

ТРЕТИЙ СЪЕЗД
ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
ИМЕНИ А. М. НИКОЛЬСКОГО

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

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

СПб: 2008. 468 с.

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

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

Редакционная коллегия сборника:

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

ISBN 978-5-98092-021-0

© Герпетологическое общество им. А. М. Никольского, 2008
© Зоологический институт Российской академии наук, 2008

Российская академия наук
Герпетологическое общество им. А. М. Никольского
Зоологический институт
Институт биофизики клетки

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

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

9—13 октября 2006 г.
Пушино-на-Оке

Редакционная коллегия сборника:

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

Санкт-Петербург
2008

Russian Academy of Sciences
A. M. Nikolsky Herpetological Society
Zoological Institute
Institute of Cell Biophysics

THE PROBLEMS OF HERPETOLOGY

Proceedings of the 3th Meeting
of the Nikolsky Herpetological Society

9—13 October 2006
Putschino

Editorial Board:

N. B. Ananjeva, I. G. Danilov, E. A. Dunayev,
V. G. Ishchenko, G. A. Lada, S. N. Litvinchuk,
V. F. Orlova, E. M. Smirina, B. S. Tuniyev, R. G. Khalikov

Saint-Petersburg
2008

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сборник содержит материалы докладов и стендовых сообщения, представленных на Третьем съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского, который состоялся в г. Пущино (Московской обл.) 9—13 октября 2006 г. в соответствии с решением Второго съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского (август 2003 г., Санкт-Петербург) согласно Уставу Герпетологического общества им. А. М. Никольского при РАН. Третий съезд был организован Российской академией наук: Герпетологическим обществом им. А. М. Никольского, Зоологическим институтом РАН и Институтом биофизики клетки РАН.

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

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

После организации Герпетологического общества им. А. М. Никольского на Учредительном съезде в 1991 г. в Пущино и его регистрации при РАН в 1993 г. была сохранена преемственность традиций в названии издания. В 2001 г. под названием «Вопросы герпетологии» были опубликованы Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского, состоявшегося 4—7 декабря 2000 г. в г. Пущино. Второй съезд Герпетологического общества им. А. М. Никольского был организован в Санкт-Петербурге 12—16 августа 2003 г. совместно с 12-ым съездом Европейского герпетологического общества, его материалы опубликованы на английском языке в сборнике «Herpetologica Petropolitana».

Настоящий сборник включает в себя научные публикации, которые, в отличие от предыдущих выпусков «Вопросов герпетологии», сопровождаются списками цитированной литературы.

Представленные материалы расположены в алфавитном порядке по фамилиям авторов. Кроме них, сборник содержит Резолюцию Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского и авторский указатель.

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

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

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



РОССИЙСКОЕ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
имени Александра Михайловича Никольского

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

Главная > Членство в обществе > Действительные члены общества

• [Анкета для вступления](#) • Действительные члены • [Поиск в базе данных](#)

Действительные члены общества

В настоящее время Герпетологическое общество насчитывает 183 действительных членов.

Для просмотра анкетных данных и контактной информации щелкните по имени.

Для внесения изменений в опубликованные анкетные данные следует заполнить [анкету или форму](#).

Аднагупов Эдуард Вильевич ▼

Ананьева Наталья Борисовна ▼

Ананьева Наталья Борисовна

Ananjeva Natalia

Год рождения: 1946

Ученая степень: доктор биологических наук

Ученое звание: старший научный сотрудник

Занимаемая должность: заместитель директора

Место работы (полностью): Зоологический институт Российской академии наук

Место работы (сокращенно): ЗИН РАН

Почтовый адрес: 199034, Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

Телефон: (812) 323-31-40

Факс: (812) 328-29-41

Электронная почта: azemiops@zin.ru natalia_ananjeva@yahoo.com

Ресурсы Интернет: <http://www.zin.ru/nabs/nepdab/>

Тематика исследований: морфология, филогения, охрана, биогеография амфибий и рептилий Палеарктики и Юго-Восточной Азии

Аракелян Маринэ Семеновна ▼

Аринин Иван Юрьевич ▼

Аскендеров Азим Данияпович ▼

Бакиев Андрей Геннадьевич ▼

Шахпаровов Владимир Владимирович ▼

Ширяев Константин Александрович ▼

Шишкин Михаил Александрович ▼

Щепина Наталья Алексеевна ▼

Янчуков Алексей Валерьевич ▼

Янчуревич Ольга Викторовна ▼

Ярцев Вадим Вадимович ▼

Ясюля Александр Дмитриевич ▼

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ И ОХРАНЕ ГАДЮКИ ДАРЕВСКОГО (*Vipera darevskii* VEDMEDERJA, ORLOV ET TUNIYEV, 1986)

Л. А. Агасян, А. Л. Агасян

Институт зоологии НАН Республики Армении

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION AND CONSERVATION OF DAREVSKY'S VIPER, (*Vipera darevskii* VEDMEDERJA, ORLOV ET TUNIYEV, 1986)

L. A. Agasyan, A. L. Agasyan

Institute of Zoology, National Academy of Sciences, Republik of Armenia

New data on distribution of endangered species *Vipera darevskii* in Armenia in vicinity of Saraguykh village, in about 12 km from known locality, are provided. Habitat and vegetation are described and conservation measures for this IUCN redlist species are suggested.

Гадюка Даревского (*Vipera darevskii*) как узкоареальный вид включена в Красную Книгу МСОП (категория CR C2b). В пределах Армении впервые была найдена (Даревский, 1956) на крайнем северо-западе Армении, в Ширакском марзе (Ашоцкий р-н). До недавнего времени все литературные данные и находки (Ведмедеря, 1984; Ведмедеря и др., 1986; Орлов, Туниев, 1986; Агасян, 1996; Ананьева и др., 2004) касались прежнего, известного до настоящего времени, биотопа на ограниченной маленькой территории выше села Казанчи. Лишь относительно недавно (Geniez, Teuníe, 2005) этот вид был найден в северо-восточной Турции, в провинции Артвин, на высоте 1970—2070 м над у. м., в 2 км к востоку от деревни Закерия.

Исследования, проводимые с 2005 года при финансовой поддержке Бритиш Петролеум (*BP Conservation Programme*) (за что авторы приносят свою благодарность), позволили получить новые данные по распространению гадюки Даревского.

В результате наших исследований выяснилось, что северная граница распространения вида по высотно-экологическому поясу юго-западного склона Джавахетского хребта доходит до границы с Грузией. На территории Армении расположена южная часть хребта, доходящая до Карагачского перевала (2272 м). Склоны расположены неравномерно. Наиболее высокая точка — вершина Ачкасар (3196 м). На вершинах хребта видны следы четвертичного оледенения. С вершин берут свое начало реки Тзахкашен, Гукасян и Чичхан.

Были выявлены новые места обитания гадюки Даревского в окрестностях села Сарагюх, находящиеся примерно в 12 км от старых точек находок. Каменистые осыпи, пригодные для обитания гадюк, намного обширнее

прежних мест находок, а пригодные биотопы меньше подвергаются антропогенному влиянию и мало деградированы. Выяснилось, что сплошного непрерывного ареала у данного вида нет, и все биотопы / участки, пригодные для обитания гадюк, оторваны друг от друга и расположены в виде отдельных язычков. Ареал вида фактически простирается по юго-восточной части Джавахетского хребта в пределах Ширакского марза Армении до самой границы с Грузией на высоте 2300—3000 м н. у. м., на стыке границ высокогорной субальпийской и среднегорной лугостепной зон. Восточная граница точно не установлена, возможны более восточные находки на юго-восточной части Джавахетского хребта, где пока точно не известны также зоны симпатрии с армянской степной гадюкой (*V. erivanensis*).

Типичные места обитания в основном расположены на склонах потухшего вулкана западной и юго-западной экспозиций на высоте от 2100 до 2400 м н. у. м. Рельеф, пологий у основания вулкана, выше по склонам крутой до 15°. Ландшафт представляет субальпийские луга, сильно стравленные от перевыпаса скота. Луговые участки сменяются каменистыми осыпями и выходами материнских пород. Растительность представлена среднетравными субальпийскими лугами, по каменистым склонам и осыпям имеются незначительные участки несомкнутой кустарниковой растительности.

Растительность высокогорного субальпийского пояса — нижнеальпийские (субальпийские) злаковые и злаково-разнотравные луга с участием *Bromopsis variegata*, *Hordeum violaceum*, *Anemonastrum fasciculatum*, *Betonica macrantha*, видов родов *Veronica*, *Gentiana*, *Cephalaria*, *Inula*, *Myosotis*.

Растительность среднегорного лугостепного пояса — луговые степи и остепненные луга с участием *Festuca versicolor*, *F. ovina*, *F. valesiaca*, *Phleum pratense*, *Hordeum violaceum*, *Carex humilis*, *Trifolium ambiguum*.

Характерными биотопами гадюки Даревского являются каменистые россыпи и горные морены, а также скальные выходы с крупными плоскими каменными плитами в субальпийском поясе. Здесь гадюки держатся под плитами во все сезоны, включая зимовку. Толщина плоских каменных плит достигает 0.5—2 м, что дает им возможность перемещаться между ними, а при неблагоприятных погодных условиях — еще долго оставаться активными и выходить на поверхность.

Интересен тот факт, что аналогичные биотопы с каменистыми россыпями имеются в данной местности и в нижней части склонов, однако здесь гадюки не встречаются, хотя рельеф местности и наличие кормовой базы (саранчовые, скальные ящерицы) идентичны биотопам, где гадюки встречаются в настоящее время. Единственное отличие от характерных биотопов — структура каменистых осыпей и отсутствие плоских каменных плит, сложенных друг на друга, что создает приемлемый микроклимат и является определяющим фактором распространения гадюки Даревского

в суровых климатических условиях. Наличие такой структуры каменистых осыпей позволяет гадюкам с помощью активной терморегуляции поддерживать высокие температурные показатели тела.

Таким образом, определяющим фактором обитания этих гадюк является наличие на каменистых осыпях плоских каменных плит, создающих приемлемый для них микроклимат в суровых высокогорных климатических условиях.

В тех же биотопах обитают скальная ящерица Валентини — *Darevskia valentini* и армянская скальная ящерица — *Darevskia armeniaca*, а также зеленая жаба — *Bufo viridis*, которая встречается и в других биотопах. Чуть ниже в лугостепной зоне встречается прыткая ящерица — *Lacerta agilis* и веретеница ломкая — *Anguis fragilis*. По руслу невысыхающих речек многочисленна малоазиатская лягушка — *Rana macrocnemis*.

Многочислены грызуны: обыкновенная и снежная полевки (*Microtus arvalis*, *M. nivalis*).

Значительная часть узкоареальных и узкоприспособленных видов, приуроченных к определенным ландшафтным зонам, в настоящее время находятся в критическом состоянии. К таким видам относится и гадюка Даревского.

Основными факторами угрозы являются освоение земель для сельского хозяйства, сенокосение и животноводство, и в особенности перевыпас скота. Постоянным угнетающим фактором является весенний и осенний выпасы. В последние годы ситуация усугубилась в связи с изменившейся временной структурой выпаса, производящегося в настоящее время практически круглогодично.

Сильная избирательность гадюк к условиям обитания, т. е. узкая приспособляемость (субальпийские луга на высоте 2200—2600 м), разброс и отдаленность характерных биотопов делают этот вид довольно уязвимым, и вопрос территориальной охраны, т. е. придания этим участкам статуса особо охраняемых природных территорий, является основополагающим для сохранения гадюки Даревского.

В республике Армения в последние годы осуществляется перераспределение государственного земельного запаса, изменение административных границ и передача территорий сельским общинам, приватизация земель. В свете этого важное значение имеет выявление редких и исчезающих видов, к числу которых относится и гадюка Даревского, уточнение их ареалов и включение характерных местообитаний этих видов в сеть особо охраняемых природных территорий.

Не менее важной является пропаганда природоохранных вопросов среди местного населения.

Составленная карта административных границ общин, принадлежности и целевого назначения земель в пределах ареала изучаемого вида показывает, что основные биотопы гадюк находятся в пределах государствен-

ного земельного запаса, вне административных границ сельских общин. Относительно ценности этих территорий можно сказать, что каменистые осыпи, расположенные в субальпийской зоне, внутри пастбищ, не имеют сельскохозяйственной ценности, но представляют определенную ценность с точки зрения сохранения биоразнообразия. Исходя из сказанного, можно отметить, что эти территории, без ущерба для экономики, можно изъять из хозяйственной деятельности.

Ядерные участки, включающие ключевые участки индивидуальных территорий змей, были оценены и предложены для территориально сфокусированных консервационных мер. Результаты работы включают ряд предложений по природоохранным мероприятиям, что особенно важно в свете планов создания в Ширакском марзе Армении при поддержке KfW трансграничной (с Грузией) новой особо охраняемой природной территории (ООПТ) — национального парка «Арпи лич», а также при выделении, зонировании и картировании территории планируемого ООПТ. Эти результаты могут войти в менеджмент-план для охраны гадюки Даревского. Полученные данные будут использованы также для составления новой Красной Книги животных Армении и банка данных по рептилиям МСОП.

Агасян А. Л. Фауна змей Армении и Нахичеванского региона. Автореф. канд. дисс. Ереван. 1996. 38 с.

Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В., 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии. С.-Пб. Зоологический институт РАН. 230 с.

Ведмедеря В. И., 1984. Распространение, изменчивость и особенности экологии кавказской гадюки // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 5. Свердловск. С. 8—9.

Ведмедеря В. И., Орлов Н. Л., Туниев Б. С., 1986. К систематике гадюк комплекса *Vipera kaznakowi* // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 157. С. 55—61.

Даревский И. С., 1956. Новый вид ядовитой змеи *Vipera kaznakowi* Nikolsky, для фауны Армении. Известия АН Арм. ССР. Т. 9. № 12. С. 127—130.

Орлов Н. Л., Туниев Б. С., 1986. Современные ареалы, возможные пути их формирования и филогения трех видов гадюк евро-сибирской группы комплекса *Vipera kaznakowi* на Кавказе // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 157. С. 107—135.

Geniez F., Teynié A., 2005. Discovery of a population of the critically endangered *Vipera darevskii* Vedmederja, Orlov & Tuniyev, 1986 in Turkey, with new elements of its identification (Reptilia, Squamata, Viperidae) // Herpetozoa. 18 (3/4). P. 1—9.

О МЕТОДАХ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ЧЕРЕПАХИ *Pelodiscus sinensis* (REPTILIA: TRIONYCHIDAE)

Э. В. Аднагулов

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск

ON THE WAYS TO CENSUS CHINESE SOFT-SHELL TURTLE *Pelodiscus sinensis* (REPTILIA: TRIONYCHIDAE)

E. V. Adnagulov

Institute of Water and Ecological Problems, Russian Academy of Sciences,
Far-Eastern Branch, Khabarovsk

Based on literature data and field investigation few census ways of Chinese softshell turtle, *Pelodiscus sinensis* (Wiegmann, 1834) are suggested. First way includes periodical survey of shores in turtles habitats, counting and measuring of animal tracks. The second way is based on survey of nesting sites, looking for tracks during the breeding season (oviposition and hatching). Some other ways of assessment of the turtle population characteristics are presented.

Дальневосточная черепаха *Pelodiscus sinensis* (Wiegmann, 1834) сравнительно широко распространена в Восточной и Юго-Восточной Азии (Zhao, Adler, 1993; Ананьева и др., 1998); из бассейна Амура известна после экспедиций Р. Маака и Л. Шренка (Brandt, 1857). Со статусом «вид, находящийся на крайнем северном пределе своего распространения и резко сокращающий свою численность» черепаха внесена в Красные книги СССР (Банников и др., 1978), РСФСР (Васильев, 1985), РФ (Даревский, 2001), Хабаровского (Тагирова, 1999) и Приморского (Костенко и др., 2005) краев и Еврейской автономной области (Аднагулов, 2004).

В связи с этим существует необходимость получения современных сведений о состоянии популяций в пределах рассматриваемой части ареала вида. Оценка численности животных, как в отдельных популяциях, так и в целом в пределах российской части ареала позволит глубже понять экологию и выработать оптимальные методы охраны вида.

В 1998—2005 гг. обследовались местообитания дальневосточной черепахи на рр. Биджан (Еврейская автономная область), Арсеньевка и Усури (Приморский край), в районе оз. Гасси и Большехехирском заповеднике (Хабаровский край).

Применялись несколько методов оценки численности черепах на основе обследования их местообитаний в среднем и нижнем течении р. Амур и его притоков и регистрации следов жизнедеятельности.

1. Учет разновозрастных животных на берегах водоемов.

2. Учет следов выходов черепах на берег и снятие промеров (ширина следовой дорожки, форма, протяженность следа).

3. Учет кладок на берегах и снятие промеров (удаленность и высота нахождения от уреза воды на момент обследования, количество яиц, их состояние — свежееотложенные, развивающиеся или окончившие развитие, наличие и количество сеголетков и пр.).

4. Учет «лежек» (basking pits) на мелководье у уреза воды.

5. Сбор опросных сведений.

Всего по рекам было сплавом пройдено около 600 км, отмечено 113 черепах, из них 83 — сеголетки. На 236 косах обнаружена 251 кладка яиц, в которых было 4379 яиц. Помимо этого, промерялись следовые дорожки ($n = 854$) животных, вышедших на обогрев и / или откладку яиц.

Также при обследовании местообитаний дальневосточной черепахи обращалось внимание на характер осадочных пород (гранулометрию), по которым протекает тот или иной водоем. По размерности выделяются шесть групп пород: валуны (более 100 мм), гальки (10—100 мм), гравий (1—10 мм), песок (0.1—1 мм), алеврит (0.01—0.1), глина (менее 0.01 мм) (Шукин, 1979). Наиболее простой способ определить тот или иной тип аллювия — преимущественно глазомерный, поскольку очень часто даже в сравнительно небольших пределах (50—100 м) прибрежные косы слагаются из довольно разнородных форм, и их распределение не всегда закономерно. Так, на р. Биджан в начале кос обычно происходит отложение сравнительно крупных фракций — гравия и мелкого галечника (те же фракции нередко отмечаются на поверхности кос), тогда как более мелкие гравий, песок и алевриты чаще наблюдаются в низовьях кос.

Каждый из предложенных методов имеет свои плюсы и минусы и рассматриваются ниже более подробно.

1. Визуальное обнаружение черепах является прямым свидетельством их обитания в том или ином водоеме. Животных очень сложно увидеть на побережье. Обычно это происходит случайно, а черепахи, будучи крайне осторожными, как правило, уходят в воду. Поэтому этот метод следует считать вспомогательным.

2. Чаще удается обнаружить следы выходов черепах на берег. В таких случаях обычно снимаются промеры (длина и ширина следовой дорожки, удаление от уреза воды, форма следа — выход на обогрев или на откладку яиц и т. п.). Следовая дорожка сохраняется до 24—40 часов (в зависимости от метеоусловий). По ширине следовой дорожки можно сравнительно легко узнать размеры животных. Ширина следовой дорожки примерно соответствует ширине карапакса в районе плечевого моста (Черепанов, 1990). По известным пропорциям (согласно А. Г. Банникову и др. (1977), $L. \text{car.}/Lt. \text{car.} = 1.07—1.30$) вычисляется размер животного.

Основные недостатки:

– следы обнаруживаются только на мелкозернистых (песок, мелкофракционный гравий) и илистых грунтах, тогда как на галечниковых берегах следы не остаются;

– в течение дня черепахи могут неоднократно выходить на один и тот же участок реки, из-за чего может сложиться впечатление об обилии (или преобладании) той или иной размерно-возрастной группы животных на обследуемом участке берега;

– следы оставляют обычно сравнительно крупные животные (с длиной карапакса не менее 50—60 мм), более мелкие (в том числе сеголетки), как правило, выходят на сушу «незаметно» из-за незначительной массы особей.

Поэтому этот метод более применим для изучения суточной активности черепах.

3. Учет кладок наиболее оптимально проводить в июне — августе: в июне происходит массовая откладка яиц (по нашим наблюдениям, обычно с 10—15 июня по 3—5 июля), а в августе — массовое вылупление черепах и их выход на поверхность.

Свежеотложенные кладки располагаются, как правило, на самых высоких участках прибрежных кос, вне уровня влияния летних муссонных паводков (кроме самых высоких паводков, которые очень редки), как в песчаных, так и галечниковых грунтах. Такие кладки обнаруживаются обычно по характерным лункам, остающимся на поверхности грунта после откладки и закапывания самкой яиц. Нередко при этом удается обнаружить следовую дорожку самки. Снятие промеров кладки (количество яиц, их размеры, состояние развития (по форме и размерам «белого пятна»), удаление и высота размещения над урезом воды и т. п.) и сопоставление с параметрами следовой дорожки самки позволяет получить максимально полную информацию об условиях откладки и инкубации яиц.

Учеты кладок во время вылупления черепах и их выхода на поверхность грунта несколько затруднены тем, что при раскопках кладок повреждается скорлупа, и установить количество яиц в кладке довольно сложно. При этом нередко удается обнаружить в гнездовой камере как пустые яйца, сеголетков, вышедших из яиц, так и яйца на последних стадиях развития зародыша. Кладки в таких случаях можно обнаружить не только по характерным углублениям в грунте (обычно 3—5 см в диаметре), но и по поскопкам хищников — енотовидных собак, лисиц и пр. Иногда удается обнаружить «уборные» хищников — кучки экскрементов (обычно енотовидной собаки) с фрагментами скорлупы яиц черепах. Подобные находки позволяют оценить величину пресса хищников на кладки и молодь черепах. Нередко в это же время удается обнаружить сеголетков на мелководье, которых также можно обследовать и получить дополнительную информацию.

Обследование (даже выборочное) гнездовых кос, учет количества кладок на них, их размещение на поверхности и распределение на определен-

ном участке русла реки позволяет получить достаточно полную информацию о структуре и численности черепах на обследуемом участке. Так, общее количество кладок соответствует количеству половозрелых самок, принимающих участие в размножении в текущем сезоне. С учетом того, что эффективная величина популяции (количество половозрелых животных, принимающих участие в размножении) составляет примерно 40% (Яблоков, 1987), при соотношении полов, близком к 1:1, получаем суммированное количество взрослых животных на обследуемой территории, которое составляет примерно эту же величину (порядка 40%) от общего числа особей в популяции. Количество сеголетков можно не принимать в расчет. Для некоторых наземных рептилий (в частности, змей) гибель сеголетков в первую зимовку достигает 90—95% (Коротков, 1985).

Таким образом, при помощи этого метода можно оценить суммарное количество черепах с длиной карапакса не менее 60—70 мм.

К недостаткам следует отнести недостаточную проработку этого метода, сравнительно большую трудоемкость и риск случайного уничтожения кладок путем провоцирования хищников на раскапывание обследованных кладок.

4. Черепахи могут греться, не только выходя на сушу, но и закапываясь в грунт на мелководье у уреза воды. По мере необходимости они выкапываются и уходят на глубину. После этого остаются характерные лунки, условно названные нами «лежками» (по аналогии с лежками у млекопитающих), в англоязычной литературе — «basking pit» (от «to bask» — греться на солнце). Размер лунки примерно соответствует размерам черепахи (длина и ширина карапакса).

Так как черепахи могут несколько раз в сутки образовывать подобные «лежки», этот метод может применяться для изучения суточной активности рептилий.

5. Сбор опросных сведений, на наш взгляд, наименее информативен и позволяет лишь получить данные о наличии или отсутствии черепах в том или ином районе и качественной оценке их численности («много, мало, совсем нет»).

Таким образом, из всех приведенных методов по степени значимости наиболее ценные — учет кладок и следовых дорожек; далее — визуальные наблюдения животных, обследование лежек и сбор опросных сведений. По-видимому, только комплексное использование приведенных методов позволит получить наиболее достоверные данные о численности черепах в обследуемом районе.

Аднагулов Э. В., 2004. Рептилии // Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Хабаровск: Изд-во «РИОТИП». С. 107—116.

- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АВФ. 576 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Щербак Н. Н., 1978. Амфибии и рептилии // Красная книга СССР: Книга редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений. М.: Лесн. пром-сть. С. 151—172.
- Васильев Б. Д., 1985. Дальневосточная черепаха // Красная книга РСФСР (животные). Рептилии и амфибии. М.: Россельхозиздат. С. 353—354.
- Даревский И. С., 2001. Дальневосточная черепаха // Красная книга Российской Федерации (животные). М.: АСТ, Астрель. С. 325—326.
- Коротков Ю. М., 1985. Наземные пресмыкающиеся Дальнего Востока СССР. Владивосток: Дальневосточное книжное изд-во. 136 с.
- Костенко В. А., Маслова И. В., Тиунов М. П., 2005. Дальневосточная черепаха // Красная книга Приморского края: животные. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / Земноводные и пресмыкающиеся. Владивосток: АВК «Апельсин». С. 183—184.
- Тагирова В. Т., 1999. Дальневосточная черепаха *Trionyx sinensis* (Wiegmann, 1835) // Красная книга Хабаровского края. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. С. 357—358.
- Черепанов Г. О., 1990. К биологии дальневосточной черепахи на озере Ханка // Вестник ЛГУ. Сер. 3. Вып. 2 (№ 10). С. 23—28.
- Щукин И. С., 1979. Четырехязычный энциклопедический словарь терминов по физической географии. М.: Советская энциклопедия. 703 с.
- Яблоков А. В., 1987. Популяционная биология. М.: Высшая школа. 230 с.
- Brandt J. F., 1857. Observaciones quaedam ad generis *Trionychum* species duas novas spectantes // Bull. Acad. Imper. Sci. St. Petersburg, classe Phys.-Mathemat. Vol. 16. № 9. Cols. 110—111.
- Zhao Ermi, Adler K., 1993. Herpetology of China. Oxford, Ohio (USA): Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 522 p. (Contribution to Herpetology, № 10).

ФИЛОГЕНИЯ И БИОГЕОГРАФИЯ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ (AGAMIDAE, ACRODONTA, LACERTILIA, REPTILIA): ОБЗОР КОНЦЕПЦИЙ И РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Н. Б. Ананьева

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

PHYLOGENY AND BIOGEOGRAPHY OF AGAMID LIZARDS (AGAMIDAE, ACRODONTA, LACERTILIA, REPTILIA): REVIEW OF THE MODERN INTERPRETATIONS AND RESULTS OF RESEARCH

N. B. Ananjeva

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

Review presents results of the most principal and important research in phylogenetic and biogeographic study of Iguania during the last 20 years as well as new results of the analysis of mtDNA. Attempt to nest integumental derivats into the phylogenetic tree of acrodonta lizards shows the strong association of them with certain phylogenetic lineages. Femoral pores are typical for subfamilies Uromastycinae, Leiolepidinae, Hydrosaurinae, Amphibolurinae (except *Chelosania* и *Moloch*) and genus *Mantheyus* of Draconinae subfamily. They are absent in the most diverse subfamilies: Agaminae and most of Draconinae (except *Mantheyus*) which are characterized by the lack of lens-like scale sense organs. In agamids of genera *Agama*, *Trape-lus*, *Acanthocercus*, *Laudakia* (only of Agaminae subfamily) unique morphological structures (epidermal holocrine glands) are recorded (Duissebayeva, 1998). Lens-like organs and femoral pores occur in the basal clades of agamids whereas haired scale organs are typical for more advanced subfamilies Draconinae and Agaminae; callose scalation is recorded only in Agaminae subfamily. However, it is possible to expect some new exceptional combinations among still not discovered forms, especially in high phylogenetic and morphological diversity of South- and Southeast Asian agamids.

Изучение филогенетических взаимоотношений игуаноморфных ящериц представляет собой ключевую проблему для понимания происхождения, родственных связей и эволюционной истории распространения чешуйчатых рептилий. Основная после Кэмп (Camp, 1923) концепция филогении ящериц, высказанная Сухановым (1961) и получившая свое развитие в исследованиях Эстеса (Estes, 1983, 1985) рассматривает игуаноморфных ящериц (Iguania), объединяющих три семейства: Agamidae, Chamaeleonidae и Iguanidae как монофилетическую группу, сестринскую по отношению ко всем остальным чешуйчатым.

Об общем происхождении игуаноморфных ящериц говорят факты, полученные при изучении строения и развития зубной системы в онтогенезе разных семейств чешуйчатых. У всех игуаноморфных ящериц, име-

ющих, как известно, зубную систему с принципиально разным порядком замещения и прикрепления зубов (плевродонтная у игуанид и акродонтная у агамид и хамелеонов), был обнаружен особый тип закладки и строения яйцевых зубов. Яйцевой зуб — это характерное только для чешуйчатых рептилий эмбриональное приспособление для вскрытия твердой оболочки яйца. Проведенное нами сравнительное изучение эмбрионов показало, что у всех современных ящериц и змей яйцевые зубы имеют два типа закладки — парную и непарную. Парную закладку имеют все *Gekkota*, *Scincomorpha*, *Anguinomorpha* и все змеи (*Ophidia*), в то время как всех *Iguanomorpha* объединяет синапоморфия — непарное состояние закладки яйцевых зубов (Ананьева, Орлов, 1986).

Акродонтные ящерицы — группа (надсемейство), объединяющая два семейства — *Agamidae* и *Chamaeleonidae*, и признанная монофилетической практически всеми исследователями, как следует из названия, характеризуются акродонтным строением зубов, то есть их прикреплением к верхнему краю челюстной кости. Их объединяет также отсутствие плоскости разлома внутри позвонков, по которой происходит интервертебральная автотомия хвоста у большинства других ящериц. Относящиеся к этому надсемейству ящерицы распространены, в основном, на территориях гондванального происхождения (Мадагаскар, Сейшельские острова, Африка, Аравийский полуостров, Индия, Юго-Восточная Азия и Австралия), а также в тех районах Азии, которые имеют лавразийский генезис.

Разнообразное по внешнему облику и приспособлениям к различным условиям существования семейство *Agamidae* объединяет свыше 50 родов и около 350 видов ящериц крупных, средних или мелких размеров (длина туловища с хвостом от 8 см у мелких круглоголовок до 1 м у парусной ящерицы) с дневной активностью. Семейство включает наземные, древесные, роющие формы, а также виды, способные к планирующему полету (род *Draco*) и водному образу жизни (роды *Hydrosaurus* и *Physignathus*). Важнейший признак, отличающий агам от большинства других ящериц — акроплевродонтное и гетеродонтное состояние их зубной системы.

Важным этапом в развитии филогенетических взглядов на эту группу чешуйчатых следует считать исследование Муди (Moody, 1980), посвященное изучению филогенетических и биогеографических взаимоотношений родов семейства *Agamidae*, где было использовано 122 морфологических признака, относящихся к строению скелета, мускулатуры и покровов. В результате этой работы была предложена филогенетическая система агамовых ящериц, выделены 6 основных групп, обоснована самостоятельность ряда родов, до того времени рассматривавшихся в составе более крупных. Так, например, в составе рода *Agama* была восстановлена самостоятельность пяти разных родов. Предложенные в 1980 году Муди представления о филогенетических взаимоотношениях внутри семейства не утратили своей

актуальности до настоящего времени и во многом нашли подтверждение в последующих исследованиях по молекулярной филогении.

В составе семейства Муди выделяет следующие группы: группа I включает крупных примитивных растительноядных наземных ящериц родов *Leiolepis* и *Uromastyx*; группа II — крупных примитивных растительноядных ящериц родов *Hydrosaurus* и *Physignathus*, ведущих водный образ жизни; группа III — целый ряд родов наземных ящериц, эволюционировавших в Австралии; группа IV — меланезийский и австралийский род *Hypsilurus*. Основная часть современных родов агамовых ящериц отнесена этим автором к группам V (разнообразные древесные агамы южной и юго-восточной Азии) и VI (наземные и петрофильные агамы аридных районов Африки и западной Азии).

В работе были использованы материалы (более 1000 экземпляров) из систематических коллекций Зоологического института РАН, Зоологического Музея Московского государственного университета, Зоологических Музеев США (Музей Естественной истории Филда, Калифорнийская Академия Наук, Музей Зоологии Позвоночных Калифорнийского Университета Беркли, Национальный музей естественной истории Смитсониан), Австралии (Австралийский музей), Канады (Королевский Музей Онтарио), Германии (Зоологический Музей им А. Кенига, Гамбургский Зоологический музей, Зоологический Музей Университета им. А. Гумбольдта, Дрезденский Музей природоведения), Франции (Музей естественной истории), Китая (Институт Биологии Ченгду, Китайская Академия Наук) и Японии (Тропический Биосферный Научный центр, Университет Рю Кю).

Для исследования покровов гистологическими методами и с использованием растровой электронной микроскопии были взяты образцы из разных частей головы, спинной и брюшной стороны тела и хвоста с последующей соответствующей обработкой. При растровом электронно-микроскопическом исследовании использовались увеличения от 50 до 2000.

Анализ митохондриального генома (Macey et al., 2000) показал, что внутри монотипической группы акродонтных ящериц выделяются семь клад. Интересно отметить довольно четкое «географическое» и «экологическое» представительство выделенных эволюционных линий. Они представлены следующими группами: 1) *Chamaeleo*, 2) *Uromastyx*, 3) *Leiolepis*, 4) *Hydrosaurus*, 5) юго-восточно-азиатская группа видов, 6) афро-западноазиатская группа видов и, наконец, 7) австралийско-новогвинейская группа, в которую входит также обитающий в юго-восточной Азии вид *Physignathus cocincinus*. Самостоятельность и монофилия всех выделенных групп подтверждается с высокой долей статистической вероятности. Различные монотипические группы акродонтных ящериц проникли в Азию, вероятно, разными путями. Две клады, уромастицины и западноазиатско-африканская клада, попали туда либо через Индию, либо через Африку; юго-восточноазиатская клада — либо через Индию, либо через Юго-Вос-

точную Азию. Очевидное юго-восточноазиатское происхождение имеют три группы: лейолеписы, гидрозавры и физигнатусы. Таким образом, прослеживается различная эволюционная история основных групп акродонных ящериц, связанная со сложной тектонической эволюцией массивов, на которые распалась Гондвана. Доказательства привлекаются из данных анализа ДНК: наиболее глубокая филогенетическая дивергенция внутри каждой клады указывает на ее древнее происхождение.

Построенные филогенетические деревья показывают, что хамелеоны представляют собой сестринскую группу по отношению ко всем агамовым ящерицам, а также дают основания для разделения семейства агамовых ящериц на несколько подсемейств, которые соответствуют эволюционным линиям, выделение которых подтверждено результатами анализа митохондриальной ДНК. Внутри семейства агамовых ящериц выделяются шесть подсемейств: *Uromastycinae* Theobald, 1868 с видами рода *Uromastyx*, *Leiolepidinae* Fitzinger, 1843 с видами рода *Leiolepis*; *Amphibolurinae* Wagler, 1830 со всеми австралийскими и новогвинейскими видами, а также *Physignathus cocincinus*; *Hydrosaurinae* Kaup, 1828 с видами рода *Hydrosaurus*; южноазиатское и юго-восточноазиатское подсемейство *Draconidae* Fitzinger, 1826 с многочисленными индийскими и юго-восточно-азиатскими родами агам, ведущих преимущественно древесный образ жизни, характеризующееся максимальным богатством родов; и, наконец, афро-западноазиатское подсемейство *Agaminae* Spix, 1825. Последнее представляет собой афро-азиатскую ветвь радиации семейства, представленное наземнообитающими пустынными и горными ящерицами, количество родов которых далеко не столь разнообразно, как в южной и юго-восточной Азии (Ананьева, 2004).

За последнее десятилетие достигнут значительный прогресс в изучении таксономического разнообразия и филогенетических отношений внутри отдельных родов подсемейства *Draconinae*, что, несомненно, важно для понимания состава, происхождения и филогеографических трендов азиатской фауны агамовых ящериц (Honda et al., 2000; Macey et al., 2000; Ананьева, 2004). Проведены ревизии родов *Acanthosaura* (Kalyabina-Hauf et al., 2004; Ананьева и др., 2006; Orlov et al., 2006), *Bronchocela* (Hallermann, 2004, 2005), *Calotes* (Ota, Hikida, 1991, 1996; Hallermann, 2000; Vindum et al., 2003; Zug et al., 2006); *Draco* (Inger, 1983; Musters, 1983; McGuire, Heand, 2001), *Gonocephalus* (Honda et al., 2002), *Japalura* (Ota, 1989, 1991, 2000; Ota et al., 1998), *Pseudocalotes* (Hallermann, Bohme, 2000; Hallermann, McGuire, 2001), *Ptyctolaemus* (Manthey, Nabhitabhata, 1991; Ananjeva, Stuart, 2001; Schulte et al., 2004). В ходе этих ревизий, среди прочих результатов, были сделаны описания ряда новых видов.

Исследования митохондриального генома (Macey et al., 2000) и морфологических особенностей покровов (Ananjeva et al., 2001) свидетельствуют о монофилии клады, представляющей виды рода *Leiolepis* и о самостоятельности этой эволюционной ветви, ранее объединяемой с родом *Uromastyx* в

одно подсемейство (или даже отдельное семейство) *Uromastycinae* Theobald, 1868). Эта монотипическая группа в своем происхождении связана с юго-восточноазиатскими плитами, ведущими свое начало от Гондваны. Представители подсемейства отличаются развитием бедренных пор и рецепторами без волоска (Ananjeva, 1997, Ананьева, 2004). Среди видов известны как бисексуальные виды (*L. belliana*, *L. guttata*, *L. reevesii*, *L. peguensis*), так и партеногенетические, триплоидные (*L. triploida*, *L. guentherpetersi*) или диплоидные (*L. boehmei*) (Darevsky, Kupriyanova, 1993).

Подсемейство *Draconinae* — наиболее представительная группа по количеству родов древесных и полудревесных агам. Среди них как монотипические и представленные одним — тремя видами роды (*Aphaniotis*, *Cophotis*, *Ptyctolaemus*, *Sitana*), так и обширные, с высоким видовым разнообразием (*Draco*, *Gonocephalus*, *Japalura*). Для этой эволюционной линии акродонтных ящериц характерен высокий процент эндемичных родов. Муди (Moody, 1980) отмечает 14 эндемичных родов на Индийском субконтиненте и 15 эндемичных родов в Юго-Восточной Азии, что вместе составляет более чем половину всех родов семейства (53 рода, согласно Муди). Столь высокая диверсификация на родовом уровне — отличительная черта подсемейства, филогенетические взаимоотношения внутри которого долгое время оставались неясными. Исследования последних лет позволяют расширить наши представления о составе и филогении подсемейства (рис. 1), хотя остается немало спорных моментов даже в отнесении вновь описанных или повторно исследованных видов к тому или иному роду (Manthey, Grossmann, 1997; Macey et al., 2000; Ananjeva, Stuart, 2001; Schulte et al., 2004). Результаты анализа митохондриальной ДНК (Macey et al., 2000) свидетельствуют о полифилии рода *Japalura*.

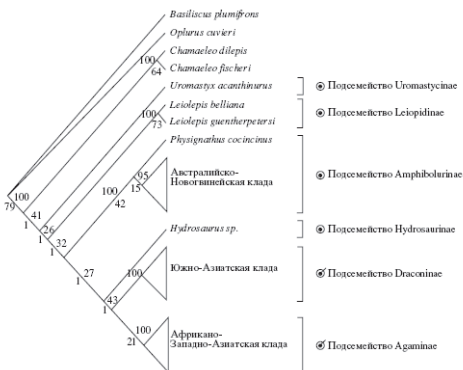


Рис. 1. Филогенетические взаимоотношения основных групп акродонтных ящериц и представительство в них разных типов рецепторов (из Мэйси и др., с изменениями (Macey et al., 2000)

Проблемы филогенетических взаимоотношений родов внутри подсемейства *Agaminae* вызывают большой интерес исследователей. Для исследователей фауны Палеарктики особенно актуальны исследования родов *Laudakia*, *Trapelus*, *Phrynocephalus* с высоким таксономическим разнообразием и их родственных взаимоотношений. Данные анализа митохондриальной ДНК (Macey et al., 2000, 2006) позволяют утверждать, что род *Laudakia* представлен двумя самостоятельными

эволюционными линиями. Род *Trapelus* представляет собой сестринскую группу по отношению к виду *Bufoniceps laungwalensis*, первоначально описанному в составе рода *Phrynocephalus*. Уже получив ранг самостоятельного рода, *Bufoniceps* рассматривался как сестринский таксон по отношению к роду *Phrynocephalus* (рис. 2). Эта точка зрения в настоящее время опровергнута. Внутри рода *Trapelus* на основании данных анализа митохондриального генома подтверждена видовая самостоятельность видов *Trapelus agilis* и *T. sanguinolentus* (Macey et al., 2000, 2006).

Попытка оценить приуроченность покровных образований с эволюционными линиями внутри семейства показала, что один тип кожных органов чувств (рецептор с волоском) типичен только для 2 подсемейств: *Draconinae* и *Agaminae*, а у остальных агам развиты линзообразные рецепторы. Агамовые ящерицы демонстрируют высокое морфологическое разнообразие эпидермальных голокринных желез. Бедренные поры характерны для агам подсемейств *Uromastycinae*, *Leiolepidinae*, *Hydrosaurinae*, *Amphibolurinae* (кроме *Chelosania* и *Moloch*) и рода *Mantheyus*, принадлежащего к подсемейству *Draconinae* (Ананьева, Дуйсебаева, в печати). Бедренные поры не развиты у агам подсемейств *Agaminae* и *Draconinae* (за исключением рода *Mantheyus*). У агам родов *Agama*, *Trapelus*, *Acanthocercus* и *Laudakia* (подсемейство *Agaminae*) развиты уникальные морфологические структуры: эпидермальные голокринные железы (Dujsebajeva, 1998).

Следует отметить, что применение современных молекулярно-генетических методов не только позволяет оценить и уточнить представления о филогении основных групп агамовых ящериц и их таксономическом разнообразии, но и дает новый импульс для изучения морфологических признаков и выявления наиболее перспективных направлений таксономических исследований.

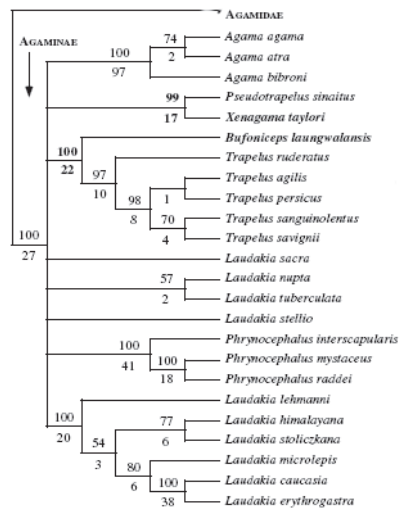


Рис. 2. Филогенетические взаимоотношения агамовых ящериц подсемейства Agaminae (из Мэйси и др., с изменениями (Macey et al., 2006)

- Ананьева Н. Б., Дуйсебаева Т. Н., 2007. Бедренные поры агамовых ящериц (Agamidae, Sauria, Reptilia) // Современная герпетология. Т. 7. В печати.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., 1986. Строение и развитие яйцевых зубов чешуйчатых рептилий и некоторые аспекты их филогении // Труды ЗИН АН СССР. Л. Т. 157. С. 34—41.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Калябина-Хауф С. А., 2006. Криптическое таксономическое разнообразие тропических агамовых ящериц *Acanthosaura*, Agamidae, Sauria) // Успехи современной биологии. Т. 126. № 5. С. 505—513.
- Суханов В. Б., Некоторые вопросы филогении и системы Lacertilia (s. Sauria) // Зоол. ж. 1961. Т. 40. Вып. 1. С. 73—83.
- Ananjeva N. B., 1997. Diversity of agamids (Sauria, Reptilia): Ecological forms and morphology of skin receptors // In: H. Ulrich (ed.). Tropical biodiversity and systematics. Proc. Intern. Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems. Bonn, 1994. Zoologisches Forschungsinstitute und Museum Alexander Koenig. Bonn. S. 297—304.
- Ananjeva N. B., Dujsebajeva T. N., Joger U., 2001. Morphological study of squamate integument: more evidence for the metataxon status of Leiolepidinae // Journ. Herpetol. V. 35. № 3. P. 69—74.
- Ananjeva N. B., Stuart B., 2001. The agamid lizard *Ptyctolaemus phuwuanensis* Manthey and Nabhitabhata, 1991 from Thailand and Laos represents a new genus // Russian Journal of Herpetology. V. 8. № 3. P. 165—170.
- Camp C. L., 1923. Classification of the lizards // Bull. Amer. Mus. Nat.Hist. V. 48. Art. 11. P. 289—481.
- Darevsky I. S., Kupriyanova L. A., 1993. The two all-female lizard species of the genus *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Thailand and Vietnam (Squamata: Sauria: Uromastycidae) // Herpetozoa. Bd. 6. Hf. 1/2. S. 3—20.
- Dujsebajeva T. N., 1998. The histology of callous scales of the males of Asian rock agamas, *Laudakia caucasia* and *Laudakia himalayana* (Reptilia: Agamidae) // Russian Journal of Herpetology. V. 15. № 2. P. 160—164
- Estes R., 1983. Handbuch der Paleoherpetologie. Teil 10/A. Sauria terrestria. Amphisbaenia. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart — New York. 245 pp.
- Estes R., 1985. Phylogenetic relationships and biogeography of squamates // In: Z. Roček (ed.). Abstracts Third Ordin. Gen. Meet. SEH. Prague. P. 60—61.
- Hallermann J., 2000. A new species of *Calotes* from the Moluccas (Indonesia) with notes on the biogeography of the genus (Sauria: Agamidae) // Bonn. Zool. Beitr. Bd. 49. Hf. 1—4. S. 155—163.
- Hallermann J., 2004. A new species of the genus *Bronchocela* from the tropical rain forest of southern Vietnam // Russian Journal of Herpetology. Moscow. V. 11. № 1. P. 30—34.
- Hallermann H., 2005. A taxonomic review of the genus *Bronchocela* (Squamata: Agamidae) with description of a new species from Vietnam // Russian Journal of Herpetology. V. 12. № 3. P. 167—182.
- Hallermann J., Böhme W., 2000. A review of the genus *Pseudocalotes* (Squamata: Agamidae) with description of a new species from West Malaysia // Amphibia — Reptilia. 21: P. 193—210.

- Hallermann J., McQuire J. A., 2001. A new species of *Pseudocalotes* (Squamata: Agamidae) from Bukit Larut, West Malaysia // *Herpetologica*. V. 57. № 3. P. 255—265.
- Honda M., Ota H., Kobayashi M., Nabhitabhata J., Hoi-Sen Yong, Sengoku S., Hikida T., 2000. Phylogenetic relationships of the family Agamidae (Reptilia: Iguania) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Zool. Sci.* V. 17. № 5. P. 527—537.
- Honda M., Ota H., Sengoku S., Hoi-Sen Yong, Hikida T., 2002. Molecular evaluation of phylogenetic significance in the highly divergent karyotypes of the genus *Gonocephalus* (Reptilia: Agamidae) from tropical Asia // *Zool. Sci.* V. 19. № 1. P. 129—133.
- Inger R. F., 1983. Morphological and ecological variation in the flying lizards (genus *Draco*) // *Fieldiana Zoology*. New Ser. № 18. Publ. 1346. P. 1—37.
- Kalyabina-Hauf S., Ananjeva N., Joger U., Lenk P., Murphy R.W., Stuart B. L., Orlov N. L., Cuc Tho Ho, Wink M., 2004. Molecular phylogeny of the genus *Acanthosaura* (Agamidae) // *Current Herpetol.* V. 23. № 1. P. 7—16.
- Macey J. R., Schulte J. A., II, Larson A., Ananjeva N., Wang Y., Pethiyagoda R., Rastegar-Pouyani N., Papenfuss T., 2000. Evaluating Trans-Tethys Migration: An Example Using Acrodont Lizard Phylogenetics. *Syst. Biol.* V. 49. № 2. P. 233—256.
- Macey J. R., Schulte J. A., Fong J. J., Das I., Papenfuss T., 2006. The complete mitochondrial genome of an agamid lizard from the Afro-Asian subfamily Agaminae and the phylogenetic position of *Bufoiceps* and *Xenagama*. // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 39. P. 881—886.
- Manthey U., Nabhitabhata J., 1991. An agamid lizard, *Ptyctolaemus phuwuanensis* Manthey & Nabhitabhata 1991 (Sauria, Agamidae) from Northeast-Thailand // *Sauria* (E). Kempton Park. Bd. 1. № 2. P. 3—6.
- Manthey U., Grossmann W., 1997. Amphibien und Reptilien Südostasiens. Natur und Tier Verlag. Münster. 512 pp.
- McGuire J. A., Kiew Bong Heand., 2001. Phylogenetic systematics of Southeast Asian flying lizards (Iguania: Agamidae: *Draco*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // *Biol. Journal of the Linn. Soc.* V. 72. P. 203—229.
- Moody S., Phylogenetic and historical biogeographic relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia, Lacertilia). 1980. Unpublished Ph. D. Thesis. Univ.
- Musters C. J. M., 1983. Taxonomy of the genus *Draco* L. (Agamidae, Lacertilia, Reptilia) // *Zool. Verhandelingen*. V. 199. P. 1—120.
- Orlov N. L., Nguyen Quang Truong, Nguyen Van Sang, 2006. A new *Acanthosaura* allied to *A. capra* Guenther, 1861 (Agamidae, Sauria) from Central Vietnam and Southern Laos // *Russian Journal of Herpetology*. V. 13. № 1. P. 61—76.
- Ota H., 1989. A new species of *Japalura* (Agamidae: Lacertidae: Reptilia) from Taiwan // *Copeia*. V. 45. № 3. P. 569—576.
- Ota H., 1991. Taxonomic redefinition of *Japalura swinhonis* Günther (Agamidae: Squamata), with a description of a new subspecies of *J. polygonata* from Taiwan // *Herpetologica*. V. 47. № 3. P. 280—294.
- Ota H., 2000. *Japalura szechwanensis*, a junior synonym of *H. fasciata* // *Journ. Herpetol.* V. 34. № 4. P. 611—614.
- Ota H., Hikida Ts., 1991. Taxonomic review of the lizards of the genus *Calotes* Cuvier 1817 (Agamidae: Squamata) from Sabah, Malaysia. // *Tropical Zoology*. V. 4. P. 179—192.

- Ota H., Hikida Ts., 1996. The second specimen of *Calotes kinabaluensis* de Grijns (Squamata, Agamidae) from Sabah, Malaysia, with comments on the taxonomic status of species // J. Herpetol. V. 30. № 2. P. 288—291.
- Ota H., Szu-Lund Chen, Gaus Shang, 1998. *Japalura luei*: A new agamid lizard from Taiwan (Reptilia: Squamata) // Copeia. V. 54. № 3. P. 649—656.
- Schulte J. A., II, Vindum J., Htun Win, Thin Thin, Kyi Soe Lwin, Awab Khwi Shein., 2004. Phylogenetic relationships of the genus *Ptyctolaemus* (Squamata: Agamidae), with a description of a new species from the Chin Hills of western Myanmar // Proc. Calif. Acad. Sc.. Ser. 4. V. 55. № 12. P. 227—247.
- Vindum J. V., Htun Win, Thin Thin, Kyi Soe Lwin, Awan Khein, Kla Tun., 2003. A new *Calotes* (Squamata: Agamidae) from the Indo-Burman Range of western Myanmar (Burma) // Proc. Calif. Acad. Sc. Ser. 4. V. 54. № 1. P. 1—16.
- Zug G. R., Brown H. H. K., Schulte J. A. II, Vindum J. V., 2006. Systematics of the Garden Lizards, *Calotes versicolor* Group (Reptilia, Squamata, Agamidae), in Myanmar: Central Dry Zone Populations // Proc. Calif. Acad. Sc. Ser. 4. V. 57. № 1. P. 35—68.

**ПРОЕКТ ПО ИЗУЧЕНИЮ И ОХРАНЕ
СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ЧЕРЕПАХИ (*Testudo graeca nikolskii*)
НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ — ПЕРВЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ**

**Н. Б. Ананьева¹, К. Д. Мильто¹, С. В. Островских², Г. М. Пестов³,
М. В. Пестов³**

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

² Кубанский государственный университет, Краснодар

³ Общество охраны амфибий и рептилий при Экоцентре «Дронт», Нижний Новгород

**PROJECT ON STUDY AND CONSERVATION OF *Testudo graeca nikolskii*
IN THE WESTERN CAUCASUS: THE FIRST RESULTS AND PERSPECTIVES**

N. B. Ananjeva¹, K. D. Milto¹, S. V. Ostrovskikh², G. M. Pestov³, M. V. Pestov³

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

² Krasnodar State University

³ The Nizhniy Novgorod Society for Protection of Amphibians and Reptiles under Ecocenter «Dront»

The Nizhniy Novgorod Society for Protection of Amphibians and Reptiles associated with Ecocenter «Dront» in 2006 started to realize the long-term project on study and conservation of the Mediterranean Tortoise, *Testudo graeca nikolskii* in the Western Caucasus together with Department of Herpetology, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences. The new data on the distribution of this subspecies in the northern and southern parts of its distribution range were obtained. The activity to prevent illegal trade of the tortoises is started; 9 individuals were reintroduced into their natural habitats. PR-actions in mass media are conducted for information support of this project, as well as agreement with administration of the Caucasian Nature Reserve about organization of risky center in the territory of this reserve.

Средиземноморская черепаха *Testudo graeca* (L., 1758) распространена в северной Африке, южной Европе, юго-западной Азии и на Кавказе (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 2004). Вид внесен в международную Красную книгу (VU A1cd), список Конвенции о международной торговле видами дикой флоры и фауны (СИТЕС, Приложение II), Приложение II Бернской конвенции, Красную книгу РФ (2001), Красные книги Краснодарского края (1994) и Республики Дагестан (1998). Черепахи, обитающие на западном Кавказе, выделены в самостоятельный подвид — *T. g. nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986.

В 2006 г. Нижегородское общество охраны амфибий и рептилий при экоцентре «Дронт» совместно с лабораторией орнитологии и герпетологии ЗИН РАН при поддержке Фонда Руффорда (The Rufford Maurice Laing Foundation) и Международного Фонда защиты животных (IFAW) начало реализацию проекта по изучению и охране подвида *T. graeca nikolskii*, обитающего на западном Кавказе в пределах Краснодарского края и Респуб-

лики Абхазия. Состояние этого подвида оценивается специалистами как наиболее неблагоприятное. К настоящему времени ареал *T. graeca nikolskii* существенно сократился и разделен на ряд изолированных популяций, численность которых продолжает неуклонно снижаться (Даревский, 2001). Основная цель проекта — создание условий, необходимых для сохранения и восстановления ареала и численности черепахи на западном Кавказе, со следующими задачами:

- 1) оценка современного распространения, состояния и численности популяций средиземноморской черепахи, выявление ключевых мест обитания вида и оценка степени обеспеченности их территориальной охраной;

- 2) предотвращение незаконного оборота черепах в контакте с официальными природоохранными структурами;

- 3) возвращение в естественные места обитания черепах, изъятых из незаконного оборота;

- 4) создание условий для широкой общественной поддержки проекта путем повышения информированности населения о проблемах охраны черепах;

- 5) выбор места и поиск партнеров для организации реабилитационного центра с перспективой создания на его базе полноценного питомника.

Наша деятельность по охране средиземноморской черепахи была поддержана Федеральной службой по надзору в сфере природопользования. 12 апреля 2006 года на базе Управления Росприроднадзора по Краснодарскому краю состоялось первое рабочее совещание по проблемам изучения и охраны вида на Западном Кавказе. Достигнута договоренность о взаимодействии и сотрудничестве с представителями федеральных и краевых природоохранных структур, общественных и научных организаций из Санкт-Петербурга, Москвы, Нижнего Новгорода, Краснодарского края и Республики Адыгея.

С целью выяснения современного распространения и состояния популяций черепахи были организованы анкетирование и опросы специалистов лесного и сельского хозяйства, охотников, местных жителей, преподавателей и т. д. Наиболее интересные сообщения мы проверяли лично. При этом нас больше всего интересовало современное состояние, очевидно, изолированных популяций черепах в Республике Абхазия и на северной границе ареала подвида, наиболее удаленной от морского побережья, так как именно по этим частям ареала информация в литературе наиболее скудна. Так, например, для территории Абхазии есть указания на обнаружение данного вида лишь в Пицундском бору (Пицунда-Мюссерский заповедник, 1987). Другим авторам вообще не удалось обнаружить средиземноморскую черепаху в Абхазии (Иноземцев, Перешкольник, 1985).

В результате полевых исследований в апреле — мае и июле — августе 2006 г. удалось подтвердить существование устойчивой популяции черепах в Пицунда-Мюссерском заповеднике. В течение 5 дней на территории

Лцзаавского участка обнаружены одна молодая и десять взрослых особей. Места обитания данной популяции представляют собой пологие холмы высотой до 200—300 метров н. у. м., поросшие дубово-грабовыми лесами с примесью пицундской сосны. Степень антропогенной нагрузки в настоящее время здесь относительно невелика. Судя по опросным данным, черепахи встречаются также на территории Пицундского бора (точнее — на территории закрытых режимных учреждений «Российская государственная дача» площадью 150 га и «Абхазская государственная дача» площадью 3 га) и на Мюссерском участке заповедника. С руководством заповедника достигнута договоренность о дальнейшем сотрудничестве. Нами был подготовлен и передан в заповедник отчет о герпетологическом обследовании его территории. Достигнуто соглашение с представителями природоохранной службы Республики Абхазия и Сухумского государственного университета о проведении анкетирования населения с целью уточнения распространения вида на территории Абхазии и о дальнейшем сотрудничестве по изучению и охране герпетофауны региона.

В северной, наиболее удаленной от морского побережья части ареала средиземноморской черепахи, нам обнаружена популяция вида в Новороссийском районе Краснодарского края в окрестностях станицы Семигорье, примерно в 23 км от побережья. За трехдневный период пребывания на южных склонах пологих холмов, поросших дубово-грабинниковым мелколесьем (до 300 м н. у. м.), нами отмечены одна неполовозрелая и шесть взрослых особей. Степень антропогенной нагрузки здесь также относительно невелика по сравнению с черноморским побережьем Краснодарского края.

Судя по опросным данным, черепахи встречаются также в окрестностях станиц Раевская и Натухаевская (земли г. Новороссийск), Гостагаевская (Анапский район), на хребте Грузинка и горе Папай (Абинский район) и на горе Собер-Баш (Северский район). Последние две точки подтверждены и нашими собственными наблюдениями прошлых лет.

В соответствии с литературными данными (Иноземцев, Перешкольник, 1985; Леонтьева, Сидорчук, 2002), нашими собственными наблюдениями и результатами опросов, наиболее крупная территориальная группировка черепах все еще обитает на участке черноморского побережья от Анапы до Туапсе. Так, например, в июле и сентябре 2006 г. в окрестностях х. Бетта (территория города Геленджик) обнаружено и помечено 16 разновозрастных черепах. Наблюдение за черепахами на данной территории проводятся при активном участии преподавателей и студентов биофака Кубанского государственного университета. Однако именно на данной части ареала наблюдается наибольшая (и постоянно возрастающая!) степень антропогенной нагрузки и, соответственно, наиболее ярко выраженное действие основных лимитирующих факторов (Zavialov, Shlyakhtin, 2004).

На юге российской части ареала немногочисленные особи черепах еще встречаются на участке черноморского побережья от Туапсе до Адлера, что подтверждается нашими наблюдениями прошлых лет и опросными данными.

Таким образом, можно констатировать, что за последние 20 лет, прошедших со времени появления ряда публикаций, в которых прогнозировалось возможное исчезновение этого вида на Западном Кавказе в ближайшие десятилетия (Иноземцев, Перешкольник, 1985), положение с распространением средиземноморской черепахи здесь принципиально не изменилось, а мрачные прогнозы, к счастью, не оправдались. Однако ситуация по-прежнему остается крайне сложной, а угроза исчезновения отдельных популяций и дальнейшей фрагментации ареала подвида — вполне реальной.

В настоящее время мы пока не готовы дать даже самые предварительные оценки численности черепах даже в тех местах, где лично работали и обнаружили этих животных, что связано со скрытным образом их жизни и недостатком данных. Яркий пример: в течение 5 суток пребывания в Пицунда-Мюссерском заповеднике (Республика Абхазия) мы ежедневно тщательно обследовали один и тот же холм площадью около 5 га. За это время мы обнаружили 8 черепах (в том числе, 3 экземпляра в первый же день), но при этом не было ни одной повторной встречи! Очевидно, что для решения проблемы оценки численности отдельных популяций нужны либо длительные стационарные наблюдения, либо привлечение дополнительных возможностей для поиска черепах. Очевидно, хороший результат могло бы дать привлечение для поисков черепах специально натренированных собак, которые легко могли бы находить этих животных по запаху.

В целях повышения информированности населения о проблемах сохранения средиземноморской черепахи нами совместно с Управлением Росприроднадзора по Краснодарскому краю, Департаментами экологии и образования Администрации Краснодарского края был объявлен конкурс исследовательских и творческих работ среди школьников и студентов. Итоги конкурса подведены в декабре 2006 г. На территории Краснодарского края, других регионов России и Республики Абхазия безвозмездно распространены полноцветные плакаты формата А3 тиражом 1000 экземпляров и карманные календари тиражом 6000 экземпляров с оригинальными фотографиями черепах и символикой спонсоров проекта.

При нашем участии подготовлено более 10 газетных публикаций и сюжетов, посвященных проекту, в СМИ 4 регионов России и в Абхазии. В 2006 г. статьи о черепахах опубликованы в журналах «NATIONAL GEOGRAPHIC Юный путешественник», «Охрана дикой природы», «Наука и жизнь». Очевидно, что благодаря этим действиям миллионы людей в России и в ближнем зарубежье познакомились с проблемами охраны черепах.

Действия по пресечению незаконного оборота средиземноморских черепах оказались не столь успешны. В 2006 году нами зарегистрировано

лишь 3 случая открытой продажи черепах на черноморском побережье. На рынках Москвы и Санкт-Петербурга продолжает существовать негласная торговля этим видом, однако масштабы ее снизились даже по сравнению с предыдущим годом. Вероятно, в первую очередь это связано с дальнейшим уменьшением численности черепах (особенно молодых животных «товарного» вида и размера) в традиционных местах их отлова в коммерческих целях, что делает подобную деятельность низко рентабельной.

В ходе работы нам были добровольно переданы 9 черепах для возвращения их в естественные места обитания. Одним из критериев выбора мест выпуска был юридический статус территории и фактическая обеспеченность ее охраной. В результате достигнута договоренность о сотрудничестве с руководством Кавказского государственного биосферного заповедника и с руководителем частного «Сафари-парка», расположенного на южном склоне Маркотхского хребта в окрестностях г. Геленджик. Территория парка, площадью 150 га, реально охраняется, а в штате организации имеются ветеринарные врачи. Чрезвычайно важно, что на этой территории до сих пор обитает жизнеспособная популяция черепах, о чем свидетельствуют обнаруженные остатки кладок яиц. На территорию парка выпущено 5 разновозрастных особей, а всего здесь помечено 14 животных.

В Кавказском заповеднике единичные особи сохранялись в дубняках Хостинского отдела вплоть до 1982 г. (Туниев, 1999). В настоящее время этот вид здесь и на большей части земель Большого Сочи считается исчезнувшим. Достигнуто соглашение с руководством заповедника о создании реабилитационного центра для черепах на базе вольерного комплекса заповедника, а в будущем — полноценного питомника для разведения черепах с целью последующей реинтродукции. На сегодняшний день сотрудникам заповедника передано 4 черепахи из числа добровольно переданных нам.

Анализ ситуации показал, что на данный момент ключевые места обитания средиземноморской черепахи (как и всего средиземноморского биоценотического комплекса) не обеспечены в должной мере территориальной охраной. Особенно это касается черноморского побережья Краснодарского края. Однако, сотрудниками горно-лесной лаборатории (г. Геленджик), спроектирован ряд ООПТ, утверждение и реальное создание которых существенно улучшило бы ситуацию на значительной части черноморского побережья. Кроме того, в настоящее время вновь поднимается вопрос о создании Утришского государственного заповедника, планировавшегося еще во времена Советского Союза. Создание данного заповедника стало бы оптимальным вариантом для сохранения ключевых мест обитания средиземноморской черепахи на северо-западе ареала.

В целом, реализация первого этапа проекта по изучению и охране средиземноморской черепахи на Западном Кавказе в 2006 г. прошла вполне успешно, получен целый ряд значимых результатов по большинству из основных направлений деятельности.

- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В., 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, распространение и природоохранный статус). С.-Пб.: Зоологический Институт РАН. 232 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Иценко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 416 с.
- Даревский И. С., 2001. Средиземноморская черепаха // Красная книга Российской Федерации (животные). М. С. 326—327.
- Красная книга Краснодарского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений, 1994. Краснодар: Краснодарское книжное изд-во. 285 с.
- Красная книга Республики Дагестан. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений, 1998. Махачкала: Дагестанское книжное изд-во. 338 с.
- Иноземцев А. А., Перешкольник С. Л., 1985. Современное состояние и перспективы охраны обитающей на черноморском побережье Кавказа черепахи *Testudo graeca* L. // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов: Сборник научных трудов. Калинин. С. 60—79.
- Леонтьева О. А., Сидорчук Е. А., 2002. Состав популяции и морфологические характеристики средиземноморской черепахи (*Testudo graeca nikolskii*) на полуострове Абрау // Биоразнообразие полуострова Абрау: Сборник научных трудов. М. С. 90—98.
- Пицунда-Мюссерский заповедник, 1987 (под ред. С. М. Бебия). М.: Агропримиздат. 190 с.
- Туниев Б. С., 1999. Земноводные и пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников. Вып. 81. Фауна Кавказского заповедника. М. С. 43—53.
- Zavialov E. V., Shlyakhtin G. V., 2004. Modern state and trends in the numbers of *Testudo graeca* in the natural boundary «Shirokaya Balka» (near Novorossiysk city) // Биологическое разнообразие Кавказа: Труды международной конференции. Т. 1. Нальчик. С. 128—129.

О РАЗМНОЖЕНИИ ЗМЕЙ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

А. Г. Бакиев

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

ON THE REPRODUCTION OF SNAKES OF THE VOLGA BASIN

A. G. Bakiev

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

The data on fecundity of the snakes living in the Volga basin are generalized. Cases of autumn pairing at *Natrix natrix* are marked. The question about type of sexual strategy in populations of *Vipera renardi* occupying the Volga basin is mentioned.

Согласно «Атласу пресмыкающихся Северной Евразии» (Ананьева и др., 2004), Волжский бассейн населяют 13 видов змей, включая гадюку Никольского, или лесостепную гадюку *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986. В настоящее время я принимаю как самостоятельные виды 12 из них (гадюка Никольского считается мной подвидом обыкновенной гадюки): западный удавчик *Eryx jaculus* (Linnaeus, 1758), песчаный удавчик *Eryx miliaris* (Pallas, 1773), обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758), водяной уж *N. tessellata* (Laurenti, 1768), обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti, 1768, узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773), палласов полоз *E. sauromates* (Pallas, [1814]), желтобрюхий, или каспийский полоз *Hierophis caspius* (Gmelin, 1789), ящеричная змея *Malpolon monspesulanus* (Hermann, 1804), обыкновенный щитомордник, или щитомордник Палласа *Gloydus halis* (Pallas, 1776), обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и восточная степная гадюка, или гадюка Ренарда *V. renardi* (Christoph, 1861).

К настоящему времени в литературе накопились сведения о размножении змей в различных районах Волжского бассейна. Многие материалы касаются сроков начала и окончания брачного периода, продолжительности беременности, дат откладки яиц и (или) рождения детенышей, плодовитости, размеров яиц и родившейся молодежи.

Публикации прошлых и последних лет с материалами о плодовитости змей Волжского бассейна увеличивают диапазон значений этой репродуктивной характеристики, указанный в сводках отечественных и зарубежных герпетологов по более обширным территориям, которые включают в себя бассейн Волги. Например, в сводной работе Н. Б. Ананьевой и соавторов (1998) для территории бывшего СССР указывается, что ящеричные змеи откладывают 5—20 яиц. Но В. А. Киреев (1983) пишет, что в Калмыкии самка ящеричной змеи откладывает до 24 яиц.

Анализ литературных источников с оригинальными сведениями, относящимися к Волжскому бассейну, и доступных коллекционных материалов, а также данных, полученных автором при содержании змей в серпентарии Института экологии Волжского бассейна РАН, позволяет охарактеризовать плодовитость змей Волжского бассейна лимитами, приведенными в табл. 1.

Отсутствие сведений о плодовитости обыкновенного щитомордника на территории рассматриваемого региона объясняется следующим. Хотя этот вид упоминается в бассейне Нижней Волги авторами многих источников, конкретная информация о найденных щитомордниках, а тем более их репродуктивные характеристики, при этом не приводятся; да и каких-либо реальных доказательств обитания щитомордников в Волжском бассейне, по-видимому, нет.

В условиях террариума от обыкновенных ужей и медянок иногда удается получить два приплода в год — от весеннего и осеннего спариваний. Опубликованы сведения о случаях спаривания обыкновенных ужей в конце лета — начале осени на территории Татарстана (Попов и др., 1954), Самарской (Павлов и др., 2004) и Тульской (Рябов, 2004) областей. Как сообщается в литературе (Даревский, 1985; Дунаев, Орлова, 2003), и у медянки в естественных условиях спаривание может происходить осенью, после чего сперматозоиды сохраняются в семяприемниках самки до весны, когда и происходит оплодотворение яиц. Случаи осеннего спаривания медянок в Волжском бассейне мне неизвестны.

Остается открытым вопрос о типе половой стратегии в популяциях восточной степной гадюки *V. renardi*, населяющих Волжский бассейн (Гаранин и др., 2004). Предполагается, что гадюки комплекса *ursinii*, к которому относится *V. renardi*, принадлежат к группе с типом половой стратегии,

Таблица 1. Плодовитость змей Волжского бассейна.

Вид	Число яиц в кладке или новорожденных	Источник информации
Западный удавчик	5—10	Коллекция Зоомузея МГУ (№ 4557); Киреев (1983)
Песчаный удавчик	8—12	Кубанцев и др. (1962); Киреев (1983)
Обыкновенный уж	4—32	Павлов и др. (2004); Рябов и др. (2002)
Водяной уж	4—17	Наши данные; Шляхтин и др. (2005)
Обыкновенная медянка	6—11	Приклонский и др. (1997); наши данные
Узорчатый полоз	3—16	Шляхтин и др. (2005); Кубанцев и др. (1962)
Палласов полоз	7—16	Киреев (1983)
Каспийский полоз	5—18	Кубанцев и др. (1962); Божанский (2004)
Ящеричная змея	6—24	Киреев (1983)
Обыкновенная гадюка	2—23	Верещагин, Громов (1947); наши данные
Гадюка Ренарда	3—19	Наши данные

свойственной для *V. aspis*. При «*aspis*»-типе развитие мужских половых продуктов начинается уже летом с достижением максимально возможной зрелости за сезон в осеннее время. При этом основной период сперматоцитогенеза и спермиогенеза протекает в течение лета — осени, и к окончанию сезона активности у самцов могут обнаруживаться зрелые половые продукты. Данный тип половой стратегии в целом характерен для гадюк, обитающих в областях с достаточно мягким и ровным умеренным климатом. В более суровых условиях у гадюк в ходе эволюции развился «*berus*»-тип половой стратегии, характеризующийся временным разрывом (период зимовки) между сперматоцитогенезом и спермиогенезом, и окончательное созревание половых продуктов наступает непосредственно перед началом весеннего спаривания. Не исключено, что в некоторых популяциях гадюк Ренарда на территории Волжского бассейна будет выявлен «*berus*»-тип. Особый интерес для исследований в этом плане представляют популяции *V. r. bashkirovi*, обитающие в бассейне Средней Волги на северном пределе распространения вида.

- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 576 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В., 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). С.-Пб. 232 с.
- Божанский А. Т., 2004. Полоз желтобрюхий *Coluber caspius* Gmelin, 1789 // Красная книга Волгоградской области. Т. 1. Животные. Волгоград. С. 89.
- Верецагин Н. К., Громов И. М., 1947. Заметки по биологии рептилий в бассейне Шексны // Природа. № 1. С. 71—72.
- Гаранин В. И., Павлов А. В., Бакиев А. Г., 2004. Степная гадюка, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН. С. 61—90.
- Даревский И. С., 1985. Семейство Ужеобразные змеи (Colubridae) // Жизнь животных. Изд. 2-е. Т. 5. Земноводные. Пресмыкающиеся. М. С. 280—311.
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф., 2003. Разнообразие змей (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ. 376 с.
- Киреев В. А., 1983. Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста: Калмыцкое кн. изд-во. 112 с.
- Кубанцев Б. С., Уварова В. Я., Косарева Н. А., 1962. Животный мир Волгоградской области. Наземные позвоночные животные. Волгоград: Волгоградское книжное изд-во. 192 с.
- Павлов А. В., Гаранин В. И., Бакиев А. Г., 2004. Обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) // Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН. С. 29—37.

- Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П. и др.*, 1954. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 3. Казань: Таткнигоиздат. С. 7—217.
- Приклонский С. Г., Панченко И. М., Онуфрениа М. В.*, 1997 К герпетофауне Окского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов: Материалы научно-практич. конф., посвященной 70-летию Воронежского биосф. гос. заповедника. Воронеж. С. 103—104.
- Рябов С. А.*, 2004. К вопросу об экологии рептилий Тульской области // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков: Сб. науч. тр. Вып. 4. Тула: Гриф и К. С. 66—68.
- Рябов С. А., Мильто К. Д., Барабанов А. В.*, 2002. Современные данные о герпетофауне Тульской области // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков: Сборник науч. трудов. Вып. 2. Тула. С. 58—69.
- Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е.*, 2005. Амфибии и рептилии: Учебное пособие / Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. 116 с.

ИССЛЕДОВАНИЕ ФАУНЫ И ЭКОЛОГИИ ЯЩЕРИЦ В ЮЖНОМ ВЬЕТНАМЕ

В. В. Бобров

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва

INVESTIGATIONS OF FAUNA AND ECOLOGY OF LIZARDS IN SOUTH VIETNAM

V. V. Bobrov

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

This paper presents results of lizards investigations in South Vietnam conducted from 8 October 2001 to 1 April 2005. Lists of species were compiled after several one-month and more short visits in different sites of South Vietnam. Totally 36 lizard species were identified. Data on seasonal changes in species density are described in most studied site — Cat Tien Biosphere Reserve. Data on records of some rare lizard species (*Dixonius melanostictus*, *Dibamus deharvengi* and *Riopa corpulenta*) are given.

В период с 8 октября 2001 г. по 1 апреля 2005 г. изучали биоразнообразие ящериц Южного Вьетнама в рамках Программы Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра: «Исследование современного состояния и биологического разнообразия экосистем Вьетнама, включая изучение экологических последствий химической войны». За это время проведены экспедиционные работы в 10 точках 8 провинций (рис. 1). Кроме того, кратковременные наблюдения и сбор материала проведены еще в нескольких пунктах (национальные парки Би Дуп — Нуй Ба и Нуй Ба Ден, участок Тай Кат Тьен биосферного резервата Кат Тьен).

Исследование биоразнообразия ящериц некоторых районов Южного Вьетнама. Всего обнаружено 36 видов ящериц 22 родов 6 семейств, т. е. около трети всей фауны Вьетнама. Наиболее богато представлено семейство сцинковых (Scincidae) — 12 видов, далее следуют агамовые (Agamidae) и гекконы (Gekkonidae) — по 10 видов. Лишь 4 вида (*Gekko gecko* (Linnaeus, 1758), *Hemidactylus frenatus* Duméril et Bibron, 1836, *Mabuaya macularia* (Blyth, 1853) и *Mabuaya multifasciata* (Kuhl, 1820)) обнаружены во всех районах исследований. Еще один вид (*Calotes versicolor* (Daudin, 1802)) отсутствует только в одной точке (на островах заповедника Хон Мун). Многие виды были обнаружены только в каком-то одном из исследованных районов. Наибольшее число таких видов найдено на острове Фу Куок (5 видов из 22 — *Cyrtodactylus intermedius* Smith, 1917, *Hemiphyllodactylus typus cha-paensis* Bourret, 1937, *Draco* sp. 2, *Dasia olivacea* Gray, 1839 и *Sphenomorphus*

sp. 2). Наибольшим разнообразием характеризуются два района — участок Нам Кат Тьен биосферного резервата Кат Тьен и национальный парк Фу Куок, расположенный на одноименном острове (по 22 вида). Наименьшее число видов (7) наблюдалось в мангровом лесу в биосферном резервате Кан Зьо. Данные по распространению ящериц в изученных районах приведены в табл. 1.

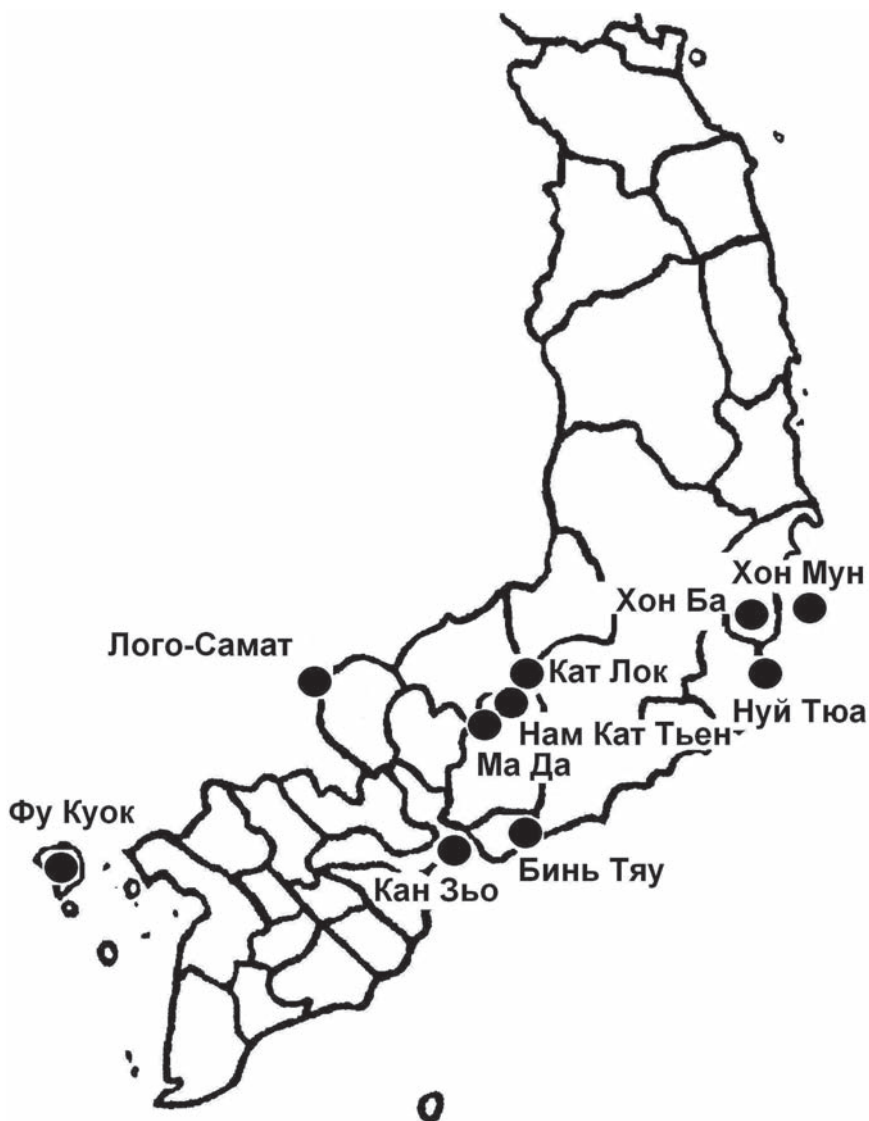


Рис. 1. Карта районов исследований.

Таблица 1. Виды ящериц, отмеченные в изученных районах Южного Вьетнама.

Виды	Районы исследований										
	Фу Кюк	Ло Го - Са Мат	Кат Лок	Нам Тьен	Кат Тьен	Ма Да	Кан Зью	Бинь Тяу	Нуй Тюа	Хон Ба	Хон Мун
Семейство Gekkonidae											
<i>Coxymotus platurus</i> (Schneider, 1792)	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cyrtodactylus intermedius</i> Smith, 1917	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cyrtodactylus irregularis</i> Smith, 1921	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Dixonius melanostictus</i> (Taylor, 1962)	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Dixonius siamensis</i> (Boulenger, 1898)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Gehyra mutilata</i> (Wiegmann, 1834)	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Gekko gecko</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hemidactylus bowringii</i> (Gray, 1845)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Hemidactylus frenatus</i> Duméril et Bibron, 1836	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hemiphyllodactylus typus charpaensis</i> Bourret, 1937	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ptychozoon trinitaterra</i> Brown, 1999	+	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—
Семейство Dibamidae											
<i>Dibamus deharvengi</i> Ineich, 1999	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Семейство Agamidae											
<i>Acanthosaura lepidogaster</i> (Cuvier, 1829)	+	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Acanthosaura capra</i> Günther, 1861	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Calotes mystaceus</i> Duméril et Bibron, 1837	—	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+
<i>Calotes versicolor</i> (Daudin, 1802)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Draco blanfordii indochinensis</i> Smith, 1928	+	+	+	+	+	+	—	+	—	+	—
<i>Draco maculatus haasei</i> Boettger, 1893	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Draco</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Draco</i> sp. 2	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leiolepis guttata</i> Cuvier, 1829	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>Physignathus cocincinus</i> Cuvier, 1829	+	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—

Семейство Lacertidae										
<i>Takydromus sexlineatus ocellatus</i> (Guérin-Meneville, 1829)	+	+	+	+	+	—	+	—	+	+
Семейство Scincidae										
<i>Dasia olivacea</i> Gray, 1839	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lipinia vittigera microcerca</i> (Boettger, 1901)	+	+	+	+	+	—	+	—	+	—
<i>Lygosoma quadrupes</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mabuya longicaudata</i> (Hallowell, 1856)	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+
<i>Mabuya macularia</i> (Blyth, 1853)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mabuya multifasciata</i> (Kuhl, 1820)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Riopa bowringii</i> (Günther, 1864)	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Riopa corpulenta</i> (Smith, 1921)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scincella ochracea</i> (Bourret, 1937)	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Sphenomorphus maculatus mitanensis</i> (Annandale, 1905)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sphenomorphus</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Sphenomorphus</i> sp. 2	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Семейство Varanidae										
<i>Varanus nebulosus</i> (Gray, 1831)	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Varanus salvator</i> (Laurenti, 1768)	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—
ИТОГО	22	12	10	22	11	7	17	11	17	11

Условные обозначения: «+» — вид найден на территории заповедника или национального парка; «—» — вид не найден на его территории.

Исследование сезонных изменений в составе сообщества ящериц тропического леса. Наиболее полные данные получены на участке Нам Кат Тьен биосферного резервата Кат Тьен, где проведены исследования во все сезоны года (6—15 марта, 4—16 июня, 15—25 сентября и 28 ноября — 25 декабря 2002 года; 14 января — 8 февраля, 20 мая — 3 июня и 11—21 июля 2003 года; 14—24 мая и 10—14 октября 2004 года; и 11—18 января 2005 года) и сделан вывод о значительных изменениях в составе сообщества типичного для этого участка лагерстремиевого леса по сезонам года: число и видов, и особей ящериц значительно выше во время сезона дождей. Также следует отметить резкую смену доминирующих видов в разные сезоны года (табл. 2).

Находки редких видов. Во время исследования сделано несколько интересных находок редких видов, известных ранее по единичным экземплярам. Собранный материал передан в Зоологический музей МГУ (ЗММУ).

Dixonius melanostictus (Taylor, 1962) описан из Таиланда (Taylor, 1962). Впервые был обнаружен во Вьетнаме во время работ Тропического центра

Таблица 2. Доминирующие виды ящериц в разные сезоны года в лагерстремиевом лесу участка Нам Кат Тьен (Биосферный резерват Кат Тьен).

