, Бобрик 2, Птичь, Тремля, Вить (левые притоки), Стырь, Горынь, Ствига, Уборть, Наровлянка, Мытва, Словечна, Желонь (правые). К числу наиболее крупных озер относятся Червонное, Выгонощанское, Черное, Споровское, Бобровицкое, Ореховское и Белое (Мелиорация, 1984).

Полесские реки – извилистые, разветвленные на многочисленные рукава и протоки, с песчано-илистым дном. Долины рек в центральной части бассейна Припяти, как правило, заболочены и неясно выражены, а поймы – низкие и широкие, разливающиеся в паводок на нескольких километров. В речных поймах многочисленны старичные озера и болота. Естественная речная сеть более развита на периферии бассейна в области повышенного рельефа, в центральной зоне ее густота меньше. Водоразделы рек плоские и заболоченные. Скорость течения на малых реках в межень составляет 0,1–0,2 м/с, на крупных – до 0,3–0,5 м/с. Характерная черта водного режима Припяти и ее притоков – длительное затопление и подтопление больших территорий тальми водами и летне-осенними паводками (Козлов, 1977; Природа Белоруссии, 1986; Гельтман, Моисеенко, 1990).

Природные ландшафты Полесья отличаются генетической однородностью, наиболее распространенными являются аллювиальные террасированные, вторичные водно-ледниковые, пойменные и моренно-зандровые ландшафты (Марцинкевич и др., 1989). Характерная черта полесских ландшафтов – дюны, возвышающиеся среди болот. Почвенный покров Белорусского Полесья отличается преобладанием минеральных почв: песчаных (31,8%), супесчаных (26,7%) и суглинистых (11,8%), а также торфяно-болотных, занимающих примерно треть (29,7%) общей территории (Мелиорация, 1984).

Согласно геоботаническому районированию Полесье относится к подзоне широколиственно-сосновых лесов (Юркевич и др., 1979). В его пределах наблюдается смешение степной, западно-европейской неморальной и евразийской бореальной флор (Голод, 2000). Леса в Белорусском Полесье занимают примерно 45% территории, в отдельных районах лесистость достигает 60%. В структуре фитоценозов преобладают сосновые (на песчаных почвах и дюнах), широколиственно-сосновые, черноольховые, пушицево-березовые леса и дубравы (География Белоруссии, 1977). Основные лесные массивы приурочены к левобережным притокам Припяти, где также доминируют сосновые древостои (Дрозд, Ревера, 1988). Поймы рек заняты естественными лугами, болотами, мелиоративными системами и частично распахиваются. Широколиственные леса (преимущественно дубравы) распространены на водоразделах и надпойменных террасах. Особую ценность представляют уникальные крупные массивы болот олиготрофного и евтрофного типа, сохранившиеся местами в Белорусском Полесье и являющиеся раритетами европейского и мирового уровня.

Современные экологические условия Полесья складываются в результате действия геоморфологических, гидрологических и антропогенных факторов (Аношко, 1987). Среди наиболее радикальных форм антропогенной трансформации природных экосистем, оказывающих важное влияние на животный мир, выделяются осушительная мелиорация, сельскохозяйственное освоение территории, вырубка лесов, химическое и радиационное загрязнение природной среды (Сущеня, Пикулик, 1990).

В XIX–XX вв. территория заболоченной Полесской низины интенсивно осушалась, а в бассейне ее основного водотока – Припяти – была создана

густая сеть мелиоративных каналов, многочисленные рыбохозяйственные пруды и водохранилища, крупнейшими из них являются Красная Слобода, Солигорское, Любанское, Селец и др. К концу 1990-х годов общая площадь осушенных земель в регионе составляла около 2 млн га (Мелиорация, 1984). Широкомасштабное мелиоративное строительство, не имевшее аналогов в мировой практике, привело к существенным изменениям природных ландшафтов Белорусского Полесья (Голод, 2000). Естественный гидрологический режим нарушен дамбами, пойма Припяти и нижнее течение ее притоков от верховья до Мозырского кряжа подверглась сплошному обвалованию, в ней построено свыше 35 польдеров. Многие из притоков Припяти (Ясельда, Бобрик 1 и Бобрик 2, Цна, Смердь, Лань, Тремля, Иппа, Закованка, Солокуча, Вить, Мытва, Желонь) оказались частично или полностью канализованными. В процессе разработки месторождений строительных материалов сглаживается поверхность, изменяется внешний облик полесских ландшафтов (Изменения гидрологической сети Белоруссии..., 1986; Гельтман, Моисеенко, 1990).

В 1986 г. в результате аварии на Чернобыльской АЭС примерно 3,5% продуктов распада попало в окружающую среду, причем более 70% радиоактивного загрязнения пришлось на территорию Беларуси, а наиболее острому облучению подверглись биогеоценозы южной части страны – Полесья. Изотопный состав элементов антропогенного происхождения представлен радионуклидами с различным периодом полураспада и биологической активностью (^{134}Cs , ^{137}Cs , ^{90}Sr , ^{144}Se , ^{240}Pu , ^{25}Sb , ^{107}Ru). Основными дозообразующими и наиболее биологически опасными радионуклидами являются ^{134}Cs , ^{137}Cs и ^{90}Sr . На долю ^{137}Cs приходится до 90% активности, плотность радиоактивного загрязнения территории местами достигает 40 Ки/км². Кроме влияния ионизирующего излучения животное население испытывает воздействие вторичных радиэкологических факторов, обусловленных отселением местных жителей и исключением значительной части территории из хозяйственной деятельности (Животный мир в зоне аварии Чернобыльской АЭС, 1995).

В настоящее время в Белорусском Полесье существует разветвленная сеть особо охраняемых природных объектов, включающих государственные заповедники (Полесский радиационно-экологический), Национальные парки («Припятский», «Беловежская пуща») и более 25 заказников республиканского значения (крупнейший из них – «Ольманские болота»).

ГЛАВА 3

ОБЛАСТЬ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ, МЕСТООБИТАНИЯ И ЧИСЛЕННОСТЬ

Европейская болотная черепаха (*Emys orbicularis* Linnaeus, 1758) – эврихорный вид, имеющий полизональное распространение и образующий несколько подвидов, отличающихся различными районами распространения, гено- и морфотипами, биологическими циклами и некоторыми экологическими особенностями. В пределах своего обширного ареала болотная черепаха населяет широкий диапазон природных экосистем, от аридной зоны до пояса суббореальных лесов; она обитает в разнообразных бессточных и проточных континентальных водоемах, а также в солоноватых водах некоторых морских островов и в эстуариях. Ареал этого вида охватывает Южную и Центральную Европу, Кавказ, Среднюю и Малую Азию и северо-западную Африку (Банников и др., 1977) (рис. 3.1).

E. orbicularis – единственный аутохтонный представитель отряда TESTUDINES, адаптировавшийся к холодному климату Палеарктики и распространившийся в высоких широтах европейского континента. Его распространение связано с климатом, а ключевыми факторами, определяющими выживание северных популяций, являются достаточная температура и уровень инсоляции в летний период, необходимые для успешной инкубации яиц (Kurck, 1917; Isberg, 1929; Degerbol, Krog, 1951; Stuart, 1979; Fritz, 1996, 2001, 2003; Schneeweis, 2004; Sommer et al. 2007).

Современный ареал болотной черепахи представляет собой лишь часть намного более широкой голоценовой области распространения, которая в прошлом охватывала, например, Великобританию и Скандинавию (Fritz, 1996; Sommer et al. 2007). Археологические находки этого периода свидетельствуют о быстрой постледниковой экспансии ареала, вызванной повышением температуры во время раннего и среднего голоцена (Sommer et al. 2007; Sommer et al., 2009). Последовавшее расширение зоны обитания *E. orbicularis*, как предполагается, происходило из двух разных ледниковых рефугиумов, один из которых находился в юго-восточных Балканах, а другой – на востоке, в области Черного моря (Lenk et al., 1999; Fritz et al., 2007).

Согласно современной таксономии, разработанной на основе анализа изменчивости внешне-морфологических признаков и данных молекулярной генетики, *Emys orbicularis* – политипический вид, который подразделяется на 13 подвидов, относимых к 5 группам (*occidentalis*, *galloitalica*, *hellenica*, *orbicularis*, *luteofusca*), формирование которых произошло в плейстоцене (Fritz, 1995).

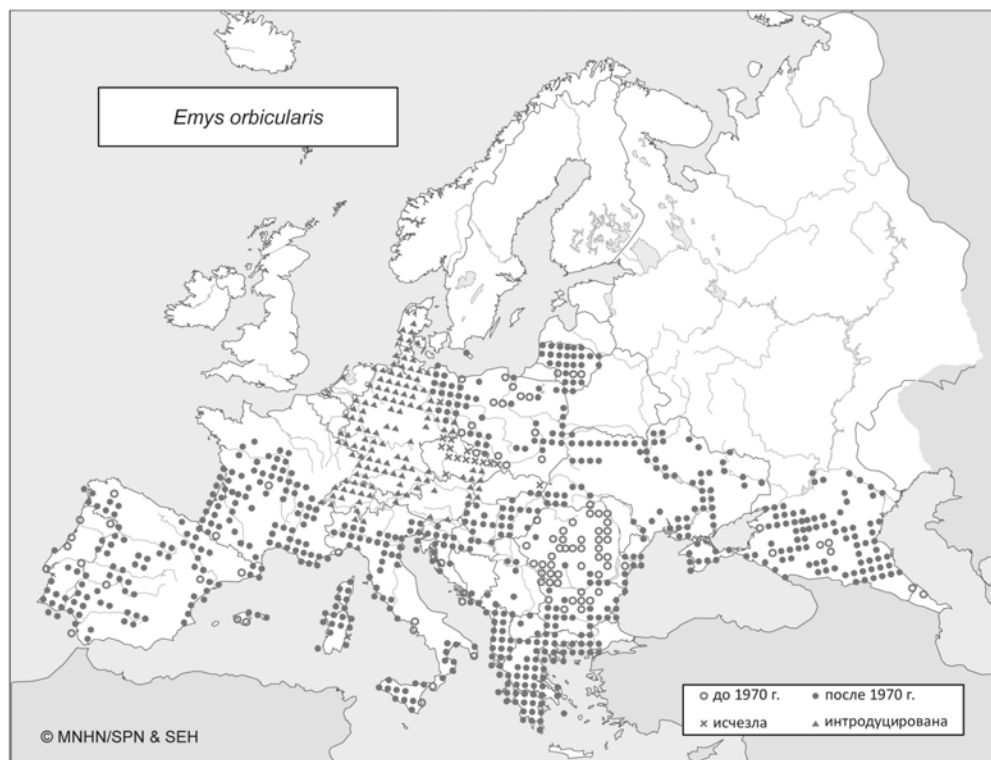


Рис. 3.1. Область географического распространения европейской болотной черепахи в Европе (данные для Беларуси отсутствуют) (из «Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe», 1997)

Болотная черепаха – единственный современный представитель семейства Emydidae в Евразии. Ее предковые формы появились на американском континенте и в среднем или верхнем четвертичном периоде через Берингов перешеек проникли на Дальний Восток. В процессе дальнейшей экспансии на запад происходила постепенная внутривидовая дифференциация, а формирование отдельных подвидов закончилось в плейстоцене. Значительное влияние на филогенез оказали связанные с климатическими осцилляциями флуктуации ареала, которые привели к изоляции отдельных территорий и гибридизации разных форм (Fritz, 1995). При периодических оледенениях, которые охватывали обширные территории Европы и северной Евразии, происходило полное исчезновение ее популяций, тогда как при потеплениях они вновь заселялись.

В соответствии с предложенной таксономической структурой, в Восточной Европе в настоящее время распространены два подвида (на территории бывшего СССР – пять подвидов из двух групп): *Emys orbicularis helenica* и *Emys orbicularis orbicularis*, между которыми существует широкая зона интерградации, проходящая на Балканах между реками Драва и Дунай, Динарскими горами, горами Пиндос и западным побережьем Черного моря (Fritz, 1995).

Первый подвид, *E. o. helenica*, характеризуется относительно мелкими размерами тела (*L. car.* до 14–16 см), светлой, чаще оливково-желтой окраской, чисто-желтым горлом, белой или желтовато-белой радужной оболочкой глаз у самцов, а также сравнительно крупной головой. Он имеет восточно-средиземноморское происхождение и реликтовую зону распространения в Крыму.

Второй подвид, *E. o. orbicularis* (номинативный), отличается самыми крупными среди подвидов размерами (*L. car.* до 18–20 см), темной окраской, черным горлом с желтыми пятнами, красноватой окраской радужной оболочки глаз у самцов и относительно мелкой головой. Зона распространения этого подвида охватывает большую часть видового ареала и значительную часть Восточной Европы (часть Германии, Литвы, Латвии, Польши, России, Беларуси, Украины и другие смежные территории).

На дифференциацию современного видового ареала, помимо естественных причин (филогенетических, климатических), огромное влияние оказали многочисленные факторы антропогенной природы. Интенсивная трансформация природных ландшафтов, особенно в XIX–XX вв., привела к тому, что в большинстве стран Европы произошло быстрое сокращение зоны распространения этого вида, и сегодня инфраструктура его ареала представлена сплошными фрагментами, зонами разреженного, диффузного распространения и территориями, где болотная черепаха уже исчезла.

3.1. Область распространения в Беларуси

Проведенные исследования показали, что область распространения болотной черепахи в Беларуси в настоящее время охватывает лишь южную и юго-западную часть страны и в общих чертах совпадает с регионом Полесья и зоной европейских широколиственно-сосновых лесов (см. рис. 1.1) (Дробенков, 2005; Drobekov, 2009). Северная граница ареала проходит вблизи городов Пружаны – Белозерск – Телеханы – Дяковичи – Копаткевичи – Василевичи – Добруш. В соответствии с административным делением республики основная часть белорусской популяции находится в Гомельской и Брестской областях, и лишь незначительная – в южных районах Минской и Могилевской областей, а также южных и юго-западных регионах Гродненской.

Область географического распространения болотной черепахи в Беларуси, как и других пресмыкающихся, ограничивается почти исключительно биоклиматическими факторами. Наибольшая сопряженность северных рубежей ареала в стране прослеживается с изотермой июля (+18,5 °C), которая является критическим минимумом для выживания этого вида. Такая же связь отмечена и в некоторых других периферических районах обитания *E. orbicularis* (Degerbol, Krog, 1951; Rogner, 2009). Высказывалось предположение, что ниже указанного порогового уровня происходит нарушение стабильного воспроизводства в популяции, а успешное развитие эмбрионов происходит нерегуляр-

но, лишь в самые теплые годы (Degerbol, Krog, 1951). Связь зоны распространения болотной черепахи с климатическими факторами подтверждается заметной смещенностью северной границы ее ареала в Беларуси с северо-западных к юго-восточным районам, что обусловлено ростом континентальности климата по мере удаления от побережий Балтийского моря.

Болотная черепаха отличается высокой устойчивостью к гипотермии и гипоксии, что проявляется в ее способности переживать длительный морозный период в водоемах, нередко покрывающихся льдом. Наши эксперименты по реинтродукции черепахи в центральной части Беларуси (Столбцовский и Осиповичский районы), за пределами зоны ее распространения, показали, что взрослые особи в течение 5–7 лет хорошо переживали даже самую суровую зиму, тогда как успешного размножения, т. е. появления молодых особей, даже в самые теплые годы не наблюдалось.

Наиболее северная популяционная группировка, где наблюдается стабильное ежегодное размножение, была отмечена в левобережной части бассейна Припяти в междуречье Птичи, Тремли и Иппы (52°16' с. ш.). Регулярные находки одиночных особей и небольших групп черепах регистрировались также и значительно севернее установленной северной границы ареала – в пригородах Минска, Гродно, Жодино, Орши, Ушач, в Березинском биосферном заповеднике и некоторых других районах (Пикулик и др., 1988; Бахарев, 1977, 1999; сообщения респондентов и данные автора).

Встречаемость болотной черепахи за пределами основного ареала можно объяснить разными причинами. В большинстве случаев, в особенности – в окрестностях городов, они являются следствием выпуска содержавшихся какое-то время в домашних условиях животных. Происхождение большинства из них, судя по экстерьерным признакам осмотренных нами особей, по всей видимости, связано с южными районами Беларуси. Однако некоторые черепахи отличались рядом особенностей, характерных для южного подвида *Emys orbicularis helenica*, и были привезены, безусловно, из южных широт (Крым).

Этот вид отличается довольно высокой подвижностью и быстро обживает самые разнообразные водоемы, постепенно расселяясь по разветвленной гидрологической сети, поэтому не исключено, что по речным системам левых притоков Припяти (Лань, Случь, Птичь и др.) черепахи постепенно проникают в более северные районы.

Кроме этого некоторые находки можно объяснить существованием небольших реликтовых популяций, сохранившихся в наиболее благоприятных местах после изменения границ ареала, вызванных климатическими флуктуациями. Воспроизводство в таких группировках происходит нерегулярно, лишь в самые теплые годы, но появление даже нескольких особей, с учетом высокой продолжительности жизни этого вида (до 25–30 лет), позволяет им существовать довольно долгое время.

Согласно немногочисленным публикациям, в которых сохранились упоминания о распространении болотной черепахи в Беларуси, ее ареал еще со-

всем недавно, в первой половине XX в., был значительно шире и включал центральные и даже северные районы страны (Сапоженков, 1961; Воронин, 1967; Пикулик и др., 1988). Полагаясь на них, можно предположить, что за последние 50–60 лет граница распространения сместилась в южном направлении примерно на 100–150 км. Флуктуации северных границ ареала *E. orbicularis* можно связать с температурными осцилляциями – периодическими глобальными потеплениями и похолоданиями, неоднократно отмечавшимися в XIX–XX вв. (Шкляр, 1973).

Распространение и начальное формирование ареала болотной черепахи в Восточной Европе и Беларуси, учитывая, что последнее оледенение не захватило основную часть бассейна Припяти (Левков и др., 1973; Матвеев, 1990), происходило в голоцене или в несколько более раннем периоде, примерно 10 тыс. лет назад. Согласно современным представлениям о филогении этого вида, исходной формой послужила *Emys o. orbicularis*, обитавшая ранее несколько севернее Кавказа (Fritz, 1992). Дальнейшее распространение черепахи на север в этой части Европы происходило по рекам Черноморского и Балтийского бассейна.

Широкому распространению болотной черепахи в Полесье в послеледниковый период способствовал комплекс природно-географических условий, обусловленный сочетанием относительно мягкого климата, густой гидрографической сети и высокой обводненности и облесенности территории. Полесский регион, несмотря на мозаичность размещения популяции этого вида и выраженную ландшафтно-экологическую дифференциацию территории, связанную с естественно-историческими причинами и влиянием хозяйственной деятельности человека, в настоящее время представляет собой сплошную зону обитания черепахи и не имеет крупных дизъюнктивных фрагментов, изолированных от основной зоны распространения.

Сплошной характер ареала обусловлен прежде всего высокой мобильностью черепах, способных активно перемещаться по гидрографической сети, характерной для Полесской низины. Даже широко разливающаяся пойма Припяти, представляющая мощный экологический барьер для распространения многих видов животных, не является существенным препятствием для нее, о чем свидетельствует, в частности, сходный морфогенетический состав популяционных группировок, расположенных по смежным притокам среднего течения реки (Уборти и Тремли). Об этом же говорят находки черепах, их следов и остатков уничтоженных хищниками кладок на закустаренных островах Припяти, ее многочисленных рукавов и стариц.

Согласно полученным данным, в настоящее время болотная черепаха встречается лишь в 4,2% всех водоемов Белорусского Полесья, а численность ее популяции находится на низком уровне. В сети особо охраняемых природных объектов Беларуси к началу текущего столетия она сохранилась лишь на территории Полесского радиационно-экологического заповедника и Национального парка «Припятский». В Беловежской пуще она либо уже исчезла, либо по-прежнему остается очень редким видом (Банников, Белова, 1956; Бахарев, 1986; Дробенков, 1991, 1998, 1999).

Основными рефугиумами («станциями переживания») этого вида сегодня являются редконаселенные, мало посещаемые людьми участки лесоболотных массивов или речных долин с развитой гидрологической сетью. С другой стороны крайне низкой численностью отличаются затопляемая в весеннее половодье пойма Припяти и устья ее притоков в среднем течении (Стырь, Горынь, Лань, Случь и Пина), а также слабообводненные открытые территории и урбанизированные зоны.

Основная причина избегания черепахой паводковых зон – сильные периодические колебания уровня воды, ведущие к дестабилизации гидрологического режима пойменных ландшафтов. Подъем воды в весенний период в низкой речной пойме влечет продолжительное нарушение среды обитания и на многих небольших и в верховьях некоторых крупных рек и сезонное перераспределение численности по затопленной долине. Весенний паводок черепахи переживают в пойменных озерах, в водоемах надпойменных террас, а также мигрируя вверх по течению малых рек. Нередко в сезон половодий черепаха встречалась в крупных населенных пунктах (Лельчицы, Мозырь, Туров, Пинск), куда попадает по водным магистралям из окрестных местообитаний. Пространственная структура популяций эмидид, равно как и других амфибионтных животных, жизнедеятельность которых всецело связана с водными и прибрежными экосистемами, определяется топографией местности и в особенности – гидрографической сетью. Существенное влияние на распределение и численность популяции болотной черепахи в районе исследований, как будет показано далее, оказывает также наличие и удаленность от водоемов открытых возвышенностей, являющихся станциями размножения.

Основываясь на показателе встречаемости, наиболее благоприятными для обитания болотной черепахи являются крупные лесоболотные массивы, слабо трансформированные в результате хозяйственной деятельности человека, тогда как значительные территории, представленные осушенными болотами и сельскохозяйственными угодьями, населены очень слабо. Несколько чаще черепаха встречалась на западе Белорусского Полесья (Малоритский и Брестский районы, 10,2 и 11,2% соответственно), в некоторых районах его центральной части (Лельчицкий, Житковичский и Петриковский районы – 9,3–13,4%) и на востоке региона (Хойникский и Наровлянский районы – 12,6 и 14,2%).

3.2. Ландшафтно-биотопическое распределение и численность популяции

Как указывалось, в настоящее время в Беларуси, в зоне своего распространения, болотная черепаха обитает лишь в небольшой части всех водоемов (4,2%). Местообитания черепахи представлены широким диапазоном водоемов и водотоков, значительно отличающихся по своим условиям и параметрам (табл. 3.1).

Доля естественных водоемов (т. е. относительно нетронутых или слабо трансформированных) и искусственных (появившихся в результате хозяйственной деятельности человека) в современной структуре занимаемых стадий примерно одинакова (52,4 и 47,6%, $n = 126$), что, с одной стороны, отражает их современное соотношение в Полесском регионе, а с другой, свидетельствует о высоких адаптивных способностях этого вида к меняющимся условиям среды.

Таблица 3.1. Экологическая структура водных местообитаний и плотность популяции болотной черепахи *E. orbicularis* в Белорусском Полесье ($n = 126$)

Тип водоема	n	%	Плотность, ос./га	
			min-max	$M \pm m$
<i>Естественные</i>				
Малые и средние реки	7	5,6	6,6–35,0	21,6 ± 4,1
Пойменные водоемы и речные старицы	18	14,3	5,6–78,0	31,6 ± 4,5
Открытые низинные болота	5	4,0	10,5–35,0	23,7 ± 5,0
Лесные болота	21	16,7	3,4–80,0	36,3 ± 4,7
Речные протоки	3	2,4	4,5–27,2	14,7 ± 6,7
Озера	4	3,2	11,4–41,5	26,5 ± 7,0
Временные лужи	2	1,6	34,2–45,6	39,9 ± 5,7
<i>Искусственные</i>				
Каналы мелиоративных систем	24	19,1	6,7–76,8	35,9 ± 3,9
Канализованные участки рек	4	3,2	6,1–42,0	23,7 ± 8,5
Заполненные водой карьеры и придорожные кюветы	16	12,7	12,0–80,0	47,5 ± 5,4
Пруды	19	15,1	14,0–65,0	39,0 ± 3,0
Водоемы очистки животноводческих комплексов	3	2,4	10,4–46,7	30,5 ± 10,7

Судя по показателю встречаемости, ведущую роль в современном размещении популяции болотной черепахи играют каналы осушительной сельскохозяйственной мелиорации (19,1%), широко представленные в трансформированных полесских ландшафтах. Совершенно очевидно, что мелиоративные каналы являются замещающими местообитаниями, куда этот вид постепенно вытеснялся из разрушенных коренных биотопов. Существенную долю в структуре занимаемых водоемов составляют также лесные болота (16,7%), искусственные пруды различного назначения и происхождения (копанные, наливные, плотинные и рыбоводные) (15,1%), а также пойменные водоемы и речные старицы (14,3%). Относительно слабо представлены большие водоемы (озера, водохранилища) и водотоки с сильным течением (крупные реки, ручьи и родники). Эфемерные водоемы, например дождевые лужи, используются редко и лишь как временные участки (станции переживания) в период репродуктивных миграций самок, а также при расселении молоди.

Результаты учетов показали, что плотность популяции болотной черепахи в аквальных местообитаниях в районе исследований составляет 3,4–80,0 ос./га (среднее $34,8 \pm 1,7$ ос.). Наиболее высокие показатели получены для заполненных водой разработанных карьеров и придорожных кюветов ($47,5 \pm 5,4$ ос./га),

прудов ($39,0 \pm 3,0$) и лесных болот ($36,3 \pm 4,7$). Наименее пригодными, очевидно, из-за слишком быстрого течения (более 0,5 м/с), оказались речные протоки ($14,7 \pm 6,7$), русла некоторых средних и малых рек ($21,6 \pm 4,1$), а также их спрямленные, канализованные участки ($23,7 \pm 8,5$).

Сравнение полученных в Беларуси данных с результатами количественных оценок, проведенных в других районах ареала, свидетельствует, что средняя плотность полесской популяции *E. orbicularis* в настоящее время находится на относительно невысоком уровне. Для сравнения, в некоторых южных регионах зоны распространения, расположенных в зоне климатического и экологического оптимума этого вида, значения показателя относительной численности бывают значительно выше и могут достигать 82–300 ос./га (Тертышников, Горювая, 1984; Атаев, Шаммаков, 1988; Kuzmin, 2002; Ayaz et al., 2008).

Как уже отмечалось, пространственная структура популяционных группировок болотной черепахи в естественных или слабо трансформированных ландшафтах в значительной мере повторяет рисунок гидрографической сети местности. Участки обитания черепах в водоемах и водотоках распределены, как правило, неравномерно, что связано прежде всего с неоднородностью экологических условий. Наиболее существенными из них являются наличие открытых береговых площадок с пологими берегами, используемых в целях терморегуляции, распределение кормовых ресурсов и защитные свойства местообитаний. В связи с этим в наиболее благоприятных местах концентрируется сравнительно высокая численность, тогда как малоценные угодья населены очень слабо.

Средняя численность (плотность) населения болотной черепахи в полесских ландшафтах в настоящее время составляет примерно 3–5 экз. на 1 км русла реки, на таком же отрезке осушительно-мелиоративного канала обычно встречается 2–3 экз., а в небольших стоячих водоемах (прудах, низинных болотах) площадью 300–500 м² – 2–3 экз.

Достоверных отличий между средними уровнями плотности в нескольких основных группах водоемов, выделенных на основе таких наиболее важных характеристик, как их происхождение и проточность воды, выявлено не было, что объясняется, вероятно, широкой амплитудой приемлемых для этого вида экологических условий (рис. 3.2).

Анализ картосхем водных местообитаний болотной черепахи и нанесенных на них участков обитания отдельных особей позволил выявить следующую закономерность. В большинстве популяционных группировок (полеселений), расположенных на небольших реках и каналах мелиоративных систем, наблюдалась заметная агрегированность населения, проявляющаяся в регулярной встречаемости небольших локальных групп особей. Практически на всех обследованных участках проточных водоемов встречались не только одиночные особи (их доля обычно составляла 15–20%), но и небольшие скопления, включающие 3–7 (редко более) разнополых особей. Такие группы, как показали наблюдения, существуют довольно долгое время, нередко

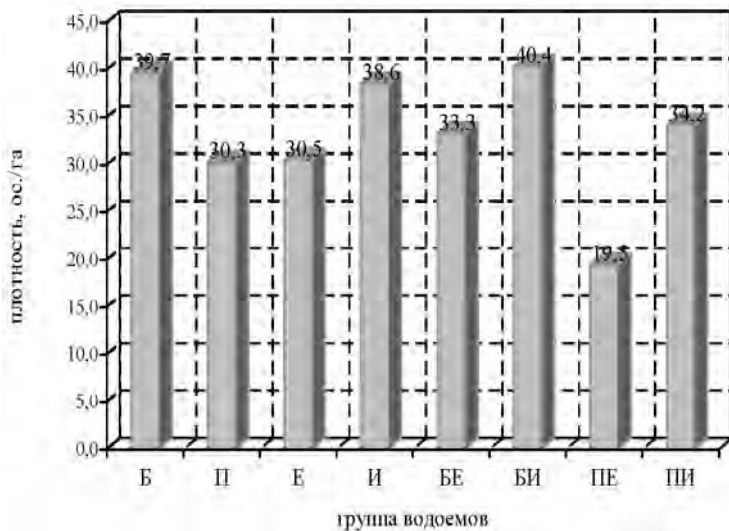


Рис. 3.2. Средние уровни численности (плотности) популяции болотной черепахи *E. orbicularis* в разнотипных водоемах Белорусского Полесья: Б – бессточные; П – проточные; Е – естественные; И – искусственные; БЕ – бессточные естественные; БИ – бессточные искусственные; ПЕ – проточные естественные, ПИ – проточные искусственные

весь летний сезон или даже несколько лет подряд. Некоторые изменения в состав таких агрегаций изредка вносят одиночные кочующие особи, чаще всего самцы. На небольших водотоках длиной 1–2 км обычно встречались 2–3 группы черепах, на более протяженных каналах и реках локальные скопления также встречались с определенной регулярностью (рис. 3.3). Равномерное заселение водотоков черепахой наблюдалось очень редко и встречалось, как правило, лишь в поселениях с высокой численностью.

Формирование локальных агрегаций болотной черепахи, отмеченное в районе исследований, можно объяснить двумя причинами – концентрацией черепах в наиболее благоприятных по экологическим условиям микробиотопах, а также необходимостью снижения энергозатрат при поисках полового партнера, что играет важную роль в разреженных популяциях этого вида в современных условиях.

Результаты проведенных исследований показали, что метод маршрутных учетов, который применяется для количественной оценки популяций пресноводных черепах (Souza, Abe, 2000), не позволяет получить полные данные об их абсолютной численности. В большинстве случаев, особенно в крупных водоемах, во время учетов удается зарегистрировать лишь часть населяющих их черепах, что связано со многими причинами. Тем не менее, несмотря на довольно существенные недостатки, этот метод можно успешно применять для сравнительных оценок; он дает унифицированные данные, на основе которых

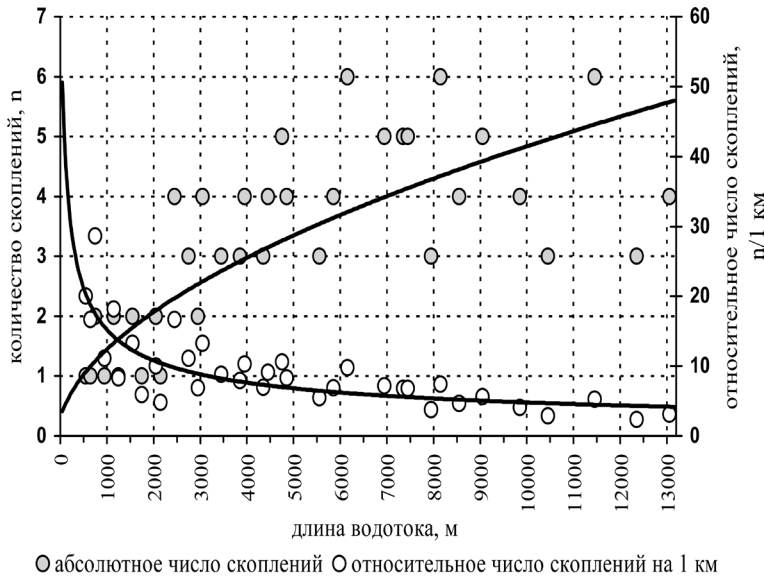


Рис. 3.3. Распределение локальных скоплений болотной черепахи *E. orbicularis* в местообитаниях на проточных водоемах

можно судить об относительном обилии черепах в разных водоемах, пространственном размещении популяции и ее временной динамике.

Многолетний опыт применения различных методов для оценки численности болотной черепахи (маршрутные учеты, мечение и повторный отлов, многократные отловы) показал, что наиболее точным из них остается многократный (абсолютный или «тотальный») отлов, проведенный в водоеме в наиболее сжатые сроки (оптимально 2–3 сут.), что позволяет избежать влияния миграций.