Сезоны	Климатические и природные условия	Доминирующие виды
Сухой сезон (январь — март)	Осадков не выпадает; многие деревья сбрасывают листву; под пологом леса лежит обильный слой сухого опада	<i>Sphenomorphus maculatus mitanensis</i> <i>Draco blanfordii indochinensis</i> <i>Mabuya macularia</i>
Переходный от сухого сезона к сезону дождей (апрель)	Дожди идут практически ежедневно, однако продолжаются незначительное время суток (в среднем — 3—4, максимально — до 8 часов в сутки); обильный слой опада, лежащий под пологом леса, практически все время в течение суток остается влажным	<i>Draco blanfordii indochinensis</i> <i>Mabuya macularia</i> <i>Sphenomorphus maculatus mitanensis</i>
Сезон дождей (май — сентябрь)	Дожди идут ежедневно (в среднем по 6—8, максимально — до 10 часов в сутки); появляются водотоки (один — шириной 5 м); какие-то участки постоянно скрыты под водой; опада во многих местах нет	<i>Scincella ochracea</i> <i>Sphenomorphus maculatus mitanensis</i> <i>Acanthosaura lepidogaster</i>
Переходный от сезона дождей к сухому сезону (октябрь — декабрь)	Дожди идут не ежедневно и продолжаются незначительное время суток (в среднем — 1—2 часа, максимально — до 3 часов в сутки)	<i>Scincella ochracea</i> <i>Sphenomorphus maculatus mitanensis</i> <i>Gekko gekko</i>

в лесхозе Ма Да (ныне входит в буферную зону биосферного резервата Кат Тьен, провинция Донг Най) в 1990 г. (Bobrov, 1992). Во время наших исследований в 2004 и 2005 гг. в заповеднике Бинь Тяу — Фьюк Быу (провинция Ба Рия — Вунг Тау) установлено, что этот геккон (материал: ЗММУ-Р. 11932—11933) является самым массовым видом ящериц в сухом диптерокарповом лесу, обитая в листовом опаде. От двух других представителей рода во вьетнамской фауне отличается наличием 9 преанальных пор (у *D. siamensis* (Boulenger, 1898) и *D. vietnamensis* Das, 2004 их 6—7).

Dibamus deharvengi Ineich, 1999 был описан в конце XX века из заповедника Бинь-Тяу — Фьюк Быу (Ineich, 1999). Во время экспедиции Тропического центра в этот заповедник в 2005 году два экземпляра этой червеобразной ящерицы (материал: ЗММУ-Р. 11980) были добыты во время исследований фауны почвенных беспозвоночных на глубине 10—15 см. По своим признакам добытые экземпляры соответствуют описанию голотипа, в частности, имеют преанальные поры, по одному заглазничному щитку с каждой стороны; первый нижнегубной щиток у них окружен сзади двумя чешуями, не считая заподбородочного щитка; ширина лобного щитка почти равна ширине лобно-носового; межтеменной щиток по размеру не отличается от окружающих его сзади спинных чешуй.

Riopa corpulenta (Smith, 1921) описана в из окрестностей города Дала-та (Smith, 1921), где типовой экземпляр был добыт под лежащим на земле бревном на высоте 1500 м н. у. м. По нашим наблюдениям, этот вид обычен в тропическом лесу на высотах 600—800 м н. у. м. в горном массиве Хон Ба (провинция Кхань Хоа) (материал: ЗММУ-Р. 11538), где обитает в опаде и под лежащими бревнами на земле. Найден также в лагерстремиевом лесу в биосферном резервате Кат Тьен (материал: ЗММУ-Р. 11535). От других вьетнамских риоп с гладкой чешуей отличается наличием шести верхнегубных щитков (у *R. bowringii* (Günther, 1864) и *R. angeli* Smith, 1937 их семь).

Bobrov V. V., 1992. Notes on lizards (Reptilia, Sauria) from Southern Vietnam // J. Bengal Natur. Hist. Soc., New Ser. Vol. 11. № 1. P. 17—24.

Ineich I., 1999. Une nouvelle espece de *Dibamus* (Reptilia, Squamata, Dibamidae) du Vietnam // Bull. Soc. Zool. Fr. Vol. 124. № 3. P. 279—286.

Smith M. A., 1921. New or little-known reptiles and amphibians from South Annam (Indo-China) // Proc. Zool. Soc. London. P. 423—440.

Taylor E. H., 1962. New oriental reptiles // University of Kansas Science Bulletin. Vol. 43. P. 209—263.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДИСТАНЦИИ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ У АМФИБИЙ

Л. Я. Боркин¹, С. Н. Литвинчук²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург

GENETIC DISTANCE AND SPECIATION IN AMPHIBIANS

L. J. Borkin¹, S. N. Litvinchuk²

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

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

Numerous data on genetic distances (Nei, 1972, 1975, 1978) in amphibians, taken from the literature and own studies, are reviewed. The level of divergence is associated with genetic distance (D). Such a correlation is more evident in the case of the comparison of samples (local populations, subspecies, full species) belonging to the same amphibian phylogenetic lineage (species group or genus). As a rule, the minimum genetic distance between species exceeds 0.15. However, D values vary markedly across the species groups and genera of amphibians. Theoretically, no sound reason exists to establish any genetic distance value as a clear species border. Genetic distance limits in urodeles and anurans ($D = 0.12-4.50$ vs. $0.03-1.59$, respectively) seem to be different. Genetic distance in amphibians seems to be larger than that in other vertebrates, although reptiles are less studied. The variation in genetic distance is analysed in terms of speciation stage and mode of speciation (allopatric, sympatric, cryptic, and polyploid species). The use of genetic distance *per se* may result in inadequate taxonomy. However, genetic distance may be a good indicator of divergence between populations and an useful tool for taxonomic conclusions together with other approaches.

Синтетическая теория эволюции сформировалась к середине XX века на базе синтеза классического дарвинизма и генетики. Наиболее удачное обобщение этой теории было представлено в книге Э. Майра (1968). Однако она не смогла решить вопрос о количественной оценке уровня дивергенции между видами. Требовалось разработать такой подход, который в одинаковой степени мог бы применяться к животным из самых разных групп, от простейших до млекопитающих, и давать сравнимые результаты. Очевидно, что его нельзя разработать на основе морфологических признаков, поскольку они могут быть совершенно не похожи у различных животных. Поэтому не удивительно, что современный этап развития эволюционной теории начался благодаря применению молекулярно-биохимических методов.

Открытие генетического кода и развитие метода электрофореза белков (см. Аронштам и др., 1977) дали возможность количественно оцени-

вать генетические изменения, происходящие в процессе видообразования, а также степень генетической дивергенции между разными видами и даже близкими родами. Вскоре был разработан целый ряд показателей (например, коэффициенты Кавалли-Сфорца и Эдвардса, Роджера и т. д.). Однако наибольшее распространение получили формулы, которые предложил американский специалист в области математической популяционной генетики Масатоши Ней (Nei, 1972, 1975, 1978). Популярность метода Ней, который его коллегами считается самым лучшим, объясняется простотой формулировки, легкостью применения и ясностью биологического смысла (Кимура, 1985). Метод Ней позволяет анализировать эволюционные изменения за большой промежуток времени, когда важное значение имеет кумулятивный эффект мутаций.

Для оценки степени генетической дифференциации между популяциями (видами) М. Ней предложил два показателя: генетическое сходство (genetic identity, I) и генетическая дистанция (genetic distance, D). Последнюю в переводной русской литературе называют также «генетическим расстоянием» (Айала, 1984; Кимура, 1985).

Генетическое сходство (I) отражает долю структурных генов, идентичных в сравниваемых популяциях. Математически оно представлено формулой $I = I_{ab} / \sqrt{I_a I_b}$, где a и b — частоты аллелей в двух сравниваемых популяциях, и варьирует от 0, когда у обеих популяций нет общих аллелей, до 1, когда частоты всех аллелей у них одинаковы. Практическую методику подсчета с объяснениями можно найти в соответствующих руководствах по эволюционной генетике (например, Айала, 1984; Айала, Кайгер, 1988).

Генетическая дистанция вычисляется через натуральный логарифм генетического сходства как $D = -\ln I$ и может принимать значения от 0, когда нет никаких аллельных замещений, до бесконечности. Это связано с тем, что в процессе эволюции, протекающей в течение длительного времени, аллели в каждом локусе могут неоднократно полностью замещаться.

Генетические дистанции и процесс дивергенции. На основании литературных данных Ней (Nei, 1975; Кимура, 1985) определил стандартные генетические дистанции на разных уровнях дивергенции. Выяснилось, что $D = 0.00$ — 0.05 между географическими популяциями («расами»), 0.02 — 0.20 между подвидами, 0.1 — 2.0 между видами, а генетическое расстояние между родами превышает 1. Явные различия в усредненных значениях генетических дистанций на разных уровнях дивергенции (локальные популяции, подвиды, морфологически выраженные виды) были получены в ходе изучения видообразования у дрозофил, американских саламандр и других животных (Айала, 1984; Айала, Кайгер, 1988). Сопоставление разных уровней генетической дифференциации у хвостатых и бесхвостых амфибий из 11 семейств, проведенное нами (Халтурин и др., 2003, табл. 5), также подтвердило в целом положительную корреляцию между значениями генетических дистанций и уровнем дивергенции, хотя имело место

сильное перекрыwanie значений. Суммарно оказалось, что между популяциями $D = 0.00—0.63$, между подвидами $0.04—0.67$, а между видами одного рода $0.11—4.50$.

Переход на усредненные значения на основе несколько другого массива данных, включающего и полученные нами для родов *Pelobates*, *Bufo*, *Hyla* и *Rana* (62%), довольно ясно продемонстрировал, что чем выше уровень дивергенции между популяциями, тем больших значений достигают генетические дистанции (рис. 1). Действительно, между локальными популяциями внутри подвидов $D = 0.045$ (размах $0.000—0.237$, $\sigma = 0.047$, $n = 1728$), между подвидами $D = 0.179$ ($0.000—0.485$, $\sigma = 0.073$, $n = 739$), тогда как между видами $D = 0.499$ ($0.017—2.173$, $\sigma = 0.287$, $n = 2735$). Любопытно, что среднее значение генетической дистанции примерно утраивается при переходе от одного уровня к другому. М. Файт (Veith, 1996) сопоставил усредненные значения генетических различий между видами в нескольких родах европейских амфибий. Генетическая дистанция у них варьировала от 0.4 до 1.2. Как видно, нижняя граница примерно совпадает с нашими данными. В качестве примера можно привести случай с саламандрами (*Salamandra salamandra* complex), у которых виды имели D больше 0.5, а подвиды меньше этого значения (Veith, 1994, 1996).

Перекрытие значений генетических дистанций между разными уровнями дивергенции заметно уменьшается, если анализировать сопоставимые данные не суммарно, а только в пределах близкородственных групп (эволюционных линий). Например, среди трех видов зеленых лягушек (*Rana nigromaculata* complex) Дальнего Востока $D = 0.029—0.177$ между популяциями, $0.075—0.480$ между подвидами и $0.293—0.838$ между видами, а их отличие от европейских видов оказалось еще выше: $D = 1.183—2.173$ (Nishioka, Sumida, 1992). У трех видов дальневосточных квакш (*Hyla*) $D = 0.012—0.201$ между популяциями и $0.596—1.360$ между видами (Nishioka et al., 1990). У бурых лягушек группы *Rana temporaria* $D = 0.005—0.182$ между популяциями, $0.260—1.396$ между видами группы и $1.534—2.913$ между бурыми лягушками и видом *Rana latouchii* (Nishioka et al., 1992), который сейчас относится к другому (под)роду *Hylarana*.

Существует ли минимальный порог вида? Анализ более чем 8000 генетических дистанций в разных группах растений и животных показал, что в 98% случаев внутривидовые дистанции меньше 0.10, а межвидовые больше 0.15 (Thorpe, 1982). Сопоставив данные по североамериканским безлегочным саламандрам, Р. Хайтон (Highton, 1989, 1990) также пришел к выводу о том, что популяции, генетические различия между которыми достигают 15% и более (т. е. $D \geq 0.15$), следует относить к разным видам. Минимальные значения генетических дистанций, полученные при парном сравнении обычных видов амфибий из 11 семейств (Халтурин и др., 2003), варьируют от 0.11 в роде *Telmatobius* (Leptodactylidae) до 1.10 в роде «*Ranidella*» (= *Crinia*) из австралийского семейства Myobatrachidae. Однако са-

мые низкие значения генетической дистанции ($D = 0.03$) были выявлены при сравнении двух видов южноамериканского рода *Batrachophrynus* из семейства Leptodactylidae (Sinsch, Juraske, 1995). Таким образом, значения минимальной генетической межвидовой дистанции среди амфибий могут различаться на порядок!

Установление критического порога в 15% генетических различий, по достижению которого сравниваемые популяции якобы можно относить к разным видам, вызвало серьезную критику. Справедливо утверждалось (например, Frost, Hillis, 1990; Veith, 1996), что использование условных критериев сходства для определения границ вида не имеет никаких теоретических предпосылок в современной эволюционной теории и бесперспективно на практике. Действительно, формальный подход к оценке таксономического статуса, основанный на абсолютизации минимального значения межвидовых генетических дистанций, можно оценивать как современное проявление типологической концепции вида, давно отвергнутой в эволюционной систематике (см. Майр, 1968; Боркин, 1984). Однако пренебрегать данными о генетических дистанциях, на наш взгляд, также не стоит.

Указывают ли генетические дистанции на уникальность амфибий? Ф. Айала (1984; Айала, Кайгер, 1985) сопоставил генетические дистанции в разных группах животных (по данным на 1975 год). Если взять средние значения генетических различий между видами и близкородственными родами у позвоночных в нарастающем порядке, то у млекопитающих $D = 0.559$, саламандр 0.742, рыб 0.760, рептилий 0.988. Как видим, наиболее сильно различаются виды рептилий, затем примерно на одном уровне идут саламандры и рыбы. Наивысшие средние значения среди животных, кстати, были обнаружены у дрозофил (1.060).

В другой работе по сравнению генетических дистанций у разных позвоночных (Awise, Aquadro, 1982), основанной на большем материале, были получены совсем другие результаты. Оказалось, что виды амфибий (510 парных сравнений) различаются друг от друга в целом заметно сильнее, чем другие животные. Усредненная генетическая дистанция у них ($D = 1.12$) была более чем в 2 раза больше, чем у рептилий (0.51), почти в 3—4 раза больше, чем у рыб (0.36) и млекопитающих (0.30) и более чем в 10 раз больше, чем у птиц (0.10). Другие авторы (Mindell et al., 1990) также подчеркивали, что амфибии демонстрируют наибольшую генетическую дивергенцию (0.809) между родами среди всех наземных позвоночных (рептилии — 0.438, птицы — 0.118, млекопитающие — 0.330).

Согласно нашей сводке (Халтурин и др., 2003, табл. 5), суммирующей значительно больший массив данных, чем ранее (Awise, Aquadro, 1982), размах значений генетических дистанций между видами даже несколько расширился ($D = 0.03—4.50$ против 0.1—3.0). Интересно, что пределы у хвостатых и бесхвостых амфибий не совпадают и у первых они выше, чем у вторых: $D = 0.12—4.50$ против 0.03—1.59. В другом обработанном нами

массиве с преобладанием наших собственных данных (2718 парных сравнений) размах изменчивости был уже (0.017—2.173). Возможно, это связано с тем, что в нем доминируют данные по Ануга.

Другие сведения также заставляют с определенной осторожностью воспринимать выводы о резких различиях в межвидовых генетических дистанциях между амфибиями и другими классами позвоночных. Например, в цитированной статье (Avisé, Aquadro, 1982) рептилии были представлены всего лишь 5 родами ящериц и амфисбен (87 парных сравнений), у которых генетические дистанции варьировали от 0.013 до 1.704. Однако по данным 528 парных сравнений 33 видов лазающих полозов Старого Света (Helfenberger, 2001) генетические дистанции между видами этих змей в пределах рода в среднем составляли от 0.536 (*Coronella*) до 1.311 (*Elaphe*) при размахе $D = 0.176—2.944$, что заметно превышает указываемые ранее показатели (см. Боркин, 2003).

Таким образом, очевидно, что, с одной стороны, выводы о заметных различиях в генетических дистанциях между разными классами позвоночных нуждаются в перепроверке на большем материале, чем это было ранее. С другой стороны, нет сомнений в том, что по сравнению с другими позвоночными птицы, например, действительно, демонстрируют исключительно невысокую генетическую дифференциацию на уровне видов, сравнимую с уровнем межпопуляционных различий, например, у амфибий. В пользу некоторой (цитогенетической) особенности амфибий может служить тот факт, что иммунологически на видовом уровне они различаются значительно сильнее, чем млекопитающие. Кроме того, амфибии обладают необычайно широким размахом размера генома и известной консервативностью кариотипов. Наконец, для них характерен широкий спектр модусов видообразования, в том числе связанных с четной полиплоидией и гибридизацией (Боркин, 2001). Можно предполагать, что скорость видообразования у амфибий заметно ниже, чем у млекопитающих, с чем, возможно, и связаны различия в генетических дистанциях.

Генетические дистанции, модусы видообразования и категории видов.

В настоящее время общепринято, что так называемое аллопатрическое (или географическое) видообразование наиболее широко распространено среди животных (Майр, 1968). Ф. Айала был, по-видимому, одним из первых, кто применил данные по генетическим дистанциям для анализа этого модуса видообразования. Он (Айала, 1984; Айала, Кайгер, 1985) выделил в микроэволюционном процессе две стадии. На первой из них обмен генами между популяциями в пределах вида по каким-либо причинам прерывается. В ходе дивергенции изолированных популяций происходит их генетическая дифференциация как следствие адаптации к местным различающимся условиям, а также дрейфа генов. По мере накопления генетических различий в качестве побочного результата дивергенции возникают механизмы репродуктивной изоляции. На второй стадии ранее географически разобщен-

ные (аллопатрические) популяции приходят в соприкосновение. В зоне их контакта естественный отбор работает на усиление репродуктивной изоляции между ними, большей частью вплоть до ее полного завершения, что означает появление новых видов и, тем самым, завершение видового цикла. Ареалы репродуктивно изолированных видов могут уже перекрываться в значительной мере. Если на первой стадии описанного видового цикла репродуктивная изоляция развивается в форме так называемых постзиготических механизмов, то на второй преимущественно в форме презиготических, которые, добавим, контролируются чаще всего значительно меньшим количеством генов.

В качестве примера была приведена генетическая дифференциация на разных стадиях эволюционной дивергенции, в том числе и американских саламандр (Айала, 1984; Айала, Кайгер, 1985). Выше мы также описали положительную связь между величиной генетических дистанций и уровнем дивергенции. Приведенные нами примеры явно отражают географическое видообразование у амфибий (см. также Литвинчук и др., 2007). На примере *Salamandra salamandra* было показано, что по мере пространственной удаленности популяций генетическая дистанция между ними увеличивается. Однако чем больше географическое расстояние, тем в большей степени исторические факторы могут влиять на значения генетической дистанции (Veith, 1994).

На рис. 1 сопоставлены генетические дистанции на разных уровнях аллопатрического видообразования, полученные преимущественно нами. Можно заметить, что хотя виды и отличаются от внутривидовых группировок (популяции и подвиды), однако их разные категории — аллопатрические, парапатрические и симпатрические виды — не расположены линейно по мере нарастания дистанций. Более того, симпатрические виды, которые по своей сути должны быть наиболее дивергентными, в среднем различаются даже немного меньше, чем парапатрические и аллопатрические. Возможно, это связано с неоднородностью темпов дивергенции в разных эволюционных линиях амфибий. Кроме того, в эту группу по формальному признаку разобщенности ареала попадают не только сестринские виды, находящиеся на аллопатрической стадии процесса видообразования, но и виды более отдаленного родства.

Следует заметить, что вопрос о статусе аллопатрических форм является камнем преткновения для так называемой биологической концепции вида (см. Майр, 1968). Он более позитивно решается в случае концепции эволюционного вида, но чисто кладистический подход приводит к завышению числа таких видов за счет возможных подвидов. По мнению Д. Вэйка (Wake, 1981), решение статуса аллопатрических форм на основе только условных значений генетической дистанции может привести к хаосу в таксономии.

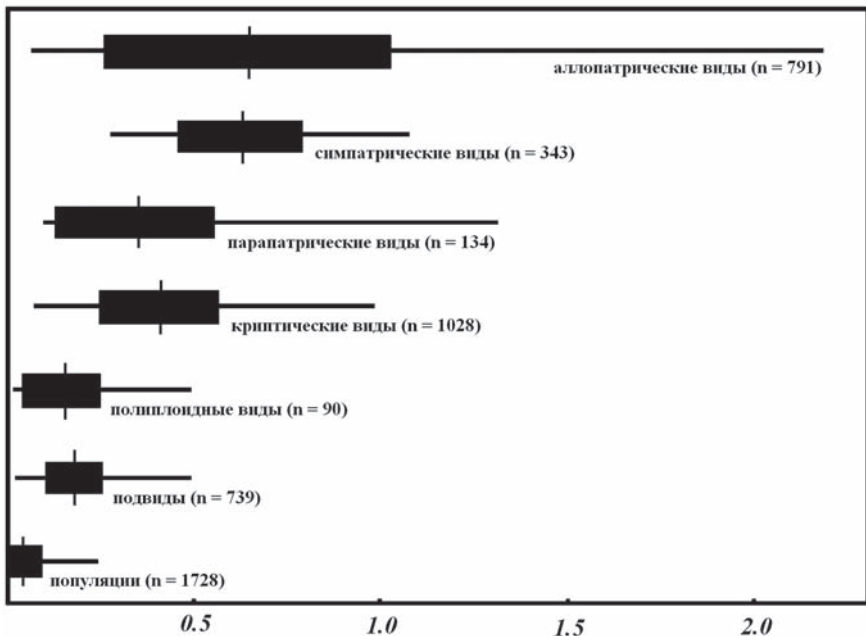


Рис. 1. Генетические дистанции (среднее \pm σ и размах изменчивости) на разных уровнях дивергенции и в разных категориях видов у амфибий ($n = 4853$ парных сравнений).

Обычно в ходе географического видообразования дивергенция популяций затрагивает самые разные признаки, в первую очередь внешнеморфологические. Однако, и как выясняется, не так уж редко, среди амфибий встречаются виды, которые весьма похожи друг на друга в такой степени, что их нельзя надежно идентифицировать. Такие виды получили название криптических (Боркин и др., 2004). Нами процесс криптического видообразования был изучен на примере чесночниц, где под названием *Pelobates fuscus* были обнаружены две морфологически сходные формы, четко различающиеся по размеру генома, аллозимам и географическому распространению (Боркин и др., 2001; Borokin et al., 2003; Халтурин и др., 2003; Lada et al., 2005; Литвинчук и др., 2007). В данном случае мы также наблюдаем положительную корреляцию между уровнем дивергенции и значением генетической дистанции (рис. 2).

Действительно, различия между локальными популяциями *Pelobates fuscus* меньше, чем различия между линиями западной формы, а те в свою очередь меньше, чем различия между криптическими западной и восточной формами. Любопытно, что последние генетически различаются сильнее, чем два подвида другого вида *Pelobates syriacus*. Наибольшую степень дивергенции показывают морфологически различимые виды *Pelobates fuscus* и *Pelobates syriacus*.

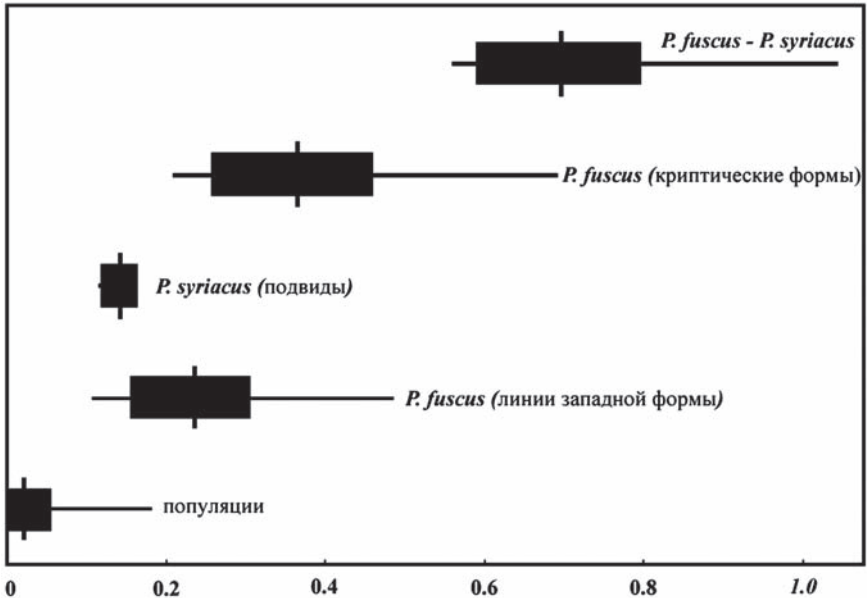


Рис. 2. Генетические дистанции у чесночниц рода *Pelobates*.

Более сложной оказалась ситуация в группе зеленых лягушек, обитающих на западе Палеарктики (рис. 3). Генетические дистанции между криптическими видами, особенно в случае их аллопатрии, оказались выше, чем между морфологически выраженными парапатрическими видами. Криптические аллопатрические виды дивергировали по аллозимам примерно в такой же степени, что и обычные симпатрические, но в явно меньшей степени, чем морфологические аллопатрические виды. Это не совсем укладывается в схему генетической дифференциации в процессе видообразования, предложенную Ф. Айалой.

Интересной особенностью амфибий, как и рыб, является полиплоидное видообразование, открытое относительно недавно. Этот необычный модус характеризуется даже обнаружением рядов четной полиплоидии (например, в африканском роде *Xenopus*). Нами были использованы данные по диплоидно-тетраплоидным комплексам среднеазиатских зеленых жаб группы *Bufo viridis* и североамериканским квакшам *Hyla chrysoscelis* ($2n$) — *Hyla versicolor* ($4n$). У квакш средняя генетическая дистанция между $2n$ и $4n$ популяциями равна 0.080 (0.017—0.199, $\sigma = 0.042$) при 53 парных сравнениях (Ralin et al., 1983), а у жаб 0.195 (0.047—0.482), $\sigma = 0.099$, $n = 51$ (Межжерин, Писанец, 1995). В целом генетические дистанции между диплоидными и тетраплоидными видами оказались невысокими и примерно равны различиям, характерным для обычных подвидов (рис. 1). Возможно, это обусловлено относительно недавним по времени процессом

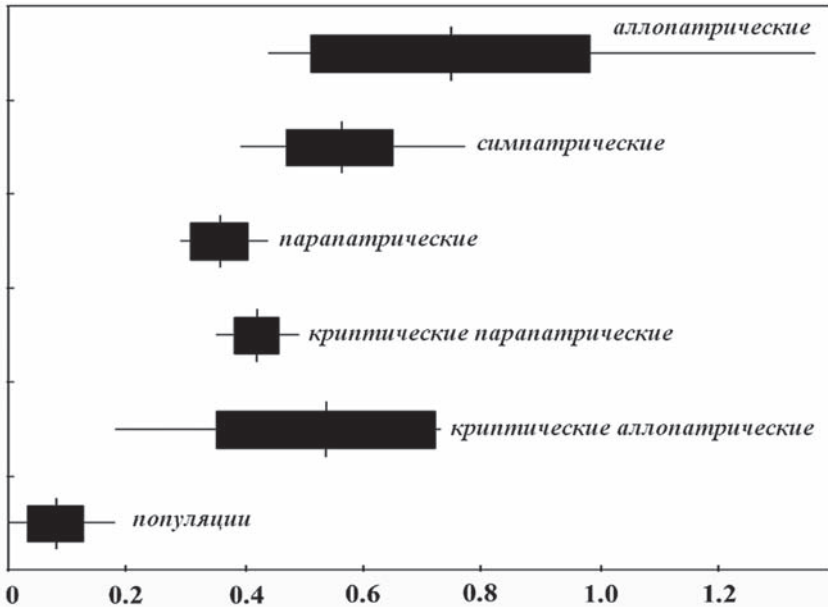


Рис. 3. Видообразование у зеленых лягушек группы *Rana ridibunda* западной Палеарктики (по данным Beerli, 1994).

образования тетраплоидных видов или тем, что геномы диплоидных и тетраплоидных видов весьма близки и соотносятся как предок и потомок.

Выводы. Как наши, так и многочисленные литературные данные явно указывают на то, что имеется определенное положительное соответствие между величиной генетической дистанции и уровнем дивергенции (эволюционным статусом) популяций. В пределах каждой из эволюционных линий, включающей близкородственные формы, генетические различия между локальными популяциями, как правило, ниже, чем между разными подвидами, а те в свою очередь, как правило, ниже, чем между морфологически выраженными видами.

Тем не менее, теоретически нельзя обосновать, с какого критического порога те или иные значения генетических дистанций будут явно указывать на принадлежность сравниваемых популяций к разным видам. На практике минимальные значения межвидовых генетических дистанций, обнаруженные в разных родах амфибий, могут заметно различаться. Это означает, что сами по себе генетические дистанции, как и любые другие признаки, не могут служить абсолютным критерием вида.

Формальное использование генетических дистанций может привести к дискредитации таксономических решений, принятых только на их основе. Тем не менее, для практической систематики генетические дистанции могут быть весьма удобны как показатели уровня дивергенции изучаемых

популяций. С учетом географического распределения, эволюционной иерархии этих популяций, их положения в цикле видообразования, а также модуса видообразования генетические дистанции могут стимулировать принятие того или иного решения. Поэтому они могут рассматриваться как один из полезных современных методов (инструментов), позволяющих систематику в совокупности с другими методами распутывать сложные клубки эволюционных взаимоотношений между популяциями и видами.

Благодарности. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 05-04-48403), гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-4212.2006.4) и Центра коллективных исследований «Материаловедение и диагностика в передовых технологиях».

Айала Ф., 1984. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир. 230 с.

Айала Ф., Кайгер Д., 1988. Современная генетика в трех томах. Т. 3. М.: Мир. 335 с.

Аронштам А. А., Боркин Л. Я., Пудовкин А. М., 1977. Изоферменты в популяционной и эволюционной генетике // Генетика изоферментов. М.: Наука. С. 199—249.

Боркин Л. Я., 1984. Что такое типология: видовой уровень проблемы // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту: Ин-т зоологии и ботаники АН ЭССР. С. 11—13.

Боркин Л. Я., 2001. Видообразование, гибридизация и полиплоидия у земноводных Палеарктики // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологов-ва им. А. М. Никольского. Пушкино — Москва. С. 46—48.

Боркин Л. Я., 2003. О таксономической ревизии Ноткера Хельфенбергера (2001), посвященной группе лазающих полозов Старого Света // Современная герпетология. Саратов. Т. 2. С. 160—173.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов Ю. М., Халтурин М. Д., 2001. Криптическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae): цитометрические и биохимические доказательства // Доклады РАН. Т. 376. № 5. С. 707—709.

Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В., 2004. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. Т. 83. № 8. С. 936—960.

Кимура М., 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир. 398 с.

Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Скоринов Д. В., 2007. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии (данный сборник).

Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.

Межжерин С. В., Писанец Е. М., 1995. Генетическая структура и происхождение тетраплоидной жабы *Bufo danatensis* Pisanetz, 1978 (Amphibia, Bufonidae) Средней Азии. Дифференциация географических форм и генетические связи диплоидных видов с тетраплоидным // Генетика. Т. 31. № 3. С. 342—352.

Халтурин М. Д., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Мильто К. Д., 2003. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates*

- fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // Цитология. Т. 45. № 3. С. 308—323.
- Avise J. C., Aquadro C. F., 1982. A comparative summary of genetic distances in the Vertebrates // Hecht M. K., Wallace B., Prance G. T. (eds.). Evolutionary Biology. New York — London. V. 15. P. 151—185.
- Beerli P., 1994. Genetic isolation and calibration of an average protein clock in western Palearctic water frogs of an Aegean region. Ph. D. Thesis. Zürich. II + 92 pp.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalturin M. D., Lada G. A., Borissofsky A. G., Faizulin A. I., Kotserzhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B., 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe // Russ. J. Herpetol. V. 10. № 2. P. 111—118.
- Frost D. R., Hillis D. M., 1990. Species in concept and practice: herpetological applications // Herpetologica. V. 46. № 1. P. 87—104.
- Helfenberger N., 2001. Phylogenetic relationships of Old World ratsnakes based on visceral organ topography, osteology, and allozyme variation. Moscow: Folium Publ. Co. 62 p. (Supplement to Russ. J. Herpetol.).
- Highton R., 1989. Biochemical evolution in the slimy salamanders of the *Plethodon glutinosus* complex in the eastern United States // Univ. Illinois Biol. Monograph. Springfield. V. 57. P. 1—78.
- Highton R., 1990. Taxonomic treatment of genetically differentiated populations // Herpetologica. V. 46. № 1. P. 114—121.
- Lada G. A., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., 2005. Morphological variation in two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) from Eastern Europe // Ananjeva N., Tsinenko O. (eds.). Herpetologia Petropolitana. St. Petersburg. P. 53—56.
- Mindell D. P., Sites J. W., Graur D., 1990. Mode of allozyme evolution: increased genetic distance associated with speciation events // Journal of evolutionary Biology. V. 3. № 1. P. 125—131.
- Nei M., 1972. Genetic distance between populations // American Naturalist. V. 106. P. 283—292.
- Nei M., 1975. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam: North-Holland. 288 p.
- Nei M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. V. 89. P. 583—590.
- Nishioka M., Sumida M., 1992. Biochemical differentiation of pond frogs distributed in the Palearctic region // Sci. Report Lab. Amphibian Biol. Hiroshima Univ. V. 11. P. 71—108.
- Nishioka M., Sumida M., Borkin L. J., 1990. Biochemical differentiation of the genus *Hyla* distributed in the Far East // Sci. Report Lab. Amphibian Biol. Hiroshima Univ. V. 10. Art. 3. P. 93—124.
- Nishioka M., Sumida M., Borkin L. J., Wu Z., 1992. Genetic differentiation of 30 populations of 12 brown frog species distributed in the Palearctic region elucidated by the electrophoretic method // Sci. Report Lab. Amphibian Biol. Hiroshima Univ. V. 11. Art. 3. P. 109—160.
- Ralin D. B., Romano M. A., Kilpatrick C. W., 1983. The tetraploid treefrog *Hyla versicolor*: evidence for a single origin from the diploid *H. chrysoscelis* // Herpetologica. V. 39. № 3. P. 212—225.

- Sinsch U., Juraske N.*, 1995. Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). Allozymes and phylogenetic relationships // Alytes. Paris. V. 13. № 2. P. 52—66.
- Thorpe J. P.*, 1982. The molecular clock hypothesis: biochemical evolution, genetic differentiation and systematics // Ann. Rev. Evol. Syst. V. 13. P. 139—168.
- Veith M.*, 1994. Morphological, molecular and life history variation in *Salamandra salamandra* (L.) // Mertensiella. Bonn. № 4. P. 355—397 (Biology of *Salamandra salamandra* and *Mertensiella*; Supplement zu Salamandra).
- Veith M.*, 1996. Molecular markers and species delimitation: examples from the European batrachofauna // Amphibia — Reptilia. V. 17. № 4. P. 303—314.
- Wake D. B.*, 1981. The application of allozyme evidence to problems in the evolution of morphology // Scudder G. G. E., Reveal J. L. (eds.). Evolution Today. Proc. 2nd Intern. Congr. Syst. Evol. Biol. Pittsburgh: Carnegie-Mellon Univ. Press. P. 257—270.

ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЯДОВИТЫХ ЗМЕЙ КАЗАХСТАНА

З. К. Брушко, Ю. А. Зима

Институт зоологии, Алматы, Казахстан

THE RESULTS AND PERSPECTIVES OF THE VENOMOUS SNAKES RESEARCH IN KAZAKHSTAN

Z. K. Brushko, Y. A. Zima

Institute of Zoology, Almaty, Kazakhstan

The main results of venomous snake study over last 50 years are summarized. The southern and southeastern regions of Kazakhstan are best studied in this respect. The exhaustive investigation in ecology of the *Vipera renardi* and *Gloydius halys* were conducted. The primary tasks of further study are determined.

В Казахстане обитает 18 видов змей, три из которых являются ядовитыми: восточная степная гадюка — *Vipera renardi* (Christoph, 1861), обыкновенная гадюка — *V. berus* (Linnaeus, 1758) и обыкновенный щитомордник — *Gloydius halys* (Pallas, 1776).

Обыкновенная гадюка занимает сравнительно небольшие площади в Северном и Восточном Казахстане. Степная гадюка и щитомордник отличаются более широким распространением.

Начало герпетологических сборов на территории Казахстана относится к 1769—1773 гг. Среди первых исследователей фауны рептилий Казахстана были такие крупные зоологи, как П. С. Паллас, И. И. Лепехин, С. Г. Карелин, Э. А. Эверсманн, Н. А. Северцов, М. Н. Богданов и другие. В познании пресмыкающихся огромную роль сыграла работа А. М. Никольского «Пресмыкающиеся» (1915), где проанализированы результаты исследования герпетофауны за полтора столетия. Большую ценность представляет книга В. Н. Шнитникова «Пресмыкающиеся Семиречья» (1928), являющаяся справочным пособием по герпетологии Юго-Восточного Казахстана.

Обстоятельный обзор истории исследования герпетофауны Казахстана дан К. П. Параскивом в монографии «Пресмыкающиеся Казахстана» (1956), где обобщены итоги многолетних исследований по распространению, образу жизни и практическому значению пресмыкающихся.

В настоящем сообщении подведены итоги изучения ядовитых змей, основанные на доступных нам публикациях, вышедших преимущественно после сводки К. П. Параскива. Частично приведены работы, относящиеся к более раннему периоду. Из всего многообразия работ использованы только те, в которых имеются какие-либо сведения по ядовитым змеям. Уровень изученности змей рассмотрен по отдельным регионам.

Западный Казахстан. Герпетологические исследования на юге Волго-Уральского междуречья провел С. А. Чернов (1954) и с охватом значительной большей территории Западного Казахстана продолжили К. П. Параскив, Б. М. Бутовский (1960). Некоторые материалы по распространению и экологии степной гадюки в низовьях Урала получены Н. М. Окуловой (1981). В 1970—1990 годы в Северном и Северо-Восточном Прикаспии работали В. В. Неручев, И. В. Васильев, Е. Ю. Кудакина, О. А. Шатилович, описавшие видовой состав герпетофауны пустынь, речных долин, его изменения и закономерности формирования (1979, 1985). Значительное внимание ими уделено территориально-ландшафтному размещению животных. Экологическому аспекту формирования герпетофауны Северного Прикаспия посвящена диссертация Е. Г. Накаренков (2002). В южной части региона, в горах Жельтау исследование герпетофауны провел В. А. Киреев, на Мангышлаке — К. П. Параскив (1948).

Северный Казахстан. Плохо обследованный район. По данным К. П. Параскива (1956) и последующим единичным сборам змей, здесь обитают степная и обыкновенная гадюки и, возможно, обыкновенный щитомордник.

Восточный Казахстан. В течение ряда лет исследованием земноводных и пресмыкающихся Восточно-Казахстанской области занималась Х. Ш. Бердибаева, защитившая кандидатскую диссертацию (1970). Ей опубликован ряд работ, две из которых посвящены ядовитым змеям (1974, 1981). Герпетофауну Алтая и Зайсанской котловины описали С. А. Стариков и К. П. Прокопов (1990). Фаунистические и экологические исследования проводились в Маркакольском заповеднике (Куранова, Зинченко, 1985; Зинченко, Зинченко, 1990) и почти два десятилетия спустя они были продолжены Т. Н. Дуйсебаевой (2002). Сведения о находках змей в этом регионе содержатся в статьях О. И. Царука (1981) и В. Е. Егорова (1990).

Центральный Казахстан. Основные экспедиционные маршруты приняты в 50—60-е годы XX столетия. Небольшие герпетологические сборы, включающие степную гадюку и обычного здесь щитомордника, сделал С. А. Чернов (1947). Более широкие исследования провели Л. Г. Динесман (1953), А. М. Чельцов-Бебутов (1953) и М. А. Андрушко (1955). О новых находках змей в этом регионе сообщает М. Л. Голубев (1990).

Южный и Юго-Восточный Казахстан. Обстоятельное изучение герпетофауны проведено в Северном Приаралье, где работали Л. Г. Динесман (1953), М. Н. Шилов (1961) и С. И. Варшавский (1965). Почти 50 лет спустя герпетофауну Северо-Восточного Приаралья исследовала Т. Н. Дуйсебаева (2005). Здесь же собраны сведения об успешном освоении пресмыкающимися осушенного дна Аральского моря. Об особенностях герпетофауны Приаральских Каракумов сообщают В. С. Лобачев и др. (1973). Восточнее, в песках Арыскум работала А. К. Крень (1953). Распространение и распределение пресмыкающихся в Северном Кызылкуме изучал В. Т. Кривошеев

(1958). Фауну берегов и островов оз. Алаколь изучали Р. А. Кубыкин (1975), Т. Н. Дуйсебаева, Д. В. Малахов (2001), Е. И. Анисимов и Н. Н. Березовиков (2004). Интересные сведения по ядовитым змеям содержат статьи Л. М. Шульпина (1948) по Таласскому Алатау и В. М. Антипина (1955) по Каратау. Специальным исследованием распространения и структуры популяций змей в Малом Каратау занимался В. Т. Колбинцев (1986).

Единственной обобщающей работой по распространению ядовитых змей Казахстана является статья Р. А. Кубыкина и З. К. Брушко (Kubykin, Brushko, 1998), посвященная щитоморднику.

В последнее десятилетие повысился интерес к внутривидовой систематике ядовитых змей. Был рассмотрен таксономический статус рода *Agkistrodon* на территории Палеарктики, в том числе Казахстана (Orlov, Barabanov, 1999). Проведена ревизия комплекса *ursinii*, рассмотрены внешние морфологические признаки, распространение и филогенетические связи видов этого комплекса (Nilson, Andren, 2001).

Особое место в изучении змей занимают экологические исследования. В Советском Союзе они были начаты в 1934 г., когда повысился спрос на яд. В последующем материалы по экологии щитомордника на о. Барса-Кельмес опубликовал Д. И. Папоротный (1950), а В. П. Карпенко (1958) провел здесь более глубокие исследования этого вида.

Многие годы исследованием степной гадюки в разных районах Алматинской области занималась В. Г. Коваленко, опубликовавшая несколько работ по разным вопросам экологии и токсичности яда (1952, 1955). Практической значимостью выделяются исследования В. Н. Смирновского (1948, 1961) и П. А. Буланова (1948), осуществленные в предгорьях Заилийского Алатау. В целях предохранения выпасаемых животных от укусов змей П. А. Булановым разработаны противоядные сыворотки, и вакцины, а В. Н. Смирновским — схема сезонного использования пастбищ.

В течение нескольких лет (1962—1968) изучением экологии степной гадюки в Чу-Илийском междуречье занималась М. И. Фомина (1966), опубликовавшая более 10 работ. В это же время в районе Талгара гадюку изучал В. П. Карпенко (1970). Обширные материалы по щитоморднику в Южном Прибалхашье и в Чу-Илийском междуречье собрал и опубликовал А. П. Лесняк (1964). Ядовитым змеям посвятил работу В. М. Макеев (1966). На протяжении ряда лет в Южном Казахстане работал О. П. Богданов. Собранные им материалы по ядовитым змеям использованы в книге «Экология пресмыкающихся Средней Азии» (1965). Большой интерес представляет его обобщающая статья по питанию щитомордника (1970).

Исследования и публикации выше названных герпетологов охватывают все аспекты экологии змей, но особое внимание было уделено вопросам питания и размножения. В отличие от хорошо исследованных степной гадюки и щитомордника, знания по экологии обыкновенной гадюки исчерпываются фрагментарными сведениями. Следует отметить, что в 60—70-е

годы XX столетия существенное место в изучении змей занимали паразитологические исследования. Значительная доля публикаций по эндо- и эктопаразитам змей относится к степной гадюке и щитоморднику. Слабым звеном в изучении змей является ограниченность сведений по численности. Получены они в основном 40—50 лет тому назад.

Подводя итоги изученности ядовитых змей, следует отметить, что обширные территории Казахстана обследованы крайне неравномерно. Многие районы посещались кратковременно и однократно. В большинстве случаев отсутствовали специальные исследования ядовитых змей. Сравнительно хорошей изученностью змей выделяются Южный и Юго-Восточный регионы, где проведены продолжительные исследования, сделаны сборы змей и имеется много публикаций. Значительно слабее обследованы Западный и Восточный регионы, мало сведений по Центральному и почти нет их по Северному Казахстану.

За последние 30 лет заметно пополнились сведения по распространению змей. Опубликованный кадастр по щитоморднику значительно детализирует его распространение в Южном Прибалхашье и на Мангышлаке. Хотя северная граница ареала щитомордника местами остается неясной.

Данные по распространению обыкновенной гадюки весьма ограничены. О слабой изученности этого вида свидетельствуют ориентировочно проведенные границы ареала.

Недавно полученные данные конкретизируют находки степной гадюки в Восточном Казахстане и в южном Прибалхашье, где отмечено проникновение змей по пойме рек вглубь пустынных пространств. Интересно выяснить места обитания гадюки в пойме Сыр-Дарьи, конкретизировать (уточнить) границы ее ареала в Муюнкумах и Кызыл-Кумах.

В целом, к 2006 году с учетом паразитологических работ известно более 120 публикаций. По степной гадюке и щитоморднику защищено 5 диссертаций. Большая часть исследований по экологии змей выполнена на юге Казахстана.

Первоочередная задача герпетологов состоит в изучении распространения и размещения змей на плохо обследованных территориях, а также в систематизации накопленных кадастровых данных. Необходимы специальные учеты численности и слежение за ее изменениями. Пристального внимания заслуживают популяции, испытывающие влияние антропогенных факторов. Прежде всего, следует выяснить современное состояние тех из них, где в прошлом осуществлялись большие заготовки змей.

Андрушко А. М., 1955. Пресмыкающиеся Казахского нагорья и их хозяйственное значение // Ученые записки ЛГУ. Сер. биол. № 181. Вып. 38. С. 19—43.

Анисимов И., Березовиков Н. Н., 2004. Амфибии и рептилии Алакольского заповедника // Труды Алакольского заповедника. Изд-во «Мектеп». С. 191—198.

- Антипин В. М., 1955. Очерк наземных позвоночных хребта Каратау // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 60. Вып. 1. С. 33—38.
- Бердибаева Ж. Ш., 1970. Пресмыкающиеся и земноводные Восточно-Казахстанской области. Автореф. дис. канд. биол. наук. Алма-Ата. 23 с.
- Бердибаева Ж. Ш., 1974. Материалы по экологии палласова щитомордника // Сб. биол. наук Каз. ПИ им. Абая. Вып. 1. С. 67—68.
- Бердибаева Ж. Ш., 1981. Материалы к биологии и хозяйственному значению степной гадюки (*Vipera ursini*) // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 17.
- Богданов О. П., 1956. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент: АН УзССР. 181 с.
- Богданов О. П., 1970. Питание обыкновенного щитомордника (*Ancistrodon halys*) в Средней Азии // Зоол. ж. Т. 49. Вып. 12. С. 1851—1855.
- Буланов П. А., 1948. Ядовитые змеи Казахстана, свойства их яда и противоядные сыворотки и вакцины // Труды Алма-Атинского ветеринарно-зоологического ин-та. Т. 3.
- Варшавский С. И., 1965. Ландшафты и фаунистические комплексы наземных позвоночных в связи с их значением в природной очаговости чумы. Автореф. дис. докт. биол. наук. Саратов. 76 с.
- Голубев М. Л., 1990. Новые находки амфибий и рептилий на территории Казахстана // Вестник зоологии. № 5. С. 76—78.
- Динесман Л. Т., 1953. Амфибии и рептилии юго-востока Тургайской столовой страны и Северного Приаралья // Труды ин-та географии АН СССР. Вып. 54. С. 383—423.
- Дуйсебаева Т. Н., 2002. Земноводные и пресмыкающиеся Маркакольской котловины (Южный Алтай) // *Selevinia*. № 1—4. С. 73—85.
- Дуйсебаева Т. Н., 2005. Новые находки амфибий и рептилий в Приаралье и сопредельных районах Казахстана. Часть 2. Змеи // *Selevinia*. С. 49—56.
- Дуйсебаева Т. Н., Малахов Д. В., 2001. К распространению амфибий и рептилий на северном берегу озера Алаколь (Юго-Восточный Казахстан) // *Selevinia*. С. 105—111.
- Егоров В. Е., 1990. Материалы к фауне Сибирских озер и прилежащих территорий // Охрана окружающей среды и природопользование Прииртышья. Ч. 2. С. 148—151.
- Зинченко В. К., Зинченко Ю. К., 1990. Распространение амфибий и рептилий Маркакольского заповедника // Охрана окружающей среды и природопользование Прииртышья. Ч. 2. Усть-Каменогорск. С. 141—143.
- Карпенко В. П., 1958. К экологии палласова щитомордника // Сборник работ аспирантов. Отд. биол. наук. Вып. 1. С. 235—251.
- Карпенко В. П., 1970. К экологии степной гадюки *Vipera ursini renardi* (Christoph) в весенне-летний период // Ядовитые животные Средней Азии и их яды. Ташкент. С. 77—86.
- Коваленко В. Г., 1952. Степная гадюка. Автореф. дис. канд. биол. наук. Алма-Ата. 12 с.
- Коваленко В. Г., 1955. Материалы по ядовитости степной гадюки // Труды ин-та зоологии АН КазССР. Т. 3. С. 164—180.

- Колбинцев В. Г., 1986. Возрастная и половая структура популяций змей Малого Каратау (Южный Казахстан) // Биопродуктивность и биоценоотические связи позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск. С. 1—7.
- Крень А. К., 1953. Материалы по фауне рептилий и млекопитающих пустыни Арысь-Кумы // Ученые записки гос. пед. и учит. ин-та. Т. 3. Вып. 2. С. 134—144.
- Кривошеев В. Г., 1958. Материалы по эколого-географической характеристике фауны наземных позвоночных Северных Кызылкумов // Ученые записки Московского гос. пед. ин-та. Т. 124. С. 167—273.
- Кубышкин Р. А., 1975. Эколого-фаунистический обзор рептилий островов оз. Алакколь // Известия АН КазССР. № 3. С. 10—16.
- Куранова В. Н., Зинченко В. К., 1985. Популяционные отличия биопродуктивности обыкновенной гадюки юго-востока Западной Сибири // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 6 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 118—119.
- Лесняк А. П., 1964. Экология и содержание в змеепитомнике палласова щитомордника *Ancistrodon halys* (Pall, 1776). Автореф. дис. канд. биол. наук. Ташкент. 16 с.
- Лобачев В. С., Чугунов Ю. Д., Чуканина И. Н., 1973. Особенности герпетофауны Северного Приаралья // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 3 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 116—120.
- Макеев В. М., 1966. К экологии степной гадюки в окр. ст. отар // Позвоночные животные Ср. Азии. С. 207—214.
- Накаренко Е. Г., 2002. Экологические аспекты формирования герпетофауны Северного Прикаспия и тенденция ее современного развития. Автореф. дис. канд. биол. наук. Новгород. 23 с.
- Неручев В. В., Кудаккина Е. Ю., Васильев Н. Ф., 1979. Исторические и антропогенные факторы в современном распространении рептилий в северном Прикаспии // VII Всесоюзн. зоогеогр. конф. Тезисы докладов. М. С. 212—214.
- Неручев В. В., Шатилович О. А., 1985. О некоторых закономерностях формирования герпетофауны Северо-Восточного Прикаспия // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 6 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 147—148.
- Никольский А. М., 1915. Фауна России и сопредельных стран. Т. 1. Пресмыкающиеся (Reptilia). Петроград. 532 с.
- Окулова Н. М., 1981. К биологии степной гадюки (*Vipera ursini*) в Западном Казахстане // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 93-94.
- Папоротный Д. И., 1950. К биологии щитомордника в условиях острова Барса-Кельмес // Труды гос. заповедника Барса-Кельмес. Алма-Ата. С. 136—146.
- Параскив К. П., 1948. К фауне амфибий и рептилий полуострова Мангышлак // Известия АН КазССР. Сер. биол. Вып. 8. С. 161—167.
- Параскив К. П., 1956. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 228 с.
- Параскив К. П., Бутовский П. М., 1960. К фауне земноводных и пресмыкающихся Западного Казахстана // Труды ин-та зоологии АН КазССР. Т. 13. С. 148—159.
- Смирновский В. Н., 1948. Биология ядовитых змей сем. *Viperidae* Казахстана // Труды Алма-Атинского зоовет. ин-та. Т. 5. С. 349—357.
- Смирновский В. Н., 1961. Ядовитые змеи Казахстана и значение их как вредителей в животноводстве. Автореф. дис. канд. биол. наук. Алма-Ата. 15 с.

- Стариков С. В., Прокопов К. П., 1990. Герпетофауна бассейна верхнего Иртыша // Охрана окружающей среды и природопользование Прииртышья. Ч. 2. Усть-Каменогорск. С. 174—178.
- Фомина М. И., 1966. Экология степной гадюки в Чу-Илийском междуречье и змеепитомнике. Автореф. дис. канд. биол. наук. Ташкент. 21 с.
- Царук О. И., 1981. Новые данные по распространению некоторых видов амфибий и рептилий Юго-Восточного Казахстана // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 143—144.
- Чельцов-Бебутов А. М., 1953. Наблюдения над пресмыкающимися Центрального Казахстана на маршруте пос. Джулек — г. Атбасар // Труды ин-та географии АН СССР. Вып. 54. С. 423—434.
- Чернов С. А., 1947. Материалы к герпетофауне Казахского нагорья, Северного побережья Балхаша и гор Кантау // Известия АН КазССР. Сер. биол. Вып. 6. С. 120—134.
- Чернов С. А., 1954. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга-Урал // Труды ЗИН АН СССР. Т. 16. С. 137—138.
- Шилов М. Н., 1961. Заметки о некоторых рептилиях северного Приаралья // Труды ин-та зоологии АН КазССР. Т. 15. С. 170—176.
- Шнитников В. И., 1928. Пресмыкающиеся Семиречья. Кзыл-Орда: Изд-во об-ва изучения Казахстана. Т. 8. Вып. 3. 85 с.
- Шульпин Л. М., 1948. Материалы по млекопитающим и гадам Таласского Алатау // Известия АН КазССР. Сер. биол. № 51. Вып. 7. С. 65—83.
- Kubykin R. A., Brushko Z. K., 1998. Contemporary spreading and information *Agkistrodon halys caraganus* (Eichwald, 1831) numbers in Kazakhstan // Вестник КазГУ. Сер. биол. № 6. С. 9—16.
- Nilson G., Andren C., 2001. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia — the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // Acta Zoologica Acad. Scientiarum Hungaricae. V. 47. № 2—3. P. 88—257.
- Orlov N. L., Barabanov A. V., 1999. Analysis of nomenclature, classification, and distribution of the *Agkistrodon halys* — *Agkistrodon intermedius* complexes: a critical review // Russian Journal of Herpetology. V. 6. № 3. P. 167—192.

К ИССЛЕДОВАНИЮ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ХЛАМИДИОЗА В ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЗЕМНОВОДНЫХ

А. В. Буракова¹, Р. Х. Равилов¹, В. В. Герасимов², Р. И. Замалетдинов³

¹ Казанская государственная академия ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана

² Республиканский центр по профилактике и борьбе со СПИДом, Казань

³ Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан, Казань

ON THE DISTRIBUTION OF THE CHLAMYDIOSIS IN URBAN POPULATIONS OF AMPHIBIANS

A. V. Burakova¹, R. Kh. Raviylov¹, V. V. Gerasimov², R. I. Zamaletdinov³

¹ The Kazan State Academy of Veterinary Medicine Named by N. Bauman

² The Republican Center on Preventive Maintenance and Struggle With AIDS, Kazan

³ The Institute of Ecology of Natural Systems, The Academy of Sciences of The Republic of Tatarstan, Kazan

The given information represents the preliminary results of study of chlamydia distribution in urban populations of batrachians. Using the method of the immunofluorescence test 26 smears were examined, 7 of which have given the positive result. The research in the given direction will be continued.

Исследование распространения инфекционных заболеваний среди обитающих рядом с человеком животных имеет большое значение с точки зрения охраны здоровья населения. Среди инфекционных заболеваний животных и человека широко известны хламидиозы. Хламидии выделены примерно у двухсот видов животных, среди которых, наряду с теплокровными, рыбы, амфибии, моллюски и членистоногие.

Л. Бергер с соавторами (Berger et al., 1999), используя электронную и люминесцентную микроскопию, выявили у лягушек вида *Mixophyes iteratus* хламидии вида *Chl. pneumoniae*. У больных лягушек регистрировали хроническую пневмонию и анемию.

Известно (Reed et al., 2000), что более чем 90% импортированных в США из западной Африки лягушек вида *Xenopus tropicalis* умерли от хламидийной энзоотии. Хламидии были обнаружены при световой и электронной микроскопии в печени инфицированной лягушки. Возбудитель был изолирован в культурах клеток от четырех лягушек и идентифицирован как вид *Chl. pneumoniae*, который является патогенным и для человека. В связи с тем, что хламидиоз представляет постоянную угрозу для человека и животных вследствие полифагизма и выраженного пластицизма ее возбудителя, его следует рассматривать как типичную природно-очаговую инфекцию.

Данное сообщение представляет предварительные результаты исследования распространения хламидий в городских популяциях бесхвостых амфибий.

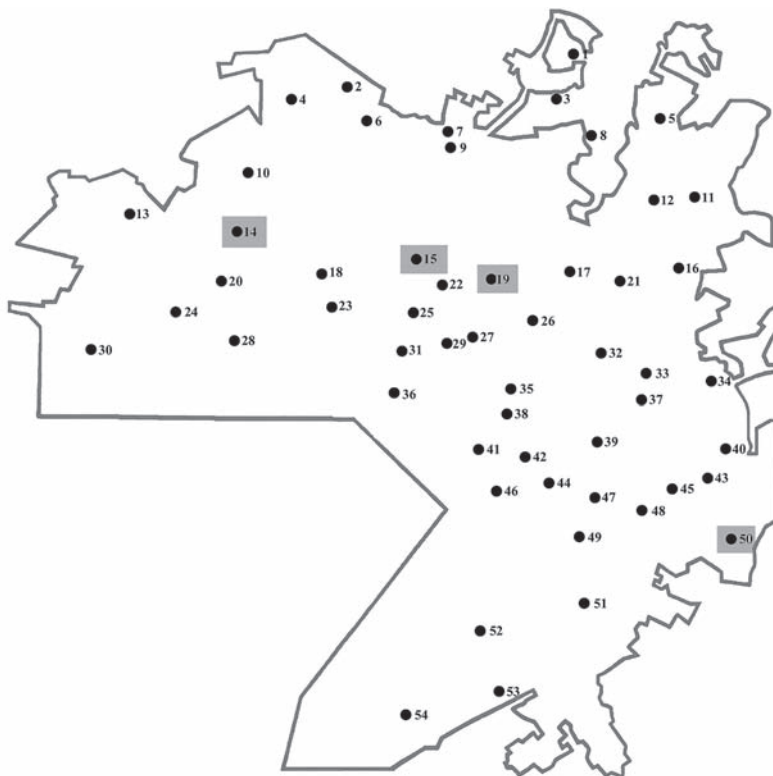


Рис. 1. Схема расположения местообитаний амфибий в г. Казани.

Серым цветом выделены местообитания, где выявлены носители хламидиоза. Обозначения местообитаний:

1. ГПЗ «Голубые озера» и его окрестности; 2. водоемы у истоков Сухой реки около П/О «Оргсинтез»; 3. окр. пос. Кадышево; 4. луга севернее П/О «Оргсинтез»; 5. сосняк у о.п. 804 км; 6. окр. пос. Северный; 7. долина Сухой реки; 8. окр с. Борисоглебское; 9. окр. пос. Караваево; 10. окрестности П/О «Оргсинтез»; 11. окр. пос. Дербышки; 12. окр. пос. Малые Дербышки; 13. окр. пос. Залесный; 14. Глубокие озера; 15. парк им. Урицкого; 16. лесопарк Нагорный; 17. северная часть микрорайона «39 квартал»; 18. оз. Дряничка; 19. окр. Парка Победы; 20. Лебяжьи озера; 21. долина р. Казанки у санатория «Ливадия»; 22. застроенная часть Московского района; 23. водоемы ТЭЦ-2 около НПО им. Ленина; 24. Юдинский карьер; 25. застроенная часть Кировского района; 26. долина р. Казанки в микрорайоне «39 квартал»; 27. водоемы около Молодежного центра; 28. окр. пос. Новое и Старое Аракчино; 29. огороды в Кировском районе; 30. окр. пос. Кузметьево; 31. старица р. Казанки; 32. ЦПКиО и его окрестности; 33. ГДЭБЦ г. Казани; 34. окр. пос. Большие и Малые Клыки; 35. парк «Черное озеро»; 36. окр. ст. Лагерная; 37. водоемы около старого аэропорта; 38. протока Булак; 39. пос. Ометьево и его окрестности; 40. окр. с. Вознесенское; 41. набережная р. Волги между ж/д вокзалом и Речным портом; 42. оз. Нижний Кабан; 43. микрорайон Азино; 44. Казанский зооботсад и его окрестности; 45. лес у мясокомбината; 46. татарское кладбище; 47. болото напротив ВДНХ; 48. водоем на ул. Карбышева; 49. оз. Средний Кабан; 50. Столбищенское лесничество; 51. оз. Верхний Кабан; 52. окр. пос. Отары; 53. окр. пос. Мирный; 54. окр. пос. Победилово.

Материалом для данного сообщения послужили анализы мазков, прижизненно взятых из клоаки четырех видов земноводных, обитающих на территории г. Казань. Материал был собран в течение полевого сезона 2006 года. Для лабораторной диагностики заболевания использовали люминесцентную микроскопию. Метод позволяет обнаруживать в патматериале цитоплазматические включения хламидий с содержащимися в них антигенами. Этот метод широко распространен в диагностике хламидиозов в силу своей простоты и экспрессивности, чувствительности и специфичности.

В мазках при помощи реакции непрямой иммунофлуоресценции обнаруживаются цитоплазматические включения в виде полиморфных одиночных и множественных ярких желто-зеленых образований. Всего было проанализировано 26 мазков.

Нами было выявлено семь положительных результатов у трех видов. Все особи были самцами без выраженных клинических признаков. В табл. 1 представлены данные о видовой принадлежности особей, чьи мазки дали положительную реакцию РИФ.

Таблица 1. Общие данные об особях, у которых была выявлена положительная РИФ реакция на хламидиоз.

№ особи	Вид	Пол	Местообитание
1	<i>R. arvalis</i>	♂	Глубокие озера (лесопарковая зона города)
7	<i>R. lessonae</i>	♂	Парк им. Урицкого (зона малоэтажной застройки и городских парков)
8	<i>P. fuscus</i>	♂	Парк им. Урицкого (зона малоэтажной застройки и городских парков)
16	<i>R. lessonae</i>	♂	Водоем в Столбищенском лесхозе (лесопарковая зона города)
19	<i>R. lessonae</i>	♂	Водоем в Столбищенском лесхозе (лесопарковая зона города)
21	<i>R. lessonae</i>	♂	Водоем в Столбищенском лесхозе (лесопарковая зона города)
28	<i>R. lessonae</i>	♂	Водоем в парке Победы (зона многоэтажной застройки)

На основании полученных результатов можно сделать следующие выводы:

1. В городских популяциях земноводных есть особи, являющиеся носителями хламидиоза. Даже учитывая то, что при исследовании проб в РИФ возможны ложно-положительные результаты, количество реагирующих достаточно высокое. Представленные данные требуют подтверждения другими лабораторными методами.

2. Носители хламидиоза выявлены у трех из четырех исследованных видов (они не обнаружены только у зеленой жабы). Это может свидетельствовать о высокой вероятности обнаружения хламидий и у других видов. Исследования в этом направлении будут продолжены.

3. На основании полученных результатов нельзя судить о потенциальной опасности амфибий, как носителей хламидиоза для человека.

- Berger L., Volp K., Mathews S., Speare R., Timms P.*, 1999. *Chlamydia pneumoniae* free-ranging giant barred frog (*Mixophyes iterates*) from Australia // J. Clin. Microbiol. V. 37. P. 2378—2380.
- Reed K. D., Ruth G. R., Meyer J. A., Shukla S. K.*, 2000. *Chlamydia pneumunta* infection in a breeding colony of African clawed frogs (*Xenopus tropicalis*) // Emerg. Infect. V. 6. № 2. P. 196—199.

ВЫВЕДЕНИЕ И ВЫРАЩИВАНИЕ СРЕДНЕАЗИАТСКОЙ ЧЕРЕПАХИ (*Agrionemys horsfieldii*)

**Е. В. Быкова¹, В. Г. Сорочинский¹, А. В. Голенкевич¹,
Е. А. Перегонцев², Г. Я. Сорочинский¹, И. Н. Сорочинская¹**

¹ООО «Зоокомплекс», Ташкент, Узбекистан

²Госбиоконтроль (Давлат бионазорат), Ташкент, Узбекистан

HATCHING AND CARING OF THE CENTRAL ASIAN TORTOISE (*Agrionemys horsfieldii*)

**E. V. Bykova¹, V. G. Sorochinskiy¹, A. V. Golenkevich¹,
E. A. Peregontsev², G. Ya. Sorochinskiy¹, I. N. Sorochinskaya¹**

¹Zoocomplex Ltd., Tashkent, Uzbekistan

²Gosbiocontrol (Davlat Bionazorat), Tashkent, Uzbekistan

The associates of Zoocomplex Ltd. (Tashkent, Uzbekistan) have been developing the methodology of the maintenance of the Central Asian tortoise *Agrionemys horsfieldii* since 1997. The program of the commercial rearing of this species is implemented since 2001. This program includes collection of eggs both from the local livestock and largely from wild pregnant female tortoises by using the method of ranching, incubation of eggs, and rearing of juvenile tortoises. The mortality rate reached 5% during the hatching and care. The rearing of tortoises in farms is the successful method for trade with the minimal pressure on wild populations.

Среднеазиатская черепаха *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) — один из самых широко распространенных видов сухопутных черепах. Ареал вида охватывает Среднюю Азию и Казахстан, а также Северный и Восточный Иран, Афганистан, Северную и Восточную Индию и Пакистан (Lagarde et al., 2004). В Узбекистане встречается по всей территории, охватывает все виды равнинных пустынь, степи, останцовые возвышенности и предгорья, а также оазисы и участки, засеянные сельскохозяйственными культурами (Захидов и др., 1971). Ее нет только в подвижных песках и на высокогорьях. В горы может подниматься на высоту до 2000 м н. у. м. (Fritz, Pfau, 2002). Наиболее предпочтительные места обитания — закрепленные пески, где растут эфемеры и другие травянистые растения (Захидов и др., 1971; Брушко, 1977; Атаев. 1985).

В Узбекистане плотность популяции составляет от 2.8—14.8 ос./га (в непригодных местах ареала) до 50 ос./га (на локальных участках с наиболее благоприятными для жизни условиями), в то время как на большей части ареала численность достигает 20 ос./га (Экспертное заключение, 2006). Из вышесказанного видно, что вопрос о сохранении природных популяций среднеазиатской черепахи не стоит пока особенно остро. Но, как известно, в районах, где обитают черепахи, проводятся интенсивные работы по осво-

ению земель под сельскохозяйственные культуры. Этот процесс в дальнейшем будет принимать все большие масштабы, что не может не сказаться на численности данного вида. Нельзя не учитывать и легальный, а большей частью и нелегальный промысел, в основном в целях зооторговли, который осуществляется уже на протяжении более 30 лет (Фролов, Макеев, 1992).

Для предотвращения угрозы локальных переловов и исчезновения некоторых популяций, в Узбекистане принимаются необходимые меры по научным исследованиям, мониторингу, сохранению и устойчивому использованию данного вида (Theile, 2002).

Среднеазиатская черепаха внесена в приложение II СИТЕС и список IUCN 2000 г. в категорию «уязвимый» (Hilton-Taylor, 2000). С момента вступления Узбекистана в СИТЕС (1997) использование черепах для экспорта проводится под строгим контролем Административного и Научного органов СИТЕС, разрабатываются и внедряются мероприятия по территориальной охране, разведению, ранчингу (методу, основанному на сборе яиц в природе и от собственного поголовья, дальнейшем их инкубировании и выращивании молоди в условиях питомника), реинтродукции. Использование черепах как объекта устойчивого экономического использования входит в число приоритетных направлений «Национальной стратегии и плана действий по сохранению биологического разнообразия Республики Узбекистан» (1997).

В соответствии с этим с 1997 года в ООО «Зоокомплекс» (Ташкент, Узбекистан) начала проводиться разработка методик содержания, а с 2001 года действует Программа по разведению и выращиванию среднеазиатской черепахи в промышленном количестве. Программа включает в себя: сбор яиц, их инкубацию и выращивание молоди.

Материал и методы. Первой задачей данной программы было получение яиц в промышленном количестве. Для этого было решено использовать несколько вариантов получения яиц. Первый — от постоянного маточного поголовья («permanent breeding stock»), из диких особей в условиях неволи. Второй — получение яиц от транзитного поголовья («transit wild tortoises»), т. е. особей, временно содержащихся в условиях неволи. И третий — сбор яиц в природе. Черепахи, выведенные в условиях питомника из этих яиц, считаются разведенными («ranching»). Все яйца были помещены в инкубатор (помещение с температурой 28—32°C, влажностью 70—80%) на 7-ярусные деревянные стеллажи с песком. Измерение яиц проводилось по прямой линии штангенциркулем. Для выращивания молоди были сконструированы выростные вольеры — 3-х ярусные деревянные стеллажи. Каждый ярус площадью 0.75 × 1.5 м был снабжен укрытиями и лампами накаливания. Дневная температура в вольере 30—36°C, ночная — 24—26°C, влажность — 70—80%. Часть черепашек по мере вылупления промеряли и взвешивали (см. табл. 1). Измерялась длина тела от переднего выступа пластрона до задней части карапакса. В спячку животные не погружались.

На второй неделе жизни начиналось кормление черепах. Для этого готовился комбинированный корм с преобладанием травы, овощей и фруктов, обогащенный белковыми, витаминными и минеральными добавками. Кормление осуществлялось один раз в сутки, 5 дней в неделю.

Для дополнительной стимуляции пищевой активности и предотвращения обезвоживания организма в течение первого месяца после вылупления черепашек регулярно (2—3 раза в неделю) купали в теплой воде (32—35°C), под солнечными лучами в течение 30—40 минут.

Результаты и обсуждение. Длина яиц варьировала от 36.1 до 56.5 мм (в среднем 46.3 мм), при весе от 21.7 до 25.5 г (в среднем 23.6 г). Инкубационный период продолжался от 75 до 110 дней. Вылупляемость составила 75%. В первый день жизни размер черепашат колебался от 25.2 до 48.6 мм (в среднем 36.9 мм), вес составлял около 20 г.

За 8 месяцев выращивания (на день подсчета) погибло около 5% выплывшихся особей. Максимальный отсев наблюдался в течение первых двух месяцев. В основном это были наиболее мелкие (меньше 35 мм), слабые особи с врожденными дефектами. Несколько черепашек практически не выросли и не прибавили в весе (но это единичные экземпляры), большая же часть выросла до размеров 60 мм и более и имела вес более 60 г (табл. 1) в то время как в природе такой размер соответствует трех- четырехлетним животным.

Соответственно за 8 месяцев выращивания черепахи достигают «товарного» размера — размера, разрешенного СИТЕС к экспорту (Theile, 2002).

В 2005 году в общей массе нормально развитых черепах (15000 экземпляров), включая симметричных и асимметричных близнецов (0.3%), имелось 5 тератов — двойниковые уродства, с различной степенью тератодубликации — 0.02% (Хозацкий, 1991). Также встречались особи с аномалиями панцирей — 0.6%.

Таблица 1. Размерно-весовая характеристика молоди среднеазиатской черепахи за период с августа 2004 по апрель 2005 года.

Дата измерений	№	L min, мм	L max, мм	ML, мм	MP, г
Август	2560	25.2	48.6	36.9	20.0
Сентябрь	2550	30.0	49.0	42.0	22.3
Октябрь	2542	33.0	54.0	44.0	25.7
Ноябрь	2540	37.0	56.0	46.7	30.1
Декабрь	2539	37.0	62.0	50.2	37.3
Январь	2538	37.0	67.0	54.0	46.8
Февраль	2536	37.0	73.0	57.3	54.4
Март	2535	38.0	79.0	61.2	60.1
Апрель	2534	38.0	78.0	63.3	65.3

Выводы. В 2001 году в Узбекистане легально было заготовлено 35000 голов черепахи. В 2005 году количество заготовленных черепах составило 19000. Это стало возможным благодаря внедрению Программы ранчинга среднеазиатской черепахи и замещению черепахи взятой из природы на выращенную в неволе, с целью экспорта.

Выведение и выращивание черепах на фермах является, на наш взгляд, наилучшим из известных методов получения черепах для зооторговли с максимальным уменьшением прессинга на дикие популяции и сохранения вида в целом.

Атаев Ч. А., 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад. 344 с.

Брушко З. К., 1977. Материалы по размножению среднеазиатской черепахи в южном Прибалхашье // Герпетологический сборник. Труды ЗИН АН СССР. Т. 74. С. 32—35.

Захидов Т. З., Мекленбурцев Р. Н., Богданов О. П., 1971. Природа и животный мир Средней Азии. Т. 2. Ташкент: Изд-во «Укитувчи». 320 с.

Фролов В. Е., Макеев В. А., 1992. Предпосылки создания фермы по разведению среднеазиатской черепахи // Научные исследования в зоологических парках: Сборник науч. статей. Вып. 2. Л.- М. С. 55—60.

Хозацкий Л. И., 1991. Двойниковые уродства у пресмыкающихся // Герпетологические исследования. Л. № 1. С. 164—170.

Экспертное заключение. Данные по численности и состоянию ресурсов объектов животного мира, полученные в результате анализа комплексных сведений, представленных в работах по кадастру Института зоологии АН Уз совместно с Госбиоконтролем и материалах по учетам ООО «Зоокомплекс». АН РУз, Ин-т Зоологии. Ташкент. 2006.

Fritz Ch., Pfau B., 2002. Care and breeding of the Afghan or steppe tortoise, *Testudo horsfieldii*. Journal of DGHT — AG, Schildkroten — Radiata. 11 (4). P. 21—42.

Hilton-Taylor C., 2000. 2000 IUCN Red List of Threatened species. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge U.K.

Lagarde F., Bonnet X., Bour R., 2004. *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) et especes affines. Manouria. 7 (22). P. 47—49.

Theile S., 2002. Ranching and breeding of *Testudo horsfieldii* in Uzbekistan // Journal of DGHT — AG, Schildkroten — Radiata. 11 (4). P. 3—20.

СТРУКТУРНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ЧАСТОТНОГО АНАЛИЗА ВО ВНУТРЕННЕМ УХЕ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Б. Д. Васильев

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

STRUCTURAL PRECEDENCIES OF THE FREQUENCY ANALYSIS IN THE INNER EAR OF ANURAN AMPHIBIANS

B. D. Vassiliev

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

Disposition of the hair cells (HC) in the hearing papillae of the amphibian inner ear on the firm basement makes the tectorium to be in both cases the principle stimulating element, whose mechanical (resonant) peculiarities determine the frequency band perceived by amphibians. In this case the lightened tectorium of the basilar papilla provides for the volley excitation of HC, reproducing adequately vibrations of relatively high (over 1.0 kHz) frequencies, while the tectorium of the amphibian papilla with its evident «mass gradient» reacts to low and middle (lower 1.0 kHz) frequencies. Being monolith structures tectoria of both papillae reproduce mainly temporal pattern of the sound signals in accordance with their enveloping (modulating) frequency.

Как известно, в перепончатом лабиринте внутреннего уха амфибий располагаются 8 рецепторных органов, представленных отдельными хорошо обособленными группами волосковых клеток (ВК). Два из этого набора рецепторов — *papilla basilaris* и *papilla amphibiorum* — являются у амфибий специализированными слуховыми органами, располагающимися с внутренней стороны перепончатого лабиринта в отдельных миниатюрных дивертикулах — «сосочках». Подобное парное представительство слуховых рецепторов не встречается у других наземных позвоночных, имеющих обычно единый звуковоспринимающий рецепторный орган — *papilla basilaris* (Geisler et al., 1964; Wever, 1973; Baird, 1974; Capranica, 1976; Lombard, Bolt, 1979). В отличие от других Tetrapoda для амфибий характерно и расположение слуховых рецепторных клеток не на контактной мембране сосочка, а на окружающей ее стенке дивертикула (Harrison, 1902; van Bergeijk, 1957; Geisler et al., 1964; Wilczynski, Capranica, 1984).

Из двух рецепторных органов амфибий *papilla basilaris* миниатюрнее и считается более просто организованной (van Bergeijk, Witschi, 1957; van Bergeijk, 1957; Geisler et al., 1964; Frishkopf, Flock, 1967, 1974; Wever, 1973). Этот орган имеет вид трубчатого выпячивания, расположенного на задней стенке *sacculus*. Стенка папиллы укреплена хрящевым кольцом, а ее наружный конец затянута тонкой контактной мембраной. Сама папилла образо-

вана слоем плоских опорных клеток, по внутренней поверхности которых располагаются ВК, собранные в 5—6 рядов.

Каждая ВК несет на своей поверхности длинную киноцилию, расположенную асимметрично по одной стороне плотного пучка коротких стереоцилий. Таким образом, все ВК оказываются морфологически поляризованными в сторону контактной мембраны сосочка (Frishkopf, Flock, 1967, 1974). Над ВК свисает кроющая (текториальная) мембрана, наполовину перекрывающая просвет трубчатой полости папиллы. Стереоцилии медиально расположенных ВК заходят в углубления (реcessы) кроющей мембраны и, похоже, закреплены в них (Wever, 1973). У латеральных ВК цилиарные пучки свободно омываются эндолимфой (Lewis, 1976). Считается, что колебания текториальной мембраны вдоль оси канала сосочка возбуждают ВК, по крайней мере, когда движения кроющей мембраны и эндолимфы в сторону контактной мембраны приводят к изгибанию стереоцилий в направлении киноцилии (Holton, Hudspeth, 1983).

Papilla amphibiorum считается уникальной принадлежностью амфибий, не имеющей гомологичных образований у амниот (Wever, 1973). Этот своеобразный акустический орган располагается на медио-вентральной стенке овального мешочка таким образом, что его дорсальная стенка, несущая рецепторный эпителий, одновременно является вентральной стенкой *utriculus*. Отросток вытянут в rostro-каудальном направлении, и его заполненная эндолимфой полость отделена контактной мембраной от перилимфатического канала, в свою очередь связанного с овальным окном в латеральной стенке слуховой капсулы. Сенсорная макула амфибиального сосочка имеет вытянутую форму и образует два расширения: на переднем конце располагается более крупное пятно треугольной формы — роstralная головка, а на ее заднем конце формируется расширение заметно меньшей площади — каудальная часть. В онтогенезе бесхвостых амфибий эти два участка развиваются как отдельные сенсорные пятна, которые перед метаморфозом личинок объединяются узкой срединной частью (Li, Lewis, 1974; Кузнецова, 1984).

Над обоими участками сенсорной макулы нависает единая кроющая мембрана, утолщенная над роstralным пятном и почти полностью заполняющая передний отдел папиллярной камеры и заметно утончающаяся над каудальным участком макулы (Wever, 1973; Lewis, 1976).

Известно, что в системах, работающих на принципах механического резонанса, пропускание высоких частот определяется упругостью системы, а пропускание низких частот — ее массой (инертностью) (Дэвис, 1938). В настоящей работе предпринята попытка на основании структурных различий прояснить предрасположенность базилярной папиллы к восприятию высоких частот, а амфибиальной папиллы — низких и средних.

Материал и методика. Исследования осуществлялись с использованием сканирующей микроскопии по стандартной методике, применявшей-

ся нами ранее (Кузнецова, Васильев, 1983). Препараты изучали и фотографировали на электронных сканирующих микроскопах Jeol JSM-35, Hitachi и Philips PSEM 500× обычно на увеличениях 200—1000×.

Были просмотрены препараты базиллярного и амфибиального сосочков у принадлежащих к 5 семействам 14 видов бесхвостых амфибий, причем изучавшиеся виды были подобраны с таким расчетом, чтобы можно было оценить эволюционные тенденции в развитии акустических рецепторов амфибий на примере представителей семейств разной древности, а также различия в строении рецепторных макул у видов с разной экологией (наземные, водные, древесные) и различной сложностью звукового общения. В подготовке препаратов и их обработке по 10 видам амфибий большую помощь автору оказала аспирантка Т. Г. Кузнецова.

Для выявления степени возможных систематических различий были исследованы 4 близких вида бурых лягушек, сходных по экологии, размерам взрослых особей и голосовым реакциям.

В целом, в данном разделе работы были исследованы следующие представители бесхвостых амфибий:

1. Семейство Круглоязычные (Discoglossidae)
Краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina* L.) (14 экз.);
Желтобрюхая жерлянка (*B. variegata* L.) (7 экз.);
2. Семейство Чесночницы (Pelobatidae)
Обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* Laur.) (14 экз.);
Сирийская чесночница (*P. syriacus* Boett.) (8 экз.);
3. Семейство Жабы (Bufonidae)
Серая жаба (*Bufo bufo* L.) (11 экз.);
Зеленая жаба (*B. viridis* Laur.) (21 экз.);
4. Семейство Квакши (Hylidae)
Обыкновенная квакша (*Hyla arborea* L.) (8 экз.);
5. Семейство Настоящие лягушки (Ranidae)
Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pall.) (20 экз.);
Прудовая лягушка (*R. lessonae* Camerano) (18 экз.);
Травяная лягушка (*R. temporaria* L.) (20 экз.);
Малоазиатская лягушка (*R. macrocnemis* Boul.) (5 экз.);
Закавказская лягушка (*R. camerani* Boul.) (3 экз.);
Сибирская лягушка (*R. amurensis* Boul.) (3 экз.);
Дальневосточная лягушка (*R. chensinensis* David) (3 экз.).

Для исследований использовали только половозрелых животных, обращая внимание на размеры (возраст) животных, их пол и географический пункт поимки.

Для подсчета ВК папиллу фотографировали целиком или отдельными участками, как правило, с большим увеличением для определения типов цилиарных пучков и направления их морфологической поляризации. Все количественные показатели обрабатывали статистически с вычислением

средней арифметической и стандартной ошибки ($M \pm m$). Достоверность оценивали по критерию Стьюдента при уровне значимости $P > 0.05$.

Результаты. Выполненные нами промеры площади рецепторных макул и количества ВК приведены в табл. 1.

У всех просмотренных нами видов базиллярные сосочки перепончатого лабиринта устроены весьма сходно, имеют одинаковые пропорции, близкие размерные параметры и одинаковую ориентацию ВК в сторону контактной мембраны. Во всех случаях текториальная мембрана нависает в виде павруса с утолщенным нижним краем над сенсорной макулой, прикрепляясь к боковым стенкам папиллы утонченными жгутиками и перегораживая, в целом, канал сосочка лишь наполовину (рис. 1). Наиболее существенные межвидовые различия проявляются в числе ВК и плотности их распределения по площади сенсорной макулы. Наибольшие показатели в этом отношении дают чесночницы, жабы и зеленые лягушки; наименьшие свойственны жерлянкам, обыкновенной квакше и бурым лягушкам.

В отношении амфибиальной папиллы в числе исследованных нами видов бесхвостых амфибий наиболее примитивные представители — краснобрюхая и желтобрюхая жерлянки — обнаруживают и ряд наиболее примитивных черт в ее организации при относительно небольших размерах макул (табл. 2). Прежде всего обращает на себя внимание отсутствие каудального участка амфибиальной макулы (рис. 2 А, Б). Контактная мембрана, которая у жерлянок также невелика, располагается сразу под папиллярным нервом.

По площади амфибиальных папилл жерлянки значительно уступают другим видам (табл. 2). При этом на роstralное пятно приходится примерно половина общей площади макулы и чуть меньше половины общего числа ВК.

Таблица 1. Усредненные числовые показатели развития сенсорных макул базиллярной папиллы у разных видов бесхвостых амфибий.

№	Название вида	Число ВК	Площадь макулы (мкм ²)
1	<i>Bombina bombina</i>	68	2700
2	<i>B. variegata</i>	50	2000
3	<i>Pelobates fuscus</i>	120	8500
4	<i>P. syriacus</i>	95	7600
5	<i>Bufo bufo</i>	77	4500
6	<i>B. viridis</i>	88	4700
7	<i>Hyla arborea</i>	63	5000
8	<i>Rana ridibunda</i>	88	7800
9	<i>R. lessonae</i>	60	5500
10	<i>R. temporaria</i>	80	7000
11	<i>R. macrocnemis</i>	63	6200
12	<i>R. camerani</i>	64	6400
13	<i>R. amurensis</i>	61	6500
14	<i>R. chensinensis</i>	62	6500

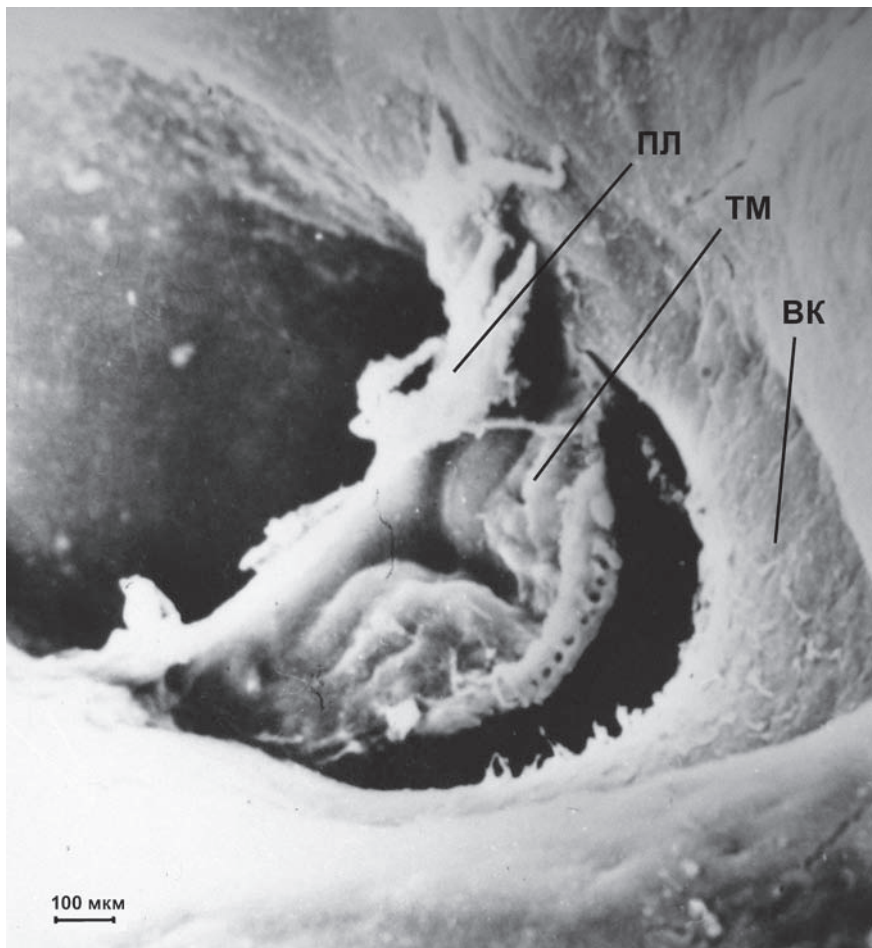


Рис. 1. Общий вид базилярной папиллы у зеленой жабы.

ПЛ – подвешивающий лигамент; ТМ – текториальная мембрана; ВК – волосковые клетки.

Среди исследованных нами видов бесхвостых амфибий жерлянкам присущ и наиболее примитивный узор ориентации цилиарных пучков в амфибиальной макуле. Так, в центре медиального края рострального пятна располагается группа ВК, ориентированных от его центра к медиальной границе. На остальной площади векторы пучков направлены параллельно краям макулы. В ростральном пятне и вдоль всей медиальной границы папиллы они ориентированы в каудальном направлении, а в каудальной половине — во встречном ростральном (рис. 2 А, Б). Текториальная мембрана, в соответствии с формой макулы, короткая. Ее сравнительно большая толщина почти неизменна на всем протяжении мембраны.

В амфибиальных макулах чесночниц — обыкновенной и сирийской — ВК располагаются на дорсальной стенке сосочка, занимая почти вдвое большую площадь, чем у жерлянок (табл. 2). Почти треть общей длины макулы приходится на ростральное пятно, имеющее треугольную форму (рис. 2 В, Г). При этом каудальная и ростральная половины макулы расположены почти симметрично, а по числу ВК ростральное пятно несколько уступает каудальной половине.

Ориентация цилиарных пучков ВК в ростральном пятне чесночниц имеет почти типичный узор, хотя по сравнению с другими исследованными нами видами, число однонаправленно ориентированных клеток заметно увеличено. Так, у сирийской чесночницы (рис. 2 Г) до самого конца оси макулы векторы поляризации остаются параллельными ее границам. Понятно, что у каудального края клетки оказываются ориентированными перпендикулярно краю. У обыкновенной чесночницы (рис. 2 В) цилиарные пучки ВК вблизи широкого прямоугольного края ориентированы поперек сенсорной полоски, и при этом все киноцилии медиального края обращены к ближайшей границе.

Текториальная мембрана массивна, ее толщина на ростральном и каудальном концах различается незначительно.

У представителей семейства Bufonidae — серой и зеленой жаб — форма и организация амфибиальных папилл близки к таковым чесночниц (табл. 2; рис. 2 Д, Е). Сходна с таковой чесночниц и ориентация цилиарных пучков в амфибиальной макуле. Текториальная мембрана особенно массивна у жаб над ростральным пятном и лишь слегка утончается над каудальным участком.

Амфибиальная папилла обыкновенной квакши невелика по размерам (табл. 2), однако для нее характерно наличие длинной закрытой каудаль-

Таблица 2. Усредненные числовые показатели развития сенсорной макулы амфибиальной папиллы у разных видов бесхвостых амфибий.

№	Название вида	Число ВК	Площадь макулы (мкм ²)
1	<i>Bombina bombina</i>	331	16.000
2	<i>B. variegata</i>	342	17.000
3	<i>Pelobates fuscus</i>	438	28.000
4	<i>P. syriacus</i>	470	39.000
5	<i>Bufo bufo</i>	360	25.000
6	<i>B. viridis</i>	400	30.000
7	<i>Hyla arborea</i>	420	25.500
8	<i>Rana ridibunda</i>	875	75.000
9	<i>R. lessonae</i>	575	37.500
10	<i>R. temporaria</i>	705	44.000
11	<i>R. macrocnemis</i>	605	40.000
12	<i>R. camerani</i>	590	39.000
13	<i>R. amurensis</i>	605	40.500
14	<i>R. chensinensis</i>	603	40.000

ной части, ограниченной широкой контактной мембраной, т. е. признаков, присущих высшим лягушкам. Ростральное пятно сравнительно слабо обособлено от переднего края каудального участка (рис. 2 Ж). После хорошо

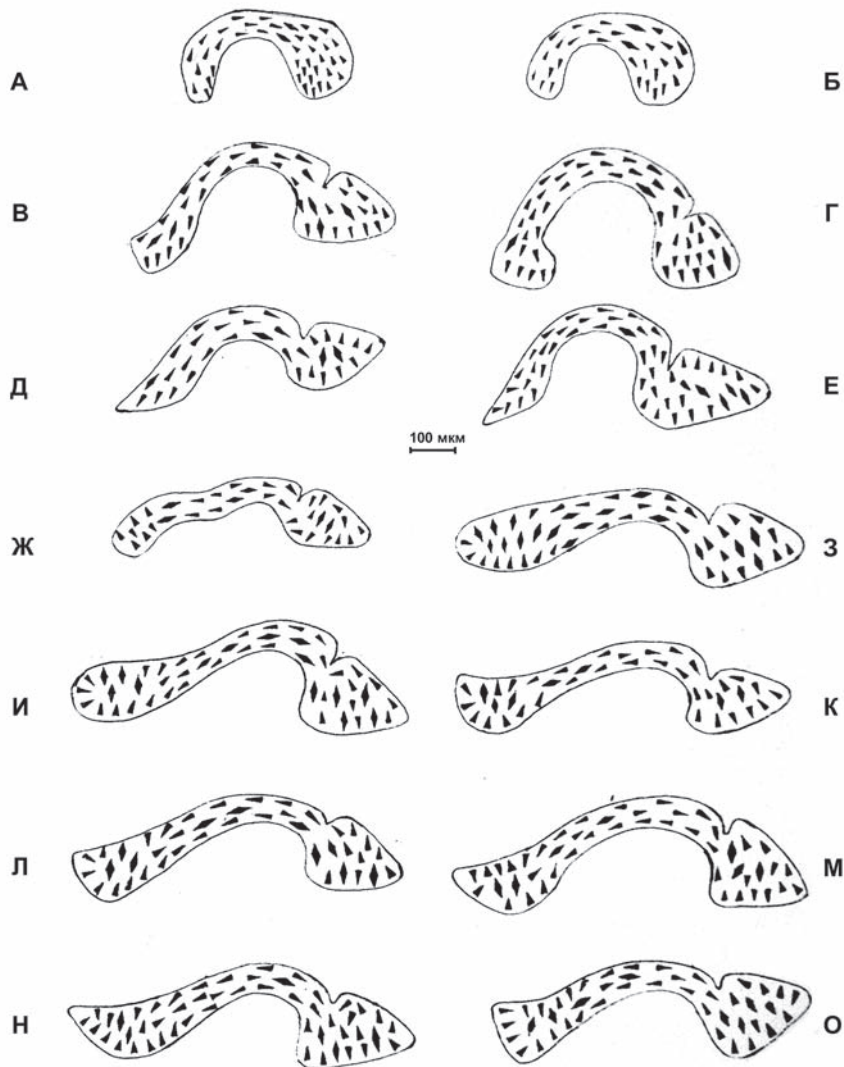


Рис. 2. Ориентация цилиарных пучков волосковых клеток в сенсорных макулах амфибиальных папилл у краснобрюхой (А) и желтобрюхой (Б) жерлянок, обыкновенной (В) и сирийской (Г) чесночниц, серой (Д) и зеленой (Е) жаб, обыкновенной квакши (Ж), озерной (З), прудовой (И), травяной (К), малоазиатской (Л), закавказской (М), сибирской (Н) и дальневосточной (О) лягушек.

выраженного медиального выступа сенсорная полоска продолжается той же дугой, почти не изменяя радиуса кривизны, причем, за исключением рострального пятна, ее ширина практически не меняется на всем протяжении макулы. Ориентация цилиарных пучков ВК в ростральном пятне соответствует таковой высших лягушек (рис. 2 3—О). Текториальная мембрана амфибиальной папиллы квакши имеет массивное утолщение над ростральным пятном, а над каудальным участком постепенно утончается.

Среди представителей семейства Ranidae амфибиальная папилла наибольших размеров обнаружена у одного из самых крупных представителей группы — озерной лягушки (табл. 2). У этого вида около четверти макулы приходится на ростральное пятно, имеющее треугольную форму, а каудальная часть макулы S-образно изогнута. Расположение векторов поляризации дает достаточно четкий узор: на переднем крае рострального пятна клетки ориентированы перпендикулярно медиальной и латеральной границам. В области перешейка клетки тоже ориентированы в сторону ближайших границ в оральном направлении, а за изгибом рецепторной полоски цилиарные пучки ориентируются поперек нее, хотя нередко и в противоположных направлениях (рис. 2 3). Текториальная мембрана занимает большую часть всего объема папиллы, при этом ее ростральный отдел наиболее массивен, а, начиная с середины макулы, мембрана резко суживается и далее к концу ее ширина постепенно убывает.

Амфибиальная папилла прудовой лягушки по своей конфигурации, пропорциям и ориентации цилиарных пучков ВК практически ничем не отличается от таковой озерной лягушки, хотя и существенно уступает ей по размерным показателям и числу ВК (табл. 2; рис. 2 И). Текториальная мембрана, как и у озерной лягушки, повторяет своей формой контуры макулы и демонстрирует такое же убывание массы в направлении каудального конца.

У просмотренных нами представителей так называемых бурых лягушек (рис. 2 К—О) не удастся отметить каких-либо существенных отличий ни в форме сенсорных макул и текториальных мембран, ни в распределении векторов морфологической поляризации ВК по сравнению с аналогичными паттернами у прудовой лягушки (рис. 2 И). Только, пожалуй, площадь макулы и количество ВК бурых лягушек несколько превосходят таковые прудовой лягушки (табл. 2).

Обсуждение. Таким образом, у исследованных нами видов амфибий базиллярная папилла не обнаружила существенных структурных вариаций, показав лишь небольшие колебания размерных показателей в ряду от озерной лягушки (самый крупный представитель в нашем наборе видов) до обыкновенной квакши (наиболее мелкие животные). Никаких корреляций с «филогенетическим градиентом» (Carpnica, 1976) семейств и развитием базиллярной папиллы у их представителей отметить не удалось, за исключением, может быть, лишь формы самой сенсорной макулы — почти ок-

руглой у представителей архаичных групп (жерлянки), овальной у жаб и чесночниц и серповидной у высших лягушек.

С точки зрения функциональной, известно, что базилярная папилла амфибий ответственна за восприятие высокочастотных звуков (выше 1.0 кГц) (Frishkopf, Goldstein, 1963; Feng et al., 1975). Любопытно, однако, что в анатомии этого органа отсутствуют признаки осуществления здесь какой бы то ни было частотной (например, тонотопической) дифференцировки. Очевидно, кодирование частоты в этом органе создается за счет ритмического возбуждения ВК при перемещении («раскачивании») подвешенной на тонком лигаменте текториальной мембраны. При этом ее специфические упругие свойства (ответственные за проведение высоких частот) устраняются за счет шунтирующего эффекта свободной (не перекрытой) половины папиллярного канала, а инертность (масса, ответственная за проведение низких частот) снижается благодаря щелевой диафрагме, расположенной в центре мембраны. Следовательно, текториальная мембрана в качестве механического стимулятора ВК должна адекватно воспроизводить в навязанном режиме ритмический характер распространяющихся в эндолимфе копрессивных волн, скорее всего, с привязкой к фазе огибающей (моделирующей) частоты, что и было неоднократно подтверждено экспериментально (Megela, 1984; Simmons, Ferragamo, 1993; Vodnar, Capranica, 1994; Hainfeld et al., 1996).

В отличие от базилярной папиллы, амфибиальный сосочек бесхвостых земноводных обнаруживает существенную морфологическую вариативность, демонстрируя увеличение размеров и усложнение дифференцировки в эволюционном ряду от архаичных до наиболее продвинутых семейств (Lombard, 1971, 1977; Lewis, 1978, 1981 a, b). По своему происхождению амфибиальная папилла некоторыми авторами рассматривается как производное утрикулярного сенсорного (отолитового?) аппарата (Baird, 1974; Wever, 1974). Для амфибиальной папиллы характерно наличие ряда морфологических градиентов (например, в распределении ВК, их ориентации, отчетливом «градиенте массы» текториальной мембраны; Lewis, 1981; Кузнецова, Васильев, 1983), способных обеспечивать частотную избирательность по «принципу места». Наличие тонотопической организации амфибиальной папиллы было подтверждено и экспериментально (Lewis et al., 1982). При этом стимуляция ВК осуществляется, как и в случае базилярной папиллы, с привязкой к фазе огибающей модулирующей частоты звукового сигнала. В результате, более существенной специфической характеристикой стимулирующих звуковых сигналов является их временная структура, а не частотная (Simmons, Ferragamo, 1993; Simmons et al., 1993; Vodnar, Capranica, 1994).

При этом само по себе восприятие низкочастотного диапазона достигается за счет поступательного перемещения массивной головки текториальной мембраны вдоль папиллярного канала (чему соответствует и продоль-

ная ориентация ВК в передней половине макулы). Восприятие же высоких частот осуществляется с участием утонченного хвостового отдела текториальной мембраны, изогнутого почти под прямым углом относительно передней части. В этом случае определяющим фактором восприятия будет упругость хвостового отдела, колеблющегося почти поперек макулярного пятна, о чем свидетельствует и поперечная ориентация цилиарных пучков ВК в каудальной части макулы.

Наличие у амфибий двух рецепторных слуховых органов не получило пока общепринятого толкования. Высказывается предположение, что их стимуляция в гидравлической системе внутреннего уха осуществляется отдельно, поскольку передающие к ним звуковые колебания жидкостные волноводы частотнозависимы (Straughan, Lombard, 1974). Можно предположить, что создание единой системы с непрерывным сканирующим частотным градиентом амфибиям не удалось, поскольку сама преадаптация была основана на дискретных элементах: роstralное пятно амфибиальной папиллы — низкие частоты; каудальный отдел — средние частоты (у молодых животных и архаичных видов эти отделы пространственно разобщены и имеют раздельную иннервацию; Li, Lewis, 1974); базиллярная папилла — высокие частоты. При этом в высокочастотном рецепторе не сформировались механизмы частотной дифференцировки, возможно, потому, что среднее ухо амфибий вообще плохо пропускает высокие частоты. В амфибиальной же папилле были созданы элементы частотной дискриминации за счет «градиента массы» текториальной мембраны при неподвижно сидящих на твердом основании ВК. Очевидно, эта система обладает достаточно высоким импедансом и добротностью и способна работать лишь в низкочастотном диапазоне и при достаточно высокой интенсивности звуков. Судя по отношениям между двумя рецепторными органами амфибий у видов с редуцированным и, напротив, с хорошо развитым средним ухом, создается впечатление, что присутствие и уровень развития базиллярной папиллы связаны с тимпано-колумеллярным способом звуковосприятия, тогда как деятельность амфибиальной папиллы определяют какие-то иные, пока не совсем выясненные, экстратимпанальные пути проведения звуковой информации, например, тканевой (при нахождении животного под водой) или «сейсмический» — через передние конечности и оперкулярную мышцу (Gaupp, 1896; Tumarkin, 1955; Смирнов, Воробьева, 1986). Известно, в частности, что при звуковой стимуляции лягушки-быка под водой пороги восприятия низких частот (до 0.2 кГц) оказываются существенно ниже, чем в воздухе. Для средних частот (до 0.9 кГц) пороги восприятия звуков при надводной и подводной стимуляции выравниваются, а при предъявлении более высоких частот (выше 1.0 кГц) пороги подводного звуковосприятия резко (на 16—45 дБ) возрастают против таковых в воздухе (Lombard et al., 1981). Сходные данные были получены и на травяной лягушке (Tsirulnikov et al., 1974). Интересно, что почти такие же результаты были получены и

при экспериментальном выключении тимпанального пути звуковосприятия в воздухе: экстратимпанальный «волновод» эффективно работал лишь на низких частотах (до 0.9 кГц) и на 15—20 дБ проигрывал тимпанальному звуковосприятию на частотах 1.7—2.0 кГц (Lombard, Straughan, 1974; Pettigrew et al., 1978; Wilczynski et al., 1981, 1982; Hetherington, Lombard, 1982). Таким образом, в соответствии с тонотопической картой амфибиальной макулы у лягушек (Lewis et al., 1982) можно заключить, что низкие частоты (до 0.2—0.4 кГц) анализируются главным образом ростральным пятном макулы при экстратимпанальном звуковосприятии (например, под водой); средние частоты (до 1.0 кГц) анализируются каудальным отделом амфибиальной макулы как при наземном (тимпанальном), так и подводном (и «сейсмическом») звуковосприятии; наконец, звуки выше 1.0 кГц воспринимаются исключительно базиллярной папиллой при их проведении через тимпано-колумеллярную систему.

Заключение. Расположение ВК в слуховых сосочках внутреннего уха амфибий на твердом основании превращает текториальную мембрану в обоих случаях основным стимулирующим элементом, механические (резонансные) свойства которого определяют воспринимаемый амфибиями частотный диапазон. При этом облегченная кроющая мембрана базиллярной папиллы обеспечивает залповое возбуждение ВК, адекватно воспроизводя колебания относительно высоких (выше 1.0 кГц) частот, тогда как текториальная мембрана амфибиальной папиллы с ее отчетливым «градиентом массы» реагирует на низкие и средние (ниже 1.0 кГц) частоты. Будучи монолитными образованиями, кроющие мембраны обоих сосочков воспроизводят преимущественно временной рисунок звуковых сигналов по их огибающей (модулирующей) частоте.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность Т. Г. Кузнецовой в подготовке препаратов для микроскопического исследования по 10 видам бесхвостых амфибий.

Дэвис А., 1938. Современная акустика. ГОНТИ, М. — Л. Т. 1—3.

Кузнецова Т. Г., 1984. Морфология слуховых папилл внутреннего уха бесхвостых амфибий. Деп. ВИНТИ № 1756-84.

Кузнецова Т. Г., Васильев Б. Д., 1983. К изучению ультраструктуры слуховых сосочков внутреннего уха *Rana temporaria* L. // Биол. науки. Сер. биол. № 11. С. 36—41.

Смирнов С. В., Воробьева Э. И., 1986. Звукопроводящий аппарат Anura и Urodela и проблема их происхождения // Морфология и эволюция животных. М. С. 156—178.

Baird I. L., 1974. Some aspects of the comparative anatomy and evolution of the inner ear in submammalian vertebrates // Brain, Behav., Evol. 10. P. 11—36.

Bodnar D. A., Capranica R. R., 1994. Encoding of phase spectra by the peripheral auditory system of the bullfrog // J. Comp. Physiol. (A) Feb. 174 (2). P. 157—171.

- Capranica R. R., 1976. Sensory processing in the auditory system of anurans // Chos. Repr. Phys. Sci. 8. P. 13—22.
- Feng A. S., Narins P. M., Capranica R. R., 1975. Three populations of primary auditory fibers in the bullfrog (*Rana catesbeiana*): their peripheral origins and frequency sensitivities // J. Comp. Physiol. 100. P. 221—229.
- Frishkopf L. S., Flock A., 1967. Ultrastructure of the basilar papilla in the bullfrog // JASA. 41. P. 1578—1589.
- Frishkopf L. S., Flock A., 1974. Ultrastructure of B.P., an auditory organ in the bullfrog // Acta-oto-laryngol. 77. P. 176—184.
- Frishkopf L. S., Goldstein M. H., 1963. Responses to acoustic stimuli from single units in the eighth nerve of the bullfrog // JASA. 35. P. 1219—1233.
- Gaupp E., 1896. Anatomie des Frosches. Braunschweig.
- Geisler C. D., van Bergeijk W. A., Frishkopf L. S., 1964. The inner ear of the bullfrog // J. Morph. 114. № 1. P. 43—58.
- Hainfeld C. A., Boatright-Horowitz S. L., Boatright-Horowitz S. S., Simmons A. M., 1996. Discrimination of phase spectra in complex sounds by the bullfrog (*Rana catesbeiana*) // J. Comp. Physiol. (A). 179 (1). P. 75—87.
- Harrison H. S., 1902. On the perilymphatic spaces of the amphibian ear // Int. Monatschr. Anat., Physiol. 19. P. 221—232.
- Hetherington T. E., Lombard R. E., 1983. Biophysics of underwater hearing in anuran amphibians // J. exp. Biol. 98. P. 49—66.
- Holton T., Hudspeth A. J., 1983. A micromechanical contribution to cochlear tuning and tonotopic organization // Science. 222. P. 508—510.
- Lewis E. R., 1976. Surface, morphology of amphibian papilla in the bullfrog // Brain, Behav., Evolution. 13. № 2—3. P. 196—215.
- Lewis E. R., 1978. Comparative studies of the anuran auditory papillae // Scann. Electron. Microsc. V. 2. P. 640—642.
- Lewis E. R., 1981. Suggested evolution of tonotopic organization in the frog amphibian papilla // Neurosci. Letters. 21. № 2. P. 131—136.
- Lewis E. R., Baird R. A., Leverenz E. L., Koyama H., 1982. Inner ear: Dye injection reveals peripheral origins of specific sensitivities // Science. 215. P. 1641—1643.
- Li C. W., Lewis E. R., 1974. Morphogenesis of auditory receptor epithelia in the bullfrog // Scann. Electron. Microsc. Chicago. 111. P. 791—797.
- Lombard R. E., 1971. A comparative morphological analysis of the salamander inner ear // Univer. Chicago, Thesis. P. 1—140.
- Lombard R. E., 1977. Comparative morphology of the inner ear in salamanders (Caudata) // Contr. Vert. Evolution. P. 1—142.
- Lombard R. E., Bolt J. R., 1979. Evolution of the tetrapod ear: an analysis and reinterpretation // Biol. J. Linn. Soc. II. № 1. P. 19—76.
- Lombard R. E., Fay R. R., Werner Y. L., 1981. Underwater hearing in the frog, *Rana catesbeiana* // J. Exp. Biol. 91. P. 57—71.
- Megela A. L., 1984. Diversity of adaptation patterns in responses of eighth nerve fibers in the bullfrog, *Rana catesbeiana* // JASA. 75 (4). P. 1155—1162.
- Pettigrew A. G., Chung S.-H., Anson M., 1978. Neurophysiological basis of directional hearing in amphibian // Nature. 272. P. 229—262.
- Simmons A. M., Ferragamo M., 1993. Periodicity extraction in the anuran auditory nerve. I. «Pitch-shift» effects // J. Comp. Physiol. 172 (1). P. 57—69.

- Simmons A. M., Reese G., Ferragamo M.*, 1993. Periodicity extraction in the anuran auditory nerve. II: Phase and temporal fine structure // *JASA*. 93 (6). P. 3374—3389.
- Straughan I. R., Lombard R. E.*, 1974. Cit. a. *Wilczynski, Resler, Capranica*, 1981.
- Tsirulnikov E. M., Fisher Yu. G., Kovalev V. A.*, 1974. Comparative evaluation of frog's hearing in air and in water // *J. Evol. Biochem. Physiol., Suppl.* P. 157—162.
- Tumarkin A.*, 1955. Evolution of the auditory conducting apparatus // *Evolution*. 9. № 3. P. 221—248.
- Van Bergeijk W. A.*, 1957. Observations on models of the basilar papilla of the frog's ear // *JASA*. 29. P. 1159—1162.
- Van Bergeijk W. A., Witschi E.*, 1957. The basilar papilla of the anuran ear // *Acta Anat.* 30. № 1—4. P. 81—91.
- Wever E. G.*, 1973. The ear and hearing in the frog, *Rana pipiens* // *J. Morph.* 141. P. 461—478.
- Wever E. G.*, 1974. The evolution of vertebrate hearing // *Handbook of sensory Physiology* (Eds. W.D.Keidel, W.D.Neff). V. 1: Auditory system. P. 423—454.
- Wilczynski W., Capranica R. R.*, 1984. The auditory system of anuran amphibians // *Prog. Neurobiol.* 22. P. 1—38.
- Wilczynski W., Resler C., Capranica R. R.*, 1981. Tympanic and extratympanic sound transmission in the leopard frog, *Rana pipiens* // *JASA*. 70. P. 593—602.
- Wilczynski W., Resler C., Capranica R. R.*, 1982. Relative sensitivity of tympanic and extratympanic sound transmission in the leopard frog, *Rana pipiens* // *Neurosci. Abstr.* 8. P. 941—949.

ВЛИЯНИЕ ТИРЕОИДНЫХ ГОРМОНОВ НА РАЗВИТИЕ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ У ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana temporaria*: RANIDAE)

А. Б. Васильева

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

THE INFLUENCE OF THYROID HORMONES ON THE LIMB SKELETON DEVELOPMENT IN THE COMMON FROG (*Rana temporaria*: RANIDAE)

A. B. Vassilieva

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

The role of thyroid hormones (TH) in the limb bony skeleton development and growth was studied experimentally in the *Rana temporaria* tadpoles. Different concentrations of exogenous triiodothyronine (T_3) were shown to accelerate the ossification of limb skeleton. In contrast, the treatment of developing larvae by the goitrogen thiourea led to the retardation of limb bones formation. Also, the raising of tadpoles under different hormonal conditions demonstrated the capability to affect the relative femur length in the newly metamorphosed froglets: the elevated TH-level resulted in the relatively shorter femur in comparison to the control froglets, contrary to the TH-deficiency that led to the relative elongation of this hind limb part. Presumably, the revealed difference in body proportions of froglets from different experimental groups is based on the combined influence of both the larval period duration and the rate of ossification processes that are controlled by TH.

Тиреоидные гормоны (ТГ) играют ведущую роль в регуляции развития бесхвостых амфибий и, в частности, в формировании их скелета. В ряде экспериментальных работ с очевидностью показано, что уровень ТГ в значительной мере влияет на темпы и последовательность формирования костного черепа как у хвостатых (Rose, 1995; Смирнов, Васильева, 2001, 2002; Smirnov, Vassilieva, 2003, 2005), так и у бесхвостых амфибий (Kemp, Hoyt, 1965 a, b; Hanken, Hall, 1988; Callery, Elinson, 2000; Кувшинский, 2001; Васильева, Смирнов, 2007). При этом, однако, было обнаружено, что развитие скелета конечностей у хвостатых амфибий практически свободно от влияния ТГ (Rose, 1999; Smirnov, Vassilieva, 2003), а у бесхвостых, напротив, зависит от их участия, хотя степень этого участия может варьировать (Kemp, Hoyt, 1969; Callery, Elinson, 2000; Rot-Nikcevic, Wassersug, 2004; Brown et al., 2005).

С целью прояснить роль ТГ в развитии скелета конечностей у бесхвостых амфибий мы сравнили хронологию его формирования у травяной лягушки (*Rana temporaria*) в условиях нормального, повышенного и понижен-

ного уровня ТГ, а также методами морфометрии оценили влияние уровня ТГ на относительную длину бедра у головастика и сеголетков.

Материал и методика. Головастики, выведенных из взятой из природных нерестовых водоемов икры, содержали соответственно в чистой воде, в воде с добавлением щелочного раствора трийодтиронина (T_3) в различных концентрациях (2×10^{-11} М, 2×10^{-10} М, 2×10^{-9} М и 2×10^{-8} М), а также в 0.02% и в 0.04% растворах тиомочевины, используемой в качестве эффективного гойтрогена, подавляющего функцию щитовидной железы. В растворы тиомочевины головастики поместили вскоре после начала активного питания, через 7 дней после выклева, в растворы T_3 — через 28 дней (стадия 33—34 по таблице нормального развития для бесхвостых амфибий Госнера (Gosner, 1960)).

Животных из каждой группы регулярно фиксировали и окрашивали ализарином. Для проведения морфометрического анализа у головастика и сеголетков измеряли длину тела (от кончика морды до клоакального отверстия — snout-vent length, SVL) и длину бедра (от тазобедренного до коленного суставов — femur length, FL). Промеры SVL и FL у головастика брали с момента появления первых окостенений в скелете (стадии 35—36 — начало дифференциации пальцев конечностей) и до момента окончания метаморфоза. Выборки по различным экспериментальным группам приведены в табл. 1.

Результаты и обсуждение. Хотя во всех экспериментальных группах наблюдалась некоторая изменчивость по срокам достижения метаморфоза отдельными особями, в целом темпы развития при различных экспериментальных условиях заметно различались. Кроме того, завершившие метаморфоз сеголетки из разных групп имели иногда весьма значительные различия в размерах тела (табл. 2).

Исследование окрашенных тотальных препаратов головастика из разных экспериментальных групп выявило существенные различия в сроках появления окостенений в скелете конечностей в зависимости от экспериментальных условий (табл. 3).

Построенные по полученным морфометрическим данным диаграммы (рис. 1 А, Б) показывают, что в различных экспериментальных группах характер изменения относительной длины бедра по мере развития личинок также заметно различается, причем в ряде случаев различия неуклонно нарастают и к моменту завершения метаморфоза достигают своего максимума. Таким образом, только что завершившие метаморфоз сеголетки из разных групп существенно различаются по пропорциям тела.

Как следует из полученных результатов, применение T_3 в концентрации 2×10^{-11} М не вызывало существенных отклонений в развитии по сравнению с контролем: животные из этой группы завершали метаморфоз в те же сроки, и время появления костей конечностей у них примерно совпадало со сроками, отмеченными в контрольной группе. Характер изменения

относительной длины бедра во времени и итоговые показатели к концу метаморфоза в данной группе мало отличаются от контроля; различия в средних размерах между сеголетками на 45—46 стадиях между этой группой и контролем также невелики. Отсутствие выраженных отклонений в темпах развития скелета от нормы при концентрации $T_3 2 \times 10^{-11}$ М подтверждается также данными по хронологии краниогенеза у *R. temporaria* (Васильева,

Таблица 1. Число исследованных экземпляров *R. temporaria* в разных экспериментальных группах.

Экспериментальная группа	Число экземпляров	
	Остеологический анализ	Морфометрический анализ
Контроль	50	35
$T_3 2 \times 10^{-11}$ М	20	20
$T_3 2 \times 10^{-10}$ М	40	39
$T_3 2 \times 10^{-9}$ М	32	31
$T_3 2 \times 10^{-8}$ М	22	—
Тиомочевина 0.02%	36	34
Тиомочевина 0.04%	30	20

Таблица 2. Минимальная продолжительность развития от вылупления до завершения метаморфоза у *R. temporaria* и средняя длина тела сеголетков в различных экспериментальных группах.

Экспериментальная группа	Продолжительность развития	Средний показатель SVL на стадиях 45—46; n = 5
Контроль	46 дней	12.5 (12.0—13.0) мм
$T_3 2 \times 10^{-11}$ М	46 дней	12.7 (12.0—13.5) мм
$T_3 2 \times 10^{-10}$ М	42 дня	11.0 (10.0—11.6) мм
$T_3 2 \times 10^{-9}$ М	38 дней	11.1 (10.5—11.4) мм
$T_3 2 \times 10^{-8}$ М	не завершает метаморфоз	—
Тиомочевина 0.02%	74 дня	15.3 (14.0—15.5) мм
Тиомочевина 0.04%	не завершает метаморфоз	—

Таблица 3. Сроки формирования костей конечностей у *R. temporaria* в условиях различного уровня ТГ (в количестве дней после выклева из икры).

Экспериментальная группа	Появление	
	первых окостенений (бедренная и плечевая кости)	последних окостенений (концевые фаланги пальцев)
Контроль	31	40
$T_3 2 \times 10^{-11}$ М	нет точных данных; примерно соответствует контролю	
$T_3 2 \times 10^{-10}$ М	30	35
$T_3 2 \times 10^{-9}$ М	30	33
$T_3 2 \times 10^{-8}$ М	30	не наступает
Тиомочевина 0.02%	39	56
Тиомочевина 0.04%	42	не наступает

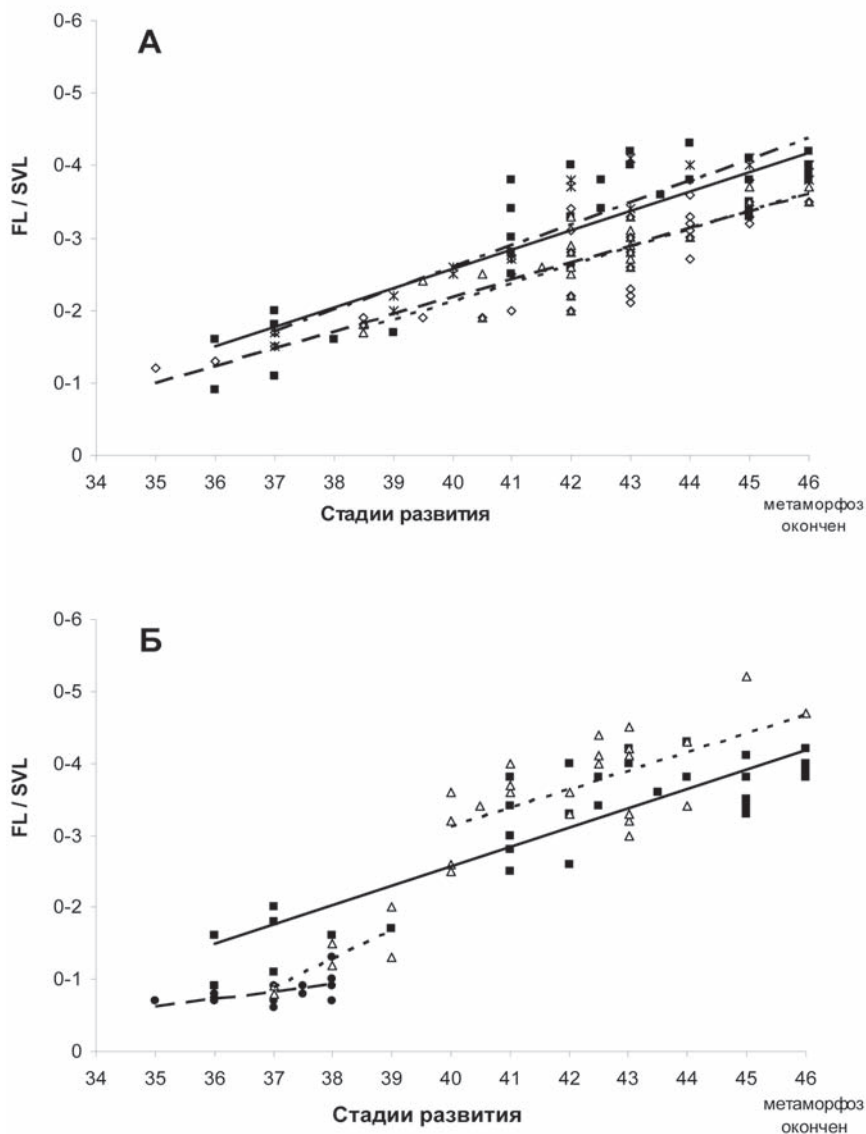


Рис. 1. Изменение относительной длины бедра у личинок *R. temporaria* по стадиям развития в различных экспериментальных группах: А – под действием T_3 ; Б – под действием тиомочевины, по сравнению с контролем.

Условные обозначения: Рис. 1 А: ■ ————— контроль; * — - - - - $T_3 \times 10^{-11}$ М; Δ — — — — $T_3 \times 10^{-10}$ М; \diamond - - - - - $T_3 \times 10^{-9}$ М. Рис. 1 Б: ■ ————— контроль; ● — - - - - тиомочевина 0.04%; Δ - - - - - тиомочевина 0.02%

Смирнов, 2007). Вероятно, это говорит о том, что данная концентрация T_3 приблизительно соответствует физиологическому уровню этого гормона у *R. temporaria* в период метаморфоза.

Более высокие концентрации T_3 вызывали общее ускорение развития, включая и более раннее появление окостенений в конечностях, а максимальная концентрация 2×10^{-8} М приводила к преждевременной гибели головастика (через 5—6 дней после перевода в экспериментальную среду), до завершения ими метаморфоза и полной оссификации скелета конечностей. При концентрациях T_3 2×10^{-10} М и T_3 2×10^{-9} М отмечалось ускорение оссификации и проксимальных, и дистальных отделов скелета конечностей, а характер изменения относительной длины бедра во времени и итоговые показатели к концу метаморфоза заметно отличаются от контроля в сторону уменьшения, при этом линии трендов для обеих выборок почти полностью совпадают (рис. 1 А).

Применение тиомочевины в концентрации 0.04% полностью блокировало метаморфоз; головастики из этой группы не продвигались в развитии далее стадии 38—39 даже более чем через 150 дней после выклева. Формирование скелета конечностей в этой группе тоже не завершается, а появление первых окостенений заметно запаздывает; относительная длина бедра остается минимальной.

Концентрация тиомочевины 0.02% у *R. temporaria*, очевидно, подавляла синтез эндогенных ТГ не полностью: часть особей не завершала метаморфоз и останавливалась в развитии на стадии 38—39, как при более высокой концентрации гойтрогена, однако другая часть успешно преодолевала этот чувствительный период и полностью метаморфизировала, хотя и с большим опозданием. У этих животных кости конечностей развивались также с некоторым отставанием, а характер изменения относительной длины бедра во времени и итоговые показатели к концу метаморфоза в этой группе заметно отличаются от контроля. На более ранних стадиях формирования задней конечности (стадии 36—39) бедро в среднем относительно короче, чем в контрольной группе, но у особей, преодолевших стадию 39, относительная длина бедра быстро увеличивается, и к моменту завершения метаморфоза оказывается существенно больше по сравнению с контролем (рис. 1 Б).

Таким образом, наши результаты показывают, что у *R. temporaria* развитие скелета конечностей и их относительная длина в значительной мере зависят от уровня ТГ.

К настоящему моменту известно, что естественно низкий или искусственно пониженный с помощью гойтрогенов уровень ТГ у бесхвостых амфибий не препятствует дифференцировке конечностей, однако блокирует их дальнейший рост; нормальное формирование дефинитивных конечностей требует непрямого участия ТГ (Callery, Elinson, 2000; Rot-Nikcevic, Wassersug, 2004; Brown et al., 2005). При этом показано, что искусственное

повышение уровня ТГ у развивающихся личинок *Anura* вызывает у них ускоренное формирование элементов костного скелета — черепных окостенений (Kemp, Hoyt, 1965 a, b; Hanken, Hall, 1988; Кувшинский, 2001; Васильева, Смирнов, 2007) и костей конечностей (Kemp, Hoyt, 1969; Brown et al., 2005); напротив, применение гойтрогенов задерживает появление костей черепа у *R. temporaria* (Васильева, Смирнов, 2007). Эти факты предполагают влияние ТГ на собственно процессы остеогенеза у бесхвостых амфибий, что подтверждается и данными гистологии (Kemp, Hoyt, 1969).

Это объясняет, почему в нашем эксперименте при применении высоких доз тиомочевины (0.04%) развитие конечностей у головастика не продвинулось далее стадии дифференцировки пальцев (стадия 38), и почему в обеих группах, получавших гойтроген, формирование костей скелета отставало от контроля, а в группах, получавших Т₃, напротив, опережало его пропорционально концентрации гормона. Однако различия в пропорциях тела сеголетков — более длинное бедро у животных, получавших умеренную дозу гойтрогена, и более короткое у животных, получавших Т₃ — представляются парадоксальными.

По-видимому, данный результат можно объяснить совместным влиянием таких факторов, как продолжительность периода личиночного развития и скорость процессов ossификации.

У бесхвостых амфибий процессы роста и метаморфной перестройки разнесены на разные стадии личиночного развития и находятся под контролем разных эндокринных факторов, отчасти выступающих как антагонисты (Beachy et al., 1999; Denver et al., 2002; Rot-Nikcevic, Wassersug, 2004). В частности, низкий уровень ТГ способствует соматическому росту и допускает появление аномальных гигантских головастика, а подъем уровня ТГ останавливает личиночный рост и ведет к метаморфозу.

Таким образом, преждевременный искусственный подъем концентрации Т₃ в наших экспериментальных группах сократил период роста головастика, в частности, помешал удлинению скелета конечностей, и вместе с тем ускорил его ossификацию, что также препятствует дальнейшему росту; в итоге это приводило к появлению более мелких (на 11—12% по сравнению с контролем) и при этом более коротконогих сеголетков. Отсрочка метаморфоза умеренной дозой гойтрогена (0.02%), напротив, увеличила продолжительность периода соматического роста, и вместе с тем замедлила процессы остеогенеза. Если же хрящ продолжает расти, а развитие эндохондральных окостенений задерживается, это с большой вероятностью может привести к относительному удлинению конечностей к моменту завершения затянувшегося метаморфоза. И действительно, сеголетки из этой группы оказались в среднем более чем на 20% крупнее контроля, и при этом имели значительно более длинное бедро.

Данный результат соответствует полученному ранее для *Bombina orientalis* (семейство Discoglossidae): под действием гойтрогена на основе

тиомочевины в концентрации 0.02—0.025% сеголетки также приобретали относительно более длинные задние конечности по сравнению с контролем (Emerson, 1987).

Полученные результаты представляют значительный интерес с точки зрения роли ТГ в процессах роста и развития личинок *Anura*, а также с точки зрения практического применения некоторых морфометрических критериев для видовой диагностики и других прикладных целей, например, оценки морфофизиологического статуса лягушек в природных популяциях (Песков, Коцержинская, 2004).

Известно, что для бесхвостых амфибий характерна большая внутривидовая вариабельность хронологии развития (Hanken, Hall, 1984; Trueb, Hanken, 1992; Hall, Larsen, 1998). А так как процессы развития у них очень полно контролируются ТГ, есть основания полагать, что наблюдаемый разброс в темпах развития говорит о большой вариабельности чувствительности к ТГ или их эндогенного уровня. Поскольку же ТГ, как показано в данной работе, могут значительно влиять и на пропорции тела сеголетков, данная вариабельность может иметь своим следствием большой внутривидовой (внутрипопуляционный) разброс в некоторых морфометрических параметрах, который при определенных условиях может перекрывать возрастные, межполовые и даже межвидовые различия.

Благодарности. Автор выражает благодарность С. В. Смирнову за организацию эксперимента и В. Л. Трунову за помощь в оформлении иллюстраций.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 01-04-48681) и гранта Президента РФ «Ведущая научная школа» (НШ-4534.2006.4).

- Васильева А. Б., Смирнов С. В., 2007. Роль тиреоидных гормонов в развитии костного черепа травяной лягушки (*Rana temporaria*, Ranidae) // Доклады Академии Наук (в печати).
- Кувшинский Б. Э., 2001. Влияние тиреоидных гормонов на развитие черепа *X. laevis* (*Anura*) // Проблемы эволюционной и экологической морфологии. М.: Биоинформсервис. С. 43—44.
- Песков В. Н., Коцержинская И. М., 2004. Внутривидовая дифференциация озерных лягушек *Rana ridibunda* (*Amphibia*, *Anura*) по длине и пропорциям тела // *Vestnik zoologii*. Т. 38. № 5. С. 47—55.
- Смирнов С. В., Васильева А. Б., 2001. Роль гормонов щитовидной железы в развитии костного черепа испанского тритона *Pleurodeles waltl* (*Urodela*: *Salamandridae*) // Доклады Академии Наук. Т. 379. № 5. С. 715—717.
- Смирнов С. В., Васильева А. Б., 2002. Костный череп сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingi* (*Amphibia*: *Urodela*: *Hynobiidae*) и роль гормонов щитовидной железы в регуляции его развития // Доклады Академии Наук. Т. 385. № 6. С. 842—844.

- Beachy C. K., Surges T. H., Reyes M., 1999. Effects of developmental and growth history on metamorphosis in the gray treefrog, *Hyla versicolor* (Amphibia, Anura) // J. Exp. Zool. V. 283. P. 522—530.
- Brown D. D., Cai L., Das B., Marsh-Armstrong N., Schreiber A. M., Juste R., 2005. Thyroid hormone controls multiple independent programs required for limb development in *Xenopus laevis* metamorphosis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 102. P. 12455—12458.
- Callery E. M., Elinson R. P., 2000. Thyroid hormone-dependent metamorphosis in a direct developing frog // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 97. P. 2615—2620.
- Denver R. J., Glennemeier K. A., Boorse G. C., 2002. Endocrinology of complex life cycles: Amphibians. In: Hormones, Brain and Behavior / Eds. D. Pfaff, A. Arnold, A. Etgen, S. Fahrbach, R. Rubin. San Diego: Acad. Press. P. 469—513.
- Emerson S. B., 1987. The effect of chemically produced shifts in developmental timing on postmetamorphic morphology in *Bombina orientalis* // Exp. Biol. V. 47. P. 105—109.
- Gosner K. L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // Herpetologica. V. 16. P. 183—190.
- Hall J. A., Larsen J. N., 1998. Postembryonic ontogeny of the spadefoot toad, *Scaphiopus intermontanus* (Anura: Pelobatidae): Skeletal morphology // J. Morphol. V. 238. P. 179—244.
- Hanken J., Hall B. K., 1984. Variation and timing of the cranial ossification sequence of the oriental fire-bellied toad, *Bombina orientalis* (Amphibia, Discoglossidae) // J. Morphol. V. 182. P. 245—255.
- Hanken J., Hall B. K., 1988. Skull development during anuran metamorphosis. II. Role of thyroid hormone in osteogenesis // Anat. Embryol. (Berl.). V. 178. P. 219—227.
- Kemp N. E., Hoyt J. A., 1965 a. Influence of thyroxine on ossification of the parasphenoid bone in the skull of *Rana pipiens* // Am. Zool. V. 5. P. 710.
- Kemp N. E., Hoyt J. A., 1965 b. Influence of thyroxine on order of ossification of bones of the skull of *Rana pipiens* // Am. Zool. V. 5. P. 719.
- Kemp N. E., Hoyt J. A., 1969. Ossification of the femur in thyroxine-treated tadpoles of *Rana pipiens* // Dev. Biol. V. 20. P. 387—410.
- Rose C. S., 1995. Skeletal morphogenesis in the urodele skull: III. Effect of hormone dosage in TH-induced remodeling // J. Morphol. V. 223. P. 243—261.
- Rose C. S., 1999. Hormonal control in larval development and evolution — amphibians. In: The origin and evolution of larval forms / Eds. Hall B.K., Wake M.H. San Diego: Acad. Press. P. 167—216.
- Rot-Nikčević I., Wassersug R. J., 2004. Arrested development in *Xenopus laevis* tadpoles: how size constrains metamorphosis // J. Exp. Biol. V. 207. P. 2133—2145.
- Smirnov S. V., Vassilieva A. B., 2003. Skeletal and dental ontogeny in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela: Salamandridae): role of thyroid hormone in its regulation // Rus. J. Herpetol. V. 10. P. 97—114.
- Smirnov S. V., Vassilieva A. B., 2005. Skull development in normal, TH-exposed, and goitrogen-treated axolotls, *Ambystoma mexicanum* // Rus. J. Herpetol. V. 12. P. 113—126.
- Trueb L., Hanken J., 1992. Skeletal development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae) // J. Morphol. V. 214. P. 1—41.

ЗВУКОВАЯ КОММУНИКАЦИЯ ТОЛСТОПАЛОГО ГЕККОНА *Pachydactylus turneri*

А. А. Веденин¹, В. Ю. Веденина², И. Л. Окштейн³

¹Гимназия № 1543 «На Юго-Западе», Москва

²Институт проблем передачи информации РАН, Москва

³Институт теоретической и экспериментальной физики им. А. И. Алиханова, Москва

VOCAL COMMUNICATION IN THICK-FINGERED GECKO *Pachydactylus turneri*

A. A. Vedenin¹, V. Yu. Vedenina², I. L. Okshtein³

¹Gymnasium №1543, Moscow

²Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy Of Science, Moscow

³Alikhanov Institute for Theoretical and Experimental Physics, Moscow

Vocalizations in thick-fingered gecko *Pachydactylus turneri* during interactions within pairs were recorded and analyzed for the first time. Four types of vocalizations (courtship call, response call of female, call of male aggression, and distress call) differed in combination of frequency and temporal parameters were revealed. The courtship call was least variable of all vocalizations and had specific temporal structure. Distress call was most variable in both frequency and temporal parameters. Visual signals used during male-male and male-female interactions were described in *P. turneri* for the first time.

Акустическая коммуникация гекконов играет большую роль во взаимоотношениях между однополыми и разнополыми особями одного вида (Frankenberg, Werner, 1992; Tang et al., 2001; Werner et al., 2001; Regalado, 2003; Назаров, 2004), однако к настоящему времени вокальный репертуар гекконов остается слабоизученным.

Функционально акустические сигналы рептилий принято делить на два типа. Это маркировочные сигналы, «advertisement calls», обычно адресованные особям своего вида, и дистрессивные сигналы, «distress calls», издаваемые в оборонительных целях. Маркировочные сигналы Gekkoniidae издаются самцами, чаще всего при столкновении самцов и при ухаживании. Иногда сигнал, адресованный самцам, отличается от такового, адресованного самкам (Marcellini, 1974; Frankenberg, 1982; Regalado, 2003). Хотя маркировочные сигналы варьируют в пределах вида, они достаточно специфичны и могут быть использованы в таксономических целях (Brillet, Paillette, 1991; Tang et al., 2001). В различных социальных контекстах самцы могут использовать визуальные и/или химические сигналы (Marcellini, 1977; Frankenberg, 1982; Regalado, 2003).

Дистрессивные сигналы чаще всего представляют собой одиночные звуковые посылки, варьирующие по частоте и длительности (Frankenberg, 1978; Werner et al., 1978; Brillet, Paillette, 1991). Этот тип сигнала ад-

ресован в первую очередь хищникам, а не конспецифическим особям и не симпатрическим видам.

В данной работе впервые исследуется акустическое поведение толстопалого геккона *Pachydactylus turneri* (Gray, 1864): 1) звуковая активность самцов и самок при попарных ссаживаниях; 2) дистрессивные сигналы особей обоего пола.

Материал и методика. С 1996 года нами ведется лабораторная культура *P. turneri*. Первоначально были привезены четыре самки и два самца из Танзании, и к настоящему времени лабораторная популяция насчитывает более 200 особей (в основном — первое и второе поколения потомков привезенных животных). Перед экспериментами животных содержали поодиночке в течение двух — четырех недель в стеклянных террариумах 20×30×50 см (подогрев лампой накаливания 40 Вт). Кормом служили личинки мучного хрущака (*Tenebrio molitor*) с добавкой витаминно-минеральной смеси «Korvimin» и глицерофосфата кальция. Эксперименты проводили в вечернее или ночное время суток. Непосредственно перед началом записи верхнюю крышку террариума одного из гекконов (хозяина) заменяли сетчатым потолком для уменьшения ревербераций, и в него подсаживали другого геккона (чужака) минимум на 20 мин. После каждого эксперимента животных рассаживали на 1 час, после чего производили ссаживания в других комбинациях. Поведение фиксировали с помощью видеокамеры Sony DCR-TRV 355E. Звуковые сигналы записывали звуковой картой компьютера через микрофон ATR25 (диапазон частот 17—18000 Гц) и анализировали с помощью программ Cool Edit и TurboLab. В результате 65 попарных ссаживаний, в которых участвовало 8 самцов и 3 самки, было получено 45 звуковых записей. Для записи дистрессивных сигналов животных брали в руки, имитируя стрессовую ситуацию.

Результаты. Выявлено четыре типа звуковых сигналов, издаваемых в разных ситуациях. В процессе ухаживания за самкой самец издавал характерный низкочастотный сигнал (далее — сигнал ухаживания). Этот тип сигнала зарегистрирован у 4-х самцов в 7-ми ссаживаниях из 30-ти (в остальных 23-х ссаживаниях звуковые сигналы при ухаживании не издавались). Спектральные максимумы лежали в диапазоне 0.5—1 кГц, верхняя граница спектра сигнала не превышала 2 кГц (рис. 1 а, б). Сигнал отличался стабильной и очень характерной амплитудно-временной структурой и представлял собой серию сдвоенных или строенных коротких щелчков длительностью в среднем 22 мс. Длительность одной звуковой посылки, состоящей из двух — трех, реже четырех щелчков, была в среднем 83 мс. Период повторения звуковых посылок варьировал в диапазоне 109—580 мс. Сигнал ухаживания напоминал тихое урчание.

В ответ на ухаживание самца самка издавала ответный сигнал (рис. 1 в, г). Этот сигнал издавался всеми тремя исследованными самками во всех ссаживаниях, где самец издавал сигнал ухаживания. В частотном

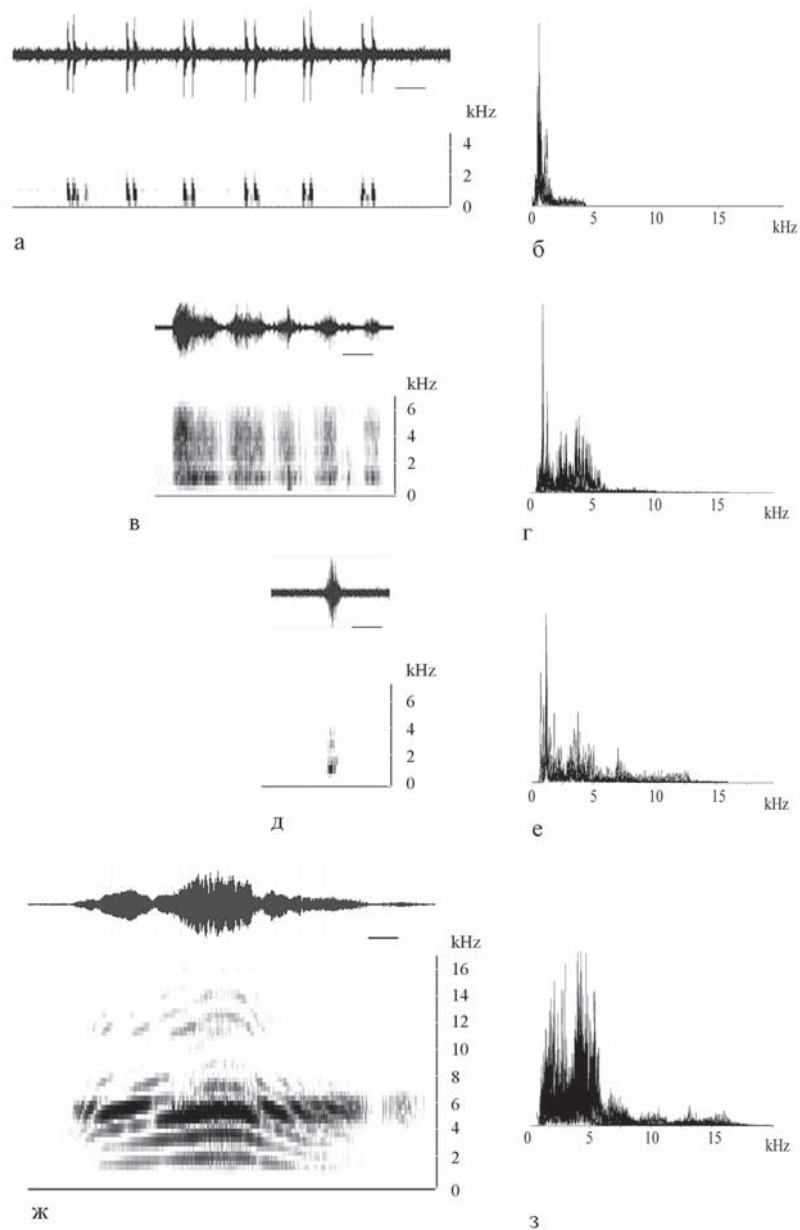


Рис. 1. Осциллограммы, сонограммы (слева) и амплитудно-частотные спектры (справа) акустических сигналов гекконов *Pachydactylus turneri*: сигнал ухаживания (а, б), ответный сигнал самки (в, г), сигнала агрессии самца (д, е), дистрессивный сигнал самки (ж, з). Отметка времени для осциллограмм и сонограмм – 100 мс. Вертикальная шкала спектров в линейном масштабе.

спектре отмечалось два максимума: около 1 кГц и в диапазоне 3—4 кГц. Верхняя граница спектра доходила до 6 кГц. Сигнал состоял из 3—9 щелчков, длительность которых была в среднем 223 мс. Первый щелчок в звуковой посылке обычно был максимален по амплитуде и длительности, и каждый последующий щелчок был меньше предыдущего по обоим параметрам. Ответный сигнал напоминал поскрипывание. В двух сериях ухаживания у двух самок регистрировали ответный сигнал II типа, который представлял собой несколько однократных звуковых посылок длительностью в среднем 250 мс. Звуковые посылки следовали в среднем с периодом в 2 с. Частотные характеристики ответных сигналов двух типов практически не различались.

При ссаживании самцов (35 ссаживаний) были зарегистрированы сигналы агрессии разных типов. Все сигналы издавались во время драки или демонстраций агрессии. У четырех самцов (7 ссаживаний) был зарегистрирован сигнал, напоминающий короткий звук «ква» (рис. 1 д, е). Максимумы частотного спектра лежали в диапазоне 1—4 кГц, верхняя граница частотного диапазона обычно не превышала 8 кГц. Сигнал состоял из одного короткого щелчка средней длительностью 61 мс. Один самец (2 ссаживания) в той же ситуации издавал совершенно иной сигнал (серию коротких низкочастотных щелчков), напоминавший сигнал ухаживания.

Дистрессивные сигналы издавались животными в 17 экспериментах из 20-ти (3 самки в 8 экспериментах и 5 самцов в 9 экспериментах) и сопровождалась попытками укусить экспериментатора. На слух эти сигналы напоминали повизгивание. Дистрессивный сигнал сильно варьировал как по амплитудно-временным, так и по частотным характеристикам. Сигнал представлял собой одиночные посылки длительностью 50—700 мс. Максимумы частотного спектра сигнала лежали в диапазоне 1—6 кГц (рис. 1 ж, з). Спектр часто имел две или несколько четко выраженных полос, которые представляли собой гармоники основной частоты (1.2 кГц). Верхняя граница частотного диапазона могла достигать 18 кГц. Дистрессивные сигналы самца и самки незначительно различались: в сигнале самки верхняя граница частотного диапазона была выше, чем в сигнале самца.

Во время ссаживаний гекконы принимали различные позы, которые предположительно являлись визуальными сигналами. Во время ухаживания самец располагался возле самки таким образом, чтобы его бок оказывался перед ее головой. При этом он часто поднимался на выпрямленных ногах и выгибал спину (поза «arched back»). Далее он захватывал пастью складку кожи на боку самки и, не выпуская, обходил ее. Затем следовала попытка копуляции. Все это время он издавал сигнал ухаживания. Самка издавала ответный сигнал сразу после захвата складки кожи. В случаях отказа от копуляции самка производила характерные быстрые движения головой вправо — влево.

При ссаживании самцов, как правило, хозяин принимал позу «arched back». Причем животное могло стоять (ABD) или идти (ABW) в такой позе (Мордвинкин, Окштейн, 2006). Затем следовала короткая драка: хозяин террариума бегал за чужаком и кусал его. Сигнал агрессии издавался хозяином в позе ABD. В тех ссаживаниях, когда чужак был крупнее хозяина, мы наблюдали мирное разрешение конфликта: хозяин поднимал и опускал хвост, издавая сигналы агрессии, а чужак принимал позу ABD.

Обсуждение. Сигнал ухаживания обладал наиболее специфичной амплитудно-временной структурой. Предположительно, он соответствует описанному в литературе сигналу MCC (multiple chirp call = multiple click call = многократное щелбтание). Этот сигнал описан для разных видов родов *Hemidactylus* и *Ptenopus*, для *Gekko gecko*, *Ptyodactylus hasselquistii*, *Cyrtodactylus kotschyi* (Marcellini, 1974; Werner et al., 1978; Frankenberg, 1978, 1982; Tang et al., 2001; Regalado, 2003). Однако у *P. turneri* каждая звуковая посылка состояла из 2—3 щелчков, что было отмечено только в подобных сигналах у *Cyrtopodion fedtschenkoi* (скрипучая трель) (Назаров, 2004). Максимум энергии сигнала ухаживания *P. turneri* лежал ниже 1 кГц, что также отличает его от маркировочных сигналов других изученных видов (Frankenberg, Werner, 1992).

Ответный сигнал самки *P. turneri* сильно отличался от сигнала ухаживания самца. Самки, способные издавать маркировочный сигнал, зарегистрированы лишь у некоторых исследованных видов (Frankenberg, 1978; Werner et al., 2001). В наших экспериментах была лишь одна копуляция, в остальных случаях самки отвергали попытки спариться. Тем не менее, в большинстве случаев самки издавали ответный сигнал I типа (рис. 1 в). Сигналы II типа были нами зарегистрированы в ситуациях, которые ничем не отличались от остальных поведенческих ситуаций ухаживания. Возможно, самки издают разные типы ответных сигналов в зависимости от их состояния и степени готовности к копуляции.

Самцы *P. turneri* при выяснении территориальных отношений могут издавать разные типы сигналов, что согласуется с данными о других видах гекконов (Frankenberg, Werner, 1992; Regalado, 2003). Кроме того, мы показали, что один и тот же звуковой сигнал, сопровождаемый разными визуальными сигналами, может свидетельствовать о различных дальнейших действиях, например, мирно разрешится конфликт или нет. Возможно, это определяется разницей в размерах и возрасте самцов (Мордвинкин, Окштейн, 2006). Издавание сигнала ухаживания в присутствии чужака-самца может объясняться высокой мотивацией хозяина и готовностью его к копуляции.

Дистрессивные сигналы *P. turneri* отличались высокой изменчивостью. Сигналы *P. turneri* можно отнести к двум из 4-х описанных в литературе (Frankenberg, Werner, 1992) типов дистрессивных сигналов: тип III

(шумовой, без амплитудной модуляции) и тип IV (тональный с гармониками, частотно-модулированный).

- Мордвинкин Д. Ю., Окитейн И. Л., 2006. Поведение при парных взаимодействиях у самцов толстопалого геккона *Pachydactylus turneri* // Актуальные проблемы экологии и природопользования. М.: Изд-во РУДН. С. 133—138.
- Назаров Р. А., 2004. Морфологический, гибридологический и акустический анализ двух близкородственных видов голопалых гекконов *Cyrtopodion fedtschenkoi* и *C. russowii*. Дипломная работа. Биологический факультет МГУ.
- Brillet C., Paillette M., 1991. Acoustic signals of the nocturnal lizard *Gekko gekko*: analysis of the «long complex sequence» // Bioacoustics. V. 3. P. 33—44.
- Frankenberg E., 1975. Distress calls of gekkonid lizards from Israel and Sinai // Isr. J. Zool. V. 24. P. 43—53.
- Frankenberg E., 1978. Calls of male and female tree geckos, *Cyrtodactylus kotschyi* // Isr. J. Zool. V. 27L. P. 53—56.
- Frankenberg E., 1982. Vocal behavior of the Mediterranean house gecko *Hemidactylus turcicus* // Copeia. P. 770—775.
- Frankenberg E., Werner Y. L., 1992. Vocal communication in the reptilian — facts and questions // Acta Zool. Lilloana. V. 41. P. 45—62.
- Marcellini D. L., 1974. Acoustic behavior of the gekkonid lizard, *Hemidactylus frenatus* // Herpetologica. V. 30. P. 44—52.
- Marcellini D. L., 1977. Acoustic and visual display behaviour of gekkonid lizards // Amer. Zool. V. 17. P. 251—260.
- Regalado R., 2003. Roles of visual, acoustic, and chemical signals in social interactions of the tropical House Gecko (*Hemidactylus mabouia*) // Carib. J. Sci. V. 39. № 3. P. 307—320.
- Werner Y. L., Frankenberg E., Adar O., 1978. Further observations on the distinctive vocal repertoire of *Ptyodactylus hasselquistii* cf. *hasselquistii* (Reptilia: Gekkonidae) // Isr. J. Zool. V. 27. P. 176—188.
- Werner Y. L., Rickert M., Schröder E., 2001. Polysyllabic calls of diplodactyline geckos genera *Oedura* and *Rhacodactylus* // Herpetological Natural History. V. 8. № 1. P. 37—48.
- Tang Y.-Zh., Zhuang L.-Zh., Wang Z.-W., 2001. Advertisement calls and their relation to reproductive cycles in *Gekko gekko* (Reptilia, Lacertilia) // Copeia. № 1. P. 248—253.

ГЕНЕТИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АДАПТАЦИОГЕНЕЗА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Rana* В СОВРЕМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

В. Л. Вершинин

Институт экологии растений и животных УРО РАН, Екатеринбург

GENETIC-PHYSIOLOGICAL BASEMENTS OF ADAPTATION IN SPECIMENTS OF *Rana* GENUS IN MODERN ECOSYSTEMS

V. L. Vershinin

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

Due long term study of populations of three species of *Rana* genus — *R. arvalis*, *R. temporaria* and *R. ridibunda* it was shown that ecophysiology allows to understand biological explanation of some zoological phenomena that was founded in amphibian populations under effect of urbanization. It is known that individual accomodation, as a way of the adaptation to various conditions of environment is rather perfect, but energetically unprofitable. For this reason the serious qualitative differences in populations, that reducing a significance of physiological adaptations is much more important. Species adaptive potential in many respects is hereditary determined by the features of their physiology, specificity of populations polymorphism structure. Individual accomodation and the limits of its variability are preadaptive basis of population's stability to conditions of destabilised environment. Under conditions of modern ecosystem dominant mutations can promote to fast adaptive success of their anyone owner. So, information on genetic-phyiological features of amphibian species can give us predictable scenario of community transformation under effect of environmental changes.

Биологические особенности видов во многом определяют возможность их существования в новых условиях среды. Существует мнение, что успешное существование видов в условиях антропогенно модифицированных ландшафтов возможно только при условии, что они обладают определенным преадаптивным потенциалом (Porter, 1972), необходимым для успешной быстрой эволюции популяций при быстрых изменениях условий среды, что в ряде случаев находит свое подтверждение (Straalen, Wensen, 1986). В настоящее время большинство исследователей полагают, что сокращение численности амфибий и постепенное потепление климата — реальные события (Pounds, 2001). В ряду наиболее часто называемых факторов исчезновения популяций амфибий разрушение среды обитания и химическое загрязнение занимают ведущее место (Diamond, 1996, Schlumpf, Lichtensteiger, 1996). Сокращение популяций земноводных во многих районах планеты — одна из причин повышенного внимания исследователей к многолетней динамике популяционных параметров и видо-

вого состава амфибий в естественных и антропогенно трансформированных экосистемах (Long, 2001).

В течение продолжительного периода (1977—2006 гг.) проводили популяционные исследования трех видов бесхвостых амфибий (Anura, Ranidae) рода *Rana*: *R. ridibunda* Pall. (вид — вселенец), *R. arvalis* Nilss., и *R. temporaria* L. (находящаяся на Урале у восточной границы своего распространения), населяющих урбанизированную территорию, которая типизирована (Вершинин, 1980) в соответствии со степенью освоенности и загрязнения (II — многоэтажная застройка, III — малоэтажная застройка, IV — лесопарк, K — загородная популяция).

В силу имеющихся биологических различий, заложенных в норму реакции, виды по-разному реагируют на антропогенные модификации среды. Так, максимальная выживаемость (в процентах от отложенной икры) в период метаморфоза (53-я стадия) на городской территории у травяной лягушки 2.5%, против 4.5% у остромордой и 57.9% у озерной. Наряду с общей для всех видов земноводных, населяющих городскую территорию, тенденцией к росту встречаемости морфологических девиаций в зависимости от степени урбанизации (размах морфологической изменчивости видов становится шире, растет частота уклоняющихся от «дикого типа» вариантов), отмечаются межвидовые различия. Спектр морфологических отклонений обладает значительной видоспецифичностью, имеет генетическую основу и заложен в норму реакции вида (у одних видов он уже, у других шире), что отражает их экологическую пластичность.

Дистанцированность спектров отклонений сеголеток из популяций, населяющих одну урбанизированную территорию, личиночное развитие которых проходит в сходных геохимических условиях, отражает различия в норме реакции видов, связанные с их филогенетическими различиями (рис. 1).

В целом, у сеголеток остромордой лягушки в городских популяциях 52.5% всех морфологических девиаций составляет депигментация радужины (Вершинин, 2004а), которая фактически является частичным альбинизмом (Dubois, 1979). Экспериментальные исследования, выполненные на *R. esculenta* (Rostand, Darre, 1970), показали, что этот признак определяется рецессивной мутацией, обуславливающей в гомозиготном состоянии полное отсутствие ксантофоров и иридиофоров (Richards, Tartof, Nace, 1969).

Частота депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки выше ($\chi^2 = 28.9$; $p < 0.001$) чем в лесной популяции — 1.62% и 0.39% соответственно. Встречаемость отклонения у сеголеток и взрослых животных на городской территории существенно различается — 1.68% и 0.47% ($\chi^2 = 7.04$; $p < 0.01$), а в загородной популяции — 0.35% и 0.42% ($\chi^2 = 0.09$; различие недостоверно). Суммарная частота признака у сеголеток (1.37%) значимо ($\chi^2 = 11.04$; $p < 0.001$) выше, чем у взрослых (0.41%). По-

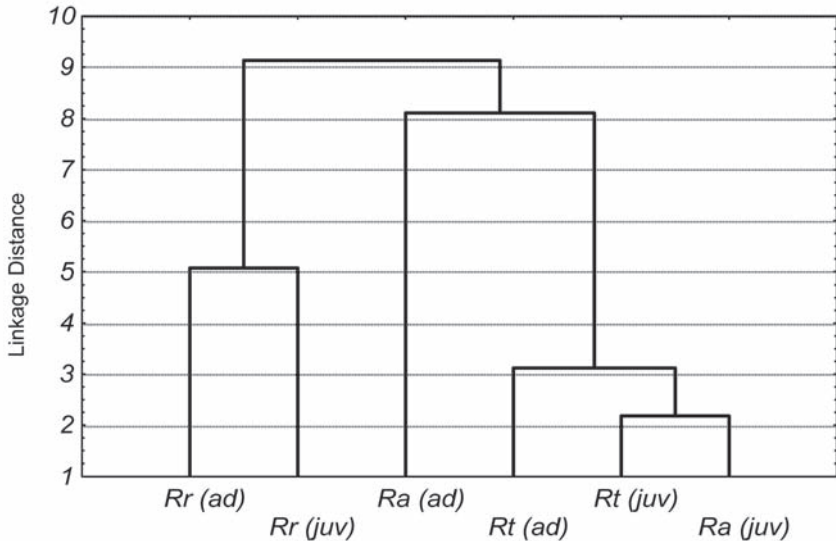


Рис. 1. Дистанцированность видовых спектров морфологических отклонений (*Rr* – *R. ridibunda*, *Ra* – *R. arvalis*, *Rt* – *R. temporaria*, ad – взрослые, juv – сеголетки).

видимому, гомозиготность этих особей по рецессивным аллелям отрицательно сказывается на их выживаемости.

Выявленные различия свидетельствуют о наличии инбридинговой депрессии в городских популяциях (Вершинин, 2004 а) и интенсивности преобразования генофонда на урбанизированной территории.

Низкая встречаемость этого отклонения у травяной лягушки (у сеголеток 0.04%; $n = 4518$ и 0.19%; $n = 538$ у взрослых) может быть связана с относительно большей, в сравнении с *R. arvalis*, ролью наследственной компоненты в процессах онтогенеза.

Встречаемость признака, определяемого доминантным аллелем диаллельного аутосомного гена (Morivaki, 1952; Moriya, 1952; Browder et. al., 1966; Щупак, 1977; Berger, Smielovski, 1982) — морфы *striata* — в популяциях *R. arvalis* и *R. ridibunda* на территории Екатеринбурга устойчиво выше ($p < 0.01$) в течение 29 лет.

Согласно нашим данным (Вершинин, Терешин, 1999), натриевая проницаемость кожи морфы *striata* у *R. arvalis* существенно ($F = 11.59$, $p < 0.001$) ниже, чем у бесполовых животных — 3.9 ± 1.8 против 13.4 ± 2.0 мВ ($n = 72$) соответственно. Этот факт свидетельствует о низкой эффективности работы калий-натриевого насоса, ответственного у амфибий за кожный транспорт. Следствием является слабая способность к биоаккумуляции и высокая скорость физиологических процессов. Первая особенность определяет увеличение частоты встречаемости *striata* в пределах естественных

и искусственных геохимических аномалий (Вершинин, 2004 б) и антропогенно дестабилизированных территорий. Вторая — значительное ($F = 4.11$; $p < 0.0451$; $n = 42$) сокращение общей продолжительности жизни у особей *striata* — 2.8 ± 0.16 ($n = 71$) против 3.3 ± 0.19 . В популяциях травяной лягушки в условиях урбанизации отмечается феномен акселерации, что в конечном итоге ведет к снижению их репродуктивных возможностей.

Одним из сопутствующих следствий высокой скорости обменных процессов стало снижение порога нервной возбудимости у особей *striata*: 0.39 ± 0.04 ($F = 5.49$; $p = 0.02$), против 0.529 ± 0.035 у бесполок. Аккомодационные способности мышечной ткани свидетельствуют о том, что особи *striata* характеризуются относительно низкими адаптационными возможностями по сравнению с бесполок животными (константа аккомодации $\lambda = 7.6 \pm 1.2$ против 4.5 мс; $F = 3.83 \pm 0.9$, $p < 0.05$). Это касается и такой специализированной мышечной ткани, как миокард. Установлено (Шкляр, Вершинин, 2005), что миокард морфы *striata* характеризуется снижением максимального изометрического напряжения, увеличением скорости развития напряжения, уменьшением времени достижения максимума напряжения и общей длительности сократительного акта. В целом, для миокарда *R. arvalis* и *R. temporaria* характерно снижение контрактильной способности миокарда в условиях искусственных ($341.4 \pm 26.7\%$, против $150.3 \pm 32.6\%$; $F = 5.36$; $p = 0.0016$) и естественных ($584.9 \pm 65.1\%$ и $133.3 \pm 104.6\%$; $F = 13.45$; $p = 0.0004$) геохимических аномалий (Шкляр, Вершинин, 2003). Как следствие, возникает приспособительная реакция организма, проявляющаяся в гипертрофии сердечной мышцы и направленная на компенсацию сниженной сократительной активности миокардиальной ткани (Шкляр, Вершинин, 2002).

Изучение пролиферативной активности (Вершинин, Камкина, 2001) показало наличие у сеголеток II зоны слабой, но значимой линейной зависимости между митотическим индексом и индексом печени (r изменяется в пределах 0.0012 — 0.046). Изучение флуктуирующей асимметрии мерных признаков свидетельствует о снижении их среднепопуляционных показателей в городских популяциях остромордой лягушки (Вершинин и др., 2007). Эти факты свидетельствуют о высокой степени согласованности процессов морфогенеза в городских популяциях *R. arvalis*. Наличие адаптивного ответа, выражающееся в снижении смертности и частоты морфологических отклонений, проявляется при снятии эффекта загрязнения воды в лабораторных условиях (Вершинин, Трубецкая, 1992; Вершинин, Камкина, 2001). Экофизиологический подход позволяет перейти от феноменологической стороны наблюдаемых явлений к пониманию их биологической сути.

Известно, что физиологические компенсации, как путь приспособления к различным условиям среды, весьма совершенны, но энергетически невыгодны (Шварц, 1974). По этой причине наличие глубоких качествен-

ных отличий популяционного ранга, снижающих роль физиологических адаптаций, намного важнее.

Адаптивный потенциал видов во многом определяется наследственно обусловленными особенностями их физиологии, спецификой структуры полиморфизма видов и популяций. Индивидуальная аккомодация и пределы ее изменчивости являются преадаптивной основой популяционной устойчивости к условиям дестабилизированной среды. В условиях современных экосистем доминантные мутации могут способствовать быстрому адаптивному успеху их носителей.

Таким образом, знание о наследственно обусловленных экофизиологических особенностях видов и отдельных генотипов позволяют не только оценить степень антропогенной трансформации, но и составить возможный сценарий преобразования структуры сообществ и популяций в условиях быстрых преобразований среды.

- Вершинин В. Л.*, 1980. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск. С. 117—118.
- Вершинин В. Л.*, 2004 а. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // Экология. № 1. С. 69—73.
- Вершинин В. Л.*, 2004 б. Морфа *striata* — и ее роль в путях адаптациогенеза рода *Rana* в современной биосфере // Доклады РАН. Т. 396. № 2. С. 280—282.
- Вершинин В. Л., Гилева Э. А., Глотов Н. В.*, 2007. Флуктуирующая асимметрия мерных признаков у остромордой лягушки: методические аспекты // Экология. № 1. С. 79—82.
- Вершинин В. Л., Камкина И. Н.*, 2001. Пролиферативная активность эпителия роговицы и особенности морфогенеза сеголеток *Rana arvalis* Nilss. в условиях урбанизации // Экология. № 4. С. 297—302.
- Вершинин В. Л., Терешин С. Ю.*, 1999. Физиологические показатели амфибий в экосистемах урбанизированных территорий // Экология. № 4. С. 283—287.
- Вершинин В. Л., Трубецкая Е. А.*, 1992. Смертность бурых лягушек в эмбриональный, личиночный и постметаморфический период при разном уровне антропогенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург. С. 12—20.
- Шкляр Т. Ф., Вершинин В. Л.*, 2002. Влияние урбанизации на сократительную функцию миокарда бурых лягушек // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 721—728.
- Шкляр Т. Ф., Вершинин В. Л.*, 2003. Характеристика сократительной функции миокарда как маркер биогеохимической специфики среды // Современные проблемы атомной науки и техники. Снежинск: Изд-во СГФТА. С. 448—450.
- Шкляр Т. Ф., Вершинин В. Л.*, 2005. Физиологическая гетерогенность популяций амфибий как проявление полиморфизма // 5 Сибирский физиологический съезд. Томск. С. 133.
- Щупак Е. Л.*, 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР. С. 36.

- Berger L., Smielowski J., 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. V. 3. P. 145—151.
- Browde L. W., Underhill J. C., Merrell D. C., 1966. Mid-dorsal stripe in the wood frog // J. Heredity. V. 57. № 2. P. 65—67.
- Diamond J. M., 1996. A-bombs against amphibians // Nature (Gr. Brit.). V. 383. № 6599. P. 386—387.
- Dubois A., 1968. Sur deux anomalies de la Genouille verte (*Rana esculenta*) // Bull. Soc. Linn. Lyon. V. 37. P. 316—320.
- Long J., 2001. Portrait of a crisis: The global amphibian assessment // World Conserv. V. 32. № 3. P. 23.
- Moriwaki T., 1952. The inheritance of the dorsal-median stripe in *Rana limnocharis* Wiegmann // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1 (zool.). V. 14. Art. 1—19. P. 159—164.
- Moriya K., 1952. Genetical studies of the pond frog, *Rana nigromaculata*. 1 Two types of *Rana nigromaculata nigromaculata* found in Takata district // J.Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1. V. 13. Art. 19. P. 189—197.
- Porter K. R., 1972. Herpetology. Philadelphia; London; Toronto. 524 p.
- Pounds J. A., 2001. Climate and amphibian declines // Nature (Gr. Brit.). V. 410. № 6829. P. 639—640.
- Richards C. M., Tartof D. T., Nace G. W., 1969. A melanoid variant in *Rana pipiens* // Copeia. № 4. P. 850—852.
- Rostand J., Darre P., 1970. Une mutation de *Rana esculenta*: la grenouille aux yeux noirs // C. r. Acad. Sci. (D). V. 217. P. 1414—1415.
- Schlumpf M., Lichtensteiger W., 1996. Hormonaktive Umweltchemikalien: Ihre Rolle beim Artenverlust der Fauna // Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zurich. V. 141. № 4. S. 161—171.
- Straalen N. M. van, Wensen J. van, 1986. Heavy metal content of forest litter arthropods as related to body size and trophic level // Environ. Pollut. V. 42. P. 209—221.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ ОБЫКНОВЕННОЙ *Vipera berus* И СТЕПНОЙ *V. renardi* ГАДЮК

С. В. Ганщук, А. С. Воробьева, Т. В. Чазова

Пермский государственный педагогический университет, Пермь

CHARACTERISTICS OF PERIPHERAL BLOOD IN *Vipera berus* AND *V. renardi*

S. V. Ganshchuk, A. S. Vorobyova, T. V. Chazova

Perm State Pedagogical University, Perm

Comparative peripheral blood analysis of the two species of viper snake is presented. No difference in hemoglobin content and erythrocyte count is detected between the species, and between the males and females of each species. Leukocyte counts do differ between the species.