Сравнение результатов «тотальных» отловов и маршрутных учетов, выполненных в самых разных водоемах и в разные сезоны года, показало, что последний метод, являющийся наиболее традиционным и часто используемым, позволяет зарегистрировать лишь часть населения, в среднем около 30–40% (весной – до 50–70%, летом – 25–30%), т. е. недоучет довольно значителен (рис. 3.4). Вероятность встречи всех черепах во время наземного прогревания даже при самых оптимальных погодных условиях зависит от многих других факторов: степени развития прибрежной и водной растительности, высоты и конфигурации берегов, размеров водоема, различий в поведении особей разных половых и размерных групп, а также их индивидуальных особенностей.

Полученные данные позволяют высказать некоторые рекомендации методологического характера. Наиболее близкие к реальным данные о численности удается получить при маршрутных учетах во время утреннего наземного баскинга черепах, когда после ночи на освещенные берега водоема выходит большинство животных. В небольших водоемах при благоприятных погодных условиях иногда удается зарегистрировать до 70–80% всех обитающих черепах.

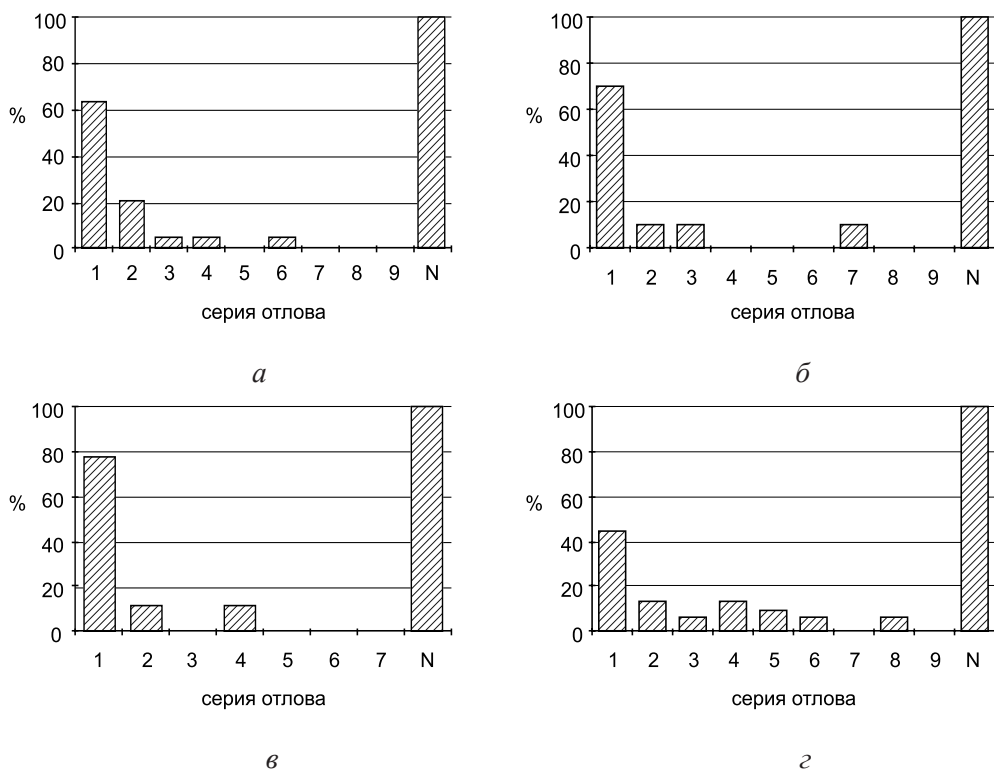


Рис. 3.4. Результаты оценки абсолютной численности (n) локальных группировок болотной черепахи *E. orbicularis* методом многократных отловов: а – лесной водоподводящий канал рыбохозяйственных прудов (20–22.06.1991 г.) ($n = 19$); б – небольшой пруд (23–25.05.1992 г.) ($n = 10$); в – залитый водой песчаный карьер (11–13.04.1995 г.) ($n = 14$); г – канал мелиоративной системы (20–23.07.1997 г.) ($n = 31$)

На некоторых водоемах с хорошо просматриваемыми берегами неплохие результаты можно получить, используя соответствующую оптическую технику, например зрительные трубы.

Данные маршрутных учетов в значительной степени зависят от сезона года, которые различаются по погодным условиям, степени развития растительности и уровню двигательной активности черепах. Подвижность *E. orbicularis* с увеличением температуры внешней среды постепенно возрастает, что отражается на таком показателе, как дистанция обнаружения животных во время проведения учетов (рис. 3.5 и 3.6) и, в конечном итоге, на их численности.

Результаты анализа сезонной динамики использования местообитаний болотной черепахой в Белорусском Полесье позволяют выделить в них несколько пространственно разобщенных и функционально различных зон: 1) водные станции (трофическая и защитная функция); 2) участки наземного баскинга (терморегуляция); 3) наземные гнездовые станции (размножение); 4) участки зимовки (гибернация) и 5) миграционные коридоры (репродуктивные миграции и расселение).

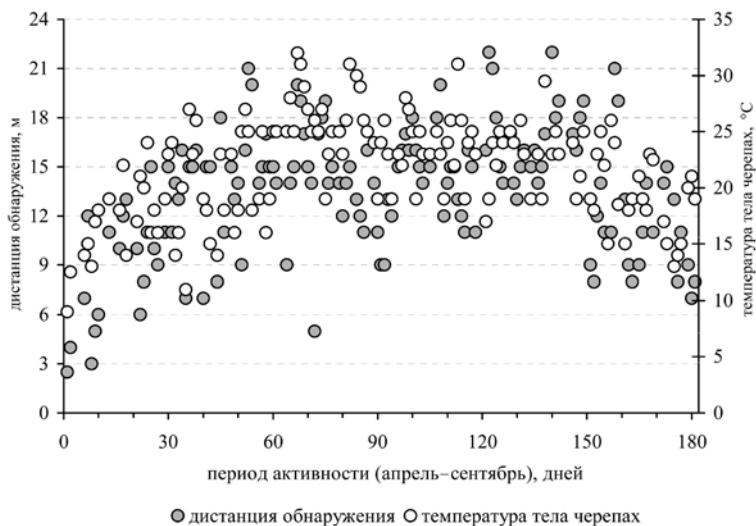


Рис. 3.5. Сезонная динамика двигательной активности и температуры тела болотной черепахи *E. orbicularis* в условиях южной Беларуси (2001 г.)

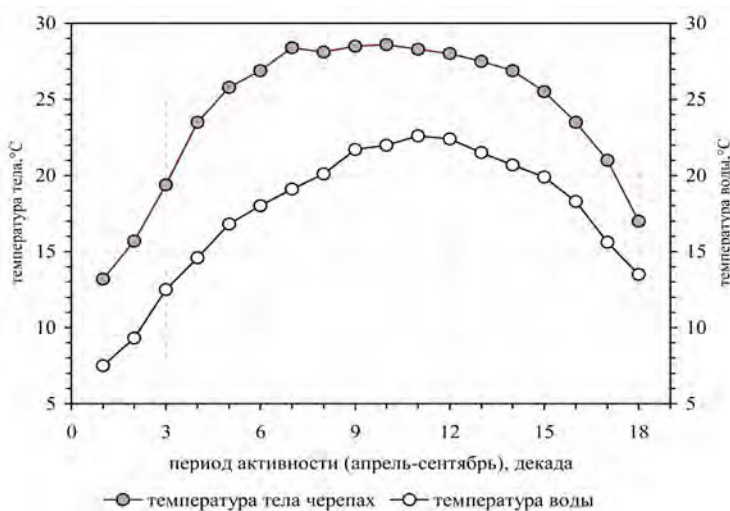


Рис. 3.6. Сезонная динамика температуры тела болотной черепахи *E. orbicularis* и температуры воды в водных станциях в среднефенологический год (2001 г.)

Топография расположения основных зон местообитаний (водных и наземных гнездовых), а также схематический профиль типичного участка обитания болотной черепахи в слабо трансформированном (близком к естественному) ландшафте центральной части района исследования – в Припятском Полесье, представлены на рис. 3.7 и 3.8. Детальное описание наземных гнездовых станций и сезонных репродуктивных миграций самок болотной черепахи приведено в главе 5.

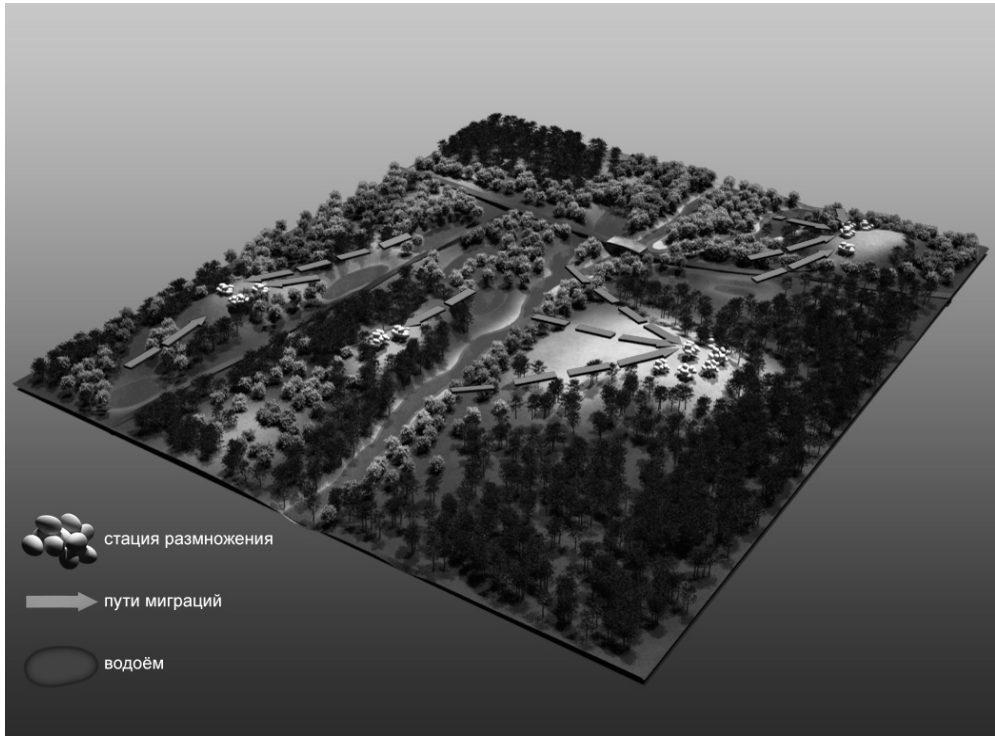


Рис. 3.7. Схема пространственного расположения водных и наземных гнездовых станций болотной черепахи *E. orbicularis* и основных направлений сезонных репродуктивных миграций самок в Припятском Полесье (Лельчицкий район)

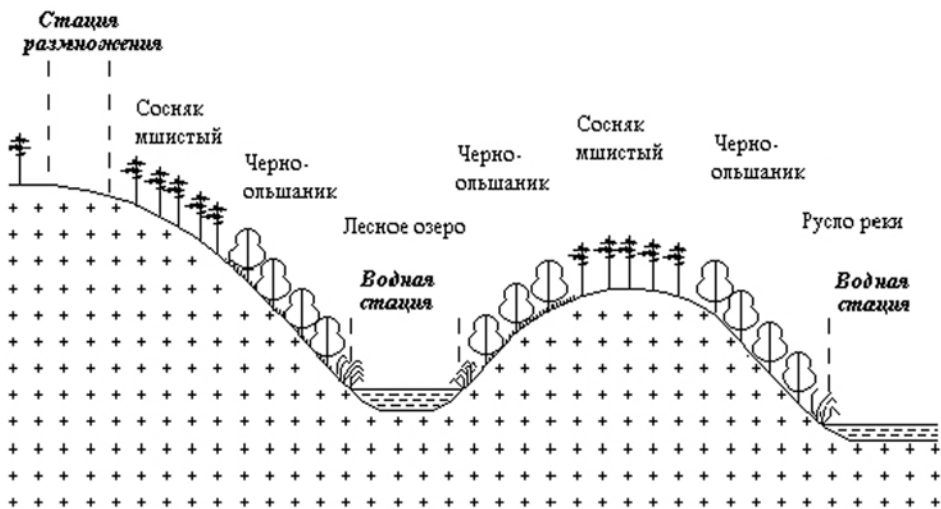


Рис. 3.8. Ландшафтно-геоморфологический профиль участка обитания болотной черепахи *E. orbicularis* в прирусловой зоне в Припятском Полесье

3.3. Экологические параметры водных местообитаний

Водными местообитаниями болотной черепахи в полесских ландшафтах являются мелкие, хорошо прогреваемые, обильно зарастающие в вегетационный период водной и болотной растительностью водоемы со стоячей или медленно текущей водой. Судя по показателю плотности, наиболее благоприятными условиями отличаются стоячие и слабопроточные водоемы, со скоростью течения воды до 0,5 м/с, в то время как быстротекущие населяются редко. Скорость течения воды – динамический показатель, значительно изменяющийся в течение года, поэтому для оценки проточности, а также классификации водоемов применялись методы индикационной геоботаники (Викторов, Ремезова, 1988). В условиях Беларуси, например, четким индикатором стоячих вод служит рогоз (*Typha angustifolia*, *T. latifolia*), тогда как на слабо- и умереннопроточные водоемы указывает тростник (*Phragmites communis*).

Подавляющая часть водных стадий черепахи в Белорусском Полесье связана с различными лесными и лесоболотными ландшафтами, что характерно для всей лесной зоны Восточной Европы (Juszczak, 1987; Snieshkus, 1989; Zemanek, 1991; Meeske, 1997a, b; Pupiñš, Pupiņa, 2007). Приоритетными биотопами в районе исследований являются хорошо освещенные участки лесных (42,8%) или пограничных водоемов, расположенных в полосе контакта лесных массивов и открытых пространств (24,8%), и лишь третья часть из них можно отнести к категории открытых (32,4%). Однако даже в открытых ландшафтах черепаха встречается лишь в тех водоемах, которые окружены кустарником или защищены лесополосами.

Явное предпочтение лесных местообитаний в южной части Беларуси, расположенной на северной границе ареала болотной черепахи, очевидно, имеет адаптивное значение, поскольку именно здесь формируется наиболее теплый микроклимат – важнейшее условие, определяющее ее выживание в зоне холодного климата. Как показали результаты специальных исследований, температурный режим экотонов, по сравнению с соседними затененными лесными или открытыми луговыми, отличается более высокими среднесуточными показателями температуры (на 5–8 °С).

Зона обитания болотной черепахи в водоеме охватывает в основном лишь его литоральную часть, занимающую подводную аккумулятивную террасу небольшой глубины с относительно плоской поверхностью. Как известно, именно в этой полосе утилизируется максимальное количество солнечной радиации, что способствует интенсивному развитию высшей водной растительности, фито- и зоопланктона в водоеме (Константинов, 1967; Марцинкевич и др., 1989). Литоральные урочища играют важнейшую роль в образовании органического вещества в водных экосистемах, создавая благоприятные условия для развития фитфильной фауны беспозвоночных – бентоса и перифитона – главной составляющей пищевого рациона черепахи.

Состав растительных сообществ, окружающих водоемы – местообитания болотной черепахи, чрезвычайно разнообразен – это разнотипные лесные, болот-

ные и луговые фитоценозы, сельхозугодия, а также самые различные их комбинации, однако чаще всего водные станции граничат с сырыми смешанными мелколиственными лесами (рис. 3.9).

Средняя глубина водоемов, постоянно населенных болотной черепахой, обычно составляет 0,6–0,8 м (рис. 3.10). Колебания их уровневого режима незначительны, а глубина по сезонам меняется не более чем на 10–20%. Наиболее сильно водные станции пересыхают в межень, а пополняются в половодье, однако большинство из них не исчезает даже в маловодные засушливые годы. Питание таких водоемов осуществляется за счет атмосферных осадков, вод грунтового или поверхностного стока, а также из водоисточников.

Сезонная динамика природного цикла водоемов имеет два выраженных пика уровня воды: 1) весенний подъем, связанный со снеготаянием и паводковыми процессами (обычно конец марта – апрель); 2) осенний, обусловленный затяжными дождями (конец августа – сентябрь). В Полесской низменности, в бассейне реки Припять, где в процессе широкомасштабных работ по осушению заболоченных земель были созданы разнообразные мелиоративные и гидротехнические сооружения, этот вид заметно избегает участков с регулярными колебаниями уровня воды – имеющих шлюзы и насосные установки или расположенных вблизи от водозабора.

Экологические параметры берегов (их конфигурация, экспозиция, крутизна склонов и степень зарастания прибрежной растительностью) оказывают заметное влияние на пространственное распределение и численность популяции черепахи. Сильно меандрирующие, покрытые высоким кустарником и травянистой растительностью, с наползающими макрофитами берега придают местообитаниям высокие защитные свойства.

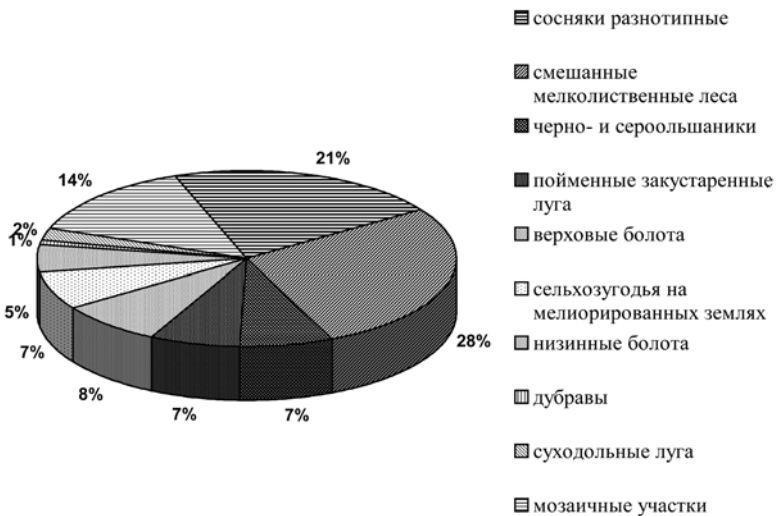


Рис. 3.9. Структура фитоценозов окружающих водные местообитания болотной черепахи *E. orbicularis* в Белорусском Полесье

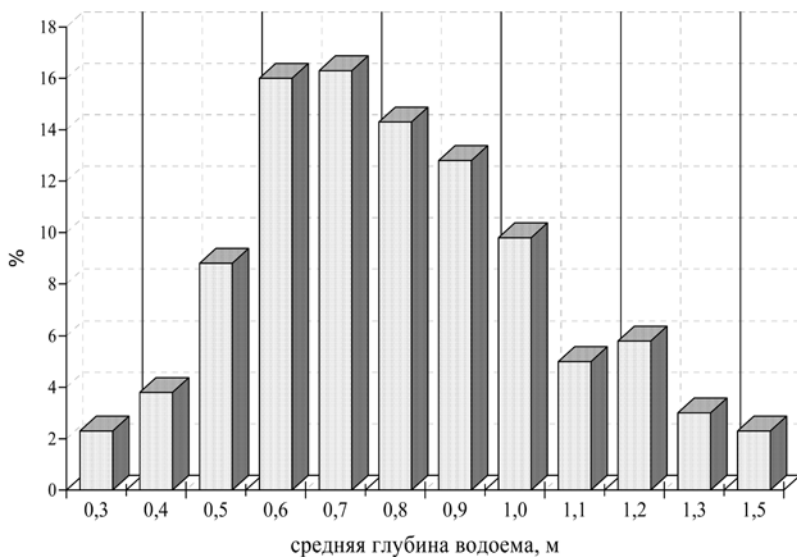


Рис. 3.10. Глубина водных местообитаний и вертикальное распределение болотной черепахи *E. orbicularis* в литоральной зоне водоема

Наиболее удобными для инсоляции берегами, способствующими быстрому прогреванию черепах, являются береговые склоны высотой от 0,4 до 1,0 м и ориентированные к солнцу под углом 30–45°. Именно на таких участках водоемов численность популяции наиболее высока. К середине вегетационного периода площадь открытых береговых площадок, используемых в целях атмосферного баскинга, резко ограничивается, что является одной из причин формирования локальных скоплений в преферентных микробиотопах.

Одним из важнейших условий, определяющих степень пригодности водоема в качестве местообитания для черепахи в районе исследований, является микроклимат, прежде всего – его температурный режим. Температурные условия водных экосистем умеренной климатической зоны Европы формируются под влиянием зонального фактора, однако существенное модифицирующее воздействие на него оказывают облесенность и закустаренность берегов, глубина и проточность водоема, а также температура питающего водного источника.

Наибольший обогревающий эффект дает, как уже указывалось, близкое соседство леса в сочетании с продолжительной экспозицией водоема. Водная масса по сравнению с воздушной средой отличается большей теплоемкостью, в связи с чем вода оказывает нивелирующее влияние на температуру тела черепахи, повышая ее в холодные периоды весной и осенью и снижая в жаркое летнее время.

Многолетние разносезонные исследования показали, что температура воды в большинстве полесских местообитаний болотной черепахи варьирует

в диапазоне от +3–4 °С зимой до +25–27 °С (максимально до +32 °С) летом. Амплитуда колебаний температуры воды в литоральной зоне водоемов в период активности этого вида (с апреля по сентябрь) находится, как правило,

в диапазоне +14–27 °С (рис. 3.11), однако были отмечены и нехарактерные условия существования. Так, например, на некоторых русловых участках небольшой реки – правого притока Припяти, которые питаются холодными подземными ключами, температура воды даже в самое теплое время года (в июле–августе), редко повышалась выше +18–20 °С.

Наиболее жесткое воздействие температурного фактора на черепах проявляется в период гибернации, протекающей в водоемах в условиях резко выраженной гипотермии и гипоксии. Зимовка у *E. orbicularis* (за исключением части сеголетков, зимующих в наземных станциях) происходит в придонном слое воды, температура которого в декабре–феврале выше, чем в верхних слоях (зимняя стагнация) и не опускается ниже +3–4 °С.

Большинство участков зимовки не промерзает до дна, имеет открытые полыньи или пустоледки, что обеспечивает кислородный баланс черепах в экстремальных условиях. Обычно они зимуют в тех же водоемах, где обитают все теплое время года, выбирая лишь более глубокие и, по возможности, слабо- или умереннопроточные места, со скоростью течения воды от 0,1 до 0,5 м/с.

Иногда ранней весной, в конце марта – начале апреля, сразу после пробуждения после зимнего оцепенения в некоторых, видимо, наиболее благоприятных местах отмечались небольшие группы черепах, включающие от 3–4 до 9 взрослых особей. Чаще всего такие скопления встречались на речных протоках, под мостами и около труб, сбрасывающих воду из мелиоративных каналов и дренажных канав в более крупные водотоки. Выбор таких участков, очевидно, также связан с формирующимся здесь более благоприятным кислородным режимом.

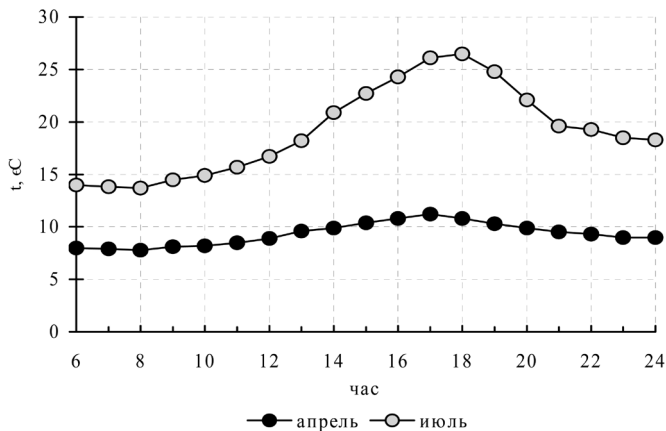


Рис. 3.11. Характерный температурный профиль водных станций болотной черепахи *E. orbicularis* в начале (апрель) и середине (июль) сезона активности

В южной Беларуси условия зимовки болотной черепахи, переживающей холодный период при экстремально низких температурах, являются важным, но, вероятно, не единственным фактором, ограничивающим ее распространение. Успешной зимовке способствует ряд разнообразных экологических, физиологических и поведенческих приспособлений *E. orbicularis*: выбор благоприятных участков, стабильный температурный режим зимних стадий, наличие эффективных криопротекторов в тканях и внутренних органах, локальные перемещения по водоему и др. Однако совершенно очевидно, что не меньшее значение имеет сокращение активного периода, который составляет всего лишь 6–6,5 мес. в год, чего бывает недостаточно для нормальной жизнедеятельности, успешного размножения и стабильного воспроизводства популяции этого вида в северных широтах. Химический состав воды – один из наиболее значимых параметров водных местообитаний черепахи, который отражается на таксономическом разнообразии и биологической продуктивности самых разнообразных групп гидробионтов, которыми она питается. Гидрохимия водоемов определяется их геоморфологическими особенностями, количеством атмосферных осадков, соотношениям поверхностного и подземного стока и гидрохимическими процессами, протекающими в водоеме.

Концентрация ионов водорода (рН) в водных местообитаниях *E. orbicularis* в Белорусском Полесье варьирует в широких пределах – от 5 до 8,9, однако чаще находится в границах 5,6–7,3. Богатые гуминовыми веществами торфяные болота и водоемы среди сфагновых болот, имеющие кислую среду (рН = 5–6), явно избегаются или используются как временные местообитания при расселении или миграциях.

Болотные воды, активно подкисляемые сфагнумом (*Sphagnum cuspidatum*), хвощами (*Equisetum heleocharis*) и осоками (*Carex aquatilis*, *C. acuta*, *C. riparia*), создают неблагоприятные условия для жизни гидробионтов. Слабокислая или щелочная реакция воды (рН = 6,5–8,5), характерная, например, для проточных и большинства стоячих водоемов с песчаным или илисто-песчаным дном, наоборот, способствует развитию высшей водной растительности, формирующейся в эвфотической зоне, а также массовому развитию фито- и зоопланктона, перифитона и бентоса.

Минерализация большинства небольших водоемов Полесья характеризуется преобладанием в воде кальция и гидрокарбонатов и варьируется в пределах от 20–40 до 300–400 мг/л (Широков, Кирвель, 1987; Природа Беларуси, 1989).

Большинство водных экосистем этого природного региона отличается высоким содержанием железа, которое встречается в коллоидных и органических соединениях в виде двух основных форм: окисного и закисного. Повышенное количество растворенного железа прямо связано с активной реакцией воды, в связи с чем болотные кислые воды всегда отличаются повышенным содержанием железа. Иногда высокое содержание железа в водоемах определяется выходом на поверхность железистых вод. По этой причине панцирь обитающих в таких водоемах черепах бывает покрыт коричневым, бурым или

зеленоватым налетом, который при их содержании в чистой воде быстро исчезает.

Для оценки трофических ресурсов водных местообитаний болотной черепахи в 43 водоемах в июне–августе были проведены сборы проб различных групп водных беспозвоночных, входящих в состав ее пищевого рациона. С этой целью использовалась биоценометрическая рамка, размером 40 × 40 см, а полученные данные экстраполировались на стандартную площадь (1 м²).

Согласно полученным данным, биомасса гидробионтов в самых разных водоемах, где встречалась черепаха, в теплый период варьировала в значительном диапазоне – от 0,5 до 520,4 г/м² (среднее – 25,3 ± 4,6 г/м²). Наиболее высокие показатели получены для отдельных участков малых медленно текущих рек, небольших мелиоративных каналов и неглубоких зарастающих водной и прибрежной растительностью прудов, обильно заселенных брюхоногими моллюсками, хирономидами, личинками ручейников, водных жуков и стрекоз. Какой-либо зависимости трофической обеспеченности водоема от его типа (проточные, стоячие, естественные, трансформированные) не выявлено. Не отмечено также четкой связи между биомассой гидробионтов и показателем обилия популяции болотной черепахи, что объясняется довольно высокой мобильностью этого вида, способного активно перемещаться в водоемах в поисках наиболее кормных участков.

Развитая водная и прибрежная растительность – основа для формирования трофических ресурсов, а также фактор, определяющий защитные свойства местообитаний болотной черепахи. Береговая зона водоемов, которая представляет собой зону контакта трех сред – водной, наземной и воздушной, характеризуется наиболее высоким видовым разнообразием флористического состава. В береговых ассоциациях обычно представлены ольха черная (*Alnus glutinosa*) и серая (*A. incana*), ивы белая (*Salix alba*), козья (*S. caprea*), трехтычинковая (*S. triandra*) и другие, береза пушистая (*Betula pubescens*), ясень (*Fraxinus excelsior*), осина (*Populus tremula*), рябина (*Sorbus aucuparia*), калина (*Viburnum opulus*), крушина ломкая (*Frangula alnus*), черемуха (*Padus avium*), бересклет европейский (*Euonymus europea*), малина (*Rubus idaeus*), ежевика (*Rubus caesius*), багульник болотный (*Ledum palustre*).

Теплое мелководье литоральной зоны водоемов покрывается зарослями болотных и прибрежных травянистых растений, среди которых наиболее часто встречаются аир обыкновенный (*Acorus calamus*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*), сабельник болотный (*Comarum palustre*), частуха (алисма) подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*), калужница болотная (*Caltha palustris*), касатик желтый или ирис (*Iris pseudacorus*), осока водная (*Carex aquatilis*), острая (стройная) (*C. acuta*), береговая (*C. riparia*), вахта трехлистная (*Hattonia palustris*), марсилия четырехлистная (*Marsilea quadrifolia*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), крапива двудомная (*Urtica dioica*) и др. В большинстве микробиотопов широко распространен сфагнум (*Sphagnum cuspidatum*).

Присутствие некоторых болотных растений (сабельник, вахта трехлистная, осоки, сфагновые и гипновые мхи), играющих индикационную роль (Викторов, Ремезова, 1988), указывает на заторфовывание и заиление большинства населенных черепахой водоемов.

Водные растения местообитаний болотной черепахи принадлежат к нескольким экологическим группам: 1) с плавающими на поверхности воды листьями; 2) полупогруженные; 3) плавающие в толще воды и неукореняющиеся; 4) прикрепленные. В составе макрофитов песчаных и заиленных фаций литоральной зоны обычно представлены ассоциации разных групп. Водная растительность в период максимального развития занимает от 10–20 до 80% площади мелководий, иногда заполняя почти всю акваторию водоема. Периферические зоны водоемов и берега водотоков обычно покрывают тростник, рогоз и камыш, а его центральную часть занимают растения с плавающими листьями и плавающие в толще воды.

На мелководных участках литорали обычны полупогруженные растения: тростник обыкновенный (алоэвидный) (*Phragmites communis*), камыш озерный (*Scirpus lacustris*), рогоз узколистный (*Typha angustifolia*) и широколистный (*Typha latifolia*), хвощ топяной (*Equisetum heleocharis*), манник большой (водный) (*Glyceria maxima*) и наплывающий (*G. fluitans*).

Поверхность водоемов покрывают растения с плавающими листьями: кувшинка чисто-белая (*Nymphaea candida*), белая (*N. alba*) и малая (*N. tetragona*), кубышка желтая (*Nuphar lutea*) и малая (*N. pumila*), водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus*), ряска малая (*Lemna minor*) и трехдольная (*L. trisulca*). Несколько раз в местах обитания черепахи отмечались редкие для региона растения: орех водяной (чилима) (*Trapa natans*), риччия плывущая (*Riccia fluitans*) и сальвиния плавающая (*Sparganium erectum*).

Иногда в местах обитания черепахи, чаще – в крупных водоемах, встречались связанные с большими глубинами (сублитораль) погруженные растения: рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus*), блестящий (*P. lucens*), курчавый (*P. crispus*), плавающий (*P. natans*), телорез обыкновенный (*Stratiotes aloides*), уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum*), элодея канадская (*Eloдея canadensis*), роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum*), полупогруженный (*C. subdemersum*), темнозеленый (*C. demersum*). Наиболее глубокие участки больших водоемов занимают элодея, роголистники, высшие водоросли, главным образом харовые, и мхи.

В небольших водоемах набор видов растений обычно бывает невысоким. Многие виды (рогоз широколистный, аир обыкновенный, тростник обыкновенный) являются ценообразователями и основными составляющими биомассы.

Экологическая емкость водных местообитаний болотной черепахи формируется под влиянием многих факторов и условий окружающей среды, включающих гидрологические и гидрохимические показатели водоема, фитоценологические характеристики, а также параметры, которые обусловлены влиянием различных форм антропогенных воздействий.

Результаты анализа воздействия различных факторов окружающей среды на численность (плотность) полесской популяции болотной черепахи позволили выделить наиболее значимые из них (табл. 3.2). Наибольшая корреляционная связь отмечена со следующими показателями: лесистость и водность территории, густота сети водотоков, продолжительность экспозиции берегов, а также облесенность и закустаренность берегов.