В Волжско-Камском крае достоверно обитает шесть видов змей (Бакиев и др. 2004). Наиболее изучены такие вопросы их биологии, как численность, плотность размещения, морфология, спектр питания. К наименее изученным относятся эколого-физиологическая характеристика, особенно морфология и биохимия крови. По мере возможности мы постарались восполнить этот пробел. Кровь, как ткань организма, является целостной системой, рассматривать которую необходимо с позиций качественных и количественных показателей. Количественные показатели крови (уровень глюкозы, гемоглобина, форменных элементов, газов) способны изменяться под воздействием определенных факторов (сезона, возраста, питания, стресса), а также в зависимости от пола. Качественные показатели, такие, как морфологические ряды форменных элементов, остаются относительно постоянными в ходе эволюции. Изучение крови, которая является наиболее реактивной тканью внутренней среды, поможет выявить филогенетические связи, как внутри классов позвоночных животных, так и между ними (Красильников, 1973).

Е. Н. Красильников (1966) предлагает выделять у рептилий пять групп белых кровяных телец. По его мнению, количество лейкоцитов у рептилий в среднем составляет 12—27 тыс. в мм³. При исследовании двух видов змей Предуралья выявлено колебание количества лейкоцитов от 1.4 до 50 тыс. в мм³ в зависимости от времени года (Ганщук, Литвинов, 2004). А. А. Первалов (1973) указывает на то, что в крови у горных видов змей понижено содержание лейкоцитов. Выявлен четко выраженный сезонный механизм реакции дыхательной и защитной функции крови ужа в ответственные периоды жизни животного (Зинякова, Зотова, 1986).

Помимо лейкоцитарной формулы, важной характеристикой крови является размер и количество эритроцитов. У степной агамы низовьев Аму-

дарьи есть сезонные колебания количества эритроцитов (Каипбеков и др., 1977). Та же тенденция отмечена у змей в Камском Предуралье (Ганцук, Литвинов, 2004).

В настоящей статье представлены результаты сравнительного анализа периферической крови двух близких видов гадюк *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и *V. renardi* (Christoph, 1861).

Материал и методика. Исследования проводились в апреле — мае 2006 г. в Красноярском районе Астраханской области, Кишертском и Уинском районах Пермского края. Для забора крови у змей нами использовалась методика М. Ф. Соколиной с соавторами (1997). Кровь брали из верхнечелюстной вены. Преимущество такой техники заключается в возможности регулярно отбирать периферическую кровь, что позволяет проследить динамику показателей у одного животного с несущественным влиянием на результаты исследований. Количество форменных элементов крови подсчитывали в камере Горяева. Уровень гемоглобина исследовали с помощью гемометра Сали. Размеры эритроцитов определяли с использованием окуляр-микрометра.

Результаты. Результаты работы представлены в табл. 1.

Гемоглобин. Сравнение по уровню гемоглобина между видами ($t = 0.51$; $P > 0.05$), так же, как и между самцами ($t = 1.53$; $P > 0.05$) и самками ($t = 1.64$; $P > 0.05$) каждого вида достоверных отличий не показало. У обыкновенной гадюки по этому признаку разница между самцами и самками не отмечена ($t = 0.21$; $P > 0.05$), тогда как у степной гадюки половые отличия достоверны ($t = 4.5$; $P < 0.001$).

Таблица 1. Показатели крови обыкновенной и степной гадюк.

Показатели крови	Обыкновенная гадюка			Степная гадюка		
	Все особи (n = 32)	Самки (n = 15)	Самцы (n = 17)	Все особи (n = 32)	Самки (n = 13)	Самцы (n = 19)
Эритроциты, млн.	0.71 ± 0.09	0.60 ± 0.03	0.70 ± 0.09	1.70 ± 0.01	1.80 ± 0.03	1.70 ± 0.03
Лейкоциты, тыс.	10.18 ± 1.79	10.50 ± 1.50	15.00 ± 3.16	4.50 ± 0.05	5.00 ± 0.11	4.20 ± 0.12
Гемоглобин, г %	7.20 ± 0.81	6.56 ± 1.24	6.80 ± 0.46	7.44 ± 0.04	7.90 ± 0.11	7.20 ± 0.10
Длина эритроцитов, мкм	1.496 ± 0.330	1.433 ± 0.398	1.566 ± 0.510	1.407 ± 0.280	1.346 ± 0.415	1.457 ± 0.658
Ширина эритроцитов, мкм	1.088 ± 0.259	1.033 ± 0.398	1.15 ± 0.355	1.028 ± 0.315	1.000 ± 0.730	1.073 ± 0.717
Лейкоцитарная формула, %						
Лимфоциты	45.57 ± 0.56	43.60 ± 1.42	49.00 ± 0.90	60.50 ± 0.32	66.00 ± 0.74	57.80 ± 0.73
Моноциты	36.03 ± 0.57	35.20 ± 1.49	35.11 ± 0.91	32.20 ± 0.36	27.90 ± 0.82	35.60 ± 0.80
Базофилы	4.71 ± 0.14	3.53 ± 0.14	6.07 ± 0.36	3.90 ± 0.05	3.22 ± 0.14	3.30 ± 0.11
Гетерофилы	5.03 ± 0.14	7.41 ± 0.40	3.07 ± 0.11	4.03 ± 0.05	2.16 ± 0.12	3.12 ± 0.013
Эозинофилы	10.27 ± 0.35	11.06 ± 1.05	8.84 ± 0.48	4.03 ± 0.08	3.00 ± 0.28	4.21 ± 0.14

Эритроциты. Видовые различия по количеству эритроцитов в крови не выявлены ($t = 1.72$; $P > 0.05$). Они не обнаружены и при сравнении самцов ($t = 1.15$; $P > 0.05$) и самок ($t = 0.92$; $P > 0.05$).

Размеры эритроцитов у двух видов гадюк различны. Длина эритроцитов обыкновенной гадюки на 0.89 мкм ($t = 29.6$; $P < 0.001$), а ширина на 0.6 мкм ($t = 20$; $P < 0.001$) больше, чем у степной. У самок обыкновенной гадюки их длина на 0.87 мкм ($t = 17.4$; $P < 0.001$), а ширина на 0.3 мкм выше ($t = 4.05$; $P < 0.001$), чем у самок степной гадюки. У самцов обыкновенной гадюки эритроциты также достоверно крупнее эритроцитов самцов степной гадюки: длина — на 1.1 мкм ($t = 15.7$; $P < 0.001$), ширина — на 0.8 мкм ($t = 15.7$; $P < 0.001$).

Лейкоциты и лейкоцитарная формула. Видовые отличия по количеству лейкоцитов достоверны. У обыкновенной гадюки их на 5.68 тыс. больше, чем у степной ($t = 5.7$; $P < 0.001$). Количество лейкоцитов на 7.3 тыс. больше у самок обыкновенной гадюки ($t = 10.18$; $P < 0.001$). У самцов обыкновенной гадюки по сравнению с самцами степной гадюки их также больше на 10.73 тыс. ($t = 7.8$; $P < 0.001$).

В целом в лейкоцитарной формуле преобладают лимфоциты (около 60%), моноциты составляют около 30% . Остальные типы клеток встречаются значительно реже. Достоверны видовые различия по всем типам лейкоцитов: лимфоцитов на 15.00 тыс. больше у степной гадюки ($t = 28.3$; $P < 0.001$), моноцитов на 3.83 тыс. больше у обыкновенной гадюки ($t = 6.17$; $P < 0.001$), базофилов на 0.81 тыс. ($t = 5.7$; $P < 0.001$), гетерофилов на 1.00 тыс. ($t = 7.24$; $P < 0.001$) и эозинофилов на 6.24 тыс. ($t = 2.4$; $P < 0.001$) также больше у обыкновенной гадюки.

Между самками двух видов гадюк выявлены отличия по составу лейкоцитарной формулы. У самок степной гадюки лимфоцитов больше на 22.4 тыс. ($t = 13.8$; $P < 0.001$). Количество остальных типов клеток больше у самок обыкновенной гадюки: моноцитов на 7.3 тыс. ($t = 4.2$; $P < 0.001$), базофилов на 0.31 тыс. ($t = 2.06$; $P < 0.001$), гетерофилов на 5.25 тыс. ($t = 11.9$; $P < 0.001$), эозинофилов на 8.06 тыс. ($t = 7.13$; $P < 0.001$).

У самцов найдены отличия по следующим типам лейкоцитов: лимфоцитов на 8.89 тыс. больше у самцов степной гадюки ($t = 9.6$; $P < 0.001$), а базофилов на 2.69 тыс. ($t = 7.6$; $P < 0.001$) и эозинофилов на 4.63 тыс. ($t = 9.8$; $P < 0.001$) больше у самцов обыкновенной гадюки. По моноцитам и гетерофилам отличия незначительны ($P > 0.05$).

Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю., 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского науч. центра РАН. 192 с.
Ганичук С. В., Литвинов Н. А., 2004. Характеристика некоторых гематологических показателей змей Приуралья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. Вып. 7. Тольятти. С. 35—37.

- Зинякова М. П., Зотова Т. А.*, 1986. Морфология лейкоцитов и сезонные изменения в составе форменных элементов крови у обыкновенного ужа (*Natrix natrix* L.). Кубанский ун-т. Краснодар. 11 с. (деп. ВИНТИ).
- Каиббеков К., Утемисов О., Оспанов П.*, 1977. К экологии степной агамы в низовьях Амударьи // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 104—105.
- Красильников Е. Н.*, 1966. Лейкоцитарный состав крови рептилий // Архив анат., гистол. и эмбриологии. № 4. С. 102—107.
- Красильников Е. Н.*, 1973. О возможности использования морфологических показателей клеток крови рептилий для разрешения некоторых вопросов их систематики и фенологии // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 3 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 106—107.
- Перевалов А. А.*, 1973. Новое в исследовании крови змей // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 3 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 142—144.
- Соколова Ф. М., Павлов А. В., Юсупов Р. Х.*, 1997. Гематология пресмыкающихся. Методическое пособие. Казань. 30 с.

МАТЕРИАЛ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ РЕДКИХ ВИДОВ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА И ПРЕДКАВКАЗЬЯ

И. В. Доронин

Ставропольский государственный университет; Ставропольский государственный музей-заповедник им. Г. Н. Прозрителева и Г. К. Пправе

DATA ON THE DISTRIBUTION OF RARE AMPHIBIANS AND REPTILES OF A WEST CAUCASUS AND PREDKAVKAZIYE

I. V. Doronin

Stavropol State University; Stavropol State Museum-reserve named after G. N. Prozriteleva and G. K. Prave

As a result of field researches in 2002—2006-s and analysis of zoological collections of Stavropol State Museum-reserve named G. N. Prozriteleva and G. K. Prave and Zoological Department's Museum of Stavropol State University, was got new data and specified old information about the spreading of 16 rare and threatened amphibians and reptiles of Karachaevo-Cherkesia and Stavropol Region.

Данная фаунистическая сводка по распространению редких и исчезающих таксонов амфибий и рептилий Карачаево-Черкесской республики и Ставропольского края основана на анализе зоологических коллекций Ставропольского государственного историко-культурного и природно-ландшафтного музея-заповедника им. Г. Н. Прозрителева и Г. К. Пправе (СГМЗ), Музея кафедры зоологии Ставропольского государственного университета (СГУ) и наших полевых исследованиях 2002—2006 гг.

Отметим, что для некоторых видов приведены локалитеты, ранее указывавшиеся в литературе (Тертышников, Горовая, 1984; Тертышников, Высотин, 1987; Высотин, Тертышников, 1988; Tuniyev, 1994, 1998; Писанец, 2003). В этом случае наша информация дополняет хронологию находок.

Систематическое положение видов приводится по работам Н. Б. Ананьевой и др. (1998, 2004). Для таксонов указаны категории статусов редкости в регионах, установленные по следующей шкале: 0 — вероятно исчезнувшие; 1 — находящиеся под угрозой исчезновения; 2 — сокращающиеся в численности; 3 — редкие; 4 — неопределенные по статусу. Отметим, что наши категории и видовой состав во многом не совпадают с данными Красных книг Карачаево-Черкесской республики (1988) и Ставропольского края (2002).

Географическая привязка сборов и наблюдений дана по состоянию административно-территориального деления регионов на 15.05.2002. Основные места находок представлены на рис. 1 и 2.

Triturus vulgaris lantzi Woltrestorff, 1914. Республика Карачаево-Черкесия — 3. Зеленчукский р-н: ст-ца Сторожевая, 05.2000 (СГУ). Карачаевский р-н: 7 км ю. г. Теберда, 07.1987 (СГМЗ). Урупский р-н: пос. Дамхурц, 08.1987 (СГУ).

Примечание. Сборы тритона Ланца в 7 км южнее г. Теберда подтверждают предположение об его обитании на территории Тебердинского биосферного заповедника (Даревский, 1987).

Ставропольский край — 2. Георгиевский р-н: с. Новозаведенное, 05.2002 (автор); окр. с. Краснокумского, урочище Сафоновский лес, 05.2002 (автор). Советский р-н: с. Солдато-Александровское, 07.08.2006 (автор). Ставрополь: Архиерейский лес, 04.1921 (СГМЗ); 1922 (СГМЗ); пруд на усадьбе Н. Я. Динника, 15.05.1924 (СГМЗ); урочище Мамайская лесная дача, урочище Корыта, 28.04.1998 (СГМЗ); балка Мутнянка, 03.2000 (СГУ). Шпаковский р-н: х. Липовчанский, 04.2000 (СГУ).

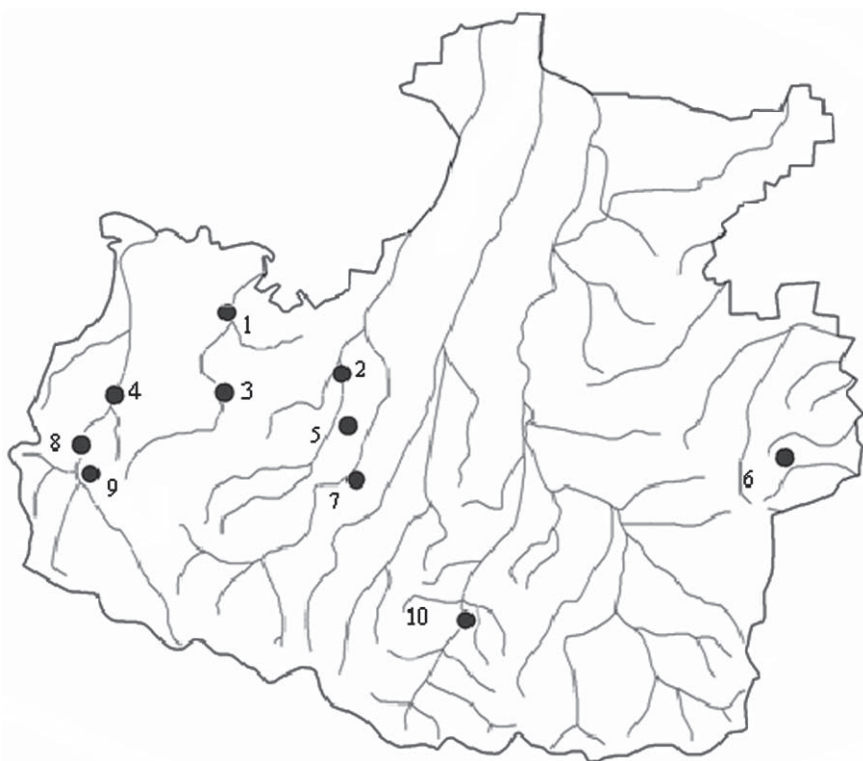


Рис. 1. Места находок редких и исчезающих видов амфибий и рептилий на территории Карачаево-Черкесской республики: 1 – станция Преградная, 2 – станция Сторожевая, 3 – пос. Юбилейный, 4 – пос. Рожкао, 5 – пос. Лесо-Кефарь, 6 – а. Хасаут, 7 – пос. Н. Архыз, 8 – пос. Зakan, 9 – пос. Дамхурц, 10 – г. Теберда

Примечание. Находки кавказского тритона в пойменном лесу р. Кумы расширяют его ареал в с.-в. направлении на 30 км до с. Солдато-Александровского.

Triturus vittatus ophryticus (Berthold, 1846). Республика Карачаево-Черкесия — 3. Зеленчукский р-н: берег р. Б. Зеленчук, окр. пос. Н. Архыз, 08.05.1988 (СГМЗ); хут. Лесо-Кефарь, 27.04.1991 (СГУ); пос. Н. Архыз, окр. Буковской обсерватории, 06.2003 (СГУ; СГМЗ). Урупский р-н: р. Б. Лаба, пос. Дамхурц, 08.1987 (СГУ); р. Уруп, пос. Юбилейный, 10.05.1988 (СГУ); пос. Закан, 06.1988 (СГУ); ущелье р. Б. Лаба, 3 км с. пос. Рожкао, окр. Россыпной поляны, 07.1990 (СГУ); 12 км з. пос. Рожкао, окр. пещеры «Южный слон», 07.2006 (СГУ).

Примечание. Учитывая литературные данные (Тертышников, Гороя, 1985), северную границу ареала малоазиатского тритона в регионе следует

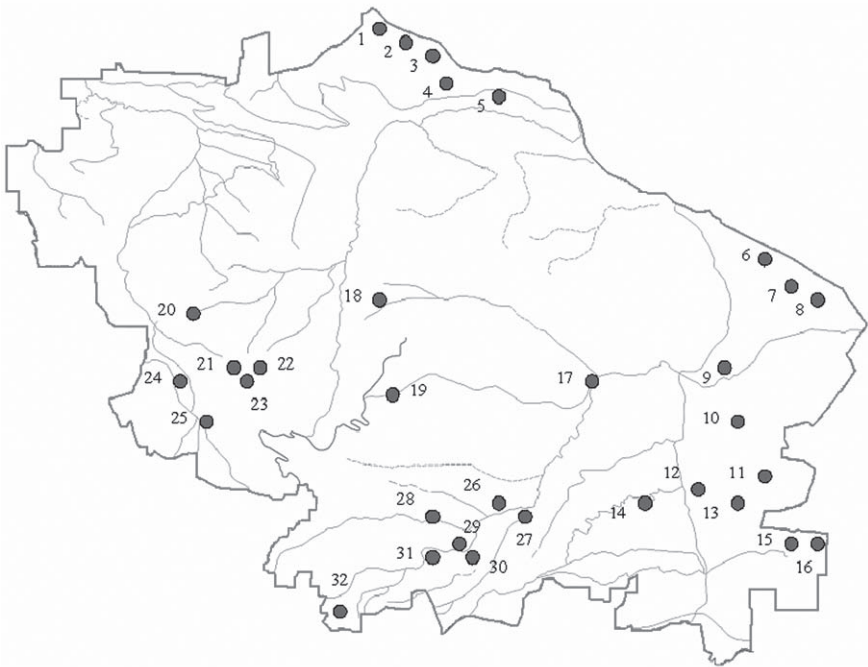


Рис. 2. Места находок редких и исчезающих видов амфибий и рептилий на территории Ставропольского края: 1 – урочище Дунда, 2 – с. Киевка, 3 – с. Манычское, 4 – с. Дивное, 5 – с. Воздвиженское, 6 – оз. Дадынское, 7 – хут. Арбали, 8 – а. Термита, 9 – с. Урожайное, 10 – пос. Ачикулак, 11 – пос. Махмуд-Мектеб, 12 – с. Иргаклы, 13 – с. Каюсула, 14 – с. Степное, 15 – пос. Рожино, 16 – пос. Песчаный, 17 – г. Буденновск, 18 – с. Гофицкое, 19 – с. Александровское, 20 – г. Ставрополь, 21 – гора Стрижамент, 22 – хут. Липовчанский, 23 – станица Новоекатериновская, 24 – ст-ца Барсуковская, 25 – г. Невинномысск, 26 – с. Новозаведенное, 27 – с. Солдато-Александровское, 28 – станица Подгорная, 29 – г. Георгиевск, 30 – станица Георгиевская, 31 – гора Лысая, 32 – г. Кисловодск

проводить по линии с. Курджиново — ст-ца Сторожевая — ст-ца Кардоникская — пос. Эльбрусский.

Bufo verrucosissimus (Pallas, 1814). Республика Карачаево-Черкесия — 3. Урупский р-н: среднее течение р. Б. Лаба, окр. пос. Рожкао, 04.06.2006 (СГМЗ).

Ставропольский край — 3. Кочубеевский р-н: ст-ца Новоекатериновская, 08.2001 (СГУ). Шпаковский р-н: 20 км ю. г. Ставрополь, гора Стрижамент, 1913 (СГМЗ); 06.2001 (СГУ).

Hyla arborea schelkownikowi Cernov, 1926. Ставропольский край — 3. Георгиевский р-н: с. Краснокумское, 05.2002 (автор); окр. с. Краснокумского, урочище Сафоновский лес, 05.2002 (автор); ст-ца Подгорная, 06.06.2003 (автор); с. Новозаведенное, 20.07.2006 (автор); ст-ца Незлобная, 12.05.2006 (автор). Советский р-н: с. Солдато-Александровское, 07.08.2006 (автор). Ставрополь: 1977 (СГМЗ); урочище Мамайская лесная дача, 1999 (СГУ); лес Мамайская дача, 16.04.2006 (автор).

Примечание. Находки квакши Шелковникова в пойменном лесу р. Кумы подтверждают предположение об ее обитании в данном лесном массиве (Банников и др., 1977). Вероятно, здесь ее ареал имеет фрагментарный характер и доходит до с. Орловка Буденновского р-на.

Rana macrocnemis Boulenger, 1885. Ставропольский край — 3. Кисловодск: 04.05.1997 (СГУ). Невинномысск: пойма р. Кубань, 29.09.1997 (СГУ). Ставрополь: 1916 (СГМЗ); 28.05.1926 (СГМЗ); урочище Русский лес, 21.04.1926 (СГМЗ); лес Таманская дача, Холодный родник, 28.05.2002 (СГУ); урочище Мамайская лесная дача, 06.04.2004 (автор); лес Таманская дача, 09.04.2006 (автор — СГМЗ). Шпаковский р-н: 20 км ю. г. Ставрополь, гора Стрижамент, урочище Темный лес, 29.08.2006 (автор — СГМЗ).

Trapelus sanguinolentus sanguinolentus (Pallas, [1814]). Ставропольский край — 3. Курский р-н: Терский песчаный массив, 25 км в. пос. Рощино, 06.08.1985 (СГМЗ).

Phrynocephalus guttatus (Gmelin, 1789). Ставропольский край — 3. Курский р-н: Терский песчаный массив, 25 км в. пос. Рощино, 07.08.1985 (СГМЗ); урочище Яман-Кую, 22 км ю.-в. пос. Рощино, 11.08.1989 (СГМЗ); Нефтекумский р-н: пос. Махмуд-Мектеб, 08.1980 (СГМЗ); окр. с. Каясула, 11.05.2002 (фотоматериал В. Г. Данилевич).

Phrynocephalus mystaceus mystaceus (Pallas, 1776). Ставропольский край — 3. Курский р-н: Терский песчаный массив, 25 км в. пос. Рощино, 07.08.1985 (СГМЗ); урочище Яман-Кую, 22 км ю.-в. пос. Рощино, 11.08.1989 (СГМЗ); Нефтекумский р-н: пос. Ачикулак, 1908 (СГМЗ); пос. Махмуд-Мектеб, 08.1980 (СГМЗ). Степновский р-н: 15-20 км в. с. Степное, 23.08.1909 (СГМЗ).

Anguis fragilis fragilis Linnaeus, 1758. Республика Карачаево-Черкесия — 3. Малокарачаевский р-н: а. Хасаут, 04.1988 (СГУ). Урупский р-н: р. Б. Лаба, пос. Дамхурц, 08.1987 (СГУ).

Ставропольский край — 3. Георгиевский р-н: с. Краснокумское, 05.2002 (автор); окр. с. Краснокумского, урочище Сафоновский лес, 05.2002 (автор); ст-ца Подгорная, 06.06.2003 (автор); с. Новозаведенное, 02.05.2005 (автор). Георгиевск, 12.05.2006 (автор). Предгорный р-н: гора Лысая, 23.07.2006 (автор — СГМЗ). Ставрополь: 1918 (СГМЗ); Архиерейский лес, 23.05.1924 (СГМЗ); лес Таманская дача, пруд Комсомольский, 1966 (СГМЗ); лес Таманская дача, 25.04.2000 (СГУ); Шпаковский р-н: окр. с. Татарка, урочище Татарский лес, 12.06.2003 (В. Г. Данилевич, личное сообщение, 2006); 20 км ю. г. Ставрополь, гора Стрижамент, 29.08.2006 (автор).

Pseudopus apodus apodus (Pallas, 1775). Ставропольский край — 3. Степновский р-н: Иргаклинский комплексный заказник, 2 км ю.-в. с. Иргаклы, 19.05.1995 (В. Г. Данилевич, личное сообщение, 2006).

Примечание. Находки желтопузика в Ставропольском крае (Тертышников, 2000) говорят о расширении его ареала в Восточном Предкавказье, что, возможно, связано со строительством Терско-Кумской и Восточной обводнительно-оросительных систем в 1950—1980-х гг.

Coronella austriaca austriaca Laurenti, 1768. Республика Карачаево-Черкесия — 3. Карачаевский р-н: Тебердинский биосферный заповедник, водопад Кель-Баши, 08.06.2004 (автор). Хабезский р-н: з. склон горы Оленеферма, 22.05.2005 (СГУ).

Ставропольский край — 3. Георгиевский р-н: ст-ца Подгорная, 04.07.1914 (СГМЗ); с. Краснокумское, 10.08.2005 (автор); ст-ца Георгиевская, 13.05.2006 (автор — СГМЗ). Кочубеевский р-н: ст-ца Барсуковская, 08.07.1912 (СГМЗ). Левокумский р-н: с. Урожайное, 21.06.1914 (СГМЗ). Нефтекумский р-н: пос. Ачикулак, 1908 (СГМЗ). Ставрополь: 19.04.1914 (СГМЗ); побережье оз. Кравцово, 22.07.1912 (СГМЗ).

Примечание. Современное состояние обыкновенной медянки в Терско-Кумской низменности неизвестно.

Elaphe dione (Pallas, 1773). Ставропольский край — 3. Апанасенковский р-н: урочище Мадык, 09.06.1968 (СГМЗ); с. Дивное, 06.06.2004 (автор); 12 км с. с. Киевка, урочище Дунда, 09.06.2004 (автор — СГУ); оз. Лиман, 07.06.2004 (автор); окр. с. Манычского, 06.2005 (СГУ); 7.2 км с. с. Воздвиженское, 20.05.2006 (В. Н. Федосов, личное сообщение, 2006); 10 км в. с. Воздвиженское, урочище Утиная ферма, 17.07.2006 (автор — СГМЗ). Буденновск, 04.1990 (СГУ). Георгиевский р-н: с. Краснокумское, 15.07.2004 (автор). Ставрополь: склоны оз. Сенгилеевское, 05.1924 (СГМЗ).

Elaphe sauromates (Pallas, [1814]). Ставропольский край — 3. Апанасенковский р-н: 20 км в. с. Воздвиженское, урочище Типки (Хут-Хур), 09.06.1998 (СГМЗ). Предгорный р-н: гора Лысая, 23.07.2006 (автор).

Hierophis caspius (Gmelin, 1779). Ставропольский край — 3. Апанасенковский р-н: 12 км с. с. Киевка, урочище Дунда, 09.06.2004 (автор). Георгиевский р-н: с. Краснокумское, 19.07.2004 (автор). Курский р-н: Терский песчаный массив, 25 км в. пос. Рощино, 08.1985 (СГМЗ); пос. Песчаный,

19.09.2002 (СГУ). Петровский р-н: с. Гофицкое, гора Алпатка, 07.07.2005 (автор — СГМЗ); с. Гофицкое, урочище Буруны, 13.04.2006 (автор — СГМЗ). Ставрополь: 25.07.1907 (СГМЗ); 2001 (СГУ).

Malpolon monspessulanus insignitus (Geoffroy, 1827). Ставропольский край — 4. Курский р-н: 07.1977 (СГМЗ). Левокумский р-н: хут. Арбали, 31.07.2005 (автор).

Vipera (Pelias) renardi renardi (Christoph, 1861). Ставропольский край — 2. Александровский р-н: с. Александровское, 14.09.2005 (С. Б. Скиба, личное сообщение, 2005). Апанасенковский р-н: 25 км с.-в. с. Дивное, урочище Манычстрой, 06.2001 (СГУ); 12 км с. с. Киевка, урочище Дунда, 09.06.2004 (автор-СГУ); 3,5 км с.-в. с. Воздвиженское, побережье оз. Солёное, 16.07.2006 (автор). Георгиевский р-н: с. Краснокумское, 07.2000 (автор); ст-ца Подгорная, 06.06.2003 (автор). Окр. г. Кисловодска, 04.1925 (СГМЗ); Кисловодск: 09.2005 (СГУ). Левокумский р-н: а. Термита, 05.08.2006 (автор); 30 км с. с. Воздвиженское побережье оз. Дадынское, 05.08.2006 (автор). Нефтекумский р-н: пос. Ачикулак, 1908 (СГМЗ). Петровский р-н: с. Гофицкое, гора Алпатка, 07.07.2005 (автор). Ставрополь: балка Грушевая, 07.1907 (СГМЗ); 1911 (СГМЗ); оз. Сенгилеевское, 16.08.1915 (СГМЗ); сев. берег оз. Сенгилеевское, 31.01.2001 (СГУ). Шпаковский р-н: 20 км ю. г. Ставрополь, гора Стрижамент, урочище Темный лес, 06.1912 (СГМЗ).

Автор выражает глубокую признательность за предоставленные сведения В. Г. Данилевич, Л. П. Ермолиной, С. Б. Скибе и В. Н. Федосову.

Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АВФ. 576 с.

Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В., 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб.: ЗИН РАН. 232 с.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.

Высотин А. Г., Тертышников М. Ф., 1988. Земноводные Ставропольского края // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь: Изд-во СГПИ. С. 87—121.

Даревский И. С., 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Кавказа // Амфибии и рептилии заповедных территорий. М.: ЦНИЛ ГЛАВОХОТЫ РСФСР. С. 85—101.

Красная книга Карачаево-Черкесии. Редкие и исчезающие виды фауны и флоры, 1988. Ставрополь: Ставропольское книжное издательство. 158 с.

Красная книга Ставропольского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Т. 2.: Животные, 2002. Ставрополь: Полиграфсервис. 216 с.

- Писанец Е. М., 2003. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Хвостатые земноводные (Amphibia: Caudata). Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины. 148 с.
- Тертышников М. Ф., 2000. О новых находках желтопузика в Восточном Предкавказье // Герпетологический вестник. Т. 2. № 3—4. С. 37.
- Тертышников М. Ф., Высотин А. Г., 1987. Пресмыкающиеся Ставропольского края. Сообщение 2. Змеи // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь: Изд-во СГПИ. С. 91—137.
- Тертышников М. Ф., Горовая В. И., 1984. Пресмыкающиеся Ставропольского края. Сообщение 1 (Черепаша, Ящерицы) // Фауна Ставрополя. Вып. 3. Ставрополь: Изд-во СГПИ. С. 48—91.
- Тертышников М. Ф., Горовая В. И., 1985. О распространении и биологии малоазиатского тритона на Северном Кавказе // Вестник зоологии. № 4. Киев: Наукова думка. С. 77—79.
- Tuniyev B. S., 1994. Peculiarities of variation of the spotted newt *Triturus vulgaris lantzi* Wolt., crested newt *T. cristatus karelinii* Str., and the banded newt *T. vittatus ophryticus* Bert. in the Western Caucasus // Russian Journal of Herpetology. V. 1. № 2. P. 143—160.
- Tuniyev B. S., 1998. A Systematic List of Amphibians from Alpides of the Caucasus and Middle Asia, with Comments on their Taxonomy // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. V. 3. P. 43—75.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СООБЩЕСТВАХ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ — ЭНТОМОФАГОВ НАЗЕМНЫХ И ПРИБРЕЖНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ БЕЛАРУСИ

С. М. Дробенков

Институт зоологии НАН Беларуси, Минск

TROPHIC STRUCTURE AND INTERSPECIFIC RELATIONS IN COMMUNITIES OF AMPHIBIANS AND REPTILES — ENTOMOPHAGS IN TERRESTRIAL AND COASTAL ECOSYSTEMS OF BELARUS

S. M. Drobekov

Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk

The article includes results of the comparative analysis of the food of 17 species of amphibians and reptiles — entomophags in the terrestrial and coastal ecosystems of Belarus. The data on taxonomic spectrum and composition structure of a diet of species, feeding preference, food relations, and interspecific competition are presented.

Анализ трофологических данных, собранных на территории Беларуси в 1985—2003 гг., показал, что рацион 17 видов земноводных и пресмыкающихся в летний период в наземных и прибрежных биогеоценозах составляют почти исключительно беспозвоночные (рис. 1). В желудках прытких ящериц (*Lacerta agilis*) в редких случаях встречались позвоночные животные — более мелкие особи своего вида, а у болотной черепахи (*Emys orbicularis*) — остатки рыб. У зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex), представленных в регионе тремя видами, изредка отмечался каннибализм.

Рацион земноводных и пресмыкающихся исследуемого комплекса составляют разнообразные группы наземных беспозвоночных, в основном насекомые (74.7%). В добыче лишь одного вида — болотной черепахи — абсолютно доминировали гидробионты. Вопреки предположениям, в пище зеленых лягушек и краснобрюхой жерлянки (*Bombina orientalis*), более других видов связанных с водной средой, преобладают наземные беспозвоночные. Основными пищевыми ресурсами этой группы животных в наземных и прибрежных биогеоценозах Беларуси, судя по соотношению таксономических групп в собранном материале, являются наземные членистоногие, относящиеся к семейству Formicidae (17.3%), отряду Aranei (9.5%), отряду Homoptera (8.4%), отряду Diptera (7.8%), классу Gastropoda (7.1%) и семейству Carabidae (6.4%). Среди объектов питания встречаются представители практически всех крупных таксонов беспозвоночных, распространенных в регионе (62 единицы различного систематического ран-

га). В содержимом желудков различных видов отмечалось от 22.6 до 54.8% от общего списка используемых таксономических групп.

Доля определенных систематических групп в диете различных видов, характеризующая их трофические предпочтения, заметно различается (табл. 1). В качестве количественных показателей таксономического разнообразия рациона были использованы индекс полидоминантности (I), рассчитанный по формуле Симпсона, и индекс Шеннона-Уивер (H), хорошо отражающие гетерогенность или «выравненность» различных групп кормов.

В исследуемой группе потребителей, согласно проведенному ранжированию, можно выделить несколько сравнительно специализированных видов, в желудках которых явно доминировали 1—2 таксона ($I = 0.281—0.406$). Наиболее специализированной в трофическом отношении оказалась серая жаба (*B. bufo*), поедающая преимущественно муравьев (Formicidae), составляющих 61.5% от всех экземпляров добычи. К специализированным формам можно отнести также живородящую ящерицу (*Zootoca vivipara*), в пище которой доминировали пауки (Aranei — 51.6%), остромордую лягушку (*R. arvalis*), поедающую в основном представителей отряда Homoptera

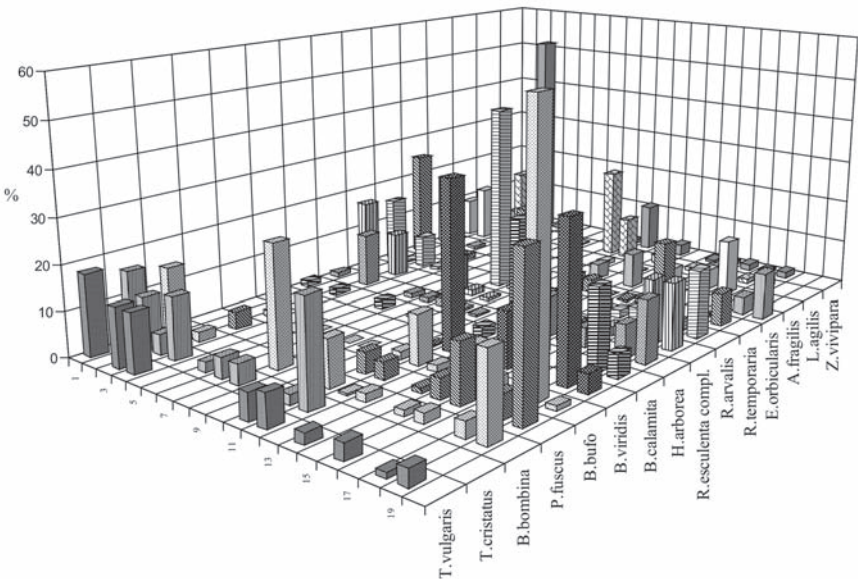


Рис. 1. Таксономический состав объектов питания земноводных и пресмыкающихся – энтомофагов в наземных и околоводных биогеоценозах в Беларуси (8797 экз. жертв, 1950 экз. потребителей). Систематические группы: 1 – Mollusca, 2 – Diplopoda, 3 – Arachnida, 4 – Collembola, 5 – Ephemeroptera, 6 – Trichoptera, 7 – Odonata, 8 – Homoptera, 9 – Aphidinea, 10 – Cicadellidae, 11 – Coleoptera, 12 – Carabidae, 13 – Dytiscidae, 14 – Chrysomelidae, 15 – Curculionidae, 16 – Lepidoptera, 17 – Apidae, 18 – Formicidae, 19 – Diptera, 20 – Chironomidae.

(43.2%), класса Gastropoda (15.1%) и отряда Diptera (15.1%), а также зеленую жабу (*B. viridis*), предпочитающую жужелиц (семейство Carabidae, 37.5%) и муравьев (Formicidae, 34.8%).

В пище большинства других видов также преобладали определенные систематические группы, но их доля была заметно ниже, чем у ярко выраженных специалистов ($I = 0.100—0.161$). Небольшую группу составили формы, систематический состав добычи которых характеризуется сравнительной однородностью (близким соотношением) поедаемых кормов ($I = 0.070—0.087$). К ним относятся веретеница (*A. fragilis*), обыкновенная квакша (*H. arborea*) и болотная черепаха (*E. orbicularis*) — виды с наибольшей «выравненностью» состава диеты по доле поедаемых групп.

Анализ пищевых взаимоотношений, формирующихся в природных сообществах земноводных и пресмыкающихся, показал, что у некоторых видов прослеживается высокое трофическое сходство (табл. 2). Наиболее близкий состав диет, свидетельствующий о возможной конкуренции, характерен для серой и зеленой жаб ($I_{\lambda} = 0.785$), остромордой и травяной лягушек ($I_{\lambda} = 0.726$), а также для двух видов тритонов — обыкновенного и гребенчатого, т. е., в основном для систематически и экологически близких видов.

Таблица 1. Ранжирование видов в группе земноводных и пресмыкающихся — энтомофагов по степени таксономического разнообразия объектов питания.

Вид	Объем материала (экз. добычи)	Количество пищевых групп		Трофическое разнообразие	
		n	%	Индекс полидоминантности (I)	Индекс Шеннона-Уивера (H)
<i>Bufo bufo</i>	1807	36	54.8	0.406	0.679
<i>Zootoca vivipara</i>	861	30	45.2	0.283	0.898
<i>Bufo viridis</i>	582	16	22.6	0.281	0.691
<i>Rana arvalis</i>	729	23	33.9	0.241	0.844
<i>Pelobates fuscus</i>	571	20	29.0	0.161	0.997
<i>Bufo calamita</i>	148	18	25.8	0.158	0.959
<i>Bombina bombina</i>	716	21	30.6	0.147	0.984
<i>Rana temporaria</i>	1279	25	37.1	0.143	0.995
<i>Triturus vulgaris</i>	166	19	27.4	0.122	1.150
<i>Triturus cristatus</i>	88	15	21.0	0.119	1.028
<i>Rana esculenta</i> comp.	322	23	33.9	0.107	1.092
<i>Lacerta agilis</i>	553	36	54.8	0.100	1.221
<i>Emys orbicularis</i>	495	16	22.6	0.087	1.126
<i>Hyla arborea</i>	201	26	38.7	0.072	1.254
<i>Anquis fragilis</i>	290	28	41.9	0.070	1.270

В заключение следует отметить, что результаты представленного трофологического анализа основаны на обобщенной выборке, собранной в Беларуси в разных географических точках и биогеоценозах, а также в разные годы и сезоны. Очевидно, что существуют значительные локальные различия в составе пищи разных видов, обусловленные природной зональностью, различиями в характере местообитаний, сезонной и многолетней динамикой фаунистического состава беспозвоночных и другими причинами. Результаты специальных оценок сходства и различия диет нескольких видов, совместно обитающих в одном биотопе, чаще всего свидетельствуют, что степень их перекрытия, а, следовательно, и уровень трофической конкуренции, значительно отличаются от общей схемы. Необходимо также заметить, что для наиболее полного описания трофической структуры сообществ и верного понимания пищевых взаимоотношений между разными видами необходим комплексный подход, включающий анализ размерного состава добычи, анализ пространственной структуры взаимодействующих популяций, данные о ярусной приуроченности разных видов при кормодобывании.

ФИЛОГЕНИЯ ЯЩЕРИЦ РОДА *Phrynocephalus* (REPTILIA: AGAMIDAE): ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

Е. А. Дунаев

Зоологический музей Московского государственного университета, Москва

PHYLOGENY OF LIZARDS OF *Phrynocephalus* GENUS (REPTILIA: AGAMIDAE): HISTORY OF STUDY AND METHODIC APPROACHES

E. A. Dunayev

Zoological Museum, Moscow State University, Moscow

The overview of literature allowed to conclude that *Phrynocephalus* species with the most archaic characteristics (*Ph. arabicus*, *Ph. maculatus*, *Ph. mystaceus*, *Ph. scutellatus*, *Ph. ornatus*, *Ph. luteoguttatus*, *Ph. euptilopus* and some others) are inhabited the territory of the Middle East, Fore and South Asia. They all have T-shaped frontale, short apical lobes of hemi-penises, plain repertory of tail demonstrations and single premaxillary tooth in most species. These taxons are also located at the base position at phylogenetic trees built on the results of electrophoresis and genetic data analysis and have 48 chromosomes diploid set. Mentioned facts can be considered as the proof of phylogenetic isolation of this group of species from other ones and allow to assume their present territory of living as the area of genus possible origin. This conclusion contradicts the opinion of R. S. Whiteman (1978) about Central Asian origin of *Phrynocephalus*. Taking into account above mentioned information it looks necessary to run more detailed investigation of phylogenetic picture of *Phrynocephalus* genus and its different levels clusterization. Premature separation of one or more locally grouped taxons into independent subgenus groups (*Megalochilus*, *Oreosaurus*) excessively complicates taxonomic structure of genus and hides understanding of phylogenetic relations within it.

В течение века ящерицы-круглоголовки (*Phrynocephalus*, Sauria: Agamidae) считаются одной из наиболее сложных таксономических групп пресмыкающихся (Бедряга, 1907: 136; Никольский, 1915: 139; Терентьев, Чернов, 1940: 5; Терентьев, Чернов, 1949: 4, 150; Щербак, 1973: 218; Банников и др., 1977: 118; Peters, 1984: 64; Голубев, 1989а: 44; Голубев, 1989б: 64; Ананьева и др., 1998: 257; Ананьева и др., 2004: 56 и др.). Это отразилось во взглядах как на объем рода и количество синонимичных названий, так и на представлениях о филогении группы. Достаточно отметить, что для 30—40 современных видов круглоголовок (Ананьева и др., 1988 — 38; Uetz et al., 1995 — 43; Varabanov, 2003 — 31) известно около полутора сотен синонимов (согласно Uetz et al., 1995 — 156; Varabanov, 2003 — 137; Varabanov, Ananjeva, 2007 — 140). Выяснение родственных отношений на основе сходства (различий) сравниваемых признаков разных таксонов круглого-

ловок осложняется еще и тем, что «мозаичный характер межпопуляционной изменчивости перекрывает возможные региональные различия» (Семенов, Шенброт, 1989). Именно поэтому расшифровка филогенетической картины рода будет тем более объективна, чем разнообразнее методы изучения (Peters, 1984), сравнительный анализ которых предпринят мною в этой работе.

Исследования внешней морфологии. Первая серьезная попытка построения филогенетической системы рода принадлежит Я. В. Бедряге, который обработал объемный материал (1350 экземпляров 42 видов), собранный Н. М. Пржевальским и его соратниками в Центральной Азии (Бедряга, 1907, 1909). На основе признаков фолидоза Я. В. Бедряга составил гипотетические модели родственных отношений нескольких филогенетических линий рода, отделив, в частности, ушастую (*Ph. mystaceus*) и песчаную (*Ph. interscapularis*) круглоголовок от остальных таксонов.

Вторая значительная по объему ревизия была осуществлена только через 75 лет после Я. В. Бедряги Г. Петерсом, который исследовал, в основном, центральноазиатских круглоголовок (Peters, 1984). Однако подробный анализ филогенетических отношений не входил в задачи этого исследователя. Труды Г. Петерса (как, впрочем, и Я. В. Бедряги) носили скорее таксономически описательный, а не филогенетический характер.

В поисках диагностически ценных признаков С. Ф. Царевский (1927, 1964) попытался переосмыслить предложенные Я. В. Бедрягой схемы. Результатом стало обособление ряда среднеазиатских и некоторых ирано-туранских видов (*Ph. ornatus*, *Ph. luteoguttatus*, *Ph. arabicus*, *Ph. interscapularis*, *Ph. euptilopus*) в самостоятельную группировку. Остальные исследованные им таксоны (круглоголовки равнинной и горной Центральной Азии, а также *Ph. persicus*, *Ph. scutellatus* и *Ph. maculatus* из Иранского нагорья) сформировали, согласно его представлениям, еще несколько филогенетических линий.

Краниологические исследования. Первые филогенетические интерпретации краниологического материала принадлежат С. Ф. Царевскому (1929, 1964), который раздробил род *Phrynocephalus* на несколько комплексов, описанных выше. *Ph. mystaceus* и *Ph. interscapularis* при этом попали в соседние, но разные группы видов.

Дипломная работа R. S. Whiteman (1978), как и статьи С. Ф. Царевского, выполнена на ограниченном материале, что, однако, позволило ему вполне логично выделить пять групп видов. Принимая за основу гипотезу о центре разнообразия рода в области пересечения ареалов максимального количества видов, в качестве анцестрального таксона R. S. Whiteman предлагает считать *Ph. rossikowi*. Рядом с этим таксоном на филогенетической схеме он расположил равнинных центральноазиатских круглоголовок (*Ph. guttatus*, *Ph. melanurus* = *Ph. salenskii*, *Ph. frontalis*, *Ph. versicolor*, *Ph. przewalskii*, *Ph. affinis*). Основу двух других видовых группировок составляют

средневозвосточные виды с включением в них ирано-туранских и тибетских таксонов (1 — *Ph. arabicus*, *Ph. maculatus*, *Ph. mystaceus*, *Ph. scutellatus*, *Ph. helioscopus*, *Ph. raddei*, *Ph. ocellatus* = *Ph. reticulatus*; 2 — *Ph. ornatus*, *Ph. interscapularis*, *Ph. luteoguttatus*, *Ph. euptilopus*, *Ph. vlangalii* и *Ph. theobaldi*), между которыми расположена *Ph. axillaris*.

Н. Б. Ананьева (Ананьева, 1977; Ananjeva, 1998) изучала серийные краниологические материалы, но цели ее работ почти не касались проблем филогении рода. Вместе с тем, в результате обработки 96 черепов 11 видов ей (как и Я. В. Бедряге) удалось убедительно показать обособленность ушастой и песчаной круглоголовок (вместе с *Ph. sogdianus*) от остальных видов по количеству премаксиллярных зубов, что подтвердилось при еще более объемном краниологическом анализе (410 черепов 29 таксонов — Dunayev, 1993) на основе нескольких признаков. По форме лобной кости (frontale), например, к *Ph. mystaceus* близкими оказались *Ph. arabicus*, *Ph. luteoguttatus*, *Ph. euptilopus*, *Ph. maculatus*, а к *Ph. interscapularis* и *Ph. sogdianus* — *Ph. clarcorum* и *Ph. ornatus* (Dunayev, 1993), т. е. средневозвосточные виды, которые можно считать базальными для остальных филогенетических группировок, вошедших в сестринский с ними кластер, т. к. аналогичная форма frontale характерна для более древних по происхождению агамовых ящериц (*Trapelus*, *Laudakia*). Эти выводы, сделанные мною еще в дипломной работе (Дунаев, 1987), были позднее подтверждены Е. N. Arnold (1999).

Кариологические исследования. В. В. Соколовский (1974, 1975, 1977) на основе кариологических данных показал, что комплекс *Ph. mystaceus* — *Ph. interscapularis* и близкие к ним виды обладают 48-хромосомным диплоидным набором, а остальные исследованные таксоны — 46-хромосомным, хотя он же отменил нестабильное положение *Ph. rossikowi* среди первых и *Ph. helioscopus* — среди вторых. В. В. Манило (Manilo, 2001), увеличив объем исследованного материала с 11 до 20 таксонов, подтвердила наличие хромосомного полиморфизма у отмеченных В. В. Соколовским видов. Она же согласилась с предложением В. В. Соколовского разделить 46-хромосомные формы на две условные группировки (*Ph. guttatus* complex и *Ph. helioscopus* group, вычленив из последней *Ph. persicus* с $2n = 44$), а 48-хромосомные — на *Ph. mystaceus* — *Ph. interscapularis* group и *Ph. ocellatus* (= *Ph. reticulatus*) complex, выделив из последнего *Ph. rossikowi*. В. В. Манило и М. Л. Голубев (Manilo, Golubev, 1993) показали также принципиальную возможность применения кариоанализа для филогенетических интерпретаций взаимоотношений близких таксонов (на примере *Ph. guttatus* group).

Кариологические исследования В. В. Соколовского (1974—1980) и В. В. Манило (Manilo, 2001) подтверждают деление рода на две описанные выше группы: 48-хромосомные (ирано-туранские виды) и 46-хромосомные (остальные), причем исходным считается первый вариант кариотипа, а обладающие им виды — более древними (Manilo, 2001).

Изучение морфологии гемипениальных структур, периферической нервной системы и репертуара хвостовых движений. Ни исследования гемипениальных структур (Семенов, Дунаев, 1989), ни изучение этологических маркеров (Dunayev, 1996) существенных новаций в уже сформировавшиеся к этому времени представления о филогении рода не добавили, несмотря на значительный объем изученных материалов (150 экземпляров 21 таксона — по гемипенисам, 248 этологических наблюдений за 150 особями 8 таксонов). И в том, и в другом случае было показано лишь обособление *Ph. mystaceus* — *Ph. interscapularis* complex среди изученных равнинных центральноазиатских (среднеазиатских) круглоголовок.

Для представителей ирано-туранской группы видов (*Ph. interscapularis*, *Ph. sogdianus*, частично *Ph. golubevi*), к которой следует отнести и *Ph. mystaceus*, характерны короткие апикальные доли гемипенисов (Семенов, Дунаев, 1989). Кроме того, среднеазиатские (*Ph. arabicus*) и родственные им ирано-туранские (*Ph. mystaceus*, *Ph. interscapularis*, *Ph. sogdianus*, *Ph. maculatus* — *Ph. golubevi*) виды обладают наиболее простым циклом хвостовых движений (Семенов, Дунаев, 1989; Ross, 1989), который свойственен еще одной филогенетической ветви (подрод *Oreosaura*) — тибетским живородящим видам (Barabanov, Ananjeva, 2007), возможно, близким к видам Иранского нагорья.

Менее результативным оказался предварительный анализ морфологии периферийной нервной системы круглоголовок (Веселовский, Голубев, 1989), которому авторы не дали филогенетических интерпретаций. Вместе с тем более детальное последующее изучение комплекса видов *Ph. guttatus* group (Веселовский, Василевская, 2001) в этом направлении выявила подобную возможность.

Комплексный кладистический анализ филогении круглоголовок. Разные методы в изучении филогении рода обобщил E. N. Arnold (1999), основываясь на кладистическом анализе 29 признаков внешней морфологии, 15 остеологических и этологических маркеров. Однако, основной кладистический принцип выбора признаков (альтернативность или крайние варианты выраженности) практически не учитывает видовые особенности с определенным градиентом изменчивости. Сложно, например, все разнообразие щиткования нижней поверхности головы у разных видов круглоголовок вместить в альтернативные признаки.

Возможно, именно это обстоятельство привело к ряду очевидных несоответствий в расположении на схемах по соседству достаточно неродственных видов. Кроме того, *Ph. golubevi*, изолированно обитающий около станции Бами в Туркмении, оказался на кладограмме через несколько видов от явно родственной пятнистой круглоголовки (*Ph. maculatus*) — практически в пределах иной филогенетической группы.

Тем не менее, исследование E. N. Arnold (1999) — наиболее серьезная попытка подойти к решению вопросов о филогении рода. В противовес

R. S. Whiteman (1978), им убедительно продемонстрирована базальность средневосточных и ирано-туранских видов рода, что согласуется, как было показано выше, с филогенетическими представлениями, сформированными на основе разных методов изучения рода.

Биохимические исследования. Результаты электрофоретического анализа (Дунаев, 1989 а; Милишников, Лихнова, 1989) показали данный метод чрезвычайно перспективным для выяснения родственных отношений как в отдельных филогенетических линиях (Лихнова, Милишников, 1988; Дунаев, 1989 б; Semenov et al., 1991; Mezhzherin, Golubev, 1993; Межжерин, Голубев, 1998), так и на примере всего рода (Lichnova, 1992; Лихнова, 1992). Итогом изучения среднеазиатских круглоголовков электрофоретическими методами стало разделение рода на четыре основные группы.

По разным белковым системам (эстеразоактивные белки, миогены скелетных мышц и лактатдегидрогеназа печени) было установлено, что *Ph. mystaceus*, *Ph. interscapularis* (вместе с *Ph. sogdianus*), относясь к разным филогенетическим линиям, существенно отличаются от остальных круглоголовков и занимают базальное положение на дендрограмме. Еще два кластера формируют виды *Ph. guttatus* — *Ph. versicolor* комплекса, а также *Ph. reticulatus* (вместе с *Ph. golubevi*) и *Ph. helioscopus* групп.

Биохимическо-генетические исследования придали общей схеме филогенетических отношений видов круглоголовков Передней и Средней Азии основательный характер, на фоне которого стали обоснованнее выглядеть современные представления о филогении рода (Голубев, Сатторов, 1992; Golubev, Dunayev, 1997; Arnold, 1999), оправдывая, таким образом, пророческие слова G. Peters (1984): «Первыми надежными шагами и сторону выяснения родственных соотношений видовых группировок и отдельных видов следует считать работы Соколовского. Их продолжение, сопровождаемое интимными морфологическими, биохимическими и молекулярно-генетическими исследованиями, а также сбором данных по стереотипам поведения, в конечном счете, может составить основы для надежной гипотезы о филогении рода».

Генетические исследования. Сравнительно недавно были начаты работы, посвященные филогении китайских круглоголовков (Wang et al., 1999; Pang, 2001; Pang et al., 2003; Wang, Fu, 2004; Guo, Wang, 2007). В этой связи полнота картины требует проведения подобных исследований и на остальной части ареала рода, что было начато нами в 2004 г., в том числе в рамках международной программы «Consortium for the Barcoding of Life» — CBOL: www.barcoding.si.edu (Dunayev et al., 2007; Poyarkov et al., in press.). В итоге были исследованы отдельные фрагменты цитохром-оксидазы 1 и цитохрома *b*. Результатом стали почти идентичные схемы, подтверждающие деление рода на две основные филогенетические ветви. Базальное положение занимают группировки средневосточных и ирано-туранских видов (1 — [*Ph. ornatus* и *Ph. interscapularis*] + *Ph. mystaceus*, 2 — [*Ph. scutellatus*

и *Ph. maculatus*] + *Ph. theobaldi* complex). Вторую ветвь формирует *Ph. helioscopus* sensu lato и связанные с ними две группы видов: *Ph. guttatus* — *Ph. versicolor* и *Ph. ocellatus* — *Ph. strauchi*.

В заключение необходимо отметить, что именно на территории Среднего Востока, Передней и Южной Азии обитают виды, характеризующиеся наиболее архаичными признаками (как у эволюционно более древних родов азиатских агамовых ящериц, в частности у *Trapelus*): Т-образной формой *frontale*, короткими апикальными долями гемипенисов, относительно простым репертуаром хвостовых демонстраций, единственным премаксиллярным зубом у большинства видов. Эти же таксоны располагаются в основании филогенетических схем, построенных в результате анализа электрофоретических и генетических данных, и обладают 48-хромосомным диплоидным набором.

Логично добавить, что именно с территории Южной Азии (пустыня Раджистан) описан вид круглоголовок (*Phrynocephalus laugwalaensis*) с развитым tympanum (как у *Laudakia* и *Trapelus*), отсутствующим у других *Phrynocephalus*, в связи с чем позднее данный таксон был выделен в самостоятельный род — *Bufoniceps* (Arnold, 1992). Косвенным свидетельством в пользу центра происхождения круглоголовок в Передней Азии, вероятно, можно считать и единственную палеонтологическую находку представителя рода *Phrynocephalus* (Зикенберг, Тобиен, 1977) рядом с обсуждаемой территорией (Западная Турция).

Все эти факты говорят об анцестральности группы видов, обитающих и (или) происходящих с территории Среднего Востока, Передней и Южной Азии, и их филогенетической обособленности от остальных видов рода (Голубев, Сатторов, 1992; Golubev, Dunayev, 1997; Arnold, 1999), что противоречит мнению R. S. Whiteman (1978) о среднеазиатском центре происхождения *Phrynocephalus*. Логично было бы считать южно-среднеазиатский центр видообразования круглоголовок (Ananjeva, Tuniyev, 1992) наиболее близким к центру происхождения этой группы ящериц.

В связи с изложенным выше, требуется более детальное изучение филогенетической картины рода *Phrynocephalus* и его разноуровневой кластеризации. Поэтому выделение одного или несколько локально сгруппированных таксонов в самостоятельные подродовые группировки (в частности, *Megalochilus* Eichwald, 1831; *Oreosaurus* Barabanov, Ananjeva, 2007; *Bufoniceps* Arnold, 1992 — Ананьева, 1986; Arnold, 1992; Barabanov, Ananjeva, 2007) выглядит преждевременным, неоправданно усложняет таксономическую структуру рода и осознание филогенетических взаимоотношений как внутри его, так и с близкими таксонами.

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность В. Ф. Орловой за ценные критические замечания по рукописи статьи.

- Ананьева Н. Б., 1977. Таксономические различия в строении черепа и зубной системы агамовых ящериц (*Sauria*, *Agamidae*) фауны СССР // Зоол. ж. Т. 56. Вып. 7. С. 1062—1070.
- Ананьева Н. Б., 1986. О родовой самостоятельности ушастой круглоголовки, *Megalochilus mystaceus* (Pallas, 1776) // Систематика и экология амфибий и рептилий. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 157. Л. С. 4—13.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1988. Пятиязычный словарь названий животных. Амфибии и рептилии. М.: Русский язык. 560 с.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1998. Энциклопедия природы России. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АБФ. 576 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В., 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб.: Зоол. ин-т. 232 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Бедряга Я. В., 1907. Земноводные и пресмыкающиеся // Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. Зоологический. Т. 3. Ч. 1. Вып. 2. СПб. С. 134—278.
- Бедряга Я. В., 1909. Земноводные и пресмыкающиеся // Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. Зоологический. Т. 3. Ч. 1. Вып. 3. СПб. С. 279—502.
- Веселовский М. В., Василевская Г. И., 2001. Исследование периферической нервной системы представителей рода *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae) // Вестник зоологии. Т. 35. № 1. С. 63—74.
- Веселовский М. В., Голубев М. Л., 1989. Особенности морфологии периферической нервной системы круглоголовок // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 7 Всесоюзной герпетол. конф. Киев. С. 46—47.
- Голубев М. Л., 1989 а. *Phrynocephalus guttatus* (Gmel.) или *Ph. versicolor* Str. (Reptilia, Agamidae): какой вид круглоголовки обитает в Казахстане? // Вестник зоологии. № 5. С. 38—46.
- Голубев М. Л., 1989 б. Три спорных вопроса систематики и номенклатуры круглоголовок фауны СССР (*Phrynocephalus*, Agamidae) // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 7 Всесоюзной герпетол. конф. Киев. С. 44—45.
- Голубев М. Л., Сатторов Т. С., 1992. О внутривидовой структуре и межвидовых отношениях ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* (Reptilia, Agamidae) // Вестник зоологии. № 3. С. 26—32.
- Дунаев Е. А., 1987. Круглоголовки (*Phrynocephalus*: Reptilia, Agamidae) фауны СССР. Дипломная работа. М.: МГУ. 157 с. (рукопись, архив кафедры зоологии позвоночных Биологического ф-та МГУ).
- Дунаев Е. А., 1989 а. Предварительные результаты электрофоретического сравнения некоторых видов круглоголовок // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 7 Всесоюзной герпетол. конф. Киев. С. 85—86.
- Дунаев Е. А., 1989 б. Таксономический статус, особенности экологии и поведения *Phrynocephalus melanurus* Eichwaid, 1831 (Reptilia: Agamidae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 4. С. 41—53.

- Зикенберг О., Тобиен Г., 1977. Млекопитающие позднего плиоцена и границы плиоцена — плейстоцена в Анатолии // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. № 47. М. С. 28—36.
- Лихнова О. П., 1992. Биохимический полиморфизм, систематика и филогения ящериц рода *Phrynocephalus* (Agamidae, Reptilia). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Лихнова О. П., Милишников А. Н., 1988. Генетическая дифференциация и таксономия ящериц рода *Phrynocephalus* группы *guttatus* (Agamidae, Reptilia) // Проблемы микроэволюции. М. С. 105—106.
- Межжерин С. В., Голубев М. Л., 1998. Аллозимная изменчивость и генетическая дифференциация круглоголовков группы *Phrynocephalus ocellatus* (= *reticulatus*) (Reptilia, Agamidae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 103. Вып. 6. С. 9—15.
- Милишников А. Н., Лихнова О. П., 1989. Биохимическая систематика рода *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae) // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 7 Всесоюзной герпетол. конф. Киев. С. 163—164.
- Никольский А. М., 1915. Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 1. Chelonia и Sauria. Петроград. 534 с.
- Семенов Д. В., Дунаев Е. А., 1989. Морфология гемипенисов и классификация ящериц рода *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae) // Зоол. ж. Т. 68. № 10. С. 56—64.
- Семенов Д. В., Шенброт Г. И., 1989. Таксономическое положение пестрой круглоголовки *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) в Монголии // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 12. С. 79—87.
- Соколовский В. В., 1974. Сравнительно-кариологическое изучение ящериц сем. Agamidae. I. Хромосомные наборы 8 видов рода *Phrynocephalus* // Цитология. Т. 16. № 7. С. 920—925.
- Соколовский В. В., 1975. Кариотипы и систематика ящериц семейства Агамовых // Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток. С. 107—111.
- Соколовский В. В., 1977. Систематические взаимоотношения в семействе Agamidae по кариологическим данным // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 195.
- Терентьев П. В., Чернов С. А., 1940. Определитель пресмыкающихся и земноводных фауны СССР. Л.: Учпедгиз. 184 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. Л.: Советская наука. 340 с.
- Царевский С. Ф., 1927. К систематике и распространению ящериц из рода *Phrynocephalus* (Reptilia) // Докл. АН СССР. Сер. А. № 2. С. 23—26.
- Царевский С. Ф., 1929. К классификации и распространению ящериц из рода *Phrynocephalus* // Докл. АН СССР. Сер. А. № 17. С. 415—419.
- Царевский С. Ф., 1964. К систематике ящериц из рода *Phrynocephalus* // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 1 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 74—75.
- Щербак Н. Н., 1973. Актуальные вопросы изучения пресмыкающихся фауны СССР // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 3 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 218—222.
- Ananjeva N. B., 1998. The skull structure of some arid asian agamids of *Phrynocephalus* genus (Agamidae, Sauria). Russian Journal of Herpetology. V. 5. № 1. P. 29—35.

- Ananjeva N. B., Tuniyev B. S., 1992. Historical biogeography of the *Phrynocephalus* species of the USSR // Asiatic Herp. Research. V. 4. P. 76—98.
- Arnold E. N., 1992. The Rajasthan toad-headed lizard *Phrynocephalus laugwalaensis* (Reptilia: Agamidae), represents a new genus // Journal of Herpetology. V. 26. № 4. P. 467—472.
- Arnold E. N., 1999. Phylogenetic relationships of toad-headed lizard (*Phrynocephalus*, Agamidae) based on morphology // Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Zool.). V. 65. P. 1—13.
- Barabanov A. V., 2003. Towards the systematics of the genus *Phrynocephalus* (Sauria: Agamidae) // 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Programme & Abstracts. SPt. P. 35—36.
- Barabanov A. V., Ananjeva N. B., 2007. Catalogue of the available scientific species-group names for lizards of the genus *Phrynocephalus* Kaup, 1825 (Reptilia, Sauria, Agamidae) // Zootaxa. 1399. P. 1—56.
- Dunayev E. A., 1993. The cranial morphology and phylogeny of *Phrynocephalus* species // 7th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica. Barcelona. P. 62.
- Dunayev E. A., 1996. On the possible use of the ethological features in the taxonomy and phylogeny of toad agamas, *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae) // Russian Journal of Herpetology. V. 3. № 1. P. 32—38.
- Dunayev E. A., Ivanova N. V., Poyarkov N. A., Borisenko A. V., Duisebayeva T. N., Herbert P. D. N., 2007. Molecular perspective on the evolution and barcoding of toad-headed agamas (genus *Phrynocephalus*, Agamidae) in Middle Asia. 14th European Congress of Herpetology and SEH Ordinary General Meeting. Porto (Portugal), 19—23 September 2007. P. 208.
- Golubev M. L., Dunayev E. A., 1997. On the relationships between agamid genera *Phrynocephalus* Kaup, 1825 and *Bufo* Arnold, 1992 // Herpetology '97. Prague. P. 82.
- Guo X., Wang Y., 2007. Partitioned Bayesian analyses, Dispersal-Vicariance Analysis, and the biogeography of Chinese toad-headed lizards (Agamidae: *Phrynocephalus*): A re-evaluation // Molecular Phylogenetics and Evolution. In press.
- Likhnova O. P., 1992. Biochemical systematics of toad agamas *Phrynocephalus* (Agamidae, Reptilia) // Abstracts of the Asian Herpetological Meeting. Huangshan. P. 46—47.
- Manilo V. V., 2001. Cytogenetic review and evolution of karyotypes in the species of the genus *Phrynocephalus* Kaup, 1825 (Sauria, Agamidae) from the Eastern Palaearctic // Hamadryad. V. 26. № 2. P. 227—234.
- Manilo V. V., Golubev M. L., 1993. Karyotype information on some toad agamas of the *Phrynocephalus* species group (Sauria, Agamidae) of the former USSR // Asiat. Herpetol. Res. № 5. P. 105—108.
- Mezhzherin S., Golubev M., 1993. Allozyme variation and genetic relationships within the *Phrynocephalus guttatus* species group (Sauria: Agamidae) in the former USSR // Asiat. Herpetol. Res. № 5. P. 59—64.
- Pang J., 2001. The phylogenetic study on 15 chinese species in the genus *Phrynocephalus* (Agamidae) inferred from mtDNA sequences. Ph. D. diss. Kunming Institute of Biology. Kunming, China [Uppubl.].
- Pang J., Wang Y., Zhong Y., Hoelzel A. R., Papenfuss Th. J., Zeng X., Ananjeva N. B., Zhang Y.-p., 2003. A phylogeny of chinese species in the genus *Phrynocephalus*

- (Agamidae) inferred from mitochondrial DNA sequence // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 27. P. 398—409.
- Peters G., 1984. Die Krötenkopfigamen Zentralasiens (Agamidae: *Phrynocephalus*) // *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*. Bd. 60. Hf. 1. S. 23—67.
- Poyarkov N. A., Dunayev E. A., Ivanova N. V., Borisenko A. B., Dujsebajeva T. N., Gebert P. DNA barcoding of toad-headed agamas (*Phrynocephalus*; Agamidae) from Middle Asia and its phylogenetic interpretatio. In press.
- Ross W., 1989. Notes on ecology and behaviour with special reference to tail signaling in *Phrynocephalus maculatus* (Reptilia: Agamidae) // *Fauna of Saudi Arabia*. V. 10. P. 417—422.
- Semenov D. V., Shenbrot G. I., Lichnova O. P., 1991. Differentiation of the «*guttatus*» complex (*Phrynocephalus*, Agamidae) // *Abstracts of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Budapest. P. 81.
- Uetz P., Chenna R., Etzold Th., Hallermann J., 1995 (1995—2005). The EMBL Reptile Database. <http://www.embl-heidelberg.de/~uetz/LivingReptiles.html>
- Wang Y., Fu J., 2004. Cladogenesis and Vicariance Patterns in the toad-headed lizard *Phrynocephalus versicolor* species complex // *Copeia*. № 2. P. 199—206.
- Wang Y.-zh., Zeng X.-m., Fanng Z.-l., Wu G.-f., Papenfuss Th. J., Macey J. R., 1999. Study on the relationships of classification, phylogenetics and distribution of the genus *Phrynocephalus* spp. (Sauria: Agamidae) with the paleogeographical changes during Cenozoic era in Tibet plateau // *Zool. Research*. № 3. P. 178—185.
- Whiteman R. S., 1978. Evolutionary history of the lizard genus *Phrynocephalus* (Lacertilia: Agamidae) // *Master of Arts Thesis*. California State University Fullerton. 113 p.

СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ НАСТОЯЩИХ ЯЩЕРИЦ В САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

Г. В. Епланова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

SEASONAL ACTIVITY OF LACERTID LIZARDS IN SAMARA PROVINCE

G. V. Eplanova

Institute of Ecology of the Volga river basin, Russian Academy of Sciences, Toliatti

Seasonal activity of three species of lizards (Lacertidae) — *Eremias arguta* (Pallas, 1773), *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823), living in Samara Region, was analyzed. Periods of seasonal activity for *E. arguta* and *L. agilis* (on dates of the first occurrence in the spring and last meeting before hibernation) are adduced according to the author's observation in 2001—2006. Differences in period of activity of adult and young individuals are marked.

В Самарской области обитают 3 вида настоящих ящериц — разноцветная ящурка *Eremias arguta* (Pallas, 1773), прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787). У двух видов по территории области проходят границы ареалов: у живородящей ящерицы — южная граница, а у разноцветной ящурки — северная.

Опубликованные нами (Песков и др., 2003) данные о сезонной активности прыткой и живородящей ящериц в Жигулевском заповеднике (Ставропольский район Самарской области) существенно дополнили фенологические сведения В. И. Гаранина (1983) о ящерицах Волжско-Камского края в целом (табл. 1). В обеих работах нет данных о разноцветной ящурке, в них использованы сведения, полученные только в XX столетии.

В настоящей работе нашли отражение полученные мною в 2001—2006 гг. материалы по сезонной активности разноцветной ящурки на территории Ставропольского района и прыткой ящерицы на территории Красноярского и Ставропольского районов Самарской области.

По нашим наблюдениям, выход разноцветных ящурок после зимовки происходит в Ставропольском районе Самарской области со второй по третью декаду апреля (табл. 2). Наиболее поздний выход — 26 апреля — зафиксирован в 2001 г., когда более ранних наблюдений не проводилось (вероятно, ящурки вышли с зимовки раньше). Температура поверхности субстрата, на котором отмечено первое появление ящурки, равна +24.4°C при температуре воздуха на высоте 1 м +15.0°C (11 апреля 2004 г., окрестности с. Федоровка).

В вопросе последовательности весеннего пробуждения ящурок разного пола и возраста среди исследователей единого мнения нет (Котенко,

1993). Мы наблюдали весной появление сначала взрослых особей — как самцов, так и самок, позже — молодых особей. Массовый выход ящурок в 2002—2004 гг. отмечался через 1—2 недели после первого появления, что, по всей видимости, обуславливалось неустойчивой весенней погодой. Уход на зимовку происходил, судя по последним встречам, в период с конца сентября до середины октября (табл. 2). По литературным данным (Котенко, 1993), в отличие от весеннего пробуждения, на зимовку ящурки уходят по вполне определенному порядку: первыми исчезают с поверхности взрослые особи, последними — сеголетки. В ходе наших осенних учетов численности отмечена большая доля сеголетков в популяции. В последние дни наблюдений за уходом ящурок на зимовку в 2001 г. нами были встречены только сеголетки, а в 2003—2006 гг. — и взрослые, и сеголетки.

Длительность периода сезонной активности разноцветной ящурки составила, по полученным нами данным, в 2001 г. — 149 дней (цифра, скорее всего, занижена из-за отсутствия более ранних наблюдений весной), в 2003 г. — 167 дней, в 2004 г. — 163 дня, в 2005 г. — 184 дня, в 2006 г. — 160 дней. Сеголетки активны, с учетом сроков их выхода из яиц в лабораторных и естественных условиях, 42—78 дней (42 дня в 2001 г., 55 — в 2003 г., 78 — в 2004 г.).

Появление прятких ящериц после зимовки в 2002—2006 гг. отмечалось во второй или третьей декадах апреля (табл. 2). Первые встречи прятких ящериц в Ставропольском районе Самарской области отмечены 25 апреля 2002 г. (надпойменный склон Волги, окрестности с. Федоровка), 13 апреля 2003 г. (участок надпойменного склона Волги в г. Тольятти, рядом с ИЭВБ РАН), 11 апреля 2004 г. (окрестности с. Жигули), 15 апреля

Таблица 1. Крайние даты первых и последних встреч настоящих ящериц в Волжско-Камском крае (ВКК, по: Гаранин, 1983) и Жигулевском заповеднике (ЖГЗ, по: Песков и др., 2003).

Территория	Годы	Виды	
		Пряткая ящерица	Живородящая ящерица
ВКК	1943—1978	11.04—26.09	04.04—13.09
ЖГЗ	1937—2000	04.04—13.10	14.04—28.09

Таблица 2. Первые и последние встречи настоящих ящериц в Красноярском и Ставропольском районах Самарской области (по данным автора за 2001—2006 гг.).

Год	Разноцветная ящурка	Пряткая ящерица
2001	26.04—22.09	— 22.09
2002	13.04 –	25.04—14.09
2003	20.04—04.10	13.04—30.09
2004	20.04—30.09	11.04 –
2005	15.04—15.10	15.04—20.09
2006	14.04—20.09	14.04—24.09
2001—2006	13.04—15.10	11.04—30.09

2005 г. (окрестности с. Федоровка). Температура поверхности почвы в месте первой встречи прыткой ящерицы составила +19.5°C, а воздуха на высоте 1 м — +14.8°C (11 апреля 2004 г., окрестности с. Жигули). По данным многолетних наблюдений в Жигулевском заповеднике (Песков и др., 2003), самые ранние встречи прытких ящериц зарегистрированы в первой декаде апреля (08.04.1973 г., 04.04.1983 г., 04.04.1990 г., 10.04.1995 г.).

Наблюдения показали, что взрослые прыткие ящерицы появляются весной на поверхности раньше молодых. Осенью у молодых особей период активности заканчивается позже, чем у взрослых. Так, в окрестностях с. Федоровка 13 и 14 сентября 2001 г. были встречены только неполовозрелые особи. Там же 14 сентября 2003 г. попадались только сеголетки. Самая последняя встреча зафиксирована 30 сентября 2003 г. (тоже сеголеток, встреченный на правом берегу р. Сок в Красноярском районе). Данные по Самарской области о том, что снижение численности взрослых прытких ящериц наблюдается со второй половины августа, согласуются с литературными сведениями, относящимися к лесостепи Нижнего Поволжья (Щепотьев, 1948). Последние встречи прыткой ящерицы в Жигулевском заповеднике отмечались в сентябре (03.09.1946 г., 08.09.1947 г., 15.09.1973 г., 26.09.1983 г., 24.09.1987 г., 30.09.1988 г., 15.09.1990 г., 21.09.1994 г.) и октябре — 13.10.1997 г. (Песков и др., 2003).

По датам первой и последней встреч, зафиксированных за 2001—2006 гг., длительность периода активности прыткой ящерицы в Самарской области составила: в 2002 г. — 143 дня, в 2003 г. — 171 день, в 2005 г. — 159 дней, в 2006 г. — 164 дня. Активность сеголетков прыткой ящерицы наблюдалась в течение 69 дней (24.07—30.09) в 2003 г. и 50 дней (02.08—20.09) в 2005 г.

Следует подчеркнуть, что реальные сроки сезонной активности ящериц в местах наблюдения были, возможно, несколько продолжительнее указанных, что может быть связано с недостаточно регулярными наблюдениями в отдельные годы.

Гаранин В. И., 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 176 с.

Котенко Т. И., 1993. Сезонный цикл активности // Разноцветная ящурка. Киев: Наукова думка. С. 151—156.

Песков А. Н., Балтушко А. М., Бакиев А. Г., Епланова Г. В., Вехник В. П., 2003. К фенологии пресмыкающихся Жигулевского заповедника // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты: Материалы Междунар. науч. конф. Бахилова Поляна. С. 38—40.

Щепотьев Н. В., 1948. К изучению популяции прыткой ящерицы *Lacerta agilis exigua* Eichw. в условиях лесостепи Нижнего Заволжья // Зоол. журн. Т. 27. Вып. 4. С. 363—370.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ, ОБИТАЮЩИХ НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Р. И. Замалетдинов¹, А. И. Файзулин², И. В. Чихляев²

¹Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан, Казань

²Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

RESULTS AND PROSPECTS OF RESEARCH OF AMPHIBIANS, LIVING IN THE URBANIZED TERRITORIES OF MIDDLE VOLGA REGION

R. I. Zamaletdinov¹, A. I. Faizulin², I. V. Chikhlyayev²

¹Institute of Ecology of Natural Systems, Academy of Sciences of Tatarstan, Kazan

²Institute of Ecology of The Volga Basin, Russian Academy of Sciences, Tolyatti

In this work there are the generalized results of long-term researches of features of batrachians' fauna of some cities of the Volga region (Kazan, Samara, Tolyatti, Ulyanovsk). It is summed up on studying dynamics of specific structure, frequency of occurrence of morphological anomalies in urban populations of some kinds, features of mature structure of populations and color polymorphism of model kinds. The plan of perspective research works in the urbanized territories of the Middle Volga region is also resulted.

Урбанизированные территории как среда обитания животных являются составной частью ареала вида, который характеризуется специфичным спектром условий. Одновременно урбанизированные территории можно рассматривать как своеобразный компактный полигон, где вырабатываются особые адаптивные механизмы, позволяющие животным выживать в этих условиях. С этой точки зрения одним из наиболее удобных объектов для исследования являются низшие наземные позвоночные — амфибии. Использование этой группы позвоночных удобно в силу их высокой численности, обусловленной высокой экологической пластичностью в сочетании с чувствительностью к проявлению различного рода хозяйственной деятельности человека.

На территории Среднего Поволжья такого рода исследования проводились недостаточно и неполно. До недавнего времени в регионе системные исследования проводились только в Нижнем Новгороде (Лебединский, 1984). Данное сообщение представляет собой промежуточный результат исследований особенностей формирования и специфичности популяционной организации амфибий, обитающих на территории крупных промышленных городов Среднего Поволжья: Казани, Самары, Тольятти и Ульяновска.

История подобных работ начала свой отсчет с периода проведения Академических экспедиций (XVIII век). Специальные публикации, посвя-

щенные этой группе позвоночных в Поволжье, стали появляться во второй половине прошлого века.

В настоящее время, наряду с данными по распространению отдельных видов, одновременно рассматривается ряд вопросов по экологии земноводных в условиях города (Гаранин, 1983; Замалетдинов, 2003; Файзулин, 2005). Исследования ведутся на трех уровнях биологического мониторинга состояния земноводных. Первый — на уровне комплекса видов: проводится анализ динамики фауны. Второй — на уровне групп особей наиболее многочисленных видов: рассматривается встречаемость морфологических аномалий у ряда видов, особенности питания и специфика формирования гельминтофауны амфибий. Третий — на уровне популяций: проводится анализ половозрастной структуры популяций модельной группы.

Поскольку территории городов неоднородна по характеру антропогенного воздействия, мы ввели понятие «зона», которая соответствует функциональному делению городской территории (условно данная типизация городской территории характеризует разную степень интенсивности антропогенной нагрузки). I зона — территории, примыкающие к промышленным предприятиям. II зона — многоэтажная застройка и исторический центр города. III зона — малоэтажная застройка, а также примыкающие пустыри и парки. IV зона — зеленый пояс города. В качестве контроля исследуются выборки, собранные за пределами городских территорий, не подверженных антропогенному прессингу (ООПТ).

Материал и методика. В работе используются общепринятые методики. Определение видового состава и половой принадлежности взрослых особей земноводных проводилось на живом материале по морфологическим признакам. Достоверность видовой идентификации зеленых лягушек группы *Rana esculenta* и принадлежность обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* из нашего материала к восточной геномной форме были подтверждены методом проточной ДНК-цитометрии в Институте цитологии РАН. Цветовой полиморфизм популяций описывали по стандартной общепринятой классификации: *striata* (S) полосатость — наличие светлой дорсомедиальной полосы на спине; *maculata* (M) пятнистость — наличие крупных пятен; *punctata* (P) крапчатость — на верхней части присутствуют мелкие точки; *unicolour* (U) или *burnsi* (B) чистая — полное отсутствие рисунка на верхней части туловища. Возраст животных определяли скелетохронологическим методом (Castanet, Smirina, 1990), путем подсчета линий склеивания на поперечных срезах фаланг пальцев. Морфогенетический гомеостаз по уровню флуктуирующей асимметрии билатеральных остеологических признаков — по числу сошниковых зубов на левой и правой сошниковой и межчелюстной кости. Гельминты исследованы путем полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928), с последующим определением.

Результаты и обсуждение. Уровень изученности в разных городах неодинаков (табл. 1). Основные выводы были получены по результатам ис-

следований в г. Казань. В настоящее время ведется совместная работа по унификации сбора материала и его всесторонней оценке.

Распространение земноводных на урбанизированных территориях определяется, главным образом, наличием пригодных для размножения, питания и зимовки биотопов. Условно мы разделили все отмеченные на изучаемой территории виды на две группы: 1) редкие и исчезающие; 2) обычные и многочисленные. Статус съедобной лягушки мы не приводим в связи с отсутствием в настоящий момент достаточного количества достоверно определенного материала. Группу редких и исчезающих видов составляют обыкновенный и гребенчатый тритоны, серая жаба, краснобрюхая жерлянка, травяная лягушка. В группу обычных и многочисленных видов входят обыкновенная чесночница, остромордая, прудовая и озерная лягушки, зеленая жаба.

Городские популяции амфибий характеризуются повышенной частотой морфологических аномалий по сравнению с загородными популяциями.

Для сравнения данных по частоте встречаемости и типовому разнообразию аномалий в дальнейшем мы использовали наиболее многочисленную в нашем материале группу амфибий — зеленых лягушек группы *Rana esculenta*. Обнаружена тенденция увеличения частоты встречаемости самой массовой аномалии — полидактилии первого типа — по мере роста интенсивности антропогенной нагрузки (от четвертой зоны к первой). Параллельно отмечено снижение типового разнообразия аномалий — популяции из первой и второй зоны характеризуются снижением разнообразия у взрослых особей до одного — двух типов. У сеголеток подобная тенденция ярко не выражена. Мы считаем, что причиной этого факта является более жесткое действие отбора, в результате которого особи с другими типами

Таблица 1. Степень изученности отдельных характеристик при исследовании амфибий на урбанизированных территориях Среднего Поволжья.

Характеристики	Казань	Самара	Тольятти	Ульяновск
Видовой состав, особенности распространения и оценка численности	++	++	++	++
Частота морфологических аномалий	++	++	++	+
Трофические связи	–	++	++	+
Паразитофауна	–	++	++	+
Цветовой полиморфизм популяций модельных видов	++	+	+	–
Половозрастная структура популяций	++	+	+	+
Морфогенетический гомеостаз развития	+	++	++	–
Исследование особенностей соединительной ткани	–	–	–	–

Условные обозначения: ++ — исследования ведутся планомерно, накоплен многолетний материал; + — исследования начаты в 2006 г. или проводятся несистематично; – — исследования запланированы.

аномалий, вероятнее всего, элиминируются на ранних стадиях развития, или после первой зимовки.

Увеличение частоты аномалий в городских популяциях земноводных связано, с одной стороны, с ростом их генетического своеобразия, обусловленного изоляцией и адаптивными процессами, с другой стороны — с резким расширением спектра изменчивости, вызванным ростом возможных путей реализации формообразовательной потенции в условиях разнородных условий нестабильной среды городских местообитаний (Vershinin, 2002). Вероятнее всего, конкретными причинами увеличения частоты встречаемости аномалий является комплексное действие множества факторов среды, а не какого-то одного из них.

В качестве основного объекта мы выбрали комплекс европейских зеленых лягушек *Rana esculenta*, поскольку эта группа оказалась наиболее доступной для проведения исследований. Во избежание ошибок анализ проводился только для тех популяций, где достоверно было доказано обитание только озерной или прудовой лягушек.

Цветовой полиморфизм. Известно, что генетическое преобразование популяций — необходимое условие поддержания ее численности в колеблющихся условиях среды. Широко распространенное явление цветового полиморфизма амфибий имеет генетическую основу (Berger, Smielowski, 1982), что позволяет использовать отдельные цветовые вариации в качестве генетических маркеров. Средняя частота встречаемости цветовых морф и их вариаций в городских популяциях (на примере озерной лягушки в г. Казань) и показатель внутривидового разнообразия морф (μ) представлены в таблице 2.

Согласно полученным данным, для обоих видов в пределах одной и той же зоны характерно параллельное и сходное изменение частот отдельных морф и их вариаций. Сочетание морф SM достоверно возрастает от первой зоны к контролю для озерной лягушки и от второй зоны к контролю для прудовой лягушки ($RI = 0.98$, $P < 0.01$). Подобная тенденция прослеживается как для взрослых особей, так и для сеголеток. По нашему мнению, такая тенденция связана с особенностями водоемов в разных зонах города. Сочетание морф SM, очевидно, имеет селекционную ценность в водоемах, заросших высшей воздушно-водной растительностью, которые более характерны для зеленой зоны города и в контроле. В искусственном водоеме г. Тольятти доминируют бесполосые особи. Доля полосатых лягушек мала, особенно среди половозрелых животных.

Половозрастная структура популяций. Одной из важнейших характеристик популяций является ее демографическая структура. Нами установлено, что особи обоих видов достигают половозрелости на третьем году жизни (после двух зимовок), а максимальная продолжительность жизни у обоих видов в городских популяциях достигает 6 лет. Семилетние особи отмечены нами в популяциях из четвертой зоны и контроля.

Таблица 2. Доля цветовых морф, их вариаций и показатель внутрипопуляционного разнообразия морф (μ) в городских популяциях озерных лягушек (в скобках — данные по сеголеткам).

Морфы	Зоны				
	I	II	III	IV	K
S	0 (0)	0.1685 (0.1436)	0.1147 (0.12)	0.1352 (0.1352)	0 (0.0089)
M	0 (0)	0 (0.013)	0.0369 (0.0369)	0.1102 (0.1173)	0 (0.008322)
P	0.0697 (0.13)	0.1837 (0.18)	0.038 (0.04)	0.0282 (0.0282)	0.066667 (0.066667)
SM	0.0572 (0.02)	0.115 (0.1335)	0.3254 (0.32)	0.4984 (0.493)	0.622222 (0.495)
SMP	0.063 (0.04)	0.014 (0.0206)	0.1045 (0.1046)	0.0548 (0.0547)	0.2 (0.31)
SP	0.126 (0.1)	0.4412 (0.4082)	0.2254 (0.22)	0.0326 (0.03)	0.066667 (0.066667)
MP	0.0336 (0.04)	0 (0.0037)	0.0451 (0.0451)	0.0516 (0.0516)	0.022222 (0.022222)
B	0.5538 (0.66)	0.0776 (0.0776)	0.11 (0.1142)	0.089 (0.09)	0.022222 (0.022222)
μ	4.147805 (4.123369)	5.014575 (5.781292)	6.960098 (7.006358)	6.318668 (6.322691)	4.204814 (5.109606)

Соотношение различных возрастных групп в популяциях прудовой лягушки в разных зонах не постоянно в разные годы. Имеется тенденция к увеличению доли средневозрастных особей (3—4 года) в ряду от второй зоны к контролю ($RI = 0.98$, $P < 0.05$). Такая тенденция свидетельствует о смещении репродуктивного ядра популяций в городских условиях в сторону старших возрастов.

Половая структура отражает не только соотношение полов в исследуемой популяции, но и ее репродуктивный потенциал. Принято считать, что соотношение полов 1:1 в репродуктивной части свободно скрещивающихся популяций животных оптимально, поскольку максимально обеспечивает в период размножения встречу особей противоположного пола и снижает степень инбридинга. В нашем материале во всех выборках отмечается отклонение от соотношения 1:1, которое в большинстве случаев смещено в пользу самок. Данные по регрессионному анализу дифференциальной выживаемости полов в городских популяциях прудовой лягушки представлены в таблице 3.

В качестве перспективных направлений исследований в ближайшие годы мы планируем проанализировать особенности крови амфибий, обитающих в условиях разнохарактерного антропогенного воздействия, физио-

Таблица 3. Выживаемость половозрелых самцов и самок в городских популяциях прудовой лягушки.

Пол		II	III	IV	K
♂♂	RI	0.93	0.98	0.84	0.78
	F	25.41*	90.0	15.7	10.94
♀♀	RI	0.93	0.98	0.84	0.78
	F	25.41	90.0	15.7	10.94

*полу жирным шрифтом выделены достоверные значения коэффициента регрессии ($p < 0.05$); RI — коэффициент детерминации, F — значение критерия Фишера.

логическое состояние возбудимых тканей и влияние инфекций на состояние репродуктивной системы.

Также актуально исследование трофических отношений — изменения кормового рациона и спектра хищников, что находит отражение в сокращении числа видов гельминтов и снижении показателей зараженности.

Гаранин В. И., 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.

Замалетдинов Р. И., 2003. Экология земноводных в условиях большого города (на примере г. Казани). Автореф. дис... канд. биол. наук. Казань. 24 с.

Лебединский А. А., 1984. Земноводные в условиях урбанизированной территории. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.

Скрябин К. И., 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М. 45 с.

Файзуллин А. И., 2005. Земноводные (Amphibia) г. Тольятти: видовой состав, распространение и проблемы охраны // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Тольятти. Вып. 8. С. 183—187.

Berger L., Smielowski J., 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. P. 145—151.

Castanet J., Smirina E., 1990. Introductions to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // Annales des Sciences Natuelles Zoologie. 13 Serie. V. 11. P. 191—196.

Vershinin V. L., 2002. Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. (PENSOFT Publishers, Sofia — Moscow). V. 7. P. 1—161.

МАТЕРИАЛЫ ПО СКОРОСТИ РОСТА ТЕЛА В ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПРУДОВЫХ ЛЯГУШЕК

Р. И. Замалетдинов¹, Д. А. Файзуллин²

¹Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан, Казань

²Казанский государственный университет, Казань

MATERIALS ON SPEED OF GROWTH OF BODY OF URBAN POPULATIONS OF THE POND FROGS

R. I. Zamaletdinov¹, D. A. Faizullin²

¹Institute of Ecology of Natural Systems, Academy of Sciences of Tatarstan, Kazan

²Kazan State University, Kazan

In this work there is supplied the preliminary data on studying of speed of linear growth of individuals in urban populations of pond frogs *Rana lessonae* Camerano, 1882. It is determined, that the value of angular factor of speed of frog linear growth in the populations living in the built-up part of the city is on the average higher, than that in the park belt or in the control zone. It is assumed that there is the influence on speed of linear growth of individuals of genetic heterogeneity of investigated populations.

Урбанизированные территории представляют собой набор особых, специфических условий обитания животных, что накладывает отпечаток на особенности их популяций. В этой связи работы, посвященные влиянию антропогенных факторов, представляют собой особую ценность для понимания механизмов адаптации животных к изменению условий обитания.

Одним из показателей специфики условий обитания популяций является скорость линейного роста особей. В настоящее время работ такого плана практически неизвестно. Целью нашего исследования было выявление различий темпов линейного роста особей в городских популяциях бесхвостых амфибий на примере прудовой лягушки *Rana lessonae* Camerano, 1882.

Земноводных принято рассматривать как животных с «бесконечным» ростом, то есть способных расти на протяжении всей своей жизни (Мина, Клевезаль, 1976). В настоящее время установлено, что размеры тела амфибий характеризуют не столько возраст особи, сколько интенсивность роста конкретной особи. Было показано (Смирина, 1983), что существует тесная высоко достоверная корреляция между линейными размерами тела и диаметром поперечного среза трубчатой кости (под понятием диаметр мы подразумеваем усредненную сумму большой и малой полуосей овала поперечного среза кости). Исходя из этого, при анализе слоистой структуры костей амфибий можно провести ретроспективную оценку размеров их тела, а также определить скорость линейного роста.

Материал и методика. Материалом для данного сообщения послужили выборки из природных популяций прудовой лягушки ($n = 249$; из них 168 половозрелых особей), собранные в течение полевого сезона 2004 года на территории г. Казани. Для анализа были использованы только половозрелые особи. Ранжирование территории города проводилось на основе функционального использования его территории для хозяйственной деятельности человеком. Мы ввели понятие «зона», которая соответствует функциональному делению городской территории (условно данная типизация городской территории характеризует разную степень интенсивности антропогенной нагрузки). I зона — территории, примыкающие к промышленным предприятиям, и крупные транспортные узлы (в этой зоне прудовые лягушки не обитают). II зона — многоэтажная застройка и исторический центр города. III зона — малоэтажная застройка, а также примыкающие пустыри и парки, расположенные внутри города. IV зона — зеленый пояс города. В качестве контрольной была использована выборка, собранная в этот период на территории Раифского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника, расположенного в 30 км от г. Казани.

Для определения возраста особей были взяты поперечные срезы фаланг четвертого пальца правой задней конечности. Срезы толщиной 23 мкм были сделаны из середины диафиза фаланги по стандартной методике (Смирина, 1989; Castanet, Smirina, 1990) на микротоме-криостате МК-25 на базе кафедры зоологии Казанской государственной академии ветеринарной медицины. У самых мелких экземпляров, которые зимовали один раз, и у сеголеток перед зимовкой мы измеряли диаметр сечения кости. Поскольку срезы фаланг пальцев на препаратах имеют форму, близкую к овалу, под понятием «диаметр» (D) в данном случае мы подразумевали среднюю величину измерений большой и малой полуосей. У полувзрослых животных мы измеряли еще диаметр эндостальной полости и первой, видимой целиком линии склеивания. Затем полученные данные были усреднены, после чего мы сопоставляли диаметр кости у сеголеток, годовиков и однолеток с диаметром эндоста взрослых особей.

Чтобы сопоставление вышеуказанных промеров было корректным, срезы у всех экземпляров брали из строго определенного участка — в том месте, где проходит отверстие для кровеносного сосуда. Это отверстие находится в самом центре диафиза трубчатых костей, где наиболее широк слой периостальной кости. Измерения проводили окуляр-микрометром (цена деления — 0.0111 мм), как минимум, на трех срезах от каждой особи. Полученные данные были статистически обработаны в программах MS Excel XP и Statistica v. 6.

Результаты и обсуждение. Использование трубчатых костей для определения возраста и линейного роста земноводных предпочтительнее по сравнению с плоскими костями в связи с рядом технических случаев и с

лучшей видимостью слоистой структуры. Однако использование в качестве регистрирующей структуры трубчатых костей сопряжено с возможной погрешностью, связанной с резорбцией линий склеивания у молодых животных до наступления половозрелости. Считается, что после наступления половозрелости темп резорбции линий склеивания, соответствующих первым зимовкам, со стороны эндостальной полости резко замедляется и при анализе результатов ею можно пренебречь (Смирин, 1989). Сопоставление диаметров поперечного среза кости у сеголеток и годовиков с диаметром эндостальной полости у взрослых особей приводится в табл. 1. Поскольку темп резорбции у самцов и самок во всех зонах достоверно не различается, мы проводили дальнейший анализ для самцов и самок вместе. Установлено, что до наступления половозрелости у особей в исследованных выборках полностью резорбируется первая линия склеивания и полностью или частично вторая. Соответственно возраст особей можно высчитывать по формуле: возраст = число полностью видимых (т. е. не затронутых резорбцией) л. с. + 2. Исходя из этого положения, мы определили возраст у всех особей. Данные по возрастной структуре представлены на рис. 1.

Таблица 1. Ширина костномозговой полости и кости в середине диафиза фаланги четвертого пальца правой задней конечности прудовых лягушек ($M \pm m$) (Данные представлены в делениях окуляр-микрометра при 70-кратном увеличении).

Пол/зона (n)	D костно-мозговой полости эндостальным кольцом	Dкости, ограниченной			Dкости		
		1-й л. с.	2-й л. с.	3-й л. с.	особи старше 5 лет	сеголетки	годовики
♂♂/II (17)	18.72±0.65*	22.25±0.95	27.14±1.65	31.42±2.7	38.24±2.75		
♀♀/II (18)	20.83±1.12	23.31±0.52	28.57±0.58	33.35±1.12	42.33±3.21	14.65±0.5	21.33±0.5
♂♂/III (23)	18.21±0.74	23.16±0.75	27.33±1.25	31.25±2.15	37.25±2.67		
♀♀/III (24)	20.67±1.25	22.75±0.33	28.24±0.37	32.5±0.9	42.15±3.15	13.65±0.7	20.84±0.45
♂♂/IV (16)	18.65±0.5	22.15±0.75	26.12±1.35	30.25±1.25	38.4±1.65		
♀♀/IV (19)	20.97±1.21	22.65±0.45	27.74±0.82	32.52±1.2	41.25±3.4	14.12±0.5	20.14±0.33
♂♂/K (24)	19.97±0.45	22.12±1.51	25.31±1.84	29.34±2.27	38.29±0.89		
♀♀/K (27)	22.38±1.14	22.71±0.75	27.47±0.48	32.02±1.03	40.43±4.42	13.77±0.66	20.97±0.41

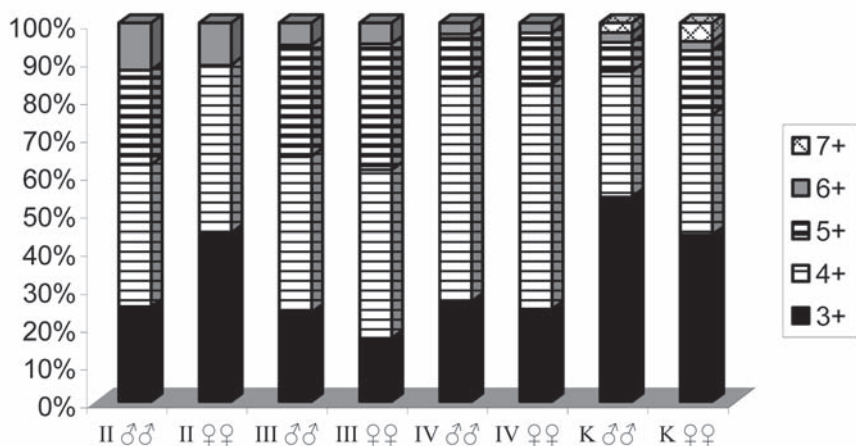


Рис. 1. Возрастная структура исследуемых популяций.

В настоящее время общепризнано, что амфибии в пределах одной популяции растут неравномерно и размеры тела не могут быть приняты в качестве показателя возраста. Для проверки гипотезы о независимости продолжительности жизни от линейных размеров мы провели оценку с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена (табл. 2).

Исходя из полученных данных, очевидно, что длина тела не может быть надежным критерием возраста животного. В то же время, высокая степень корреляции между длиной тела и диаметром кости свидетельствует о том, что поперечные срезы можно использовать при анализе темпов прироста тела как косвенный показатель.

Поскольку продолжительность жизни разных особей в пределах одной популяции различна, рассмотрение скорости роста конкретного животного возможно только для одновозрастных особей. В этой связи в качестве показателя скорости линейного роста мы приняли угловой коэффициент линейной регрессии. Подобного рода упрощения используются и другими авторами (Marunouchi et al., 2000).

Было установлено, что среднее значение углового коэффициента скорости линейного роста лягушек в популяциях, обитающих в застроенной части города (в зоне II — 7.35, в зоне III — 7.35) выше, чем в лесопарко-

Таблица 2. Величина коэффициента корреляции при оценке наличия связи между длиной тела и возрастом, длиной тела и диаметром среза.

Зоны	II	III	IV	K
L-возраст	0.65	0.45	0.51	0.44
L-диаметр среза	0.87*	0.91	0.89	0.93

*полу жирным шрифтом выделены достоверные значения при $p < 0.05$

вой зоне (6.53) или в контроле (7.04). Статистически достоверные различия были обнаружены между выборками из застроенной части города — с лесопарковой зоной и контролем, а также между контролем и лесопарковой зоной (табл. 3). На наш взгляд, это связано с большей продолжительностью периода активности (а, следовательно, и роста) амфибий в городских условиях (Замалетдинов, Хайрутдинов, 2005) по сравнению с загородными популяциями.

Таблица 3. Значимость при оценке зависимости скорости роста от зоны.

Зоны	II	III	IV	K
II	—	0,163264	0,271442	0,353611
III	0,163264	—	0,014289	0,020195
IV	0,271442	0,014289	—	0,161063
K	0,353611	0,020195	0,161063	—

Аналогичные результаты получены при проведении кластерного анализа (рис. 2). Наибольшая степень сродства была обнаружена между популяциями из застроенной части города. Самостоятельный кластер образует выборка из IV зоны города. Подобную картину сложно оценить с точки зрения продолжительности периода активности животных. Вероятно, здесь

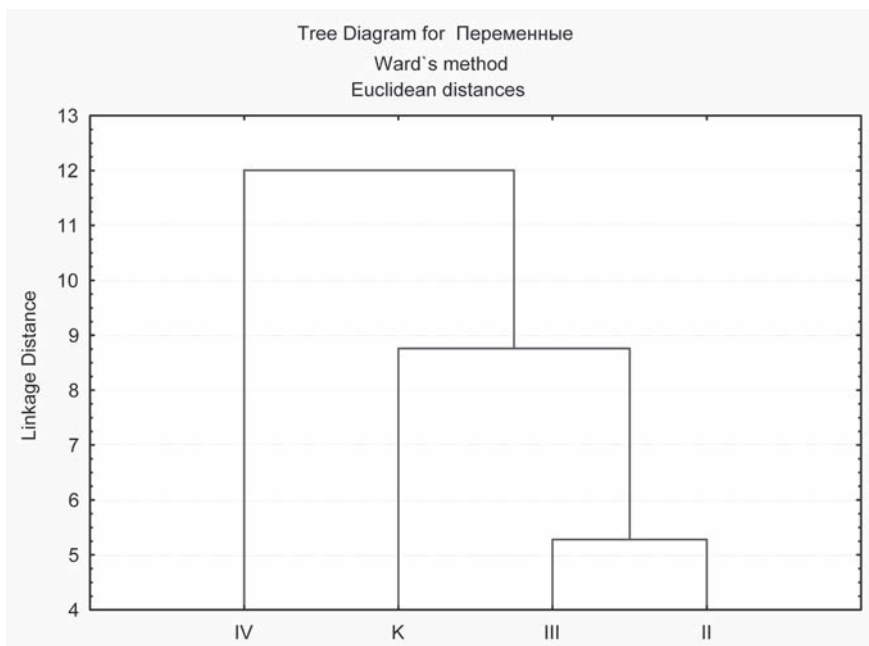


Рис. 2. Дистанцированность городских популяций прудовых лягушек по скорости роста.

имеет место влияние внутривидовых факторов — генетическая неоднородность популяции. Но подобная версия требует своей дальнейшей проверки.

Замалетдинов Р. И., Хайрутдинов И. З., 2005. Земноводные и пресмыкающиеся // Экология города Казани. Казань: Изд-во «Фэн» Академии наук РТ. С. 191—204.

Мина М. В., Клевезаль Г. А., 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.

Смирин Э. М., 1983. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. ж. Т. 62. № 3. С. 437—444.

Смирин Э. М., 1989. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. С. 144—153.

Castanet J., Smirina E., 1990. Introductions to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // Annales des Sciences Natuelles Zoologie. 13 Serie. V. 11. P. 191—196.

Marunouchi J., Kusano T., Ueda H., 2000. Validity of Back-calculation Methods of Body Size from Phalangeal Bones: An Assesment Using Data for *Rana japonica* // Current Herpetology. V. 19. № 2. P. 81—89.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЕПТИЛИЙ ЛЕВОБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

А. И. Зиненко

Музей природы Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина

DISTRIBUTION OF REPTILES IN LEFT-BANK FOREST-STEPPE OF UKRAINE

O. I. Zinenko

Museum of Nature at V. N. Karazin Kharkiv National University

Distribution and composition of reptile fauna in Silva-Steppe zone of Left-Bank Ukraine are examined. Reptiles of the region are divided on three groups according to their habitats preferences and relation to climatic factors. The main factors determining distribution of species are climate and available habitats. Big rivers and orographic units are superposed on these factors and result a local differences in distribution and abundance. Human activity affects negatively on reptiles, mainly due to habitat loss. Trends in abundance and distribution during historical time are assessed and the necessity of protection measures for natural habitats is stressed.

Левобережная Лесостепь Украины расположена в Северо-восточной части Украины, между 30°30' и 37°42' восточной долготы и между 48°54' и 52° северной широты на территории Киевской, Черниговской, Черкасской, Полтавской, Сумской и Харьковской областей. Границами региона являются р. Днепр на западе, линия Киев — Нежин — Комаровка — Батурин — Кролевец — Глухов на севере и линия устье Ворсклы — Кобеляки — Н. Санжары — севернее Краснограда — Балаклея — Купянск — р. Оскол на юге и на востоке (Фізична географія ..., 1982).

Материалом для данной работы послужили наблюдения в природе, сделанные автором в 1998—2006 гг., коллекции рептилий Музея природы Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина (МПХНУ), Зоологического музея Национального Научно-природоведческого музея Национальной Академии Наук Украины, Киев (ЗМННПМ), Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММГУ), Зоологического института Российской Академии Наук, Санкт-Петербург (ЗИН), Зоологического музея Киевского Национального Университета (ЗМКНУ), а также литературные данные.

Спецификой лесостепной зоны в целом является сочетание лесных, степных и интразональных ландшафтов (Фізична географія ..., 1982) и, как следствие, разнообразие условий существования рептилий в лесостепи. В разных вариантах зоогеографического районирования Украины, СССР или Евразии территория Левобережной Лесостепи входит в состав широкой переходной зоны между европейской и азиатской фаунами (Мигулін, 1956;

Медведев, 1957; Мекаев, 1987; Щербак, 1988). В основном, этими двумя обстоятельствами и обусловлен перечень рептилий лесостепной зоны Левобережной Украины, в который входят 13 таксонов (11 видов, два из которых представлены двумя подвидами): черепаха болотная *Emys orbicularis orbicularis* (Linnaeus, 1758), веретеница ломкая *Anguis fragilis colchicus* (Nordmann, 1840), ящерица зеленая *Lacerta viridis viridis* (Laurenti, 1768), ящерица прыткая восточная *Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831, ящерица прыткая южная *Lacerta agilis chersonensis* Andrzejowski, 1832, ящерица живородящая *Zootoca vivipara vivipara* (Jacquin, 1787), ящурка разноцветная *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789), уж обыкновенный *Natrix natrix natrix* (Linnaeus, 1758), уж водяной *Natrix tessellata tessellata* (Laurenti, 1768), медянка обыкновенная *Coronella austriaca austriaca* (Laurenti, 1768), гадюка степная *Vipera renardi renardi* (Christoph, 1861), гадюка обыкновенная *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758), гадюка Никольского *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986. По своему происхождению таксоны рептилий лесостепи делятся на проникшие сюда с запада, из Западного Причерноморья, Балканского полуострова или Карпат лесные виды *A. fragilis*, *Z. vivipara* и *V. b. berus* (Petzold, 1995; Odierna et al., 2001; Surget-Groba et al., 2001; Carlsson, 2003), а также *E. orbicularis* (Kotenko et al., 2005), *L. v. viridis* (Bohme et al., 2006) и *L. a. chersonensis* (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004) (6 таксонов, 46%). Таксоны восточного происхождения менее многочисленны (3 таксона, 23%): *E. arguta* (Разноцветная ящурка, 1993), *N. tessellata* (Guicking et al., 2006), *L. a. exigua* (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Точно определить происхождение 3 таксонов (23%) рептилий региона (*C. austriaca*, *N. natrix*, *V. renardi*) пока невозможно. Единственным таксоном, характерным только для лесостепи Восточной Европы, является гадюка Никольского *V. b. nikolskii*.

По биотопическим предпочтениям и отношению к климатическим условиям рептилий Левобережной Лесостепи можно разделить на следующие группы: а) северные и лесные виды; б) степные и южные термофильные виды; в) виды без четкой приуроченности к какому-либо узкому типу биотопов или одной природной зоне.

Группа лесных видов включает *A. fragilis*, *Z. vivipara* и *V. berus* (оба подвида). Большая численность и количество популяций этих видов известны в северной и западной частях региона, где годовое количество осадков и площадь лесов больше. Самые южные популяции *A. fragilis*, *Z. vivipara* и *V. b. nikolskii* связаны с долинами текущих на юг рек: Днепра, Псла, Ворсклы, Сев. Донца (Цемш, 1939 а; Гавриленко, 1954; Котенко, 1983, 1992, 1999; Тараненко, 1998; ННПМ), которые создают пригодные биотопы и выполняют роль экоридоров. Вдоль левого берега Днепра по левобережным ландшафтам также проникает на юг *V. b. berus* (Зиненко, Ружиленко, 2003). Факторами, лимитирующими распространение этих видов на юг, чаще всего можно считать распространение пригодных для них биотопов. Однако

для *A. fragilis* это может быть и сумма осадков, а для *Z. vivipara* — летние температуры: южная граница вида не переходит изотерму июля 21°C , хотя интразональные пойменные биотопы распространены и гораздо южнее (рис. 1).

В группу степных и южных термофильных видов входят *E. arguta*, *L. viridis*, *N. tessellata*, *V. renardi*. Вместе с ними мы рассматриваем желтобрюхого полоза *Dolichophis caspius* (Gmelin, 1789), который в прошлом отмечался на юге Левобережной Лесостепи (Сухов, 1928), палласового *Elaphe sauromates*, Pallas, 1814 и узорчатого *Elaphe diene* (Pallas, 1773) полозов, которые встречаются возле южной границы региона. Эта группа, в свою очередь, может быть разделена на две подгруппы: 1) термофильные виды (*N. tessellata*, полозы), распространение которых лимитировано недостаточной теплообеспеченностью в летнее время: границы ареалов проходят параллельно июльской изотерме 21°C или почти совпадают с ней (рис. 2); 2) стенотопные степные виды (*E. arguta*, *V. renardi*), приуроченные к специфическим открытым степным биотопам, более обычным на юге и редким на севере региона. Северные границы ареалов видов этой подгруппы извилистые, обычны изолированные популяции, сам ареал может быть ленточным (*E. arguta*) или быть связанным с макрорельефом и частично про-



Рис. 1. Южные границы ареалов лесных видов. Изотерма и изогиега проведены согласно «Фізична географія ...», 1982.

ходить даже в меридиональном направлении. Так, по степным биотопам на территории Среднерусской возвышенности *V. renardi* распространена на север до Курска (МПХНУ; Власов, Власова, 2001), а в прошлом отмечалась даже на юге Орловской области (на иллюстрации в статье Константина Пенго (1870) приведена фотография *V. renardi*, экземпляр которой был «доставлен ... из Орловской губернии Малоархангельского уезда, близ села Теминска [Малоархангельский р-н Орловской обл.] ...»), в то время как в западной части лесостепи ее северная граница идет примерно по 50° северной широты (рис. 2).

L. viridis не может быть альтернативно отнесена к одной из подгрупп во второй группе видов — в пределах региона не прослеживается однозначной связи распространения ни с летними температурами, ни с характерными биотопами. В Левобережной Лесостепи находятся одновременно самые северо-восточные популяции *L. viridis* (Сухов, 1927, 1928; Цемш, 1941; Гавриленко, 1954). Недавнее появление ее на левом берегу Днепра в месте перехода ее через Днепр в районе порогов (Цемш, 1939б; Шарлемань, 1957) считается некоторыми авторами одним из вероятных объяснений ее ограниченного распространения на Левобережье (Цемш, 1939б). Восточнее, даже при наличии подходящих биотопов, *L. viridis* не найдена. Не-

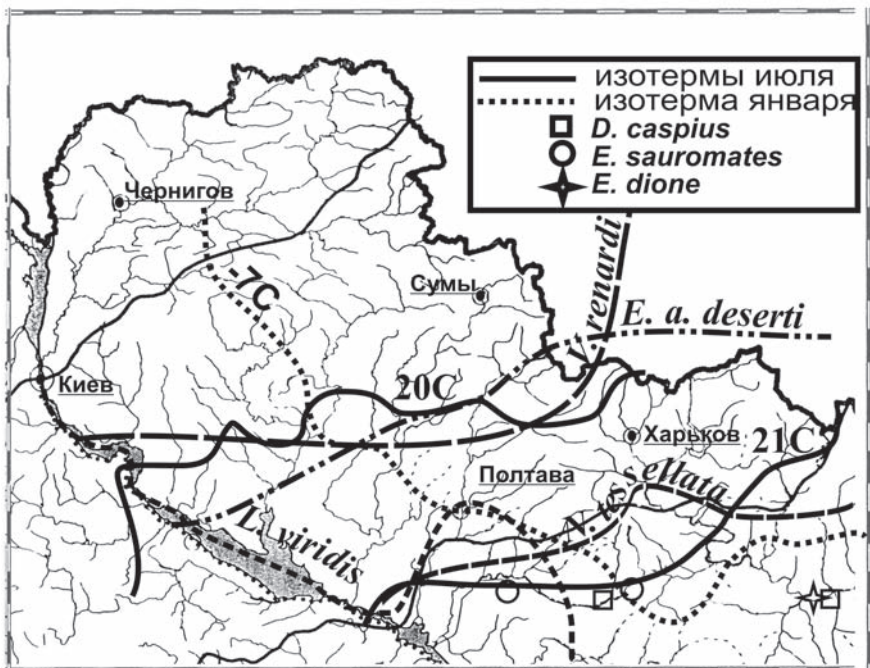


Рис. 2. Северные границы южных термофильных и степных видов. Изотерма и изогипса проведены согласно «Фізична географія ...», 1982.

благоприятные климатические условия также могут быть сдерживающим фактором для расселения на восток, т. к. климат Левобережья отличается большей континентальностью, в частности более холодной зимой: *L. viridis* не переходит изотерму января -7°C . Интересно, что в окрестностях Полтавы зеленая ящерица живет в принципиально ином, чем на большей части ареала, биотопе: опушки и просеки в сосновом лесу на боровой террасе (Гавриленко, 1954; собственные наблюдения).

Остальные виды региона (*E. orbicularis*, *L. agilis*, *N. natrix*, *C. austriaca*) распространены на всей территории Левобережной Лесостепи и образуют третью группу.

Кроме *L. viridis*, смена предпочитаемых биотопов при продвижении на юг встречается и у двух других видов ящериц в регионе: *L. agilis* и *Z. vivipara* меняют биотопы на более увлажненные, что у *L. agilis* сопровождается расширением списка занимаемых биотопов, а у *Z. vivipara* — его сокращением и превращением вида в стенотопный пойменный вид (Коршунов, Зиненко, 2003).

Еще одной интересной закономерностью, которая, однако, более заметна на более протяженной территории, чем регион исследований, является смещение северных и южных границ видов на север при продвижении на восток. Это, очевидно, связано как со смещением в том же направлении границ природных зон, а, значит, и биотопов, так и с увеличением континентальности, а, значит, и увеличением теплообеспеченности в теплое время года.

Отдельного внимания заслуживает распространение аллопатричных форм рептилий, границы ареалов которых проходят на территории Левобережной Лесостепи — подвидов прыткой ящерицы *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis* и подвидов обыкновенной гадюки *V. b. berus* и *V. b. nikolskii* (рис. 2). Граница подвидов *L. agilis* проходит почти в меридиональном направлении, пересекая реки, границы природных зон, летние и зимние изотермы, и лишь на отдельных участках в Харьковской, Полтавской и Днепропетровской областях демонстрирует связь с переходом от большей абсолютной высоты (*L. a. exigua*) к меньшей (*L. a. chersonensis*) (Zinenko et al., 2005).

Распространение *V. b. nikolskii* в регионе, как и в целом в пределах ареала, оказывается четко связанным с распространением широколиственных лесов, приуроченных главным образом к правобережьям рек и возвышенностям и ограниченным северной и южной границами лесостепной зоны (Milton, Zinenko, 2005; Zinenko in litt.). В других биотопах в пределах Левобережной Лесостепи (в сосновых и смешанных лесах на территории Южной и Северной Приднепровских террасированных низинных областей согласно физико-географическому районированию (Маринич, 2003)) *V. b. nikolskii* замещается *V. b. berus*. Неясно, однако, могут ли наблюдаемые отличия в наборе предпочитаемых биотопов между подвидами иметь решающее зна-

чение для изоляции таксонов в местах возможной парапатрии (Zinenko, in litt.).

Для всех рептилий Лесостепи характерна связь современного распространения с долинами рек, ландшафты которых отличаются меньшей трансформацией человеком по сравнению с междуречьями и, кроме того, изначально служат коридорами для расселения многих видов рептилий (Зиненко, 2001). Кроме этого, *E. orbicularis* и ужи биотопически связаны с водоемами и в ландшафтах речных долин их численность достигает максимальных для региона значений.

Численность и плотность популяций всех рептилий в Левобережной Лесостепи уменьшается вследствие деятельности человека, особенно разрушения естественных биотопов, площадь которых за историческое время сократилась во много раз. Виды, локально распространенные в пределах региона, часто исключительно в пределах редких для лесостепи биотопов, уязвимы. Это *L. viridis*, *Z. vivipara*, *E. arguta*, *A. fragilis*, *N. tessellata*, *V. b. nikolskii* и *V. renardi*. Самое большое сокращение количества известных популяций и численности зарегистрировано у *E. orbicularis* и *V. renardi*. На территории лесостепной зоны была почти полностью распахана степь, а последние степные участки, которые оставались на непригодных для распашки склонах балок, часто страдают от выпаса или застраиваются. Как следствие, количество популяций *V. renardi* катастрофически снизилось, и вид в регионе оказался практически на грани исчезновения. *V. renardi* была лишь дважды найдена автором в Левобережной Лесостепи за время выполнения работы. Еще три сообщения о ее находках приходится на период с 1993 до 2003 годы. Большинство находок (13) были сделаны до резкого сокращения ее численности в регионе в 1970-х гг. (Кизерицкий, 1913; Никольский, 1916; Сухов, 1928; МПХНУ; ННПМ; В. И. Ведмедеря, А. М. Рудик, А. Б. Громакова, устные сообщения).

За историческое время площадь, покрытая лесами, сократилась в регионе с 50 до 11%, при этом примерно около половины ее составляют искусственные насаждения монокультуры сосны (Маринич и др., 1985) с бедным видовым составом пресмыкающихся. Это не могло не сказаться на численности лесных видов рептилий. Искусственное облесение песчаной террасы рек сосной уничтожает редкие для лесостепи биотопы полужакопленных песков, что приводит к сокращению численности и исчезновению отдельных популяций *E. arguta* (Разноцветная ящурка, 1993). На численность *Z. vivipara* и *E. orbicularis* негативно влияют мероприятия по мелиорации, которые охватили большую часть площади пойм средних рек региона.

Наиболее действенными мерами для сохранения разнообразия рептилий региона следует считать сохранение уцелевших популяций редких видов и их естественных биотопов путем создания заповедных территорий и пересмотра ведения хозяйственной деятельности. Последнее предусматривает прекращение застройки и облесения остатков степных биотопов

на «неудобьях» (склонах балок, песках боровых террас рек), мелиорации малых рек и фрагментации крупных лесных массивов. Кроме того, требует отдельного изучения долговременное влияние фрагментации на жизнеспособность популяций, а полученные данные должны быть учтены при последующей разработке стратегий сохранения разнообразия рептилий региона.

- Власов А. А., Власова О. П., 2001. Реинтродукция степной гадюки (*Vipera ursinii nardii*) в лесостепных заповедниках Центрального Черноземья // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино — Москва. С. 57—58.
- Гавриленко М. І., 1954. До герпетофауни Полтавщини // Наукові записки Полтав. держ. пед. і-ту ім. В. Г. Короленка. 1954. Т. 7. С. 47—52.
- Зиненко А. І., 2001. Роль рек в распространении рептилий левобережной лесостепи Украины // Фальцфейновські читання. Херсон: Терра. С. 62—63.
- Зиненко А. І., Ружиленко Н. С., 2003. О систематической принадлежности гадюки, обитающей на территории Каневского природного заповедника // Заповідна справа в Україні. Т. 9. Вип. 1. С. 51—55.
- Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б., 2004. Филогеография и внутривидовая систематика широкоарельного вида ящериц *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b). С.-Пб. 108 с.
- Кизерицкий В., 1913. Из записной книжки натуралиста // Бюллетень Харьковского Об-ва Любителей Природы. № 2. С. 30.
- Коршунов А. В., Зиненко А. І., 2003. Особенности биотопического распределения живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* на периферии ареала (Харьковская обл.) // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Материалы 2 Междунар. науч. конф. Днепрпетровск: ДНУ. С. 206—207.
- Котенко Т. І., 1983. Пресмыкающиеся левобережной степи Украины. Дис. ... канд. биол. наук. Киев. 555 с.
- Котенко Т. І., 1992. Охорона земноводних і плазунів // Охорона тваринного світу. Київ: Урожай. С. 36—50.
- Котенко Т. І., 1999. Охоронні списки тварин: загальні підходи та конкретні пропозиції (на прикладі плазунів і земноводних) // Фальцфейновські читання. Херсон: Айлант. С. 207—218.
- Маринич А. М., Пащенко В. М., Шищенко П. Г., 1985. Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование. Киев: Наукова думка. 224 с.
- Маринич О. М., Пархоменко Г. О., Петренко О. М., Шищенко П. Г., 2003. Удосконалена схема фізико-географічного районування України // Укр. геогр. журнал. № 1. С. 16—20.
- Медведев С. І., 1957. Опыт эколого-зоогеографического районирования Украины // Труды НИИ биологии и биол. ф-та Харьков. гос. ун-та. Т. 27. С. 5—26.
- Мекаев Ю. А., 1987. Зоогеографические комплексы Евразии. Л.: Наука. 126 с.

- Мигулін О. О., 1956. Зоогеографічне районування УРСР на підставі поширення ссавців // Збірник праць зоологічного музею. № 27. С. 14—30.
- Никольский А. М., 1916. Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся. Т. 2. Ophidia. Петроград. 349 с.
- Пенго К. К., 1870. О родовых и видовых признаках гадюки *Pelias (Vipera Daud.) berus* Merrem, с двумя разностями: а) пестрой (*Pelias (Vipera Daud.) berus* Merrem varietas *varia*) и б) одноцветной или черной (*Pelias (Vipera Daud.) berus* Merrem varietas *nigra*) // Труды Харьков. о-ва испыт. прир. Т. 2. С. 1—26.
- Разноцветная ящурка / Щербак Н. Н., Котенко Т. И., Тертышников М. Ф. и др. / Под ред. Н. Н. Щербака. К.: Наукова думка, 1993. 238 с.
- Сухов Г. Ф., 1927. О северной границе распространения зеленой ящерицы (*Lacerta viridis* [Laur]) на Украине // Доклады АН СССР. С. 9—11.
- Сухов Г. Ф., 1928. Матеріяли до вивчення герпетофауни Полтавщини // Зб. Полтав. держ. музею. Полтава. Т. 1. С. 251—256.
- Тараненко Л. И., 1998. К характеристике фауны наземных позвоночных национального парка «Святые горы» // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття: Матер. наук. конф. Канів. С. 246—248.
- Фізична географія Української РСР / Маринич О. М., Ланько А. І., Щербань М. І., Шищенко П. Г. Київ: Вища школа, 1982. 208 с.
- Цемі І. О., 1939 а. До систематики та географічного поширення амфібій та рептилій на Україні // Студ. наук. праці Київ. Держ. Ун-ту. Київ. № 4. С. 103—107.
- Цемі І. О., 1939 б. До питання про значення Дніпра як зоогеографічної межі // Труды зоологічного музею. № 1. С. 307—311.
- Цемі І. О., 1941. Герпетологічні замітки. V. Про західну межу поширення *Eremias arguta* (Pall.). VI. Чи правдиві відомості К. Ф. Кесслера про поширення *Lacerta viridis* на Україні // Труды зоол. музею Київ. держ. ун-ту. Т. 1. С. 310—321.
- Шарлемань Н. В., 1957. К вопросу о значении рек восточных областей Украины как зоогеографических координат // Материалы совещания по зоогеографии суши. С. 335—338.
- Щербак Н. Н., 1988. Зоогеографическое деление Украинской ССР // Вестн. зоологии. № 3. С. 22—31.
- Bohme M. U., Fritz U., Kotenko T., Ljubisavlevic K., Tzankov N., Berendonk T. U. Phylogeography and cryptic variation within the *Lacerta viridis* complex (Lacertidae, Reptilia). Zoologica Scripta – in litt.
- Carlsson M., 2003. Phylogeography of the Adder, *Vipera berus*. Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 849. Uppsala. 32 p.
- Guicking D., Lawson R., Joger U., Wink M., 2006. Evolution and phylogeny of the genus *Natrix* (Serpentes: Colubridae) // Biological Journal of the Linnean Society. V. 87. P. 127 -143.
- Kotenko T., Zinenko O., Guicking D., Sauer-Guerth H., Wink M., Fritz U., 2005. First data on the geographic variation of *Emys orbicularis* in Ukraine: mtDNA haplotypes, coloration, and size // Herpetologia Petropolitana / Eds. Ananjeva N. and Tsinenko O. St. Peterburg. P. 43—46.
- Milto K. D., Zinenko O. I., 2005. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // Herpetologia Petropolitana / Eds. Ananjeva N. and Tsinenko O. St. Peterburg. P. 64—73.

- Odierna G., Heulin B., Guillaume C.-P., Vogrin N., Aprea G., Capriglione T., Surget-Groba Y., Kupriyanova L., 2001. Evolution and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara* // *Ecography*. Copenhagen. № 24. P. 332—340.
- Petzold H.-G., 1995. Blindschleiche und Scheltopusik. Magdeburg: Westarp-Wiss.; Heidelberg: Spektrum Akad. Verl. 102 S.
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Thorpe R. S., Kupriyanova L., Vogrin N., Maslak R., Mazzotti S., Venczel M., Ghira I., Odierna G., Leontyeva O., Monney J. C., Smith N., 2001. Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 18. № 3. P. 449—459.
- Zinenko O. I., Drabkin P. L., Rudyk O. M., 2005. Contact zone between two subspecies of the Sand lizard: *Lacerta agilis exigua* Eichw., 1831 and *Lacerta agilis chersonensis* Andr., 1832 in three regions of the Left-bank Ukraine // *Herpetologia Petropolitana* / Eds. Ananjeva N. and Tsinenko O. St. Peterburg. P. 109—112.

ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДЕМОГРАФИИ ПОПУЛЯЦИЙ АМФИБИЙ: СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ И МЕТОДЫ

В. Г. Ищенко

Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург

LONG-TERM STUDIES OF DEMOGRAPHY OF AMPHIBIANS POPULATIONS: CONTEMPORARY PROBLEMS AND METHODS

V. G. Ishchenko

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

Some main problems of population ecology of amphibians are discussed, namely dynamics of spatial and age structure and numbers of populations. It has been shown that the main problem is ascertainment of borders of population independently on size of group under study. The second primary goal is determining of status of group, whether the group under study is population or local population or metapopulation or not. Amphibian-monitoring programs based on data of dynamics of numbers can be realized at different levels of organization, i. e. population, subpopulation or metapopulation. Understanding of mechanisms controlling of stability and rate of turnover can be achieved only at population level and this understanding depends on correct and adequate methods of investigation. The determination of rate and distance of dispersal is the supreme goal.

Кому сказатеньки,
Как важно жила барынька?
Нет, не важная барыня,
А, так сказать, лягушечка:
Толста, низка и в сарафане,
И дружбу вела большевитую
С сосновыми князьями.
И зеркальные топила
Обозначили следы,
Где она весной ступила,
Дева ветреной воды.

Велемир Хлебников
(1908—1909)

Введение. Перенесение центра тяжести интересов в популяционной экологии с исследований стратегий жизненных циклов (жизненных стратегий) на демографические исследования (Reznick et al., 2002) охватывает многие группы организмов, и амфибии в этом плане не являются исключением. Этот сдвиг интересов, с привлечением данных о характеристиках жизненных циклов, обусловлен как необходимостью понимания механиз-

мов, определяющих динамику численности и воспроизводства популяций, так и разработкой мер охраны и мониторинга популяций при возрастающих антропогенных нагрузках. Не только успех такого рода исследований, но и сама возможность их проведения требуют одновременного накопления данных, как минимум, о возрастной структуре популяции, смертности и рождаемости, т. е. данных о численности в пределах отдельных генераций (когорт). Каждая из характеристик весьма важна, но сама по себе мало что дает (Одум, 1975). Не менее важными являются данные о росте и размерах тела при достижении половой зрелости. Естественно, что подобного рода исследования представляют ценность лишь в том случае, если они проводятся в течение длительного промежутка времени, но до сих пор исследования демографии популяций амфибий в подавляющем большинстве случаев ограничиваются одновременным или кратковременным изучением возрастной структуры популяции, как правило, без данных о численности популяции. Наиболее полные и тщательные исследования демографии амфибий проведены в популяциях серой жабы *Bufo bufo* (Hemelaar, 1986; Kuhn, 1994), травяной лягушки *Rana temporaria* (Gibbons, McCarthy, 1984; Ryser, 1986; Ляпков и др., 2002; Ляпков, 2005) и остромордой лягушки *Rana arvalis* (Ищенко, 1982, 1991 а, б, 1999, 2007; Ishchenko, Ledentsov, 1986; Ищенко, Леденцов, 1987; Ishchenko, 1989 а, 1999; Ляпков, 2005; Ляпков и др., 2006, 2007). Совершенно очевидно, что определение абсолютной численности, прежде всего половозрелых особей, требует разных подходов при работе с разными видами. Для ряда видов, например для бурых лягушек, у которых самки откладывают икру в виде одной яйцевой массы (комка), задача сводится к несложному подсчету всех кладок, откладываемых в каждый репродуктивный период на всей территории, заселенной популяцией. Динамика численности и смертности самцов, безусловно, имеет самостоятельный интерес, но исследование ее требует надежных данных о соотношении полов в популяции, а соответствие выборочного соотношения полов таковому истинному в большинстве случаев зависит от методик исследования (Duellman, Trueb, 1986). Однако главным вопросом, требующим первоочередного решения уже в начале долговременных исследований, является определение границ популяции, или же, по крайней мере, определение статуса исследуемой группировки, особенно в свете современных представлений о метапопуляциях (Hanski, Gilpin, 1997; Hanski, Gaggiotti, 2004). В настоящее время в зоологической, в частности герпетологической, литературе используются понятия локальной популяции, популяции в строгом смысле слова и метапопуляции. Метапопуляция состоит из группы локальных популяций, заселяющих более или менее дискретные участки местообитаний, каждая из которых не обеспечивает длительного воспроизводства, хотя и может существовать достаточно длительное время. Популяция в строгом смысле слова (*sensu stricto*) суть минимальная группировка особей, населяющих определенную террито-

рию, способная к неопределенно длительному воспроизводству, обладающая той или иной степенью изоляции от аналогичных группировок и достаточно высокой степенью панмиксии (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Шварц, 1980). Критерии структурированности и размера в это определение не входят, так как популяции одного вида могут характеризоваться, при прочих равных условиях, разной численностью или разной структурированностью. Смысл, вкладываемый в термин «метاپопуляция», практически идентичен таковому, вкладываемому в термин «популяция» в русскоязычной литературе, в частности, в понимании С. С. Шварца (1960, 1980). Несмотря на то, что этой проблеме уделяется большое внимание, амфибии стали объектом соответствующих исследований лишь в последнее время, хотя пространственная организация популяций амфибий уже достаточно давно находится под пристальным вниманием (Ищенко, 1978, 1983, 1989). Согласно существующим представлениям, метاپопуляционный эффект (или эффект сложной пространственно структурированной популяции) проявляется при соблюдении ряда условий. Таковыми условиями являются биотопическая структурированность территории, заселяемой популяцией, обеспечивающая наличие локально размножающихся группировок, невозможность или недостаточность любой из локальных группировок обеспечения воспроизводства всей популяции в течение длительного времени, отсутствие изоляции между участками, достаточной для предотвращения реколонизации, и асинхронность локальной динамики численности, делающая невозможным одновременное вымирание всех локальных популяций (внутрипопуляционных группировок). В обзорных работах функционирование популяций амфибий именно в виде метاپопуляций нередко просто декларируется (Alford, Richards, 1999; Marsh, Trenham, 2000; Ляпков, 2003), но проверка соблюдения перечисленных требований в большинстве случаев не производится. Более того, при анализе опубликованных результатов многих исследований, эта точка зрения в большинстве случаев не подтверждается, прежде всего, в силу обычности интенсивных миграций амфибий по территории, заселенной популяцией: удаленность многих особей от места прохождения метаморфоза обычно составляет у разных видов до 2—3 км, но может достигать и 12—15 км (Smith, Green, 2005). В частности, для остромордой лягушки на основе молекулярно-генетических исследований установлено, что в пределах популяции особи могут мигрировать на расстояние до 7600 м (Vos et al., 2001). Пространственная структурированность популяций обычна, и любая подразделенная популяция функционирует как единое целое (Шварц и др., 1972), поэтому в природе трудно разграничить метاپопуляции и структурированные популяции, и во многих случаях проблема может быть явно семантической (Freckleton, Watkinson, 2003). В то же время определение статуса исследуемой группировки имеет не только семантическое значение, поскольку оно важно как для построения общих заключений о закономерностях функционирова-

ния популяций, равно как и при разработке различного рода мер охраны и мониторинга природных комплексов (Semlitsch, 2000, 2002; Petranka et al., 2004, Petranka, Holbrook, 2006).

Настоящая работа представляет собой краткий итог многолетнего исследования динамики численности и возрастной структуры крупной пространственно структурированной популяции широко распространенного вида, остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss., при проведении которого изначально обращалось внимание на ряд нюансов, обычно не принимаемых во внимание при демографических исследованиях популяций амфибий.

Район исследований. Основные исследования проводились с 1977 по 1998 г. в Талицком районе Свердловской области, но мониторинг состояния популяции продолжался по 2007 г. Район исследований относится к юго-западной части Западно-Сибирской низменности, а именно к Туринской равнине. Основной тип леса — сосново-березовые леса, перемежающиеся заболоченными ельниками и березняками и ольшаниками, преимущественно вдоль некрупных рек. В исследованном районе земноводные размножаются преимущественно в небольших старицах, поймах рек и разнообразных озерах, также приуроченных к долинам рек. Количество естественных лесных водоемов очень невелико, и определяется в первую очередь понижениями рельефа, заполняемыми весной талыми водами. Освоение территории в 30-х годах XX века привело к значительной вырубке лесов, сопровождающейся в 1950—1960-х гг. лесопосадками, лесоустройством с большим количеством квартальных просек, нередко используемых в качестве дорог, соединяющих различные лесоучастки. В результате лесохозяйственной деятельности возникло большое количество заболачиваемых участков и временных или постоянных водоемов, образованных в результате выемки грунта при обустройстве лесных дорог, площадью преимущественно от 10 до 200 м², в последующие годы интенсивно заселенных амфибиями (Ищенко, 1979 а, б). В связи с прекращением лесохозяйственной деятельности несколько лесных участков (поселков) в 1977—1978 гг. были ликвидированы, к 1980 году крупные рубки были практически прекращены, но вплоть по 1985 г. небольшие вырубки (0.1—0.5 га) производились, в результате чего в некоторых лесных массивах появилась дополнительная возможность размножения амфибий. В конце 1980-х годов исследуемая территория вошла в состав территории национального парка «Припышминские боры».

Методы исследования. В 1977—1978 гг. проводилось основное картирование территории, которое корректировалось в последующие годы в случае небольших изменений. Было определено распределение и количество временных и постоянных водоемов, используемых остромордой лягушкой для икрометания, и ежегодно проводился полный учет всех кладок икры *Rana arvalis* на всей территории, используемой популяцией. После периода икрометания регистрировались места наибольшей концентрации молодых, преимущественно переживших одну зимовку, неполовозрелых особей. В

течение летних периодов регулярно проводилось маршрутное обследование территории до середины августа, и регистрировались встречи сеголеток исследуемого вида. Параллельно с этим в 1977—1980 гг. ряд водоемов с развивающимися личинками остромордой лягушки огораживался с помощью полиэтиленовых и дощатых заборчиков, что позволило определить во многих случаях количество завершающих метаморфоз сеголеток и направления их миграций. Полные абсолютные учеты кладок икры, т. е. определение численности размножающихся самок, продолжались вплоть до 1996 г. и в дальнейшем проводились выборочно. С 1980 г. ежегодно отлавливались брачные пары и не спаривающиеся особи. Брачные пары помещались в стеклянные банки емкостью 0.6—1.0 л с природной водой, где самки откладывали икру. После икрометания плодовитость каждой самки определялась поштучным пересчетом всех икринок в кладке. Объемный метод определения плодовитости был изначально исключен, поскольку еще в 1977—1978 гг. были установлены различия между значениями плодовитости, полученными объемным методом, и истинной плодовитостью, определенной полным пересчетом всех яиц, достигавшие 15—25%. У всех особей определялась длина тела с точностью до 0.1 мм, регистрировались особенности фенотипа по окраске, и отрезался 4-й палец правой задней конечности, 2-я фаланга которого использовалась для определения возраста особи. После проведения всех необходимых операций подавляющее большинство исследованных особей выпускалось в природу, преимущественно в места отлова. Возраст животных определялся в лабораторных условиях, на основе исследования микроскопических срезов середины диафиза фаланги пальца (Смирина, 1972). При определении возраста принимались во внимание не только количество линий склеивания («годовых колец») и их диаметров, но и относительные приросты первых двух видимых линий склеивания (Hemelaar, 1986; Ryser, 1986) и диаметр зоны резорбции кости. На основании данных о возрастном составе размножающихся особей и результатов учета численности, были получены данные об абсолютной численности всех возрастных групп размножающихся особей как на отдельных участках территории, заселенной популяцией остромордой лягушки, так и во всей популяции в течение 17 лет. Данные о плодовитости позволили определить и начальную численность новых генераций. Определение численности размножающихся особей в постоянно пересыхающих водоемах позволило оценить степень миграций взрослых особей и уровень филопатрии. Статистическая обработка всех данных проведена с использованием стандартного пакета SPSS версии 13.0.

Размер территории и распределение половозрелых особей в период икрометания. Общий размер территории, используемой исследованной популяцией остромордой лягушки, контролируемой нами, не превышает в разные годы около 35 км² (Ищенко, Леденцов, 1987), хотя подавляющее число особей разного возраста обитает на территории около 25 км². Центр

территории расположен на $56^{\circ}58'$ с. ш. и $63^{\circ}50'$ в. д. Исследуемая популяция достаточно хорошо изолирована от иных сходных группировок большими сельскохозяйственными угодьями (полями) с северо-востока, северо-запада и юга, заболоченными ельниками, березняками и ольшаниками и открытыми болотами — с востока и сухими сосняками, не имеющими водоемов для размножения — с запада. Кратчайшее расстояние (по прямой) между наиболее удаленными водоемами составляет 8,5 км.

Топографически все водоемы легко разделяются на 4 участка, а по вкладу в численность новой генерации — на три группы: 1) Постоянные, успешный метаморфоз в которых в той или иной мере происходит ежегодно; 2) Нестабильные, в которых успешное завершение метаморфоза новой генерацией осуществляется не ежегодно; 3) Временные, облигатно пересыхающие до завершения метаморфоза или до завершения эмбриогенеза.

Нерестилища остромордых лягушек ежегодно, при наличии необходимых гидрологических условий, образуются в одних и тех же местах, и варьирует лишь количество размножающихся в них особей, как за счет колебаний численности популяции, так и за счет перераспределения особей по территории. Общее количество половозрелых самок в популяции, определенное по количеству кладок икры, варьирует в разные годы от 6096 до 35771 особей. При этом на разных участках оно варьирует по-разному, и динамика численности на них неодинакова. Распределение по водоемам зависит от конкретных условий, сложившихся к моменту начала размножения, прежде всего гидрологических условий, и функционирование водоемов определяется как запасом воды в почве и подлежащем грунте, так и величиной снежного покрова и количеством осадков в период развития личинок. Данные, характеризующие динамику численности половозрелых самок в популяции в целом и на отдельных участках ее территории, отображены на рис. 1.

Целостность популяции, возможные миграции и статус обследованной группировки. Вопрос о «единстве» популяции, т. е. о том, является ли исследуемая группировка изучаемого вида «локальной» популяцией или популяцией в строгом смысле слова, т. е. длительно самовоспроизводящейся, или же метапопуляцией, не может быть решен без данных о миграционной способности и обычности миграций особей разных возрастов. Данные такого рода могут быть получены на основе индивидуального мечения и повторного отлова земноводных. Однако они могут быть надежно интерпретированы, прежде всего, при условии, что границы популяции более или менее надежно очерчены. В противном случае нельзя исключать неопределяемый приток на исследуемую территорию особей (немеченых) из соседней популяции, равно как и миграции меченых на территории соседних популяций. К тому же (см. ниже), нельзя забывать о повышении смертности в результате мечения путем отрезания пальцев. Большую информативную ценность представляют количественные данные о размно-

жении особей в местах, где воспроизводства не происходит. Таковыми являются водоемы третьей группы, могущие быть расположенными и далеко от водоемов, служащих местами постоянного воспроизводства лягушек, и в непосредственной близости от них, в нескольких метрах. Кроме того, при определенных гидрологических условиях, в непосредственной близости от водоемов обычно возникают небольшие разливы, в которых проходит икротечение, в результате чего, при спаде уровня воды, большая часть икры гибнет. Как следствие, ежегодно от 16.9 до 71.0% половозрелых самок (и, следовательно, и самцов) размножалось на нерестилищах такого типа, и потомство их гибло до завершения личиночного развития, а нередко и до завершения эмбрионального периода. Наиболее низкие значения отмечены в 1980 и 1982 гг. — 16.9 и 29.8%. С возникновением новых вырубок и, следовательно, новых временных водоемов, количество пересыхающих водоемов увеличилось, а доля гибнущих кладок возросла до 38.6 – 71.0%.

Но наибольший интерес представляет размножение лягушек в водоемах, облигатно пересыхающих, но удаленных от водоемов, обеспечивающих воспроизводство, на достаточно значительное расстояние. Именно такие данные свидетельствуют о регулярности и степени миграционной активности особей и об освоении популяцией территории. Соответствующие данные приведены в табл. 1. Удаление варьирует от 1600 м (на запад) до 3400 м (на восток) по прямой. Нетрудно заметить, что особи разных генераций также в разной мере мигрируют от мест прохождения метамор-

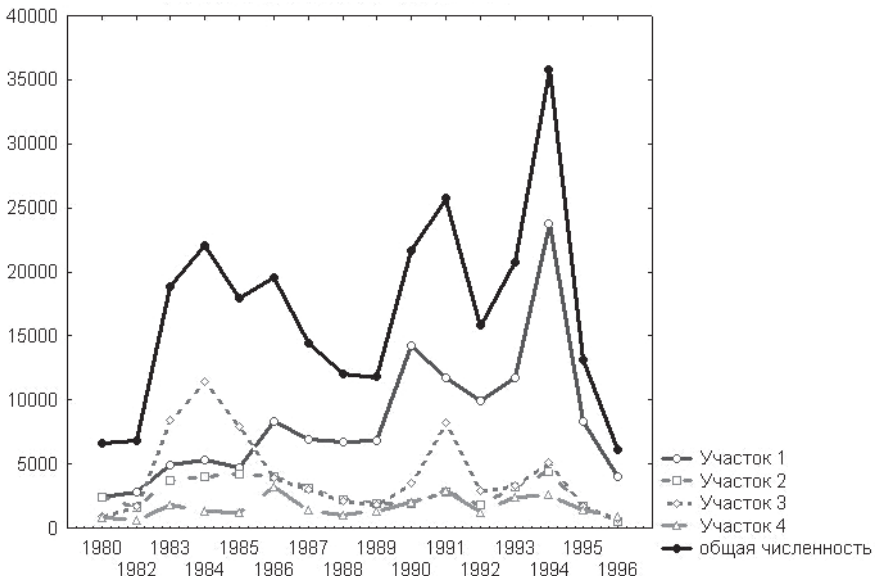


Рис. 1. Динамика численности половозрелых самок в популяции остромордой лягушки.

несколько выше, хотя в некоторые годы эта тенденция не прослеживается. С другой стороны, в разные годы интенсивность расселения сеголеток в разных участках территории популяции может быть различна. В любом случае ясно, что миграции на 3—4 км от мест прохождения метаморфоза не являются редкостью. Но если в изучаемом регионе границы популяции не очерчиваются, можно полагать, что исследуемая группировка пополняется с нескольких сторон, т. е. может представлять собой не только группу потомков самой себя, но и смесь особей, проходивших метаморфоз в водоемах, удаленных на расстояние 8—10 км друг от друга. Дополнительным свидетельством высокой степени расселения сеголеток остромордой лягушки в исследуемой популяции были регулярные встречи их на краях полей (лесных опушках) уже через две недели после начала выхода сеголеток в популяции, причем ближайший водоем, из которого мигрируют сеголетки, расположен на расстоянии 2 км. Более того, при отлове ловчими канавками сеголеток как в непосредственной близости от водоема, так и на удалении, было установлено, что расстояние в 700 м сеголетки и остромордой лягушки, и даже сибирского углозуба, проходят за одну неделю. В 1980 году, на участке 1 в период размножения была поймана особь, меченая после первой зимовки на участке 4 в 1978 году (расстояние между местом мечения и выпуска и местом повторной поимки составляет по прямой не менее 4 км). Совершенно очевидно, что очень большая часть генерации не возвращается на размножение к местам прохождения метаморфоза.

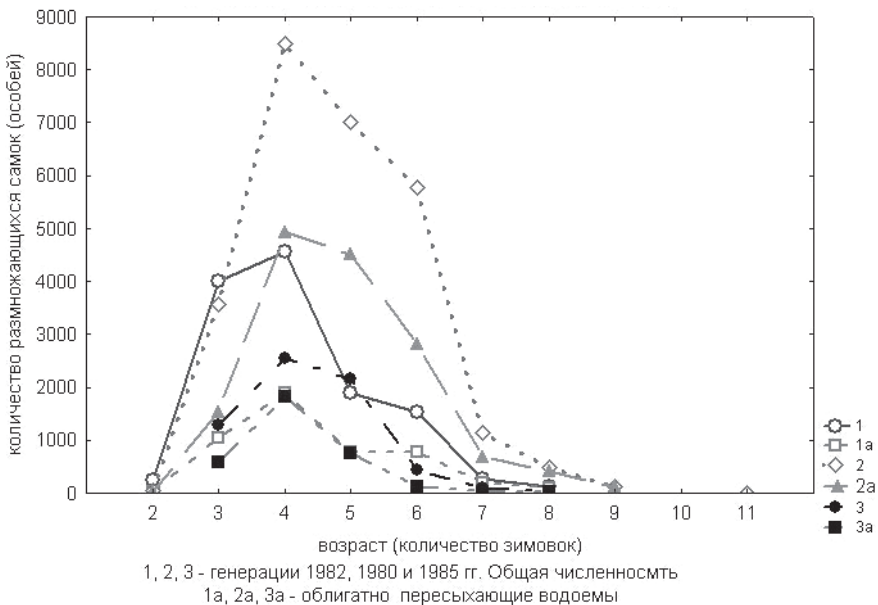


Рис. 2. Количество размножающихся самок разных генераций.

В таких случаях индивидуальное мечение и повторный отлов на ограниченной территории практически теряют смысл, если задачей ставится определение выживаемости. Если исследуется рост, то невольно встает вопрос, а одинаков ли рост у «оседлых» и «мигрантов», что, в общем-то, вообще не исследуется. Приведенные материалы неизбежно приводят к заключению о том, что исследуемая группа представляет собой крупную, пространственно структурированную популяцию, а не метапопуляцию, что безупречно согласуется с точкой зрения Смита и Грина (Smith, Green, 2005). Следует подчеркнуть, что, по определению, уровень обмена между составляющими метапопуляцию локальными популяциями существенно ниже, чем между частями подразделенной популяции (Ляпков, 2003), но никаких количественных критериев, к сожалению, не существует. Разумеется, изучаемая популяция не является замкнутой системой, и теоретически приток особей из соседних популяций возможен и неизбежен. Например, в 2004 г. на исследуемой территории в трех водоемах, расположенных на участке маршрута в 300 метров, было учтено 187 кладок остромордой лягушки (при общей численности половозрелых самок около 12850 особей), тогда как на прилегающей с запада территории, откуда теоретически возможна иммиграция, площадью 18 квадратных километров, было обнаружено только 93 кладки. Понятно, что при таком соотношении численностей доля иммигрантов из соседней популяции ничтожна.

Возрастной состав половозрелых самок. Возрастной состав размножающихся самок определялся для каждой группы нерестилищ отдельно на основе выборочного определения возраста. Это важно потому, что в случае неравномерного распределения особей разных возрастов, даже половозрелых, по территории, используемой популяцией, демографические характеристики для популяции в целом могут быть получены только с привлечением данных по численности и возрастной структуре для отдельных субпопуляционных структур. Уже на первых этапах исследования были получены данные, свидетельствующие о неравномерном распределении по территории половозрелых особей разного возраста в один и тот же период размножения, так же, как и в разные периоды размножения (Ishchenko, Ledentsov, 1986; Ищенко, Леденцов, 1987). К настоящему времени подробные данные о возрастной структуре популяции накоплены за период с 1980 по 1996 гг. (Ищенко, 2007) и за 2001 и 2005 гг. Обработка материала с использованием различных критериев сопряженности позволила установить, что в большинстве случаев различные нерестилища или группы нерестилищ остромордой лягушки характеризуются различной возрастной структурой. Так, за период 1980—1996 гг. лишь в двух случаях (1980 и 1982 гг.) достоверных различий в возрастной структуре не обнаружено. Значения критерия «Eta» составляют 0.018—0.042, т. е. в дисперсии возраста половозрелых самок на долю межгрупповых различий приходится лишь 1.8—4.2%. В 1985—1988 гг. значения этого критерия достигали 0.406—0.480.

Таким образом, подтверждается неравномерное распределение взрослых особей по территории, проявляющееся по-разному в различные периоды размножения, что при решении некоторых демографических задач может иметь принципиальное значение. В то же время, при сравнении возрастной структуры отдельных, близко расположенных (50—100 м) нерестилищ, относящихся к одной группе, существенных различий не обнаружено. Величина критерия «Eta» варьирует в пределах 0.019—0.162, т. е. на долю межгрупповой дисперсии возрастной структуры приходится 1.9—16.2% общей дисперсии возраста размножающихся самок в пределах одной группы водоемов, значительно меньше, чем при сравнении основных групп нерестилищ в целом. Второе, что также легко устанавливается — это изменчивость возрастной структуры популяции во времени. Можно утверждать, что для любой из обследованных групп нерестилищ характерны различия в возрастной структуре половозрелых самок во времени, в разные периоды размножения. Значения критериев «Eta» варьируют в пределах 0.300—0.511, а величины коэффициента контингенции от 0.581 до 0.746, причем максимальные значения отмечены для участков облигатного пересыхания. Эти результаты вполне согласуются с аналогичными данными, полученными для иных популяций остромордой лягушки и данных о возрастной структуре популяций травяной лягушки (Gibbons, McCarthy, 1984; Ryser, 1986; Augert, Joly, 1993; Ляпков и др., 2002), и являются вполне ожидаемыми. Но и они имеют очень существенное значение, поскольку при оценке антропогенного воздействия на популяции амфибий, основанной на исследовании демографии популяций, результат будет зависеть от того, в какой части популяции собрана выборка для анализа возрастной структуры, а также от того, в какой год собирался материал. Иными словами, для оценки антропогенных воздействий, в частности урбанизации, на популяции амфибий необходимо надежное представление о размерах и границах «контрольных» популяций и исследование этих популяций не только во времени, но и в пространстве. С другой стороны, полученные результаты вносят определенные, а может быть и существенные, ограничения в интерпретацию данных о географической изменчивости характеристик жизненного цикла амфибий, в частности демографических особенностей популяций. Так, например, при сравнении популяций травяной и остромордой лягушек отмечается изменение в продолжительности жизни с продвижением на север (Леденцов, Ищенко, 1984; Ishchenko, 1996; Кабардина, Ляпков, 2003; Луарков, 2005), но при сравнении данных, полученных в другой год, эти различия могут быть совсем иными. Отсюда не следует, что демографические характеристики непригодны для такого рода сравнений, отсюда следует лишь необходимость и неизбежность долговременных исследований демографии крупных структурированных в пространстве популяций земноводных.

Продолжительность жизни и смертность генераций. Смертность одной генерации можно сравнительно легко и надежно определить только от яйца до стадии сеголетка, для чего достаточно знания плодовитости, численности нерестящихся самок (кладок) и количества прошедших метаморфоз особей. С учетом данных о количестве непересыхающих водоемов и численности размножавшихся в них самок, численность новой генерации на стадии завершения метаморфоза рассчитывается легко. Такого рода исходные данные получены нами в исследуемой популяции для многих водоемов различного размера уже на первых этапах исследования (Ищенко, 1982), и они были положены в основу расчета репродуктивного успеха отдельных генераций (Ishchenko, 1997; Ищенко, 1999, 2007). Наиболее надежные исходные данные о количестве завершающих метаморфоз особей могут быть получены только путем огораживания водоема полностью или проведения иных мероприятий, исключающих неконтролируемые миграции сеголеток из водоема. Вылов сеголеток на ограниченном участке береговой линии с дальнейшим пересчетом на величину всей береговой линии по периметру (Ляпков и др., 2007), может привести к смещению оценки численности новой генерации. Это смещение может быть и в сторону переоценки численности генерации, и в сторону ее недооценки, в силу общности неравномерного распределения личинок перед метаморфозом вдоль береговой линии или нередких миграций их по водоему. К сожалению, цитированные авторы не приводят никаких доказательств в подтверждение точности избранной ими методики учета. По нашим наблюдениям, в разные годы в одном и том же водоеме выход на сушу может быть и равномерным по всей береговой линии, и неравномерным, и в разные годы он может проходить в разных участках водоема. Кроме того, широко используемое и пропагандируемое (Ляпков, 2003) индивидуальное мечение отрезанием пальцев у сеголеток, с дальнейшим повторным отловом на более поздних стадиях, в последнее время вполне обоснованно подвергается критике. Причиной тому служит повышенная смертность меченых особей (на величину до 20% по сравнению с немечеными особями) и неопределяемые миграции в пределах исследуемой территории (Parris, McCarthy, 2001; McCarthy, Parris, 2004; Funk et al., 2005).

Определение выживаемости от стадии сеголетка до возраста достижения половой зрелости представляет еще большие трудности. Уже в начальный период (1980—1985 гг.) исследования возрастной структуры и численности популяции остромордой лягушки было установлено, что численность самок на размножении в возрасте два года многократно ниже численности трехлетних самок, что легко объясняется небольшим количеством самок, созревающих ко второй зимовке. Но, что более существенно, численность трехлетних самок на размножении нередко оказывается существенно ниже численности четырехлетних на следующий год, что дало основание утверждать, что полностью генерации остромордой лягушки

обычно достигают половой зрелости только к четвертой зимовке (Ищенко, 1989, 1991 а, 1999; Ishchenko, 1989 б). В дальнейшем такой же феномен был установлен и у травяной лягушки (Ляпков и др., 2002). Определение численности особей, не созревающих ко второй или третьей зимовке требует специальных исследований, охватывающих, помимо мест размножения, массу иных биотопов, причем сразу после размножения. Такие исследования также должны проводиться на всей территории популяции и требуют привлечения достаточного количества исследователей и, следовательно, дополнительного финансирования. Нами такие исследования, как и другими герпетологами, не проводились. Поэтому данные о возрастной структуре популяции и численности отдельных возрастных групп (когорт) в период размножения не могут быть достаточны для характеристики выживаемости до полного полового созревания всей генерации. Безусловно, неправомерно исчисление смертности в период между третьей и четвертой зимовками только на основе таких данных, так как при этом выживаемость определяется как отношение числа размножающихся особей, при условии, что все половозрелые размножаются, к числу размножающихся особей предыдущего возраста, но истинная численность младшей генерации при этом остается неизвестной. Такая трактовка наших данных (Ищенко, 1999) приводит к тому, что величина выживаемости, варьирующая, по определению, от 0 до 1, оказывается значительно выше 1 (Ляпков и др., 2006), что само по себе некорректно, так как противоречит определению выживаемости. Исчисление выживаемости в разном возрасте, определяемое как отношение численности в определенном возрасте к численности генерации на стадии сеголетка, не может быть признано удовлетворительным, так как при этом, по умолчанию, принимается факт возврата всех достигших половой зрелости особей в водоем, где они проходили личиночное развитие. Поскольку утверждать это, игнорируя расселение сеголеток и обычность миграций (Ляпков, 2005), нет никаких оснований, остается неясным, в какой мере описываемая выживаемость соответствует таковой истинной. В то же время разная продолжительность жизни разных генераций совершенно очевидна (Ищенко, 1991 а, 1999) и определяется, по-видимому, размерами тела при половом созревании. Установлено, что зависимость между размерами при созревании и репродуктивной ценностью отдельных генераций носит обратный характер: созревание при сравнительно мелких размерах тела приводит к увеличению продолжительности жизни и увеличению числа репродуктивных периодов на особь, но эта зависимость корректно определяется только на популяционном уровне, а не на уровне локальной популяции (Ищенко, 2007).

Траты на репродукцию. Одна из наиболее существенных характеристик, используемых в популяционной экологии, это величина репродуктивного усилия. Само по себе репродуктивное усилие, по определению, есть не что иное, как энергия, затраченная на размножение. Определяется она как

часть аккумулированной с пищей энергии («большой энергии» за вычетом экскреторной энергии, т. е. энергии, выводимой с экскрементами и мочой), затраченной за время между двумя репродуктивными периодами на формирование половых продуктов (Duellmann, Trueb, 1986; Pough et al., 1998). В идеале она измеряется в тепловых единицах, что требует специального лабораторного оборудования. Наиболее корректной, если не единственной, косвенной оценкой репродуктивного усилия принимается отношение сухих масс половых продуктов (яиц) и сухой массы тела (или общей или без половых продуктов). Любые иные показатели могут быть использованы лишь в том случае, если они хорошо коррелируют с сухими массами. Использование объемных характеристик (объем кладки) или расчетных (Черданцев и др., 1997; Ляпков и др., 2006) не оправдано, так как сырые массы кладок определяются не только сухой массой яиц, но и содержанием воды в самих половых продуктах, которое может значительно варьировать, в результате чего сухая масса яйца не коррелирует с его диаметром, величиной (Ishchenko, 1999, 2003), нередко используемой, а корреляции объемных характеристик с сырой массой (Ляпков и др., 2006) тавтологичны. Энергетический эквивалент яиц у близких видов *Ambystoma* варьирует независимо от объема кладки (Kaplan, 1980). Поэтому различного рода заключения об изменении репродуктивного усилия, основанные на измерении диаметра яиц и исследования сухих масс, естественно, не совпадают, и степень соответствия расчетных теоретических показателей (Черданцев и др., 1997; Ляпков и др., 2006) истинному репродуктивному усилию неизвестна. Данные о соотношении сухих масс половых продуктов и сухой массы тела до сих пор ограничены. В частности, на остромордой лягушке (Ishchenko, 1999, 2003) показано, что репродуктивное усилие слабо связано с размерами тела или с возрастом. Сходные данные получены при исследовании популяции камышового жабы, *Bufo calamita* (Castellano et al., 2004). Изучение этой характеристики чрезвычайно важно, так как позволяет понять, насколько изменение демографической структуры популяции связано с ее воспроизводством, но данные, основанные на использовании формальных расчетных показателей корректно интерпретировать нельзя.

Заключение. Вопросы, обсужденные в настоящей работе, далеко не исчерпывают всех проблем, связанных с демографией популяций амфибий и подлежащих длительным стационарным исследованиям. Длительный мониторинг популяций, естественно, необходим и нередко осуществляется. В большинстве случаев он ограничивается контролем над численностью популяций (Petranka et al., 2004; Petranka, Holbrook, 2006; Loman, Andersson, 2007) и обычно связывается с проблемой сокращения численности популяций амфибий. Однако исследование механизмов регуляции численности популяций требует гораздо большей тщательности и определения, помимо численности, многих других популяционных характеристик. Первоочередная задача всегда состоит в определении границ популяции, изу-

чении распределения особей по территории и миграций. Без каких-либо количественных данных об этих характеристиках определение смертности и рождаемости в природных популяциях вообще невозможно. Далеко не все виды могут быть удобными объектами для исследований традиционными методами (например, без применения молекулярно-генетических методов), но те из них, численность которых в период размножения может определяться подсчетом кладок икры, бесспорно, наиболее выигрышны. В противном случае необходимы специальные надежные методы определения численности. Необходимо также иметь в виду, что при любом популяционном исследовании необходимы одновременные данные по ряду популяционных параметров — численности, размерам тела, возрасту и т. д. Если из популяционного исследования исключается хотя бы один из перечисленных выше параметров, то полноценная трактовка результатов исследования становится обычно невозможной. Мало смысла, например, измерять количество яиц в кладке лягушки, отложенной в природе, не зная ничего об особи, отложившей эту кладку.

Крупные структурированные популяции амфибий нередки, порой даже обычны. Описанная нами популяция по своим размерам и структуре обычна для многих районов Урала, Западной Сибири и иных, по крайней мере, в тех регионах, где ведется лесохозяйственная деятельность. Большое количество новых мест размножения амфибий возникает при строительстве магистральных автодорог как федерального, так и местного подчинения, в результате чего со временем, причем достаточно быстро, формируются новые крупные популяции. В лесостепной зоне Зауралья (Свердловская и Челябинская области) популяции лягушек, например, приурочены к крупным озерам, используя в них для размножения разнообразные заливы. При этом многие неполовозрелые особи держатся на суше в прибрежной зоне, а половозрелые после размножения обычно мигрируют в изолированные участки леса (колки), что уже привносит дополнительные трудности в определение возрастной структуры популяции в целом. Не меньшие трудности могут возникать при работе с видами, зимующими в воде (травяная, сибирская, дальневосточная и малоазиатская лягушки). В этом случае животные на зимовках сохраняют способность к активным перемещениям, и по выходе с зимовки могут перемещаться на другой берег реки, или же переноситься течением реки на значительные расстояния. Более того, у малоазиатской лягушки отмечено формирование брачных пар (амплексус) в зимовальных водоемах еще с осени, и выход на сушу с зимовок уже сформированных брачных пар (Ищенко, 1980). Образование брачных пар на суше и миграция их к водоемам обычны у остромордой и травяной лягушек, но в разные годы частота таких ситуаций может быть различна. Учитывать это необходимо, по понятным причинам, при проведении популяционно-генетических исследований.

Поэтому успех популяционных исследований зависит не только от выполнения обязательных требований, описанных в соответствующих руководствах (Коли, 1979), но и от хорошего знания биологии объекта, по меньшей мере, в районе исследований. В настоящее время длительные популяционные исследования механизмов функционирования популяций амфибий не только необходимы, но и неизбежны.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Института экологии УрО РАН А. В. Леденцову, благодаря которому было освоено определение возраста амфибий на основе скелетохронологии и определявшему возраст в период 1980—1985 гг., С. И. Гребенниковой, взявшей на себя труд по изготовлению многочисленных препаратов срезов фаланг пальцев, а также Е. Л. Щупак, участвовавшей на первом этапе полевых исследований. В течение первого периода работ (до 1985 г.) большую помощь оказывали сотрудники ИЭРиЖ УрОС. Л. Пятых, Ш. Хайретдинов, В. Н. Суханов, В. С. Круглов, А. В. Леденцов, Э. В. Бикбаева и студенты биофака УрГУ С. В. Поленц, И. А. Ткаченко и Г. С. Сладкова.

Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (грант 05-04-48939).

- Ищенко В. Г., 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 147 с.
- Ищенко В. Г., 1979а. Структура и численность популяции остромордой лягушки в подзоне предлесостепных лесов Зауралья // Экологические исследования в лесных и луговых биоценозах равнинного Зауралья. Свердловск. С. 39—46.
- Ищенко В. Г., 1979б. О влиянии деятельности леспромхозов на численность земноводных // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Ч. 3. Животный мир. Свердловск. С. 53—54.
- Ищенко В. Г., 1980. Экологическая структура популяции и эффективность брачных хоров у малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск. С. 27—30.
- Ищенко В. Г., 1982. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) и ее возможные экологические последствия // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск. С. 23—49.
- Ищенко В. Г., 1983. Пространственная структура как фактор стабилизации продуктивности популяций амфибий // Экология. № 2. С. 76—78.
- Ищенко В. Г., 1989. Экологические механизмы, обеспечивающие стабильность популяций амфибий // Экология. № 2. С. 12—19.
- Ищенко В. Г., 1991а. Пространственная структура и стабильность популяций амфибий // Экология популяций. М. С. 114—128.
- Ищенко В. Г., 1991б. Популяционная экология амфибий // Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии. М. С. 77—92.
- Ищенко В. Г., 1999. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий. Автореф. дис ... докт. биол. наук. С.-Пб. 64 с.

- Ищенко В. Г., 2007. Жизненный репродуктивный успех и структура популяции остромордой лягушки, *Rana arvalis* Nilss., 1842. Нетрадиционное решение общей задачи // Современная герпетология. Т. 7. Вып. 1/2. Саратов. С. 76—87.
- Ищенко В. Г., Леденцов А. В., 1987. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяций остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск. С. 40—51.
- Кабардина Ю. А., Ляпков С. М., 2003. Соотношение географической и локальной изменчивости демографических характеристик двух видов бурых лягушек // Бюллетень «Самарская Лука». № 13.03. С. 336—338.
- Коли Г., 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Леденцов А. В., Ищенко В. Г., 1984. Продолжительность жизни и рост остромордой лягушки в различных частях ареала // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 5. Вопросы герпетологии. Свердловск. С. 26—27.
- Ляпков С. М., 2003. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер. Научно-методическое руководство. М.: Изд-во КМК. 116 с.
- Ляпков С. М., 2005. Долговременное стационарное изучение демографических и репродуктивных характеристик популяций бурых лягушек как основа для получения оценок приспособленности // Труды Звенигородской биологической станции. Т. 4. С. 170—187.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С., 2002. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. ж. Т. 81. № 10. С. 1251—1259.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М., 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за репродуктивными и демографическими характеристиками одной популяции // Зоол. ж. Т. 85. № 9. С. 1128—1142.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М., 2007. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. ж. Т. 86. № 4. С. 475—491.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Смирин Э. М., 1972. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. ж. Т. 51. Вып. 10. С. 1529—1534.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В., 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 278 с.
- Черданцев В. Г., Ляпков С. М., Черданцева Е. М., 1997. Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки, *Rana arvalis* // Зоол. ж. Т. 76. Вып. 2. С. 187—198.
- Шварц С. С., 1960. Принципы и методы современной экологии животных // Труды АН СССР. Урал. фил. Ин-т биологии. Вып. 21. Свердловск. 51 с.
- Шварц С. С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 279 с.
- Шварц С. С., Гурвич Э. Д., Ищенко В. Г., Сосин В. Ф., 1972. Функциональное единство популяции // Журнал общей биологии. Т. 33. № 1. С. 3—14.
- Alford R. A., Richards S. J., 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology // Annual Review of Ecology and Systematic. V. 30. P. 133—165.