Таблица 3.2. Зависимость показателя плотности полесской популяции болотной черепахи *E. orbicularis* от различных факторов среды

Экологический параметр	Коэффициент корреляции, <i>r</i>	<i>p</i>
Лесистость территории, %	0,65	<0,01
Водность территории, %	0,63	<0,01
Густота сети водотоков, км/км ²	0,65	<0,01
Облесенность берегов водоема, %	0,63	<0,01
Продолжительность экспозиции водоема, ч	0,63	=0,02
Закустаренность берегов водоема, %	0,62	=0,05
Удаленность от ближайших автодорог, км	0,61	<0,01
Извилистость русла водотока или изрезанность границ водоема, балл	0,59	=0,05
Близость населенных пунктов, км	0,56	=0,05
Заболоченность соседних территорий, %	0,54	<0,01
Средняя глубина водоема, м	0,51	=0,05
Степень рекреационной нагрузки, балл	0,48	<0,01
Зарастаемость макрофитами в летний период, %	0,47	=0,05
Биомасса водных беспозвоночных, г/м ²	0,46	<0,01
Использование прилегающих лугов в качестве сенокосов, балл	0,46	<0,01
Проточность воды, м/с	0,45	<0,01
Обилие открытых береговых участков, балл	0,43	<0,01
Удаленность водоема от ближайших открытых холмов, м	0,43	<0,01

Совершенно очевидно, что зона экологического оптимума этого вида формируется при определенном сочетании комплекса многих факторов, обеспечивающих микроклиматические, защитные, трофические и другие свойства среды ее обитания.

ГЛАВА 4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ

Анализ географической изменчивости европейской болотной черепахи представляет значительный интерес для изучения процессов видообразования, реконструкции микрофилогенеза, а также выяснения воздействия экологических и эволюционных факторов на ее популяции. Внутривидовая таксономия и популяционная дифференциация *E. orbicularis* в пределах обширной зоны распространения до самого последнего времени оставались слабо изученными (Fritz, 1993b, 1995; Fritz, Obst, 1995).

Изучение экологической структуры географических популяций этого вида, численность которого неуклонно сокращается по всему ареалу, приобретает особую актуальность в связи с необходимостью выяснения механизмов их устойчивости, обеспечивающих определенную стабильность и предохраняющих внутривидовую инфраструктуру от внешних дезорганизирующих факторов. Лишь в устойчивых популяциях, характеризующихся сбалансированным составом и налаженными биоценотическими связями, в полной степени реализуются их сложные взаимосвязанные свойства и функции.

Морфологическая изменчивость и структурная организация популяции болотной черепахи на территории Беларуси, как и в целом в Восточной Европе, изучены лишь в самых общих чертах, что также обусловлено ее низкой современной численностью (Снешкус, 1983; Juszczuk, 1987; Пикулик и др., 1988; Земанек, 1990; Дробенков, 1999b; Snieshkus, 1995; Drobekov, 2009).

4.1. Морфологическая изменчивость

Изучение морфологической изменчивости и экологической структуры *E. orbicularis* в южной части Беларуси проведено на основе выборки, собранной в основном в бассейне Припяти, а также в правобережной части бассейна Западного Буга.

Результаты анализа полученных данных показали, что длина карапакса (*L. car.*) взрослых самок в районе исследований колеблется от 150 до 210 мм ($177,0 \pm 0,6$ мм), самцов в несколько меньших пределах – от 150 до 190 мм ($166,1 \pm 0,8$ мм) (табл. 4.1). Минимальные размеры половозрелых черепах оценивались в весенний сезон в период спаривания. Максимальные дефинитивные размеры зарегистрированы у 9 самок и 4 самцов, большинство из которых

были встречены в рыбоводных прудах, отличающихся богатой кормовой базой, обеспечивающей высокие темпы роста. Среднепопуляционные размеры взрослых особей в собранной в Белорусском Полесье выборке составили $173,2 \pm 0,7$ мм.

Таблица 4.1. Изменчивость основных размерных признаков взрослых болотных черепах *E. orbicularis* в регионе Белорусского Полесья

Показатель	Пол	Значение		
		min–max	M ± m	p
Длина карапакса (<i>L. car.</i>)	♀♀ (n = 409)	150–210	177,0 ± 0,61	<0,001
	♂♂ (n = 190)	150–190	166,1 ± 0,79	
Длина пластрона (<i>L. pl.</i>)	–/–	133–206	163,1 ± 0,67	=0,05
		120–167	142,0 ± 0,77	
Ширина карапакса (<i>Lt. car.</i>)	–/–	118–169	140,0 ± 0,53	=0,02
		108–147	130,0 ± 0,66	
Ширина пластрона (<i>Lt. pl.</i>)	–/–	81–119	100,4 ± 0,36	=0,05
		73–102	88,4 ± 0,47	
Высота панциря (<i>Al. t.</i>)	–/–	56–85	68,5 ± 0,31	<0,001
		50–77	60,0 ± 0,4	
Длина головы (<i>L. cap.</i>)	–/–	26–43	33,0 ± 0,19	=0,05
		22–37	30,9 ± 0,36	
Длина хвоста (<i>L. cd.</i>)	–/–	34–93	66,2 ± 0,61	=0,02
		45–84	65,0 ± 0,69	
Масса тела (W)	–/–	552–1541	882,4 ± 5,98	<0,001
		480–975	651,2 ± 12,56	

Масса тела у взрослых самок в районе исследований составляла 552–1541 г ($882,4 \pm 15,98$), у самцов – от 480 до 975 г ($651,2 \pm 12,56$) и в целом у взрослых – от 480 до 1541 г. ($786,1 \pm 13,2$). Согласно полученным данным, самки болотной черепахи отличаются заметно большими значениями массы, что связано с их более крупными размерами – большей длиной, шириной и высотой панциря.

Масса тела – наиболее вариабельный признак, характеризующийся сезонной изменчивостью, обусловленной различиями в интенсивности питания, динамике накопления жировых запасов, а также половыми циклами. Наиболее значительные изменения весового показателя наблюдаются у самок, у самцов масса тела более стабильна. В течение сезона активности у самок отмечается два периода наиболее интенсивного роста массы тела – в мае и во второй половине июня, которые достигают, соответственно, 7,2–13,1% ($10,9 \pm 0,7$) и 4,5–9,6% ($6,2 \pm 0,5$). Эти изменения обусловлены интенсивным питанием самок в период беременности и восстановлением их массы тела после сезона размножения.

Наименьшей изменчивостью отличаются размерные характеристики панциря болотных черепах, представляющего собой крайне консервативную

структуру, сформировавшуюся в результате длительного отбора, что проявляется в слабой вариабельности и высокой скоррелированности его основных показателей ($CV = 6,6-11,3\%$, $r = 0,81-0,96$).

Половой диморфизм у болотных черепах в южной части Беларуси наиболее выражен по абсолютной длине карапакса (*L. car.*), высоте панциря (*Al. t.*) и массе (*W*) ($p < 0,001$), а также по некоторым другим показателям. Диагностические признаки, установленные в самых разных районах видового ареала, в целом сходны, хотя отмечались и некоторые специфические особенности отдельных географических популяций (Chapeville et al., 1985; Servan et al., 1989; Zuffi, Garibaldi, 1993).

Помимо указанных выше, половые отличия у полесских черепах проявляются и по некоторым другим морфологическим особенностям, несущим, очевидно, определенное функциональное назначение. Так, самцы значительно чаще имели более закругленные когти передних и задних конечностей, а самки обладали заметно более рельефным карапаксом. Выступающие концентрические слои роста боковых щитков карапакса самок, а также загнутые когти самцов, особенно мелких, дают им существенные преимущества при спаривании, способствуя более прочной фиксации половых партнеров.

Более детальное представление о конституционных особенностях и пропорциях тела полесских черепах дают индексы, отражающие соразмерность их различных частей. По относительным значениям различных параметров панциря половой диморфизм у половозрелых черепах в популяции выражен значительно сильнее, чем по их абсолютным величинам (табл. 4.2).

Таблица 4.2. Изменчивость относительных показателей размеров тела (пропорций) взрослых особей болотной черепахи *E. orbicularis* в Белорусском Полесье

Показатель	Пол	Значение		
		min-max	M ± m	p
<i>L. car./Al. t.</i>	♀♀ (n = 409)	2,01-3,2	2,66 ± 0,01	<0,005
	♂♂ (n = 190)	2,29-3,29	2,78 ± 0,02	
<i>W/L. car.</i>	-//-	3,5-17,5	4,93 ± 0,06	<0,001
		3,19-4,94	2,76 ± 0,02	
<i>L. car./L. cd</i>	-//-	2,15-4,81	2,81 ± 0,03	<0,001
		2,09-3,3	2,60 ± 0,03	
<i>L. car./L. pl.</i>	-//-	0,98-1,32	1,09 ± 0,002	<0,001
		1,09-1,24	1,17 ± 0,002	
<i>L. car./Lt. pl.</i>	-//-	1,51-2,00	1,79 ± 0,004	<0,001
		1,68-2,01	1,88 ± 0,006	
<i>L. car./Lt. car.</i>	-//-	1,0-71,48	1,28 ± 0,003	<0,05
		1,15-1,43	1,28 ± 0,004	
<i>L. car./L. cap.</i>	-//-	4,29-6,52	5,39 ± 0,03	<0,001
		4,55-6,96	5,37 ± 0,07	

Достоверные половые отличия прослеживаются по индексам *L. car./Al. t.* ($p < 0,001$), *L. car./L. cd.* ($p < 0,001$), *L. car./Lt. pl.* ($p < 0,005$) и *W./L. car.* ($p < 0,001$). Одним из наиболее четких признаков половой принадлежности является форма вертикального профиля панциря, который отражает показатель *L. car./Al. t.* Панцирь самцов в полесской популяции отличается большей уплощенностью и более высокими значениями соответствующего индекса ($2,72 \pm 0,18$), тогда как у самок он имеет более выпуклую, куполообразную форму и меньшие значения этого показателя ($2,52 \pm 0,15$). Большая высота панциря самок связана с генеративной функцией, а именно – с необходимостью «упаковки» сравнительно крупных яиц в ограниченном костным скелетом пространстве внутренней полости (Hailej, Loumbourdis, 1988).

подавляющее большинство взрослых черепах в Белорусском Полесье обладает комплексом хорошо выраженных внешних признаков, свидетельствующих об их половой принадлежности, однако иногда встречались особи с необычными морфологическими характеристиками – интерсексы. У 8 черепах (примерно 1,3% всей выборки), встреченных в разных районах, были зарегистрированы промежуточные значения многих признаков, включая такие диагностически важные, как относительная высота панциря, каудальный индекс и др.

Изоморфизм (или униморфизм) – широко распространенное у этого вида явление, которое отмечалось не только в природных популяциях, но и при искусственной инкубации яиц (Pieau, 1975a, 1976; Снешкус, 1990). Предполагается, что появление интерсексов у *E. orbicularis* может быть вызвано температурными условиями окружающей среды, а половая инверсия направлена на увеличение количества самок в потомстве (Servan et al., 1989).

Размеры и пропорции тела болотной черепахи подвержены значительной возрастной изменчивости, что связано с ростом и физиологическим созреванием организма. Усредненная динамика изменений значений основных признаков в процессе онтогенеза показана на рис. 4.1. Как видно из приведенных данных, изменчивость одних показателей, характеризующих относительные размеры тела (например, *L. car./L. pl.* и *Lt. car./Lt. pl.*), связана с изометрическим (равномерным) ростом, в то время как для морфогенеза других изученных признаков (*L. car./Al. t.*, *W./L. car.*, *L. car./L. cd.*, *L. car./Lt. car.*) характерен аллометрический рост (без сохранения исходных размерных соотношений).

Наиболее заметные возрастные изменения затрагивают панцирь черепах. Так, у новорожденных особей он имеет почти шарообразную форму (табл. 4.3 и 4.4), но с возрастом постепенно уплощается, что находит отражение в значениях индексов *L. car./Al. t.* (от 1,61 у ювенильных до 3,4 у старых самцов и 2,53 у самок) и *W./L. car.* (от 0,22 до 4,46 и 6,12). Значительная изменчивость характерна также и для каудального индекса (*L. car./L. cd.* от 1,26 до 2,88 и 3,13). По вторичным половым признакам (относительная высота панциря, относительная длина хвоста и др.) самцы и самки начинают различаться примерно с 5–6-летнего возраста, однако многие другие морфологические признаки расходятся лишь к пубертатному возрасту, т. е. к 7–9 годам (рис. 4.2).

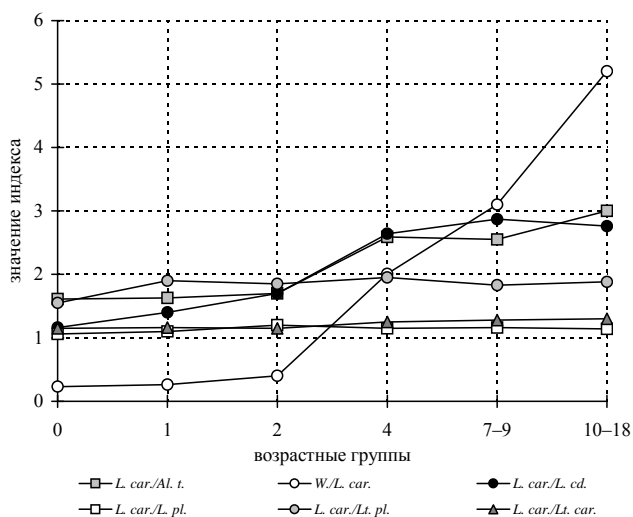


Рис. 4.1. Возрастная изменчивость пропорций тела болотной черепахи *E. orbicularis* в южной Беларуси

Таблица 4.3. Изменчивость основных показателей размеров тела новорожденных особей болотной черепахи *E. orbicularis* из Белорусского Полесья ($n = 52$)

Показатель	Значение	
	min-max	$M \pm m$
Длина карапакса (<i>L. car.</i>)	23,8–30,1	$28,3 \pm 2,3$
Длина пластрона (<i>L. pl.</i>)	24,5–28,3	$26,5 \pm 1,3$
Ширина карапакса (<i>Lt. car.</i>)	22,5–27,8	$24,9 \pm 1,3$
Ширина пластрона (<i>Lt. pl.</i>)	14,5–18,7	$16,0 \pm 1,5$
Высота панциря (<i>Al. t.</i>)	14,7–17,3	$16,4 \pm 1,1$
Длина хвоста (<i>L. cd.</i>)	21,8–24,2	$23,0 \pm 1,1$
Масса тела (<i>W.</i>)	5,3–7,5	$6,7 \pm 0,7$

Таблица 4.4. Изменчивость относительных показателей размеров (пропорций) тела новорожденных особей болотной черепахи *E. orbicularis* из Белорусского Полесья ($n = 52$)

Показатель	Значение	
	min-max	$M \pm m$
<i>L. car./Al. t.</i>	1,35–2,14	$1,63 \pm 0,21$
<i>W./L. car.</i>	0,18–0,32	$0,23 \pm 0,03$
<i>L. car./L. cd.</i>	1,11–1,38	$1,16 \pm 0,11$
<i>L. car./L. pl.</i>	1,01–1,23	$1,06 \pm 0,13$
<i>L. car./Lt. pl.</i>	1,31–1,73	$1,55 \pm 0,22$
<i>L. car./Lt. car.</i>	9,92–1,31	$1,15 \pm 0,12$

Анализ данных о динамике роста болотных черепах в районе исследований показал, что наиболее высокие темпы характерны для первых лет их жиз-

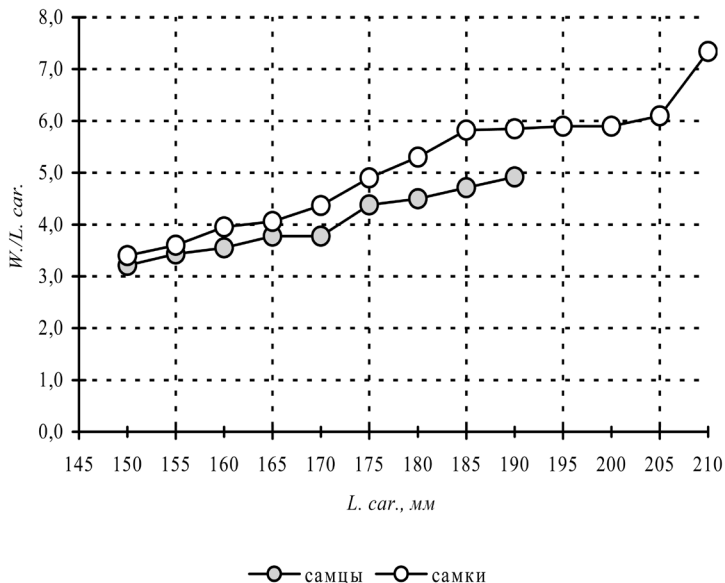


Рис. 4.2. Возрастная и половая изменчивость индекса $W/L. car.$ у болотных черепах *E. orbicularis* в полесской популяции

ни, а с возрастом они постепенно снижаются. Так, длина карапакса черепахат в течение 1-го года увеличилась в среднем на $156,6 \pm 12,1\%$ ($n = 19$), за 2-й год – на $140,1 \pm 11,4\%$ ($n = 14$), со 2-го по 4-й в сумме возросла на $191,9 \pm 21,3\%$ ($n = 11$) и с 4-го по 7-й – на $127,7 \pm 11,4\%$ ($n = 10$).

Масса тела у ювенильных особей увеличилась за первый год на $322,1 \pm 29,8\%$, за 2-й – на $174,4 \pm 15,5\%$, со 2-го по 4-й в целом – на $696,8 \pm 54,7\%$ и за 4–7-й – на $206,3 \pm 19,6\%$. Рост животных старших возрастных групп крайне незначителен, а у некоторых особей этот процесс полностью прекращается (рис. 4.2).

Карапакс большинства черепах (около 90%) в районе Белорусского Полесья окрашен в черный, коричневатый или серовато-черный цвет. Примерно 7% собранной выборки составляли серые, а также оливково-зеленые черепахи, характерные для южных форм *E. orbicularis*. Особи с такой окраской попадались либо в юго-западной части Беларуси (бассейн Западного Буга), либо в некоторых центральных районах правобережной части бассейна Припяти, примыкающих к Украине.

Как уже указывалось, в некоторых водоемах заболоченной полесской низменности, чаще всего на местах сохранившихся низинных болотах, а также осушительно-мелиоративных каналах, из-за повышенного содержания железа и гуминовых веществ панцирь черепах покрывается ржаво-коричневым или бурым налетом, что затрудняет объективную полевую оценку их окраски и элементов рисунка. В чистой воде отложения железа и водный гумус обычно исчезают в течение 7–10 сут.

У большинства взрослых особей на позвоночных (*sc. vertebralia*) и боковых (*sc. costalia*) щитках карапакса с разной степенью выраженности проявляется от 12 до 26 (чаще 18–23) рядов радиально расходящихся светлых (желтых, грязно-белых или серых) прерывистых штриховых линий. У остальной части, примерно у 20% черепах, рисунок на щитках карапакса совершенно отсутствовал.

Пластрон полесских черепах обычно окрашен в те же тона, что и карапакс. Приблизительно у 80% взрослых животных на нижней части панциря встречается от 3–5 до 10–15 крупных желтых пятен неправильной формы с размытыми или же довольно четкими контурами. Такие пятна обычно занимают 10–15% (в очень редких случаях до 90%) поверхности пластрона. У новорожденных черепах на внешней части щитков пластрона также имеется от 9 до 13 крупных (обычно 12), симметричных, круглых или овальных желтых пятен, которые образуют тонкую окантовку нижнего щита панциря. С возрастом они радикально меняются и к 2–4 годам либо трансформируются в характерный для большинства взрослых особей рисунок, либо полностью редуцируются, как у остальной части.

Радужная оболочка глаз коричневая (95,2%), очень редко – красная или красновато-коричневая, тогда как у молодых она серебристо-желтого цвета. Рисунок передних конечностей у взрослых представлен светлыми (желтыми, грязно-белыми или серыми) пятнами, нередко образующими 1–2 сплошных или прерывистых ряда. На задних конечностях и хвосте также имеется 1–2 ряда таких же светлых пятен. У большинства половозрелых черепах (примерно 65%) имеются некоторые различия в окраске и рисунке кожных покровов. Так, у самок крупные светлые пятна встречаются, как правило, на горле, тогда как у самцов – на конечностях и хвосте.

Новорожденные черепахата окрашены значительно светлее, чем взрослые животные, обычно в сероватые тона. Сетчатый рисунок на щитках карапакса отсутствует или проявляется очень слабо, однако уже спустя 2–3 недели жизни ювенильная окраска быстро темнеет, а рисунок становится более выраженным и ярким.

Как известно, щиткование панциря черепах отличается слабой вариабельностью и высокой консолидированностью в отношении своей конструктивной целостности, что связано с длительным стабилизирующим отбором (Хозацкий, Иванов, 1990; Черепанов, 1994). Тем не менее в регионе Белорусского Полесья у значительной части особей *E. orbicularis* были отмечены самые разнообразные врожденные отклонения от типичного плана щиткования карапакса и пластрона (13,5%), которые затрагивали количество, форму и топографию расположения щитков, а также конфигурацию швов между ними.

Чаще всего такие аномалии встречались в области позвоночных щитков (*sc. vertebralia*), которые были отмечены у 7,7% особей (рис. 4.3, 4.4). У 5,8% черепах наблюдалось их увеличение с 5 в норме до 6–7, а в 1,9% случаев обнаружено очень редкое и внешне очень эффектное отклонение – удвоение рядов позвоночных щитков. У 3,9% особей из собранной выборки на пластроне

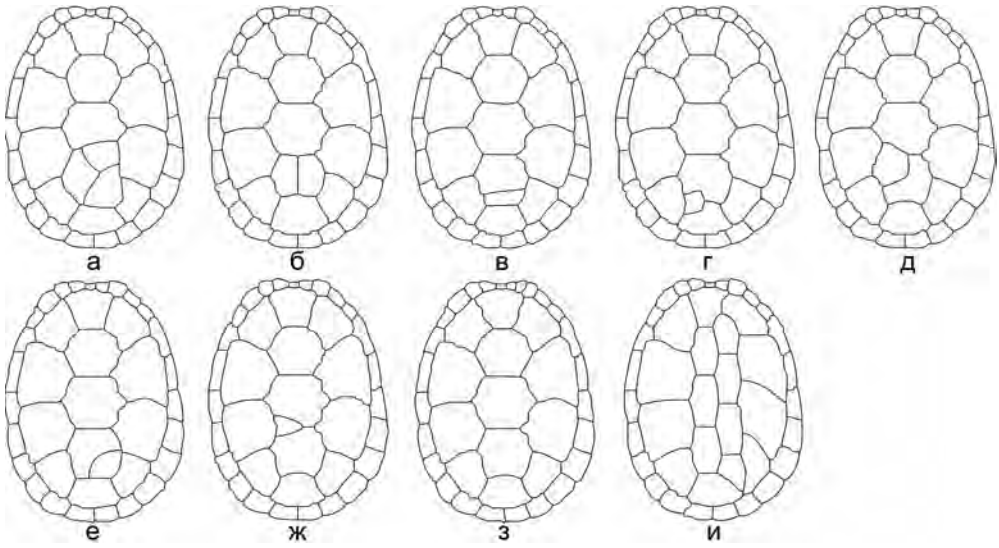


Рис. 4.3. Аномалии щиткования карапакса болотной черепахи *E. orbicularis*: а–ж – увеличение *sc. vertebrata*; з – увеличение *sc. marginalia*; и – удвоение рядов *sc. vertebrata*

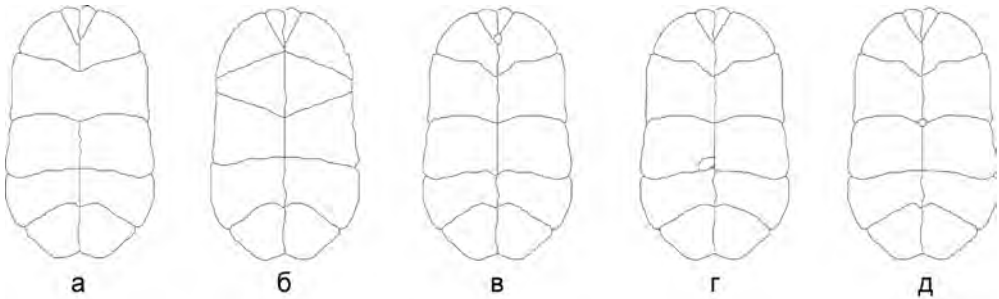


Рис. 4.4. Аномалии щиткования пластрона болотной черепахи *E. orbicularis*: а – слияние *sc. pectoralia*; б – сужение *sc. pectoralia*; в – дополнительный щиток между *sc. gularia* и *sc. humeralia*; г – дополнительный щиток между *sc. abdominalia* и *sc. femoralia*; д – дополнительный щиток между *sc. pectoralia* и *sc. abdominalia*

присутствовали дополнительные мелкие щитки между *sc. abdominalia* и *sc. femoralia*. У 1,9% черепах было зарегистрировано увеличение количества маргинальных щитков (*sc. marginalia*) с 25 до 26 за счет дополнительного закривкового (*sc. nuchale*).

Как показал анализ, отклонения от общей схемы щиткования у болотной черепахи не были связаны с полом, так как с близкой частотой встречались как у самцов, так и у самок. Следует также отметить, что все аномалии благодаря их уникальности и неизменности в течение всей жизни могут служить хорошим индивидуальным маркером особи, позволяющим безошибочно распознавать ее в природе.

Различные нарушения в симметрии расположения щитков на панцире отмечены и во многих других районах зоны распространения *E. orbicularis*, однако точного объяснения их возникновения пока нет. Среди возможных причин рассматривались нарушения в развитии осевого скелета, роговых щитков, процессов остеогенеза в кориуме и роста костей (Черепанов, 1997). В экспериментальных условиях установлено, что доля молодых черепах с отклонениями от общей схемы щиткования резко возрастает после рентгеновского облучения самок при радиографии (Lapid, Robinzon, 1997). Исследование экстерьерных признаков у болотных черепах (более 60 особей) из зоны аварии Чернобыльской АЭС (Полесский радиационно-экологический заповедник) по сравнению с другими регионами Беларуси каких-либо отличий по встречаемости аномалий не выявило. Не исключено, что патогенное воздействие повышенных доз радионуклидов проявляется очень рано и уже на пренатальных стадиях развития приводит к летальному исходу.

Количество рядов подхвостовых щитков у полесских болотных черепах колеблется от 12 до 29, причем их число у самцов и самок заметно отличается (21–27 и 13–16). Однако несмотря на выявленные различия, в целях половой идентификации этот признак оказался малопригодным, что связано с большой долей травмированных хищниками особей (до 55%).

У значительной части черепах в районе исследований на панцире, конечностях и хвосте встречались самые разнообразные по форме и расположению повреждения, являющиеся чаще всего результатом нападения позвоночных, млекопитающих и птиц (лисица, енотовидная собака, волк, серая цапля, белый аист и др.). Частота встречаемости особей с деформированным панцирем, лапами и хвостом в Полесье в разных поселениях составляла от 10–15 до 40%. Этот показатель в какой-то степени может отражать уровень пресса хищников на популяцию болотной черепахи. Однако следует отметить, что в некоторых случаях частичное отсутствие конечности или хвоста является последствиями некроза тканей после неудачной зимовки.

Результаты анализа географической изменчивости болотной черепахи в Белорусском Полесье по комплексу хорошо выраженных внешних признаков, включающих фены окраски и рисунка, свидетельствуют о значительном сходстве обследованных территориальных группировок. Большинство экстерьерных признаков в пяти наиболее крупных выборках, собранных в различных ландшафтно-географических районах и удаленных на расстояние от 50 до 450 км, варьировало в узких пределах, не превышая 12–15% (табл. 4.5).

Низкую морфологическую изменчивость этого вида в районе исследований можно объяснить отсутствием серьезных изоляционных барьеров и свободным обменом генов между различными территориальными группировками. Относительная величина среднеквадратического отклонения (σ) по группам анализируемых морфо-фенотипических признаков в собранных выборочных сериях оказалась близкой средней величине размаха его вариабельности в целом по всей популяции.

Таблица 4.5. Морфотипический состав различных популяционно-территориальных группировок болотной черепахи *E. orbicularis* в Белорусском Полесье

Морфотипические признаки	Популяционно-территориальная группировка											
	I		II		III		IV		V		VI	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
1. Цвет и рисунок каракакса:												
1a. Черный без рисунка	3	9,7	3	8,6	3	8,1	5	9,1	3	10,7	17	9,1
1b. Черный с рисунком	14	45,2	15	42,9	15	40,5	22	40	11	39,3	77	41,9
1c. Темно-коричневый без рисунка	2	6,5	4	11,4	3	8,1	5	9,1	3	10,7	17	9,1
1d. Темно-коричневый с рисунком	8	25,8	13	37,1	16	43,2	17	30,9	8	28,6	62	33,3
1e. Другие (оливковый, серый)	4	12,9	—	—	—	—	6	10,9	3	10,7	13	7,0
2. Цвет и рисунок пластрона:												
2a. Черный без пятен	3	9,7	3	8,6	3	8,1	11	20	5	17,9	25	13,4
2b. Черный с желтыми пятнами	24	77,4	29	82,9	34	91,9	41	74,6	23	82,1	152	81,7
2c. Другие (коричневый, серый)	4	12,9	3	8,6	—	—	3	5,5	—	—	9	4,8
3. Площадь желтых пятен на пластроне	3	9,7	3	8,6	3	8,1	5	9,0	7	25,0	21	11,3
4. Цвет и рисунок горла:												
4a. Черный без пятен	2	6,5	2	5,7	2	5,4	3	5,5	2	7,1	11	5,9
4b. Черный со светлыми пятнами	29	93,5	33	94,3	35	94,6	52	94,6	26	92,9	175	94,1
5. Рядов светлых пятен на передних конечностях:												
5a. Один ряд	9	29,0	13	37,1	16	43,2	19	34,6	11	39,3	68	36,6
5b. Два ряда	15	48,4	15	42,9	14	37,8	25	45,5	12	42,9	81	43,6
5c. Отсутствуют	7	22,6	7	20,0	7	18,9	11	20	5	17,9	37	19,9
6. Рядов пятен на задних конечностях:												
6a. Один ряд	22	71,0	28	80,0	29	78,4	41	74,6	18	64,3	138	74,2
6b. Два ряда	3	9,7	3	8,6	4	10,8	8	14,6	5	17,9	23	12,4
6c. Отсутствуют	6	19,4	4	11,4	4	10,8	6	10,9	5	17,9	25	13,4
7. Рядов пятен на хвосте:												
7a. Один ряд	15	48,4	17	48,6	18	48,7	24	43,6	13	46,4	87	46,8

7b. Два ряда	14	45,2	18	51,4	19	51,4	27	49,1	15	53,6	93	50
7с. Отсутствуют	2	6,5	–	–	–	–	4	7,3	–	–	6	3,2
8. Цвет радужной оболочки:												
8а. Коричневый	30	96,8	33	94,3	35	94,6	51	92,7	28	100	177	95,2
8b. Другие	1	3,2	2	5,7	2	5,4	4	7,3	–	–	9	4,8

П р и м е ч а н и е. Группировки: I – юго-западная часть Беларуси, бассейн реки Западный Буг ($n = 31$); II – центральный юг, правобережная часть Припяти (Национальный парк «Припятский») ($n = 35$); III – центральный юг, правобережная часть Припяти (бассейн реки Уборты) ($n = 37$); IV – центральный юг, левобережная часть Припяти (бассейны рек Тремля и Птичь) ($n = 55$); V – юго-восточная часть страны, низовье Припяти (Полесский радиационно-экологический заповедник) ($n = 28$); VI – регион Белорусского Полесья в целом ($n = 186$).

В целом полученные данные дают основание полагать, что полесская группировка болотной черепахи, характеризующаяся единым морфотипом и низкой степенью морфологической дисперсии, не представляет собой дифференцированной популяционной системы (рис. 4.5). Даже отклоняющиеся по тем или иным экстерьерным признакам популяционные группировки не обладали какими-либо специфическими морфофенотипическими маркерами. Слабая изменчивость морфологической структуры белорусской популяции *E. orbicularis* объясняется, по всей видимости, отсутствием изоляционных барьеров, свободным обменом генов между группировками и длительным стабилизирующим отбором. Как уже указывалось ранее (см. главу 3), эволюционное становление и расселение этого вида в северной части ареала было связано с его адаптациями к местным климато-географическим условиям и микрофилогенетическими процессами.

Сравнение данных о морфологической изменчивости болотной черепахи в южной части Беларуси с результатами исследований, проведенных в других частях ареала, свидетельствует, что в этом районе распространена наиболее крупная форма вида, отличающаяся максимальными дефинитивными размерами, наиболее темной окраской и рядом других признаков (Тарашук, 1959; Мухелишвили, 1970; Lehmann, 1980; Щербак, Щербань, 1980; Шаммаков, 1981; Тертышников, Гороя, 1984; Hellio, Van Ingen, 1985; Juszczuk, 1987; Methner, 1988; Снешкус, 1990; Nijs et al., 1991).

Согласно современным представлениям о внутривидовой дифференциации *E. orbicularis*, Восточную Европу, включая территорию Беларуси, населяет номинативный подвид европейской болотной черепахи, характеризующийся крупными размерами тела, сильной меланизацией панциря и наружных по-

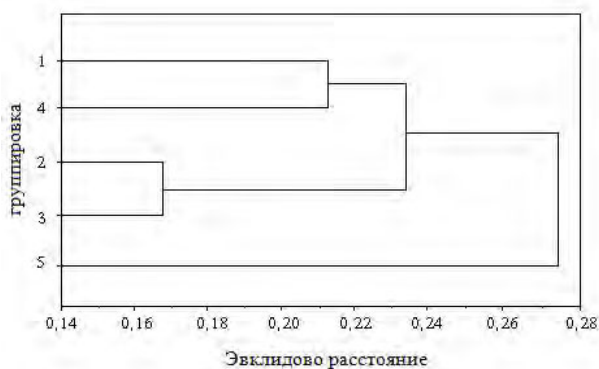


Рис. 4.5. Морфофенотипические дистанции между популяционно-территориальными группировками болотной черепахи *E. orbicularis* Белорусского Полесья: 1 – юго-западная часть Беларуси, бассейн реки Западный Буг; 2 – центральный юг, правобережная часть Припяти (Национальный парк «Припятский»); 3 – центральный юг, правобережная часть Припяти (бассейн реки Уборть); 4 – центральный юг, левобережная часть Припяти (бассейны рек Тремля и Птичь); 5 – юго-восточная часть страны, низовье Припяти (Полесский радиационно-экологический заповедник)

кровов, уплощенным карапаксом, относительно коротким каудальным отделом и другими особенностями (Fritz, 1992).

Оценивая морфологическую изменчивость европейской болотной черепахи в ареале, можно заметить, что основной географический тренд, который прослеживается в направлении с юго-запада на северо-восток, связан с увеличением размеров, появлением темной окраски, уплощением панциря и уменьшением относительных размеров головы и хвоста. Такие изменения соответствуют основному направлению приспособлений животных к суровым условиям северных широт, направленным в первую очередь на оптимизацию теплового баланса организма (Bergman, 1847). Крупные размеры тела номинативного подвида отражаются на многих других характеристиках его популяций – биомассе, биопродуктивности, плодовитости самок – и, очевидно, способствуют выживанию болотной черепахи в бореальной зоне Палеарктики.

4.2. Половая структура

Половая структура – наиболее важная, зачастую специфическая для каждой популяции характеристика, определяющая ее репродуктивно-воспроизводственный потенциал и темпы роста численности (Яблоков, 1987). Особенностью современной структурной организации популяций *E. orbicularis* являются значительные вариации в численном соотношении самцов и самок в различных географических регионах видового ареала (Servan et al., 1989; Zuffi, Gariboldi, 1993, 1995; Mazzotti, 1995; Rovero, Chelazzi, 1996; Tripepi, Aceto, 1999). В большинстве популяций отмечалось существенное преобладание самок, хотя изредка наблюдалось доминирование самцов, а также примерно равное соотношение полов.

В качестве основного фактора, определяющего половую структуру популяции болотной черепахи, обычно рассматривается жесткое влияние температуры, детерминирующее дифференциацию пола у черепах уже на ранних стадиях онтогенеза и широко известное у многих семейств: *Emydidae*, *Carettochelyidae*, *Cheloniidae*, *Chelydridae*, *Dermochelyidae*, *Kinosternidae*, *Pelomedusidae*, *Testudinidae* (Chapeville et al., 1985; Georges, 1988, 1989; Girondot, 1997). Как было установлено в многочисленных экспериментах, пороговым уровнем, предопределяющим пол у *E. orbicularis*, является температура 28,5 °C, ниже которой развиваются самцы, выше – самки (Pieau, 1975a, b, 1976). Хромосомное определение пола у этого вида связано с сочетанием половых хромосом ZZ у самцов (моногаметность) и ZW у самок (гетерогаметность) (Servan et al., 1987). Кроме этого предполагалось также, что значительные колебания полового баланса в популяции могут быть следствием влияния антропогенных факторов или проявлением адаптивности вида по отношению к динамическим изменениям экологических условий среды обитания (Servan et al., 1987).

Собранные в различных районах Белорусского Полесья данные свидетельствуют, что для этого природного региона также характерен заметный дисба-

ланс в соотношении полов, проявляющийся в значительном преобладании самок. Соотношение полов (самцы:самки) в нескольких наиболее крупных выборках, представленных сериями из 35–60 взрослых особей, варьировало от 1:1,2 до 1:2,8, а в целом по региону составляло 1:1,95 (рис. 4.6).

Отмеченную в районе исследований диспропорцию в соотношении полов нельзя объяснить причинами методического характера, то есть недоучетом той или иной группы. Учитывая некоторые различия в феноритмике самцов и самок, обусловленные особенностями их половых циклов и термобиологии, оценка структурной организации популяции проводилась в наиболее подходящие для этих целей сезоны года. Наиболее благоприятным в этом отношении является период с начала апреля по середину мая (весеннее прогревание и спаривание), тогда как наименее адекватные данные можно получить с конца мая по середину июня (миграции самок к местам размножения).

Половой дисбаланс в полесской популяции болотной черепахи можно связать с двумя основными причинами – температурными условиями в местах инкубации яиц, которые отражаются на вторичном соотношении полов, а также различной выживаемостью самцов и самок на постэмбриональных стадиях. Температурная детерминация пола, безусловно, в значительной мере влияет на соотношение полов в каждой генерации и популяции в целом. Однако следует отметить, что даже столь жесткое влияние температурных условий (которые, в свою очередь, связаны с географическим положением района и погодно-климатическими условиями конкретного года), может ни-

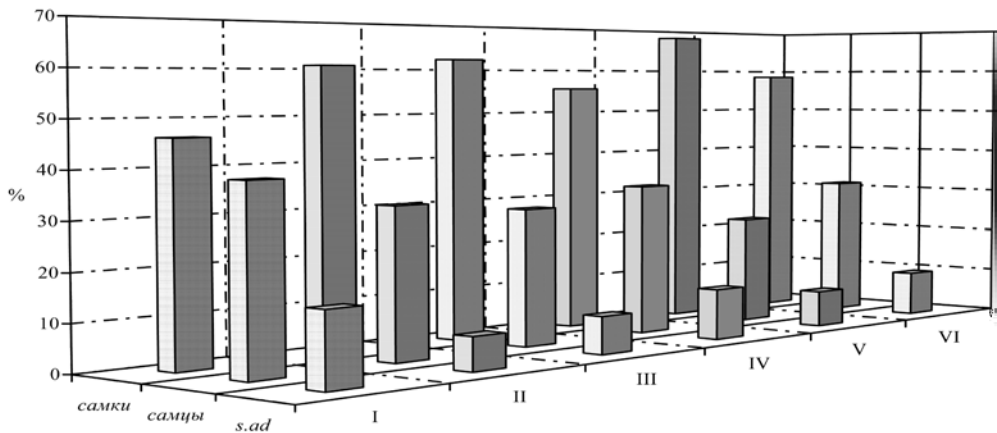


Рис. 4.6. Половая структура различных популяционно-территориальных группировок болотной черепахи *E. orbicularis* в Белорусском Полесье: I – юго-западная часть Беларуси, бассейн реки Западный Буг; II – центральный юг, правобережная часть Припяти (Национальный парк «Припятский»); III – центральный юг, правобережная часть Припяти (бассейн реки Уборть); IV – центральный юг, левобережная часть Припяти (бассейны рек Тремля и Птичь); V – юго-восточная часть страны, низовье Припяти (Полесский радиационно-экологический заповедник); VI – регион Белорусского Полесья в целом

велирваться за счет множества локально воздействующих экологических факторов. Так, например, как установлено для многих других видов черепах, на соотношение самцов и самок способны повлиять глубина расположения кладки, степень затененности гнездового участка и даже положение яйца в гнезде. Видимо, по этой причине не удалось обнаружить четкой связи между половой структурой популяции и климатической зональностью.

К настоящему времени при оценке причин явной диспропорции в половой структуре полесской популяции лишь воздействие одного из предполагаемых факторов – дифференциального отбора на постэмбриональных стадиях – находит некоторые подтверждения. Как видно из кривых выживания разных полов в течение жизни, относительная доля самцов в каждом размерно-возрастном классе снижается значительно интенсивнее, чем у самок (рис. 4.7).

Полученные данные свидетельствуют, что наибольшей элиминации в изучаемой популяции в современных условиях подвержены молодые и средне-возрастные самцы. Причины повышенной смертности среди особей этих групп пока не установлены. Кроме того, анализ фактов гибели черепах в районе исследований указывает, что самки страдают даже чаще, чем самцы. Так, например, в период откладки яиц и связанных с ним активных наземных миграций из 22 отмеченных на дорогах трупов черепах на долю самок приходилась подавляющая часть – 77,3%.

Оценивая экологическое значение полового дисбаланса для полесской популяции болотной черепахи, можно предположить, что эта особенность не оказывает какого-либо негативного влияния на половые циклы самок и репродуктивно-воспроизводственный потенциал популяции. Установлено, что ежегодно не менее 95% всех взрослых самок принимают участие в размножении

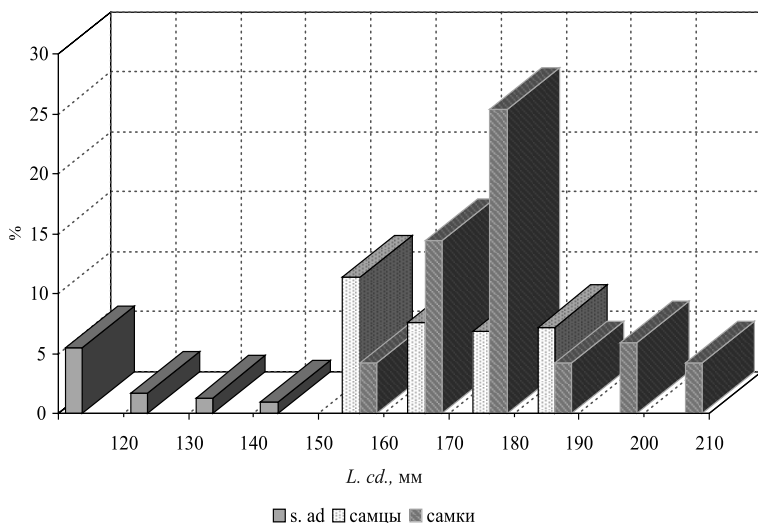


Рис. 4.7. Половая и размерно-возрастная структура популяции болотной черепахи *E. orbicularis* в Припятском Полесье

и откладывают оплодотворенные яйца, что указывает также на высокую сексуальную активность самцов и, учитывая их значительно меньшую долю, на способность к множественному спариванию (полигиния).

Высокая фертильность самок, не исключено, связана с широко известной у многих видов *Emydidae* способностью к длительному сохранению жизнеспособной спермы в половых путях (более года) (Gist, Jones, 1989; Gist, Congdon, 1997). Как предполагается, эта особенность обусловлена асинхронностью репродуктивных циклов самцов и самок, она отмечена лишь для черепах, обитающих в зоне умеренного климата, а ее развитие было вызвано необходимостью оплодотворения второй и последующей кладок.

4.3. Возрастная структура

Природная популяция болотной черепахи обладает сложной возрастной структурой, что связано с характерной для всех черепах высокой продолжительностью жизни, дифференциальной выживаемостью особей на постнатальных стадиях, поздним половым созреванием и медленной сменой поколений. Гетерогенность демографического состава у большинства групп живых организмов увеличивает устойчивость их популяций к естественным колебаниям условий существования (Шварц, 1982; Яблоков, 1987).

Точная оценка демографической структуры популяций болотной черепахи в настоящее время практически невозможна, что связано в основном с отсутствием надежных полевых методов прижизненного определения возраста животных. Применение с этой целью регистрирующих морфологических структур, таких как годовые кольца на щитках панциря, не дает адекватных данных об их возрасте, что связано с постепенным замедлением темпов роста в течение жизни и нерегулярным добавлением роговых слоев. По этой причине для анализа возрастной организации популяции обычно используются данные о ее размерном составе, позволяющем судить о численном соотношении различных возрастных групп (Бакиев, 1989).

Для оценки продолжительности жизни и возрастной структуры популяции болотной черепахи в условиях в южной Беларуси нами использовался комбинированный подход.

Результаты многолетних исследований показали, что максимальный возраст *E. orbicularis* в Белорусском Полесье достигает 25–27 лет. Для оценки естественной продолжительности жизни этого вида в 1990–1992 и 1995–1996 гг. в пяти небольших локальных группировках было проведено мечение всех черепах различного пола и возраста с последующим ежегодным контролем их прироста и выживаемости.

Проведенные исследования показали, что количество линий роста на щитках панциря у молодых особей в возрасте (T) до 9 лет соответствовало их биологическому возрасту. У подавляющего большинства помеченных молодых животных (90%) в процессе их постнатального роста и развития происходило регулярное ежегодное добавление слоев на щитках карапакса и пластрона.

Наиболее информативными в этом отношении являются следующие: *sc. costalia*, *sc. humeralia*, *sc. pectoralia*, *sc. abdominalia*, *sc. femoralia*, *sc. analia*, отличающиеся наиболее выраженной рельефностью. У остальной части маркированных особей из-за естественной сглаженности щитков ростовые слои на панцире были выражены слабо или совершенно отсутствовали.

У особей среднего и старшего возраста ($T > 9$), размер карапакса которых превышал 150 мм, из-за слабого прироста и плотного расположения годовых колец точное определение возраста оказалось невозможным (рис. 4.8). У самых старых и крупных черепах обоих полов размеры тела изменяются незначительно, а у некоторых прироста вообще не наблюдалось (рис. 4.9).

Самые молодые половозрелые особи, возраст которых в первый год наблюдений оценивался в 9–10 лет, еще долгое время встречались на участке исследований и даже в местах их первой регистрации. Последние встречи маркированных животных отмечались спустя 12–15 лет после начала исследований, поэтому предельный возраст черепах в Белорусском Полесье, согласно этим данным, можно оценить в указанные 25–27 лет.

Проведенные в Беларуси исследования не подтверждают сложившегося, широко распространенного мнения об уникальном долголетии, приписываемом этому виду, продолжительность жизни которого, как указывалось, может достигать 90–120 лет (Helliö, Van Ingen, 1985).

Сравнительный анализ размерно-возрастной структуры нескольких популяционных группировок болотной черепахи, населяющих разные природные районы Белорусского Полесья, позволил выявить заметные различия между ними, проявляющиеся прежде всего в дефинитивных размерах и количествен-

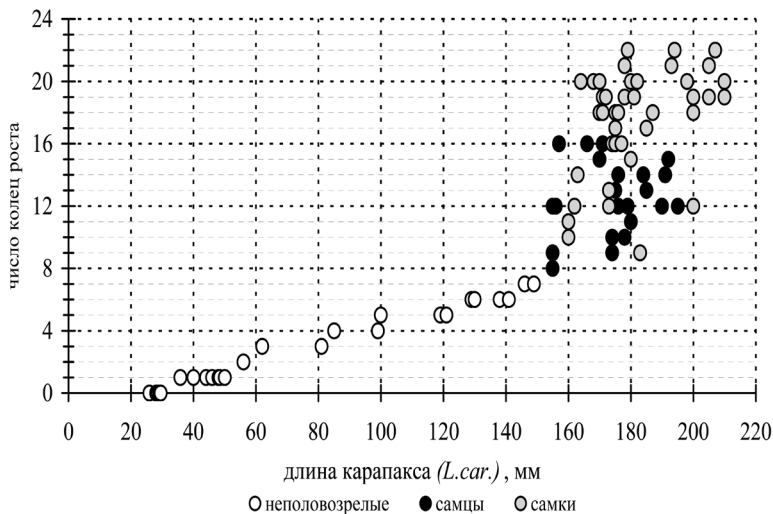


Рис. 4.8. Соотношение между длиной панциря (*L. car.*) и количеством колец роста у болотных черепах *E. orbicularis* в популяционной группировке из центральной части Белорусского Полесья

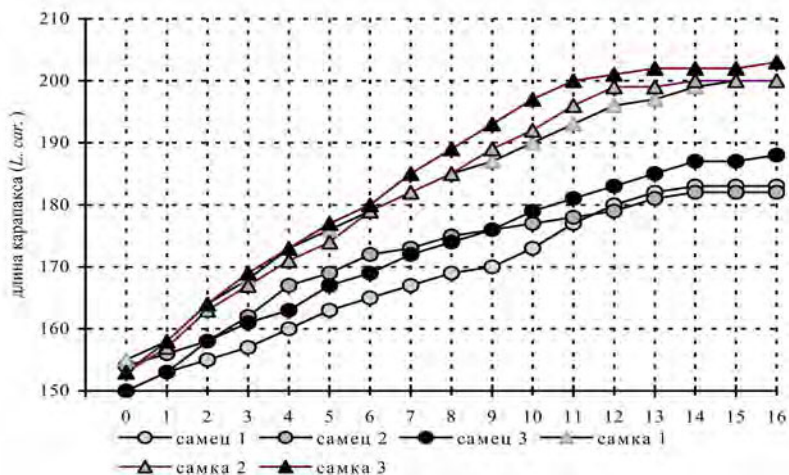


Рис. 4.9. Динамика ежегодного прироста самцов и самок болотной черепахи *E. orbicularis* в условиях Белорусского Полесья

ном соотношении разных размерных групп. Очевидно, что в основе этих различий лежат многие причины: особенности экологических условий водоемов-местообитаний, различные темпы роста черепах, а также дифференциальная выживаемость различных групп популяции.

Проведенное мечение и последующий многолетний мониторинг позволили установить возраст наступления половой зрелости у *E. orbicularis* в местных условиях. Согласно полученным данным, у большинства самцов половая активность впервые проявлялась в возрасте 8–9 лет, при длине карапакса от 150 до 156 мм. Несколько раз при спаривании отмечались и более молодые самцы, достигшие репродуктивных размеров, но возраст которых, согласно линиям роста на щитках панциря, составлял лишь 7 лет. Большинство самок приступали к размножению в более позднем возрасте – в 9–10 лет, при длине карапакса, как правило, свыше 160 мм. Иногда в местах размножения при откладке яиц встречались и более мелкие самки, длина (*L. car.*) которых находилась в пределах 150–160 мм.

В целом, оценивая современную размерно-возрастную структуру полесской популяции болотной черепахи, прежде всего следует отметить значительное преобладание средне- и старовозрастных особей в ее населении. Доля молодых особей в возрасте до 9 лет во всех обследованных группировках не превышала 7,1–15,4% (в среднем 9,9%), в связи с чем возрастная пирамида на графиках всегда имела сильную скошенность, которая отражает не только несбалансированность состава, но и низкий прирост в популяции, а также ее общую дезорганизацию (см. рис. 4.6).

В устойчивых, стабильно воспроизводящихся популяциях этого вида, продолжительность жизни которого примерно в 3 раза превышает возраст поло-

вого созревания, доля молодых обычно находится на уровне 30–35%. Характерная для настоящего времени пирамида возрастного распределения в полесской популяции свидетельствует о повышенной смертности молодых и, как результат, доминировании особей среднего и старшего возрастов. По самым разным причинам, анализ которых будет представлен в главе 7, значительная часть новой генерации погибает, не достигнув репродуктивного возраста, что ведет к снижению воспроизводства и постепенному сокращению численности популяции.

4.4. Пространственная структура и ее временная динамика

Пространственно-временная структура небольших локальных поселений болотной черепахи анализировалась по результатам картирования мест поимки, а также направлений и расстояний перемещения меченых особей.

Топографически все небольшие поселения черепахи, состоящие, как правило, из 2–3 десятков особей и населяющие территорию 0,1–0,4 км², подразделяются на несколько основных типов. Вдоль небольших водотоков (реки и мелиоративные каналы) любой конфигурации, а также берегов относительно крупных стоячих водоемов (рыбоводные пруды и лесные озера) наблюдается ленточное, сплошное или прерывистое распределение особей. Для небольших замкнутых водоемов (искусственные пруды, малые озера и низинные болота) обычны островные группировки, с более или менее равномерным распределением животных по их акватории. Характерные для Белорусского Полесья небольшие агрегации, встречающиеся на многих водотоках, формируют кружевную картину пространственной структуры.

Пространственное распределение населения болотной черепахи в водных местообитаниях в течение одного сезона активности и нескольких последовательных лет нередко остается достаточно стабильным. Некоторые незначительные изменения структурной организации могут быть вызваны воздействием локальных экологических факторов или же связаны с биологическими особенностями этого вида.

Как будет показано далее (см. главу 5), яркой эколого-этологической особенностью черепах полесской популяции является привязанность самок к местам размножения, их направленные сезонные миграции и массовые скопления в наиболее благоприятных гнездовых биотопах. Ежегодно в сезон размножения все половозрелые самки (составляющие половину и более всей численности) совершают довольно протяженные водные и наземные миграции к традиционным местам размножения, что ведет к временным изменениям пространственного размещения популяции. Эта популяционная особенность, очевидно, связана со специфическими экологическими условиями, формирующимися в сильно заболоченной и облесенной Полесской низине.

Временами некоторое пространственное перераспределение населения в водоемах вызывают паводковые подъемы воды в весенний период, их

пересыхание в засушливый сезон, постепенная растительная сукцессия, сезонные изменения ландшафта, а также возросший фактор беспокойства (со стороны хищников или человека).

Ежегодные сезонные изменения наблюдаются также в августе и в апреле, после появления в водоемах молодых черепашат. Первоначально ювенильные особи расселяются в ближайших водоемах – небольших болотах и временных лужах. Некоторое время, от 1–5 дней до 1–2 лет (если водоемы не пересыхают), они обитают в них, а затем находят постоянные местообитания. Дисперсия молодых особей в водотоках нередко происходит пассивным путем, в соответствии с их течением.

Наиболее радикальные изменения сформировавшейся на протяжении ряда поколений пространственной структуры черепашьей популяции, вплоть до ее полной дезорганизации, обычно связаны с воздействием разнообразных антропогенных факторов.

Режим суточной активности *E. orbicularis* в течение летних месяцев достаточно однообразен (рис. 4.10). Исключая ночной отдых на дне и у берегов водоема, который продолжается от 7 до 9 ч, основное время затрачивается на медленные перемещения в поисках пищи и питание (от 2–3 до 5–7 ч). Примерно 3,5 ч среднесуточного бюджета затрачивается на наземный баскинг, более продолжительный утром и относительно короткий вечером. Существенных различий в динамике двигательной активности самцов и самок не отмечено.

Некоторое модифицирующее воздействие на суточные и сезонные ритмы жизнедеятельности черепах (табл. 4.6) могут оказывать погодные флуктуации, а также локальные особенности местообитаний. Низкий уровень внешних температур может компенсироваться изменениями бюджета времени (увели-

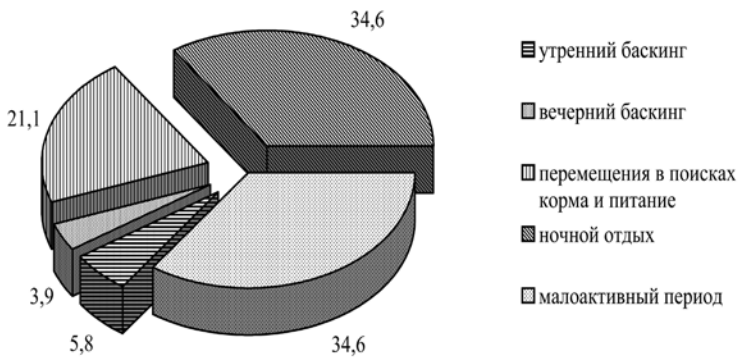


Рис. 4.10. Среднесуточный бюджет времени взрослых болотных черепах *E. orbicularis* в летний период (конец июня)

чение времени прогревания), а также специфическими актами поведенческой терморегуляции (положение и позы при баскинге). Известно, что панцирь черепах выполняет не только защитно-механическую, но важную терморегуляторную функцию, играя роль своеобразного буфера, нивелирующего колебания температуры внешней среды (Смирнов, Щеглова, 1985; Смирнов, Хуснетдинова, 1989; Arillo, Balletto, 1989).

Таблица 4.6. Биологические ритмы активности болотной черепахи E. orbicularis в Белорусском Полесье

Основные фенофазы	Календарные сроки	Продолжительность, (средняя, максимальная) сут.
Пробуждение после зимнего оцепенения	24.III–10.IV	5–10 (18)
Выход и наземные миграции зимовавших в гнездах прошлогодков	20.IV–7.V	7–10 (18)
Спаривание	21.IV–11.V	8–10 (21)
Первая яйцекладка	20.V–16.VI	8–11 (27)
Вторая яйцекладка	1–8.VII	5–8
Выход сеголетков из яиц	3–25.VIII	8–12 (21)
Завершение периода активности	1–15.X	5–10 (15)

Анализ социальной организации населения показал, что акватория общего водоема, представленного группой из 5–12 особей, в равной степени используется всеми индивидуумами, которые не проявляют какой-либо агрессии друг к другу. Отсутствие территориальных конфликтов, равно как и других форм внутривидовой конкуренции, по всей видимости, обусловлено обилием кормовых и других ресурсов, а также разреженностью местной популяции. Вместе с тем, как отмечено в других частях ареала, а также установлено в лабораторных опытах, для болотной черепахи агрессивные отношения между конспецифичными особями и социально-этологическая иерархия в группах являются весьма типичными (Boussehey, 1988).

ГЛАВА 5

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И ВОСПРОИЗВОДСТВО ПОПУЛЯЦИИ

Среди множества экологических свойств биологической популяции, прямо или опосредованно влияющих на ее возобновление и численность, репродуктивно-воспроизводственные возможности являются наиболее важными, так как именно они определяют динамику численности (Солбриг, Солбриг, 1982).

Основная причина современного неблагоприятного состояния большинства популяций болотной черепахи, численность которой неуклонно сокращается почти по всему ареалу, связана с радикальной трансформацией природных экосистем, коренным образом изменившей не только водные местообитания этого вида, но также стадии и условия размножения, экологическую структуру и, в конечном итоге, воспроизводство популяций.

Анализ влияния естественных и антропогенных факторов на процессы размножения и возобновления популяции является основой для выяснения ключевых причин и региональных особенностей современной депрессии *E. orbicularis*, без знания которых невозможна разработка общей стратегии и эффективных экологических мероприятий его сохранения и восстановления.

Репродуктивная биология европейской болотной черепахи в южной Беларуси, расположенной на периферии видového ареала, как уже указывалось, отличается интересной особенностью – массовыми скоплениями самок в гнездовых биотопах и их ежегодными сезонными миграциями. Причины происхождения этого явления, его экологическое значение, а также механизмы пространственной ориентации и навигации самок во время наземных миграций изучены лишь в самых общих чертах (Дробенков, 1995а, 2000, Drobekov, 2009). Отмечены и некоторые существенные отклонения в репродуктивных циклах полесских черепах, касающиеся сроков спаривания, продолжительности беременности и сроков откладки яиц, которые неизбежно влияют на процессы воспроизводства и динамику численности популяции.

5.1. Репродуктивная биология

Стадии и условия размножения. Характерными местами размножения болотной черепахи в Белорусском Полесье, составляющими примерно 80% всех стадий, являются открытые песчаные холмы или другие возвышенности,

высотой от 1–2 до 13–17 м, с пологими склонами юго-восточной, южной или, реже, юго-западной экспозиции. По происхождению их можно объединить в две основные группы: 1) естественные, к которым относятся моренные гряды в долинах рек, песчаные возвышенности в пойменной зоне водоемов, надпойменные террасы аллювиального происхождения и открытые лесные холмы; 2) весьма разнообразные возвышенности искусственного происхождения, такие как дамбы гидромелиоративных систем, насыпи и обочины автомобильных дорог, склоны отработанных песчаных карьеров, небольшие холмы пустырей среди заброшенных сельхозугодий (табл. 5.1).

Таблица 5.1. Структура репродуктивных стадий болотной черепахи *E. orbicularis* в регионе Белорусского Полесья

Группа стадий	<i>n</i>	%
<i>Естественные</i>		
Моренные гряды в долинах рек	14	11,7
Песчаные холмы в пойменной зоне водоемов	18	15,0
Надпойменные террасы аллювиального происхождения	9	7,5
Лесные открытые холмы	21	17,5
<i>Антропогенные</i>		
Дамбы гидромелиоративных сооружений	24	20,0
Насыпи и обочины автомобильных дорог	16	13,0
Песчаные карьеры	6	5,0
Заброшенные сельхозугодия	12	10,0

Экологические свойства репродуктивных стадий этого вида определяются главным образом орографическим и эдафическим факторами, при определенном сочетании которых формируется благоприятный для инкубации яиц микроклиматический режим. К числу основных условий участков размножения относятся песчаный, хорошо дренируемый грунт, определенная ориентация и длительная инсоляция склонов холмов, а также редкая древесно-кустарниковая и травянистая растительность. Такие условия обеспечивают длительное интенсивное воздействие солнечной радиации (до 12–16 ч/сут) и хорошую прогреваемость почвы в ее верхних слоях.

Механический состав почвенного покрова гнездовых стадий черепахи довольно однообразен и чаще всего представлен песчаными почвогрунтами, изредка с включением гравия, гальки или торфа. Выбор самками в качестве гнездовых биотопов склонов холмов, очевидно, не случаен. Как известно, максимум прямой солнечной радиации приходится не на горизонтальную поверхность, а на расположенные перпендикулярно к углу падения солнечных лучей склоны.

Древесная растительность на участках размножения черепахи либо совершенно отсутствует, либо представлена редколесными сосняками или молодыми культурами сосны (*Pinus silvestris*). Подлесок и напочвенный травяной покров также развиты очень слабо. Изредка поверхность почвы бывает покрыта тонким слоем мхов (например, *Ceratodon purpureus*), лишайниками или ред-

кими куртинами злаков. Их проективное покрытие редко превышает 25–40% (чаще 15–20%). Как показали продолжительные наблюдения (до 15–20 лет), внешний облик и экологические условия мест размножения болотной черепахи со временем меняются очень незначительно.

Температура почвы в черепаших гнездах, которые располагаются на глубине 10–20 см (обычно 13–15 см) в период инкубации, т. е. с конца мая по начало августа, обычно варьирует в диапазоне +18–30 °С. При временных летних похолоданиях в ночное время температура почвы иногда снижается до +15 °С, тогда как в наиболее жаркие годы днем повышается до +34 °С (рис. 5.1). Микроклимат репродуктивных станций в летний период отличается заметно более высокими температурами, чем в соседних лесных или пойменных биогеоценозах.

Высокая и стабильная влажность грунта – одно из важнейших условий для успешной инкубации яиц. Несмотря на то что черепаши яйца покрыты прочной известковой скорлупой, хорошо предохраняющей их от механических повреждений и пересыхания, гнезда располагаются в почвенном слое с постоянной высокой влажностью (относительная влажность 80–100%).

Развитие эмбрионов болотной черепахи в зоне Белорусского Полесья в наиболее жаркие сезоны продолжается 65–70 сут, в наиболее холодные и дождливые затягивается до 80–85 суток. Самые первые черепашата появляются из яиц в первых числах августа, самые последние – в конце августа. Значительная изменчивость сроков эмбриогенеза обусловлена особенностями температурного режима в местах размножения в летний период, а также спецификой гнездового участка (экспозиция склона, его затененность), глубиной расположения гнезда, а также положением яиц в кладке.

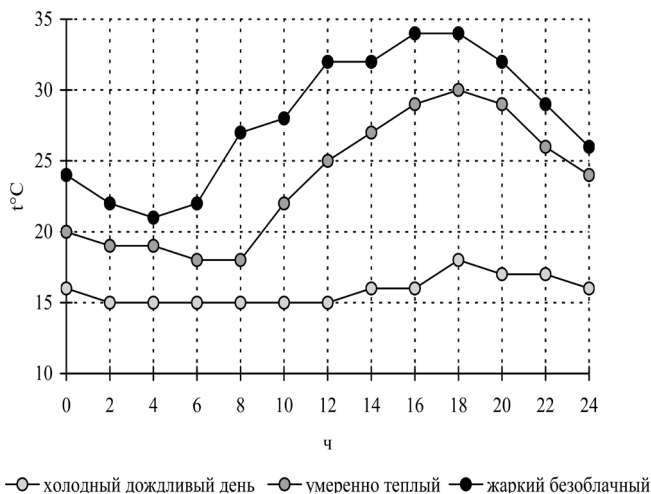


Рис. 5.1. Суточная динамика температуры песчаного грунта в станциях размножения болотной черепахи *E. orbicularis* в июне–июле при различных погодных условиях

Календарные сроки выхода молодых черепах из яиц зависят от даты их откладки, температурного режима в период эмбриогенеза и перечисленных выше факторов. Кроме этого установлено, что часть вылупившихся из яиц сеголетков не покидают гнезда сразу, а зимуют в отнорках гнездовой камеры и раселяются в водоемах лишь после зимовки, т. е. весной следующего года.