- Augert D., Joly P., 1993. Plasticity of age at maturity between two neighboring populations of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Canadian Journal of Zoology. V. 71. P. 26—33.
- Castellano S., Cucco M., Giacoma C., 2004. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*) // Copeia. № 3. P. 659—664.
- Duellman W. E., Trueb L., 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill. 670 pp.
- Freckleton R. P., Watkinson A. R., 2003. Are all plant populations metapopulations? // J. Ecol. V. 91. P. 321—324.
- Funk W. C., Donnelly M. A., Lips K. R., 2005. Alternative views of amphibian toe-clipping // Nature. V. 433. P. 193.
- Gibbons M. M., McCarthy M. A., 1984. Growth, maturation and survival of frogs *Rana temporaria* L. // Holarctic Ecology. V. 7. P. 419—427.
- Hanski I. A., Gilpin M. E., (Eds.) 1997. Metapopulation Biology. Academic Press. San Diego.
- Hanski I. A., Gaggiotti O., (Eds.) 2004. Ecology, genetics and evolution of metapopulations. Elsevier. 696 pp.
- Hemelaar A. S. M., 1986. Demographic study on *Bufo bufo* L. (Anura, Amphibia) from different climates, by means of skeletochronology. PhD thesis. University of Nijmegen.
- Ishchenko V. G., 1989 a. Long-term study of population structure and numbers in moor frog, *Rana arvalis* Nilss. in the Middle Urals // Abstracts of First World Congress of Herpetology. Canterbury.
- Ishchenko V. G., 1989 б. Population biology of amphibians // Soviet Sci. Reviews, F. Physiol.-Gen. Biol. Harwood AP GmbH. London. P. 119—151.
- Ishchenko V. G., 1996. Problems of demography and declining populations of some euroasiatic brown frogs // Russian Journal of Herpetology. V. 3. № 2. P. 143—151.
- Ishchenko V. G., 1997. Maturity and reproductive success of different generations in the population of *Rana arvalis* Nilss. in the Middle Urals // Herpetology'97. Abstr. of the third World Congress of Herpetology. Prague. P. 103.
- Ishchenko V. G., 1999. Reproductive effort in moor frog, *Rana arvalis* Nilss. in the Middle Urals // 10th Ord. Gen. Meeting SEH. Progr. and Abstr. Book. Irakleo. Mus. of Crete. P. 72—75.
- Ishchenko V. G., 2003. The measurement of reproductive effort in amphibians // Russian Journal of Herpetology. V. 10. № 3. P. 207—212.
- Ishchenko V. G., Ledentsov A. V., 1986. Dynamics of age structure in a population of the moor frog, *Rana arvalis* Nilss. // Proc. of the Europ. Herpetol. Meet. (3rd Ord. Gen. Meet. of Soc. Europ. Herpet.) Prague. P. 503—506.
- Kaplan R. H., 1980. Ontogenetic energetics in *Ambystoma* // Physiol. Zool. V. 53. № 1. P. 43—56.
- Kuhn J., 1994. Lebensgeschichte und Demographie von Erdkrötenweibchen *Bufo bufo* L. // Zeitschrift für Feldherpetologie. I. S. 3—87.
- Loman J., Andersson G., 2007. Monitoring brown frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in 120 south Swedish ponds 1989—2005. Mixed trends in different habitats // Biological Conservation. V. 135 (1). P. 46—56 (Biol. Cons. 2006. doi: 10.1016 / J. biocon. 2006.09.0167).
- Lyapkov S. M., 2005. Geographical and local variation of reproductive and demographic characteristics in brown frogs // N. Ananjeva and O. Tsinenko (Eds.) Herpetologia

- Petropolitana. Proc. of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Russian Journal of Herpetology. V. 12 (Suppl.). P. 187—190.
- Marsh D. M., Trenham P. C., 2000. Metapopulation dynamics and amphibian conservation // Conservation Biology. V. 15. № 1. P. 40—49.
- McCarthy M. A., Parris K. M., 2004. Clarifying the effect of toe clipping on frogs with Bayesian statistics // Journal of Applied Ecology. V. 41. P. 780—786.
- Parris K. M., McCarthy M. A., 2001. Identifying effects of toe clipping on anuran return rates: the importance of statistical power // Amphibia — Reptilia. V. 22. № 2. P. 275—289.
- Petranka J. W., Holbrook C. T., 2006. Wetland restoration for amphibians: should local sites be designed to support metapopulations or patchy populations? // Restoration Ecology. V. 14. № 3. P. 404—411.
- Petranka J. F., Smith C. K., Scott A. F., 2004. Identifying the minimal demographic unit for monitoring pond-breeding amphibians // Ecological Application. V. 14. № 4. P. 1065—1078.
- Pough F. H., Andrews R. M., Cadle J. E., Crump M. L., Savitzky A. H., Wells K. D., 1998. Herpetology. Prentice-Hall. 577 pp.
- Reznick D., Bryant M. J., Bashey F., 2002. r- and k-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution // Ecology. V. 83. № 6. P. 1509—1520.
- Ryser J., 1986. Alterstruktur, Geschlechterverhältnis und Dynamik einer Grass-frosch — Population (*Rana temporaria* L.) aus der Schweiz // Zool. Anzeiger. Bd. 217. S. 234—251.
- Semlitsch R. D., 2000. Principles for management of aquatic-breeding amphibians // Journal of Wildlife Management. V. 64. № 3. P. 615—631.
- Semlitsch R. D., 2002. Critical elements for biologically based recovery plans of aquatic-breeding amphibians // Conservation Biology. V. 16. № 3. P. 619—629.
- Smith M. A., Green D. M., 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? // Ecography. V. 28. № 1. P. 110—128.
- Vos C. C., Antonisse-De Jong A. G., Goedhart P. W., Smulders V. J. M., 2001. Genetic similarity as a measure for connectivity between fragmented populations of the moor frog (*Rana arvalis*) // Heredity. V. 86. P. 5. P. 598—608.

ГИБРИДИЗАЦИЯ *Lampropeltis mexicana thayeri* И *Elaphe guttata guttata*

Е. Р. Камелин¹, С. А. Прохорчик²

¹ Санкт-Петербург

² Минск

HYBRIDIZATION OF *Lampropeltis mexicana thayeri* AND *Elaphe guttata guttata*

Е. R. Kamelin¹, S. A. Prohorchik²

¹ St. Petersburg

² Minsk

The brief analysis of results of hybridization *Lampropeltis mexicana thayeri* and *Elaphe guttata guttata*, and of the further hybridization of the given hybrid with two other species *Lampropeltis triangulum campbelli* and *Lampropeltis triangulum sinaloae*.

Межвидовая гибридизация отмечена для ряда видов змей, как в природе, так и в условиях террариумного содержания, например, для родов *Elaphe*, *Macrovipera*, *Thamnophis*, *Vipera*. Отмечена гибридизация между представителями различных родов в террариумных условиях: *Elaphe obsoleta quadrivittata* и *Pituophis melanoleucus* ssp., *Elaphe obsoleta lindheimeri* и *Lampropeltis pyromelana woodini*. Гибридизация *Elaphe guttata guttata* и *Lampropeltis mexicana thayeri* не была известна ранее и обусловлена вынужденным совместным содержанием этих змей.

Спаривание самца *Elaphe guttata guttata* и самки *Lampropeltis mexicana thayeri* произошло в коллекции Белорусского государственного университета, курируемой А. Д. Писаненко, 25.3.2000 г. Самка отложила кладку из 6 яиц 14.5.2000 г. Беременность — 50 дней. Инкубация кладки при температуре +27°C — 62 дня. 15.7.2000 г. вылупилось 4 экземпляра: 1 самец и 3 самки. Сроки беременности и инкубации существенно не отличаются от известных для каждого вида. Калибр яиц и размеры новорожденных сравнимы с таковыми для *Lampropeltis mexicana thayeri*. Конфигурация и рисунок головы гибридов напоминают *Elaphe guttata guttata*, общая окраска тела — *Lampropeltis mexicana thayeri*.

Выращенная гибридная самка содержалась у минского террариумиста А. М. Максимова в одном террариуме с самцами *Lampropeltis triangulum campbelli* и *Lampropeltis triangulum sinaloae*. С 7.4. по 16.4.2003 г. наблюдались неоднократные спаривания самцов с гибридной самкой, а 29.5.2003 г. самка отложила кладку из 6 яиц. Беременность — 43—52 дня, средняя — 48. Инкубация при температуре +27°C — 60 дней. 28.7.2003 г. вылупилось 3 экземпляра: самец и самка, окраска которых явно указывала на то, что их

отцом является самец *Lampropeltis triangulum sinaloae*, и самец с окраской *Lampropeltis triangulum campbelli*. При этом окраска гибрида *Elaphe guttata guttata* и *Lampropeltis mexicana thayeri* была практически подавлена, что указывает на ее явную рецессивность. Сроки беременности и инкубации сопоставимы с таковыми для всех 4 видов.

К ИЗУЧЕНИЮ ПИТАНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ ЧЕСНОЧНИЦЫ *Pelobates fuscus*

А. С. Климов, М. Н. Цуриков

Воронежский государственный университет

TO THE STUDY OF *Pelobates fuscus* NUTRITION

A. S. Klimov, M. N. Curikov

Voronezh State University

Analysis of stomach content of 60 spade-footed toads captured in Voronezh outskirts had shown that invertebrates and mainly arthropoda provided a basis of their nutrition. Most often it was found coleopteran, dipteran and hymenopteran insects. Remains of myriapods, wood lice, spiders, earthworms and mollusks were found not so often.

Обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* Laur.) имеет довольно обширный ареал, простирающийся с запада на восток от центральных районов Европы до Западной Сибири и Казахстана. Территория Центрального Черноземья входит в пределы границ ее распространения и здесь это один из наиболее обычных и почти повсеместно встречающихся видов бесхвостых амфибий. Однако, несмотря на широкое распространение и относительно высокую численность, чесночница изучена сравнительно слабо. Поэтому представленный в настоящем сообщении материал имеет определенный научный интерес.

Материалом для исследований послужило содержимое пищеварительных трактов 60 особей обыкновенных чесночниц, отловленных во время летней полевой практики студентов биологов в июле 1997—1998 гг. в окрестностях г. Воронеж (пос. Сомово).

Пищевые остатки, извлеченные из желудков и кишечника, промывали водой в чашках Петри и разбирали при помощи препаровальной иглы и пинцета, выделяя и извлекая крупные твердые остатки пищевых объектов. Принадлежность остатков к той или иной группе животных определялась по коллекционным образцам. Всего было выделено 235 экземпляров остатков животных различных таксономических групп.

Анализ содержимого пищеварительных трактов показал, что основу питания обыкновенной чесночницы составляют беспозвоночные животные, главным образом, членистоногие (Arthropoda). Их остатки обнаружены в 98.3% желудков и почти в 93% случаев среди всех съеденных объектов (табл. 1). Большинство остатков принадлежали насекомым (Insecta) (более 80% встреч среди всех объектов и в 90% осмотренных желудков). Из насе-

комых чаще других были встречены жесткокрылые (Coleoptera), реже двукрылые (Diptera) и перепончатокрылые (Hymenoptera).

Из них наиболее многочисленны и разнообразны жесткокрылые, среди которых были отмечены представители 12 семейств (табл. 1). Чаще других встречались представители семейства жуужелиц (Carabidae) (13 видов 8 родов: *Amara communis*, *A. bifrons*, *A. apricaria*, *A. fulva*, *A. familiaris*, *Harpalus affinis*, *H. latus*, *Pseudoophorus rufipes*, *Pterostichus strenuus*, *Trechus secalis*, *Clivina fossor*), семейства короткокрылых (Staphylinidae) (3 рода: *Atheta* sp., *Quedius cruentus*, *Xantholinus augustatus*) и семейства долгоносиков (Curculionidae) (1 вид — *Otiorrhynchus ovatus*). Остальные семейства были представлены единичными особями одного вида.

Остатки имаго двукрылых представлены особями 7 семейств, как правило, 1—2 экземплярами одного рода. Основную же долю съеденных двукрылых составляли личинки.

Что касается перепончатокрылых, то это были, главным образом, муравьи двух семейств: Formicidae и Mirmicidae.

Сравнительно редко чесночницы поедали гусениц бабочек (совок, белянок) и клопов. Из других отрядов насекомых отмечались единичные случаи поедания представителей прямокрылых (Orthoptera), ручейников (Trichoptera), сетчатокрылых (Neuroptera) и равнокрылых (Homoptera).

Из других членистоногих чесночницы ели многоножек (Myriapoda), главным образом, кивсяков (Diplopoda) и представителей класса Ракообразных (Crustacea) — мокриц (Oniscoidea). В два раз реже, по сравнению с ними, среди съеденных объектов, встречались пауки (Класс Arachnida, Отряд Aranei).

Кроме членистоногих, были отмечены немногочисленные случаи поедания дождевых червей (Класс Oligochaeta, Семейство Lumbricidae) и брюхоногих моллюсков (Класс Gastropoda).

Растительные остатки, обнаруженные в одном из желудков, скорее всего, являются случайно попавшими в пищеварительный тракт вместе с животной добычей.

Выводы

1. Основу питания обыкновенной чесночницы составляют беспозвоночные животные, главным образом, членистоногие.
2. Чаще других членистоногих чесночницы поедают насекомых отрядов: жесткокрылых (жуужелиц, короткокрылых и долгоносиков), реже двукрылых (7 семейств) и перепончатокрылых (муравьев).
3. Кроме насекомых, в питании чесночниц изредка встречаются: многоножки (кивсяки), мокрицы, пауки, дождевые черви и моллюски.

Таблица 1. Питание обыкновенной чесночницы в окрестностях г. Воронежа (пос. Сомово) в июле 1997—1998 гг.

№	Объект питания	Количество (экз.)		Частота встреч (%)	
		остатков	желудков с остатками	среди остатков	в желудках
	Тип Членистоногие (Arthropoda)	218	59	92.8	98.3
	Класс Насекомые (Insecta)	189	56	80.4	93.3
	Отр. Жесткокрылые (Coleoptera)	71	52	30.2	86.7
1	Сем. Жужелицы (Carabidae)	46	30	19.6	50.0
2	Сем. Короткокрылые (Staphylinidae)	6	5	2.6	8.3
3	Сем. Быстрянки (Anthicidae)	6	4	2.6	6.7
4	Сем. Долгоносики (Curculionidae)	5	5	2.1	8.3
5	Сем. Точильщики (Anobiidae)	1	1	0.4	1.7
6	Сем. Скрытноеды (Cryptophagidae)	1	1	0.4	1.7
7	Сем. Щелкуны (Elateridae)	1	1	0.4	1.7
8	Сем. Малашки (Melyridae)	1	1	0.4	1.7
9	Сем. Пластинчатоусые (Scarabaeidae)	1	1	0.4	1.7
10	Сем. Божьи коровки (Coccinellidae)	1	1	0.4	1.7
11	Сем. Мягкотелки (Cantharidae)	1	1	0.4	1.7
12	Сем. Катопиды (Catorpidae)	1	1	0.4	1.7
	Отр. Двукрылые (Diptera)	63	21	26.8	35.0
1	Личинки мух	50	14	21.3	23.3
2	Мухи — ближе не определенные	3	2	1.3	3.3
3	Сем. Синие мясные мухи (Calliphoridae)	2	2	0.9	3.3
4	Сем. Звонцы (Chironomidae)	2	2	0.9	3.3
5	Сем. Цветочницы (Anthomyiidae)	2	2	0.9	3.3
6	Сем. Лимонииды (Limoniidae)	1	1	0.4	1.7
7	Сем. Горбатки (Phoridae)	1	1	0.4	1.7
8	Сем. Долгоножки (Tipulidae)	1	1	0.4	1.7
9	Сем. Оромузиды	1	1	0.4	1.7
	Отр. Перепончатокрылые (Hymenoptera)	33	19	14.0	31.7
1	Сем. Муравьи (Formicidae)	19	11	8.1	18.3
2	Сем. Муравьи (Mirmicidae)	10	7	4.3	11.7
3	Сем. Бракониды (Braconidae)	1	1	0.4	1.7
4	Сем. Настоящие наездники (Ichneumonidae)	1	1	0.4	1.7
5	Сем. Настоящие пилильщики (Tenthredinidae)	1	1	0.4	1.7
6	Надсем. Хальцидовые (Chalcidoidea)	1	1	0.4	1.7

	Отр. Чешуекрылые (Lepidoptera)	10	6	4.3	10.0
1	Сем. Совки (Noctuidae) — гусеницы	6	3	2.6	5.0
2	Моли	3	3	1.3	5.0
3	Сем. Белянки (Pieridae) — гусеницы	1	1	0.4	1.7
	Отр. Полужесткокрылые (Heteroptera)	8	7	3.4	11.7
1	Сем. Щитники (Pentatomidae)	3	3	1.3	5.0
2	Сем. Хищницы (Lygaeidae)	3	3	1.3	5.0
3	Сем. Слепняки (Miridae)	2	2	0.9	3.3
	Отр. Прямокрылые (Orthoptera)	1	1	0.4	1.7
	Отр. Ручейники (Trichoptera)	1	1	0.4	1.7
	Отр. Сетчатокрылые (Neuroptera)	1	1	0.4	1.7
	Отр. Равнокрылые (Homoptera)	1	1	0.4	1.7
	Класс Многоножки (Myriapoda)	12	9	5.1	15.0
	Подкласс Кивсяки (Diplopoda)	10	7	4.3	11.7
	Подкласс Губоногие (Chilopoda)	2	2	0.9	3.3
	Класс Ракообразные (Crustacea)				
	Отр. Равноногие (Isopoda)				
1	Надсем. Мокрицы (Oniscoidea)	11	7	4.7	11.7
	Класс Паукообразные (Arachnida)				
	Отр. Пауки (Aranei)	5	4	2.1	6.7
	Тип Моллюски (Mollusca)				
	Класс Брюхоногие (Gastropoda)	3	2	1.3	3.3
	Тип Кольчатые черви (Annelida)				
	Класс Малощетинковые (Oligochaeta)				
1	Сем. Люмбрициды (Lumbricidae)	13	6	5.5	10.0
	Растительные остатки	1	1	0.4	1.7
	Всего	235	60		

ПРАВИЛО ИЗМЕНЧИВОСТИ КРЕСТЦА У *Xenopus laevis* (ANURA, PIPIDAE) В УСЛОВИЯХ НОРМАЛЬНОГО И АБЕРРАНТНОГО РАЗВИТИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ

Е. Е. Коваленко

Санкт-Петербургский государственный университет

THE RULE OF SACRUM VARIABILITY IN *Xenopus laevis* (ANURA, PIPIDAE) UNDER CONDITION OF NORMAL AND ABNORMAL LIMBS' DEVELOPMENT

E. E. Kovalenko

St.-Petersburg State University

The author has used the anuran sacrum as a model object for the analysis of variability. The main point of this article is the comparison between sacrum variability in *Xenopus laevis* on condition that extremities and their girdles are normal developed (Kovalenko, 2003; in Russian) and on condition that they are abnormal developed. The phenomenon of mass limbs anomalies in common platana, occurs in our laboratory, and became a cause of such investigation. The sacrum variability of this species has been investigated on the large material (1697 larvae and froglings) which has been received through laboratory reproduction during a few years. A new approach and method have been used for analysis — the real variability is evaluated relative to the spectrum of all possible anuran sacrum variants. It is shown that on condition of limbs aberrant morphogenesis the sacrum norm changes according to threshold level. But the sacrum variability reacts to the morphogenesis modification before not only sacrum norm's changing, but still before limbs norm's changing. These findings bring a contribution to the notion about characteristics of variability and allow making the conclusion — the variability is limited and regular even on condition of mass anomalies, the rule of the variability is more delicate indicator than normal for registration of the first stage of an evolution.

Известно, что на фоне нормы строения вида всегда проявляется индивидуальная изменчивость. Именно она является источником новых норм в ходе эволюции. И именно поэтому свойства изменчивости всегда придавалось особое значение в концепциях эволюции. Свойства изменчивости были основным пунктом расхождения во взглядах на механизмы эволюции (ее ограниченность или неограниченность, ее упорядоченность или хаос вариантов, ее направленность и другие версии). Несмотря на принципиальную важность этого вопроса для эволюционного учения, до недавнего времени свойства изменчивости фактически не изучались, они просто выдвигались в виде исходного постулата в той или иной концепции. И для этого были объективные исторические причины, которые имели одно общее следствие — долгое время не было даже попыток разработать методы анализа свойств изменчивости (Коваленко, Попов, 1997). Даже бурное раз-

вите методов статистического анализа за счет компьютерных технологий не решило эту проблему, так как все они были созданы для поиска ответа на другой вопрос — достоверность степени сходства (или различий) между сравниваемыми объектами (см. там же). Мною (Коваленко, 1996) был предложен метод анализа характеристик самой изменчивости («метод спектров»). Он позволяет оценивать: степень изменчивости вида (относительно всех возможностей таксона более высокого ранга), закономерности ее проявления (правило изменчивости), ее тенденции и запреты у определенного вида (наиболее вероятные или маловероятные варианты строения) и др.

Задача данной работы — осветить результаты, полученные с помощью метода спектров в применении к анализу изменчивости крестца лабораторной гладкой шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*. В ходе многолетнего разведения этого вида были получены два основных варианта развития группы потомков, полученных от одной пары производителей: 1) развитие «с эффектом нормы основных признаков»; 2) развитие «с эффектом массовых аномалий конечностей» (Коваленко, 2000 а). При втором варианте развития наблюдается смена нормы строения крестца у данного вида. Преобладающим по частоте вариантом становится редуцированный крестец, который крайне редко встречается в индивидуальной изменчивости на фоне обычной нормы. Основной вопрос, на который я попыталась дать ответ — как ведет себя изменчивость крестца у данного вида при смене нормы его строения?

Материал и методика. Для получения материала были использованы 28 производителей *X. laevis* (большинство — индивидуально меченые особи), проведено 28 спариваний. Размножение *X. laevis* и выращивание личинок проводилось (1989—1996 гг.) согласно стандартным рекомендациям (Детлаф, Руднева, 1975), без применения каких-либо экспериментальных воздействий на эти процессы. Оплодотворенные яйца, полученные в результате одного спаривания одной пары производителей, размещались в несколько кювет (объемом 8—12 л) для создания оптимальной плотности личинок. Выращивались все потомки, полученные от одной пары производителей (обычно до стадии окончания метаморфоза). Так создавались серии для анализа изменчивости. Серия — группа потомков, полученных от одной пары производителей (от одного спаривания) и выращенных в одной кювете (в одинаковых условиях). Норма — вариант, преобладающий по частоте встречаемости в данной серии.

Аналізу на строение крестца и конечностей подвергались все, в том числе и погибшие в ходе развития, особи. Из их числа не все препараты позволяли установить состояние крестца, т. к. он формируется только во второй половине личиночного развития. Основной материал (Табл. 1) представлен в виде тотально окрашенных и просветленных в глицерине препаратов, дифференцированно окрашенных на хрящ и кость (Wassersug, 1976) — всего 1697 препаратов.

Таблица 1. Использованный для анализа материал: НК — группа развивалась с эффектом нормы всех основных признаков; АК — группа развивалась с эффектом массовых аномалий конечностей.

Типы серий	Число особей, исследованных на строение крестца		
	норма	изменчивость*	всего
НК	620**	60	680
АК	780***	237	1017
Всего	1400	297	1697

* — изменчивость крестца относительно его нормы для данной группы потомков;

** — норма крестца, обычная для *X. laevis*; *** — норма крестца в условиях массовых аномалий конечностей (новая для вида норма крестца).

С помощью метода спектров результаты анализа изменчивости (в данном случае крестца) представляются в виде сетки, каждая ячейка которой соответствует определенной комбинации признаков. На рисунках представлена часть общей сетки (теоретически рассчитанного набора комбинаций; всего 288 ячеек), в которой жирной линией очерчена зона потенциальной изменчивости крестца *Anura* (всего 46 ячеек). Эта часть сетки (рис. 1) и является точкой отсчета для сравнения норм строения и/или индивидуальной изменчивости у разных видов (а также в выборках одного вида).

Обозначения сверху и слева от сетки (рис. 1) — коды признаков, которые вместе (код столбца и строки) составляют формулу определенного варианта строения (код ячейки). По горизонтали — варианты отличаются числом крестцовых отростков (на VIII, IX, X позвонках или уростиле). По вертикали — варианты отличаются по тому, какие из этих позвонков слиты и в каком сочетании (подробнее см. Коваленко, 1996). Основной столбец объединяет все варианты на основе единственного IX позвонка; левая часть спектра — варианты со смещением крестца вперед (на VIII позвонке); правая часть — варианты со смещением крестца назад (на X позвонок или уростиль).

Ячейки с цифрами — варианты строения, реально найденные в данной группе. Цифры в ячейках — число особей, у которых обнаружен данный вариант строения. Закрашенные ячейки без цифр — варианты строения, которые в принципе могут быть обнаружены у данного вида (вместе с реально найденными вариантами они образуют спектр потенциальных возможностей вида; см. ниже). Цифры слева и снизу от сетки — суммирование по столбцам и строкам (общее число особей, у которых обнаружены данная группа вариантов строения). Цифра в правом нижнем углу — общее число исследованных (относительно нее легко установить, какой вариант является нормой у данного вида или в данной серии этого вида).

Правило изменчивости крестца в сериях НК. Развитие группы с эффектом нормы основных для вида признаков (в том числе признаков конечностей, их поясов — серии НК) не означает, что все потомки идентичны

по всем признакам. Это означает, что каждый из признаков в отдельности демонстрирует ярко выраженную норму, причем типичную для данного вида (частотное преобладание этого варианта строения над остальными возможными). При таком развитии на фоне нормы строения каждого признака всегда встречаются варианты его индивидуальной изменчивости, в частности, изменчивости крестца (его фоновая изменчивость). Это видно и из суммарного спектра изменчивости крестца всех серий НК *X. laevis* (рис. 1 а). Кроме нормы (620 экз. в одной ячейке из 680-ти исследованных), в спектре заполнены еще 16 ячеек, представляющие частоты вариантов индивидуальной изменчивости.

Обратим внимание (рис. 1 а), что реальные варианты не случайным образом (не мозаично) заполняют спектр потенциальной изменчивости отряда. Во-первых, хорошо выражены ограничения на заполнение целых строк

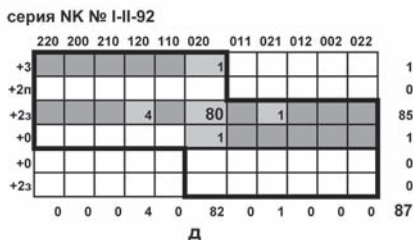
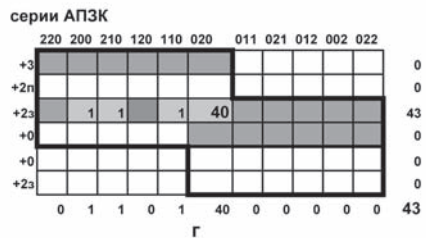
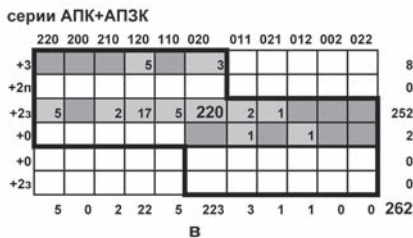


Рис. 1. Спектры изменчивости двухстороннего крестца *X. laevis* разных серий: а – в, д – спектры составлены по данным всех исследованных в этих сериях особей; г – спектр составлен только по особям, имеющим двухсторонний крестец; е – спектр составлен только для внешне нормальных особей этих серий.

(в правой и левой частях спектра). Они выводятся за рамки потенциальных возможностей изменчивости данного вида. «Пустые» ячейки, особенно во всей строке или во всем столбце, рассматриваются как запреты или варианты с очень низкой вероятностью воспроизведения. Другие строки спектра заполнены в разной степени: одни полностью, другие частично. Не полностью заполненные строки (или столбцы) включаются в спектр потенциальной изменчивости вида. Их пока незаполненные ячейки заштрихованы, но в них нет цифр (подробнее см. Коваленко, 1996) — предполагается, что эти варианты могут проявиться (это потенциалы вида). Итак, пустые ячейки — запреты, ячейки с цифрами — реально встреченные варианты, все закрашенные ячейки — потенциальные возможности вида. Видно (рис. 1 а), что потенциальные возможности изменчивости *X. laevis* намного ниже потенциальных возможностей отряда в целом (очерченных жирной линией). В данной статье дальнейший анализ будет проводиться в рамках потенциальной изменчивости крестца данного вида.

Прежде всего, следует установить правило спектра вида — правило заполнения спектра его потенциальной изменчивости. Спектр показывает (рис. 1 а), что его правая часть заполняется более полно, чем левая. Частоты встречаемости многих вариантов правой части существенно выше, чем вариантов левой части. Иными словами, спектр резко асимметричен вправо. Для основной цели статьи этого определения достаточно, но можно эту информацию развернуть, чтобы показать, что это значит.

У этого вида ярко выражена тенденция к смещению крестца назад от обычного IX позвонка (к заполнению правой части спектра). При этом хорошо выражены запреты на подвижное сочленение каудальных элементов осевого скелета (две нижние строки правой части спектра полностью не заполнены). Варианты смещения крестца вперед (на VIII-ой позвонке и более передние позвонки) редки (левая часть спектра). При этом хорошо выражены запреты на подвижное сочленение с уростилем (2 незаполненные строки левой части спектра). Более подробный анализ спектра дает и другую информацию (см. Коваленко, 2003).

Итак, спектр реальной изменчивости крестца у этого вида в норме (серии НК) асимметричен вправо (рис. 1 а). И что особенно важно — это правило сохраняется для всех исследованных серий НК (всего 10 серий). Исключение составляет всего один случай — серия № I-II-92 (рис. 1 г), который показывает симметричный спектр изменчивости крестца. Интерпретация этого факта будет дана дальше. Более того, изменчивость крестца и у других исследованных видов при развитии группы с эффектом нормы признаков показывала стабильность правила спектра (Коваленко, 2000 а) — для потомства от разных производителей в лаборатории, для выборок из разных природных популяций, для разных возрастных групп.

По этим данным напрашивался вывод об ограниченности и даже постоянстве изменчивости в условиях нормального (самого распространенно-

го) для вида хода развития. Но этот вывод противоречил исходному постулату дарвинизма (и его более поздним производным) о неограниченной и незакономерной изменчивости. Кроме того, возникал целый ряд вопросов, на которые теоретически ответить однозначно было нельзя. Как меняется норма, если изменчивость ограничена? Как себя при смене нормы ведет правило изменчивости? Что раньше меняется — норма или правило изменчивости?

Но получение эмпирических данных для анализа этих вопросов казалось невозможным. Как зафиксировать момент перехода от одной нормы к другой? Да еще предусмотреть получение материала по фоновой изменчивости в этот момент? Ведь мы не можем прямо наблюдать процесс эволюции. А палеонтологическая летопись не может предоставить данные такой точности. Данные для анализа поступили с неожиданной стороны — со стороны явления массовых аномалий (явление МА).

Правило изменчивости крестца в условиях массовых аномалий (аберрантного развития конечностей). Само явление МА известно давно (и в природных популяциях, и как результат экспериментов), но долгое время оно интересовало ученых только в отношении его причин (см. Коваленко, 2000 б). Мы, столкнувшись с таким явлением в лаборатории (без применения специальных воздействий), сосредоточили свое внимание на его следствиях.

Явление массовых аномалий конечностей у шпорцевой лягушки (синдром АК — аномалии конечностей) внешне проявлялось следующим образом. Либо в нарушении строения только передних конечностей и их пояса (особи АПК-N — аномалии передних конечностей и/или их пояса, при нормальном строении задних), либо в нарушении строения и передних, и задних конечностей (особи АПК-АЗК). Для сравнения обозначим особей с внешне нормальным строением всех конечностей и их поясов, как особей N-N.

Все исследованные серии были разделены по степени проявления синдрома АК, и для каждой из них был проведен анализ нормы крестца и правила его изменчивости.

1. Серии НК (нормальное строение конечностей) — группы, в которых встречаются только особи N-N. В группе ярко выражена норма строения крестца, типичная для вида, а также правило изменчивости крестца, описанное выше. Спектр изменчивости их крестца всегда резко асимметричен вправо (рис. 1 а).

2. Серии АПК (1-ая стадия проявления синдрома) — группы, в которых значительная часть особей демонстрирует нарушения строения передних конечностей и их пояса (АПК-N), но часть потомков могут быть внешне нормальными (N-N). В таких сериях у всех особей сохраняется норма строения задних конечностей и таза, хорошо выражена норма строения крестца (типичная для вида), но правило изменчивости крестца меняется

(рис. 1 б). Диапазон изменчивости крестца сокращается (за счет вариантов правой части спектра) и спектр становится более симметричным.

3. Серии АПК+АПЗК (2-ая стадия синдрома) — группы, в которых большая часть аномальных представлена особями АПК-N, часть — особями АПК-АЗК и небольшая часть особей — внешне нормальны потомками N-N. В этих сериях норма строения таза и задних конечностей все еще соответствует типичному для вида строению; особи с редукцией таза и аномалиями задних конечностей еще редки. Типичная для вида норма крестца еще выражена, хотя частота ее немного падает. А вот правило изменчивости уже существенно отличается от того, которое наблюдается в сериях НК (рис. 1 в). Спектр этих серий становится явно асимметричным влево (т. е. большую вероятность имеют варианты со смещением крестца вперед).

4. Серии АПЗК (максимальная стадия проявления синдрома) — группы, в которых все особи имеют нарушения в строении всех конечностей и их поясов. Преобладают особи АПК-АЗК, в части серий встречаются только единичные особи АПК-N, а особи с нормальным строением конечностей (N-N) не встречаются вовсе. То есть в этих сериях сменяется норма строения, как передних, так и задних конечностей и их поясов (см. подробнее Коваленко, Кружкова, 2000). Кроме того, изменяется норма строения крестца — преобладающим вариантом становится редуцированный крестец — крестцовые отростки отсутствуют (обычно с двух сторон тела, редко — с одной стороны). Варианты двухстороннего крестца становятся вариантами индивидуальной изменчивости. Всего исследовано 128 экземпляров, и только 43 из них имели двухсторонний крестец. Правило спектра двухстороннего крестца этих серий (рис. 1 г) меняется на прямо противоположное по сравнению с таковым в сериях НК (рис. 1 а) — спектр становится резко асимметричным влево.

Из этой классификации серий выпадает потомство одной пары производителей — серия № I-II-92. Все потомки этой пары внешне имеют нормальное строение конечностей и их поясов (все они особи N-N), т. е. формально относятся к сериям НК. Однако ряд особенностей приближает эту группу к сериям АК. Во-первых, в той группе отмечены сразу 3 особи (3.3%), у которых крестец редуцирован (у двоих есть только один крестцовый отросток, у одной отсутствуют оба). Такое строение крестца ранее отмечалось нами только в связи с нарушением строения задних конечностей и таза: 1) в составе синдрома АК — как правило строения; 2) при развитии группы с эффектом нормы признаков — как исключительно редкое явление, менее 0.01% (Kovalenko, Danilevskaya, 1994). Во-вторых, правило спектра изменчивости крестца этой группы заметно отличается от такового для всех остальных серий НК (сравнить рис. 1 а и 1 д), но сходно с правилом, характерным для первых стадий синдрома АК (сравнить рис. 1 б, 1 в и 1 д) — спектр симметричен.

Эти факты наталкивали на заключение, что правило изменчивости может меняться еще до того, как изменилась норма строения. Теоретически, скорее следовало ожидать другое — сначала должна меняться норма, и только вслед за ней должен меняться характер изменчивости (если он вообще может меняться). Поэтому нами был проведен специальный анализ — анализ характера изменчивости крестца у особей N-N из разных типов серий (НК, АПК, АПК+АЗК; в сериях АПЗК — таких особей нет). Результаты этого сравнения показали, что правило изменчивости крестца особей N-N из разных типов серий закономерно меняется. Спектр сначала становится симметричным (для серий АПК; рис. 1 е), а затем — явно асимметричным вправо (для серий АПК+АПЗК). То есть внешне одинаково нормальные особи из разных групп показывают разные тенденции изменчивости крестца в зависимости от степени проявления синдрома в серии, к которой они принадлежат.

Обратим внимание, что факт связи между строением крестца и строением задних конечностей (и таза) не вызывает удивления. Ведь развитие этих структур происходит в непосредственной близости друг от друга (в последнем туловищном сегменте). Связь между нормой строения крестца и характером его изменчивости тоже можно было предполагать, хотя это и противоречит предполагаемому фундаментальному свойству изменчивости в рамках дарвинизма (неограниченность и неопределенность). Но связь между характером изменчивости крестца и строением передних конечностей (в сериях АПК и АПК+АЗК) не может не удивлять.

Норма строения конечностей, а вслед за ними норма крестца меняется, казалось бы, резко (даже скачкообразно), но этому предшествует более постепенное изменение правила изменчивости крестца. Очевидно, что изменению нормы строения конечностей и их поясов предшествует изменение общего хода онтогенеза. Возникает предположение, что изменчивость крестца прежде его нормы (и даже прежде нормы конечностей) реагирует на изменение общего хода онтогенеза — правило изменчивости меняется до того, как изменится норма (представленные факты более полно аргументированы в статье, находящейся в печати в Зоологическом журнале). Эти принципиально новые факты, характеризующие свойства изменчивости. И они позволяют предположить, что изменчивость может служить весьма тонким индикатором изменения способа онтогенеза (и/или поведения), что, в свою очередь, является первым шагом к изменению нормы в эволюции (т. е. видообразованию).

Заключение. Суммируя полученные данные, можно сделать следующее заключение.

1. Индивидуальная изменчивость закономерна и ограничена.
2. Норма строения может сменяться скачкообразно.
3. Смене нормы (в данном случае крестца) предшествует изменение правила его изменчивости.

4. Изменчивость более тонко реагирует на изменение общего характера онтогенеза, чем норма строения.

5. Массовые аномалии могут служить модельным объектом для анализа возможных отношений между нормой и ее изменчивостью.

6. Возможно, правило изменчивости является более тонким критерием для различения близких, но уже расходящихся видов, чем норма строения.

- Детлаф Т. А., Руднева Т. Б., 1975. Шпорцевая лягушка *Xenopus laevis* // Объекты биологии развития. М. С. 392—440.
- Коваленко Е. Е., 1996. Анализ изменчивости крестца Anura. 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 1. С. 52—66.
- Коваленко Е. Е., 2000 а. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗАО «Познание». 117 с.
- Коваленко Е. Е., 2000 б. Массовые аномалии конечностей у бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. Т. 61. № 4. С. 412—427.
- Коваленко Е. Е., 2003. Изменчивость крестца у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Pipidae) при нормальном морфогенезе конечностей // Зоол. журн. Т. 82. № 10. С. 1222—1238.
- Коваленко Е. Е., Кружкова Ю. И., 2000. Аномалии задних конечностей у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae). 1. Феномен массовых аномалий // Вестн. С.-Пб. ун-та. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 3—21.
- Коваленко Е. Е., Попов И. Ю., 1997. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общ. биол. Т. 58. № 1. С. 70—83.
- Kovalenko E. E., Danilevskaya S. E., 1994. On unique forms of anomalous sacral structure in tailless amphibians // Rus. J. Herpetol. V. 1. № 1. P. 30—36.
- Wassersug R. J., 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates // Stain. Techn. V. 51. P. 131—134.

ОСОБЕННОСТИ ЗАВЕРШИВШИХ МЕТАМОРФОЗ ТРАВЯНЫХ ЛЯГУШЕК ЮЖНЫХ И СЕВЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

М. Б. Корнилова¹, И. А. Сербинова², С. М. Ляпков¹

¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

²Московский зоопарк

THE CHARACTERISTICS OF *Rana temporaria* METAMORPHS FROM SOUTHERN AND NORTHERN POPULATIONS

М. В. Kornilova¹, I. A. Serbinova², S. M. Lyapkov¹

¹Moscow Lomonosov State University

²Moscow Zoo

Geographical differences and structure of phenotypic variation in larval life-history traits were studied in *Rana temporaria*. The full- and half-sib groups were obtained by artificial crosses of matured frogs collected in three spatially separated populations in Minsk, Moscow and Kirov regions. The higher mean body length (SM), higher mean growth rate until metamorphosis (GR) and the lower mean duration of larval period (LP) were revealed in metamorphs raised under equal laboratory conditions as compared with ones from natural ponds in each of two populations (Moscow and Kirov regions). The revealed counter-gradient variation did not correspond to extremely low heritability in GR in all three populations and to low heritability in SM and LP in southern population. The genetic and phenotypic correlations of each pair of traits were similar (both in magnitude and sign) in all three populations. The body length of males and females and the egg size affected differently on each trait and do not provide advantage in all three traits simultaneously.

Введение. Изменчивость особенностей жизненных циклов амфибий видов, распространенных в умеренной зоне, зависит от: 1) климатических (абиотических) факторов среды, прежде всего — длительности сезона активности и, соответственно, среднегодовых температур данной местности; 2) локальных экологических (биотических) условий; 3) влияния родителей, т. е. генетических и негенетических эффектов. Действие этих трех групп факторов в географически удаленных популяциях неодинаково (см. обзор: Laugen et al., 2005).

Целью нашей работы было сравнение особенностей завершивших метаморфоз особей трех популяций травяной лягушки (*Rana temporaria*), местообитания которых расположены вдоль градиента снижения длительности сезона активности, с юго-запада на северо-восток. Полученные нами оценки наследуемости в каждой из популяций, а также сравнение особей, выращенных в одинаковых лабораторных условиях, с материалом из природы позволили оценить для каждого из признаков направление отбора, обуславливающего адаптации к локальным условиям.

Материал и методика. Взрослых травяных лягушек собирали в нерестовых водоемах в трех различных регионах: 1) Беларусь, Минская область, Копыльский район, окрестности села Конюхи (далее для краткости — Минск), 53°09' с. ш., 27°26' в. д.; 2) Россия, Московская область, Звенигородская биостанция МГУ (далее — ЗБС), 55°44' с. ш., 36°51' в. д.; 3) Кировская область (далее — Киров), 58°40' с. ш., 49°5' в. д.

При проведении скрещиваний использовали сочетания, состоящие из двух самок и трех (Минск) или двух (две другие популяции) самцов, в каждом из сочетаний было получено, соответственно, 6 или 4 группы полных sibсов. В лабораторных условиях фрагменты кладок каждой из двух самок оплодотворялись суспензией семенников каждого из двух (или трех) самцов. Потомство от некоторых скрещиваний не доживало до завершения эмбрионального развития, и, естественно, исключалось из анализа, поэтому для анализа различий между тремя популяциями, а также между потомством крупных и мелких самок (самцов) использовали данные по таким неполным совокупностям. В популяциях Минск, ЗБС и Киров было использовано, соответственно, 18, 15 и 25 групп полных sibсов. В пределах каждой популяции родителей подбирали таким образом, чтобы численность мелких и крупных самок (самцов) различалась несильно. Всего были использованы данные по потомству 6 самок и 9 самцов (Минск); 11 самок и 9 самцов (ЗБС); 11 самок и 16 самцов (Киров), число особей, завершивших метаморфоз, составило, соответственно, 613, 440 и 535 экземпляров.

Сразу после выклева по 20 личинок рассаживали в одинаковые аквариумы с объемом воды 18 л, каждая группа полных sibсов была представлена 2 аквариумами (повторностями). Во всех опытах головастиков кормили вареной крапивой и витаминизированными кормами для декоративных рыб *ad libitum* и содержали до метаморфоза при постоянной температуре 20°C. По завершении метаморфоза у каждой особи измеряли длину тела (далее для краткости — SM) с помощью окуляр-микрометра бинокля с точностью до 0.1 мм, по датам оплодотворения и промера определяли время развития (LP, сутки), и вычисляли линейную скорость роста (GR), равную SM/LP.

Для анализа структуры фенотипической изменчивости в пределах каждой популяции сначала оценивали компоненты дисперсии (V) с помощью трехфакторного дисперсионного анализа (факторы: влияние самцов, влияние самок и повторность). Для этого использовали модуль Variance Components в пакете статистических программ STATISTICA 6.0. Далее применяли общепринятые в количественной генетике оценки (Falconer, Mackay, 1996): аддитивная генетическая изменчивость $V_A = 4 V$ (самцы); неаддитивная генетическая изменчивость $V_N = 4 V$ (самцы × самки); материнский эффект $V_M = V$ (самцы) — V (самки); средовая изменчивость $V_E = V$ (error) — $1/2 V_A$ — $3/4 V_N$.

Генетические корреляции вычисляли как корреляции между средними для всех потомков данного самца значениями признака.

Сравнение особей, выросших в лабораторных условиях, с вышедшими из естественных водоемов. В обеих более северных популяциях (ЗБС и Киров) средние значения SM и GR особей, содержащихся в лаборатории, были достоверно больше, чем в природе, а LP, наоборот, меньше (табл. 1). Очевидно, что для особей каждой популяции условия опы-

Таблица 1. Средние значения (\bar{x} – среднее, m_x – ошибка среднего) признаков особей, завершивших метаморфоз в лабораторных опытах (Lab) и в естественных условиях (Nat). Достоверные различия между Lab и Nat выделены полужирным, между популяциями – курсивом (верхняя часть таблицы); n – объем выборки. Влияние размеров родителей на средние значения признаков их потомства. Достоверные ($p < 0.05$) различия потомства крупных и мелких самок выделены полужирным, потомства крупных и мелких самцов – курсивом (нижняя часть таблицы).

Популяция	Признак	Lab		Nat					
		\bar{x}	m_x	\bar{x}	m_x				
Киров	SM	<i>16.63</i>	0.043	<i>16.34</i>	0.088				
n=535 (Lab)	LP	51.04	0.109	55.00	0.245				
n=106 (Nat)	GR	0.326	0.001	0.297	0.002				
ЗБС	SM	<i>15.77</i>	0.060	<i>13.37</i>	0.010				
n=440 (Lab)	LP	58.83	0.142	76.53	0.084				
n=6480 (Nat)	GR	0.269	0.001	0.175	0.0003				
Минск	SM	<i>16.14</i>	0.039						
n=613 (Lab)	LP	<i>59.94</i>	0.148						
	GR	<i>0.271</i>	0.002						
		Размер самок		мелкие		крупные			
		Размер самцов		n	\bar{x}	m_x	n	\bar{x}	m_x
Киров	SM	мелкие	270	16.70	0.055	142	16.23	0.091	
		крупные	93	17.07	0.094	30	16.48	0.102	
	LP	мелкие	270	<i>51.24</i>	0.164	142	50.38	0.193	
		крупные	93	51.67	0.233	30	50.40	0.354	
ЗБС	GR	мелкие	270	0.327	0.001	142	0.323	0.002	
		крупные	93	0.331	0.003	30	0.328	0.004	
	SM	мелкие	101	15.22	0.130	206	15.68	0.078	
		крупные	90	16.07	0.104	43	16.85	0.218	
Минск	LP	мелкие	101	<i>58.16</i>	0.307	206	58.56	0.205	
		крупные	90	<i>60.10</i>	0.330	43	59.07	0.186	
	GR	мелкие	101	0.262	0.003	206	0.269	0.002	
		крупные	90	0.268	0.002	43	0.285	0.004	
Минск	SM	мелкие	108	<i>15.93</i>	0.096	172	16.07	0.066	
		крупные	199	16.45	0.057	134	15.95	0.097	
	LP	мелкие	108	<i>59.46</i>	0.222	172	59.68	0.296	
		крупные	199	60.59	0.213	134	59.69	0.422	
GR	мелкие	108	0.268	0.001	172	0.273	0.005		
	крупные	199	0.272	0.001	134	0.271	0.006		

та были более благоприятными, чем природные. Вместе с тем, различия между всеми тремя популяциями по LP, выявленные в условиях опыта, прямо противоположны длительности теплого сезона. Сходная тенденция наблюдалась и для средних значений GR (при сравнениях Киров — ЗБС и Киров — Минск). Отсюда следует, что географическая изменчивость двух признаков сформировалась под действием отбора против градиента среды.

Компоненты фенотипической дисперсии признаков и корреляции между признаками. В обеих более северных популяциях (табл. 2) доля V_A (т. е. наследуемость в узком смысле) у признака SM ниже, чем у LP. Вместе с тем, наследуемость GR была крайне низкой во всех трех популяциях. Южная популяция характеризовалась низкой наследуемостью SM и LP и самой высокой средовой компонентой всех трех признаков.

Исходя из традиционной интерпретации соотношения этих компонент (Berven, Gill, 1983), следовало бы допустить, что отбор наиболее жестко контролирует изученные признаки жизненного цикла не в северной, а в южной популяции, что явно противоречит выявленной изменчивости против градиента среды. Разрешить это противоречие можно, предположив, что сравнительно низкие оценки наследуемости, полученные нами (в отличие от данных других авторов — см. Laugen et al., 2005) для южных популяций, занижены и не отражают величины ответа на отбор. Одной из причин получения такой заниженной оценки могло быть сравнительно небольшое число родительских пар, использованных нами в скрещиваниях.

Генетические и соответствующие им фенотипические корреляции каждой из пар признаков сходны по величине (и знаку) у особей всех трех популяций (табл. 2). Как и следовало ожидать, GR положительно коррелирует с SM и отрицательно — с LP. Южная популяция отличается от двух

Таблица 2. Компоненты фенотипической дисперсии (%) (верхняя часть таблицы), генетические (выше диагонали) и фенотипические (ниже диагонали) корреляции признаков особей, завершивших метаморфоз (нижняя часть таблицы). Достоверные ($p < 0.05$) коэффициенты корреляции выделены полужирным шрифтом.

Популяция	Киров			ЗБС			Минск		
	SM	LP	GR	SM	LP	GR	SM	LP	GR
Компоненты									
V_A	16.73	56.17	0	0	46.38	0	0	0	0
V_N	80.53	0	47.44	59.99	0	65.80	71.16	15.96	16.81
V_M	0	0	6.81	25.42	0	19.37	3.24	0.30	2.58
V_E	2.74	43.83	45.76	14.60	53.62	14.83	25.60	83.74	80.61
Корреляции									
SM	×	0.031	0.797	×	-0.273	0.856	×	0.763	-0.007
LP	0.059	×	-0.578	-0.108	×	-0.730	0.336	×	-0.519
GR	0.757	-0.606	×	0.865	-0.589	×	0.237	-0.718	×

более северных тем, что корреляции (и генетическая, и фенотипическая) GR с SM слабые, однако корреляции SM с LP, наоборот, сильные положительные, что указывает на жесткое ограничение преимущества и за счет увеличения SM, и за счет уменьшения LP. Такая же положительная фенотипическая корреляция SM с LP была выявлена на природном материале из популяции ЗБС (Ляпков, 1995).

Негенетическое влияние родителей на признаки потомков. На признаки потомков оказывают влияние размеры как самок, так и самцов (табл. 1). Потомство сравнительно крупных самцов имеет большие средние значения SM и GR, но вместе с тем и большие значения LP. Влияние размеров самок проявляется в том, что на потомство более крупных самок влияние размеров самцов нивелируется или даже изменяется на противоположное (исключение — влияние на признаки SM и GR в популяции ЗБС). Так, у потомства крупных самок полностью исчезают различия по LP между крупными и мелкими самцами. В целом же, у потомков более крупных родителей каждого из полов не наблюдается преимущества и по SM, и по LP и (что более важно) не выявляется различий по GR. Это позволяет различать две стратегии, по меньшей мере, в северной и южной популяциях: у потомства крупных самок LP обычно больше, чем у мелких, однако SM также больше, чем у мелких. Иными словами, платой за более крупные размеры по окончании метаморфоза было увеличение времени развития.

Компонента V_M была низкой для каждого из признаков в северной и южной популяциях и лишь ненамного выше — в популяции ЗБС. У самок одним из механизмов влияния на признаки потомков может быть изменение размеров откладываемых яиц. Это влияние диаметра яиц различалось между популяциями: в популяции ЗБС более крупные размеры яиц немного увеличивали не только SM ($r = 0.165$), но и LP (0.122), а в северной и южной популяциях, наоборот, уменьшали оба этих признака (соответственно, Киров: -0.321 и -0.316 ; Минск: -0.151 и -0.245). Замечательно, что при этом во всех трех популяциях размеры яиц не влияли на GR.

Выводы.

1. Сравнение данных по трем популяциям травяной лягушки, расположенных по градиенту с юго-запада на северо-восток, выявило изменчивость против градиента условий среды. Наибольшее преимущество одновременно по двум признакам (размеры по завершении метаморфоза и время развития) было у особей северной популяции.

2. Соотношение компонент фенотипической изменчивости не соответствует выявленным эффектам отбора против градиента, поскольку в более северных популяциях наследуемость одного признака (SM) была высокой, а другого (LP) — низкой.

3. Генетическая и соответствующая ей фенотипическая корреляции каждой из пар признаков были сходны по величине (и знаку) у особей всех

трех популяций. У особей южной и северной популяций обе корреляции препятствуют одновременному увеличению SM и уменьшению LP.

4. Размеры родителей (как самцов, так и самок) оказывают существенное влияние на признаки потомков, но не обеспечивают преимущество одновременно по всем признакам, влияющим на приспособленность.

5. Размеры яиц также оказывают неодинаковое влияние на различные признаки развившихся из них особей.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ — БРФФИ № 06-04-81027, РФФИ (грант 05-04-48701) и гранта Президента РФ государственной поддержки ведущих научных школ (1825.2003.4 тема 330-11). Авторы благодарят аспиранта Белорусского государственного педагогического университета Е. В. Корзуна за помощь в постановке скрещиваний.

Ляков С. М., 1995. Внутрипопуляционная изменчивость размеров выходящих сеголеток и времени развития до окончания метаморфоза у травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. ж. Т. 74. № 2. С. 66—79.

Berven K. A., Gill D. E., 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits // Amer. Zool. V. 23. P. 85—97.

Falconer D. S., Mackay T. F. C., 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4th edition. Essex, Longman, Harlow.

Laugen T. A., Laurila A., Stone J., Kruuk L. E. B., Merila J., 2005. Quantitative genetics of larval life-history traits in *Rana temporaria* in different environmental conditions // Genetical Research V. 86. P. 161—170.

СТРУКТУРА ТРОФИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ В ОСТРОВНОМ ЗООЦЕНОЗЕ: ДОМИНИРОВАНИЕ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

А. В. Коросов, С. Н. Фомичев

Петрозаводский государственный университет

THE STRUCTURE OF TROPHIC RELATIONS IN THE ISLAND ZOOCENOSIS: THE PREDOMINATION OF THE COMMON ADDER

A. V. Korosov, S. N. Fomichev

Petrozavodsk State University

The insular zoocenosis structure was studied in field and by simulation. Adder is a main predator on meadows of the island Kizhi (12 adult sp. per ha). In 1994 3000 adult vipers consumed about 350 kgs victims per year (small mammals, birds, amphibians), limiting their populations growth. However these consumption volumes were insufficient for vipers, this caused exhaustion and ruined a part of the predator population. Besides, the anthropogenic press (traffic, tourism) has increased. As a result, abundance of the viper insular population was reduced by 3 times in 2006. The number of the voles started to increase. The dynamic balance between insular population of the predator and victims is kept on the highest possible level: proportion of their biomass is close to 1 per 10.

«Почему вид здесь живет и имеет именно такую численность?» — вот два главных вопроса любого экологического исследования, призванного дать причинную интерпретацию видовому разнообразию (в прошлом, настоящем и будущем). Второй вопрос (в большей мере дем- и синэкологический) предполагает обязательное использование количественных методов, составление балансовых уравнений динамики популяции и зооценоза. С этих позиций нами предпринято исследование факторов, обеспечивающих длительное поддержание высокой численности популяции (населения) обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, L. 1758) на о. Кижы (Онежское озеро, Карелия, 35°12' в. д., 62° с. ш.).

Работы выполнялись в 1991—2006 гг. Территория острова была картирована в процессе полевой съемки, дешифрирования топографических карт, аэро- и космоснимков разных лет. В среде ГИС (Mapinfo) были построены тематические карты территориального распространения 12 факторов среды, важных для мелких наземных позвоночных, в том числе: леса разных типов, болота, водоемы, луга разных типов, доминирование отдельных видов растительности, сельхозугодья (покосы, выпасы, пашни), влажность, особенности рельефа и др. Остров Кижы имеет площадь 200 га, в том числе: 100 га лугов, 30 — приозерных болот, 12 — перелесков, 23 — лесов, 17 — деревень и 3 — дорог, 2 — карстовые пруды; еще 13 га занимают

выжигаемые луга экспозиция музея «Кизи», почти не заселенные животными. Ежегодно весной выполнялись маршрутные учеты гадюки (291 маршрут, 635 км, найдено 3570 экземпляров), птиц (данные А. В. Артемьева, Т. Ю. Хохловой, авторов, всего 58 км, 1100 пар), подсчеты числа кладок бурых лягушек (1997, 1998, 2000—2003 гг., 215 км маршрутов, 33 тыс. кладок 2 видов), а осенью — отлов мелких млекопитающих на островах архипелага и материке (отработано 330 линий, 17600 давилко-суток, отловлено 748 экземпляров 9 видов; на о. Кизи — 195 линий, отловлено 136 экземпляров 5 видов). В течение теплого сезона велся отлов и «мечение» обыкновенной гадюки (помечена 1901 взрослая особь, 365 особей отловлено повторно 1 раз, 75 особей — 2 раза, 12 особей — 3 раза). В качестве меток использовали индивидуально неповторимый пилеус, который был описан в числовых кодах, что позволяло вести оперативный поиск дублей в обширной базе данных (Коросов, 2005). Для оценки упитанности особей использовалась модифицированная формула Фультон (Andren, Nilson, 1983).

На протяжении последних 100 лет в местной периодической печати регулярно появляются заметки о высокой численности этой ядовитой змеи на «святом» острове (и на многих соседних островах). Здесь крестьяне создали для гадюки прекрасные убежища, каменные гряды и груды («ровницы»), в которые сбрасывали камни, «растущие» из моренных и озовых грунтов — для очистки пашен. Обширные приозерные болота, в свою очередь, снабжали гадюку объектами питания — бурыми лягушками. По нашим данным, многолетняя средняя встречаемость взрослых гадюк обоих полов составляет 5 экз./км, а с учетом ширины трансекты учета (4 м) «плотность» составляет 12 (7—21) экз./га. Результаты повторных отловов для самок и самцов позволили сформировать матрицы данных, отображающих постепенное снижение числа животных, меченых в конкретный год. Например, из 173 самок, отловленных в 1995 г., в последующие 10 лет было обнаружено, соответственно, 13, 6, 7, 3, 1, 1, 1, 0, 0, 1 экземпляров. Для расчета абсолютной численности гадюки использовалась арифметическая имитационная модель происходящих в популяции многолетних процессов, основанная на простом уравнении Петерсена (Коросов, 2002). Модель формировала виртуальную островную популяцию гадюки, включающую меченых животных, и описывала процессы гибели, пополнения и повторного отлова меченых особей во все годы наблюдений. Смысл моделирования состоит в том, чтобы с помощью встроенной в Excel программы «Поиск решения» подобрать такие значения численности, ежегодной гибели и пополнения животных, чтобы для всех лет наблюдений расчетное число повторно отловленных меченых особей максимально близко соответствовало бы числу реально отловленных меченых гадюк. В этом случае значения модельных параметров, видимо, будут характеризовать реальные природные процессы. Варьируя структуру модели, стартовые значения параметров, ограничительные условия расчетов и полноту матрицы исходных данных,

получили целые семейства кривых динамики численности самок и самцов, которые, тем не менее, оказались «стянутыми» к неким генеральным траекториям (рис. 1). Расчеты показали, что за 16 лет произошло двукратное сокращение островного населения взрослых гадюк с 2700 до 1100 экз. (с 13 до 6 экз./га). Оценки удельной смертности (24 и 46%) и коэффициентов «роста» популяции r (из уравнения $N_i = N_0 \cdot e^{ri}$) (-4 и -7%) были более высокими для самцов, поэтому доля самок постоянно составляла 70% от всего поголовья.

Одна из причин сокращения популяции гадюки может состоять в том, что земли о. Кизи постепенно выходят из сельскохозяйственного оборота и зарастают мелколесьем. Особенно заметно это в последние 10 лет: с 1965 по 2005 гг. доля лугов уменьшилась на треть. Но есть и другие факторы — напряженность трофических отношений.

Для изучения возрастного распределения использовали данные скелетохронологии (Коросов, 2001). Затем построили простую модель, реконструирующую минимально необходимую численность молодых гадюк, которая в состоянии поддерживать наблюдаемое число взрослых. При расчетной смертности сеголетков в 76%, а молодых (до 4 лет) — 7%, число самок и самцов старше 1 года во всей популяции составило примерно 7 тыс. особей. Учитывая массу тела разновозрастных особей, получаем общую биомассу популяции обыкновенной гадюки на о. Кизи — 180 кг (с коэффициентом вариации 20%). По данным литературы (Schiemenz, 1978) и нашим наблюдениям (Коросов, 2001), ежегодные потребности в пище для одной гадюки составляют 100—200% от собственной массы тела. В соответствии с этим для всех гадюк о. Кизи требуется 180—360 кг кормов.

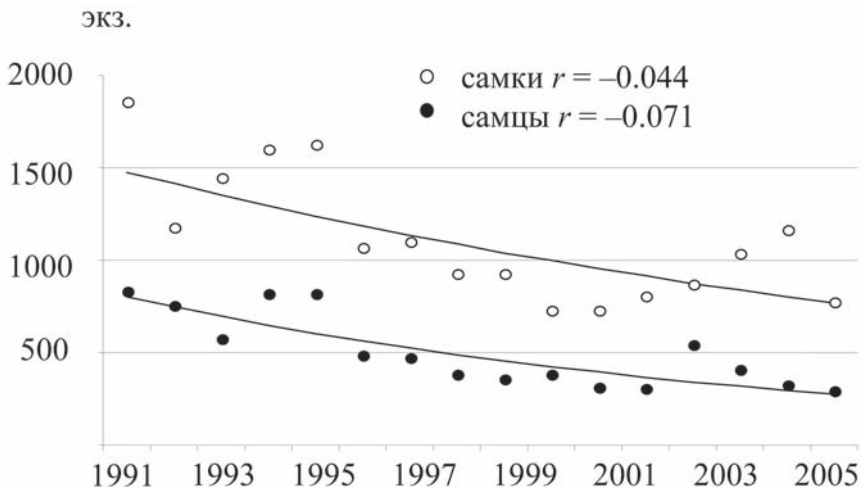


Рис. 1. Расчетное число взрослых особей гадюки, живущих на о. Кизи.

Среди возможных объектов охоты наиболее многочисленны бурые лягушки. Травяная лягушка находит благоприятные условия для размножения в карстовых прудах, понижениях рельефа, а остромордая — на обширных приозерных болотах, достаточно обводненных при любом уровне воды в озере. Оценка абсолютной численности получена при подсчете всех кладок: на острове ежегодно живет около 6.2—7 тыс. взрослых особей (старше 2 лет) каждого вида (Коросов, Фомичев, 2005). Расчет доли возможного изъятия лягушек обыкновенной гадюкой выполнен с помощью имитационной модели, рассчитывающей динамику вымирания отдельной генерации (эквивалентной возрастному распределению при стабильной численности) на протяжении 8 лет (максимальный возраст особей). Для травяной лягушки модель имеет следующие параметры: плодовитость самок 900 икринок (что меньше, чем на материке), число самок — 3600 экземпляров, смертность сеголетков — 99%, ежегодная смертность разновозрастных особей — 56%. Общее число погибающих травяных лягушек в возрасте 3—7 лет составило 7 тыс. экземпляров (в возрасте 2—7 лет — 13 тыс.). Умножение на среднюю массу разновозрастных особей дает величину 230 (340) кг. Аналогичные расчеты по остромордой лягушке дают число 90 (130) кг.

Из рептилий, кроме гадюки, на о. Кизи очень изредка встречалась живородящая ящерица (*Lacerta vivipara* Jacquin, 1787) (учтено 15 экз. за 16 лет — 0.02 экз./км), хотя на материке ее относительная численность достигает уровня 0.5 экз./км. Вклад этого вида в диету гадюки составляет несколько граммов.

Обычная численность 25 видов птиц (воробьиных и ржанкообразных) на о. Кизи составляет около 110 пар на 200 га территории с 2—3-кратными колебаниями в разные годы. Продолжительные наблюдения на серии пробных площадок, выполненные А. В. Тюлиным, показали, что доля гнезд, разоренных именно гадюкой, составляет 5% (1 из 28 штук). В масштабе острова с учетом массы птенцов это составит 100 г кормов.

Важный компонент любого зооценоза — мелкие млекопитающие — представлены на о. Кизи 5 видами (табл. 1): мыш-малютка (отловлено 68 экз.), обыкновенная (52) и малая (1) бурозубки, темная (9) и рыжая (6) полевки. Реконструкция их абсолютной численности выполнена с помощью уравнения множественной регрессии, связывающего распростра-

Таблица 1. Максимальные значения численности разных видов мелких млекопитающих.

Вид	Численность, экз./100 д-с	Живет на острове, экз.	Изъятие, экз.
<i>Sorex araneus</i>	0.9	500	70
<i>Micromys minutus</i>	2.5	1300	250
<i>Microtus agrestis</i>	0.2	130	250
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0.04	10	
Всего		2000	600

нение по территории 12 важных факторов среды и показатели численности вида, полученные для 25 линий давилок, работавших на о. Кизи ежегодно осенью. С помощью ГИС-технологии значения факторов среды (0 или 1), а также значения численности (экз./га) считывались в общую базу данных с карт по сети из 1020 ячеек площадью 50×50 м. Для ячеек с линиями давилок были рассчитаны уравнения регрессии обилия видов по факторам среды. Например, численность мыши-малютки значимо зависит от наличия тростника, камыша и пр.: $N = 1.76 \cdot [\text{тростник}] + 1.24 \cdot [\text{камыш}] + 0.43 \cdot [\text{болото}] + 0.43 \cdot [\text{покос}] + 0.21 \cdot [\text{кипрей}]$. С помощью уравнения для остальных ячеек были рассчитаны значения численности по всей территории острова; сумма для всех ячеек дает общую численность популяции на момент отлова (сентябрь) (Коросов, Фомичев, 1999). Так, при максимальной численности на острове жило 1300 экземпляров мыши-малютки (коэффициент вариации 60%). Для оценки доли изъятия были построены имитационные модели, описывающие нормальную динамику численности видов на материке (при отсутствии гадюки) и на о. Кизи. Так, на материке растущая популяция темной полевки, стартуя весной с уровня 0.05, в сентябре достигает значений 5 экз./100 д-с. Такая динамика адекватно описывается имитационной моделью со следующими параметрами: плодовитость — 5.2 экз., смертность зимовавших 44%, прибылых 49% на каждый цикл размножения (1 месяц). На о. Кизи численность темной полевки в самые «лучшие» годы достигает значений 0.2 экз./100 д-с, то есть имеется дополнительный фактор ежемесячной гибели, который был оценен в 39%, или по 0.1 экз./100 д-с. Всего за сезон дополнительно погибает 0.4 экз./100 д-с, или 250 особей темной полевки. Аналогичные расчеты по другим видам дают всего 600 особей мелких млекопитающих (или 11 кг живой массы), которых (в самые продуктивные годы) могут съесть гадюки (см. табл. 1).

Общие трофические потоки в островном зооценозе образованы из 300—450 кг лягушек, 100 г птенцов птиц, 11 кг мелких млекопитающих (всего 311—450 кг) при общих потребностях обыкновенной гадюки в 180—360 кг. Эти числа говорят о том, что гадюка для нормального существования должна потреблять практически 100% доступной продукции островного зооценоза. Однако здесь обитают и другие хищники, хоть и не в большом числе — это крупные виды чаек (охотящиеся в весенний период на лягушек), изредка залетающие канюки, норки, а также домашние кошки и собака (освоившие, правда, лишь ближайшие окрестности деревень). Есть все основания считать, что добывание корма обыкновенной гадюкой на о. Кизи связано с большими трудностями. С одной стороны, гадюка оказывает существенное давление на своих жертв. Учеты встречаемости травяной лягушки на скошенных лугах в 20—70 м от болот показали, что в отличие от территорий, где гадюк мало, в местах их массовых скоплений существенно снижена доля лягушек с длиной тела 60—70 мм и вовсе отсутствуют более крупные особи. Пресс хищника сказывается и на мелких

млекопитающих. Так, на луговом о. Малый Леликовский гадюк нет (т. к. отсутствуют приозерные болота с лягушками) и общая численность грызунов осенью достигает величин 24 экз./100 д-с; это почти в 50 раз больше, чем на о. Кижы (до 0.6), где гадюки едят зверьков и разоряют их гнезда. Численность ящериц на о. Кижы также на порядок ниже, чем на материке. Вместе с этим имеются факты, что гадюки на о. Кижы недоедают. По нашим данным, доля взрослых гадюк с остатками пищи составляет в середине лета лишь 16%, а на материковых территориях Карелии — 30–55%, более того, на о. Кижы в среднем самки оказались менее упитанными (на 29%, $p = 0.001$), чем в других районах Карелии, то же характерно и для самцов (–14%, $p = 0.04$).

В целом вырисовывается следующая картина динамики численности обыкновенной гадюки на о. Кижы. Чрезмерно многочисленная популяция гадюки, разросшаяся к 1994 г. благодаря популяциям лягушек, в существенной степени стала ограничивать численность некоторых групп жертв (ящериц, грызунов, видимо, и земноводных). Некоторая часть особей стала существенно недоедать, их упитанность снизилась и, видимо, привела к росту смертности на зимовке. С этим можно связать довольно резкое падение численности гадюки после 1995 г. Пресс разреженной популяции хищника уменьшился; видимо, поэтому в 2002 г. наблюдается рост числа амфибий, а затем новый рост численности населения гадюки. Однако общая деградация сельскохозяйственного ландшафта и возрастание потока туристов через музей «Кижы» (то есть прямое уничтожение гадюки человеком) во многом смазывает картину сопряженной динамики популяций хищника и его жертв.

Выводы.

1. В число факторов, благоприятствующих росту численности островной популяции гадюки, входят многочисленные искусственные укрытия, обильные ресурсы кормовых объектов, доступная инсоляция, водные границы. Неблагоприятные факторы: высокая численность популяции гадюки, подрывающая кормовые ресурсы, лесовосстановление, туризм.

2. Соотношение численности и биомассы хищника (обыкновенной гадюки) и его жертв (амфибий, рептилий, птиц и мелких млекопитающих) составляет пропорцию 1:10; один этот вид потребляет практически 100% доступной продукции зооценоза. На материковой территории эти числа на 1—2 порядка ниже (1:100—1000, 1—10%).

Благодарности. Авторы признательны заведующему Отделом природы Музея-заповедника «Кижы» Ю. Г. Протасову за разностороннюю помощь в организации исследований. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 05-04-97506-р_север_а) и программы «Университеты России» (грант ур.07.01.244).

- Коросов А. В.*, 2001. Возрастной состав островной популяции обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Пущино — М.: Изд-во МГУ. С. 130—132.
- Коросов А. В.*, 2002. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. № 2. С. 91—94.
- Коросов А. В.*, 2005. Анализ смертности в островных популяциях обыкновенной гадюки // Современная герпетология. Саратов. Т. 3/4. С. 71—83.
- Коросов А. В., Фомичев С. Н.*, 1999. Кадастровая характеристика населения мелких млекопитающих Кижского архипелага // Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. / Тр. КНЦ РАН. Сер. «Биогеография Карелии». Петрозаводск. Вып. 1. С. 100—106.
- Коросов А. В., Фомичев С. Н.*, 2005. Ведущие факторы размещения амфибий на островах Кижского архипелага // 10 лет экологическому мониторингу музея-заповедника «Кижь». Петрозаводск. С. 120—126.
- Andren C., Nilson G.*, 1983. Reproductive tactics in an island population of adder *Vipera berus* (L.) with a fluctuating food resources // Amphibia-Reptilia. V. 4. № 1. P. 69—79.
- Schiemenz H.*, 1978. Zur Ökologie und Bionomie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) Ergebnisse mehrjähriger Beobachtungen Tieren (Teil 1: Abulte Mannchen und Weibchen) // Zool. Abh. Staate. Mus. Tierk. Dresden. V. 35. № 1—14. P. 203—218.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*Rana esculenta* COMPLEX) В ХАРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А. В. Коршунов

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина

SPREADING AND BIOTOPICAL DISTRIBUTION OF THE GREEN FROG'S POPULATION SYSTEMS (*Rana esculenta* COMPLEX) IN KHARKIV REGION (EASTERN UKRAINE)

A. V. Korshunov

V. N. Karazin Kharkiv National University

Habitat preferences and connected with them distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) population systems in Kharkiv region have been studied. Rivers of the Don and the Dnipro basins inhabited by different types of population systems. In the Siversky Donets and its tributaries population systems R, RE, Ret and Et types with one or both sexes of *R. esculenta* are present. Existence of both di- and triploids of *R. esculenta* is common (typical) for the Siversky Donets floodplain and adjacent habitats. In the Dnipro basin rivers R, REL, L and, rarely RE types of population systems are found and *R. esculenta* represented only by diploid specimens of both sexes. In REL-type of population system *R. esculenta* is not numerous. Mixed population systems exist only in sites with diverse habitats, usually, river floodplains bordering on forests.

Комплекс средневропейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) по современным представлениям включает в себя три таксона: озерную (*Rana ridibunda*), прудовую (*R. lessonae*) и съедобную (*R. esculenta*) лягушек. Последняя является гибридом озерной и прудовой лягушек. Для комплекса характерны необычные механизмы воспроизводства, которые включают гибридизацию, мероклональное наследование и разнообразие типов популяционных систем, где *R. esculenta* представлена как одним, так и двумя полами, а также особями разной ploidy (Günther, 1990; Plötner, 2005), что позволяет рассматривать его как одну из моделей сетчатого видообразования у позвоночных животных (Боркин, Даревский, 1980).

В 2002 году в ходе совместной работы сотрудников Зоологического института РАН и Института цитологии РАН (Санкт-Петербург), а также Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина в выборках из Харьковской области впервые для территории бывшего СССР была зарегистрирована значительная доля триплоидных *R. esculenta* (Borkin et al., 2004; Боркин и др., 2005).

Целью данной работы является выяснение биотопического распределения зеленых лягушек в разных местообитаниях Харьковской области и

связанное с ним распространение популяционных систем. Материал собран в нерестовые периоды 2003—2006 гг. Видовая принадлежность большей части представителей *Rana esculenta* complex определялась методом проточной ДНК-цитометрии в ИНЦ РАН С. Н. Литвинчуком и Ю. М. Розановым. Часть особей определялась морфологически по комплексу признаков (Лада, 1995; Шабанов и др., 2006).

Харьковская область расположена на северо-востоке Украины, в пределах водораздела, разделяющего бассейны Дона и Днепра. Территория области расположена в пределах лесостепной и степной природных зон. По линии Красноград — Балаклея — Купянск — р. Оскол на юге и на востоке проходит граница лесостепной и степной зон (Фізична географія ..., 1982).



Рис. 1. Расположение упомянутых в тексте географических пунктов.

Змиевский район: 1 – с. Гайдары, 2 – с. Великая Гомольша; Балаклейский район: 3 – с. Червоная Гусаровка; Изюмский район: 4 – с. Червоный Шахтер; Краснокутский район: 5 – с. Городнее, 6 – с. Козиевка, 7 – с. Основинцы; Богодуховский район: 8 – с. Шаровка; Зачепиловский район: 9 – с. Заречное.

Таким образом, север и северо-запад области находится в лесостепной зоне, которая вклинивается по долине реки Северский Донец в степную зону до уровня г. Изюм.

В среднем течении реки Северский Донец обитают *R. ridibunda* и диплоидные и триплоидные гибриды. Здесь характерны популяционные системы R, RE и REt-типа (буква «t» означает наличие в популяционной системе триплоидных гибридов). В пойме Северского Донца в окрестностях с. Гайдары Змиевского района озерная лягушка занимает берега реки, заливы и старицы, соединенные с рекой. Там же проходит нерест. В этих местах изредка встречается *R. esculenta*, используя их как кормовые станции. Во время нереста *R. esculenta* собирается в старицах и больших лужах, отдаленных от реки. В нерестовых скоплениях присутствуют самцы и самки *R. ridibunda*, а *R. esculenta* представлена в основном ди- и триплоидными самцами. Самки в таких системах встречаются очень редко. По нашим наблюдениям, в таких нерестовых скоплениях самцы *R. ridibunda* практически не имеют возможности спаривания из-за агрессивности самцов *R. esculenta*. Такие же нерестовые скопления мы наблюдали в окрестностях с. Червоная Гусаровка Балаклейского района и п. Червоный Шахтер Изюмского района.

В Коряковом яру (с. Гайдары) обитает популяционная система REt-типа. Это небольшой, сильно заросший, окруженный дубравой пруд расположен в верховьях балки, выходящей к пойме Северского Донца. На нересте преобладают ди- и триплоидные самцы *R. esculenta*, самки этого вида очень редки, значительно больше самок *R. ridibunda*, самцы этого вида отсутствуют.

В Иськовом пруду (с. Гайдары), значительно отдаленном от реки, в настоящее время обитает популяционная система RE-типа, хотя ранее, по данным Г. А. Лады (1998), она относилась к E-типу. По нашим данным (Коршунов, 2005; Шабанов и др., 2006), сейчас в этом пруду расположен особый тип RE-системы, где в размножении участвует большое количество самцов диплоидной *R. esculenta* и всего несколько самок *R. ridibunda*. Вероятно, такие же популяционные системы населяют и боровые озера около г. Мерефа (Коршунов, 2005).

В пруду Добрик (с. Великая Гомольша Змиевского района) нами обнаружена чистая популяционная система Et-типа. Этот водоем расположен в низовье балки, выходящей в пойму р. Гомольша. Вне сезона размножения в нем присутствует *R. ridibunda*, однако на нересте особи этого вида не отмечены. На нересте самцов *R. esculenta* значительно больше, чем самок.

В поймах рек бассейна Северского Донца (Харьков, Лопань, Уды, Мжа, Большая Бабка) отмечены популяционные системы R и RE-типа. Последние характерны для стариц и болот на пойменных лугах и в пойменном лесу, а также отмечены в лесных прудах, соединенных с этими реками. В местах с сильной антропогенной нагрузкой обитают только *R. ridibunda*.

Совершенно другая ситуация в реках западной части области, относящихся к бассейну Днепра. В пойме р. Орель, протекающей в степной зоне, обитает только *R. ridibunda*. Но в некоторых припойменных биотопах в массе встречается *R. lessonae*. В урочище «Орчик» (с. Заречное Зачепиловского района) *R. lessonae* занимает отдаленные от реки старицы. В них также живут *R. ridibunda* и относительно малочисленные *R. esculenta*. В нерестовых скоплениях присутствуют все три вида лягушек. Самцы *R. lessonae* в таких брачных скоплениях самые многочисленные и агрессивные. Мы наблюдали несколько пар ♂ *R. lessonae* × ♀ *R. ridibunda*. В болотах в пойменном лесу также обитают все три вида, но в этих водоемах преобладает *R. ridibunda*. Возможно, *R. lessonae* и *R. esculenta* избегают болот, расположенных вблизи реки, т. к. после строительства канала Днепр — Донбасс некоторые участки поймы превратились в солончак. Такие водоемы *R. ridibunda* использует как кормовые станции, а нерестится в заливах реки, проточных старицах или в отдаленных от реки болотах в пойменном лесу совместно с *R. lessonae* и *R. esculenta*.

Не менее интересна ситуация в Краснокутском и Богодуховском районах. В поймах рек Мерла и Мерчик обитают все три вида зеленых лягушек. *R. ridibunda* отмечена по берегам рек. В старицах и заросших мелиоративных каналах обитает *R. lessonae*. Там же мы изредка находили *R. esculenta*. В озерах и сфагновых болотах березовых колков в бору обитают чистые популяции *R. lessonae*, отмеченные еще В. И. Ведмедерей (1984). В озерах проходит нерест, после лягушки переселяются на болота. Интересно, что в прудах, расположенных в балках по правому берегу рек Мерла (с. Городнее, Козиевка, Основинцы) и Мерчик (с. Шаровка) обитают только популяционные системы RE-типа, хотя на расстоянии 1—2 км в пойменных водоемах многочисленна *R. lessonae*. По нашим предположениям, этот бореальный вид находит подходящие условия для жизни только в биотопах аazonальных комплексов — поймах и березовых колках на боровой террасе (Коршунов, Зиненко, 2006).

Реки на юге области, например Богатая (Сахновщанский район) и Брита́й (Лозовской район), а также канал Днепр — Донбасс, населены только *R. ridibunda*. Также чистые популяционные системы *R. ridibunda* обитают в Печенежском (р. Северский Донец), Краснопавловском (канал Днепр — Донбасс) и Краснооскольском (р. Оскол), водохранилищах. Более мелкие водохранилища и большие пруды также населены только *R. ridibunda*. Интересно, что и в пойме реки Оскол в ходе специальных поисков нами отмечена только *R. ridibunda*.

Таким образом, в Харьковской области обитает большинство известных типов популяционных систем зеленых лягушек — R, L, Et, RE, REt, REL, не отмечены только RL, LE. Кроме того, остается открытым вопрос о существовании на этой территории систем E-типа, которые регистриро-

вались ранее (Лада, 1998), но, вероятно, к настоящему времени прекратили свое существование (Коршунов, 2005; Шабанов и др., 2006).

Реки бассейнов Дона и Днепра населены различными по структуре популяционными системами. В Северском Донце и его притоках это популяционные системы R, RE, REt и Et -типа, где *R. esculenta* может быть представлены одним или двумя полами, причем для поймы Северского Донца и прилегающих биотопов характерны ди- и триплоидные особи. В реках бассейна Днепра распространены популяционные системы R, REL, L и, изредка, RE-типа, *R. esculenta* представлена двумя полами, без триплоидных особей. В популяционных системах REL-типа *R. esculenta* малочисленна. Смешанные популяционные системы формируются только в местностях с разнообразными биотопами — обычно это поймы рек с прилегающими лесными массивами. В условиях лесостепной и, особенно, степной, зон наибольшее разнообразие биотопов характерно для аazonальных комплексов — пойм и боровых террас, а также для небольших участков прилегающих территорий. Наличие таких биотопов определяет распространение и структуру популяционных систем *R. esculenta* complex.

Автор выражает искреннюю благодарность А. И. Зиненко и Д. А. Шабанову за помощь в полевых исследованиях, а также Л. Я. Боркину, Г. А. Ладе, С. Н. Литвинчуку и Ю. М. Розанову, благодаря участию которых оказался возможным новый этап в изучении зеленых лягушек Украины.

Боркин Л. Я., Даревский И. С., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. М., Т. 41. № 4. С. 485—506.

Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А., 2005. Массовая полиплоидия в гибридогенном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на Востоке Украины // Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. Киев: Зоомузей ННПМ НАНУ. 2005. С. 23—26.

Ведмедеря В. И., 1984. Некоторые данные о лягушках рода *Rana* в Харьковской области (по материалам Музея природы ХГУ) // Вестник Харьковского университета. 1984. Т. 262. С. 99—101.

Коршунов А. В., 2005. Существуют ли в Харьковской области чистые популяционные системы *Rana esculenta*? // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Днепрпетровск: Изд-во ДНУ. С. 363—365.

Коршунов А. В., Зиненко А. И., 2006. Земноводные и пресмыкающиеся планируемого Национального Природного Парка «Слобожанский» // Животный мир: охрана и рациональное использование: Материалы региональной конференции. Харьков: ХНУ. С. 54—57.

Лада Г. А., 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов. С. 88—109.

Лада Г. А., 1998. О необходимости сохранения уникальных «чистых» популяций диплоидной съедобной лягушки (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) в Белгородс-

кой и Харьковской областях // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов. Пенза. С. 333—335.