Численность репродуктивных скоплений и плотность кладок. Репродуктивная биология болотной черепахи в Белорусском Полесье, как уже указывалось, отличается интересной, но пока еще слабо изученной особенностью – массовыми скоплениями самок в местах размножения и их сезонными миграциями. В настоящее время на гнездовых участках обычно откладываются яйца от 5–7 до 20–25 самок, хотя в некоторых наиболее благоприятных биотопах формируются и более крупные агрегации, состоящие из 50–70 самок. Известно также несколько уникальных участков, где общая численность размножающихся самок достигает 250–300 особей.

Сезон размножения у болотной черепахи в Полесском регионе продолжается обычно 11–15 дней, поэтому ежедневно в местах откладки яиц можно встретить лишь часть самок. В первые дни отмечаются лишь единичные особи, постепенно их число увеличивается, спустя 6–7 дней наблюдается пик гнездовой активности, а затем число приходящих для откладки яиц самок сокращается.

Количество самок, скапливающихся в местах размножения, зависит от численности локальной популяции, населяющей окружающие водоемы, площади необходимых для размножения открытых песчаных участков, а также их удаленности от водоемов. Самые многочисленные группы, насчитывающие десятки самок, встречались лишь в крупных лесоболотных массивах или пойменных ландшафтах, с густой сетью разнообразных водоемов, но редкими открытыми холмами. В то же время небольшие гнездовые группы (5–10 самок) отмечались в самых разнообразных, как естественных, так и трансформированных ландшафтах.

Обитающие в одном водоеме или на небольшом участке речного русла самки в течение ряда лет откладывают яйца, как правило, на одном общем гнездовом участке. Стациями размножения обычно служат ближайшие возвышенности, однако в самых крупных репродуктивных агрегациях нередко встречались самки, прибывшие из дальних водоемов, расположенных на расстоянии до 2–3 км и более. Даже при наличии нескольких холмов, очень сходных по своим экологическим параметрам, большинство самок, обитающих в соседних водоемах, ежегодно собираются на одном из них, вероятно, наиболее оптимальном. Согласно полученной от местных жителей и работников лесной службы информации, многочисленные скопления черепах в местах размножения существуют десятилетиями, а некоторые из них известны еще с довоенных времен, т. е. более 70–80 лет.

Площадь репродуктивных биотопов болотной черепахи в заболоченных, сильно облесенных полесских ландшафтах, как правило, весьма ограничена

и составляет всего 0,1–0,4 га, хотя иногда достигает 1–1,5 га и более. Средняя плотность черепаших кладок на используемых участках наземных станций обычно составляет от 2–3 до 10 на 100 м², однако в некоторых местах может достигать 2–3 на 1 м². Неоднократно отмечались случаи, когда при строительстве гнезда одна самка разрушала гнездо и выкапывала яйца, накануне отложенные другой черепахой. Многолетний мониторинг меченых черепах показал, что значительная часть самок (от 40–50 до 85% в разных популяциях) в течение нескольких лет в подряд (от 2–3 до 8) располагали свои кладки в одних и тех же местах, в радиусе всего лишь 10–20 м от прошлогодних.

Массовые гнездовые скопления болотных черепах, встречающиеся в Беларуси, – явление редкое и, не исключено, уникальное, хотя склонность этого вида к совместному размножению иногда отмечалась и в некоторых других регионах Европы. Небольшие репродуктивные группы, а также довольно продолжительные миграции к участкам размножения встречались в Литве, Германии, Польше и России (низовья Волги), т. е. в северо-восточной и восточной части ареала, в зоне распространения номинативного подвида *E. o. orbicularis* (Meeske, 1997a, 1997b; Schneeweiss, Steinhauer, 1997; Mitrus, Zemanek, 1998; Реуцкий, Реуцкая, 1999; Mitrus, 2006).

Не исключено, что в прошлом коллективное размножение болотной черепахи было распространено значительно шире, однако к настоящему времени, из-за радикального изменения экосистем, наиболее многочисленные агрегации сохранились лишь в естественных ландшафтах южной части Беларуси, в регионе Полесья. Необходимо отметить, что массовые сезонные скопления и направленные миграции самок к традиционным местам гнездования давно известны у крупных морских черепах, таких как оливковая ридлея, логгерхед и зеленая черепаха, тогда как у пресноводных форм встречаются редко (Papi, Mencacci, 1999).

Репродуктивные циклы и фенология размножения. Цикл размножения болотной черепахи в южной части Беларуси включает 1–2 ежегодных кладки, которые, по всей видимости, являются порциями яиц, развивающимися после овуляции, следующей за весенним спариванием. Отмечены также некоторые особенности размножения, которые касаются сроков спаривания, продолжительности беременности и сроков откладки яиц.

Спаривание у болотной черепахи в районе исследования обычно происходит с конца апреля по начало мая (по нашим многолетним данным с 21.IV до 11.V), однако иногда в середине лета наблюдали повторную копуляцию, которая не носила массового характера и отмечалась лишь у части особей. Сексуально активные самцы и находящиеся в амплексусе пары регистрировались в начале июля (1–11.VII) в самых разных районах Белорусского Полесья.

Причина нетипичного летнего спаривания не установлена, однако замечено, что происходит оно сразу после второй кладки, развивающейся лишь у некоторых самок. Каких-либо литературных указаний на позднее

летнее спаривание у этого вида как в Беларуси, так и в других районах восточной части ареала, найти не удалось. А. Денель, изучавший размножение болотной черепахи в Белорусском Полесье в начале прошлого века, также отмечал лишь типичное весеннее спаривание, имевшее место в первой декаде мая (Dehnnal, 1929).

Половое поведение у *E. orbicularis* включает комплекс следующих основных стереотипных актов: а) поиск полового партнера и непродолжительное следование самца за самкой; б) фиксацию половых партнеров (амплексус); в) активные действия самца (раскачивание загнутой шеи, выпускание пузырей воздуха), вынуждающие самку спрятать голову под панцирь и переместиться к мелководью для обеспечения дыхания; г) копуляция, которая происходит у берегов и на выступающих из воды кочках. Процесс спаривания наблюдался исключительно в светлое время суток, обычно в 11–17 часов, и продолжался около 5–6 ч.

Как показали наблюдения за мечеными цветными красками черепахами, позволяющие проследить половые контакты разных особей, в течение нескольких дней как самцы, так и самки нередко спариваются с различными партнерами. Заметное влияние на половую активность черепах оказывают погодные условия. В период временных весенних похолоданий, которые могут захватывать 2–3 дня, этот процесс затухает, тогда как в установившуюся теплую погоду за 8–10 погожих солнечных дней спаривание завершается. Календарные сроки спаривания в зоне распространения болотной черепахи в самых южных и самых северных районах Белорусского Полесья различаются незначительно, не более чем на 2–4 дня.

Основной сезон размножения (откладки яиц) в районе исследований приходится на конец мая – начало июня (20.V–16.VI), однако в середине лета (1–8.VII) наблюдается второй, значительно менее выраженный, период откладки яиц. Первая кладка установлена для подавляющего большинства половозрелых самок (до 95–100%), тогда как вторая кладка, а точнее – порция яиц, развивается лишь у части из них, примерно у 15–20%.

Сроки откладки яиц из-за погодных условий могут несколько различаться (рис. 5.2).

При теплой погоде в начале – середине мая, способствующей интенсивному развитию яиц, пик гнездовой активности отмечается в последних числах этого месяца (25–29.V). В то же время холодная погода в этот период заметно тормозит наступление гнездового сезона, пик которого может сместиться на первые дни июня (1–4.VI). В целом развитие эмбрионов у болотной черепахи в местных условиях совпадает с самым теплым сезоном года, а появление молоди – с периодом массового развития зообентоса и перифитона в водоемах.

В процессе строительства гнезда и откладки яиц можно выделить четыре основные стадии: 1) поиск подходящего участка, который может занимать от 15–20 мин до 2–3 дней (чаще 30–40 мин); 2) сооружение гнездовой камеры (от 20–40 мин до 1–2 ч); 3) откладка яиц (обычно 1–2 ч); 4) закапывание гнезда (5–20 мин).

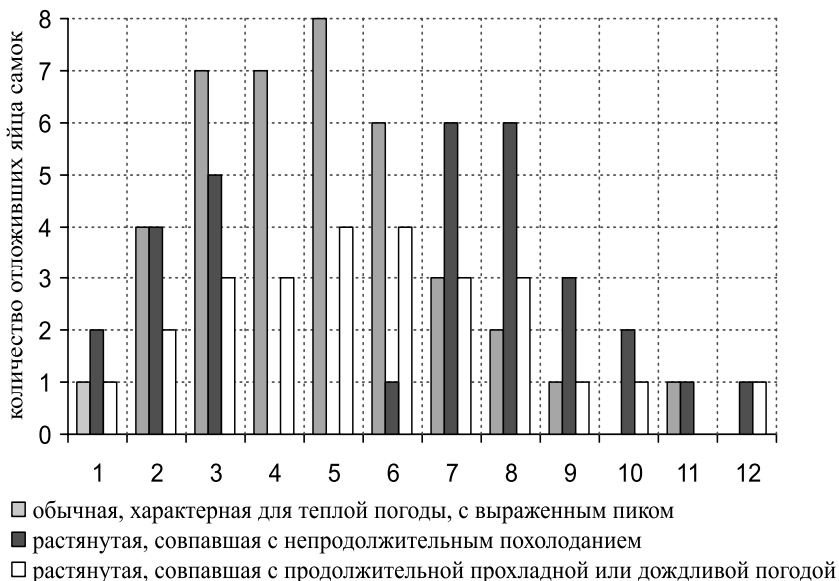


Рис. 5.2. Динамика гнездовой активности болотной черепахи в условиях Беларуси в различные по погодным условиям сезоны

Беременность у болотной черепахи в условиях Беларуси протекает около месяца (30–35 сут), обычно с конца апреля по конец мая. Однако с учетом отмеченных фактов летней копуляции, у некоторых самок период между спариванием и откладкой яиц может продолжаться до 11 мес., охватывая два сезона, с июля нынешнего года по конец мая следующего. Такие изменения в овариальном цикле *E. orbicularis* можно связать с двумя причинами – отмеченной выше способностью длительного сохранения жизнеспособной спермы в половых путях самок, известной у многих видов семейства *Emydidae*, а также торможением развития ооцитов в холодный период года.

Репродуктивные миграции. Результаты слежения за перемещениями меченых самок показали, что расстояние между их водными и репродуктивными станциями в районе исследований обычно составляет 500–800 м, хотя отмечались и более дальние миграции, до 2–3 км и более.

Протяженность и траектории наземных передвижений зависят прежде всего от местоположения подходящих открытых песчаных мест, рельефа и растительного покрова окружающих ландшафтов. Кроме хорошо заметных наземных миграций у самок отмечены и менее интенсивные водные перемещения. Нередко прежде чем выйти на сушу, в течение нескольких дней они двигаются по цепочке водоемов, руслу рек или каналов.

Некоторая часть самок, примерно 10–12%, на 1–2 дня задерживаются в местах размножения, что можно связать с поиском благоприятного гнездового участка, или же это является результатом беспокойства со стороны хищников. Дневное время они проводят в густом затененном кустарнике или под слоем

мха и лишайников, куда способны очень быстро закапываться. Нередко на самое жаркое время дня они скрываются в небольших болотцах или временных дождевых лужах, которые очень часто встречаются в ближайших окрестностях станции размножения, часто у самого подножья песчаных холмов. Такие водоемы играют важную роль в воспроизводстве популяции, так как являются не только станциями переживания самок, но и транзитными водоемами при расселении молоди.

На короткие локальные перемещения, когда расстояние от водоема до гнездового участка не превышает 300–400 м, затрачивается от 0,5 до 2–3 ч. Миграции к более удаленным холмам, расположенным в 1,5–2 км, нередко начинаются за 2–3 дня до начала яйцекладки. При наземных переходах самки пересекают самые разнообразные биогеоценозы: заболоченные поймы лесных рек, закустаренные и открытые луга, поля сельскохозяйственных угодий, леса, хутора, а также наиболее критические участки – автомобильные дороги.

Перемещения самок к местам размножения обычно начинаются после полудня, в 15–16 часов, процесс гнездостроения наблюдается с 20 до 23 часов, а откладка яиц – в сумерки или первой половине ночи (с 22 до 1 часа). Возвращение в водоемы происходит сразу после яйцекладки ночью или же на рассвете. После длительных наземных переходов по песчаному или другому твердому грунту на пластроне черепах появляются характерные продольные царапины, которые исчезают приблизительно через 2–3 недели после возвращения в водоем.

Анализ результатов изучения репродуктивной биологии болотной черепахи в Белорусском Полесье дает основания предположить, что в основе появления здесь массовых гнездовых скоплений и сезонных миграций самок лежат две причины: 1) оптимальный микроклимат станций размножения (открытых песчаных холмов), способствующий успешной инкубации черепаших яиц, что является жизненно важным в условиях сравнительно холодного климата в северо-восточной части видового ареала; 2) явный дефицит благоприятных репродуктивных биотопов в сильно облесенной и заболоченной Полесской низине.

В большинстве районов, где проводились исследования размножения болотной черепахи, площадь потенциально пригодных гнездовых участков, соответствующих необходимым экологическим требованиям, составляла не более 0,01–2% всей территории. Успех размножения (который можно оценить, например, по выходу черепахат из гнезд) в коллективных станциях, отличающихся оптимальным микроклиматом, всегда выше, поэтому групповое размножение, наряду с другими экологическими особенностями местной популяции, очевидно, способствовало успешной адаптации этого вида к холодному климату полесского региона.

Оценивая возможные механизмы пространственной ориентации болотной черепахи при ее ежегодных, довольно протяженных и направленных репродуктивных миграциях, можно сделать следующие выводы. Анализ многочис-

ленных данных о направлениях, траекториях и дистанциях наземных гнездовых передвижений самок (примерно 400 слежений) позволяет объединить их в две основные группы. Большая часть самок (около 65%), выйдя из водоема, направлялась к местам размножения почти по прямолинейному маршруту и редко отклонялась от первоначально выбранного азимута. Миграции остальной части черепах (35%) имели более сложную траекторию, они нередко меняли направление и даже пересекали собственные следы. Менее направленные и временами, казалось бы, хаотичные перемещения указывают, очевидно, на поиск самками подходящего для откладки яиц места. Установлено, что направления передвижений старых самок всегда более ориентированы и менее продолжительны, тогда как временные затраты молодых при блуждающих поисках таких участков бывают в несколько раз выше.

В связи с этим можно предположить, что самки болотной черепахи в течение первых лет способны запоминать отдельные ориентиры местности на путях наземных миграций, а также особенности гнездовых участков, что позволяет в дальнейшем быстрее находить их. Часть молодых самок откладывают яйца недалеко от водоемов в малопригодных местах (на лесных прогалинах, дорогах, по окраинам полей), в связи с чем успех развития эмбрионов в таких кладках бывает крайне низким.

Дальние миграции, которые совершают некоторые особи, являются, по всей видимости, результатом длительного индивидуального опыта и хорошего знания территории, хотя в некоторых случаях они бывают обусловлены последствиями антропогенной трансформации ландшафтов, нарушившей устоявшуюся систему взаиморасположения водных и наземных участков местообитания.

Анализ топографии гнездовых миграций черепах в Полесье показал, что их главные направления совпадают с основным гидротермическим градиентом ландшафта и пролегают от самых низких, влажных и холодных участков (водоемы постоянного обитания) к самым высоким, сухим и теплым (участки размножения). Типичная схема расположения водных местообитаний и мест откладки яиц этого вида, а также традиционные маршруты миграций самок в полесских ландшафтах представлены на рис. 3.7.

Как показали полевые наблюдения, при наземных переходах самки не только постоянно останавливаются и осматриваются, но и регулярно своей шеей и горлом касаются поверхности почвы. Систематические тактильные контакты позволяет предположить, что такие действия играют определенную роль при их пространственной ориентации.

Согласно литературным данным, болотная черепаха обладает высокой видоспецифической чувствительностью ко многим средовым факторам (температура, влажность, освещенность) и химическим веществам (особенно белкам), которая обусловлена работой специального хемосенсорного вомероназального органа, расположенного в голове (Кистяковский, Смогоржевский, 1973; Бойко, 1983; Мантейфель и др., 1988; Manteifel, Goncharova, 1991). Деятельность этого органа играет важную, хотя и недостаточно изученную роль

в жизни черепах. С его помощью, например, она запоминает запахи родного водоема, легко находит другие водоемы, расположенные на расстояние до 1–2 км, а также отыскивает водных беспозвоночных в толстом слое мутного донного ила. Хемотестирующее поведение у черепах, проявляющееся в виде движений нижней челюстью, наблюдается не только на суше, но и в воде.

По всей видимости, отмеченные у черепах регулярные движения горлом во время наземных миграций относятся к хемотестирующему поведению, позволяющему им хорошо ориентироваться в сложной мозаике наземного ландшафта, гетерогенность которого обусловлена орографической и фитоценотической неоднородностью. На использование черепахами органов хеморецепции при «сканировании» местности указывают многие факты полевых наблюдений: постоянные «ощупывания» шеей субстрата, приостановки при порывах ветра, коррекция направлений движения после тактильных контактов, учащенные дыхательные движения глоткой и некоторые другие.

5.2. Воспроизводство популяции

Воспроизводство, т. е. скорость наращивания численности природной популяции складывается из многих показателей – плодовитости самок, числа помётов, соотношения самцов и самок, возраста достижения половой зрелости, средней продолжительности жизни животных и др. Репродуктивно-воспроизводственные показатели полесской популяции болотной черепахи отличаются многими специфическими особенностями.

Плодовитость самок. Количество яиц в первой кладке у самок болотной черепахи в Полесском регионе, согласно собранной выборке ($n = 92$), варьирует в широких пределах – от 8 до 22 яиц (в среднем $13,3 \pm 0,4$) (рис. 5.3). У небольшой части самок (примерно 15–20%), как уже указывалось, из фолликулов развивается вторая, значительно меньшая кладка (точнее – порция яиц), состоящая из 1–6 яиц (в среднем $3,8 \pm 0,9$). Следует отметить, что число яиц в гнездах не всегда точно отражает естественную плодовитость самок. Иногда во время миграций в транзитных водоемах или на путях наземных перемещений встречались одиночные, нормально развитые яйца, которые, очевидно, выдавливались при движении.

Наличие у черепах нескольких кладок в течение одного сезона размножения объясняется трудностями «упаковки» сравнительно крупных яиц в ограниченном панцирем пространстве брюшной полости (Hailej, Loumbourdis, 1988). Кроме того, порционность яйцекладки в некоторых регионах, например в северной части ареала, дает популяции определенные преимущества, так как повышает разнокачественность потомства и увеличивает шансы молоди на выживание.

Количество продуцируемых яиц у самок болотной черепахи коррелирует с размерами тела (*L. car.*) и, следовательно, с возрастом ($r = 0,82$, $p < 0,01$) (рис. 5.4). Существующая связь описывается следующим уравнением:

$$E = (L. car. - 139,87)/2,895.$$

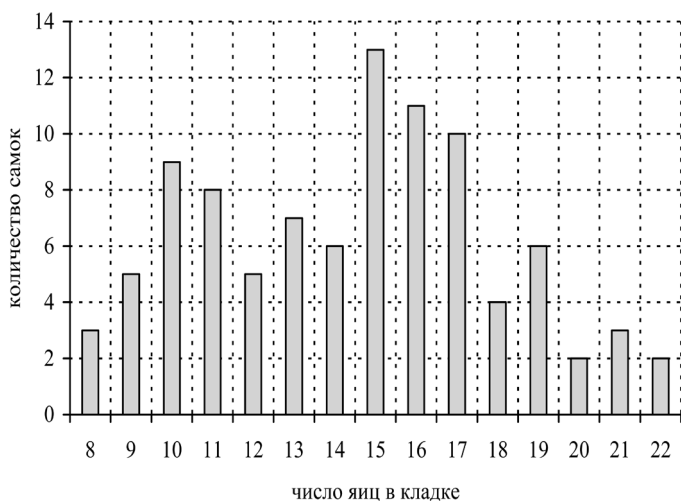


Рис. 5.3. Плодовитость самок болотной черепахи *E. orbicularis* в условиях Беларуси (число яиц в первой кладке) ($n = 92$)

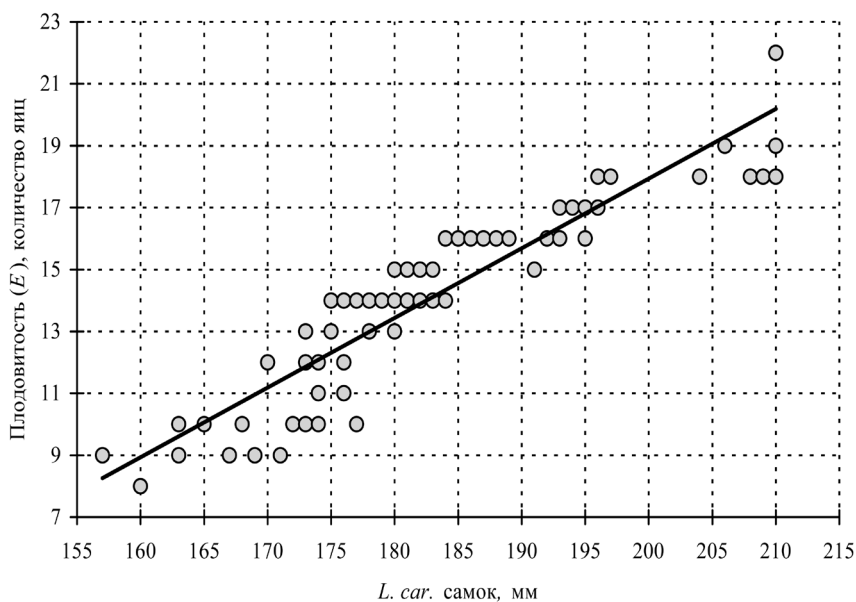


Рис. 5.4. Возрастная изменчивость плодовитости (E) самок болотной черепахи *E. orbicularis* (некоторые точки накладываются друг на друга)

Средняя величина плодовитости (число яиц в первой кладке) в пяти основных пунктах исследований, расположенных в различных природных районах Беларуси, значительно варьировала (от $12 \pm 1,8$ до $17 \pm 1,9$ яиц), что

объясняется различиями в размерной структуре группировок, которая, в свою очередь, связана с демографической структурой и особенностями роста черепах в конкретных условиях.

Оценивая географическую изменчивость плодовитости *E. orbicularis* в зоне распространения, можно заметить, что ее величина в северных и северо-восточных популяциях, включая исследуемую полесскую, существенно выше, чем в южных областях (Банников, 1951; Таращук, 1959; Лукина, 1971; Щербак, Щербань, 1980; Шаммаков, 1981; Тертышников, Горová, 1984; Helligo & Van Ingen, 1985; Juszczuk, 1987; Земанек, 1990) (табл. 5.2). Общую тенденцию возрастания плодовитости самок можно связать с основным географическим трендом, характерным для этого вида – укрупнением размеров тела от южных к северным и северо-восточным районам.

Таблица 5.2. Географическая изменчивость плодовитости болотной черепахи *E. orbicularis* в пределах географического ареала

Географический район	Литературный источник	Плодовитость (<i>E</i>), количество яиц
Россия, Краснодарский край	Лукина (1971)	5–19
Россия, Дагестан	Банников (1951)	5–10 (7), 2–9 (6), 2–8 (6)*
Россия, Калмыкия	Бадмаева и др. (1985)	5–12
Франция	Helligo, Van Ingen (1985)	4–14
Украина	Таращук (1951)	3–16 (10)
Польша	Zemanek, Mitrus (1998)	10–18
Беларусь	Дробенков (2000)	8–22 (13,3 ± 0,4), 1–6 (3,2 ± 0,9)

* Первая, вторая и третья кладки соответственно.

Возрастные изменения плодовитости самок из региона Полесья не отражаются на размерах яиц (рис. 5.5). Как молодые, так и самки самых старших возрастов откладывают очень близкие по размерам яйца. Минимизация размеров яиц и, соответственно, новорожденных черепах ограничена некими определенными пределами, так как их чрезмерное уменьшение отражается на уровне эмбриональной смертности и постнатальной жизнеспособности потомства, что в итоге не оправдывает репродуктивных затрат. Известно, что предельные значения величины плодовитости и многих других репродуктивных показателей у животных отражают диапазон детерминированности генотипа, в то время как средние – степень его реализации (Яблоков, 1987).

Яйца болотной черепахи обычно овальной формы, несколько вытянутые в длину. Изменчивость основных ооморфологических показателей (длина, ширина и масса яиц) у самок из района исследований представлена в табл. 5.3. Общая масса всех яиц в первой кладке составляет 7,2–13,1% (в среднем 10,9 ± 0,7) массы тела самки ($F_w = W_g/W_f$), что свидетельствует о значительных энергетических затратах материнского организма на формирование генеративной продукции. Масса яиц колеблется в более широких пределах (lim 6,05–9,4 г, в среднем 8,1 ± 0,08 г, $\sigma = 0,73$), чем масса новорожденных черепах (lim 5,65–6,45 г, в среднем 6,1 ± 0,07 г, $\sigma = 0,21$).

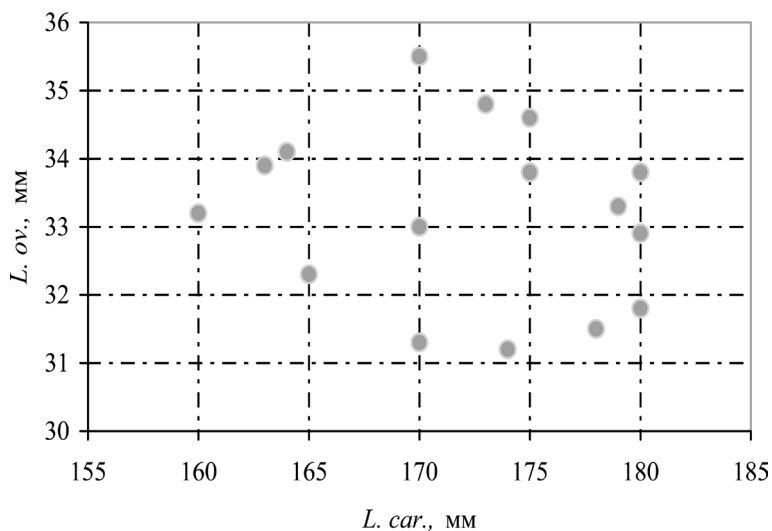


Рис. 5.5. Соотношение средней длины яиц в кладке (*L. ov.*) и длины тела самок (*L. car.*) в полесской популяции болотной черепахи *E. orbicularis*

Потери массы, связанные с энергетическими расходами на стадии эмбриогенеза, у этого вида, согласно полученным данным (контроль 23 кладок), составляют в среднем около $24,7 \pm 2,6\%$.

Таблица 5.3. Изменчивость размеров яиц и новорожденных болотных черепах *E. orbicularis* в полесской популяции

Показатель	Значение					
	<i>n</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>CV</i>
<i>Яйца</i>						
<i>L.</i> , длина, мм	111	29,2	37,3	33,4	0,17	5,46
<i>D.</i> , диаметр, мм	—//—	18,1	22,3	20,5	0,08	4,41
<i>W.</i> , масса, г	86	6,1	9,4	8,1	0,08	9,14
<i>Новорожденные</i>						
<i>L. car.</i> , длина карапакса, мм	36	25,9	29,0	28,0	0,31	3,36
<i>Lt. car.</i> , ширина карапакса, мм	—//—	23,5	25,6	24,4	0,25	3,12
<i>L. pl.</i> , длина пластрона, мм	—//—	25,0	27,1	25,8	0,21	2,45
<i>Lt. pl.</i> , ширина пластрона, мм	—//—	15,0	17,6	15,8	0,28	5,33
<i>Al. t.</i> , высота тела, мм	—//—	15,2	16,4	15,6	0,13	2,54
<i>L. cd.</i> , длина хвоста, мм	—//—	21,0	23,0	20,4	0,25	3,39
<i>W.</i> , масса, г	—//—	5,65	6,45	6,1	0,07	3,44

Судя по ряду важнейших репродуктивно-воспроизводственных показателей – сравнительно высокой плодовитости, значительному преобладанию половозрелых

самок, длительному периоду репродуктивной жизни (до 15–17 лет) и некоторым другим – полесская популяция обладает высоким естественным репродуктивным потенциалом (табл. 5.4).

Таблица 5.4. Основные репродуктивно-воспроизводственные показатели полесской популяции болотной черепахи *E. orbicularis* в современных условиях

Показатель	Значение
<i>Lf</i> , длина половозрелых самок (<i>L. car.</i>), мм	160–210 (179,0 ± 2,7)
<i>Wf</i> , масса половозрелых самок, г	647–1541 (881,3 ± 49,6)
<i>Tf</i> , репродуктивный возраст самок, лет	8–27 (17,1 ± 1,0)
<i>E</i> , плодовитость (первая кладка), количество яиц	8–22 (13,3 ± 0,4)
<i>Wg</i> , масса первой кладки, г	64,9–108,2 (89,7 ± 6,18)
<i>Ng</i> , количество репродуктивных циклов у самок в течение жизни	до 15–17
ΣE , суммарная расчетная плодовитость в течение жизни (с учетом лишь одной кладки), количество яиц	226,1
<i>Fw</i> , относительная масса кладки, %	7,2–13,1 (10,9 ± 0,7)
<i>dj</i> , естественная эмбриональная смертность (без учета пресса хищников-оофагов), %	15–20
<i>Dg</i> , длительность эмбрионального развития, сут	65–70
<i>Nd</i> , доля самок среди взрослых особей в популяции, %	60

Как указывалось выше, плодовитость самок связана с их возрастом и размерами, в связи с чем значительное влияние на воспроизводство оказывает демографическая структура популяции. По этой причине доминирование средне- и старовозрастных самок, характерное для современного состояния местной популяции, определено, должно способствовать воспроизводству и росту ее численности.

Однако несмотря на потенциально высокие репродуктивные возможности местной популяции, ежегодное возобновление в ней в настоящее время находится на очень низком уровне, о чем свидетельствует четкая динамика сокращения численности, а также крайне низкая доля молодых особей. Такая ситуация обусловлена прежде всего антропогенными изменениями местообитаний и связанной с ними высокой эмбриональной и постнатальной смертностью среди молодых.

Среди наиболее существенных факторов выделяются высокая гибель кладок из-за сильного пресса хищников и значительные потери, связанные с миграциями молодых от стадий размножения к водоемам. К естественным причинам, влияющим на воспроизводство популяции, можно отнести неверный выбор самками (особенно молодыми) гнездовых участков и погодноклиматические флуктуации (и те и другие связаны с температурным фактором).

Средний уровень естественной смертности черепашат в гнездах, вызванной аномалиями их развития, колебаниями температур и другими причинами, составляет примерно 15–20% (в разных кладках – от 5–10 до 100%). Сред-

ний выход жизнеспособных черепашат в кладках в Полесье составляет $10,1 \pm 0,7$ ос.

Из-за высокого пресса хищников-оофагов уже в первые дни инкубации на ранних стадиях эмбриогенеза погибает от 15–20 до 50–70% всех гнезд (в среднем около 40%). По примерным оценкам, до весны следующего года доживает не более 5% общей численности новой генерации, а к возрасту полового созревания доля уцелевших многократно снижается.

В целом, анализируя современное воспроизводство и причины сокращения полесской популяции болотной черепахи, можно прийти к выводу, что под влиянием комплекса факторов, в основном антропогенной природы, ее потенциально высокая продуктивность почти полностью нивелируется значительной смертностью.

Как известно, основная жизненная стратегия черепах, отличающихся высокой продолжительностью жизни, медленным ростом и половым созреванием, сложной демографической структурой популяций и относительно крупными размерами потомков, соответствует отбору по *K*-типу, т. е. не адаптирована к быстрому росту численности (MacArthur, Wilson, 1967; Пианка, 1981). Лишь в относительно стабильных, естественных или близких к ним условиях, при слабом давлении со стороны хищников, благодаря ряду выявленных характерных особенностей (значительной плодовитости, высокой доле самок, длительному репродуктивному периоду), полесская популяция *E. orbicularis* способна успешно реализовать свой высокий репродуктивный потенциал.