Фізична географія Української РСР / Маринич О. М., Ланько А. І., Щербань М. І., Шищенко П. Г. Київ: Вища школа. 1982. 208 с.

Шабанов Д. А., Зиненко А. И., Коришунув А. В., Кравченко М. А., Мазена Г. А., 2006. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вестник Харківського національного університету ім. В. Н. Каразіна. Серія: Біологія. С. 208—220.

Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I., 2004. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology. V. 11. № 3. P. 194—213.

Günther R., 1990. *Die Wasserfrösche Europas (Anura — Froschlurche)*. Wittenberg, Lutherstadt: A. Ziemsen. 288 S. (Die Neue Brehm-Bücherei, 600).

Plötner J., 2005. *Die westpaläarktischen Wasserfrösche*. Bielefeld: Laurenti-Verlag. 161 S.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ *Rana esculenta* COMPLEX КАК ОСОБЫЙ ТИП ПРОЦЕССОВ ЕСТЕСТВЕННОГО РАЗВИТИЯ

М. А. Кравченко

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина

A TRANSFORMATION OF POPULATION SYSTEMS OF THE *Rana esculenta* COMPLEX AS A SPECIAL CLASS OF PROCESSES OF NATURAL DEVELOPMENT

M. A. Kravchenko

V. N. Karazin Kharkiv National University

In this article, changes structure of population systems (PS) of European water frogs are described. These PS include two species (*Rana lessonae* and *Rana ridibunda*), and their meroclonal hybrids (*R. esculenta*). They differ in quantity of chromosomal sets and genetical structure of gametes. It is come out with the assumption that the PS structure of European water frogs reflects a result of their local evolution and frequency-dependent selection of the hybrid lines, which produce different classes of gametes. The PS transformations, in that case, can be considered within series of other processes of natural development (ontogenesis, philogenesis, succession etc). The diversity of the PS structure can be explained by different independent ways selected by frogs in different localities to search some steady state of their PS.

В состав *Rana esculenta* complex входят прудовая (*R. lessonae* Camerano, 1882) и озерная (*R. ridibunda* Pallas, 1771) лягушки, а также их гибрид — съедобная лягушка (*R. esculenta* Linnaeus, 1758). Для гибридных лягушек характерна передача родительских геномов без рекомбинации (клонально). Родительские виды и их разнообразные гибриды (в частности, как ди-, так и триплоидные) способны населять одни местообитания и совместно размножаться, образуя при этом многокомпонентные популяционные системы (ПС).

ПС *R. esculenta* complex можно классифицировать, обозначая заглавными буквами видовых имен набор основных форм лягушек в их составе (Uzzel, Berger, 1975; Лада, 1995). Так, выделяют L-, R-, E-, L-R-, L-E-, R-E-, и R-E-L-типы ПС. Приведенная классификация не исчерпывает разнообразия таких ПС. Например, можно выделить такие подтипы ПС, включающие в себя гибридных лягушек (Лада, 1995):

Е-тип — «чистые» ПС гибридов из диплоидов обоих полов;

Et-тип — ПС гибридов из ди- и триплоидов;

R-Em-тип (R-Ef-тип) — ПС из *R. ridibunda* и самцов (самок) *R. esculenta* и т. д.

Необходимое условие существования ПС, включающих исключительно гибридов — разнообразие линий гибридов в их составе. Так, для вос-

производства ПС «чистого» Е-типа необходимо, чтобы в ее состав входили как минимум две различные линии гибридов, одна из которых должна клонально передавать геном *R. lessonae*, а другая — геном *R. ridibunda*.

Сравнивая различные типы ПС *R. esculenta* complex, следует отметить, что не все из них одинаково стабильны. В качестве примера можно рассмотреть ПС из родительского вида (например, *R. ridibunda*) и одной формы гибридов. В простейшем случае, входящие в состав такой системы гибриды могут клонально передавать или геном *R. ridibunda*, или геном *R. lessonae*. Первый случай можно обозначить как производство конспецифичных (аналогичных родительскому виду) гамет, а второй — как производство гетероспецифичных (комплементарных с точки зрения появления гибридов в потомстве) гамет (Шабанов и др., 2006). Гибриды с конспецифичными гаметами будут исчезать при скрещивании с родительским видом (в потомстве окажутся только особи родительского вида), а с гетероспецифичными — увеличивать свою долю в ПС. Действительно при скрещивании *R. ridibunda* с гибридами, которые клонально передают геном *R. lessonae*, все потомство будет гибридным и передавать далее тот же клональный геном.

Гибридолизом названо (Plötner, 2005) появление особей родительского вида при скрещивании друг с другом гибридов, производящих одинаковые гаметы. Возникающие в результате гибридолиза особи получают два клональных генома. «Храповиком Мюллера» назван феномен накопления неблагоприятных изменений в геномах, которые передаются из поколения в поколение без рекомбинации (Хедрик, 2003). В результате действия храповика Мюллера особи, выщепляющиеся при гибридолизе, зачастую оказываются нежизнеспособными (Plötner, 2005). По мере увеличения в ПС доли гибридов, клонально передающих один и тот же геном, гибель гибридолизных особей будет все существенней снижать популяционное воспроизводство. Этот эффект может компенсироваться благодаря усложнению состава ПС. Для описания этого рассмотрим динамику трехкомпонентной ПС из родительского вида и двух линий диплоидных гибридов — с конспецифичными и гетероспецифичными гаметами (рис. 1).

Фазовое пространство (совокупность возможных состояний) такой модели можно представить в виде прямоугольного треугольника, в прямом углу которого находится популяция родительского вида, а на гипотенузе располагаются «чистые» ПС Е-типа, из двух форм гибридов в разных сочетаниях.

Реакция такой ПС на изменение ее состава зависит от ее состояния. Например, при попадании в популяцию родительского вида гибридов с конспецифичными гаметами (переход, обозначенный на рис. 1 как «а.») система вернется в исходное состояние (б.) уже в следующем поколении. Напротив, попадание гибридов с гетероспецифичными гаметами (в.) вызовет процесс повышения их доли в ПС (г.). Можно считать, что популяция родительского

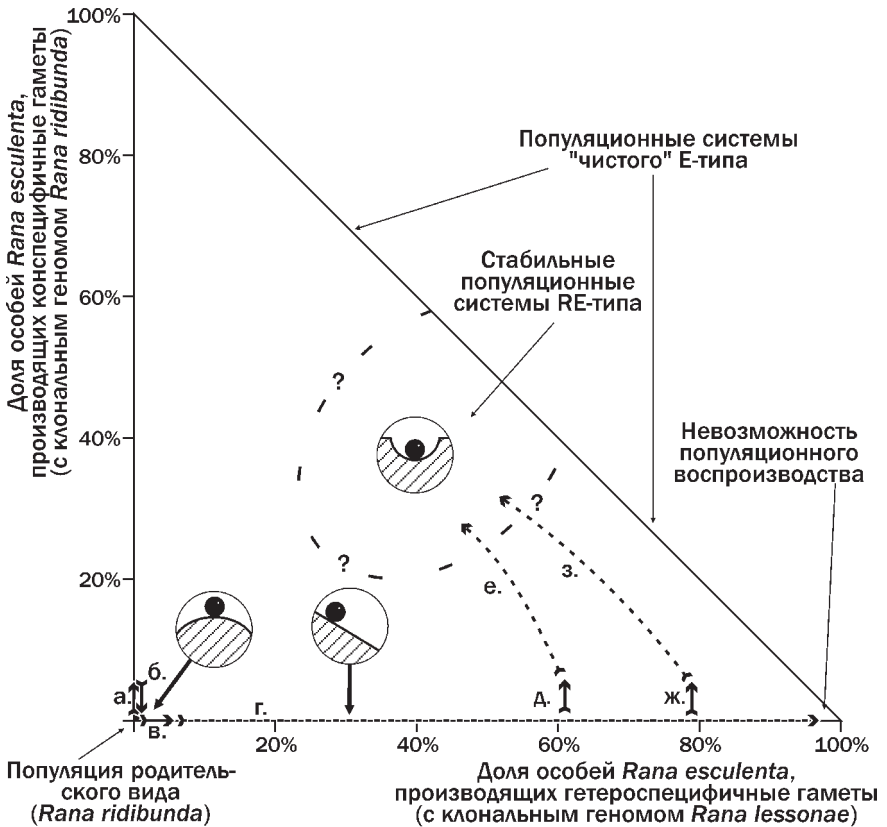


Рис. 1. Фазовое пространство состояний популяционной системы (ПС) из родительского вида (*R. ridibunda*) и двух различных линий гибридов. Обсуждаемые в тексте преобразования обозначены строчными буквами; физические аналогии устойчивости или неустойчивости ПС изображены в кругах-«врезках».

вида находится в неустойчивом состоянии, а ПС с возрастающей долей гибридов с гетероспецифичными гаметами — в переходном. Возрастание доли гибридов с конспецифичными гаметами приведет к снижению эффективности популяционного воспроизводства вследствие нежизнеспособности особей, возникающих при гибридизации. Однако такое возрастание приведет и к изменению характера частотнозависимого отбора. В этих условиях попадание в популяцию гибридов с гетероспецифичными родительскому виду гаметами (д., ж.) может вызвать переход ПС (е., з.) в стабильное состояние. В стабильном состоянии (родительский вид + разные линии гибридов) может быть найдено соотношение частот компонентов, которое при имеющейся системе скрещиваний будет воспроизводиться из поколения в поколение, возвращаясь к норме при отклонениях.

Наконец, некоторые из состояний описываемой на рис. 1 ПС не могут возникнуть естественным путем. Это относится, например, к ПС из родительского вида и значительной доли гибридов с конспецифичными ему гаметам.

Приведенные рассуждения дают основания предполагать возможность изменения состава ПС в одном местообитании во времени. Такие феномены регистрировались рядом авторов (Holenweg Peter et al., 2002; Vorburger, Reyer, 2003; Межжерин и др., 2005). Один из таких примеров — изменение лягушек Иськова пруда в окрестностях биостанции Харьковского университета. В 1995—1996 гг. Г. А. Лада (1998) обнаружил здесь «чистую» ПС E-типа из гибридов обоих полов. В 2006 году эта система перешла к R-Em-типу, состоит почти исключительно из гибридных диплоидных самцов и зависит в своем воспроизводстве от миграции единичных самок *R. ridibunda* из других местообитаний (Шабанов и др., 2006).

На основании таких данных харьковские батрахологи предложили общую «карту» (рис. 2) возможных преобразований ПС *R. esculenta* complex (Шабанов и др., 2006). «Карта» упрощена, так как не учитывает ассортативности в скрещиваниях, различий мужских и женских клональных геномов, влияния местообитаний, а также наличия гибридных особей, способных одновременно производить гаметы обоих родительских видов (Боркин и др., 2005). В рамках «карты» не рассматривается происхождение различных клональных линий гибридных форм и источник их появления в изучаемой популяционной системе.

Преобразования ПС на рис. 2 отличаются по своему характеру. Некоторые из них являются результатами случайных отклонений, компенсируемых дальнейшим развитием системы. Таков переход, показанный пунктирной стрелкой, и таковы многие из воздействий, оказываемых на ПС на других этапах. Пользуясь терминологией рациональной природоохранной этики (Кравченко, Шабанов, 2005), эти процессы можно считать стохастическими. Большинство показанных на рис. 2 преобразований — результат закономерного развития ПС, зависящего от свойств клонально передающихся геномов и других факторов (сплошные стрелки на схеме). Эти процессы можно считать детерминированными. Наконец, третья группа преобразований отражает приобретение ПС устойчивого состояния (полужирные стрелки на схеме). На эти переходы влияют и случайные факторы (появление новых линий гибридов), и внутренняя логика развития самих популяционных систем. Такие преобразования ведут к новому качеству ПС, и их невозможно предсказать заранее. Их можно считать эмергентными. Вероятно, непредсказуемость таких переходов является одним из факторов, объясняющих высокое разнообразие ПС лягушек E-типа, регистрируемое в естественных местообитаниях (Christiansen e.a., 2005).

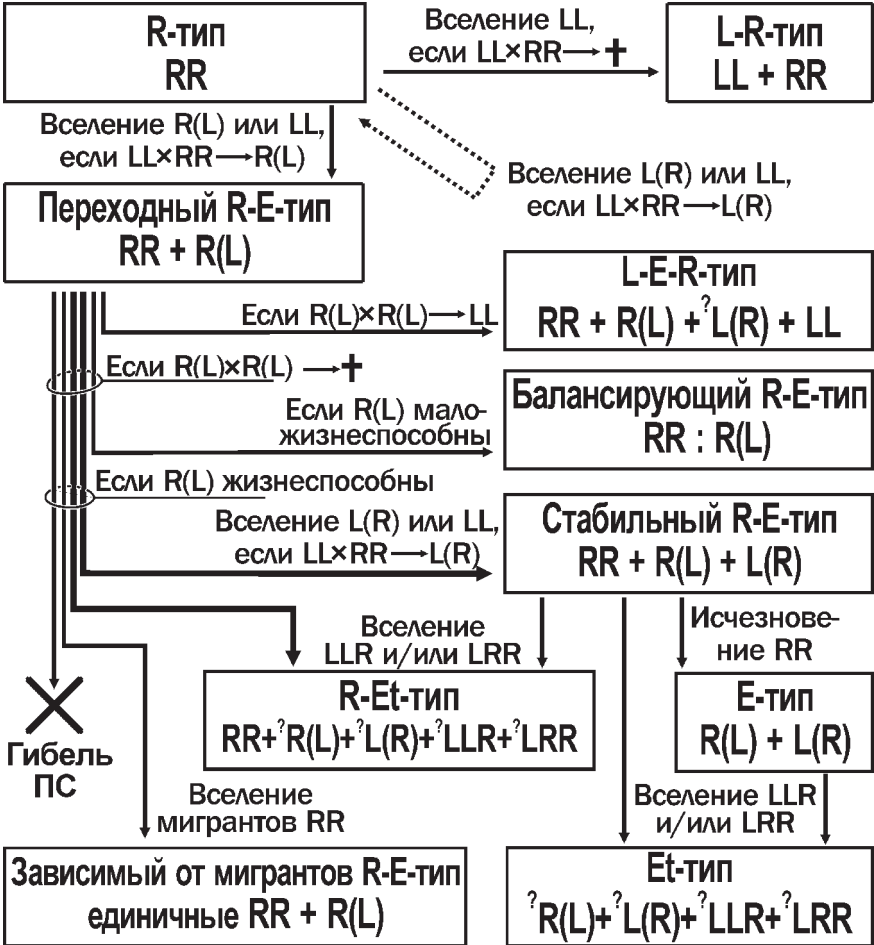


Рис. 2. «Карта» возможных путей трансформации популяционных систем *R. esculenta* complex, начинающихся с популяции *Rana ridibunda* (по: Шабанов и др., 2006, с изменениями). В обозначениях генотипов гибридных лягушек клональный геном взят в скобки (например, R(L) – диплоидные гибриды, клонально передающие геном *Rana lessonae*).

Наличие определенной непредсказуемости ставит преобразование ПС зеленых лягушек в один ряд с такими процессами естественного развития, как онтогенез, сукцессия и филогенез.

Боркин Л. Я., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Шабанов Д. А., 2005. Массовая полиплоидия в гибридном комплексе *Rana esculenta* (Ranidae, Anura, Amphibia) на Востоке Украины // Материалы Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. Київ: Зоомузей ННПМ НАНУ. С. 23—26.

- Кравченко М. А., Шабанов Д. А., 2005. Оценка уникальности популяций *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (Amphibia, Anura) с точки зрения рациональной экологической этики // Вісник Дніпропетровського університету. № 3/2. С. 91—95.
- Лада Г. А., 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов. С. 88—109.
- Лада Г. А., 1998. О необходимости сохранения уникальных «чистых» популяций диплоидной съедобной лягушки (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) в Белгородской и Харьковской областях // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов. Пенза. С. 333—335.
- Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Некрасова О. Д., Куртяк Ф. Ф., Жалай Е. И., 2005. Пространственная структура гибридогенного комплекса зеленых лягушек *Rana esculenta* (Anura, Ranidae) на территории Украины // Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. Киев: Зоомузей ННПМ НАНУ. С. 110—144.
- Хедрик Ф., 2003. Генетика популяций. М.: Техносфера. 592 с.
- Шабанов Д. А., Зиненко А. И., Коршунов А. В., Кравченко М. А., Мазена Г. А., 2006. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы // Вісник ХНУ ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. Вип. 3 (№ 729). С. 208—220.
- Christiansen D. G., Fog K., Pedersen B. V., Boomsma J. J., 2005. Reproduction and hybrid load in all-hybrid populations of *Rana esculenta* water frogs in Denmark // Evolution. V. 59. № 6. P. 1348—1361.
- Holenweg Peter A.-K., Reyer H.-U., Abt Tietje G., 2002. Species and sex ratio differences in mixed populations of hybridogenetic water frogs: the influence of pond features // Ecoscience. V. 9. P. 1—11.
- Plötner J., 2005. Die westpaläarktischen Wasserfrösche. Bielefeld: Laurenti-Verlag. 161 s.
- Uzzell T. M., Berger L., 1975. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and their hybridogenic associate *Rana esculenta* // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. V. 127. P. 13—24.
- Vorburger C., Reyer H.-U., 2003. A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs? // Conservation Genetics. Vol. 4. P. 141—155.

ЗЕМНОВОДНЫЕ ВОЛЖСКИХ ОСТРОВОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ГРАНИЦАХ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В. А. Кривошеев

Ульяновский государственный университет

AMPHIBIANS OF VOLGA ISLES OF THE KUIBYSHEV RESERVOIR IN THE ULYANOVSK REGION

V. A. Krivosheev

Ulyanovsk State University

There are 6 species of amphibians from 4 families on the isles of Kuibyshev reservoir. *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo viridis*, *Rana arvalis*, *Rana lessonae* and *Rana ridibunda* are the most numerous species. Species diversity of amphibians on the isles is much lower in comparison with continental one. They differ in mixed species structure when there are different ecological species within one place.

В акваториях водохранилищ Волжско-Камского каскада насчитывается более 3000 островов, общая площадь которых при нормальном подпорном уровне достигает свыше 1000 квадратных километров. В Куйбышевском водохранилище их число достигает 800. Столь обширные сухопутные территории сохранились в акватории Куйбышевского водохранилища как останцы наиболее высоких геоморфологических пойменных и террасных структур бывшей речной долины р. Волги. Острова являются удобными территориями для различных экологических, эволюционно-экологических и популяционно-генетических исследований. В водно-болотных угодьях островов воспроизводится около 40%, а в предпромысловый период и период миграции концентрируется до 90% водно-болотных птиц (Бойко и др., 1997). Острова с прилегающими мелководьями в акватории равнинных водохранилищ выполняют важные экологические функции как резерваты генофонда растительного и животного мира бывших речных долин, как «рефугиумы» биологических ресурсов, как санирующий фактор среды.

На многих островах с момента их заполнения в 1953—1957 гг., когда ложе Куйбышевского водохранилища заполнялось до проектной отметки, не проводились научные исследования, не составлялись кадастровые списки амфибий и рептилий, не изучалось влияние затопления пойменных экосистем р. Волга на этих наземных позвоночных.

В хозяйственное пользование острова Куйбышевского водохранилища начали активно вовлекаться с первых лет образования водохранилища, и этот фактически неконтролируемый процесс их антропогенной экспансии постоянно возрастает. Причем эксплуатация островов (сенокос, пастьба,

карьерная разработка и добыча песчано-гравийной массы, охота, рыбная ловля) ведется экстенсивно и без всякого научного обоснования. Отсутствие полной научной информации по батрахо-герпетофауне островов Куйбышевского водохранилища заставило нас заняться этими исследованиями.

Материал и методика. В весенне-летний полевой сезон 2004—2006 гг. нами были проведены работы по изучению герпетофауны Банных, Головкинских, Пальцинского, Красноярского островов, а также группы безымянных островов, располагающихся в Старомайнском, Кременском, Мелекесском заливах с целью выявления видового состава амфибий, редких и краснокнижных видов.

Количественный учет проводился на заложенных маршрутных линиях. Ширина трансекты составляла, в зависимости от биотопа, от 2 до 6 метров при протяженности от 1 до 7 километров. Для определения плотности локальных популяций пресмыкающихся применяли площадочные учеты (Динесман, Калецкая, 1952; Даревский, 1987; Щербак, 1989).

Результаты и обсуждение. Головкинские острова располагаются на территории Старомайнского административного района, в 2—3 км к югу от Старомайнского залива напротив д. Малиновки, и включают в себя 7 островов при подпорном уровне 53 м. В зависимости от срабатывания уровня при отметке 49 м на водохранилище число островов может достигать 11. Пальцинский остров располагается на административной территории Ульяновского района. Банные острова располагаются на административной территории Чердаклинского района, остров Красноярский — на административной территории Мелекесского района. Все острова представлены останцами первой надпойменной террасы, образованными поймой и низкими позднечетвертичными аллювиальными отложениями р. Волга. Общим для этих террас является небольшая относительная и абсолютная высота (до 45—48 м абсолютной высоты), хорошая сохранность первичной аккумулятивной поверхности, не переработанной денудацией. Одним из первых обследованных островов Головкинского архипелага, имеющим крупные размеры с находящимся в западной части острова старичным озером, был остров Большое Головкино. Главными лесообразующими породами на острове являются ива белая *Salix alba* и тополь черный *Populus nigra*, которые образуют непроходимые заросли на северо-восточной оконечности острова. В западной части находится старичное озеро, густо заросшее по берегам рогозом узколистным и тростником южным. В самом озере нами были отмечены ряска малая *Lemna minor*, водокрас *Hydrocharis morsus-ranae*, сальвиния плавающая *Salvinia natans*, рдест курчавый *Potamogeton crispus*. В низинах ближе к озеру преобладают заросли рогоза узколистного *Typha angustifolia* и тростника обыкновенного *Phragmites australis*, кипрея болотного *Epilobium palustre*, дербенника иволистного *Lythrum salicaria*, чистеца болотного *Stachys palustris*, ириса водного *Iris pseudacorus*, гореца перечного *Polygonum hydropiper*. На возвышенных участках и косах пре-

обладают чертополох курчавый *Carduus crispus*, котовник кошачий *Nepeta cataria*, купырь лесной *Anthriscus sylvestris*, болиголов крапчатый *Conium maculatum*, икотник серый *Berteroa incana*, гулявник Лезеля *Sisymbrium loeselii*, полынь горькая *Artemisia absinthium*, чернокорень лекарственный *Cynoglossum officinale*, льнянка обыкновенная *Linaria vulgaris*, щавель конский *Rumex confertus*, кирказон обыкновенный *Aristolochia clematidis*, конопля сорная *Cannabis ruderalis*, белена черная *Hyoscyamus niger*, лопух большой *Arctium lappa*, хатьма тюрингинская *Lavatera thuringiaca*, переступень белый *Bryonia alba*, малина обыкновенная *Rubus idaeus*, ежевика *Rubus saxatilis*, жимолость лесная *Lonicera xylosteum*, окопник лекарственный *Symphytum officinale*, мягковолосник водный *Myosoton aquaticum*, будра плющевидная *Glechoma hederacea*, крапива двудомная *Urtica dioica*. Видовой состав растительности других исследованных островов был примерно такой же или чуть богаче, в зависимости от расположения острова и его близости к берегу.

Из земноводных на Большом Головкине нами были отмечены следующие виды: краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina*, обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus*, зеленая жаба *Bufo viridis*, остромордая лягушка *Rana arvalis*, прудовая лягушка *Rana lessonae* и озерная лягушка *Rana ridibunda*. Определение зеленых лягушек (озерная, прудовая), для достоверной идентификации которых необходимы специальные методы (Лада, 2001; Боркин, 2001), проводилось только по внешним морфологическим признакам. Этот же видовой состав отмечен на островах в Березовском, Старомайнском, Кременском, Мелекесском заливах. Отсутствовали земноводные только на одном из обследованных островов — Пальцинском острове.

Затопление Волжской поймы водами вновь образованного Куйбышевского водохранилища привело к нестабильности и колебанию подпорного уровня, изменению береговой полосы и микроклиматических условий, которые нарушили структуру всех популяционных группировок батрахофауны прибрежных участков, включая изменение видового состава и соотношения численности видов. По берегам Головкинских и Банных островов, подверженных постоянному действию северо-западных ветров и волнобою, сохранился только один вид амфибий — озерная лягушка, которая в отдельных участках проникла во вновь образованные заливы и протоки островов. Во внутренних старичных озерах сохранились прудовая лягушка и краснобрюхая жерлянка.

С усилением зарастания озера на Головкинском острове рогозом уколистым и тростником южным улучшились условия для остромордой лягушки. Данный вид стал занимать эти участки, используя их как убежища от частых северо-западных ветров. Зеленая жаба и чесночница заняли наиболее высокие песчаные гривы и возвышенности острова, используя под укрытие норы мышей, камни, сохранившиеся от фундамента хозяйственных построек, стволов поваленных ив и тополей.

Экологическая пластичность отдельных популяций амфибий на примере Головкинских островов позволяет надеяться, что, несмотря на все возрастающий антропогенный пресс, популяции амфибий смогли приспособиться к антропогенным ландшафтам. Доказательством этого положения может служить синантропизация целого ряда видов амфибий (зеленая жаба, чесночница, краснобрюхая жерлянка), которые смогли выжить и увеличить свою численность благодаря пластичности, приспособившись к резкому изменению обстановки при сохранении минимума благоприятствующих факторов.

Проведенные исследования показали, что, несмотря на небольшие размеры островов, располагающихся на акватории Куйбышевского водохранилища (так, например, остров Большое Головкино размером 1.5—2 км), на них обитают 6 видов земноводных, что само по себе уникально и требует сохранения и заповедания. Флора и фауна Головкинского, Банного архипелага и других обследованных островов с прилегающими мелководьями в акватории Куйбышевского водохранилища выполняют важные экологические функции как резерват генофонда бывшей речной долины Волги. Нами отмечена интересная закономерность: чем дальше находится остров от коренного берега, тем меньше видовой состав фауны земноводных, или он вообще отсутствует. Так, например, на острове Пальцинский нами не отмечено обитание земноводных. Видовое разнообразие островных топических группировок земноводных очень низко по сравнению с континентальными аналогами. Они отличаются смешанным видовым составом, когда в пределах одного местообитания встречаются виды с различными экологическими предпочтениями.

Развитие и сукцессия островных сообществ амфибий Куйбышевского водохранилища требует дальнейшего изучения и охраны.

Собранные на островах Куйбышевского водохранилища коллекции земноводных хранятся в естественнонаучном музее УлГУ.

Бойко В. А., Григорян Б. Р., Зайнулгабидинов Э. Р., 1997. Островные экологические системы и их функции в акватории равнинного водохранилища // Актуальные экологические проблемы республики Татарстан. Тезисы докладов 3 республиканской научной конференции. Казань. С. 146—147.

Боркин Л. Я., 2001. Видообразование, гибридизация и полиплоидия у земноводных Палеарктики // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Пушино — М.: Изд-во МГУ. С. 46—48.

Даревский И. С., 1987. Методы изучения рептилий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 25—32.

Динесман Л. Г., Калецкая М. И., 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР. С. 329—341.

- Лада Г. А.*, 2001. Смешанные популяционные системы REL–типа зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в пойменных биогеоценозах реки Воронеж (Липецкая и Тамбовская области) // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Пущино — М.: Изд-во МГУ. С. 154—157.
- Щербак Н. Н.*, 1989. Развитие систематики земноводных и пресмыкающихся в СССР // Вопросы герпетологии: Автореф. докладов 7 Всесоюзной Герпетол. конф. Киев: Наукова думка. С. 297—299.

СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ КРЕСТЦОВОГО ОТДЕЛА ПОЗВОНОЧНИКА У *Hymenochirus boettgeri* (ANURA, PIPIDAE)

Ю. И. Кружкова

Санкт-Петербургский государственный университет

THE STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF SACRAL REGION OF VERTEBRAL COLUMN IN *Hymenochirus boettgeri* (ANURA, PIPIDAE)

Yu. I. Kruzhkova

St. Petersburg State University

In the most of anuran species one can find a single sacral vertebra. However, in some representatives of Bufonidae, Pipidae and Palaeobatrachidae the sacrum, consisted of several vertebrae, was described. Among variants of such compound sacrum there are structures in which the boundaries between the elements they consist of are almost undetectable (*Hymenochirus boettgeri*, *Oreophrynella quelchii*). The lack of boundaries produces friction among morphologists concerning the number of diapophyses pairs contribute to these constructions. All suggestions were based on the descriptions of sacrum of adult specimen. We had obtained the opportunity to investigate the development of this enigmatic structure in *Hymenochirus boettgeri*. The investigation was carried out on cleared and stained specimen as well as on serial histological sections. Altogether 40 larvae and 27 newly metamorphosed frogs of this species were examined. The true sacral diapophyses in *H. boettgeri* were shown to be developed at only one vertebra (VII-th). They appeared to demonstrate the unique type of development, which has never been described in any other amphibian before. The unusual for Anura relative position of septa and neural ganglia results in the split of sacral septa. Thus, their collagen fibers contact with two adjacent neural arches (VII-th and VIII-th). The sacral processes developing on the basis of these fibers form the bridges between two vertebrae at each body side. As the distal caudal edges of definitive sacral processes closely approach the VIII-th prezygapophyses, during total skeleton examination they could be mistakenly identified as second pair of sacral diapophyses.

Введение. Для Анура, как и для всех современных амфибий, характерно наличие одного крестцового позвонка (Ромер, Парсонс, 1992). Однако у некоторых представителей бесхвостых амфибий из семейств Bufonidae, Pipidae и Palaeobatrachidae описан так называемый сложный крестец, или синсакрум (Spinar, 1972; Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976; Cannatella, Trueb, 1988 и др.). Под сложным крестцом у амфибий подразумевается такое строение крестцового отдела позвоночника, при котором в образовании крестцового крыла участвуют поперечные отростки нескольких позвонков и при этом как сами отростки, так и невральные дуги и тела позвонков, входящих в синсакрум, в той или иной степени слиты друг с другом (Коваленко, 2000).

По степени слияния все варианты синсакрума *Anura* можно разделить на две группы: те, при которых границы между крестцовыми позвонками хорошо различимы (*Osornophryne bufoniformes* (Bufonidae), виды рода *Palaeobatrachus* (Palaeobatrachidae)), и те, при которых эти границы отсутствуют (*Osornophryne percrassa*, *O. quelchii* (Bufonidae), виды родов *Hymenochirus* и *Pseudhymenochirus* (Pipidae)). Единственным свидетельством того, что крестец форм, относящихся ко второй группе, состоит из несколько позвонков, является наличие выходов спинномозговых нервов в медиальной части этой структуры (Trueb, 1973).

Отсутствие четких границ между элементами, входящими в подобные конструкции, является причиной разногласий относительно их описания. Часть исследователей (Noble, 1926; Дубинин, 1949; Lynch, 1973) считает, что необычно большая площадь крестцовых крыльев формируется за счет объединения поперечных отростков нескольких позвонков на ранних стадиях онтогенеза, но расходятся во мнениях относительно количества их пар. Например, крестец *Oreophrynella quelchi* был описан, как состоящий из двух (Noble, 1926) и четырех (Дубинин, 1949) пар. Крестец *Hymenochirus boettgeri* тоже имеет несколько описаний: Дубинин (1949) считал, что он состоит из трех, Линч (Lynch, 1973) — из двух пар поперечных отростков. Другая часть исследователей (Коваленко, 2000; Коваленко, Данилов, 2006) полагает, что крестцовые отростки развиваются только на одном позвонке, а разрастающаяся костная манжетка, объединяя их с уростилом, формирует основную часть крестцового крыла. Выходы же спинномозговых нервов, по мнению этих авторов, могут обозначать границы между хвостовыми невральными дугами, образующими гребень уростиля. Кроме того, сама возможность слияния крестцовых отростков на ранних стадиях развития некоторыми морфологами подвергается сомнению (Коваленко, 2000). В индивидуальной изменчивости у *Anura* довольно часто встречаются варианты, когда крестцовые диапофизы развиваются на двух туловищных позвонках или на последнем туловищном позвонке и на уростиле. Казалось бы, это первый шаг к образованию сложного крестца. Однако, по данным Коваленко (1992), при таких аномалиях отростки соседних позвонков всегда развиваются автономно. Таким образом, если мы принимаем, что сложный крестец образуется путем слияния позвонков и их отростков на ранних стадиях онтогенеза, мы должны признать, что эта структура представляет собой уникальный случай: современная норма строения, не воспроизводимая в индивидуальной изменчивости отряда.

Надо отметить, что развитие синсакрума амфибий никогда не изучалось. Разные предположения о его ходе были сделаны только на основе данных по дефинитивному строению. Однако на взрослых особях, у которых костная манжетка довольно толстая, определить, какой путь морфогенеза привел именно к этому результату, очень трудно. Очевидно, что разрешить

вопрос о природе этой загадочной структуры можно только, изучив ее онтогенез, что и явилось задачей данного исследования.

Материал и методика. Строение и развитие сложного крестца исследовано на гистологических и тотально окрашенных препаратах *Hymenochirus boettgeri*. Для сравнения был использован материал по развитию простого крестца *Rana temporaria* (Ranidae), *Xenopus laevis* (Pipidae) и *Bombina bombina* (Discoglossidae) из коллекции кафедры зоологии позвоночных Санкт-Петербургского Государственного Университета (табл. 1). Также к анализу были привлечены препараты из коллекции морфологических аномалий той же кафедры, насчитывающей несколько сотен экземпляров разных видов *Anura*. Весь материал, в том числе и аномальные особи, были получены при нормальных условиях выращивания, без применения каких-либо экстремальных внешних воздействий. Стадии личинок определялись по таблицам нормального развития *Rana temporaria* (Дабагян, Слепцова, 1975).

Для изготовления просветленных тотальных препаратов, дифференцированно окрашенных на хрящ и кость (Wassersug, 1976), использован фиксированный в формалине материал (разведение 1:9). Для приготовления гистологических препаратов были использованы объекты, фиксированные в 4% формалине или в жидкости Буэна. Парафиновые срезы толщиной 10 мкм окрашивались гематоксилином Делафильда (или гематоксилином Харра) и эозином.

Результаты и обсуждение. Начальные этапы развития крестца у *R. temporaria*, *X. laevis* и *B. bombina* проходят по единому плану (Кружкова, 2006). От невральнoй дуги отходит диапофиз и растет медиолатерально вдоль расширяющейся септы. Если время закладки и начального роста отростка совпадает с метаморфозом мышечной системы (когда первичные миомеры разрушаются) и отросток развивается в относительно свободном пространстве, он будет широким (*X. laevis*, *B. bombina*). Если же основной рост диапофиза проходит до метаморфоза, окружающие его миомеры будут ограничивать его рост в ширину, и он разовьется в узкую цилиндрическую структуру (*R. temporaria*). Параллельно с ростом поперечных отростков в межсептальном пространстве идет формирование межпоперечных мышц (*musculi intertransversarii*). Эти мышцы формируются между первой и второй парой крестцовых диапофизов и при аномалии «двойной крестец» у

Таблица. 1. Материал по нормальному развитию крестца бесхвостых амфибий.

Вид	Тотальные препараты (экз.)		Гистологические препараты (экз.)	
	ст. 46-54	постметаморфозные	ст. 39-54	постметаморфозные
<i>Bombina bombina</i>	10	10	10	3
<i>Hymenochirus boettgeri</i>	10	25	30	2
<i>Rana temporaria</i>	10	10	40	3
<i>Xenopus laevis</i>	60	10	40	3

V. bombina. Очевидно, их присутствие в определенной степени препятствует слиянию хряща соседних отростков.

Седьмой диапофиз *H. boettgeri* (он же первый крестцовый) закладывается задолго до метаморфоза на 45 стадии, когда вся первичная мускулатура еще цела. Но, в отличие от выше приведенной схемы, он растет не только в длину, вдоль септы, но и в ширину, между нервной трубкой и миомером. Рост в ширину происходит за счет включения хрящом отростка мезенхимных клеток, сидящих на коллагеновых волокнах, которые соединяют седьмую септу с презигапофизарной частью восьмой дуги. Чуть позже, на стадии 46—47, начинается охрящевение мезенхимы, лежащей на каудальном конце этого скопления (рис. 1). Так закладывается структура, которую мы на тотальных препаратах идентифицируем, как второй крестцовый отросток (или восьмой диапофиз). Поскольку его закладка происходит напротив середины миомера, он не имеет возможности расти медиолатерально, вдоль септы, и до разрушения первичной мускулатуры остается очень коротким. Основной рост VIII диапофиза идет в каудокраниальном направлении навстречу VII диапофизу, с которым он вскоре и сливается. Интересно, что между крестцовыми отростками *H. boettgeri* не формируются *m. intertransversarii*, и мезенхимное скопление, по которому они растут, целиком переходит в хрящ. Известно много факторов, определяющих направление дифференцировки мезенхимных клеток (Buxton et al., 2002; Arensen et al., 2004). Топография субстрата (например, периодичность волокон коллагеновой сетки), на котором они сидят, считается одним из основных (Anersen et al., 2004). По нашим данным, совпадающим с данными других исследователей (Malgorzata, 2001), мускулатура никогда не образуется на основе септальных коллагеновых волокон. Суммируя вы-

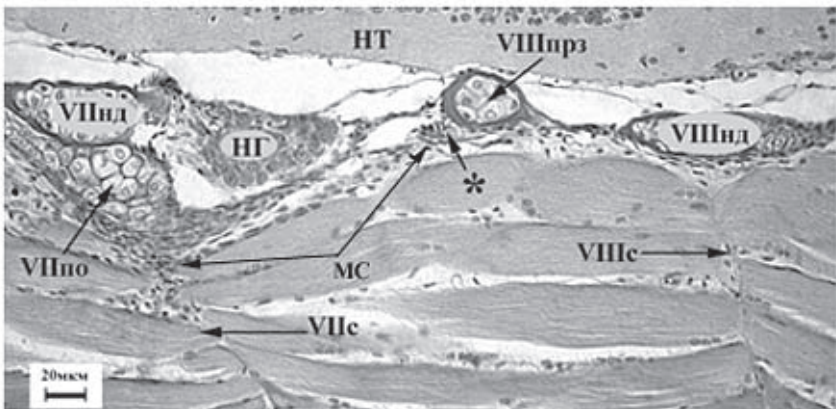


Рис. 1. Фронтальные срезы крестцовой области личинок *Hymenochirus boettgeri*, находящихся на стадиях 47 (а) и 54 (б).

шесказанное, можно предположить, что септальный коллаген, по которому растут скелетные элементы, существенно отличается от того, что лежит между септами, и на основе которого формируется мускулатура. Тот факт, что между поперечными отростками VII и VIII позвонков *H. boettgeri* нет мышц, может говорить о том, что коллаген, по которому они растут, является коллагеном септы. К какой же септе он относится и почему ее волокна соединяют части соседних дуг?

Исследования ранних стадий развития *H. boettgeri* показали, что взаимное расположение закладок невральных дуг и нервных ганглиев в разных участках тела личинки разное. Так, в передней части туловища, например, на уровне III и IV сегментов (рис. 2 а) ганглии лежат практически на равном расстоянии от септ. Чем каудальнее расположен сегмент, тем краниальнее смещен ганглий внутри него. Это происходит потому, что расстояние между ганглиями у *H. boettgeri* немного меньше, чем расстояние между септами. От переднего конца туловища к заднему эта разница в длине мышечных и невральных сегментов накапливается, так что VII ганглий смещается краниально настолько, что оказывается лежащим как раз на уровне VII септы (рис. 2 б). Вклиниваясь между волокнами, он делит ее на две части. На основе первой части образуется VII невральная дуга и VII поперечный отросток. Вторая часть направляется к презигапофизу VIII дуги и на основе ее волокон формируется мезенхимное скопление, по которо-

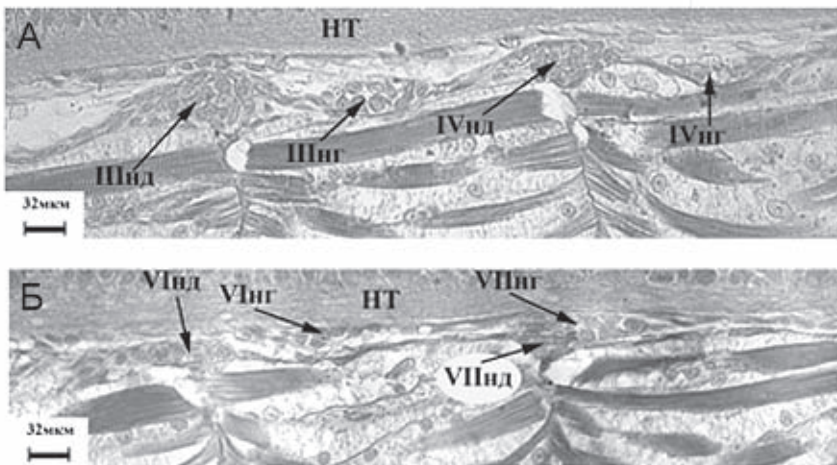


Рис. 2. Фронтальные срезы через переднюю (а) и заднюю (б) части туловища личинки *Hymenochirus boettgeri*, находящейся на стадии 40.

Буквенные обозначения на рисунках: МС – мезенхимное скопление, НГ – нервный ганглий, нд – невральная дуга, НТ – нервная трубка, по – поперечный отросток, прз – презигапофиз, с – септа, * – охрящевание мезенхимы; римскими цифрами обозначены порядковые номера элементов.

му растут поперечные отростки. Таким образом, пространство, в котором формируется основная часть крестцового крыла *H. boettgeri*, является, по сути, пространством одной (VII) септы.

Смещение ганглиев к краниально лежащей септе в последних туловищных сегментах наблюдается у всех исследованных нами видов *Anura*. Но у *R. temporaria*, *X. laevis* и *B. bombina* оно выражено в гораздо меньшей степени, чем у *H. boettgeri*. Максимальное сближение этих структур у первых трех видов приходится на область IX септы, но даже здесь ганглий не вклинивается между ее волокнами.

Итак, возникает вопрос: можем ли мы считать структуру, образующую каудальную часть крестцового крыла *H. boettgeri*, поперечным отростком VIII позвонка? Надо отметить, что общепринятого определения поперечного отростка не существует. Однако большинство исследователей сходятся на том, что поперечный отросток — это образование, отходящее от основной части невральнoй дуги и растущее вдоль септы (Борхвардт, 1982). Учитывая то, что структура, о которой идет речь, закладывается вдали от основной части VIII невральнoй дуги, на презигапофизе, и никак не контактирует с VIII септой (рис. 1), мы можем заключить, что под определение поперечного отростка VIII позвонка она не подходит. Тот факт, что она развивается на основе волокон VII септы и сливается без следа с VII поперечным отростком, на мой взгляд, говорит в пользу того, что это образование следует рассматривать, как дистальный (каудальный) конец VII диапофиза.

Заключение. Таким образом, результаты анализа показали, что развитие крестца *H. boettgeri* не соответствует ни одному из предложенных сценариев этого процесса. Настоящие крестцовые, сочленяющиеся с подвздошными костями, отростки у этого вида несет только один позвонок — предпоследний туловищный. Большее, чем у остальных *Anura*, несоответствие длин мышечного и невральнoго сегментов приводит к образованию уникальной топографии пространства, в котором развиваются эти скелетные элементы. В результате, крестцовые отростки *H. boettgeri* по направлению роста, характеру охрящевения и дефинитивному положению относительно осевого скелета существенно отличаются от диапофизов других *Anura*.

Борхвардт В. Г., 1982. Морфогенез и эволюция осевого скелета. Л.: Изд-во ЛГУ. 144 с.

Дабагян Н. В., Слепцова Л. А., 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* // Объекты биологии развития. М. С. 442—462.

Дубинин В. Б., 1949. Изменения шейного отдела позвоночника животных в филогенезе и оттогенезе // Журн. общ. биол. Т. 10. С. 42—75.

Коваленко Е. Е., 1992. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий. СПб.: Изд-во СПбГУ. 142 с.

- Коваленко Е. Е., 2000. Строение крестцово-уростильного отдела в семействе Pipidae (Amphibia, Anura) // Зоол. журн. Т. 78. № 1. С. 57—69.
- Коваленко Е. Е., Данилов И. Г., 2006. Разнообразие крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 1. Фактическое разнообразие крестца у буфонид // Зоол. журн. Т. 85. № 4. С. 500—516.
- Кружкова Ю. И., 2006. Преобразование личиночной мускулатуры и формирование крестца у Anura // Зоол. журн. Т. 85. № 8. С. 959—970.
- Ромер А., Парсонс Т., 1992. Анатомия позвоночных. Пер. с англ. М.: Мир. 358 с.
- Arensen S., Mosler S., Larsen N., Gadegaard N., Purslow P., Lawson M., 2004. The effects of collagen type I topography on myoblasts in vitro // Connect Tissue Res. V. 45. № 4—5. P. 238—247.
- Buxton P., Edwards Ch., Archer Ch., Francis-West Ph., 2002. Growth/Differentiation Factor-5 (GDF-5) and Skeletal Development // The Journal of Bone and Joint Surgery (American). V. 83. P. 23—30.
- Cannatella D. C., Trueb L., 1988. Evolution of pipoid frogs: morphology and phylogenetic relationships of *Pseudhymenochirus* // J. Herpet. V. 22. № 4. P. 439—456.
- Lynch I., 1973. The transition from archaic to advanced frogs // Evolutionary biology of the anurans. Columbia: University of Missouri. Press. P. 133—182.
- Noble G. K., 1926. The pectoral girdle of the brachycephalid frogs // Amer. Mus. Novitates. V. 230. P. 1—14.
- Malgorzata D., 2001. Myotomal myogenesis in two pipids *Hymenochirus boettgeri* and *Xenopus laevis* (Amphibia, Anura) with special reference to the role of mesenchymal cells // J. Morphol. 2001. V. 248. № 3. P. 258.
- Ruiz-Carranza P. M., Hernandez-Camacho J. I., 1976. *Osornophryne*, genero nuevo de anfibios bufonidos de Colombia y Ecuador // Caldasia. № 11. P. 93—148.
- Spinar Z. V., 1972. Tertiary frogs from Central Europe. Prague. P. 1—286.
- Trueb L., 1973. Bones, frogs and evolution // Evolutionary biology of the Anurans. Columbia, Missouri. P. 65—132.
- Wassersug R., 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates // Stain. Techn. V. 51. P. 131—134.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ АНАЛЬНЫХ ПОР ДЛЯ ОЦЕНКИ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ПОПУЛЯЦИЮ ПИСКЛИВОГО ГЕККОНЧИКА (*Alsophylax pipiens*) В БОГДИНСКО–БАСКУНЧАКСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

К. А. Кудрявцева, Г. В. Полюнова

Российский университет дружбы народов, Москва

FLUCTUATING ASYMMETRY OF ANAL PORES FOR ESTIMATION OF THE ANTHROPOGENIC INFLUENCE ON THE *Alsophylax pipiens* POPULATION IN BOGDINSKO–BASKUNCHAKSKI STATE NATURE RESERVE

K. A. Koudriavtseva, G. V. Polynova

Russian Peoples' Friendship University, Moscow

The investigation of asymmetry of anal pores in *Alsophylax pipiens* population showed that there is fluctuating asymmetry as well as insignificant part of directed asymmetry in the population. Index (dispersion) of fluctuating asymmetry of juvenile lizards is higher than the one of adults. Fluctuating asymmetry in males is twice higher than in females. Fluctuating asymmetry correlates with anthropogenic pressure on the population: maximal number of tourist groups on the population territory was followed by the high rate of the asymmetry index next year.

Пискливый геккончик (*Alsophylax pipiens*) — единственный вид семейства *Gekkonidae*, обитающий на территории Российской Федерации. Он относится к редким видам, занесенных в Красную Книгу РФ (категория 3). Ареал вида в целом совпадает с границей степной и пустынной зон (Щербак, Голубев, 1986). Изолированная и единственная в России популяция пискливого геккончика живет на самой западной границе дизъюнктивного ареала, на горе Большое Богдо (северо-восток Астраханской области). Именно здесь пискливый геккончик был впервые описан в 1813 году русским ученым-путешественником Петром Симоном Палласом.

В 1997 году окрестности озера Баскунчак и гора Большое Богдо вошли в состав территории Богдинско–Баскунчакского государственного природного заповедника. Уникальная популяция пискливого геккончика оказалась одним из объектов охраны.

Гора Б. Богдо является красивейшей ландшафтной точкой всего региона и служит местом традиционного туризма и паломничества. Несмотря на создание заповедника, рекреационная нагрузка на территорию осталась достаточно высокой даже в результате посещения официальных туристических групп, сопровождаемых сотрудником заповедника, не говоря уже о многочисленных случаях нарушения заповедного режима (табл. 1). К сожа-

лению, наиболее посещаемой территорией является вершина горы Богдо, на которой расположена часть площади популяции пискливого геккончика. Согласно нашим данным, максимумы посещений наблюдаются в мае и в конце июля — начале августа. Эти периоды как раз приходятся на сезон размножения пискливого геккончика и время выхода молоди.

Наши исследования богдинской популяции этого вида начались на второй год создания заповедника. Предложенные в настоящей работе материалы были собраны в полевые сезоны 2000—2003 гг.

Цель исследования: создание научной базы для сохранения вида. Для реализации этой цели мы проводили мониторинг основных экологических характеристик популяции, изучение степени и характера антропогенной нагрузки на места обитания геккончика и ее влияние на животных.

В опубликованных работах (Polynova, Polynova, 2002; Полынова и др., 2003) мы уже писали о высоком уровне аутоотомия хвоста пискливого геккончика в пределах наиболее посещаемой части популяции. В последние годы было отмечено и изменение границ территории: она сместилась с вершины горы Большое Богдо на ее крутые склоны северо-восточной и восточной экспозиции, куда туристы обычно не спускаются.

Материалы и методика. Кроме этих объективных изменений, мы хотели выяснить, существуют ли последствия антропогенной нагрузки на уровне организма. Наиболее зарекомендовавшей себя в этом плане методикой служит показатель флуктуирующей асимметрии — выражение особой формы внутривидового разнообразия, которая возникает нерегулярно и выражается в незначительных отклонениях от строгой билатеральной симметрии тела (Dahlberg, 1943; Захаров, 1987). Оценка ненаправленной асимметрии позволяет обнаружить последствия даже незначительных воздействий на природные популяции (отклонений параметров среды от фонового состояния), которые еще не сказываются или почти не сказываются на жизнеспособности организмов. Это открывает возможность обнаружения популяций, которые существуют при неоптимальных условиях, так как различия между сторонами, обусловленные некоторым нарушением стабильности развития, не контролируются естественным отбором (Astaufoff, 1930; Животовский, 1980). Влияние антропогенной (рекреационной) нагрузки на показатель флуктуирующей асимметрии, вероятно, опосредо-

Таблица 1. Рекреационная нагрузка на территорию заповедника.

Сезон исследований	Количество посетителей	Количество транспортных средств
1998 (май — октябрь)	616	28
1999 (март — октябрь)	1654	59
2000 (апрель — август)	1769	81
2001 (апрель — август)	955	46

ванно связано со стрессом, который испытывают животные при воздействии неблагоприятных факторов внешней среды.

Показатель флуктуирующей асимметрии достаточно широко используется для выявления нестабильности развития в отношении различных объектов живой природы в ботанике и зоологии (Astauroff, 1930; Reeve 1960; Fox, 1975; Захаров, 1987). Например, для рода *Lacerta* разработана методика определения показателя флуктуирующей асимметрии по нескольким признакам фолидоза.

У пискливого геккончика нами также были проанализированы основные признаки фолидоза. В результате этого анализа в качестве объекта исследования были выбраны анальные поры. Предлагаемые материалы были собраны за пять полевых сезонов 2000—2003 гг., выборка составила 489 особей (табл. 2).

Результаты и обсуждение. Для оценки величины флуктуирующей асимметрии в группе особей определяли величину дисперсии различий между сторонами от нуля, либо от некоторого среднего различия между сторонами. При этом выявлялась величина среднего различия между сторонами, что необходимо для обнаружения направленности асимметрии, а также получалась точная количественная оценка величины флуктуирующей асимметрии даже при наличии направленной асимметрии (Захаров, 1987). Поскольку значения среднего различия в исследуемой нами популяции были незначительны или равны нулю, мы сделали вывод об отсутствии или незначительности величины направленной асимметрии в популяции (Урбах, 1964).

Флуктуирующей асимметрии соответствует нормальное распределение различий между сторонами, то есть среднее и модальное значение должны быть равны нулю, что и наблюдается в исследуемый период. Модальные значения всех выборок равны нулю, а средние значения либо равны нулю, либо около нуля (от $-0,23$ до $0,05$), что подтверждает нашу гипотезу о случайности различия в количестве анальных пор между сторонами и преобладании случайности над общей изменчивостью признака.

Таким образом, для популяции было характерно наличие как направленной (доля ее незначительна), так и ненаправленной асимметрии.

Таблица 2. Размер выборок в разные сезоны исследования.

Сезон исследований	Всего	Самцы	Самки	Неполовозрелые особи
Август 2000	82	41	26	15
Май 2001	156	67	59	30
Август 2001	35	25	10	0
Май 2002	151	57	65	29
Май 2003	65	25	32	8

Частота проявления асимметрии в популяции в исследуемые сезоны колебалась незначительно, в пределах 29—38% (табл. 3). Максимальная величина приходилась на 2001 год, т. е. на год, следующий за максимумом посещений территории заповедника.

При оценке величины флуктуирующей асимметрии в разных возрастных и половых группах нами были выявлены определенные закономерности.

Во-первых, в целом у неполовозрелых особей дисперсия флуктуирующей асимметрии была выше, чем у взрослых (табл. 4). Вероятно, это было связано с тем, что особи с максимальным отклонением от оптимального состояния были менее жизнеспособны. Однако некоторую роль в этой разнице могло играть и неполное формирование пор некоторых неполовозрелых животных.

Таблица 3. Общая характеристика частоты и дисперсии флуктуирующей асимметрии анальных пор по сезонам исследования.

Сезон исследований	Дисперсия флуктуирующей асимметрии	Частота проявления асимметрии (%)
Август 2000	0.018±0.002	33
Май 2001	0.037±0.007	38
Август 2001	0.055±0.009	29
Май 2002	0.011±0.001	33
Май 2003	0.009±0.001	35

Таблица 4. Дисперсии флуктуирующей асимметрии анальных пор в разных половых и возрастных группах.

Сезон исследований	Пол и возраст	Дисперсия флуктуирующей асимметрии
Август 2000	♀♀	0.016 ± 0.003
	♂♂	0.038 ± 0.006
	Sad	0.053 ± 0.014
Май 2001	♀♀	0.280 ± 0.036*
	♂♂	0.020 ± 0.002
	Sad	0.037 ± 0.007
Август 2001	♀♀	0.033 ± 0.010*
	♂♂	0.057 ± 0.011
Май 2002	♀♀	0.0025 ± 0.0003
	♂♂	0.030 ± 0.004
	Sad	0.019 ± 0.004
Май 2003	♀♀	0.0018 ± 0.0003
	♂♂	0.008 ± 0.002
	Sad	0.237 ± 0.097*

*Значения не достигают достоверности по первому порогу критерия Стьюдента и не учитывались для дальнейшего анализа

Во-вторых, у самцов величина асимметрии была примерно в два раза выше, чем у самок. Здесь, очевидно, проявился известный для многих видов животных более низкий уровень адаптивности самцов.

В-третьих, прослеживалась определенная связь величины асимметрии с уровнем антропогенной нагрузки. Величина флуктуирующей асимметрии возрастала на следующий год после сезонов с максимальным количеством посещений территории заповедника (последствия 1999 и 2000 гг.) (табл. 1, 4). Следует сразу оговориться, что, несомненно, на величину асимметрии действовало достаточно большое количество неблагоприятных факторов внешней среды (хищники, болезни и др.) и антропогенная нагрузка лишь один из них.

Выводы.

1. Для богдинской популяции пискливого геккончика характерно наличие как направленной, так и ненаправленной асимметрии анальных пор.

2. У неполовозрелых особей величина дисперсии флуктуирующей асимметрии выше, чем у взрослых.

3. У самцов величина дисперсии флуктуирующей асимметрии примерно в два раза выше, чем у самок.

4. Величина и частота флуктуирующей асимметрии возрастает на следующий год после сезонов с максимальной антропогенной нагрузкой, что говорит о возможной связи между ними.

Животовский Л. А., 1980. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журн. общ. биол. Т. 41. № 2. С. 177—191.

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

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

Урбах В. Ю., 1964. Биометрические методы. М.: Наука. 415 с.

Щербак Н. Н., Голубев М. Л., 1986. Гекконы фауны СССР и сопредельных стран. Киев: Наукова Думка. 232 с.

Astauroff B. L., 1930. Analyse der erblichen Störungsfälle der bilateralen Symmetrie im Zusammenhang mit der selbstständigen Variabilität ähnlicher Strukturen // Ztschr. Induct. Abstamm. und Vererbbl. Bd. 55. № 3. S. 183—262.

Dahlberg G., 1943. Genotypic asymmetries // Proc. Roy. Soc. Edinburgh B. V. 62. № 1. P. 20—31.

Fox S. F., 1975. Natural selection on morphological phenotypes of the Lizard *Uta stansburiana* // Evolution. V. 29. P. 95—107.

Polynova G. V., Polynova O. E., 2002. Tail Autotomy as an Index of Human Influence on the *Alsophylax pipiens* Population in the Bogdino-Baskunchak State reserve // Biota. V. 3. P. 131—137.

Reeve E. C. R., 1960. Some genetic tests on asymmetry of stenopleural chaeta number in *Drosophila* // Genet. Res. V. 1. № 1. P. 151—172.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗВИТИЯ И РОСТА СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА, *Salamandrella keyserlingii* (CAUDATA, AMPHIBIA)

В. Н. Куранова, Е. В. Фокина

Томский государственный университет

VARIABILITY OF DEVELOPMENT AND GROWTH LARVAE OF SIBERIAN NEWT, *Salamandrella keyserlingii* (CAUDATA, AMPHIBIA)

V. N. Kuranova, E. V. Fokina

Tomsk State University

From 2005 till 2006 there were carried out researches on variability of growth and development larvae *Salamandrella keyserlingii* in ponds of Tomsk surroundings (south-east of Western Siberia). 254 larvae from two populations were processed. Interpopulations and annual differences in duration, speed and rate of growth and development of Siberian newt larvae were revealed. Complete or partial drying of ponds leads to inhibition of rate of larvae growth.

Важность личиночного периода в жизненном цикле земноводных для последующей судьбы популяции сделала их личинки объектом многочисленных экологических исследований (Щупак, 1985). Скорость прохождения стадий раннего онтогенеза и темпы роста личинок земноводных подвержены значительной изменчивости и зависят от многих внутривидовых параметров и факторов среды, которые оказывают существенное влияние на выживаемость особей, как во время личиночного развития, так и после метаморфоза (Пястолова, Тархнишвили, 1989). Действие отдельных факторов (плотность, температура и другие) сказывается на росте и развитии личинок хвостатых земноводных принципиально иначе, чем бесхвостых (Ищенко, 1984).

Сведения по росту и развитию личинок сибирского углозуба из разных частей ареала фрагментарны и отражены в ряде публикаций (Басарукин, Боркин, 1984; Ищенко, 1984; Сытина и др., 1987; Сапожников, 1990; Ищенко и др., 1995; Кузьмин, 1999; Кузьмин, Маслова, 2005 и другие). Несмотря на значительное количество работ, многие вопросы, включая сведения о личиночном развитии, весовом и линейном росте до сих пор остаются открытыми и требуют дополнительных исследований.

Цель исследований — изучить некоторые экологические особенности роста и развития личинок сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* в водоемах равнинной части юго-востока Западной Сибири. Предварительные результаты исследования представлены нами ранее (Куранова, Фокина, 2006).

Материал и методика. Исследование роста и развития личинок сибирского углозуба осуществлено в 2005—2006 гг. в двух водоемах окрестностей г. Томска: водоем Т-1 (п. Тимирязево) и 3-1 (п. Зональный). Для удобства дальнейшего изложения личиночные популяции называем: «тимирязевская» и «зональная».

Водоем Т-1. Имеет искусственное происхождение, площадь водоема составляет 180 м² (ширина 15 м, длина 12 м, глубина 0.5—1.0 м), незарастающий, степень затененности 40%. Берега захламлены, имеют заросли ив (сем. Salicaceae), березы (*Betula pendula*), сосны (*Pinus sylvestris*), в травостое доминирует *Urtica dioica* (крапива двудомная). В засушливые годы полностью пересыхает (2006 г.).

Водоем 3-1. Площадь водоема 200 м² (ширина 10 м, длина 20 м, глубина около 1 м), временный, открытый и незарастающий, степень затененности 10%, дно илистое. Образован талыми снеговыми водами, осадками в виде дождей. Древесный ярус представлен несколькими видами ив (сем. Salicaceae), березой (*Betula pendula*), искусственными посадками сосны (*Pinus sylvestris*). В 20 м от берега водоема проходит просека ЛЭП, лесная дорога.

При выделении стадий личиночного развития сибирского углозуба использованы таблицы Н. С. Лебедкиной (1964). В основу ее схемы положено развитие покровных костей основания черепа. Обработаны 254 личинки углозуба из двух популяций: «тимирязевская» — 102, «зональная» — 152 экземпляра.

Для оценки роста личинок использованы их весовые и линейные характеристики для конкретной стадии развития. Также использовались следующие показатели:

1) *удельная скорость роста* личинок: $C = (lg y_n - lg y_0) / 0.4343(t_n - t_0)$, где y — анализируемая размерная характеристика, t — время.

2) *относительный прирост*: $R = \Delta y / 1/2(y_0 + y_n)$ (Мина, Клевезаль, 1976).

Математическая обработка материала осуществлена общепринятыми методами (Рокицкий, 1967), а также с использованием электронных таблиц Excel 7.0 и пакета статистических программ Statistica 6.0. Различие средних оценено по критерию Стьюдента (t_{st}). Статистическая обработка материала включала вычисления средней (\bar{x}) и ее ошибки (m_x), степени варьирования (Cv, %). Используются обозначения: n — величина выборки, p — уровень значимости.

Велись наблюдения за температурным режимом водоемов и погодными условиями периода исследований. Сведения о влажности, температуре, осадках получены с сайта в интернете (www.gismeteo.ru).

Результаты и обсуждение. Юго-восточная часть Западной Сибири (окрестности г. Томска) характеризуется континентальным климатом, неустойчивой зимой, сопровождающейся оттепелями, ранним или поздним приходом весны. В 2005 г. икрометание углозуба в водоемах началось в I

декаде мая, а в 2006 г. в III декаде мая (табл. 1). В сроках вылупления личинок имеются межгодовые и межпопуляционные отличия: в водоеме Т-1 — II декада июня (2005 г.) и III декада июня (2006 г.), в водоеме 3-1 — I декада июня (2005 г.) и II декада июня (2006 г.). В 2005 г. в обоих водоемах метаморфоз начался в III декаде июня, а в 2006 г. в III декаде июля (водоем 3-1). Водоем Т-1 пересох до начала метаморфоза (см. табл. 1).

В 2005—2006 гг. размерно-весовые характеристики личинок водоема Т-1 были ниже таковых водоема 3-1 (рис. 1, 2). Вероятно, это связано с тем, что водоем 3-1 достаточно мелкий, хорошо прогреваемый, освещенный. Здесь высока плотность личинок комаров, дафний и других беспозвоночных животных, которые составляют основу диеты углозуба. По данным В. Г. Ищенко (1984), личиночное развитие тормозится при повышении плотности личиночных популяций. В водоеме Т-1, помимо личинок сибирского углозуба, обитали личинки остромордой лягушки *Rana arvalis*, причем их плотность во много крат выше, чем у углозуба (визуальные наблюдения). В водоеме 3-1 личинки равномерно распределены по водоему вместе с личинками других видов амфибий (*Rana arvalis*, *Bufo bufo*), численность которых невысока.

Установлено, что в 2005—2006 гг. в водоеме Т-1 удельная скорость линейного и весового роста (рис. 3, 4), относительный прирост личинок (рис. 5, 6) заметно ниже, чем в водоеме 3-1 ($p < 0.05$). Скорость роста достигает максимального значения в первой половине личиночного периода, затем

Таблица 1. Фенология размножения и развития сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (окрестности г. Томска, 2005—2006 гг.).

локалитеты параметры	водоем 1 «тимирязевский» 2005 г	водоем 2 «зональный» 2005 г	водоем 1 «тимирязевский» 2006 г	водоем 2 «зональный» 2006 г
Первые встречи и массовые появления весной на суше и в водоеме	III декада апреля	III декада апреля	I декада мая	I декада мая
Начало икрометания	I декада мая	I декада мая	III декада мая	III декада мая
Выход из водоемов взрослых особей	II декада июня	I декада июня	III декада июня	II декада июня
Появление личинок и их развитие	II декада июня	I декада июня	III декада июня	II декада июня
Появление сеголеток	III декада июня	III декада июня	Водоем пересох (III декада июля)	III декада июля
Массовое появление метаморфизированных особей	III декада июля	II декада июля	—	I декада августа
Массовый уход на зимовку	I декада сентября	I декада сентября	—	I декада сентября

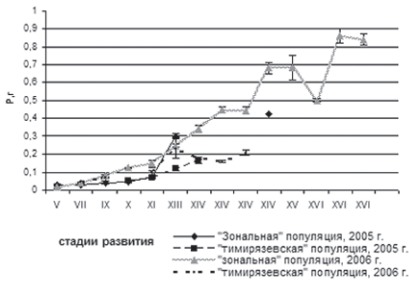


Рис. 1. Линейный рост личинок «зональной» и «тимирязевской» популяций сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (окрестности г. Томска, 2005 – 2006 гг.).

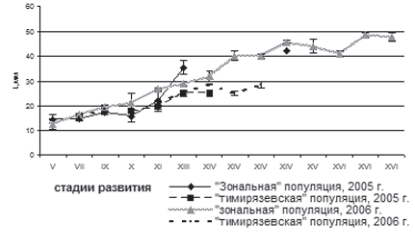


Рис. 2. Весовой рост личинок «зональной» и «тимирязевской» популяций сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (окрестности г. Томска, 2005 – 2006 гг.).

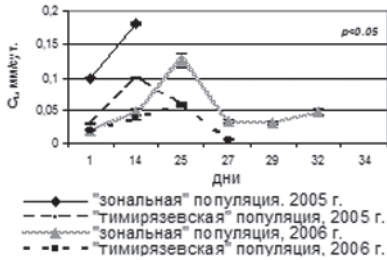


Рис. 3. Удельная скорость линейного роста (C_L , мм/сут) личинок «зональной» и «тимирязевской» популяций сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (окрестности г. Томска, 2005 – 2006 гг.).

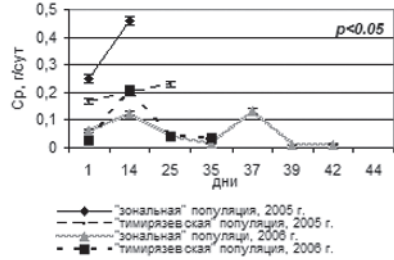


Рис. 4. Удельная скорость весового роста (C_p , г/сут) личинок «зональной» и «тимирязевской» популяций сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (окрестности г. Томска, 2005 – 2006 гг.).

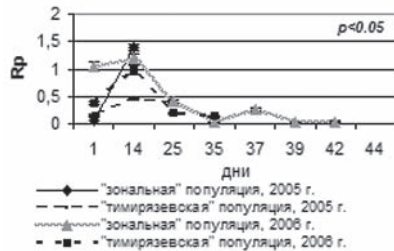


Рис. 5. Относительный линейный прирост (R_L) личинок «зональной» и «тимирязевской» популяций сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (окрестности г. Томска, 2005 – 2006 гг.).

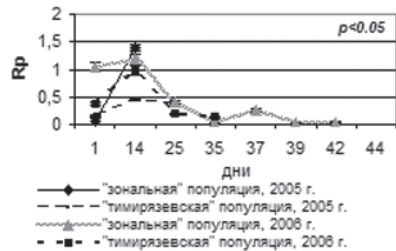


Рис. 6. Относительный весовой прирост (R_p) личинок «зональной» и «тимирязевской» популяций сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (окрестности г. Томска, 2005 – 2006 гг.).

происходит ее снижение. По данным Е. Л. Щупак (1984), это происходит на фоне интенсивного развития личинок.

В 2005 г. в водоеме Т-1 метаморфоз личинок прошел быстрее и при более мелких размерах, о чем свидетельствует дифференциация личинок по стадиям развития. Это связано с тем, что водоем пересох, и личинки потеряли возможность активно охотиться, интенсивность питания их резко снизилась. В 2006 г. водоем Т-1 полностью пересох во второй декаде июля. Следует отметить, что темпы развития затормаживались к моменту пересыхания. Личинки «тимиразевской» популяции погибли на XIV стадии развития, в то время как личинки «зональной» прошли эту стадию еще в начале июля (рис. 7). Известно, что временные водоемы, в которых проходят рост и развитие личинки сибирского углозуба, часто пересыхают. При этом личинки скапливаются на ограниченном пространстве, плотность их возрастает. Высокая плотность приводит к общему угнетению роста и развития личинок, и, если водоем продолжает функционировать, ее действие выражается в удлинении личиночного периода и уменьшении размеров особей (Щупак, 1984).

Существенное влияние на личиночное развитие сибирского углозуба оказывает и антропогенное воздействие: загрязнение, выпас скота вблизи водоемов. Водоем Т-1 находится возле магистрали, вблизи расположены футбольное поле, заправка, автобусная остановка, свалки мусора. Также наличие естественных врагов (плавунцы, пиявки, утки, прудовики) снижает численность личинок углозуба.

Для популяций выявлено варьирование общей длины и массы личинок на различных стадиях. К началу метаморфоза величина коэффициента вариации длины и массы тела личинок уменьшается в «зональной» популяции (2006 г.), и увеличивается в «тимиразевской» (рис. 8, 9). По данным О. А. Пястоловой и Д. Н. Тархнишвили (1989), изменчивость размеров личинок является адаптивной реакцией животных на изменения условий сре-

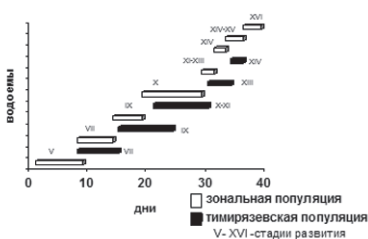


Рис. 7. Продолжительность личиночного развития сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* в водоемах З-1, Т-1 (окрестности г. Томска, 2006 г.).

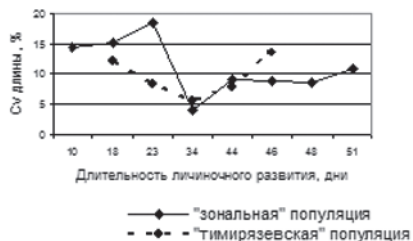


Рис. 8. Межпопуляционная изменчивость (C_v , %) длины тела личинок «зональной» и «тимиразевской» популяций сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (окрестности г. Томска, 2006 г.).

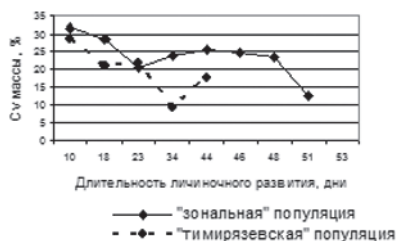


Рис. 9. Межпопуляционная изменчивость (Св, %) массы тела личинок «зональной» и «тимиразевской» популяций сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (окрестности г. Томска, 2006 г.).

ды. Размеры и масса тела сеголеток варьируют по годам и по водоемам: метаморфоз завершается при длине тела 28.3—56.9 мм и массе тела 180—800 мг (Куранова, Фокина, 2006).

В целом, выделяются некоторые тенденции роста и развития личинок сибирского углозуба:

1. Скорость линейного и весового роста личинок сибирского углозуба зависит от взаимодействия комплекса факторов среды и характеристик водоемов.

2. При повышении плотности личиночных популяций тормозится личиночное развитие.

3. При пересыхании водоемов сокращается период прохождения стадий развития. Темпы развития затормаживаются к моменту пересыхания, и метаморфоз проходит при более мелких размерах.

4. На личиночное развитие сибирского углозуба существенное влияние оказывает антропогенное воздействие.

Таким образом, межпопуляционные и межгодовые отличия в продолжительности эмбрионального и личиночного развития углозуба зависят от погодных условий, специфических характеристик водоемов, плотности личиночных популяций и индивидуальных особенностей каждой особи.

Басарукин А. М., Боркин Л. Я., 1984. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Труды ЗИН АН СССР. Т. 124. С. 12—54.

Ищенко В. Г., 1984. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба и обыкновенного тритона в естественных условиях // Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 26—36.

Ищенко В. Г., Леденцов А. В., Година Л. Б., Кузьмин С. П., 1995. Развитие и рост // Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М.: Наука. С. 103—124.

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

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

Куранова В. Н., Фокина Е. В., 2006. Изменчивость развития и роста личинок сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* и обыкновенного тритона, *Triturus vulgaris* (Caudata, Amphibia) // Популяционная экология животных: Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И. А. Шилова. Томск: ТомГУ. С. 234—237.

- Лебедкина Н. С.*, 1964. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. Hynobiidae // Труды ЗИН АН СССР. Т. 33. С. 75—172.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А.*, 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.
- Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н.*, 1989. Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов. Свердловск: УНЦ АН СССР. 158 с.
- Рокицкий П. Ф.*, 1973. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа. 320 с.
- Сапожников Г. П.*, 1995. Некоторые особенности развития и роста личинок сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) // Труды ЗИН АН СССР. Т. 213. С. 75—90.
- Сытина Л. А., Медведева И. М., Година Л. Б.*, 1987. Развитие сибирского углозуба. М.: Наука. 87 с.
- Щупак Е. Л.*, 1984. Рост и развитие личинок остромордой лягушки в пересыхающих водоемах // Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 22—36.
- Щупак Е. Л.*, 1985. Экологические аспекты роста и развития личинок остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 22—36.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЪЕДОБНОЙ ЛЯГУШКИ *Rana esculenta* НА ТЕРРИТОРИИ РУССКОЙ РАВНИНЫ

Г. А. Лада

Тамбовский государственный университет им. Г. Р. Державина

GEOGRAPHIC VARIATION OF THE EDIBLE FROG *Rana esculenta* ON THE RUSSIAN PLAIN'S TERRITORY

G. A. Lada

Tambov State University

Significant geographic variation of all studied external morphological characters of the edible frog *Rana esculenta* on the Russian plain territory was found. Some trends of geographic variation of the ratios L/Dp, T/Dp of the males were recorded. In some cases, the similarity between samples from geographically near populations, inhabiting similar environment, was detected. However, in other cases the intricate picture of geographic variation was observed; sometimes, the differences between samples from near localities were higher than ones between distant populations. The sexual dimorphism was slight. The intrapopulation variation made the main contribution to variation of all linear parameters and ratios.

Съедобная лягушка, *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 — широко распространенный вид земноводных, представляющий собой особую гибридную форму между *R. ridibunda* и *R. lessonae* (Berger, 1967; Günther, 1990; Лада, 1995). Ареал вида захватывает значительную часть Европы (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999), в том числе большую часть Русской равнины. Популяции вида обитают в разнообразных биотопических и микроклиматических условиях, что позволяет предположить наличие географической изменчивости. Между тем никто не интересовался этим вопросом применительно к съедобной лягушке. Это во многом объясняется сложностью определения видов комплекса зеленых лягушек, и, как следствие, малым числом доступных специалистам точно определенных выборок *R. esculenta*. В литературе дается морфометрическая характеристика этого вида в Латвии (Цауне, 1981; Цауне, Вилнитис, 1989; Цауне, Боркин, 1993), на Украине (Тарашук, 1985; Некрасова, Морозов-Леонов, 2001), в Центральном Черноземье России (Лада, 1995; Lada et al., 1995), Ивановской области (Okulova et al., 1997), Удмуртии (Борисовский и др., 2000) и Мордовии (Ручин и др., 2005; Ручин, Рыжов, 2006).

Материал и методика. Материалом для настоящей работы послужили 283 половозрелых особи *R. esculenta* (245 самцов и 38 самок) из 16 мест Русской равнины из коллекций Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Национального научно-природного музея НАН Украины (Киев)

и Института зоологии НАН Белоруссии (Минск). Среди них 151 экземпляр собран автором. Измерялись 13 линейных показателей: L, F, T, Dp, Ci, Ch, Lc, Ltc, Ltp, Spp, Lo, Ltym, Spn. На их основе рассчитывались 15 индексов: L/T, L/Dp, L/Lc, F/T, T/Dp, T/Ci, Dp/Ci, Ci/Ch, Lc/Ltc, Lc/Lo, Lc/Ltym, Ltc/Spp, Ltc/Spn, Ltp/Spp, Spp/Spn. Для обработки результатов применялись стандартные статистические параметры (min — max, средняя арифметическая, среднее квадратическое отклонение), критерий Колмогорова — Смирнова с поправкой Лиллифорса, канонический дискриминантный анализ, непараметрические критерии Ньюмана — Кейлса (для множественных сравнений средних значений) и Манна — Уитни (для попарного сравнения), модуль «Variance components», в основе которого лежит дисперсионный анализ. Расчеты производились с помощью программ Microsoft Excel 2002 и Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение. Результаты канонического дискриминантного анализа по совокупности 13 линейных показателей съедобной лягушки представлены на рис. 1.

В большинстве выборок (12 из 16) *R. esculenta* представлена только самцами, в одной — самками. Лишь три выборки состоят из особей обоих полов. При сравнении параметров самцов и самок в этих выборках получается пестрая картина. В выборке 1 (Калининградская область) самцы и самки сходны. В выборке 5 (Винницкая область) показатели полов заметно различаются. В выборке 3 (Минская область) ситуация промежуточная.

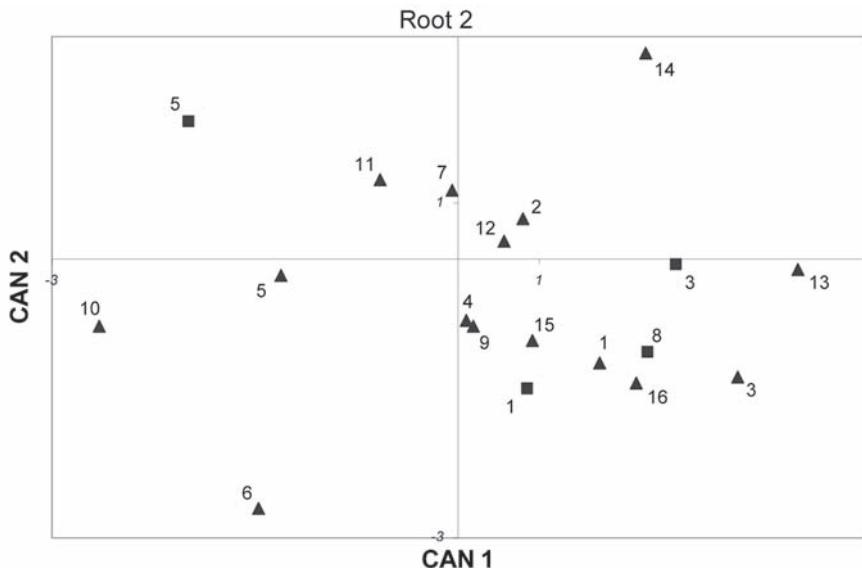


Рис. 1. Результаты канонического дискриминантного анализа размерных показателей съедобной лягушки. Номера выборок — как в таблице 1. ▲ самцы, ■ самки.

В одних случаях географически близкие выборки сходны друг с другом, например, выборки 7 (Харьковская область), 11 и 12 (Белгородская область). В других случаях наблюдаются резкие различия между соседними выборками: например, 9 и 10 (Брянская область). Заметно удалены от других показатели выборок 6 (Киевская область), 10 (Брянская область, Березовка), 14 (Мордовия) и 5 (Винницкая область). Параметры остальных выборок располагаются более или менее компактно, в пределах одного большого «облака», причем рядом находятся показатели популяций из разных частей Русской равнины.

При анализе изменчивости индексов *R. esculenta* наиболее многочисленные достоверные различия между популяциями обнаружены по индексам L/Dp, F/T, T/Dp и T/Ci. В качестве примера рассмотрим изменчивость индекса L/Dp (табл. 1, рис. 2). Заметны направления географической изменчивости этого индекса у самцов. Наименьшие средние показатели имеют самцы *R. esculenta* из самой северо-западной выборки 2 (Латвия) и двух восточных выборок — 14 (Мордовия) и 13 (Тамбовская область). Большими значениями этого индекса характеризуются лягушки из центральной и юго-западной части Русской равнины (выборки 4—6, 9—10), а также с крайнего северо-востока (выборка 16).

Изменчивость индекса T/Dp у самцов *R. esculenta* сходна с таковой для индекса L/Dp. Напротив, индексы F/T и T/Ci демонстрируют отсутствие заметных направлений изменчивости и исключительную пестроту показателей у лягушек обоего пола.

Таблица 1. Индекс L/Dp в различных популяциях *R. esculenta*.

№	Локалитеты выборок	♂♂			♀♀		
		Min—max	X	SD	Min—max	X	SD
1	Калининградская обл., Пионерский	6.72—7.99	7.52	0.45	6.96—7.85	7.52	0.26
2	Латвия, Гауя	6.44—8.21	7.16	0.52	—	—	—
3	Минская обл., Вилейка	6.87—8.08	7.59	0.41	7.19—8.24	7.74	0.39
4	Гомельская обл., Озерный	7.21—9.13	7.83	0.62	—	—	—
5	Винницкая обл., Винница	7.04—9.17	7.84	0.60	6.89—8.72	7.80	0.47
6	Киевская обл., Чернобыль	6.61—9.49	8.00	0.57	—	—	—
7	Харьковская обл., Гайдары	6.87—8.29	7.64	0.48	—	—	—
8	Псковская обл., Пыталово	—	—	—	6.85—8.21	7.38	0.39
9	Брянская обл., Новозыбков	7.04—8.89	7.75	0.53	—	—	—
10	Брянская обл., Березовка	7.65—8.84	8.21	0.42	—	—	—
11	Белгородская обл., Борисовка	6.55—8.56	7.59	0.43	—	—	—
12	Белгородская обл., Новотаволжанка	6.78—7.99	7.35	0.29	—	—	—
13	Тамбовская обл., Тамбов	6.67—7.88	7.26	0.39	—	—	—
14	Мордовия	6.70—7.83	7.23	0.33	—	—	—
15	Нижегородская обл.	7.13—7.84	7.50	0.23	—	—	—
16	Удмуртия	7.14—8.30	7.78	0.39	—	—	—

Анализ полового диморфизма в трех популяциях *R. esculenta* дал следующие результаты (табл. 2). Достоверные различия между полами почти по всем (12 из 13) размерным признакам найдены у лягушек из Винницкой области. В выборках из Калининградской и Минской областей различия между полами не выявлены. При этом во всех трех выборках самки крупнее самцов по длине тела. Половой диморфизм по индексам пропорциональности встречается редко. Он обнаружен в популяциях из Минской (по

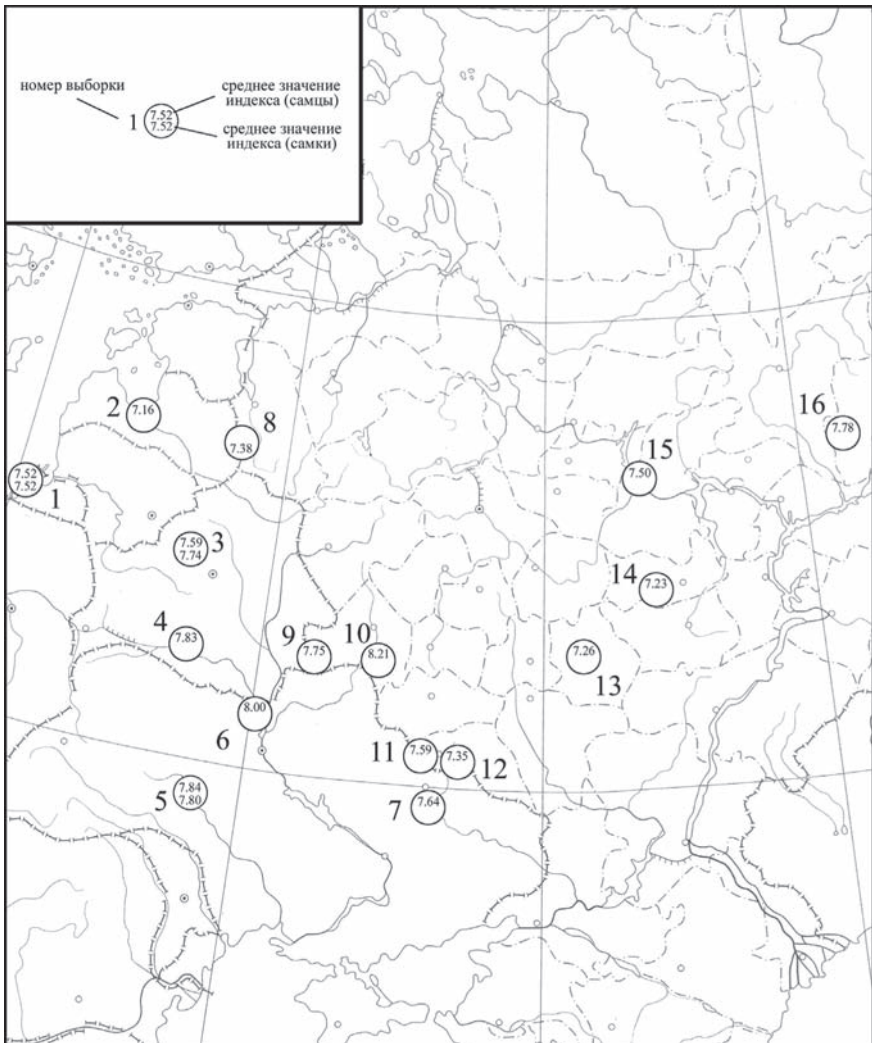


Рис. 2. Средние значения индекса L/Dp в различных популяциях *R. esculenta*. Номера выборок – как в таблице 1.