ГЛАВА 6

ПИТАНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Роль живых организмов в экосистемах определяется долей их участия в общем потоке трансформации вещества и энергии, способностью поддержания общей продуктивности, а также той специфической трофической функцией, которую они выполняют (Одум, 1986; Шварц, 1982; Гильманов, 1987).

Межвидовые трофические взаимоотношения оказывают значительное, порой первостепенное влияние на состояние популяции каждого вида, а также структуру и функционирование многовидовых природных сообществ, в состав которых они входят. Пищевые ресурсы являются важнейшим фактором, определяющим биологическую емкость местообитаний и занимаемую видом уникальную экологическую нишу.

Несмотря на важность изучения питания и функциональной роли болотной черепахи в экосистемах, эти аспекты, как и многие другие, к настоящему времени исследованы очень слабо. Отдельные, крайне ограниченные сведения о таксономическом составе пищевых объектов и биомассе ее популяций представлены в публикациях, основанных на исследованиях, проведенных большей частью в южных районах ареала (Красавцев, 1941; Банников, 1951; Серегин, Трофимов, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Тertyшников и др., 1982; Тertyшников, Горювая, 1984; Бадмаева и др., 1985; Juszczuk, 1987).

6.1. Таксономический спектр и состав объектов питания

Основой для анализа трофических связей и положения болотной черепахи в структуре водных экосистем Беларуси послужили данные о таксономическом спектре и составе объектов питания, полученные при изучении содержимого желудочно-кишечного тракта. В этих целях использовались разные методы, в основном – промывание желудков (Legler, 1977) и анализ фекальных проб, полученных от животных, обитающих в естественной среде. Кроме того, некоторые весьма существенные сведения, дополняющие общие представления о питании, были получены при визуальных наблюдениях черепах в природе в течение сезона активности.

Результаты проведенных трофологических исследований показали, что пищевой рацион *E. orbicularis* в зоне Полесья составляют почти исключительно водные беспозвоночные, относящиеся к различным систематическим груп-

пам (табл. 6.1). В желудочно-кишечном тракте черепах встречались главным образом гидробионты, входящие в состав зообентоса, перифитона и, в меньшей степени, зоопланктона. Основную роль в питании, согласно полученным данным, играют личинки и имаго водных насекомых (класс *Insekta*), общая доля которых составляет 69,8%.

Таблица 6.1. Таксономический состав объектов питания болотной черепахи *E. orbicularis* в водоемах Белорусского Полесья ($n = 1618$)

Компонент пищи	Встречаемость	
	<i>n</i>	%
Тип <i>Annelidae</i> (кольчатые черви)		
Кл. <i>Oligochaeta</i> (малощетинковые черви)	101	6,2
Тип <i>Nemathelminthes</i> (круглые черви)	56	3,5
Тип <i>Mollusca</i> (моллюски)		0,0
Кл. <i>Gastropoda</i> (брюхоногие)	332	20,5
Кл. <i>Insecta</i> (насекомые)		
Отр. <i>Ephemeroptera</i> (поденки)	131	8,1
Отр. <i>Trichoptera</i> (ручейники)	179	11,1
Отр. <i>Odonata</i> (стрекозы)	116	7,2
Отр. <i>Plecoptera</i> (веснянки)	35	2,2
Отр. <i>Coleoptera</i> (жесткокрылые)		0,0
Сем. <i>Hydrophilidae</i> (водолюбы)	215	13,3
Сем. <i>Dytiscidae</i> (плавунцы)	135	8,3
Отр. <i>Diptera</i> (двукрылые)		0,0
Сем. <i>Tipulidae</i> (комары-долгоножки)	126	7,8
Сем. <i>Culicidae</i> (комары настоящие)	84	5,2
Сем. <i>Chironomidae</i> (комары-звонцы)	108	6,7

Среди компонентов питания доминируют брюхоногие моллюски (класс *Gastropoda*) – 20,5%, личинки и взрослые особи жуков-водолюбов (семейство *Hydrophilidae*) – 13,3%, личинки ручейников (отряд *Trichoptera*) – 11,1%, а также личинки и взрослые жуки-плавунцы (семейство *Dytiscidae*) – 8,3%.

Позвоночные животные в содержимом желудочно-кишечного тракта не обнаружены, однако, как показали наблюдения в природных условиях, черепахами нередко утилизируется разлагающаяся органика, в частности трупы рыб и земноводных. При этом довольно крупные объекты очень быстро и эффективно расчленяются на мелкие части с помощью когтей передних конечностей.

В некоторых водоемах дополнительным сезонным кормом иногда служат многочисленные личинки некоторых массовых видов бесхвостых амфибий. Так, неоднократно в мае–июне нами наблюдалось поедание головастика бурых лягушек – травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*), а также серой жабы (*Bufo bufo*) и зеленых лягушек (*Rana esculenta* compl.).

Почти во всех желудках и фекальных остатках взрослых черепах встречались фрагменты растительности, которую они потребляли, очевидно, попутно, захватывая беспозвоночных с водных растений. Молодые особи в возрасте

до 2–3 лет, в отличие от взрослых, в естественных условиях специально поедают сине-зеленые и бурые водоросли, а также некоторые макрофиты.

Полевые наблюдения, а также анализ состава поедаемых животных, свидетельствуют, что кормится болотная черепаха исключительно в воде, тогда как наземные беспозвоночные поедаются крайне редко, обычно с поверхности воды, куда попадают случайно. Явное предпочтение при питании отдается малоподвижным или прикрепленным формам водных организмов, например некоторым группам насекомых, моллюскам, червям и др.

Заметную роль в пищевом рационе болотной черепахи играют беспозвоночные с жесткими хитинизированными покровами (жуки, личинки стрекоз и др.), а также обладающие известковыми раковинами (моллюски), составляющие в общем целом около 35%, что связано, очевидно, с минеральным обменом и необходимостью кальцификации панциря и костного скелета.

Лишенные твердых покровов водные беспозвоночные, например личинки комаров, очень быстро перевариваются и в дальнейшем трудно идентифицируются, что затрудняет точную оценку соотношения разных групп в пище этого вида.

Как показали результаты промывания желудков, в летний период в светлое время дня пищевое содержимое встречается почти у всех черепах различного пола и возраста, однако количество потребленных объектов у них заметно отличается. Такие различия связаны, очевидно, с индивидуальными особенностями режима питания, а также доступной кормовой базой. Наибольшее количество беспозвоночных в желудках черепах отмечалось в вечернее время, с 18 до 20 часов, а наименьшее – в утренние часы, с 9 до 11 часов. Примерно через 3–4 ч съеденные животные, частично переваренные и размельченные, перемещаются в нижние отделы пищеварительного тракта.

Таксономический состав поедаемых черепахой гидробионтов значительно отличается в зависимости от сезона года и экологических условий водоема. Весной в пище чаще всего присутствуют моллюски, личинки ручейников и веснянок, а также черви, летом таксономический состав постепенно расширяется, и список поедаемых групп даже в небольшом водоеме бывает весьма значителен. Набор и количественное соотношение основных систематических групп беспозвоночных, представленных в пище болотной черепахи и встречающихся в водоеме, в самых разных местообитаниях, как правило, очень сходен, что свидетельствует о низкой избирательности ее питания. Тем не менее некоторая элективность, например по размерным характеристикам жертв или в отношении ядовитых животных, все-таки имеет место.

В поведенческом отношении болотная черепаха – малоактивный хищник или, точнее, «собиратель», методично добывающий пищу, медленно перемещаясь по водоему. Средняя протяженность ее суточных передвижений при поиске бентосных организмов составляет примерно 150–300 м. Как уже отмечалось, на питание и связанные с ним перемещения по водоему в летний сезон затрачивается около 21,1% суточного бюджета времени.

Анализ питания болотной черепахи в Беларуси и в других районах ареала (Красавцев, 1941; Банников, 1951; Серегин, Трофимов, 1979; Щербак, Щербань, 1980; Тертышников и др., 1982; Тертышников, Горовая, 1984; Бадмаева и др., 1985; Juszczuk, 1987) свидетельствует о четкой трофической специализации этого вида, проявляющейся в абсолютном доминировании беспозвоночных в ее рационе и наблюдающейся в самых различных ландшафтно-географических зонах области ее распространения. Характер поедаемой болотной черепахой добычи детерминирован морфологическими особенностями ее челюстного аппарата, ограниченными возможностями захвата и измельчения пищи, а также низкой скоростью общей локомоции.

Результаты проведенных в южной Беларуси трофологических исследований показали, что в желудках взрослых болотных черепах, размером (*L. car.*) от 165 до 190 мм (в среднем $177,7 \pm 0,7$) и массой от 626,4 до 1229,3 г (в среднем $893,3 \pm 16,6$), встречались фрагменты 7–56 экз. различных беспозвоночных. Средняя сырая масса одного объекта, извлеченного при промывании желудка, обычно составляла 90–130 мг, длина – 13–25 мм (хотя в некоторых случаях достигала 150 мм).

Трофический период у болотной черепахи в районе Белорусского Полесья продолжается примерно 180–190 сут и почти полностью совпадает с сезоном активности. Питание отмечалось уже в самые первые дни после пробуждения от зимнего оцепенения, когда некоторые стоячие водоемы еще бывают частично покрыты льдом. Интенсивность питания, которая определяется температурой окружающей среды, постепенно возрастает, и с начала мая до середины августа достигает максимального уровня, а затем начинает медленно снижаться. Питание у черепах наблюдалось лишь в светлое время суток. Суточный режим кормодобывания характеризуется несколькими пиками активности, которые у большинства особей имеют свои индивидуальные особенности. Максимальные индексы наполнения желудков в летнее время обычно регистрируются в вечернее время, к 19–20 часам, когда их значения достигают 1,8–2,1% (изредка до 4,0%).

Спектр используемых в пищу животных у болотной черепахи ограничен преимущественно гидробионтами небольших размеров, обладающими соответствующей невысокой массой, что в конечном итоге требует больших временных затрат на собственно питание и поиск «трофических пятен» в водоеме. Пищевая избирательность по размерным характеристикам жертв в пределах потребляемых групп беспозвоночных выражена незначительно и проявляется лишь в избегании как слишком крупных, так и очень мелких объектов (рис. 6.1).

6.2. Биомасса популяции

Функциональная роль болотной черепахи в биоэнергетике природных экосистем оценивается не только ее значением как потребителя, но и как про-

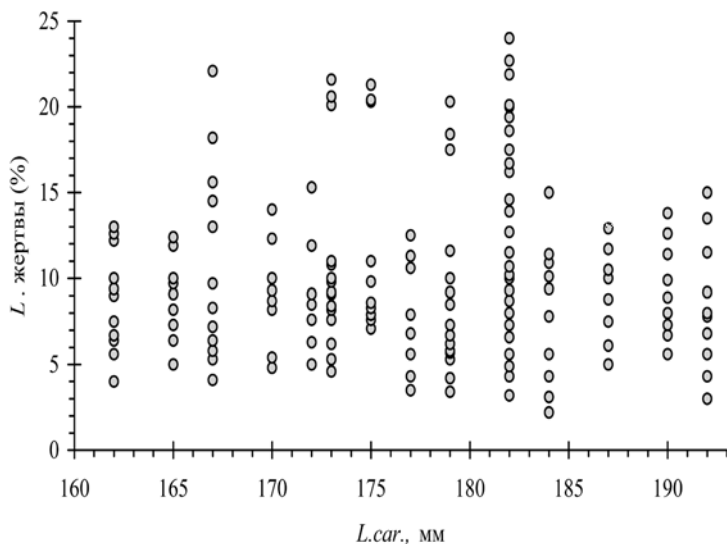


Рис. 6.1. Соотношение размеров тела (*L. car.*) болотных черепах *E. orbicularis* и потребляемых ими водных беспозвоночных

дущая биомасса, которая в дальнейшем представляет собой трофический ресурс для консументов вышестоящих звеньев биогеоценоза. Биомасса природных популяций водных черепах определяется в основном средними размерами (массой) входящих в их состав особей, а также общей численностью (плотностью) населения.

Как показали полевые исследования, которые проводились параллельно с оценкой абсолютной численности локальных группировок ($n = 16$), биомасса популяций этого вида в характерных небольших водоемах Белорусского Полесья варьирует в широких границах, от 3,7 до 45,2 кг/га. Наиболее высокие значения накапливаемой биомассы отмечены в самых разнообразных по своим природным условиям, происхождению и формам испытываемого антропогенного воздействия водоемах.

Результаты этих довольно ограниченных исследований указывают, что природные популяции болотной черепахи даже в современных условиях, связанных с активной трансформацией природных ландшафтов, являются одним из наиболее продуктивных компонентов водных экосистем. Для сравнения, значения биомассы популяционных группировок черепахи в зоне Белорусского Полесья чаще всего превышали этот показатель, полученный для совместно обитающих водных и прибрежных земноводных (прежде всего – зеленых и бурых лягушек), являющихся, как известно, одной из наиболее массовых и биоценологически важных групп позвоночных животных.

Согласно литературным данным, в зоне своего экологического оптимума, например в южной части России, биомасса популяций болотной черепахи мо-

жет достигать значительно более высокого уровня – до 175,7 кг/га (в среднем около 34,45) (Тертышников, Горовая, 1984).

Наши данные, полученные в южной части Беларуси, свидетельствуют, что даже в радикально измененных человеком ландшафтах популяции этого вида способны ассимилировать значительную биомассу и выполнять заметную биоценотическую роль.

6.3. Биоценотическая роль в водоемах

Как показали проведенные исследования, в Белорусском Полесье европейская болотная черепаха обитает преимущественно в небольших мелководных водоемах и потребляет широкий спектр мелких водных беспозвоночных. Питаясь гидробионтами, фито- и зоофагами, в пищевых цепях природных сообществ она занимает II–III трофический уровень, то есть является типичным хищником.

Анализ занимаемой *E. orbicularis* экологической ниши свидетельствует, что потенциальными конкурентами этого вида могут быть некоторые водные и околоводные животные-энтомофаги, обитающие в те же водоемах и питающиеся теми же объектами. Среди них выделяются в первую очередь некоторые синтопичные земноводные (*Rana esculenta* compl., *Bombina bombina*), а также рыбы (карась) и водоплавающие птицы (кряква, хохлатая чернеть), нуждающиеся в тех же условиях.

Во взрослом состоянии, благодаря прочному костному панцирю, криптической окраске, хорошо развитому маскирующему поведению и защитным свойствам населяемых местообитаний, спектр ее естественных врагов весьма ограничен. Среди наземных и полуводных хищников основной пресс оказывают такие хищники, как лисица (*Vulpes vulpes*) и волк (*Canis lupus*). Совместно обитающие с черепахой в одних и тех же водоемах околоводные хищники – выдра (*Lutra lutra*), а также американская и, возможно, европейская норки (*Mustella vison*, *M. lutreola*), специализируются на других трофических группах (раки, рыба, амфибии) и редко используют ее в пищу. Наиболее легкую добычу для хищников она представляет лишь весной во время прогревания, а также в сезон размножения, когда самки вынуждены совершать протяженные наземные миграции.

В отличие от взрослых, молодые черепахи с неокостеневшим панцирем представляют собой доступный корм для многих хищных млекопитающих, птиц, рыб и даже беспозвоночных (водные членистоногие). Так, например, в Беларуси были отмечены случаи поедания сеголетков болотной черепахи домашними собаками, вороном (*Corvus corax*), мелкими воробьиными птицами и даже обыкновенной гадюкой (*Vipera berus*).

В сезон инкубации яиц черепахи кладки очень часто разоряются некоторыми наземными и околоводными хищниками: енотовидной собакой (*Nyctereutes procyonoides*), барсуком (*Meles meles*), волком (*C. lupus*), обыкновен-

венным хорем (*Mustela putorius*), однако основным потребителем, хищником-оофагом в настоящее время является лисица (*V. vulpes*). В среднем в Беларуси хищниками ежегодно уничтожается около 40% всех отложенных кладок, причем 80% из них приходится на долю лисицы.

Влияние хищников на полесскую популяцию болотной черепахи распределяется неравномерно, основная элиминация наблюдается на ранних стадиях онтогенеза, а с возрастом этот пресс существенно снижается.

Несмотря на низкий уровень метаболизма, присущий всем пресмыкающимся, болотная черепаха является важным звеном в структуре и биоэнергетике зооценозов мелководных экосистем умеренной зоны, в которых нередко занимает центральное положение в продукционных процессах. Характеризуясь довольно крупными размерами и массой тела (до 1,5 кг), при высокой численности (плотности), популяция черепахи способна ассимилировать значительную биомассу. Широкий спектр объектов питания, состоящий из наиболее массовых и продуктивных беспозвоночных-гидробионтов, и низкая избирательность питания способствуют ее трофической пластичности, а ограниченный список потребителей дает основания причислить *Emys orbicularis* к конечным звеньям трофических цепей биоценозов. Как уже отмечалось, изредка черепаха поедает трупы земноводных и рыб, в связи с чем этот вид факультативно может также включаться в детритную цепь природных сообществ и являться замыкающим звеном трофической цепочки.

В целом приведенные данные свидетельствуют о высоком трофофункциональном значении болотной черепахи в биоэнергетике водных экосистем Полесья, которое, из-за активной трансформации этого региона, в настоящее время реализуется весьма незначительно.

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ И ОХРАНА

За последние два столетия в странах Европы произошли широкомасштабные радикальные изменения природных экосистем, повлекшие деградацию среды обитания, сокращение площади местообитаний и изменение структуры ареала болотной черепахи. Перепланирование ландшафтов, изменение гидрологического режима значительных территорий, интенсивная химизация сельского хозяйства, рост населения и расширение сети транспортных коммуникаций привели к исчезновению многих популяций этого интересного аборигенного вида.

К настоящему времени почти во всех европейских странах сохранились лишь небольшие, фрагментарные, нередко изолированные популяции *E. orbicularis*, а численность некоторых из них уже перешагнула контролируемый рубеж (Randik et al., 1975; Surdacki, 1976; Papeke, 1977; Gläsel, 1982; Juszczuk, 1987; Kinzelbach, 1988; Mikátová et al., 1989; Lutschinger, 1989; Ruprecht, 1989; Zemanek, 1991; Nijs et al., 1991; Talvi, 1991; Дробенков, 2000; Collin de L'Hortet, 1992; Fritz, 1993b; Staniec, Oliesiewicz, 1994; Snieshkus, 1995; Bozhansky, Orlova, 1998; Široky, 2000; Kuzmin, 2002; Mitrus, 2006).

По этой причине проблеме и задачам сохранения и восстановления популяций европейской болотной черепахи – единственного аутохтонного вида водных черепах во многих регионах Европы, в последнее время уделяется особое внимание. Результаты изучения региональных популяций, анализ важнейших угрожающих факторов и перспективные пути сохранения болотной черепахи совсем недавно были обобщены в коллективной монографии «European pond turtle – *Emys orbicularis* (Rogner, 2009).

Состояние природных популяций болотной черепахи, как и других видов животных, определяется совокупным эффектом воздействия различных факторов, антропогенных и естественных. Антропогенная динамика популяции, в свою очередь, сочетает как общие, глобальные, так и специфические, локальные черты. В связи с этим разработка экологических основ сохранения болотной черепахи должна базироваться на результатах оценки влияния различных форм нарушения экосистем, а также детальном знании биологии и популяционных особенностей этого вида.

7.1. Влияние антропогенных факторов на популяцию

Среди основных форм антропогенной трансформации естественных экосистем, оказывающих негативное влияние на состояние животного мира как в Беларуси, так и в целом во всей Европе, выделяются: сведение лесов под сельскохозяйственные угодья, хозяйственные и жилые застройки, мелиорация заболоченных земель, кардинальная реконструкция гидрологической сети территории и химическое загрязнение природной среды (Сущенко, Пикулик, 1990).

Основные причины сокращения белорусской популяции болотной черепахи можно связать с последствиями влияния тех же антропогенных факторов. К числу важнейших из них, повлекших сокращение естественных местообитаний черепахи, можно отнести широкомасштабное осушение заболоченных территорий Белорусского Полесья, обвалование и спрямление русел рек, урбанизацию, рекреацию, а также увеличение сети автодорог и интенсивности автомобильного передвижения.

Отчетливая тенденция снижения численности этого вида в Беларуси проявилась в 1960–70-е годы. Как отмечалось в некоторых публикациях, еще в начале – середине XX в. во многих регионах Полесья этот вид был обычным, а местами даже многочисленным представителем фауны (Фядзюшын, 1928; Сапоженков, 1961; Воронин, 1967; Бахарев, 1977; Пикулик и др., 1988).

Мелиорация. Важнейшее воздействие на популяцию этой древнейшей рептилии, очевидно, оказала осушительная мелиорация заболоченной Полесской низменности, в результате которой постепенно деградировали, были радикально трансформированы или даже исчезли многие ее водные местообитания.

Обширная мелиорация полесского региона, к настоящему времени проведенная на огромной территории, имеет давнюю историю. С середины XIX по начало XX в. в Белорусском Полесье было осушено около 0,5 млн га заболоченных земель, к середине 1960-х годов – примерно 1 млн, а к концу 1990-х годов – около 2 млн га (Дрозд, Ревера, 1988). В результате осушения болот коренным образом изменились геоморфологические, гидрогеологические, биоклиматические и другие характеристики полесских ландшафтов (Аношко, 1987). В связи с проведением осушительно-мелиоративных мероприятий были частично или полностью канализированы многие притоки Припяти: Ясельда, Бобрик, Цна, Смердь, Лань, Тремля, Иппа, Закованка, Солокуча, Вить, Мытва, Желонь (Гельтман, Моисеенко, 1990). Руслу многих рек, ранее извилистые, свободно меандрирующие, разветвленные, с многочисленными старицами, протоками и заливами, в настоящее время спрямлены и потеряли свое значение как местообитаний для многих околводных видов животных (Влияние мелиорации, 1980).

Наибольшие деструктивные изменения среды обитания, повлекшие нарушение экологической структуры полесской популяции болотной черепахи и ее естественного воспроизводства, были вызваны разнообразными гидро-мелиоративными мероприятиями: осушением крупных участков низинных

открытых и лесных болот, строительством мелиоративных систем и полейдров, спрямлением и обвалованием русел рек в заболоченных поймах и замещением естественных экосистем агроценозами.

Уменьшение общей обводненности территории, нарушение топографии и экологических параметров водных экосистем, преобразование гидрологического режима местности повлекли за собой нарушения структуры популяций болотной черепахи – амфибионтного вида, вся жизнь которого всецело связана с водной средой.

Как показали наши многолетние наблюдения, проведенные в различных районах Белорусского Полесья (рис. 7.1), сразу после начала строительства мелиоративной системы, уже при прокладке дренажной системы и резком снижении уровня воды, на осушаемых болотах происходят необратимые изменения в пространственной структуре популяции. Множество черепах уничтожается строительной техникой или погибает во время вынужденных миграций, связанных с поиском замещающих водных угодий.

Уцелевшие черепахи перемещаются в сохранившиеся соседние естественные местообитания, которыми чаще всего служат менее населенные лесные болота, пойменные водоемы и русла рек. Часть из них, не найдя водоемов, погибает на автодорогах под колесами машин, уничтожается хищниками или отлавливается местным населением.

Новыми местообитаниями черепах на осушенных землях становятся весьма разнообразные каналы и небольшие дренажные каналы, которые появля-

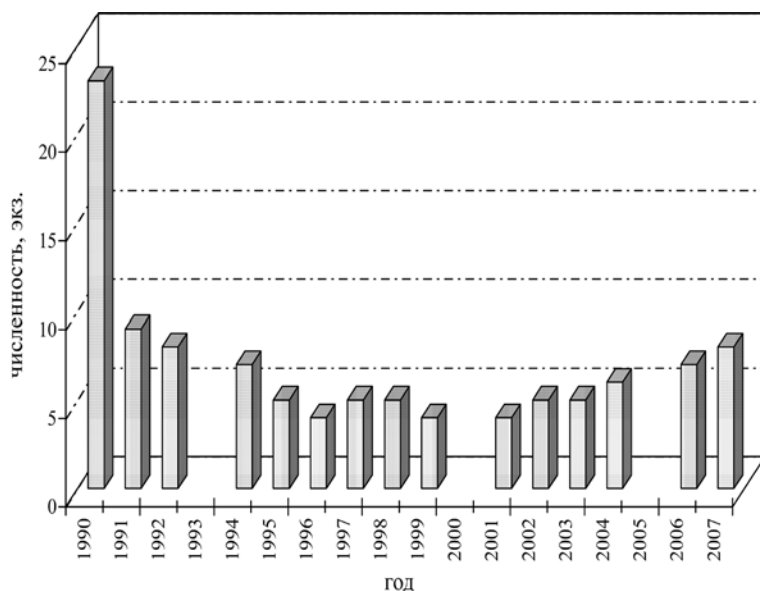


Рис. 7.1. Динамика численности популяционной группировки болотной черепахи на осушенном участке открытого низинного болота площадью 1,2 км² (в 1993, 2000 и 2005 гг. учеты не проводились)

ются после создания осушительно-мелиоративных систем. Постепенно в течение нескольких лет они зарастают прибрежной и водной растительностью и становятся замещающими стациями, пригодными для существования этого вида. Обильно развивающаяся в процессе вторичной сукцессии водная растительность и разлагающаяся фитомасса увеличивают количество биогенов в водоеме и служат основой для формирующихся здесь сообществ гидробионтов, являющихся кормовой базой для черепахи.

На заключительной стадии формирования пространственной структуры популяции на мелиоративных системах, т. е. спустя примерно 10–15 лет, наблюдается или постепенная стабилизация численности, или же исчезновение популяции.

Экологическая емкость таких местообитаний, судя по относительно невысокой плотности населения (см. главу 3), заметно уступает естественным, однако с учетом их значительной протяженности в гидрологической сети трансформированных полесских ландшафтов очевидно, что в настоящее время они играют важную роль в распределении популяции этого вида. Сейчас в различных регионах Белорусского Полесья болотная черепаха населяет от 15–20 до 35% всех каналов осушительно-мелиоративных систем, что характеризует их как существенный компонент в ее сохранении в радикально трансформированных экосистемах.

Значительная часть открытых мелиоративных каналов лишена прибрежной кустарниковой и древесной растительности, кроме этого в них регулярно проводится очистка и углубление, в связи с чем такие водотоки мало пригодны для черепахи. Отдельные особи, благодаря характерной для вида высокой продолжительности жизни, могут еще долгое время существовать в таких водоемах, однако численность популяции на осушенных землях все же неуклонно сокращается.

Существенным недостатком таких водных местообитаний, помимо отсутствия прибрежной растительности, является также явный недостаток или значительная удаленность от подходящих для размножения участков, приуроченных к опушкам или лесным биотопам. Замещающими репродуктивными стациями в таких условиях обычно становятся песчаные откосы мелиоративных каналов, дамбы, грунтовые автодороги, площадки около мостов и шлюзов, однако из-за неблагоприятных микроклиматических условий и обилия хищников (прежде всего лисицы), успех размножения здесь невелик.

Разрушение стаций размножения. Наличие благоприятных стаций размножения, которые приурочены к открытым ксерофитным участкам лесных биогеоценозов, как указывалось, является важнейшим условием для нормального воспроизводства популяции *E. orbicularis* в зоне Белорусского Полесья. Их дефицит нередко бывает более существенен, чем некоторые другие условия естественных местообитаний, например отдельные параметры водоемов.

Согласно результатам проведенных обследований, к настоящему времени в различных районах Белорусского Полесья радикально трансформированы

от 15–20 до 70% стадий размножения черепахи. Основная причина деградации коллективных участков размножения связана с их использованием в качестве источника строительного материала (песка) при сооружении автодорог, жилых и хозяйственных строений, мелиоративных и других гидротехнических объектов. Замещающими местами откладки яиц в современных условиях становятся внешне сходные, но малопригодные биотопы (насыпи автомобильных дорог, дамбы гидростроительных сооружений, откосы мелиоративных каналов и заброшенные поля), выход черепахат в которых находится на низком уровне. Многие участки коллективного размножения черепахи, на которых еще совсем недавно размножались десятки самок, сегодня безвозвратно утрачены, а некоторые из них превратились в бесполезные карьеры или свалки мусора.

Влияние хищников. В настоящее время в зоне Белорусского Полесья примерно 40% всех кладок черепахи уже в самые первые дни инкубации раскапывается и поедается лисицей, енотовидной собакой, волком, бродячими собаками и другими хищниками. Увеличение площади сельхозугодий (полей и сенокосных лугов), особенно в местах тотальной осушительной мелиорации, привело к значительному росту популяции лисицы – основного потребителя черепашьих яиц.

Беспокойство. Важной биологической особенностью болотной черепахи, усиливающей ее антропогенную уязвимость, является выраженная негативная поведенческая реакция на фактор беспокойства. В ее основе, вероятно, лежит высокая чувствительность к тигмотактильным, зрительным и другим раздражителям, а также стереотипное защитное поведение.

Полевые наблюдения свидетельствуют, что такие постоянно действующие стрессорирующие факторы, как повторяющиеся встречи с человеком, высокий шумовой фон, чрезмерный пресс хищников, в конечном итоге приводят к смене местообитания. Даже длительное воздействие различных форм антропогенного беспокойства не способствует развитию ее привыкания к условиям сильно урбанизированных и рекреационных зон. Именно отсутствием беспокойства со стороны человека, кроме других необходимых условий, объясняется высокая жизнеспособность некоторых группировок, существующих в зонах хозяйственного использования (например, в прудах рыбоводных хозяйств).

Транспортная нагрузка на экосистемы. Автотранспортная нагрузка на экосистемы выделяется как один из важнейших современных факторов, определяющих высокий уровень смертности в полесской популяции болотной черепахи. Автомобильные дороги (проселочные, грунтовые и асфальтированные) очень часто пересекают естественные, десятилетиями складывавшиеся пути наземных миграций самок к местам размножения, а также участки расселения молодежи.

В наиболее критический период – с конца мая до середины июня – на некоторых отрезках автодорог на 10 км дорожного полотна регистрируется до

2–3 трупов взрослых черепах. Вопреки бытующему мнению, прочность черепашьего панциря намного уступает нагрузке не только грузового, но и легкового автомобиля. В малочисленных популяциях интенсивное дорожное движение может привести к чрезмерно высокой элиминации самок и сеголетков, а в дальнейшем – к исчезновению группировки.

Из-за характерной топической дифференциации местообитаний на водные и репродуктивные стадии местная популяция оказалась слабо адаптированной к возрастанию мозаичности и мелкоконтурности угодий, свойственных современному антропогенному ландшафту.

Результаты изучения остеологических останков черепах, обнаруженных в водоемах обитания и на участках гнездовых миграций, показали, что среди прямых причин их гибели (естественных и связанных с человеком) автомобильный трафик занимает лидирующее положение (табл. 7.1).

Таблица 7.1. Установленные причины гибели болотной черепахи *E. orbicularis* в трансформированных ландшафтах Белорусского Полесья

Факторы смертности	Встречаемость	
	<i>n</i>	%
Гибель на автомобильных дорогах в сезон гнездовых миграций и при расселении молоди	15	44,1
Уничтожение при расчистке мелиоративных каналов	8	23,5
Попутный отлов при рыбной ловле	8	23,5
Замерзание в условиях ледостава и низких температур	3	8,8

Химическое загрязнение среды. Значительное воздействие на популяцию болотной черепахи способно оказать химическое загрязнение природной среды, связанное с внесением пестицидов, гербицидов и химических минеральных удобрений. Хлор- и фосфорорганические препараты, применяемые при санпрофилактических обработках в сельском и лесном хозяйствах, а также некоторые минеральные удобрения в процессе стока скапливаются в водоемах и постепенно аккумулируются в организме гидробионтов и питающейся ими черепахи.

Химические загрязнения среды – важный современный фактор, однако до сих пор нет подробных исследовательских работ, в которых бы оценивалось влияние загрязнителей на физиологические функции и жизнедеятельность этого вида. В настоящее время в Беларуси из-за экономического спада воздействие этого фактора на местную популяцию, очевидно, значительно сократилось.

Отлов. Промысел болотных черепах в Беларуси в настоящее время из-за ее высокого природоохранного статуса и отсутствия какого-либо практического применения, не проводится. В прошлом, в каменном и бронзовом веках (III – середина I тыс. до н. э.), этот вид широко использовался в пищу, о чем свидетельствует большое количество фрагментов панциря со следами искусственного расчленения, найденных в некоторых поселениях человека, например в бассейне реки Оресы (Александрович, 1988).

Случайно пойманные на рыболовный крючок или в сети, а также встреченные на дорогах во время репродуктивных миграций черепахи, как правило, безвозвратно изымаются из популяции. После недолгого содержания в домашних условиях или школьных живых уголках часть из них погибает, а остальные обычно выпускаются в близлежащих, зачастую совершенно не пригодных для жизни водоемах.

Среди естественных факторов, оказывающих наиболее заметное воздействие на полесскую популяцию болотной черепахи, можно выделить высокий пресс хищников-оофагов, а также последствия неблагоприятных условий зимовки. Ежегодно в морозный период, длящийся с конца ноября по начало марта, в условиях ледостава, низких температур и резкого сокращения доступа к воздушной среде, элиминируется некоторая часть популяции, о чем свидетельствуют трупы черепах, изредка встречающиеся у берегов водоемов в ранневесенний период.

К числу наиболее важных эколого-биологических особенностей, способствующих успешной адаптации болотной черепахи к антропогенным ландшафтам, можно отнести широкий спектр благоприятных водоемов и изобилие необходимых трофических ресурсов. С другой стороны, снижению устойчивости популяции в современных условиях в Полесье способствует внутриландшафтная дифференциация аквальных и репродуктивных станций, ограниченная площадь последних, а также высокая чувствительность вида к фактору беспокойства.

7.2. Меры охраны

Как показали результаты проведенных исследований, полесская популяция болотной черепахи характеризуется неравномерным распределением, низкой численностью, а также медленной, но отчетливой динамикой ее постепенного снижения. Учитывая четкую тенденцию к сокращению, становится очевидным, что применяемых мер для надежного сохранения этого вида в Беларуси уже в самое ближайшее время будет недостаточно. Такая перспектива связана, с одной стороны, с последствиями всей предшествующей хозяйственной деятельности человека, а с другой – с ее современными формами и масштабами воздействия.

Существующая в стране система охранных мероприятий, применяемая в отношении болотной черепахи, недостаточно эффективна, о чем свидетельствует состояние ее природных популяций как на неохраемых территориях, так и в большинстве резерватов. Одним из явных недостатков природоохранной деятельности является отсутствие специальных целевых программ, например Национального плана или региональных программ, включающих конкретные, эффективные, ближайшие и долгосрочные действия. Современные меры защиты черепахи в Беларуси исчерпываются двумя основными формами, это фигурирование в списках Красной книги и охрана на особо охраняе-

мых природных территориях (в Национальных парках, заповедниках и заказниках).

При планировании мероприятий по сохранению белорусской популяции *Emys orbicularis* необходимо учитывать не только установленные современные угрозы, но и их региональные особенности, а также общую динамику развития хозяйственной деятельности и возможности природоохранной системы страны.

Основываясь на результатах проведенных исследований, к числу наиболее приоритетных и важных задач в сохранении и восстановлении популяции болотной черепахи можно отнести следующие: 1) увеличение площади охраняемых местообитаний этого вида за счет создания специальных микрорезерватов; 2) повышение эффективности охраны черепахи на заповедных и незаповедных территориях за счет совершенствования экологических подходов, направленных на увеличение воспроизводства и прироста численности (разработка и реализация специальных биотехнических мероприятий).

Первоочередные мероприятия должны включать:

1) реализацию эффективной охраны вида в существующих резерватах;
2) расширение площади охраняемых природных местообитаний за счет создания сети специальных микрозаказников в местах, где сохранились крупные популяции;

3) выявление и специальную охрану участков массового размножения черепахи как репродуктивных центров локальных популяций на неохраемых территориях (запрет на разработку строительных материалов (песка), отпугивание хищников-оофагов в период инкубации яиц, осветление гнездовых биотопов и др.);

4) снижение интенсивности автомобильного трафика на дорогах в период массовых гнездовых миграций самок в местах их наиболее оживленных передвижений (сооружение ограждений и дорожных переходов, установка ограничительных дорожных знаков);

5) сбор яиц в разрушенных гнездах в местах интенсивного пресса хищников, их искусственную инкубацию, подращивание молоди и реинтродукцию в сохранившиеся местообитания, в первую очередь – в особо ценных резерватах для поддержания местных популяций (например, в Национальных парках и заповедниках);

6) предотвращение случайного изъятия при рыбной ловле, на путях репродуктивных миграций, в зонах рекреации;

7) регулярный экологический мониторинг состояния и динамики природных популяций в различных регионах страны;

8) активную просветительскую деятельность, направленную на популяризацию знаний об этом виде и повышение экологической культуры населения (плакаты, буклеты, лекции, создание местных инициативных групп).

Основная роль в сохранении болотной черепахи, безусловно, должна принадлежать деятельности особо охраняемых природных территорий. Наиболее

эффективными мероприятиями, которые способствуют охране и восстановлению популяции являются:

превентивные меры – предупреждение всякой хозяйственной деятельности, способной привести к изменению гидрологического режима местообитаний, рельефа, естественного растительного покрова, повышению беспокойства со стороны человека и домашних животных в местах размножения черепахи;

специальная охрана коллективных гнездовых стадий, включающая комплекс биотехнических мероприятий по улучшению их экологических условий или восстановлению после естественных сукцессий (например, вырубка чрезмерно разросшегося кустарника);

снижение пресса хищников, уничтожающих значительную часть черепаших гнезд (отпугивающие флажки, защищающие кладки деревянные решетки и металлические сетки).

Личный опыт искусственной инкубации яиц, подращивание черепахат в течение 7–9 мес. и результаты их выпуска в водоемы сохранившихся местообитаний свидетельствует о высокой эффективности такого подхода. Длительные контакты с человеком, как установлено, не отражаются на поведении и процессе естественной адаптации молоди, выращенной в искусственных условиях. Долгосрочные наблюдения показывают, что в стабильной природной среде (устойчивый гидрологический режим, низкое беспокойство со стороны человека) автономное существование даже небольших группировок болотной черепахи, состоящих всего лишь из 10–15 особей, может поддерживаться десятилетиями.

Учитывая экологические особенности местной популяции, сохранение естественных условий в местах массового размножения черепахи в зоне Белорусского Полесья является даже более эффективным подходом в сохранении этого вида, чем традиционное резервирование участков с сохранившимися водными станциями.

Перспективы сохранения болотной черепахи в южной части Беларуси зависят от многих условий: 1) эффективности природоохранных мероприятий; 2) интенсивности и разнообразия форм хозяйственной деятельности человека; 3) степени флуктуаций природных факторов (например, изменений климата).

Как уже отмечалось, в настоящее время меры охраны болотной черепахи в Беларуси ограничиваются включением ее в списки республиканской Красной книги и охраной в некоторых резерватах. К сожалению, из трех наиболее крупных охраняемых территорий – заповедников и национальных парков, находящихся в зоне современного распространения этого вида, устойчивая популяция существует лишь в Полесском радиационно-экологическом заповеднике, созданном в зоне аварии Чернобыльской АЭС и загрязненном радионуклидами.

В заключение хотелось бы отметить, что европейская болотная черепаха *Emys orbicularis* является единственным представителем отряда черепах в на-

шей стране, уникальным компонентом ее биологического разнообразия, сохранение которого требует особого внимания. Этот вид обладает высоким международным природоохранным статусом; он внесен в Красный список МСОП (категория LR/nt, 1994), списки редких видов почти всех европейских стран, приложение II Бернской Конвенции и списки охраняемых животных Директивы по местообитаниям ЕС (EU Habitats Directive).

Благодаря особой «харизме», которую создают необычный внешний вид и оригинальное поведение, в последнее время болотная черепаха постепенно становится одним из незаменимых «постерных» животных: ее изображения широко используются на плакатах, в книгах и буклетах, связанных с экологическим образованием и природоохранной деятельностью. Поэтому одно из наиболее важных направлений в области охраны болотной черепахи – популяризация знаний о биологии и проблемах сохранения этого своеобразного, очень интересного и в то же время крайне уязвимого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показали результаты проведенных полевых исследований, область современного распространения болотной черепахи (*Emys orbicularis*) в Беларуси охватывает лишь южную и юго-западную часть страны, в основном регион Полесья и зону европейских широколиственно-сосновых лесов. Граница видового ареала за последнее столетие сместилась в южном направлении примерно на 100–150 км, что связано с климатическими осцилляциями, наблюдавшимися в прошлом веке.

В настоящее время болотная черепаха населяет лишь около 4,2% водоемов Белорусского Полесья, а ее численность очень низка. Основная часть популяции сохранилась в слабо трансформированных лесоболотных массивах, тогда как значительные территории мелиорированных болот и сельскохозяйственных угодий населены слабо. Пространственное размещение популяции связано с топографией местности и особенно – с гидрографической сетью, нередко повторяя ее. Водные местообитания представлены широким диапазоном водоемов, рек и каналов разнообразных по своим экологическим условиям. Водными стациями обычно являются мелкие, хорошо прогреваемые, зарастающие в вегетационный период водной и болотной растительностью водоемы со стоячей или медленно текущей водой.

Доля естественных и искусственных водоемов в современной структуре местообитаний примерно одинакова. Ведущую роль в размещении играют лесные болота, искусственные пруды, пойменные водоемы, речные старицы и мелиоративные каналы. Относительная численность (плотность) популяции болотной черепахи варьирует в широких пределах – от 3,4 до 80,0 ос./га. (среднее $34,8 \pm 1,7$). Средний уровень плотности в регионе Полесья значительно ниже, чем в южных районах ареала, расположенных в зоне климатического и экологического оптимума этого вида.

Согласно результатам морфологического анализа собранных выборок, южную часть Беларуси населяет номинативный подвид, *Emys orbicularis orbicularis*, характеризующийся наиболее крупными размерами, черной окраской, уплощенным карапаксом и некоторыми другими особенностями. Длина карапакса взрослых самок в районе исследований составляет от 150 до 210 мм, самцов – от 150 до 190 мм, средние размеры карапакса в популяции – $173,2 \pm 0,7$ мм.

Половой диморфизм выражен по абсолютной длине карапакса (*L. car.*), высоте панциря (*Al. t.*), массе (*W.*) ($p < 0,001$) и другим показателям. Половые от-

личия проявляются также по некоторым морфологическим особенностям (окраска шеи и хвоста, форма когтей). Достоверные половые отличия установлены по индексам *L. car./Al. t.*, *L. car./L. cd.*, *L. car./Lt. pl.* и *W./L. car.* Возрастные изменения большинства показателей, характеризующих относительные размеры тела, связаны с изометрическим ростом, тогда как для морфогенеза других признаков характерен аллометрический рост. Наиболее высокие темпы роста болотных черепах отмечены в первые годы жизни, тогда как у особей старших возрастных групп прирост прекращается.

У значительной части особей полесской популяции встречались разнообразные врожденные отклонения от типичного плана щиткования карапакса и пластрона, включая количество, форму и топографию расположения щитков. У значительной части черепах на панцире, конечностях и хвосте встречались разнообразные по форме и расположению повреждения, оставленные хищниками.

Проведенный анализ указывает на низкую морфологическую изменчивость и высокое сходство территориальных группировок болотной черепахи, расположенных в различных районах Беларуси, что объясняется отсутствием серьезных изоляционных барьеров и свободным обменом генов между ними. Полученные данные дают основания полагать, что белорусская группировка болотной черепахи, характеризующаяся единым морфотипом и низкой степенью морфологической дисперсии, представляет собой единую популяцию.

Для современной структуры популяции отмечена заметная несбалансированность полового состава. Соотношение полов в нескольких наиболее крупных выборках, а также в целом в Полесье сдвинуто в сторону явного доминирования самок (в соотношении примерно 1:2). Максимальный возраст *E. orbicularis* в районе исследований, согласно результатам полевых наблюдений, достигает 25–27 лет. Половая активность у большинства самцов проявлялась в возрасте 8–9 лет, у самок – на 1–2 года позже. Для популяции характерно значительное преобладание средне- и старовозрастных особей, доля молодых особей составляет около 10%.

Репродуктивная экология болотной черепахи в южной Беларуси отличается рядом особенностей, прежде всего – массовыми скоплениями самок в местах размножения, их направленными сезонными миграциями, а также некоторыми отклонениями в сроках спаривания и откладки яиц. В коллективных гнездовых биотопах обычно размножаются от 5–7 до 20–25 самок, а в некоторых наиболее благоприятных биотопах – до 50–70 и даже 250–300 самок.

Судя по ряду важнейших репродуктивно-воспроизводственных показателей – высокой плодовитости и преобладанию половозрелых самок в структуре населения, длительному репродуктивному периоду, – полесская популяция обладает высоким репродуктивным потенциалом. Несмотря на это, ежегодное возобновление в популяции находится на очень низком уровне, о чем свидетельствует низкая доля молодых и четкая динамика сокращения численности.

Пищевой рацион *E. orbicularis* в Белорусском Полесье, как и в других частях ареала, представлен преимущественно водными беспозвоночными, входящими в состав зообентоса и перифитона. Основную роль в питании играют личинки и имаго водных насекомых (кл. *Insekta*), составляющие в целом около 70%. Среди основных пищевых групп доминируют брюхоногие моллюски (кл. *Gastropoda*), жуки-водолюбы (сем. *Hydrophilidae*), ручейники (отр. *Trichoptera*), а также жуки-плавунцы (сем. *Dytiscidae*). Изредка утилизируется разлагающаяся органика, в частности трупы рыб и земноводных. В рационе молодых присутствуют водоросли и макрофиты.

Основные причины сокращения белорусской популяции болотной черепахи: широкомасштабное осушение заболоченных территорий Полесья, разрушение коллективных стадий размножения, высокий пресс хищников-оофагов и интенсивная транспортная нагрузка на экосистемы. Отчетливая тенденция снижения численности этого вида проявилась в 1960–70-е годы и связана с интенсивным развитием хозяйственной деятельности человека.

Наиболее приоритетными и актуальными задачами в сохранении и восстановлении региональной популяции европейской болотной черепахи являются увеличение площади охраняемых коллективных гнездовых местообитаний, создание новых природных резерватов, повышение эффективности природоохранных мероприятий и совершенствование различных подходов охраны этого вида.

SUMMARY

As show the results of field observations the present range of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) covers only south and southwest part of Belarus and roughly coincides with the Polesye region and european broad-lived-pine zone. During last century the north border of the species range was displaced in south direction about 100–150 km in connection with climatic oscillations observed in the last century.

Presently the pond turtle inhabit only 4.2% of all water bodies of the Belarusian Polesye and its population is very small. Major part of the population is distributed in survived boggy woodlands whereas the population is very small in the vast territories of the reclaimed bogs and farmlands. Spatial distribution of the population is connected with topography of terrain and specifically with hydrological net and often repeats it. Aquatic habitats are represented by a wide range of ponds, rivers and channels with diverse environmental conditions. The habitats are usually shallow, warm, standing ponds and slow flowing streams, covering by the abundant water and marsh vegetation during a summer season.

Share of natural and secondary water habitats currently are approximately equal. Forest bogs, small artificial ponds, rivers, valley ponds and drainage channels are the most important turtle habitats. Number (density) of the population range from 3.4 to 80.0 individuals per hectare (average 34.8 ± 1.7). Average level of density in the Polesye region is much below than in the southern areas of the geographical range which are located in optimal bioclimatic and ecological zone.

According to the morphological analysis of the collected samples southern part of Belarus is occupied by nominative subspecies *Emys orbicularis orbicularis* which is characterised by the largest body sizes, black coloration, flat carapace, and some other features. The carapace length of the adult females in study area range from 150 to 210 mm, males from 150 to 190 mm, average carapace size in population equal 173.2 ± 0.7 mm.

Sexual dimorphism is expressed by the carapace length ($L. car.$), shell height ($Al. t.$), weight ($W.$) ($p < 0,001$) and some other. Sexual differences have also few morphological features (coloration throat and tail, form of claws). Significant distinctions are established for indexes $L. car./Al. t.$, $L. car./L. cd.$, $L. car./Lt. pl.$ and $W./L. car.$ Age-related changes of the most of parameters of relative body sizes are connected with isometric growth, while morphogenesis of other characteristics is associated with allometric growth. The highest rates of the pond turtle growth are noted in the first years of a life, it stop in animals of oldest age group.

A portion of specimens of the Polesye population had various innate deflections from the common scheme of scales on carapace and plastron, including their numbers, form and topography. Some part of turtles had diverse damages (by the forms and distribution) on the shell, legs and tail, caused by predators.

The morphological analysis indicate low variability and high similarity of the territorial groups of the pond turtle in different areas of Belarus which is connected with absence of significant barriers and a free exchange of genes between them. Findings allows to assume that the belarusian population of the pond turtle, which is characterized by the general complex of morphological parameters and a low morphological dispersion, represents integrated population.

Disproportion of sexual structure is evident for recent structure of the turtle population. The sex ratio in several biggest samples and in Polesye region generally is displaced to significant domination of females (ratio approximately 1:2). According to results of field observation, maximum age of *E. orbicularis* around study area reaches 25–27 years. Sexual activity of males begin at the age of 8–9 years, females 1–2 years later. Middle and old turtles prevail in population, when the part of young animals makes up only 10%.

The reproductive ecology of the pond turtle in the south Belarus differ by some traits, such as forming the numerous nesting aggregations of females in reproductive season, their purposeful long-distance migrations to nesting habitat, some changes of mating and laying time. Commonly from 5–7 to 20–25 females nested in communal breeding habitats, but in few favorable biotopes number reaches 50–70 and even 250–300 females.

According to whole number of considerable reproductive parameters (high fecundity and high part of mature females in population, long reproductive period), the Polesye population have high reproductive potentialities. Nevertheless, annual recruitment in population is very unimportant, young turtles are rare and dynamics of number shows its clear decline.

Diet of *E. orbicularis* in the Belarusian Polesye, as well as in other parts of its range, is presented predominantly by water invertebrates ingressed in a zoobenthos and periphiton. Larvae and an imago of water insects (*Insekta*), that presents approximately 70%, are dominant food items. Molluscs (*Gastropoda*), water bugs (*Hydrophilidae*, *Dytiscidae*), and caddis flies (*Trichoptera*) play the important role in the diet. The decaying organisms, including corpses of fish and amphibia, are utilized sometimes. In food of young animals the algae and macrophyte are presented.

Large-scale drainage and amelioration of wetlands of the Polesye region, destruction of communal nesting habitats, high pressure of egg-eating predators and intensive traffic on the roads are principal causes of the belarusian population decline. The clear trend of decrease in species number was observed in 1960–70th and has been connected with intensive development of human impact. Most important current tasks of conservation and restoration of regional population of the European pond turtle in Belarus are expansion of the area of protected collective breeding habitats, creation new wild reserves, effective nature protection actions and development of various preservation approaches.

ЛИТЕРАТУРА

Александрович, 1988. – Александрович Н. П. Промысловые животные в каменном веке на территории Полесья // Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование: Тез. докл. 5-й обл. итог. науч. конф. – Гомель, 1988. – Ч. II. – С. 62–63.

Аношко, 1987. – Аношко В. С. Мелиоративная география. – Минск: Вышэйш. школа, 1987. – 255 с.

Атаев, Шаммаков, 1988. – Атаев Ч., Шаммаков С. О болотной черепахе (*Emys orbicularis*) на озерах Западного Узбоя // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. – 1988. – № 5. – С. 74.

Бадмаева и др., 1985. – Бадмаева В. И., Корсакова Ю. Ю., Чурюмова Н. Д. Экология болотной черепахи Сарпинской низменности Калмыцкой АССР // Вопр. герпетологии. Тез. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф., Ташкент, 18–20 сент. 1985 г. – Л., 1985. – С. 17–18.

Бакиев, 1989. – Бакиев А. Г. Роговые щитки черепах как регистрирующие структуры // Исследования по экологии и морфологии животных: Межвуз. сб. науч. ст. – Куйбышев: КГУ, 1989. – С. 25–30.

Банников, 1951. – Банников А. Г. Материалы к познанию биологии кавказских черепах // Ученые записки Моск. пед. ин-та. – 1951. – Т. 18. – С. 129–167.

Банников, Белова, 1956. – Банников А. Г., Белова З. В. Материалы к изучению земноводных и пресмыкающихся Беловежской пуши // Ученые записки Моск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина. – 1956. – Т. 61, вып. 4–5. – С. 385–402.

Банников и др., 1977. – Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко и др. – М.: Просвещение, 1977. – 415 с.

Бахарев, 1977. – Бахарев В. А. Распространение болотной черепахи на территории Белоруссии // Вопр. герпетологии. – Л., 1977. – С. 31–32.

Бахарев, 1986. – Бахарев В. А. Современное состояние герпетофауны Беловежской пуши // Заповедники Белоруссии: Исследования. – Минск: Ураджай, 1986. – № 10. – С. 83–88.

Бахарев, 1999. – Бахарев В. А. Особенности биологии и экологии редких видов амфибий и рептилий Гродненской области // Состояние и проблемы охраны природы и развития туризма в Гродненской области. Программа ТАСИС Европейского союза. Проект «Региональное развитие и охрана природы в Еврорегионе “Неман”». – Гродно, 1999. – С. 35–39.

Бойко, 1983. – Бойко В. П. Челюстные тестирующие движения и роль сенсорных систем в пищедобывательном поведении болотной черепахи *Emys orbicularis* (Testudines, Emydidae) // Зоол. журн. – 1983. – № 10. – С. 1528–1532.

Викторов, Ремезова, 1988. – Викторов С. В., Ремезова Г. Л. Индикационная геоботаника: учеб. пособие. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. – 168 с.

Влияние мелиорации, 1980. – Влияние мелиорации на животный мир Белорусского Полесья. – Минск: Наука и техника, 1980. – 176 с.

Воронин, 1967. – Воронин Ф. Н. Фауна Белоруссии и охрана природы (позвоночные). – Минск: Вышэйш. школа, 1967. – 424 с.

Гельтман, Моисеенко, 1990. – Гельтман В. С., Моисеенко И. Ф. Пойменные леса Припяти и их трансформация в связи с мелиорацией. – Минск: Наука и техника, 1990. – 118 с.

География Белоруссии, 1977. – География Белоруссии / Под ред. В. А. Дементьева и др. – Изд. 2-е, перераб. – Минск: Вышэйш. школа, 1977. – 320 с.

Гильманов, 1987. – Гильманов Т. Г. Введение в количественную трофологию и экологическую биоэнергетику наземных позвоночных в наземных экосистемах. – М.: Изд-во Моск. унта, 1987. – Часть I. Основные модели. Пойкилотермные животные. – 180 с.

Голод, 2000. – Голод Д. С. Современные проблемы экологии Белорусского Полесья в связи с крупномасштабными мелиоративными преобразованиями // Проблемы экологии и экологического преобразования Полесья в постчернобыльский период: Материалы междунар. науч.-практ. конф. – Мозырь: Белый ветер, 2000. – С. 16–26.

Даревский, 1987. – Даревский И. С. Методы изучения рептилий в заповедниках. Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1987. – С. 25–32.

Дементьев, 1960. – Дементьев В. А. Система физико-географических районов Белоруссии // Физ. и экон. география. – Минск: Изд-во БГУ, 1960. – С. 3–38.

Дробенков, 1990. – Дробенков С. М. Пространственно-биотопическое распределение, численность и структура популяции болотной черепахи (*Emys orbicularis* L.) бассейна реки Припяти // Охраняемые животные Белоруссии. – Минск: БелНИИТИ, 1990. – С. 45–50.

Дробенков, 1991. – Дробенков С. М. Болотная черепаха: состояние, проблемы и предложения по сохранению на территории Белоруссии // Информ. листок БелНИИТИ. – Минск, 1991. – 3 с.

Дробенков, 1992. – Дробенков С. М. Индивидуальное мечение черепах перфорированием щитков карапакса. – Минск, 1992. – 3 с. – Деп. в ОНПЭЦ «Верас» и Институте зоологии АН Беларуси 18.09.1992, № 114.

Дробенков, 1995a. – Дробенков С. М. Популяционная экология болотной черепахи (*Emys orbicularis* L.) Белорусского Полесья // Эко До. – 1995. – Т. 1, № 1. – С. 32–35.

Дробенков, 1995b. – Дробенков С. М. Экологическая оценка местообитаний болотной черепахи (*Emys orbicularis* L.) Белорусского Полесья // Эко-Daugavpils-95. Tezes. – Daugavpils, 1995. – С. 11–12.

Дробенков, 1996. – Дробенков С. М. Сравнительная оценка трофо-функциональной роли рептилий в различных типах экосистем Беларуси: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск, 1996. – 19 с.

Дробенков, 1998. – Дробенков С. М. Динамика численности болотной черепахи (*Emys orbicularis*) на территории Полесского радиационно-экологического заповедника // Сб. статей 10 лет ПГРЭЗ. – Минск: Изд. Н. Б. Киреев, 1998. – С. 159–165.

Дробенков, 1999a. – Дробенков С. М. Биологические ритмы сезонной активности европейской болотной черепахи (*Emys orbicularis*) на северной границе ареала // Биол. ритмы: Материалы междунар. науч.-практ. конф., Беловежская пуца, 26–28 апр. 1999 г. – Брест, 1999. – С. 79–81.

Дробенков, 1999b. – Дробенков С. М. Популяционно-морфологическая изменчивость европейской болотной черепахи (*Emys orbicularis*) Белорусского Полесья // Беловежская пуца на рубеже третьего тысячелетия: Материалы науч.-практ. конф., посв. 60-летию со дня образования гос. заповедника «Беловежская пуца», 22–24 дек. 1999 г., Каменюки, Брест. обл. – Минск: БГУ, 1999. – С. 283–284.

Дробенков, 2000a. – Дробенков С. М. Спектр питания европейской болотной черепахи (*Emys orbicularis* L.) в водоемах Белорусского Полесья // Проблемы экологии и экологического образования Полесья в постчернобыльский период: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. – Мозырь: Белый ветер, 2000. – С. 182–185.

Дробенков, 2000b. – Дробенков С. М. Репродуктивная экология европейской болотной черепахи (*Emys orbicularis* L.) в северо-восточной части ареала // Экология. – 2000. – № 1. – С. 54–60.

Дробенков, 2003a. – Дробенков С. М. Морфологическая структура полесской популяции европейской болотной черепахи (*Emys orbicularis*) // II Современная герпетология. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2003. – Т. 2. – С. 51–63.

Дробенков, 2003b. – Дробенков С. М. Гнездовой консерватизм и репродуктивные миграции болотной черепахи (*Emys orbicularis*) в условиях Белорусского Полесья // Материалы науч. конф. «Экологические проблемы Полесья и сопредельных территорий». – Гомель, 2003. – С. 131–135.

Дробенков, 2009. – Дробенков С. М. Современное состояние и проблемы сохранения популяции Европейской болотной черепахи (*Emys orbicularis*) в Белорусском Полесье // Природные ресурсы Национального парка «Припятский» и других особо охраняемых территорий Беларуси. Науч. конф., посв. 40-летию Национального парка «Припятский». – ГПУ «Национальный парк «Припятский», 2009. – С. 37–40.

Дрозд, Ревера, 1988. – Дрозд В. В., Ревера О. З. Река Припять. – Минск: Университетское, 1988. – 77 с.

Животный мир..., 1995. – Животный мир в зоне аварии Чернобыльской АЭС / Под ред. Л. М. Сушени, М. М. Пикулика, А. Е. Пленина. – Минск: Навука і тэхніка, 1995. – 263 с.

Животовский, 1991. – Животовский Л. А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.

Земанек, 1990. – Земанек М. Опасность и причины исчезновения болотных черепах в Польше // Экол. кооп. – 1990. – № 1–2. – С. 53–55.

Изменение гидрографической сети..., 1986. – Изменение гидрографической сети Белоруссии под воздействием мелиоративных работ / Под ред. С. Ф. Бычука. – Минск: Ураджай, 1986. – 320 с.

Исабекова, 1990. – Исабекова С. Б. Термибиология рептилий. – Алма-Ата: Гылым, 1990. – 144 с.

Кистяковский, Смогоржевский, 1973. – Кистяковский А. Б., Смогоржевский Л. А. Изучение ориентации болотных черепах // Вестн. зоологии. – 1973. – № 5. – С. 83–85.

Козлов, 1977. – Козлов М. Ф. Гидрогеология Припятского Полесья. – Минск: Наука и техника, 1977. – Т. 2. – 272 с.

Коли, 1979. – Коли Г. Анализ популяций позвоночных. – М.: Мир, 1979. – 362 с.

Красавцев, 1941. – Красавцев Б. Ф. Герпетологические наблюдения в Предкавказье // Труды Ворошил. пед. ин-та. – 1941. – Т. 3, № 2. – С. 25–38.

Левков и др., 1973. – Геология антропогена Белоруссии / Э. А. Левков, А. В. Матвеев, Н. А. Махнач и др. – Минск: Наука и техника, 1973. – 152 с.

Магомедова, 2001. – Магомедова Д. Р. Экологическая и морфофизиологическая характеристика *Emys orbicularis*, *Mauremys caspica* и *Testudo graeca* в условиях Дагестана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Махачкала, 2001. – 22 с.

Мантейфель и др., 1988. – Эволюция хемосенсорных систем позвоночных в связи с адаптацией к водной и наземной среде / Ю. Б. Мантейфель, Н. В. Гончарова, Е. И. Киселева и др. // Проблемы макроэволюции. – М.: Наука, 1988. – С. 79–80.

Марцинкевич и др., 1989. – Ландшафты Белоруссии / Г. И. Марцинкевич, Н. К. Клицунова, Г. Т. Хараничева и др.; Под ред. Г. И. Марцинкевич, Н. Г. Клицуновой. – Минск: Университетское, 1989. – 239 с.

Матвеев, 1990. – Матвеев А. В. История формирования рельефа Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1990. – 165 с.

Мелиорация, 1984. – Мелиорация: Энциклопедический справочник / Редкол.: И. П. Шамякин (гл. ред.) и др.; Под общ. ред. А. И. Мурашко. – Минск: Белорус. Сов. Энцикл., 1984. – 567 с.

Мухелишвили, 1970. – Мухелишвили Т. А. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. – Тбилиси: Меуниереба, 1970. – 243 с.

Никольский, 1915. – Никольский А. М. Фауна России и сопредельных стран: Пресмыкающиеся (*Reptilia*). – Петроград: Изд. Академии наук, 1915. – Т. 1. *Chelonia* и *Sauria*. – 532 с.

Одум, 1986. – Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.

Пианка, 1981. – Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.

Пикулик и др., 1988. – Пикулик М. М., Бахарев В. А., Косов С. В. Пресмыкающиеся Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1988. – 166 с.

Природа Белоруссии, 1986. – Природа Белоруссии: Популярная энциклопедия. – Минск: БелСЭ, 1986. – 599 с.

Реуцкий, Реуцкая, 1999. – Реуцкий Н. Д., Реуцкая Л. Н. Репродуктивные показатели болотной черепахи в низовьях дельты Волги // Состояние, изучение и сохранение природных комплексов Астраханского биосферного заповедника в условиях повышения уровня Каспийского моря и усиливающейся антропогенной нагрузки: Тез. докл. науч. конф. посв. 80-летию Астраханского заповедника, Астрахань, 23–28 авг. 1999 г. – Астрахань, 1999. – С. 76–78.

- Савіцкі, 1975.* – Савіцкі Б. Балотная чарапаха // Родная прырода. – 1975. – № 4. – С. 12.
- Сапоженков, 1961.* – Сапоженков Ю. Ф. Материалы по изучению амфибий и рептилий Белоруссии // Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии: Сб статей. – Минск: Изд-во М-ва высш., сред. спец. и проф. образования БССР, 1961. – С. 183–194.
- Серегин, Трофимов, 1979.* – Серегин С. А., Трофимов А. Г. Питание водных черепах Ширванской равнины Азербайджана в весенний период // Межвуз. сб. науч. трудов. – Кубан. гос. ун-т, 1979. – С. 62–65.
- Слоним, 1986.* – Слоним А. Д. Эволюция терморегуляции. – Л.: Наука, 1986. – 86 с.
- Смирнов, Хуснетдинова, 1989.* – Смирнов П. К., Хуснетдинова Р. М. Некоторые термобриологические особенности панциря черепах // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 7-й Всесоюз. герпетол. конф. – Киев: Наук. думка, 1989. – С. 238–239.
- Смирнов, Щеглова, 1985.* – Смирнов П. К., Щеглова А. И. Значение панциря черепах в теплообмене // Вопросы герпетологии: докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф., Ташкент, 18–20 сент., 1985. – Ленинград, 1985. – С. 192–193.
- Снешкус, 1983.* – Снешкус Э. Т. Проблемы охраны европейской болотной черепахи в Литовской ССР // Охрана живой природы: Тез. Всесоюз. конф. молодых ученых, нояб. 1983 г. – М., 1983. – С. 197–199.
- Снешкус, 1985.* – Снешкус Э. Т. Процесс вылупления и первые месяцы жизни болотной черепахи (*Emys orbicularis*) // Вопр. герпетологии. Тез. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф., Ташкент, 18–20 сент. 1985 г. – Л., 1985. – С. 196–197.
- Снешкус, 1986.* – Снешкус Э. Т. Эколого-этологический анализ возможностей создания популяций болотной черепахи (*Emys orbicularis*) // Первое Всесоюз. совещание по проблемам зоокультуры. Тез. докл. – М., 1986. – Ч. II. – С. 151–152.
- Снешкус, 1989a.* – Снешкус Э. Т. Поведение болотной черепахи (*Emys orbicularis*) во время поиска места кладки // Вопр. герпетологии. 7-я Всесоюз. герпетол. конф.: автореф. докл. (Киев, 26–29 сент. 1989 г.). – Киев, 1989. – С. 239–240.
- Снешкус, 1989b.* – Снешкус Э. Т. Схемы обработки коллекционных материалов пресмыкающихся. Ia. Черепахи (*Emys orbicularis*) // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Отв. ред. Н. Н. Щербак. – Киев: Наук. думка, 1989. – С. 25–27.
- Снешкус, 1990.* – Снешкус Э. Т. Самки болотной черепахи (*Emys orbicularis*) с некоторыми внешними признаками самцов // Фенетика природных популяций. Материалы IV Всесоюз. совещания. – М.: Ин-т биологии развития АН СССР, 1990. – С. 266–267.
- Солбриг, Солбриг, 1982.* – Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
- Суценья, Пикублик, 1990.* – Суценья Л. М., Пикублик М. М. Совершенствование принципов и методов охраны и рационального использования животного мира. – Минск: БелНИИНТИ, 1990. – 68 с.
- Таращук, 1959.* – Таращук В. И. Фауна України. – Київ: Наук. думка, 1959. – Т. 7. Земноводні та плазуни. – С. 149–153.
- Тертышников и др., 1982.* – К распространению и биологии болотной черепахи на Ставрополье / М. Ф. Тертышников, В. И. Гороява, Л. Харченко, В. Иванов // Живот. мир Калмыкии, его охрана и рациональное использование. – Элиста, 1982. – С. 108–109.
- Тертышников, Гороява, 1984.* – Тертышников М. Ф., Гороява В. И. Пресмыкающиеся Ставропольского края. Сообщ. I (Черепаха, ящерицы) // Фауна Ставрополья. – 1984. – Вып. 3. – С. 48–91.
- Фядзюшын, 1928.* – Фядзюшын А. У. Справаздача з фаўністычных дасьледваньнеў на р. Прыпяці і воз. Князь улетку 1926 г. // Матэрыялы да вывучэньня флёры і фаўны Беларусі. – Менск, 1928. – Т. 2. – С. 103–117.
- Хозацкий, Иванов, 1990.* – Хозацкий Л. И., Иванов А. Н. Популяционное разнообразие корреляционной структуры панциря болотной черепахи // Фенетика природных популяций. Материалы IV Всесоюз. совещания (Борок, ноябрь 1990 г.). – М.: Наука, 1990. – С. 299–300.
- Черепанов, 1994.* – Черепанов Г. О. Аномалии костного панциря черепах // Зоол. журнал. – 1994. – Т. 73, № 6. – С. 68–78.
- Черепанов, 2005.* – Черепанов Г. О. Панцирь черепах: морфогенез и эволюция. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005. – 184 с.

Черлин, 1989. – Черлин В. А. Популяционные аспекты термальных адаптаций у пресмыкающихся // Пробл. популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. «Зоология позвоночных». – М., 1989. – Т. 17. – С. 135–172.

Черлин, 1991. – Черлин В. А. Методы исследований по термобиологии пресмыкающихся // Экология животных Узбекистана. – Ташкент, 1991. – С. 70–97.

Шаммаков, 1981. – Шаммаков С. . Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. – Ашхабад: Ылым, 1981 – 312 с.

Шварц, 1982. – Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1982. – 280 с.

Широков, Кирвель, 1987. – Широков В. М., Кирвель И. И. Пруды Белоруссии. – Минск: Ураджай, 1987. – 120 с.

Шкляр, 1973. – Шкляр А. Х. Климатические ресурсы Белоруссии и использование их в сельском хозяйстве. – Минск: Вышэйш. школа, 1973. – 432 с.

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

Юркевич и др., 1979. – Юркевич И. Д., Голод Д. С., Адерихо В. С. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование / – Минск: Наука и техника, 1979. – 245 с.

Яблоков, 1987. – Яблоков А. В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.

A Global Action Plan, 2002. – A Global Action Plan for Conservation of Tortoises and Freshwater Turtles. Strategy and Funding Prospectus 2002–2007. Conservation International and Chelonian Research Foundation, Washington, D. C., 2002. – 30 pp.

Ariilo, Balletto, 1989. – Ariilo A., Balletto E. On being enclosed in a shell: testudo // 1st World Congr. Herpetol., Canterbury, 11–19 sept., 1989: Abstr. – Canterbury, 1989.

Ayaz et al., 2008. – Ayaz D., Fritz U., Atatur M. K. Aspect of Population Structure of the European Pond Turtle (*Emys orbicularis*) in Lake Yayla, Western Anatolia // Turkey Journal of Herpetology. – 2008. – Vol. 42, N 3. – P. 518–522.

Bergmann, 1847. – Bergmann C. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse // Gottinger Studien. – 1847. – N 3. – S. 595–708.

Bertolero et al., 2005. – Bertolero A., Carretero M. A., Lloerente G. A. An assessment of the reliability of growth rings counts for age determination in the Hermann's Tortoise *Testudo hermanni* // Amphibia-Reptilia. – 2005. – Vol. 26, N 1. – P. 17–23.

Biology of turtles, 2008. – Biology of turtles / Ed. by J. Wyneken, M. H. Godfrey, V. Bels. – CRC Press, Boca Raton, 2008. – 326 p.

Boussehey, 1988. – Boussehey M. Recherche experimentale d'établissement d'une hierarchie an sein d'un groupe captif de Cistudes d'Europe *Emys orbicularis* (Reptilia, Chelonii) // Bull. Soc. Herpetol. Fr. – 1988. – № 46. – P. 1–9.

Bozhansky, Orlova, 1998. – Bozhansky A. T., Orlova V. F. Conservation status of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), in European Russia // Proceed. of the EMYS Symposium Dresden 96, Mertensiella 10 / U. Fritz, U. Joger, R. Podloucky, J. Servan (eds.). – Dresden, 1998. – P. 41–46.

Chapeville et al., 1985. – Chapeville F., Dorizzi M., Pieau C. Sexual Differentiation in Turtles // Cell. Regul. and Malignant. Growth. Zirmann Jump. Zahe Kawaguchi near Mt Fuji, May 24–28, 1984. – Johyo; Berlin e. a., 1985. – P. 350–358.

Cherepanov, 1997. – Cherepanov G. O. Variability of the bony shell in turtles and morphogenetic causes of abnormalities // Abstr. 5th Int. Congr. Vertebrate Morphol., Bristol, July 12–17, 1997. – Bristol, 1997. – N 3. – P. 241.

Collin de L'Hortet, 1992. – Collin de L'Hortet A. La «Fangearde» en Charente-Maritime ou petite histoire de la Cistude *Emys orbicularis* (Linne, 1758): Statut ansien et present // Ann. Soc. Sci. Natur. Charente-Marit. – 1992. – Vol. 8, N 1. – P. 67–73.

Degerbol, Krog, 1951. – Degerbol M., Krog H. Den europeiske Sumpskildpadde (*Emys orbicularis* L.) i Danmark [Eng. Summary: The European Pond Tortoise (*Emys orbicularis* L.) in Denmark] // Danmarks Geolog. Undersogelse II. – 1951. – N 78. – P. 1–131.

Dehnal, 1929. – Dehnal A. Recherches sur la developement et la genes des montres composees chez la Tortue de Polesie (*Emys orbicularis* L.) // Arch. Nauk Biol. T-wa Nauk. Warszawskiego. – 1929. – Vol. 2, N 2. – P. 68.

Drobenkov, 1999. – Drobenkov S. M. Characteristic features of ecology and morphology of the pond turtle (*Emys orbicularis*) in the north of the range area // Abstracts 2nd Int. Symposium on *Emys orbicularis*, Le Blanc, June 1999. – P. 21–22.

Drobenkov, 2003. – Drobenkov S. M. The analysis of the present state and dynamics of the quantity of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in Belarus // 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Saint-Peterburg, 12–16 aug. 2003. – P. 58.

Drobenkov, 2009a. – Drobenkov S. M. Nesting habitats and breeding behaviour of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the Polesye region, South Belarus // Testudo. – 2009. – Vol. 7. – P. 62–70.

Drobenkov, 2009b. – Drobenkov S. M. European pond turtle in Belarus // European pond turtle – *Emys orbicularis* / Ed. by M. Rogner. – Frankfurt am Main: Chelonian Library, Chimaira, 2009. – P. 271.

Drobenkov, 2009c. – Drobenkov S. M. Recent status, ecological features, and preservation tasks of European pond turtle *Emys orbicularis* in Belarus // Problems of animals study and protection in the north. Abstracts, Proceedings of scient. conf., Nov. 16–20, 2009, Syktyvkar, Komy Republic, Russia. – Syktyvkar, 2009. – P. 363–365.

Fernandez et al., 1994. – Fernandez M., Arcos F., Loureiro R. El Galapago Europeo (*Emys orbicularis*) en el valle dell rio Louro (Pontevedra-Galicia) // Herpetol.: 3 Congr. Luso-Esp. 7 Congr. Esp., Badajoz, 19–23 Sept. – Badajoz, 1994. – P. 46.

Fritz, 1989. – Fritz U. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 1. Eine neue Unterart der Europäischen Sumpfschildkröte aus Kleinasien *Emys orbicularis luteofusca* subsp. nov. // Salamandra. – 1989. – Vol. 25, N 3–4. – P. 143–168.

Fritz, 1992. – Fritz U. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 2. Variabilität in Osteuropa und Redefinition von *Emys orbicularis orbicularis* (Linnaeus, 1758) und *E. o. helenica* (Valenciennes, 1832) (Reptilia, Testudines: Emydidae) // Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden. – 1992. – Bd. 47, N 1. – P. 37–77.

Fritz, 1993a. – Fritz U. Systematics of *Emys orbicularis* (L.) in the Caucasion region // 7th Orol. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol., 15–19 Sept. 1993, Barcelona, Spain: Progr. and Abstr. – Barcelona, 1993. – P. 67.

Fritz, 1993b. – Fritz U. Taxonomic and conservation status of Central European pond turtles, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), and suggestions for a captive breeding program: [Pap.] Eur. Union Aquariums Curators (EUAC) Meet., Naples, 10–16 Oct., 1992 // Mem. Inst. Oceanogr. Paul Ricard. – 1993. – P. 37–38.

Fritz, 1995. – Fritz U. Subspecies and zoogeography of *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) // Progr. and Abstr. 8th Ord. Gen. Meet. Sor. Eur. Herpetol. (Addenda). – Bonn, 1995. – P. 1–2.

Fritz, 1996. – Fritz U. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 5b. Intraspezifische Hierarchie und Zoogeographie // Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden. – 1996. – Bd. 49. – S. 31–71.

Fritz, 2001. – Fritz U. *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) – Europäische Sumpfschildkröte // Fritz U. Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Band 3/IIIA: Schildkröten I, Aula Wiebelsheim. – 2001. – S. 343–515.

Fritz, 2003. – Fritz U. Die Europäische Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) – Habilitationsschrift, Supplement der Zeitschrift für Feldherpetologie I. – Bielefeld, 2003. – P. 222.

Fritz et al., 2005. – Distribution of mtDNA haplotypes (Cyt b) of *Emys orbicularis* in France and implications for postglacial recolonization / U. Fritz, A. Cadi, M. Cheylan et al. // Amphibia-Reptilia. – 2005. – Vol. 26, N 2. – P. 231–238.

Fritz et al., 2007. – Mitochondrial phylogeography of European pond turtles (*Emys orbicularis*, *Emys trinacris*) – an update / U. Fritz, D. Guicking, H. Cami et al. // Amphibia-Reptilia. – 2007. – Vol. 28. – P. 418–426.

Fritz, Obst, 1995. – Fritz U., Obst F. J. Morphologische Variabilität in den Intergradationzonen von *Emys orbicularis orbicularis* und *E. o. helenica* // Salamandra. – 1995. – Vol. 31, N 3. – P. 157–180.

Georges, 1989. – Georges A. Female turtles from hot nests: is it duration of incubation or proportion of development at high temperatures that matters? // Oecologia. – 1989. – Vol. 89, N 3. – P. 323–328.

Gianaroli et al., 1999. – Gianaroli M., Lanzi A., Fontana R. Problemi di conservazione delle testuggini palustri nel modenese. Il caso del parco di Villa Sorra // Atti Soc. Natur. e Mat. Modena. – 1999. – Vol. 130. – P. 115–124.

Girondot, 1997. – Girondot M. Evolution of temperature-dependent sex determination // Herpetol. '97: Abstr. 3rd World Congr. Herpetol., Prague, 2–10 Aug., 1997. – Prague, 1997. – P. 79.

Gist, Jones, 1989. – Gist D., Jones J. Sperm storage within the oviduct of turtles // J. Morphol. – 1989. – Vol. 199, № 3. – P. 379–384.

Gist, Congdon, 1997. – Gist D. H., Congdon J. D. Oviductal sperm storage as a component of life history in turtles: Abstr. 5th Int. Congr. Vertebrate Morphol., Bristol, July 12–17, 1997: ICVM-5 // J. Morphol. – 1997. – Vol. 232, N 3. – P. 258.

Gläsel, 1982. – Gläsel A. Zur Lebensweise der Europäische Sumpfschildkröte und deren Schutz // Vogelschutz. – 1982. – Bd. 1. – P. 6–7.

Gutleb, Happ, 2002. – Gutleb B., Happ H. Schildkröten in Karnten // Carinthia II. – 2002. – Vol. 112, N 1. – P. 155–160.

Hailej, Loumbourdis, 1988. – Hailej A., Loumbourdis N. S. Egg size and shape, clutch dynamics and reproductive effort in European tortoises // Can. J. Zool. – 1988. – Vol. 66, N 7. – P. 1527–1536.

Hellio, Van Ingen, 1985. – Hellio J. F., Van Ingen N. La cistude ou tortue bourbeuse // Reserv. Natur. – 1985. – № 4. – P. 18–21.

Isberg, 1929. – Isberg O. Das ehemalige Vorkommen der Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis* L.) in Schweden und damit zusammenhängende klimatische Erscheinungen // Arkiv for Zoologi. – 1929. – Bd. 21A. – P. 1–52.

Jablonski, 1992. – Jablonski A. Zółw Błotny // Polska czerwona księga zwierząt. – Warszawa, 1992. – P. 231–323.

Jablonski, Jablonska, 1998. – Jablonski A., Jablonska S. Egg-laying in *Emys orbicularis* (L.), in Leczynsko-Włodawskie Lake District (Eastern Poland) // Proceed. of the EMYS Symposium Dresden 96. Mertensiella, Rheinbach 10 / U. Fritz, R. Podloucky, J. Servan (eds.). – Dresden, 1998. – P. 141–146.

Juszczak, 1987. – Juszczak W. Plazy i gady krajowe. Cz. 3. Gady-Reptilia. – Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1987. – 214 p.

Kinzelbach, 1988. – Kinzelbach R. Die Europäische Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) im Eipzugsgebiet des Rheins // Z. angew. Zool. – 1988. – Vol. 75, N 4. – P. 385–419.

Kosinski, 1991. – Kosinski M. Zółw Błotny *Emys orbicularis* przetrwał w dolinie Uherki // Chomny przyr. ojcz. – 1991. – T. 47, N 4. – S. 80–81.

Kozminski, 1923. – Kozminski Z. Plazy (Amphibia) i gady (Reptilia) Puszczy Białowieskiej. Białowieża. Zesz. 2. – Warszawa, 1923. – S. 7–118.

Kurck, 1917. – Kurck C. Den forntida utbredningen af karrskoldpaddan, *Emys orbicularis* (Lin.), i Sverige, Danmark och angränsande län // Lunds Universitets Årsskrift (N.F., Avd. 2). – 1917. – Vol. 13, N 13. – P. 1–129.

Kuzmin, 2002. – Kuzmin S. The turtles of Russia and other ex-soviet republics (former Soviet Union). – Frankfurt im Main: Chimaira, 2002. – 160 s.

Lapid, Robinzon, 1997. – Lapid R., Robinzon B. Shell deformations in hatchling tortoises (*Testudo graeca*): Results from X-ray radiography of mothers during pregnancy // Herpetol. '97 : Abstr. 3rd World Congr. Herpetol., Prague, 2–10 Aug., 1997. – Prague, 1997. – P. 12.

Lebborono, Chelazzi, 2000. – Lebborono M., Chelazzi G. Waterward orientation and homing after experimental displacement in the European Pond Turtle, *Emys orbicularis* // Ethol. Ecol. and Evol. – 2000. – Vol. 12, N 1. – P. 83–88.

Legler, 1977. – Legler J. M. Stomach flushing: A technique for chelonian dietary studies // Herpetologica. – 1977. – Vol. 33, N 9. – P. 281–284.

- Lehmann, 1980.* – Lehmann K. Zum Volkommen der Europäischen Sumpfschildkroten, *Emys orbicularis*, auf Menorca / Balearn (Spanien) (Reptilia: Testudines: Emydidae) // Salamandra. – 1980. – Vol. 16, N 2. – P. 132–134.
- Lenk, 1999.* – Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus 1758) / P. Lenk, U. Fritz, U. Joger, M. Wink // Mol. Ecol. – 1999. – Vol. 8. – P. 1911–1922.
- Lohmann et al., 1999.* – Lohmann K. J., Hester J. T., Lohmann C. M. F. Long-distance navigation in sea turtles // Ethol. Ecol. and Evol. – 1999. – Vol. 11, N 1. – P. 1–23.
- Lutschinger, 1989.* – Lutschinger G. Zur Fortpflanzung von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) in den Donau-Anen bei Wien (Osterreich) // Herpetozoa. – 1989. – Vol. 1, N 3/4. – P. 143–146.
- MacArthur, Wilson, 1967.* – MacArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography // Acta Biotheoretica. – 1967. – Vol. 50, N 2. – P. 133–136.
- Manteifel, Goncharova, 1991.* – Manteifel J. B., Goncharova N. V. Chemotesting movements and chemosensory sensitivity to amino acids in European water turtle *Emys orbicularis* L. // Chem. Signals Vertebr. VI: Symp., Philadelphia, Pa, June 16–22, 1991: Program and Abstr. – Hanover (N.H.), 1991. – P. 95.
- Mazzotti, 1995.* – Mazzotti S. Population structure of *Emys orbicularis* in the Bardello (Po Delta, Northern Italy): Pap. Symp. № II “Ecophysiol. Reptiles” 2nd World. Congr. Herpetol., Adelaide, 31 Dec. 1993 // Amphibia-Reptilia. – 1995. – Vol. 16, N 1. – P. 77–85.
- Meeske, 1997a.* – Meeske A. C. M. Nesting ecology of *Emys orbicularis* in South Lithuania // Acta Zool. Lituanica. – Vilnius, 1997. – Vol. 7. Biodiversity. – P. 138–142.
- Meeske, 1997b.* – Meeske A. C. M. Nesting behaviour of *Emys orbicularis* in South Lithuania // Acta Zool. Lituanica. – Vilnius, 1997. – Vol. 7. Biodiversity. – P. 143–150.
- Meeske et al., 2002.* – Meeske A. C. M., Schneeweiss N., Rybczynski K. J. Reproduction of the European pond turtle *Emys orbicularis* in the northern limit of the species range // Biota. – 2002. – Vol. 3, N 1–2. – P. 91–101.
- Mikátová, 1989.* – Mikátová B., Pellantová J., Vlašín M. Amphibia and reptilia in South Moravian region // Sb. Nar. Muz. Praze. – 1989. – Bd. 45, N 3. – P. 1–180.
- Mitrus, 2006.* – Mitrus S. Spatial distribution of nests of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Reptilia: Testudines: Emydidae), from long-term studies in central Poland // Zoologische Abhandlungen (Dresden). – 2006. – Bd. 55. – S. 95–102.
- Mitrus, Zemanek, 1998.* – Mitrus S., Zemanek M. Reproduction of *Emys orbicularis* (L.) in Central Poland // Proceedings of the EMYS Symposium Dresden 96. Mertensiella, Rheinbach 10 / U. Fritz et al. (eds.). – Mertensiella: Rheinbach, 1998. – P. 187–192.
- Młynarski, 1971.* – Młynarski M. Nasze gady. – Warszawa: PZWS, 1971. – 179 s.
- Młynarski, 1969.* – Młynarski M. Fossile Schildkröten // Die Neue Brehm-Bücherei. – 1969. – Bd. 396. – 128 s.
- Najbar, 2001.* – Najbar B. Zółw czerwonolicy *Trachemys scripta elegans* (Wied, 1839) w województwie lubuskim (zachodnia Polska) // Prz. zool. – 2001. – T. 45, N 1–2. – S. 103–109.
- Nijs, 1991.* – Nijs J., Navez C., Merckx J. The European pond turtle, *Emys orbicularis* in la Brenne, France // Bull. Chicago Herpetol. Soc. – 1991. – Vol. 26, N 3. – P. 50–53.
- Papeke, 1977.* – Papeke H.-J. Zur gegenwertigen Verbreitung der Europäische Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis* L.) in den brandenburgischen Bezirken Potsdam / Frankfurt / Oder, Cootbus und in Berlin (Reptilia, Emydidae) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. – 1977. – Bd. 53, N 1. – S. 173–185.
- Papi, Mencacci, 1999.* – Papi F., Mencacci R. The green turtles of ascension Island: A paradigm of long-distance navigational ability // Rend. Lincei. Sci. Fis. e Natur. – 1999. – Bd. 10, N 2. – P. 109–119.
- Pieau, 1975a.* – Pieau C. Differentiation du sexe chez les embryons d' *Emys orbicularis* L. (Chelonien) issus d'oeufs incubés dans le sol // Bull. Soc. Zool. France. – 1975. – Vol. 100, N 4. – P. 648–649.
- Pieau, 1975b.* – Pieau C. Temperature and sex differentiation in embryos of two chelonians, *Emys orbicularis* L. and *Testudo graeca* L. // Intersexuality Anim. Kingdom / R. Reinboth (ed.). – Berlin; New York: Springer-Verlag, 1975. – P. 332–339.
- Pieau, 1976.* – Pieau C. Données récentes sur la différenciation sexuelle en fonction de la température chez les embryons, *Emys orbicularis* L. (Chelonien) // Bull. Soc. zool. France. – 1976. – Vol. 101, spp 1, N 4. – P. 46–53.

Pieau, 1982. – Pieau C. Modalities of the action on sexual differentiation in field – developing embryos of the European pond turtle, *Emys orbicularis* // J. Exp. Zool. – 1982. – Vol. 220, N 3. – P. 353–360.

Pupiņš, Pupiņa, 2007. – Pupiņš M., Pupiņa A. Eiropas purva bruņurupuča *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) sugas aizsardzības plāns. – Daugavpils: Latviā Ekoloģiskā biedrība, 2007. – P. 104–105.

Ran, Robinzon, 1997. – Ran L., Robinzon B. Shell deformations in hatchling tortoises (*Testudo graeca*): Results from X-ray radiography of mothers during pregnancy // Herpetol.'97 : Abstr. 3rd World Congr. Herpetol., Prague, 2–10 Aug., 1997. – Prague, 1997. – P. 12.

Rovero, Chelazzi, 1996. – Rovero F., Chelazzi G. Nesting migrations in a population of the European pond turtle *Emys orbicularis* (L.) (*Chelonia Emydidae*) from central Italy // Ethol. Ecol. and Evol. – 1996. – Vol. 8, N 3. – P. 297–304.

Randik et al., 1975. – Rozšíření a ochrana korytnačky močiarnej (*Emys orbicularis*) v Československu / A. Randik, J. Voskar, D. Jonota, A. Tokarsky // Československa ochrana přírody. – 1975. – Vol. 12. – P. 27–62.

Rogner, 2009. – Rogner M. European pond turtle – *Emys orbicularis*. – Frankfurt am Main: Chimaera, Chelonian Library, 2009. – 271 p.

Ruprecht, 1989. – Ruprecht A. L. Nowe stwierdzenia zółwa błotnego, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) w zachodniej czesci Puszczy Białowieskiej // Prz. zool. – 1989. – Vol. 33, N 1. – P. 125–128.

Schneeweis, 2004. – Schneeweis N. Age structure of relict populations of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) at the northwestern boundary of its range // Biologia. – 2004. – Vol. 59, Suppl. 14. – P. 123–129.

Schneeweiss, Steinhauer, 1997. – Schneeweiss N., Steinhauer L.C. Habitat use and migrations of a residual population of *Emys orbicularis* in North-eastern Germany // Herpetol. '97: Abstr. 3rd World Congr. Herpetol., Prague, 2–10 Aug. 1997. – Prague, 1997. – P. 42.

Servan, Arvy, 1997. – Servan J., Arvy C. Introduction de la tortue de Floride *Trachemys scripta* en France. Un nouveau compétiteur pour les espèces de tortues d'eau douce européennes: [Rapp.] Semin. Min. environ., GIP HydrOSystemes «Introd. espèces milieux aquat. contin. Metropole», Paris, 13–15 fevr., 1996 // Bull. Fr. Peche et Piscicult. – 1997. – Vol. 70, N 344–345. – P. 173–177.

Servan, 1989. – Female-biased sex ratio in adults of the turtle *Emys orbicularis* at the northern limit of its distribution in France: a probable consequence of interaction of temperature with genotypic sex determination / J. Servan, P. Zaborski, M. Dorizzi, C. Pieau // Can. J. Zool. – 1989. – Vol. 67, N 5. – P. 1279–1284.

Široky, 2000. – Široky P. A review of the distribution of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) in the Czech Republic until 1999 // Faunist. Abh. Mus. Tierkd. – Dresden, 2000. – Bd. 22. – P. 69–83.

Snieshkus, 1989. – Snieshkus E. Baliniai vezliai // Musu gamta. – 1989. – N 6. – P. 12, 39.

Snieshkus, 1993. – Snieshkus E. The possibilities of reacclimatisation of pond turtles (*Emys orbicularis*, Emydidae, Testudines) // Atti Soc. Ital. Sci. Natur. e. Mus. Civ. Stor. Natur. – Milano, 1993. – Vol. 134, N 1. – P. 131–134.

Snieshkus, 1995. – Snieshkus E. Is it possible to preserve the Pond Turtle *Emys orbicularis* in the northernmost parts of its distribution? // Mem. Soc. Fauna et Flora Fenn. – 1995. – Vol. 71, N 3–4. – P. 125–127.

Sommer et al., 2007. – Holocene recolonization and extinction of the pond turtle, *Emys orbicularis* (L., 1758), in Europe / R. S. Sommer, A. Persson, N. Wieseke, U. Fritz // Quatern. Sci. Rev. – 2007. – Vol. 26. – P. 3099–3107.

Sommer et al., 2009. – Unexpected early extinction of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in Sweden and climatic impact on its Holocene range / R. S. Sommer, C. Lindqvist, A. Persson et al. // Molecular Ecology. – 2009. – P. 1–11.

Souza, Abe, 2000. – Souza F. L., Abe A. S. Feeding ecology, density and biomass of the freshwater turtle, *Phrynops geoffroanus*, inhabiting a polluted urban river in south-eastern Brazil // J. Zool. – 2000. – Vol. 252, N 4. – P. 437–446.

Staniec, Oliesiewicz, 1994. – Staniec B., Oliesiewicz M. Zółw błotny, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) w Nadwięprzanskim parku Krajobrazowym // Prz. Zool. – 1994. – T. 38, N 3–4. – S. 327–329.

Stuart, 1979. – Stuart A.J. Pleistocene occurrences of the European pond tortoise (*Emys orbicularis*) in Britain // *Boreas*. – 1979. – Vol. 8. – P. 359–371.

Surdacki, 1976. – Surdacki S. Zmiany w składzie i rozmieszczeniu niektórych gatunków Amphibia, Reptilia, Aves na obszarze byiego woj. Lubelskiego w XIX i XX wieku // *Ann. UMCS*. – 1975–1976. – B30-B31. – P. 89–205.

Talvi, 1991. – Talvi T. Amphibians and reptiles of Estonia: list, geographic relationships and current situation // *Societas Eur. Herp.*: the 6th O. G. M., Aug. 19–23, 1991: Abstr. – Budapest, 1991. – P. 87.

Tripepi, Aceto, 1999. – Tripepi S., Aceto M. Dati preliminari sulla distribuzione di *Emys orbicularis* nel parco nazionale del Pollino: 2 Congresso della Societas Herpetol. Italica, Praia a Mare, 6–10 ott., 1998 // *Riv. idrobiol.* – 1999. – Vol. 38, N 1–3. – P. 457–466.

Zangerl, 1969. – Zangerl R. The turtle shell // *Biology of the Reptilia*. – London; New York: Acad. Press, 1969. – Vol. 1. – P. 311–339.

Zemanek, 1988. – Zemanek M. Składanie jaj przez żółwie błotne, *Emys orbicularis* (L.) w Polsce Srodkowej w warunkach naturalnych // *Prz. zool.* – 1988. – T. 32, N 3. – S. 405–417.

Zemanek, 1991. – Zemanek M. Występowanie żółwia błotnego, *Emys orbicularis* (L.) w Polsce i zagadnienia jego ochrony // *Prz. Zool.* – 1991. – T. 35, N 3–4. – P. 337–347.

Zuffi, Gariboldi, 1993. – Zuffi M., Gariboldi A. Sexual dimorphism in Italian population of the European pond terrapin, *Emys orbicularis* // 7th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol., 15–19 Sept. 1993, Barcelona, Spain: Progr. and Abstr. – Barcelona, 1993. – P. 133.

Zuffi, Gariboldi, 1995. – Zuffi M. A. L., Garibaldi A. Sexual dimorphism of the European pond terrapin, *Emys orbicularis* (L., 1758) from Italy // *Sci. herpetol.*: Pap. 7th Ordinary Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol., Barcelona, Sept. 15–19, 1993. – Barcelona, 1995. – P. 124–129.



Русло и пойменные водоемы малой реки



Речная старица



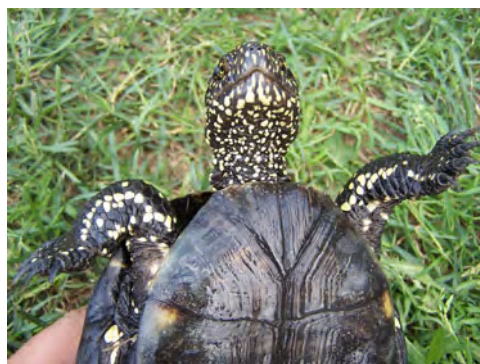
Водоподводящий канал мелиоративной системы



Лесное низинное болото



Номинативный подвид болотной черепахи, *Emys orbicularis orbicularis*, распространенный в Беларуси и на большей части ареала



Типичная сильно меланизированная окраска панциря и кожных покровов полесских черепах



Черепаха, обитающая в водоеме богатом солями железа



Южный подвид, *Emys orbicularis hellenica*, ввозимый из южных районов (Крым) и иногда встречающийся в водоемах Беларуси



Окраска и рисунок пластрона. Взрослая особь



Годовалая особь



Слой роста на панцире у черепахи среднего возраста (9–10 лет)



Молодая особь (5 лет)



Молодая особь (3 года)



Аномалии щиткования



Повреждения на панцире, оставленные хищниками



Утренний баскинг



Утренний баскинг



Перемещения по водоему



Спаривание у черепах



Стации размножения



Самки во время миграций к местам размножения



Характерные следы самок, пересекающих дороги при миграциях



Труп черепахи, погибшей на дороге



Процесс строительства гнезда



Кладка яиц у гнезда



Самки на участке размножения



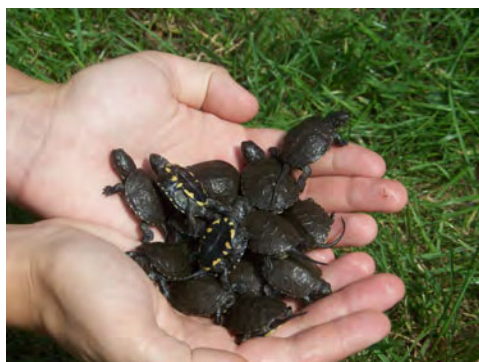
Группа самок, использовавших
общий гнездовой участок



Гнездо, разрушенное лисицей



Недавно вылупившиеся черепашата



Научное издание

Дробенков Сергей Михайлович

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ
ЕВРОПЕЙСКОЙ БОЛОТНОЙ ЧЕРЕПАХИ
В БЕЛАРУСИ**

Редактор *О. Н. Пручковская*

Художественный редактор *А. М. Гасова*

Технический редактор *М. В. Савицкая*

Компьютерная верстка *О. М. Пархоменко*

Подписано в печать 01.03.2012. Формат 70×100 ¹/₁₆. Бумага офсетная.

Печать цифровая. Усл. печ. л. 8,78 + 0,65 вкл. Уч.-изд. л. 6,8.

Тираж 120 экз. Заказ 31.

Издатель и полиграфическое исполнение:

Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом
«Беларуская навука». ЛИ № 02330/0494405 ад 27.03.2009.

Ул. Ф. Скорины, 40, 220141, г. Минск.