индексам L/Lc и Lc/Ltc) и Винницкой (по индексам F/T и Lc/Ltc) областей, а в выборке из Калининградской области не найден вообще.

На рис. 3 показаны результаты анализа вклада различных факторов в изменчивость размерных показателей *R. esculenta*. Наибольший вклад вносит внутривидовая изменчивость. В большинстве случаев (8 из 13) ее влияние равно или превышает суммарный вклад всех остальных факторов, еще по 5 признакам приближается к 50%. Фактор пола является вторым по значимости почти по всем признакам, кроме Spp. Особенно велико его влияние на признаки Ltc, L, Spn, T, Dp, Lc, F, Ltp. Вклад межпопуляци-

Таблица 2. Половой диморфизм в популяциях съедобной лягушки (Z — непараметрический критерий Манна — Уитни; p — уровень значимости; достоверные различия выделены полужирным шрифтом).

№	Признак	Выборка					
		1. Калинингр. обл.		3. Минская обл.		5. Винницкая обл.	
		Z	p	Z	p	Z	p
1	L	0,52	0,605	1,62	0,105	4,46	0,000
2	F	0,13	0,897	1,74	0,083	4,44	0,000
3	T	0,26	0,795	1,85	0,064	4,19	0,000
4	Dp	0,45	0,651	1,91	0,056	3,93	0,000
5	Ci	0,06	0,948	1,70	0,089	3,42	0,001
6	Ch	0,13	0,896	1,78	0,076	3,46	0,001
7	Lc	0,71	0,477	1,39	0,165	3,94	0,000
8	Ltc	1,10	0,271	1,62	0,105	4,46	0,000
9	Ltp	1,30	0,194	1,58	0,115	4,06	0,000
10	Spp	0,20	0,844	1,54	0,123	1,88	0,060
11	Lo	0,52	0,604	1,45	0,146	2,58	0,010
12	Ltym	1,30	0,193	1,63	0,102	3,65	0,000
13	Spn	0,71	0,475	1,45	0,146	4,27	0,000
14	L/T	0,65	0,519	0,93	0,355	1,72	0,085
15	L/Dp	0,00	1,000	0,58	0,563	0,02	0,983
16	L/Lc	0,32	0,747	2,78	0,005	1,72	0,085
17	F/T	1,55	0,121	0,46	0,643	2,26	0,024
18	T/Dp	1,16	0,245	0,35	0,728	1,31	0,191
19	T/Ci	0,65	0,519	0,00	1,000	0,35	0,724
20	Dp/Ci	0,90	0,366	0,58	0,561	0,52	0,604
21	Ci/Ch	1,42	0,155	0,06	0,954	1,22	0,221
22	Lc/Ltc	1,16	0,245	2,55	0,011	2,18	0,029
23	Lc/Lo	0,39	0,699	0,58	0,563	0,52	0,604
24	Lc/Ltym	0,65	0,519	0,81	0,418	0,35	0,724
25	Ltc/Spp	1,16	0,245	0,35	0,728	0,95	0,340
26	Ltc/Spn	0,84	0,401	0,35	0,728	0,85	0,395
27	Ltp/Spp	0,52	0,605	0,52	0,602	0,93	0,351
28	Spp/Spn	0,39	0,699	0,46	0,643	0,02	0,983

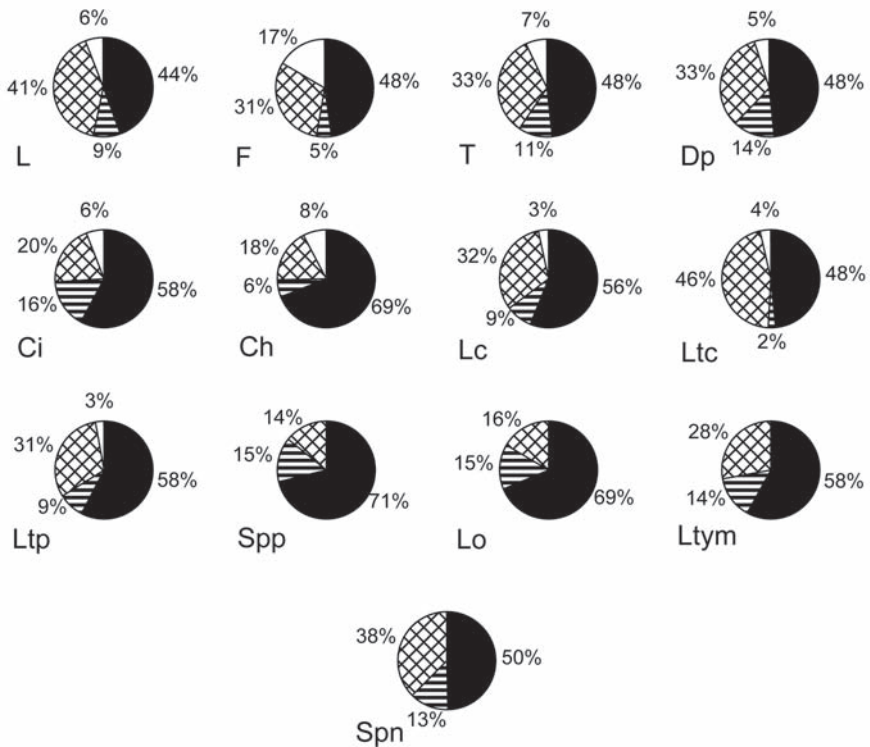


Рис. 3. Вклад различных факторов в изменчивость размерных показателей *Rana esculenta*:

■ – фактор пола; ▨ – межпопуляционная изменчивость; ■ – внутривидовая изменчивость; ▩ – совместный вклад фактора пола и межпопуляционной изменчивости.

онной изменчивости, а также совместный вклад фактора пола и межпопуляционной изменчивости не играют решающей роли.

Несколько иная картина имеет место при анализе вклада различных факторов в изменчивость индексов *R. esculenta* (рис. 4). Внутривидовая изменчивость вносит решающий вклад в изменчивость всех признаков, причем по большинству из них этот вклад доминирует. Вторым по важности для большинства популяций (10 из 15) является вклад межпопуляционной изменчивости, особенно по индексам T/Ci, L/Dp и T/Dp. Фактор пола вносит весьма значительный вклад только по индексу Lc/Ltc, по остальным индексам он, как и суммарный вклад фактора пола и межпопуляционной изменчивости, не слишком существен или вообще отсутствует.

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность Н. Б. Ананьевой, Л. Я. Боркину, И. С. Даревскому, С. Н. Литвинчуку, К. Д. Мильто (Санкт-Петербург), Е. М. Писанцу, В. И. Радченко, В. Ю. Реминному

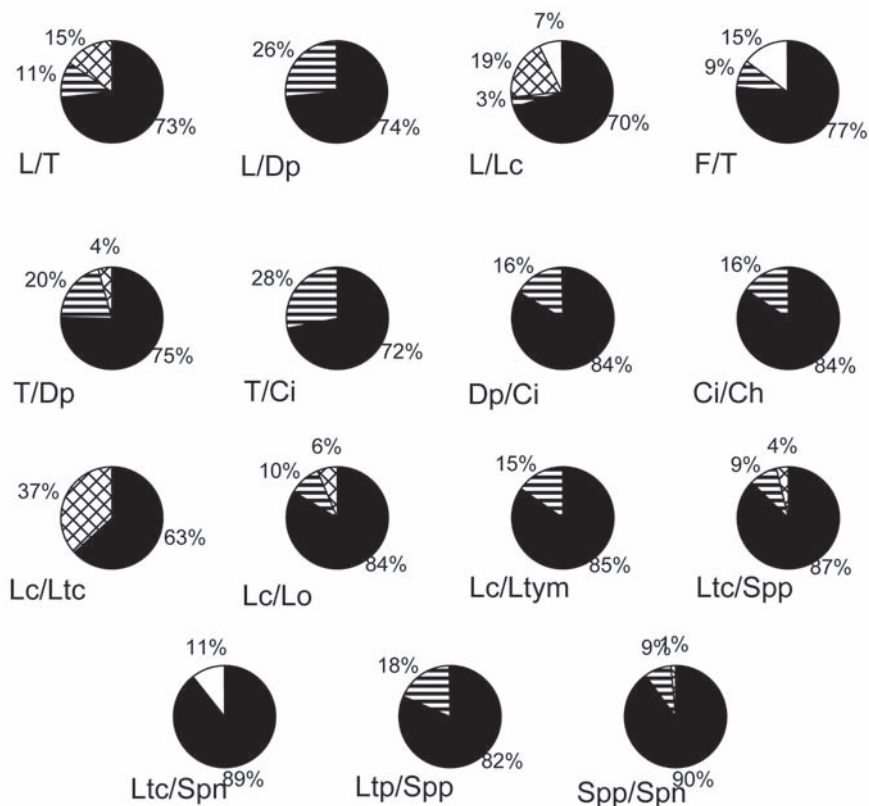


Рис. 4. Вклад различных факторов в изменчивость индексов *Rana esculenta*:

□ – фактор пола; ▨ – межпопуляционная изменчивость; ■ – внутривидовая изменчивость; ▩ – совместный вклад фактора пола и межпопуляционной изменчивости.

(Киев), Е. В. Корзуну, Р. В. Новицкому (Минск). Работа проводилась при содействии Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 05-04-48403) и гранта президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-4212.2006.4).

Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М. 576 с.

Борисовский А. Г., Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., 2000. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. № 5. С. 70—75.

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

- Лада Г. А., 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов. С. 88—109.
- Некрасова О. Д., Морозов-Леонов С. Ю., 2001. Диагностика лягушек комплекса *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) в гибридных популяциях Приднестровья // Вестник зоологии. № 5. С. 45—50.
- Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К., 2005. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. Вып. 2. С. 3—10.
- Ручин А. Б., Рыжов М. К., 2006. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та. 160 с.
- Таращук С. В., 1985. К методике определения европейских зеленых лягушек группы *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) // Вестник зоологии. № 3. С. 83—85.
- Цауне И. А., 1981. Некоторые особенности морфологической изменчивости и полиморфизма окраски спины *Rana lessonae* в Латвии // Экологические и поведенческие исследования животных в Прибалтике. Рига. С. 19—94.
- Цауне И. А., Боркин Л. Я., 1993. Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М. С. 34—52.
- Цауне И. А., Вилнитис В. А., 1989. Применение методов нумерической таксономии при исследовании зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* на территории Латвии // Актуальные проблемы зоологии. Рига. С. 139—162.
- Berger L., 1967. Embryonal and larval development of F₁ generation of green frogs different combinations // Acta zool. cracov. V. 12. № 7. P. 123—160.
- Günther R., 1990. Die Wasserfrösche Europas (Anura — Froschlurche). Wittenberg, Lutherstadt. 288 s.
- Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E., 1995. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia // Russian Journal of Herpetology. V. 2. № 1. P. 46—57.
- Okulova N. M., Borkin L. J., Bogdanov A. S., Guseva A. Y., 1997. The green frogs in Ivanovo Province // Advances in Amphibian Research in the former Soviet Union. V. 2. P. 71—94.

МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ РЕПТИЛИЙ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

Н. А. Литвинов, С. В. Ганщук

Пермский государственный педагогический университет

MICROCLIMATIC CONDITIONS OF HABITAT OF VOLGA BASIN REPTILES

N. A. Litvinov, S. V. Ganshchuk

Perm State Pedagogical University

The living conditions of twelve species of reptiles in the Volga basin have been studied in 2005—2006. According to average indexes of substratum temperature such species as *Phrynocephalus guttatus*, *Ph. mystaceus*, *Eremias arguta* (Middle Volga region) should be considered high-temperature ones. The ground temperature, chosen by them in the highest daily activity period is 41.6—42.5°C. To the middle-temperature group we refer *E. arguta* (Lower Volga region), *Lacerta agilis* (Ural foothills, Middle and Lower Volga region), *Natrix tessellata* (Middle Volga region), *Elaphe dione* (Middle and Lower Volga region), *Vipera renardi* (Lower Volga region). The preferable ground temperature for them is 25.0—32.6°C. *Alsophylax pipiens*, *Anguis fragilis*, *Zootoca vivipara*, *N. natrix* (Ural foothills and Middle Volga region), *V. berus* (Ural foothills and Middle Volga region), *V. renardi* (Tataria and Middle Volga region) are considered low-temperature ones. Ground temperature 20.0—24.7°C is common for them.

Температурные условия обитания рептилий, как важнейшая характеристика их биологии, широко отражены в литературе. Термофизиологические характеристики исследованы в меньшей степени. Наиболее детально изучена прыткая ящерица (Тертышников и др., 1976) и разноцветная ящурка (Окулова, 1969; Котенко, 1993). Большое количество работ касается термобиологии рептилий горных и пустынных территорий (Гражданкин, 1973; Черлин, 1977; 1983; и многие др.). В меньшей мере это относится к рептилиям умеренной зоны (Чан Кьен, 1967; Божанский, 1985; Коросов, 2000; Литвинов, 2004; Ганщук, 2005). Тем не менее, нам не известны работы отечественных авторов, где бы присутствовал комплексный обзор воздействия на рептилий сразу нескольких экологических факторов и, прежде всего, солнечной радиации в ее количественном отношении. Мы попытались восполнить этот пробел.

Материал и методика. С разной степенью подробности в течение 2000—2005 гг. нами изучены микроклиматические условия обитания двенадцати видов рептилий Волжского бассейна. Это пискливый геккончик *Alsophylax pipiens* (Pallas, 1814), круглоголовка-вертихвостка *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789), ушастая круглоголовка *P. mystaceus* (Pallas, 1776), веретеница ломкая *Anguis fragilis* Linneus, 1758, разноцветная ящурка

Eremias arguta (Pallas, 1773), прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linneus, 1758, живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787), узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773), обыкновенный уж *Natrix natrix* Linneus, 1758, водяной уж *N. tessellata* (Laurenti, 1768), обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), и степная гадюка *V. renardi* (Christoph, 1861).

Микроклиматические показатели исследованы в Предуралье (Пермский край), Среднем (Татарстан, Самарская и Ульяновская области) и Нижнем Поволжье (Саратовская, Волгоградская и Астраханская области).

Температура субстрата, на котором находилось животное, и температура приземного воздуха на высоте 1—3 см (внешняя) измерялись однотипными термисторами МТ-54, отградуированными по электронному термометру «Checktemp». Температура тела сразу после поимки животного регистрировалась теми же термисторами в восьми точках: на горле, пилеусе, спине, животе, верхней и нижней поверхностях хвоста (наружная) и в пищеводе и клоаке (внутренняя). Заметим, что интенсивные движения ящерицы или змеи с того момента, когда они были замечены, и до поимки, при оптимальных или близких к ним внешних температурах, то есть во время наивысшей суточной активности рептилий, мало влияют на температуру их тела. Убегающее животное поднимает свою температуру, находясь в стадии утреннего нагревания, когда температура тела значительно ниже внешней. Нагревание длится относительно недолго, например, у разноцветной ящурки 20—35 мин. ($n = 15$), у степной гадюки 15—30 мин. ($n = 10$), после чего они могут удалиться от норы. Эти данные получены с помощью двух беспроводных видеокамер слежения 203С-50 mw, установленных у нор. Дистанционная регистрация температуры спины пирометром «Raytek Minitemp» с расстояния 1 м показала, что при одинаковой начальной температуре спины в 15.0°C и температуре приземного воздуха 21.5°C после пятиминутной пробежки у разноцветной ящурки температура поднялась на $0.83 \pm 0.06^{\circ}\text{C}$ ($n = 22$), а у степной гадюки после таких же интенсивных движений — на $0.56 \pm 0.05^{\circ}\text{C}$ ($n = 25$).

Удельная мощность ультрафиолетового излучения и видимого света регистрировалась комбинированным прибором для измерения оптического излучения ТКА-01/3, позволяющим измерять энергетическую освещенность в диапазоне длин волн 280—400 нм. Освещенность в лк пересчитывалась в удельную мощность видимого света в $\text{Вт}/\text{м}^2$ (1 лк = $0.003971 \text{ Вт}/\text{м}^2$).

Удельный тепловой поток измеряли оригинальным датчиком, разработанным на кафедре общей физики ПГПУ. Он представляет собой круглую пластинку диаметром 1.5 см, толщиной 3 мм, в которой заключены 500 термопар. Градуировка датчика производилась с использованием динамического биокалориметра (Миндлин, 1958). Такая система «датчик — микромультиметр» регистрирует падающий или возвращенный субстратом тепловой поток и преобразует его в пропорциональный электрический сиг-

нал. Относительную влажность воздуха определяли гигрометром «Hygro-check».

Результаты и обсуждение.

Внешняя температура. По среднеарифметическим показателям температуры субстрата рептилий Волжского бассейна можно разделить на три группы. Первая группа — это высокотемпературные виды, к которым следует отнести круглоголовок ушастую и вертихвостку и разноцветную ящурку, обитающих в Нижнем Поволжье. Температура выбираемого ими грунта в период наивысшей суточной активности составила 41.6—42.5°C. Среднетемпературную группу составляют пять видов рептилий, обитающих в Среднем и Нижнем Поволжье. Предпочитаемая ими температура грунта — 25.0—32.6°C. Низкотемпературных видов семь. Для них характерна температура 20.0—24.7°C. Степная гадюка и разноцветная ящурка попадают сразу в две группы: в средне- и низкотемпературную. Прыткая ящерица, везде обитая в однотипных стациях, входит только в одну среднетемпературную группу. Пискливый геккончик, как животное с четко выраженной ночной активностью, занимает место среди низкотемпературных видов.

По температуре приземного воздуха рептилии распределяются сходным образом. Наиболее высокотемпературный вид — ушастая круглоголовка, низкотемпературный — обыкновенная гадюка черной морфы, обитающая в Предуралье. Светлая и черная морфы обыкновенной гадюки обитают на одной территории в одной климатической зоне, но занимают станции, значительно отличающиеся температурным режимом. Светлая морфа в Предуралье более ксерофильна и термофильна, чем черная. Первая обычно обитает на слабо заросших южных склонах, вторая — по лесным опушкам, берегам рек или краям болот. Расстояние между местообитаниями первой и второй иногда не превышает и нескольких сотен метров. По своим температурным параметрам, и, прежде всего, по индексу термоадаптации (I_t), они отличаются значительно больше, чем обитающие за многие сотни километров друг от друга прыткие ящерицы. Для светлоокрашенных гадюк этот индекс равен 1.32 ± 0.02 ($n = 153$), для черных — 1.47 ± 0.08 ($n = 56$). Индекс термоадаптации равен отношению температуры тела по всей выборке к полусумме температур субстрата и приземного воздуха.

Солнечная радиация

Ультрафиолетовое излучение. По отношению к этому спектру излучения выявлено четыре вида пресмыкающихся, использующих наибольшую его мощность. Это разноцветная ящурка популяций левобережья Средней и Нижней Волги, оба вида круглоголовок и степная гадюка. Предпочитаемое ими среднее значение УФ составляет 13.7—19.0 Вт/м². Наименьшим же количеством ультрафиолета довольствуется обыкновенная гадюка черной морфы из Предуралья: 3.5 Вт/м². Обитающая в этой же природной зоне

гадюка светлой морфы нуждается уже в 7.0 Вт/м^2 , хотя станции этих морф иногда разделяют всего несколько сотен метров.

Видимый свет. Это самая мощная часть спектра солнечной радиации. Пресмыкающиеся Волжского бассейна используют очень широкий его диапазон от минимума в $81.8 \pm 7.98 \text{ Вт/м}^2$ ($n = 84$), характерного для живородящей ящерицы в Предуралье, до $390.9 \pm 20.4 \text{ Вт/м}^2$ ($n = 18$), типичного для ушастой круглоголовки в Астраханской области.

И по видимому свету, и по ультрафиолетовому излучению, так же, как и по температуре субстрата, выделяются три группы пресмыкающихся. Прежде всего, это обитающие на юге региона термо- и гелиофилы: круглоголовки, разноцветная ящурка и степная гадюка. Вторую группу, умеренно использующих указанные факторы, составляют узорчатый полоз, степная гадюка в Среднем Поволжье, все прыткие ящерицы, оба вида ужей в том же регионе, «гадюка Никольского» и светлая морфа обыкновенной гадюки. Третья группа — виды, довольствующиеся относительно небольшим количеством света. К ней относятся живородящая ящерица, обыкновенный уж в Предуралье и обыкновенная гадюка черной морфы.

Инфракрасное излучение. Наиболее теплолюбивы четыре вида: оба вида круглоголовков, разноцветная ящурка, живущая в Среднем и Нижнем Поволжье, и степная гадюка из Астраханской области. Среднюю группу рептилий, предпочитающих падающее тепло мощностью $37.3\text{—}49.1 \text{ Вт/м}^2$, также образуют четыре вида: прыткая ящерица всех популяций, степная гадюка Среднего Поволжья и Спасского архипелага в Татарстане, узорчатый полоз, обыкновенная гадюка светлой окраски из Предуралья и ее черная морфа — «гадюка Никольского». В третью группу входят пять видов: ломкая веретеница, живородящая ящерица, черная обыкновенная гадюка из Предуралья, оба вида ужей из Предуралья и Среднего Поволжья. Они предпочитают удельную мощность теплового потока порядка $19.0\text{—}31.6 \text{ Вт/м}^2$.

Относительная влажность. Так как влажность воздуха в летнее время — фактор, обратный температуре, то, соответственно, виды-термофилы являются и наиболее ксерофильными. Это те же круглоголовки (относительная влажность — $26.3\text{—}30.1\%$) и разноцветная ящурка (30.9%). Наиболее влаголюбивы оба вида ужей, особенно водяной (72.4%), веретеница и черная обыкновенная гадюка. Похожие в температурном отношении прыткие ящерицы сходны и в выборе влажности. Живущая в однотипных биотопах с разноцветной ящуркой, прыткая ящерица в Астраханских песках использует, тем не менее, большую влажность (41.9%).

В качестве заключения отметим, что, занимая большой ареал, охватывающий разные природные зоны, рептилии одного и того же вида стараются занимать относительно сходные станции с похожим микроклиматом. Примером тому могут быть прыткая ящерица, разноцветная ящурка и обыкновенный уж. Тем самым они или усиливают воздействие на себя сол-

нечной радиации на севере, или, наоборот, пытаются снизить его на юге. С другой стороны, две цветовые морфы обыкновенной гадюки оптимально используют максимум пространства, будучи хорошо адаптированы или к относительному минимуму радиации (черная в густой траве), или к ее максимуму (светлая на остепненных склонах).

- Божанский А. Т., 1985. Использование климаграмм в герпетологических исследованиях на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 6 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 32—33.
- Ганцук С. В., 2005. Микроклиматические условия обитания ящериц Волжско-Камского края и температура их тела. Автореф. дис ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН. 19 с.
- Гражданкин А. В., 1973. Реакции рептилий аридных территорий на высокие температуры и инсоляцию // Зоол. журн. Т. 52. № 4. С. 552—560.
- Коросов А. В., 2000. Развитие системного подхода к изучению островных популяций животных (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.) // Автореф. дис ... докт. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ. 51 с.
- Котенко Т. И., 1993. Термобиология // Разноцветная ящурка / Ред. Щербак Н. Н. Киев: Наукова думка. С. 120—142.
- Литвинов Н. А., 2004. Термобиологические исследования // Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского науч. центра РАН. С. 109—146.
- Миндлин А. М., 1958. Установка для измерения мощности переменных источников энергии и ее применение в биокалориметрии // Известия ВУЗ. № 2. С. 132—137.
- Окулова Н. М., 1969. Влияние внешних температур на активность, поведение и температуру тела разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) // Зоол. журн. Т. 48. № 10. С. 1500—1506.
- Тертышников М. Ф., Баранов А. С., Яблоков и др., 1976. Поведение и активность // Прыткая ящерица / Ред. Яблоков А. В. М.: Наука. С. 252—272.
- Чан Къен, 1967. Систематика и экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linne, 1758). Автореф. дис ... канд. биол. наук. Л. 14 с.
- Черлин В. А., 1977. Зависимость поведения эфы от микроклиматических условий // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 223—224.
- Черлин В. А., 1983. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Ж. общей биол. Т. 44. № 6. С. 753—763.

МОЛЕКУЛЯРНО-БИОХИМИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МИКРОЭВОЛЮЦИИ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

С. Н. Литвинчук¹, Ю. М. Розанов¹, Л. Я. Боркин², Д. В. Скорин¹

¹Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

MOLECULAR, BIOCHEMICAL AND CYTOGENETIC ASPECTS OF MICROEVOLUTION IN ANURANS OF RUSSIA AND ADJACENT COUNTRIES

S. N. Litvinchuk¹, J. M. Rosanov¹, L. J. Borokin², D. V. Skorin¹

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

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

The genome size and genetic (allozymes, microsatellites, and mitochondrial DNA) variation was studied in five families of anurans from the territory of Russia and some adjacent countries (6977 specimens of 32 species). Based on genome size, we found clear geographic groups in the majority of wide-ranging species of the genera *Bombina*, *Pelobates*, *Bufo*, *Hyla*, and *Rana*. As a rule, the existence of such groups was evidenced by other genetic markers as well. The differences in amount of nuclear DNA seem to correlate with the level of evolutionary divergence between samples under study expressed by taxonomic rank (from geographic population groups *via* subspecies, and congeneric species, to genera and families). We would like to emphasize the importance of such centers of amphibian speciation in western Palearctic, like the Pannonian, Talysh, and Cyprus, which were of less attention from amphibian researchers.

Изучению внутривидовой (географической) изменчивости и структуры у широко ареальных видов амфибий уделялось мало внимания. Появление молекулярно-биохимических и цитогенетических методов позволило более пристально исследовать подобные виды. В ходе наших исследований было обнаружено, что в ряде случаев популяции одного и того же вида из различных частей ареала могут сильно отличаться друг от друга по размеру генома. Возникает вопрос, как эти различия коррелируют с генетической и морфологической изменчивостью.

Целью нашего исследования было: выявление внутривидовых географических группировок с помощью различных генетических маркеров и анализа изменчивости размера генома, изучение эволюционных связей между ними, а также их генетических взаимоотношений в зоне контакта ареалов, сопоставление результатов, полученных с помощью разных методов, и обнаружение общих закономерностей, определяющих микроэволюционные процессы у амфибий, населяющих Россию и ряд сопредельных стран. Для решения этих задач был использован комплекс методов: проточ-

ная ДНК-цитометрия, белковый электрофорез, секвенирование митохондриальной ДНК и анализ сателлитной ДНК.

1. Чесночницы (род *Pelobates*)

Изменчивость размера генома была изучена нами у 728 особей *P. fuscus* (105 выборок) и 21 особи *P. syriacus* (5 выборок). Оба вида хорошо различаются по количеству ядерной ДНК (8.61—9.50 и 7.86—8.39 пг, соответственно). Средние различия между ними (RD) составляют 13.1%. У *P. fuscus* были выявлены две криптические формы, четко обособленные по размеру генома ($RD = 5.5\%$). Одна из них (8.61—9.06 пг) распространена западнее линии, проходящей по Ивановской, Владимирской, Рязанской и Белгородской областям в России, а также по Харьковской области и Крыму на территории Украины. Другая форма (9.10—9.50 пг) обитает восточнее этой линии (Borkin et al., 2003).

Изучение 20 аллозимных локусов в 56 выборках *P. fuscus* (366 особей) и 4 выборках *P. syriacus* (16 особей) выявило значительные различия между этими видами ($D_{Nei78} = 0.69$). Различия между геномными формами *P. fuscus* оказались меньше ($D_{Nei} = 0.36$). Анализ зоны контакта показал, что генетический обмен между ними резко ограничен. Таким образом, эти криптические формы могут рассматриваться как самостоятельные виды. Для восточного вида *P. vespertinus* (Pallas, 1771) мы предлагаем русское название «чесночница Палласа». Недавно предложенное название *P. borkini* Zagorodnyuk, 2003 следует считать *nomen nudum*.

Секвенирование митохондриального гена цитохрома *b* (702 нуклеотидные пары; Crottini et al., 2007) и аллозимный анализ показали, что западный вид *P. fuscus*, в свою очередь состоит, как минимум, из двух генетических группировок, которые, однако, слабо отличаются по размеру генома ($RD = 0.8\%$). Первая из них населяет западную и центральную Европу, часть Прибалтики и Придунайские низменности, вторая — северную Италию и западную часть Восточно-Европейской равнины.

Изучение количества ядерной ДНК у *P. syriacus* выявило заметные различия между подвидами ($RD = 3.2\%$). У номинативного подвида, *P. syriacus syriacus* (Дагестан и Азербайджан) мы обнаружили больший геном (8.02—8.39 пг), чем у балканского *P. syriacus balcanicus* из Сербии и Македонии (7.86—7.95 пг; Borkin et al., 2005). Однако генетическая (аллозимы) дистанция между этими подвидами ($D_{Nei} = 0.14$) оказалась меньше, чем даже между группировками внутри западной *P. fuscus* ($D_{Nei} = 0.23$).

2. Жерлянки (род *Bombina*)

Изменчивость размера генома была изучена у трех видов рода *Bombina* (1093 особи, 126 выборок). У краснобрюхой жерлянки (*B. bombina*) нами выявлены две географические группировки популяций, имеющие различное количество ядерной ДНК ($RD = 2.9\%$). Одна из них населяет восточную Европу (21.74—22.95 пг), другая — Придунайские и Приднестровскую низменности, а также западную Турцию (20.58—21.98 пг). Более сильные

различия по размеру генома ($RD = 5.0\%$) были обнаружены между двумя подвидами желтобрюхой жерлянки (Borkin et al., 2005). Южный балканский подвид *B. variegata scabra* имел более крупный геном, чем северный номинативный *B. variegata variegata* (21.21—21.78 и 20.07—20.86 пг, соответственно).

Анализ аллозимной изменчивости по 17 локусам (61 выборка, 470 особей) показал нарастание генетической дистанции в зависимости от степени эволюционной дивергенции. Различия между двумя геномными формами *B. bombina* ($D_{Nei} = 0.01$) были значительно меньше, чем между подвидами *B. variegata* ($D_{Nei} = 0.10$), которые, в свою очередь, были меньше, чем между видами *B. bombina* и *B. variegata* ($D_{Nei} = 0.22$).

Размер генома у *B. orientalis* из Приморского края России (20.32—20.86 пг) оказался очень близок к таковому у *B. variegata variegata* ($RD = 0.7\%$). Однако по аллозимным данным этот вид сильно отличался как от желтобрюхой, так и от краснобрюхой жерлянок ($D_{Nei} = 0.30$ и 0.28 , соответственно).

3. Серые жабы (группа *Bufo bufo*)

Количество ядерной ДНК (220 особей из 54 выборок) и аллозимная изменчивость (31 выборка, 100 особей) были оценены у трех видов серых жаб комплекса *Bufo bufo*. Выяснилось, что по размеру генома дальневосточная *B. gargarizans* наиболее удалена от серых жаб западной Палеарктики (11.17—12.15 и 12.92—14.12 пг, соответственно; $RD = 16.3\%$). Такая же картина была отмечена и по аллозимам (27 локусов, $D_{Nei} = 0.68$).

Талышские популяции, обычно приписываемые к кавказской жабе *B. verrucosissimus*, хорошо отличались по размеру генома от других кавказских популяций этого вида (13.22—13.36 и 13.53—14.09 пг, соответственно; $RD = 4.3\%$). Более того, анализ аллозимов показал, что талышские жабы являются самостоятельной ветвью, приблизительно в равной степени удаленной как от европейской *B. bufo bufo* ($D_{Nei} = 0.32$), так и от кавказской *B. verrucosissimus* ($D_{Nei} = 0.37$). Средние генетические различия между *B. bufo bufo* и *B. verrucosissimus* оказались несколько ниже ($D_{Nei} = 0.22$). Нам не удалось найти заметных различий ни по размеру генома, ни по аллозимам между кавказскими популяциями *B. verrucosissimus*, описанными как разные подвиды (Орлова, Туниев, 1989).

На основании морфологических данных (Baran, Atatür, 1998) популяции серых жаб из западной и южной Анатолии ранее были отнесены к *B. bufo spinosus*. По нашим данным, турецкие жабы (озеро Абант и город Аланья) оказались генетически значительно ближе к *B. verrucosissimus* Кавказа ($D_{Nei} = 0.03$), чем к *B. bufo bufo* ($D_{Nei} = 0.21$). По размеру генома турецкие популяции (13.39—13.78 пг) были достаточно близки как к *B. verrucosissimus* ($RD = 2.5\%$), так и к *B. b. bufo* ($RD = 2.3\%$).

Значительные различия по размеру генома были обнаружены нами между *B. bufo bufo* и *B. bufo spinosus* из Туниса (14.06—14.11 пг; $RD = 6.1\%$).

По аллозимным данным последние оказались ветвью, сильно удаленной как от *B. bufo bufo*, так и от *B. verrucosissimus* ($D_{Nei} = 0.28$ и $D_{Nei} = 0.29$, соответственно). Судя по этой дистанции, уровень генетических различий между *B. bufo spinosus* из Туниса и номинативным подвидом вполне соответствует межвидовому. Тем не менее, вопрос о таксономическом положении жаб из Туниса может быть решен лишь после выяснения статуса *B. bufo spinosus* из южной Европы (Франция), откуда эта форма была описана.

4. Зеленые жабы (группа *Bufo viridis*)

Изменчивость размера генома изучена у 816 диплоидных и 308 полиплоидных особей (242 выборки) зеленых жаб комплекса *Bufo viridis*. Как правило, все диплоидные популяции зеленых жаб объединяются в один политипический вид *B. viridis*, внутривидовая систематика которого до сих пор остается недостаточно разработанной. Недавно на основании данных, полученных при анализе двух участков митохондриального генома, было выдвинуто предположение (Stöck et al., 2006), что все подвиды *B. viridis*, на самом деле, являются самостоятельными видами. Это — европейская *B. v. viridis*, южно-иранская *B. v. kermanensis*, среднеазиатская *B. v. turanensis*, апеннинско-балеарская *B. viridis balearicus*, североафриканская *B. viridis boulengeri* и переднеазиатский подвид, для которого было предложено название «*B. viridis variabilis*» (= *B. viridis sitibundus* или *B. viridis «arabicus»*). Кроме того, еще одна неописанная форма была недавно найдена в южной части острова Сицилия (Stöck et al., 2006).

Нами было изучено количество ядерной ДНК у представителей пяти подвидов (кроме *B. viridis balearicus* и сицилийской формы). В отличие от номинативного, южно-иранского и североафриканского подвидов, два других подвида оказались географически неоднородными. По размеру генома в пределах *B. viridis variabilis* можно выделить две, а у *B. viridis turanensis* даже три географические группировки.

Если анализировать распределение количества ядерной ДНК у *B. viridis* в целом, то могут быть выделены четыре ярко выраженных пика. Первый пик с наибольшим геномом сформировали *B. viridis variabilis* с острова Кипр (10.40—10.68 пг). Второй — *B. v. turanensis* из бассейна реки Амударья (9.98—10.21 пг). Третий пик со средними значениями образовали *B. v. viridis* (9.67—9.99 пг) и *B. v. turanensis* из бассейнов рек Сырдарья, Чу и Или (9.71—10.09 пг). В четвертый пик с наименьшим геномом попали особи *B. viridis variabilis* из Передней Азии, Кавказа и западного Казахстана (9.28—9.65 пг), *B. v. turanensis* из Копетдага (9.49—9.66 пг), *B. v. kermanensis* (9.38—9.41 пг) и *B. v. boulengeri* (9.54—9.78 пг). Максимальные различия нами были обнаружены между *B. viridis variabilis* с Кипра и *B. v. kermanensis* (11.4%).

Аллозимная изменчивость (23 локуса, 59 выборки, 227 особей) была изучена у *B. v. viridis*, *B. v. boulengeri*, обеих геномных группировок *B. viridis variabilis*, а также у *B. v. turanensis* из бассейна реки Сырдарья. Наимень-

шие генетические различия были найдены нами между *B. v. turanensis* и континентальными популяциями *B. viridis variabilis* ($D_{Nei} = 0.11$). Чуть дальше от обеих этих форм отстояла восточно-европейская *B. v. viridis* ($D_{Nei} = 0.13$). Наиболее сильно от этих трех форм отличались кипрская *B. viridis variabilis* ($D_{Nei} = 0.21$) и тунисская *B. v. boulengeri* ($D_{Nei} = 0.23$).

Предположение о том, что *все* подвиды *B. viridis* следует считать самостоятельными видами (Stöck et al., 2006), не подтверждается нашими данными. Мы полагаем, что географические системы диплоидных популяций *B. viridis*, в том числе обычно относимые к разным подвидам, на самом деле находятся на разных уровнях эволюционной дивергенции. Например, изучение изменчивости размера генома, а также распределения одного сателлитного и двух аллозимных локусов в популяциях, находящихся в зонах контакта ареалов *B. v. viridis* и *B. viridis variabilis* (Среднее и Нижнее Поволжье, восточное Предкавказье и западная Анатолия), показало, что ширина зоны интерградации может достигать нескольких сотен километров (Литвинчук и др., 2006). Такая ситуация характерна скорее для подвидов, чем для видов, которые имеют узкие гибридные зоны. Исходя из этого, мы предлагаем рассматривать, по крайней мере, эти две формы в качестве подвидов, а не самостоятельных видов. С другой стороны, генетические дистанции между некоторыми формами (кипрская *B. viridis variabilis* и *B. viridis boulengeri*) превышают наименьший уровень межвидовых различий, отмеченный у амфибий (Халтурин и др., 2003; Боркин, Литвинчук, 2007), что может говорить в пользу их видового, а не подвидового статуса.

5. Квакши (род *Hyla*)

Количество ядерной ДНК (251 особь, 54 выборки) и аллозимная изменчивость (153 особи, 36 выборки) были проанализированы нами у трех видов квакш рода *Hyla*. Дальневосточная *H. japonica* генетически (23 аллозимных локуса) оказалась наиболее удаленной ($D_{Nei} = 0.57$) от *H. arborea* и *H. savignyi* из западной Палеарктики. Однако значения размера генома у *H. japonica* и двух других видов перекрываются (9.91—10.22 и 9.98—12.10 пг, соответственно).

По аллозимным данным у *H. japonica* могут быть выделены три географические группы, одна из которых населяет остров Хоккайдо (Япония), другая — юг острова Сахалин, и третья — континентальный Дальний Восток России (Хабаровский и Приморский края). Генетические различия между второй и третьей группами оказались чуть меньше ($D_{Nei} = 0.08$), чем между ними и японской выборкой ($D_{Nei} = 0.10$). По размеру генома все эти три группы практически не отличались друг от друга ($RD = 0—0.5\%$). Исходя из этого, мы можем с высокой долей уверенности утверждать, что все они принадлежат к одному и тому же виду, а не к двум разным (*H. japonica* и *H. ussuriensis*), как это было предложено ранее (Fei, 1999). Более того, недавно эти якобы разные виды были отнесены даже к разным группам видов (Faivovich et al., 2005).

Нами впервые была выявлена значительная внутривидовая генетическая структуризация у обыкновенной (*H. arborea*) и малоазиатской (*H. savignyi*) квакш. Среди европейских популяций *H. a. arborea* мы обнаружили две географические группировки, различающиеся по количеству ядерной ДНК ($RD = 4.1\%$). Одна из них населяет западную Европу (Франция) и Паннонскую низменность (10.26—10.51 пг), другая — восточную Европу и Турцию (10.60—11.00 пг). Кавказские выборки, относимые к подвиду *H. arborea schelkownikowi*, оказались и по размеру генома, и по аллозимам очень близки к восточной группе номинативного подвида (10.75—11.12 пг; $RD = 1.7\%$; $D_{Nei} = 0.07$). Этот факт в комплексе с отсутствием морфологических различий позволил нам свести *H. a. schelkownikowi* в синонимы *H. arborea arborea* (Litvinchuk et al., 2006).

Талышские популяции квакш, ранее относившиеся к *H. savignyi*, оказались генетически более близки к *H. arborea* ($D_{Nei} = 0.12$), чем к *H. savignyi* ($D_{Nei} = 0.31$). Кроме того, талышские квакши хорошо отличались от обоих этих видов по размеру генома (11.76—12.17 и 9.98—11.12 пг, соответственно; $RD = 13.1\%$). Недавно мы описали их в качестве нового самостоятельного подвида — квакши Гумилевского, *H. arborea gumilevski* (Litvinchuk et al., 2006).

По аллозимным данным *H. a. arborea* и *H. savignyi* хорошо различались друг от друга ($D_{Nei} = 0.24$), тогда как значения размера генома у них сильно перекрывались (10.00—11.05 и 9.98—10.72 пг, соответственно; $RD = 4.4\%$). Среди популяций *H. savignyi* нами были изучены три географические группы. Одна из них населяет Кипр, другая южную Турцию, третья Закавказье. Генетические различия между первыми двумя группами оказались незначительными ($D_{Nei} = 0$). Подобная закономерность отмечена и по размеру генома ($RD = 1.3\%$). Географически наиболее удаленные закавказские выборки (запад Азербайджана) оказались и генетически наиболее обособленными ($D_{Nei} = 0.09$; $RD = 5.2\%$).

6. Зеленые лягушки (подрод *Pelophylax*)

Количество ядерной ДНК (3074 особей из 566 выборок) было проанализировано у девяти видов зеленых лягушек. Наименьший геном был найден у дальневосточной *R. nigromaculata* (11.84—11.97 пг). Средние значения имели североафриканская *R. saharica* (12.92—13.28 пг), а также европейские *R. lessonae* (13.62—14.30 пг) и *R. shqipericica* (14.21—14.49 пг). Наибольшие геномы характерны для западно-палеарктических лягушек *R. epeirotica* (15.20—15.24 пг), *R. cretensis* (16.21—16.28 пг), *R. bedriagae* (15.84—16.48 пг) и *R. ridibunda* (15.51—16.70 пг). Диплоидные особи съедобной лягушки *R. esculenta* (клональный вид, возникший за счет гибридизации между *R. lessonae* и *R. ridibunda*) имели промежуточные между родительскими видами значения размера генома (14.77—15.21 пг). В среднем течении реки Северский Донец (Харьковская, Донецкая, Луганская области Украины и Ростовская область России) нами впервые был обнаружен новый центр мас-

совой полиплоидии (триплоиды и тетраплоиды) у *R. esculenta* (Borkin et al., 2004, 2006).

У озерной лягушки *R. ridibunda* по размеру генома могут быть выделены две географические группировки ($RD = 2.5\%$). Выборки с большим количеством ядерной ДНК (16.22—16.70 пг) отмечены в восточном Закавказье, горном Дагестане, юго-восточном Казахстане и Кыргызстане. Меньшими значениями размера генома (15.51—16.35 пг) обладали лягушки из Балкан, Турции, Молдавии, западной и северной Украины, Белоруссии, Прибалтики, европейской части России западнее Среднего и Нижнего Поволжья. Выборки из южных областей Украины (включая Крым), западного Кавказа, Среднего и Нижнего Поволжья и бассейна реки Урал имели промежуточные значения.

Аллозимная изменчивость изучена у семи видов зеленых лягушек (23 локуса, 22 выборки, 74 особи). Четыре вида (*R. nigromaculata*, *R. saharica*, *R. lessonae* и *R. shqipericica*) оказалась генетически сильно удаленными друг от друга ($D_{Nei} = 0.41—0.80$). Среди остальных четырех видов островные формы (*R. bedriagae* с Кипра и *R. cretensis* с Крита) хорошо отличались как друг от друга, так и от континентальных популяций *R. bedriagae* (Киликия и Антиохия в Турции) и *R. ridibunda* из восточной Европы и Кавказа ($D_{Nei} = 0.11—0.29$). Генетические различия между последними двумя формами оказались наиболее слабыми ($D_{Nei} = 0.07$), что ставит вопрос о статусе *R. bedriagae*, как вида, выделенного только на основе биоакустики. Большая часть популяций озерных лягушек из западной и южной Турции, ранее относившихся по брачным крикам и морфологическим признакам к *R. bedriagae* (Sinsch, Schneider, 1999), оказалась генетически более близка к *R. ridibunda* ($D_{Nei} = 0.03$), чем к *R. bedriagae* ($D_{Nei} = 0.05$), что хорошо согласуется и с данными по митохондриальной ДНК (Plötner, Ohst, 2001).

7. Бурые лягушки (группа *Rana temporaria*)

Изменчивость размера генома была изучена нами у девяти видов бурых лягушек (135 выборок, 466 особей). По размеру генома их можно разбить на три группировки. В первую, наиболее многочисленную группу попали виды с наименьшим размером генома. Это — центральноазиатская *R. asiatica* (10.04 пг), европейские *R. temporaria* (10.12—10.60 пг) и *R. dalmatina* (11.39—11.56 пг), а также дальневосточные *R. pirica* (10.57—10.72 пг), *R. amurensis* (10.87—11.14 пг) и *R. dybowskii* (11.28—11.50 пг). Вторую группу образуют европейская *R. arvalis* (12.52—13.16 пг) и малоазиатская *R. macrocnemis* (13.08—13.76 пг). Самый большой геном был найден у балканской *R. graeca* (15.24—15.41 пг).

Среди популяций малоазиатской лягушки (*R. macrocnemis*) нами были обнаружены две геномные группировки ($RD = 2.4\%$), одна из которых (*R. m. macrocnemis*) населяет Кавказ (13.08—13.61 пг), а другая (*R. m. pseudodalmatina*) — Талышские горы (13.66—13.76 пг). Это геномное

и географическое разделение совпадает с данными, полученными недавно в ходе анализа митохондриального генома (Veith et al., 2003).

Популяции остромордой лягушки (*R. arvalis*), населяющие Паннонскую низменность (*R. a. wolterstorffi*) и Алтай (*R. a. altaica*), характеризовались чуть более низкими значениями размера генома (12.52—12.73 и 12.53 пг, соответственно) по сравнению с номинативным подвидом (12.60—13.16 пг; $RD = 1.9$ — 2.7% , соответственно). Специфика лягушек, населяющих Паннонскую низменность, была подчеркнута недавно и при изучении филогеографии *R. arvalis* на основе анализа митохондриального гена цитохрома *b* (Babik et al., 2004; Litvinchuk et al., 2008).

Заключение. Таким образом, изменчивость размера генома была изучена нами у 32 видов (6977 особей) пяти семейств бесхвостых амфибий. Количество ядерной ДНК (из расчета на диплоидное ядро) варьировало следующим образом:

Discoglossidae (*Bombina*): 20.07—22.95 пг,

Pelobatidae (*Pelobates*): 7.86—9.50 пг,

Bufoidea (*Bufo*): 9.28—14.28 пг,

Hylidae (*Hyla*): 9.91—12.17 пг,

Ranidae (*Rana*): 10.04—16.70 пг.

Различия по размеру генома (RD) между семействами составили в среднем 40.3% (10 сравнений), между подродами в пределах рода 27.6% (2), между видами одного и того же подрода или монотипического рода 12.9% (83), между подвидами 5.0% (28) и, наконец, между популяциями в пределах подвида или монотипического вида — 0.9% (2172; на примере *Bombina*). Эти данные явно указывают на положительную корреляцию между уровнем дивергенции, который выражен рангом таксона, и степенью различий по размеру генома. Иначе говоря, чем сильнее сравниваемые выборки в среднем различаются по размеру генома, тем глубже дивергенция между ними и тем выше таксономический ранг этих различий. Ранее подобная зависимость была найдена нами у хвостатых амфибий из семейств Salamandridae и Hynobiidae (Литвинчук и др., 2001).

Наличие «филогенетической» корреляции позволяет применять количество ядерной ДНК как некий общий индикатор, полезный для выявления географической структурированности видов и оценки таксономического положения популяций. Следует, однако, помнить, что данная корреляция не является абсолютной. Поэтому пользоваться размером генома, как и любым другим признаком, нужно осторожно и лучше в комплексе с другими методами.

В данной работе впервые на большом экспериментальном материале проведено сравнение результатов исследования внутривидовой изменчивости, полученных методом цитометрии (размер генома) и с использованием стандартных генетических маркеров (аллозимы). Во всех изученных нами случаях наличие значительных различий по размеру генома между

популяциями внутри одного вида, как правило, связано с заметными генетическими различиями, которые отражают определенный уровень дивергенции. В ряде случаев размер генома выступает как более эффективный показатель для регистрации событий ранней дивергенции. Однако наличие значительных генетических различий не всегда соответствует различиям по размеру генома (например, в случае сравнения европейских и дальневосточных жерлянок и квакш). Очевидно, что помимо дивергенции, выраженной в генетических дистанциях, существуют и другие факторы, приводящие к изменению количества ядерной ДНК в процессе видообразования. Ранее нами на примере хвостатых амфибий семейства Salamandridae было показано, что у близкородственных видов размер генома в высокой степени коррелирован с их географическим распространением и температурой воды в период эмбрионального развития (Litvinchuk et al., 2007). Вполне вероятно, что подобная взаимосвязь может быть обнаружена и в различных группах бесхвостых амфибий.

Изучение географического видообразования в разных группах бесхвостых амфибий позволяет нам утверждать о существовании таких важных центров видообразования (или формообразования) в Палеарктике, как паннонский, талышский и кипрский, на которые обычно обращают мало внимания.

Благодарности. Авторы искренне признательны коллегам за помощь в проведении лабораторных работ, полевых исследований, а также предоставление материалов. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 05-04-48403), гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-4212.2006.4) и Центра коллективных исследований «Материаловедение и диагностика в передовых технологиях».

- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., 2007. Генетические дистанции и видообразование у амфибий // Вопросы герпетологии (данный сборник).
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Боркин Л. Я., Халтурин М. Д., Тимофеев Б. И., Джукич Г., Калежич М., 2001. Размер генома и проблемы систематики хвостатых земноводных (на примере Salamandridae и Hynobiidae) // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пуццино — М. С. 168—170.
- Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Усманова Н. М., Боркин Л. Я., Мазанаева Л. Ф., Казаков В. И., 2006. Изменчивость микросателлитов *BM224* и *Vcal7* в популяциях зеленых жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и плоидности // Цитология. Т. 48. № 4. С. 332—345.
- Орлова В. Ф., Туниев Б. С., 1989. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. № 3. С. 13—24.
- Халтурин М. Д., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М., Мильто К. Д., 2003. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates*

- fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // Цитология. Т. 45. № 3. С. 308—323.
- Babik W., Branicki W., Sandera M., Litvinchuk S., Borkin L. J., Irwin J. T., Rafinski J., 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis* // Molecular Ecology. V. 13. P. 1469—1480.
- Baran I., Atatür M. K., 1998. Turkish herpetofauna (amphibians and reptiles). Ankara: Republic of Turkey Ministry of Environment. 214 p.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Khalturin M. D., Lada G. A., Borissovsky A. G., Faizulin A. I., Kotserzhinskaya I. M., Novitsky R. V., Ruchin A. B., 2003. New data on the distribution of two cryptic forms of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*) in Eastern Europe // Russ. J. Herpetol. V. 10. № 2. P. 115—122.
- Borkin L. J., Korshunov A. V., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Shabanov D. A., Zinenko A. I., 2004. Mass occurrence of polyploidy green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russ. J. Herpetol. V. 11. № 3. P. 194—213.
- Borkin L. J., Lada G. A., Litvinchuk S. N., Melnikov D. A., Rosanov J. M., 2006. The first record of mass triploidy in hybridogenic green frog *Rana esculenta* in Russia (Rostov Province) // Russ. J. Herpetol. V. 13. № 1. P. 77—82.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Džukić G., Kalezić M. L., 2005. Genome size variation in the Balkan anurans // Herpetologia Petropolitana, St. Petersburg. P. 16—19.
- Crottini A., Andreone F., Kosuch J., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Eggert C., Veith M., 2007. Fossorial but widespread: the phylogeography of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), and the role of the Po Valley as a major source of genetic variability // Molecular Ecology. V. 16. P. 2734—2754
- Faivovich J. N., Haddad C. F. B., Garcia Paris C. A., Frost D. R., Campbell J. A., Wheeler W. C., 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 294. P. 1—240.
- Fei L., 1999. Atlas of Amphibians of China. Zhengzhou: Henan Science and Technology Publ. Co.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., 2007. Correlations of geographic distribution and temperature of embryonic development with the nuclear DNA content in the Salamandridae (Urodela, Amphibia) // Genome. V. 50. P. 333—342
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., 2008. Genome size variation in *Rana arvalis* and some related brown frog species, including taxonomic comments on the validity of the *R. arvalis* subspecies // D. Glandt & R. Jehle (Hrsg.): Der Moorfrosch/The Moor Frog. Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement (in press).
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V., 2006. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii* from the Talysh Mountains // Russ. J. Herpetol. V. 13. № 3. P. 187—206.
- Plötner J., Ohst T., 2001. New hypotheses on the systematics of the western Palearctic water frog complex (Anura, Ranidae) // Mitt. Mus. Naturkunde. Berl., Zool. Reihe. V. 77. P. 5—21.

- Sinsch U., Schneider H.*, 1999. Taxonomic reassessment of Middle Eastern water frogs: morphological variation among populations considered as *Rana ridibunda*, *R. bedriagae* or *R. levantina* // *J. Zool. Syst. Evol. Research*, 37: 67—73.
- Stöck M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebajeva T., Eremchenko V., Macey J. R., Papenfuss T. J., Wake D. B.*, 2006. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity // *Mol. Phyl. Evol.* V. 41. P. 663—689.
- Veith M., Kosuch J., Vences M.*, 2003. Climatic oscillations triggered post-Messinian speciation of Western Palearctic brown frogs (Amphibia, Ranidae) // *Mol. Phyl. Evol.* V. 26. P. 310—327.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ ЭКОЛОГИИ СОСУЩЕСТВУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ И ГАДЮКИ НИКОЛЬСКОГО ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

С. А. Лопарев, А. И. Сытник

Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко

THE COMPARATIVE ECOLOGY OF COEXISTENT POPULATIONS OF *Vipera berus* AND «*Vipera nikolskii*» IN THE FOREST STEPPE ON DNIEPER'S RIGHT RIVERBANK OF UKRAINE

S. A. Loparev, A. I. Sytnik

National Taras Shevchenko University of Kyiv

Results of the long-term comparative investigation of biology of *Vipera berus* and *Vipera «nikolskii»* are presented. Differences in the distributional patterns, density of populations and food habits between both species suggest that these species are ecologically distinct. Our investigations confirm decreasing of population of *V. nikolskii* on the territories under antropogenic press.

Черные обыкновенные гадюки *Vipera berus*, обитающие в лесостепной части Украины, часто рассматриваются в качестве самостоятельной формы (Тарашук, 1959; Грубант и др., 1973). В 1986 году эта гадюка была описана как отдельный вид, *Vipera nikolskii* (Ведмедеря и др., 1986). Однако вопрос о таксономическом статусе *V. «nikolskii»* до сих пор остается открытым. Ряд исследователей поддерживают (Ананьева и др., 1998), другие отвергают видовую самостоятельность черной формы гадюки Украины и Черноземной части России (Куриленко, 1990). Нет согласованности и в морфологических описаниях (Завьялов, Табачишин, 1998; Соколов, 2001; Зиненко, Ружиленко, 2003). Черные гадюки лесостепной зоны морфологически не всегда соответствуют описанию *Vipera nikolskii* (Бакиев и др., 2001). Возможно, что обе формы, *V. berus* и *V. nikolskii*, в ряде случаев обитают симпатрично. В таком случае, размытость морфологических описаний различных популяций гадюки Никольского, возможно, объясняется анализом смешанных выборок *V. berus* и *V. nikolskii*. Для уточнения статуса *V. «nikolskii»* необходимо изучение возможной зоны симпатрии и экологической изоляции обоих видов.

Популяции типичных *V. berus* и *V. «nikolskii»* наблюдались нами длительное время (1950—2006) в Правобережном Лесостепном Приднепровье, в частности, в Каневском заповеднике и на смежных территориях. Тут, как и на большинстве других участков Киевского плато, эти гадюки занимают разные экотопы и вместе практически не встречаются. Речь идет именно об

экологическом разграничении, участки обитания обеих гадюк могут быть расположены очень близко, на расстоянии 1—3 км и меньше.

Типичная форма населяет пойму, первую (луговую) и вторую (боровую) террасы, обитает в сосново-дубовых и дубово-вязовых лесах, придерживается межи леса и высокотравья. Молодь и взрослые во второй половине лета спускаются к влажным понижениям второй террасы, или болотам поймы. Реже змеи наблюдаются на склонах третьей террасы и на левом берегу водохранилищ, где сохранились элементы лесных сообществ. Тут *V. berus* может занимать подобные с *V. «nikolskii»* биотопы. В случае интенсивного выпаса гадюки всегда исчезают. После заполнения водохранилищ сохранились отдельные изолированные популяции и ленточные поселения от Киева на юг до Черкасс, но в пределах долинных лесов.

Типичные станции «*V. nikolskii*» — освещенные участки широколиственных лесов, опушки, граничащие со степными или сухими луговыми биотопами. Самая высокая численность (встречаемость более 10 экз./км в 1950—1980 гг., и 3—5 экз./км в 1980—2006 гг.) была зарегистрирована на сильно расчлененных опушках и полянах с сухими в верхних частях склонов и влажными по ярам, луговым и остепненным участкам с высокотравно-кустарниковыми формациями. Важную роль играет наличие укрытий — поваленных стволов, валежника и т. п. Также принципиально важно отсутствие регулярного сенокоса и выпаса на этих территориях. После расчистки полян и вырубки леса относительная численность змей снижается до 1—3 экз./км. Изредка *V. «nikolskii»* может заселять лесопосадки около яров, но только при наличии высокотравных полей. В пределах овражистого Правобережья вид точечно отмечался на территории от Киева до Канева вплоть до 1984—1989 годов в своих типичных местообитаниях, а также в разреженных березняках, садах и даже в заброшенных парках и на окраинах городов, но только при условии обязательного присутствия комплексов древостоев, густых кустарников и влажных высокотравных участков. В последние годы во всех этих местах гадюки исчезли.

В районе Канева достоверно известны только две находки *V. berus* в местах, обычно населенных *V. «nikolskii»*. Первая находка сделана в 1960-х годах около Тарасовой горы, вторая — в 1973 г. около с. Пекари, у подножия горы Пластунки. Другие два пестро окрашенных экземпляра гадюк были определены как *V. «nikolskii»*.

Анализ питания каневских гадюк выявил существенные отличия в кормовом рационе *V. «nikolskii»* (проанализировано 40 экземпляров гадюк и 55 кормовых объектов) и *V. berus* (34 экземпляра гадюк, 54 кормовых объекта). Все змеи были отловлены в июне на участке длиной 20 км. В пищевом рационе *V. «nikolskii»* отмечены: мышевидные грызуны, ювенильные *Glis glis*, слетки Passeriformes (5), одна ювенильная *Coronella austriaca*, ящерицы *Lacerta agilis* (7) и *L. viridis* (5) и их хвосты (14), молодой *Natrix natrix* и хвост *Anguis fragilis*. Из земноводных отмечены: молодые *Bufo sp.* (2),

Pelobates fuscus, *Rana sp.* (1). Млекопитающие и птицы составляют 40.0% пищевого рациона, рептилии — 52.7%, земноводные — 7.3%. Среди пищевых объектов *V. berus* обнаружены: мышевидные грызуны, молодь *Natrix natrix*, птенцы Passeriformes (1), ящерицы *Lacerta agilis* и *Zootoca vivipara* (1), их остатки (2) и хвосты (4), земноводные — *Bufo sp.* (5), *Pelobates fuscus* (3), бурые лягушки (16) и зеленые лягушки (6) (всего остатков *Rana sp.* — 29). Таким образом, в рационе обыкновенной гадюки земноводные составляют 68.5%, млекопитающие — 13.0%, пресмыкающиеся — 16.7%.

Просмотр нескольких сотен экземпляров *V. berus* и *V. «nikolskii»* за время наблюдений не показал морфологически промежуточных типов, что указывает на малую вероятность гибридизации, во всяком случае, в этом регионе. Черная окраска не может быть использована для определения принадлежности гадюк к той или иной форме, так как в значительной степени характерна и для *V. berus*. Доля черных особей в популяциях *V. berus* составляет 15—60%.

В зоне симпатрии обе формы четко разделены пространственно и экологически. На участке г. Канев — г. Черкассы, *V. berus* находится на южной границе распространения, где придерживается интразональных биотопов поймы и надлуговых террас и до сих пор относительно обычна. В то время как типичный зональный элемент лесостепи, *V. «nikolskii»* исчезает. Низкая численность и спорадическое распространение этой формы на полосе лесостепи связаны, скорее всего, с давней высокой антропогенной нагрузкой в местах ее обитания. Падение численности в 2—8 раз в последние годы связаны с активным преобразованием ее биотопов и интенсивным отловом.

Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 576 с.

Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Песков А. Н., Гриднев Д. В., Трохименко Н. М., 2001. Змеи Среднего Поволжья и их распространение // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пушино — М. С. 22—24.

Ведмедеря В. И., Грубант В. Н., Рудаева А. В., 1986. К вопросу о названии черной гадюки лесостепи Европейской части СССР // Вестник Харьковского ун-та. Т. 288. С. 83—85.

Грубант В. Н., Рудаева А. В., Ведмедеря В. И., 1973. О систематической принадлежности черной формы обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 3 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 68—71.

Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., 1998. Современное состояние и особенности биологии популяций *Vipera nikolskii* на охраняемых территориях северной части Нижнего Поволжья // Роль охороняемых природных территорий у збереженні біорізноманіття. Канів. С. 229—231.

Зиненко А. И., Ружиленко Н. С., 2003. О систематической принадлежности гадюки, обитающей на территории Каневского природного заповедника // Заповідна справа в Україні. Т. 9. Вып. 1. С. 51—55.

- Куриленко В.*, 1999. Плазуни у фауні України та проблеми їх охорони // Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції / Під ред. І. В. Загороднюка. Київ. С. 50.
- Соколов А. С.*, 2001. Об изменчивости пилеуса обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) Окско-Донской равнины // Вопросы герпетологии: Материалы І с'їзду Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пушино — М. С. 270—272.
- Таращук В. І.*, 1959. Земноводні та плазуни. Фауна України. Т. 7. Київ: Вид-во АН УРСР. 247 с.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВЫХ РАЗЛИЧИЙ ПО ДЛИНЕ ТЕЛА И ТЕМПАМ РОСТА БУРЫХ ЛЯГУШЕК

С. М. Ляпков

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

GEOGRAPHICAL AND AGE VARIATION OF SEXUAL DIMORPHISM IN BODY LENGTH AND GROWTH RATE IN BROWN FROGS

S. M. Lyapkov

Moscow Lomonosov State University

The variation in body length (both measured and back calculated upon the data of skeletochronology) between sexes and between populations were studied in *Rana temporaria* and *R. arvalis*. In a southern population of *R. temporaria*, the highest growth rate and the minimal differences between sexes in body length and age distribution were revealed. The significant differences in these traits between central and northern populations were revealed in each of two species. The sexual size dimorphism (within each species) and between-species differences formed already before first wintering.

Введение. Направленность полового диморфизма по размерам у большинства видов бурых лягушек одинакова: самки крупнее самцов. Так, у травяной лягушки (*Rana temporaria*) достоверно более крупные размеры самок выявляются при сравнении особей не только одной популяции, но и одного возраста (Ляпков и др., 2004). Остромордая лягушка (*R. arvalis*) — вероятно, единственный вид бурых лягушек, самки которого мельче самцов, причем это не связано со сравнительно мелкими средними размерами вида (обзор см. Ляпков и др., 2007).

Задачи работы. 1) Исследовать формирование половых различий в процессе роста у травяной и остромордой лягушек; 2) Выявить закономерности проявления полового диморфизма по длине тела у географически удаленных популяций каждого из двух видов.

Материал и методика. Половозрелых травяных лягушек (далее для краткости — Rt) собирали во время размножения в нерестовых водоемах в трех различных популяциях: 1. Брянская область, вблизи заповедника Брянский лес (далее — Брянский лес) (52°27' с. ш., 33°53' в. д.), в 2001—2005 гг. (всего было собрано 32 самки и 32 самца); 2. Московская область, вблизи Звенигородской биостанции МГУ (далее — ЗБС) (55°44' с. ш., 36°51' в. д.), в 1998—2002 гг. (284 самки и 326 самцов); 3. Кировская область (далее — Киров) (58°40' с. ш., 49°5' в. д.), в 1998—2002 гг. (264 самки и 263 самцов). Половозрелые остромордые лягушки (далее — Ra) двух исследо-

ванных популяций (ЗБС: 280 самок и 280 самцов; Киров: 77 самок и 103 самца) населяли те же самые местообитания, что и популяции Rt.

Возраст особей определяли по срезам середины диафиза голени, окрашенным гематоксилином Эрлиха. Размер внешнего диаметра голени и каждой из линий склеивания определяли как среднее между ее минимальным и максимальным диаметрами. Для обратного расчисления длины тела использовали аллометрическое уравнение $L = a \times D^b$, где L — оцененная длина тела в данном возрасте, D — диаметр соответствующей линии склеивания. Параметры a и b определяли из уравнения $L_x = a \times D^b$, где L_x — длина тела особи при поимке, D_x — внешний диаметр голени. Далее применяли поправку (Ryser, 1988): $L_i = L \times (L_x / L_{ex})$, где L_{ex} — длина тела, оцененная при поимке. При такой поправке оцененное и измеренное при поимке значения совпадают, поэтому, при сравнении двух этих значений в каждом из возрастов, из числа рассчитанных исключали особей данного возраста. Ранее было показано (обзор см. Marunouchi et al., 2000), что различия в скорости роста трубчатых костей в ширину существуют и между популяциями, и между полами. Наши данные (см. ниже) также выявили подобные различия, поэтому параметры a и b определяли отдельно для каждой популяции и отдельно для самцов и самок. По рассчитанным длинам тела перед данной (L_{i+1}) и предыдущей (L_i) зимовками были вычислены годовые относительные приросты (по формуле Броди): $\Delta L = 2(L_{i+1} - L_i) / (L_{i+1} + L_i)$.

Результаты и обсуждение.

I. Половой диморфизм по диаметру голени

Во всех исследованных популяциях каждого вида средний диаметр голени, отнесенный к длине тела, был больше у самцов, чем у самок. Географическая изменчивость была выражена слабее: у Rt максимальное значение этого признака наблюдалось в популяции Брянского леса (и у самок, и у самцов), однако популяции ЗБС и Кирова достоверно не различались между собой. У Ra большее значение этого признака было выявлено только у самок (ЗБС). Различия между видами указывают на менее жесткое ограничение формирования этого признака средовыми факторами у Rt, по крайней мере, у самцов.

II. Половые и межпопуляционные различия по возрастному составу

В популяции Rt Брянского леса большинство самок (43.8%) и самцов (40.6%) размножается впервые после 2-й зимовки, доля 3-летних особей (самки: 37.5%, самцы: 31.3%) меньше, чем 2-летних, а 4-летних — еще меньше (18.8% и 28.1%). Достоверных различий в среднем возрасте между полами не выявлено (2.75 и 2.88 года). В двух более северных популяциях доля 2-летних размножающихся особей была ниже, чем в южной популяции, особенно у самок (ЗБС: самки — 4.2% и самцы — 19.6%; Киров: 1.1% и 4.2%), доля 3-летних — выше (Киров: 54.2% и 42.6%; ЗБС: 51.8% и 48.8%), доля 4-летних особей (Киров: 28.0% и 27.4%; ЗБС: 33.1% и 25.2%) — также выше. В популяции Кировской области доля 5-летних особей (13.3% и

18.6%) была выше, чем в популяции ЗБС (9.2% и 4.9%), поэтому средний возраст также был больше (самки — 3.64 и самцы — 3.85 года), чем у популяции ЗБС (3.52 и 3.21 года). Таким образом, у Rt наблюдались различия в возрастном составе как между полами (кроме популяции Брянского леса), так и между популяциями.

В популяциях Ra доля 2-летних размножающихся особей была сравнительно низкой (Киров: самки — 3.9% и самцы — 15.5%; ЗБС: 0% и 1.8%), доля 3-летних — существенно выше (Киров: 51.9% и 56.3%; ЗБС: 29.3% и 38.2%), а доля 4-летних особей (Киров: 31.2% и 24.3%; ЗБС: 43.6% и 42.1%) была выше, чем 2-летних (Киров) или даже 3-летних (ЗБС). В итоге, средний возраст в популяции ЗБС (самки — 4.09 и самцы — 3.83 года) был больше, чем в популяции Кировской обл. (3.56 и 3.17 года). Причиной таких различий могут быть существенно более мелкие размеры завершивших метаморфоз особей и их сравнительно поздние сроки выхода на сушу в популяции ЗБС (Ляпков, неопубликованные данные), что ведет к задержке наступления половой зрелости на 1 год у части особей.

III. Половой диморфизм по длине тела и темпам роста

1. Общий характер динамики роста. У Rt самки и самцы популяции Кировской области достоверно мельче особей того же пола из популяций Брянского леса и ЗБС в каждом из возрастов, кроме немногочисленных особей старше 4 лет. Различия между двумя более южными популяциями не столь сильны: самцы популяции Брянского леса достоверно крупнее самцов ЗБС в возрасте 3 и 4 лет, самки — только в возрасте 3 лет. Половые различия были выражены в целом слабее. В популяции Брянского леса различия в каждом из возрастов были недостоверными, в популяциях ЗБС и Кировской обл. самки были крупнее только в возрасте 4 и 5 лет, а в возрасте 3 лет (Киров) самцы были крупнее самок. Достоверные половые различия по расчисленной длине тела заметны уже в возрасте 1 года, но исчезают в возрасте 3 лет (ЗБС и Киров) и снова проявляются в возрасте 4 и 5 лет. Межпопуляционные различия возникают только в возрасте 2 лет и сохраняются далее до 5 лет.

У Ra различия между популяциями выражены так же отчетливо, как у Rt: самки Кировской области мельче самок ЗБС в каждом их возрастов до 6 лет; самцы — до 5 лет. Однако половые различия выражены слабее: в популяции ЗБС — только в возрасте 3 и 4 лет, а в Кировской области — в возрасте 3 лет. Достоверные межпопуляционные и половые различия по расчисленной длине тела проявляются уже в возрасте 1 года. Позднее различия между популяциями сохраняются, однако различия между полами наблюдаются только в возрасте 2 лет (Киров) или 3 лет (ЗБС).

2. Сравнение измеренных и рассчитанных размеров у особей различных возрастов. Поскольку не все особи исследованных популяций впервые размножаются после 2-й зимовки (и даже иногда после 3-й), мы можем сравнить в каждом из возрастов длину тела размножающихся особей

с расчисленной длиной тела остальных (т.е. пойманных в более старшем возрасте) особей. У размножающихся впервые в возрасте двух лет особей длина тела была больше, чем рассчитанная длина тела у остальных особей, причем достоверные различия были выявлены как у Rt (Киров: самцы, ЗБС: оба пола), так и у Ra (Киров: оба пола, ЗБС: самцы). Кроме того, различия были выявлены в возрасте 4 лет, однако в этом случае измеренная длина тела была меньше рассчитанной и у Rt (Киров: оба пола), и у Ra (ЗБС: самки).

3. Корреляция прироста в течение теплого сезона, предшествующего размножению, с плодовитостью и относительной массой кладки. Итак, различия между двумя видами состоят в том, что Rt достигают существенно большей длины тела перед 2-й зимовкой и сохраняют высокие темпы роста до возраста 5 или 6 лет. Эти различия проявляются как в более южных, так и более северных популяциях и, вероятно, объясняются тем, что у Ra существует ограничение, препятствующее увеличению их размеров. Это ограничение может быть связано с наземной зимовкой вида и соответствующими большими относительными затратами ресурсов, направляемых на запасание резервных веществ, необходимых для успешного переживания зимовки. Кроме того, Rt из популяций ЗБС и Кировской области характеризуются достоверно большей, чем у Ra, плодовитостью, но меньшей относительной массой кладки (Луарков, 2005), что можно считать компенсацией сравнительно низкой плодовитости самок Ra. Сопоставление прироста в течение теплого сезона, предшествующего размножению, и репродуктивных характеристик (табл. 1) позволяет оценить, насколько сильна конкуренция процессов соматического роста и формирования зрелых яиц у самок двух видов. У Ra достоверная положительная корреляция прироста с плодовитостью выявлена только в одном случае. У Rt выявлены положительные корреляции прироста не только с плодовитостью, но и с относительной массой кладки, причем не только перед 3-й, но и перед 4-

Таблица 1. Корреляции прироста в течение предыдущего теплого сезона с плодовитостью (1) и относительной массой кладки (2). Достоверные корреляции отмечены полужирным шрифтом.

Возраст	Вид	<i>R. temporaria</i>						<i>R. arvalis</i>			
		Популяция		ЗБС		Брянский лес		Киров		ЗБС	
	Признак	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
2	n	3	3	11	11	13	13				
	R	-0.76	-0.60	-0.14	-0.30	-0.02	-0.05				
3	n	143	143	143	143	11	11	16	16	81	81
	R	0.17	0.09	0.13	0.05	-0.08	0.04	0.54	0.41	-0.03	-0.11
4	n	74	74	91	91	6	6	9	9	120	120
	R	0.32	0.23	0.22	0.31	0.05	0.38	-0.46	0.09	0.01	0.01
5	n	34	34	25	25			4	4	52	52
	R	0.20	0.37	0.09	-0.20			0.70	-0.93	0.01	0.04

й и 5-й зимовками, т. е. соматический рост не ограничивает столь сильно (как у *Ra*) затраты на размножение. Таким образом, можно предположить, что причина неэффективности отбора на увеличение размеров у *Ra* — это большие затраты ресурсов, необходимых для переживания зимовки, а также для обеспечения высокого репродуктивного усилия у самок.

Выводы.

1. Во всех исследованных популяциях обоих видов относительный диаметр голени был достоверно больше у самцов. У каждого из двух видов этот показатель был больше в южной популяции.

2. Возрастной состав самцов и самок травяной лягушки южной популяции был сходным и сильнее всего отличался от состава двух других популяций. У обоих видов из двух более северных популяций были выявлены различия как между полами, так и между популяциями.

3. Особи, размножающиеся впервые в возрасте 2 лет, характеризуются большей длиной тела в сравнении с неполовозрелыми особями своего возрастного класса.

4. У травяной лягушки половой диморфизм по длине тела максимально выражен в популяции средней части ареала, а в более северной и более южной популяциях — не столь отчетливо. Сходная в целом географическая изменчивость выявлена у остромордой лягушки.

5. Согласно результатам обратного расчисления длины тела, различия между полами у каждого из двух видов и между видами возникают уже к 1-й зимовке.

6. У травяной лягушки выявлены положительные корреляции приростов перед последней зимовкой не только с плодовитостью, но и с относительной массой кладки, т. е. соматический рост ограничивает затраты на размножение не столь сильно, как у остромордой лягушки.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ — БРФФИ № 06-04-81027, РФФИ (грант 05-04-48701) и гранта Президента РФ государственной поддержки ведущих научных школ (1825.2003.4 тема 330-11). Автор благодарен Ю. А. Кабардиной за помощь в промерах срезов костей особей, собранных в 1998—2000 гг., и Э. М. Смириной за многочисленные консультации по вопросам определения возраста.

Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С., 2004. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 1. Демографические и морфометрические характеристики // Зоол. журн. Т. 83. № 11. С. 1375—1386.

Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М., 2007. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. журн. Т. 86. № 4. С. 475—491.

Lyapkov S. M., 2005. Geographical and local variation of reproductive and demographic characteristics in brown frogs // Ananjeva N. and Tsinenko O. (eds.), Herpetologi-

- ca Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc. Eur. Herpetol., August 12—16, 2003, St. Petersburg, Russ. J. Herpetol.. 12(Suppl.). P. 187—190.
- Marunouchi J., Kusano T., Ueda H.*, 2000. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // Current Herpetology. V. 19. P. 81—89.
- Ryser J.*, 1988. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology // J. Zool.. Lond. (A) V. 216. P. 673—685.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ СИРИЙСКОЙ ЧЕСНОЧНИЦЫ (*Pelobates syriacus*) В ДАГЕСТАНЕ

Л. Ф. Мазанаева¹, А. Д. Аскендеров²

¹ Дагестанский государственный университет, Махачкала

² Прикаспийский институт биологических ресурсов, Дагестанский научный центр РАН, Махачкала

DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF EASTERN SPADEFOOT TOAD (*Pelobates syriacus*) IN DAGHESTAN

L. F. Mazanaeva¹, A. D. Askenderov²

¹ Dagestan State University, Makhachkala

² Caspian Institute of Biological Resource, Dagestan Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala

The Eastern Spadefoot Toad is distribution in the foothills of Dagestan. The biotope preferences, seasonal activity, reproduction are presented, obtained during studies in 2003—2006.

Сирийская чесночница распространена в Передней Азии, Юго-Восточной Европе и на Кавказе (Банников и др., 1977). В Передней Азии и на территории бывшего СССР она представлена номинативным подвидом *P. s. syriacus* Boettger, 1889. На Кавказе спорадически распространена в Восточном Закавказье, известна лишь по отдельным находкам из Армении, Восточной Грузии, юго-восточного Азербайджана и изолированно от основной части ареала на крайнем юго-востоке Северного Кавказа (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999).

В Армении чесночница населяет юго-восточную часть республики на север до д. Джервеж Котайского района (несколько севернее г. Ереван). В Грузии самые северо-восточные находки известны в окрестностях г. Тбилиси (41°41' с. ш., 41°51' в. д.), распространение соответствует долине р. Кура. В Азербайджане встречается в устье р. Кура и в более южных районах в Ленкорани и Нахичевани. К северу от Куры в Азербайджане вид известен из Шемахинского и Кубинского районов (Папанян, 1959; Алекперов, 1961, 1978; Tarkhnishvili, 1996; Кузьмин, 1999; Tarkhnishvili, Gokhelasvili, 1999). В 1976 г. чесночница найдена на северо-востоке Азербайджана в окрестностях пос. Низовая Хачмасского района недалеко от побережья Каспийского моря. Это наиболее северное местонахождение вида в Азербайджане, значительно удаленное от ранее известных (Ананьева, Никитин, 1977). Весной 1985 года сирийская чесночница была найдена на юго-востоке Дагестана в устье реки Самур вблизи морского побережья недалеко от границы с Азербайджаном (Леонтьева, 1986; Mazanaeva, 2000). Ранее здесь же в рыбопродуктивных водоемах были обнаружены головастики сирийской

чесночницы (Крючков, 1960), однако вид не был включен в список земноводных Дагестана (Хонякина, 1967). Это местонахождение вида расположено значительно севернее известных ранее точек находок в Азербайджане и находится в отрыве от основной части ареала, определяя северную границу распространения сирийской чесночницы на Кавказе ($41^{\circ}48'$ с. ш., $48^{\circ}30'$ в. д.). Ее высотное распределение лежит в пределах 0—1935 м н. у. м. (Кузмин, 1999).

До сих пор недостаточно сведений по распространению, экологии и состоянию популяций сирийской чесночницы на Кавказе.

В настоящем сообщении мы приводим новые данные по распространению и экологии сирийской чесночницы в Дагестане, полученные по материалам, собранным весной и летом 2003—2006 гг. Исследования проводили на низменности и в предгорье. Весной проводили обследование водоемов, пригодных для нереста, вдоль береговой линии. Взрослых особей ловили с помощью конусов и траншей (канавок) по стандартно принятой методике (Динесман, Калецкая, 1952; Щербак, 1989). Водоемы обследовали на наличие икры и головастиков чесночниц. Собранный в процессе отлова материал фиксировали, часть отловленных животных содержали в террариуме для выяснения некоторых вопросов биологии и экологии. Головастиков помещали в аквариум при комнатной температуре до завершения метаморфоза. Кормили кусочками рыбы и мяса, сушеной дафнией и мотылем.

В результате проведенных исследований нами получены новые данные по распространению сирийской чесночницы в Дагестане. Все достоверно известные местонахождения вида приведены на рис. 1.

Весной 2004 года в окрестностях с. Ерси Табасаранского района в небольших озерах были найдены толстые слизистые шнуры без икры на растениях возле поверхности воды, предположительно это были остатки кладки икры чесночниц. В начале лета 2003 г. в этих же озерах мы наблюдали крупных головастиков, которых ошибочно принимали за головастиков озерной лягушки. Головастики, пойманные в них летом 2004 г., оказались головастиками сирийской чесночницы. Эти озера расположены в лесостепной зоне предгорья на высоте 610—650 м н. у. м. Вода в них пресная, прозрачная, стоячая или полупроточная, дно илистое. Питание родниковое и дождевое. Пересыхают они лишь в некоторые годы в конце жаркого лета. Площадь озер — 15—150 м², глубина — 0.4—0.8 м, рН воды — 7.0. Озера густо зарастают водной растительностью: *Batrachium divaricatum*, *Juncus inflexus*, *J. compressus*, *J. gerardii*, *Carex sp.*, *Sparganium erectum*, *S. neglectum*, *S. microcarpum*, *Mentha aquatica*, *M. longifolia* и нитчатыми водорослями. Позже головастики сирийской чесночницы были обнаружены в окрестностях с. Дюбек того же района на высоте 197 м н. у. м. в пруду возле животноводческой фермы. Вода в нем полупроточная, дно илистое. Питание грунтовое, родниковое и дождевое. Площадь около 15000 м², глубина 1.5 м, рН 6.5. Водная растительность представлена теми же видами и

Phragmites coomunis, *Typha* sp. Пруд и берега сильно загрязнены навозом и бытовым мусором.

В начале июня 2005 г. взрослая самка сирийской чесночницы найдена в окрестностях селения Гурбуки Карабудахкентского района в нескольких метрах от небольшого пруда, используемого для водопоя скота. При обследовании прудов в окрестностях села были обнаружены головастики сирийской и обыкновенной чесночниц. Головастики обоих видов чесночниц

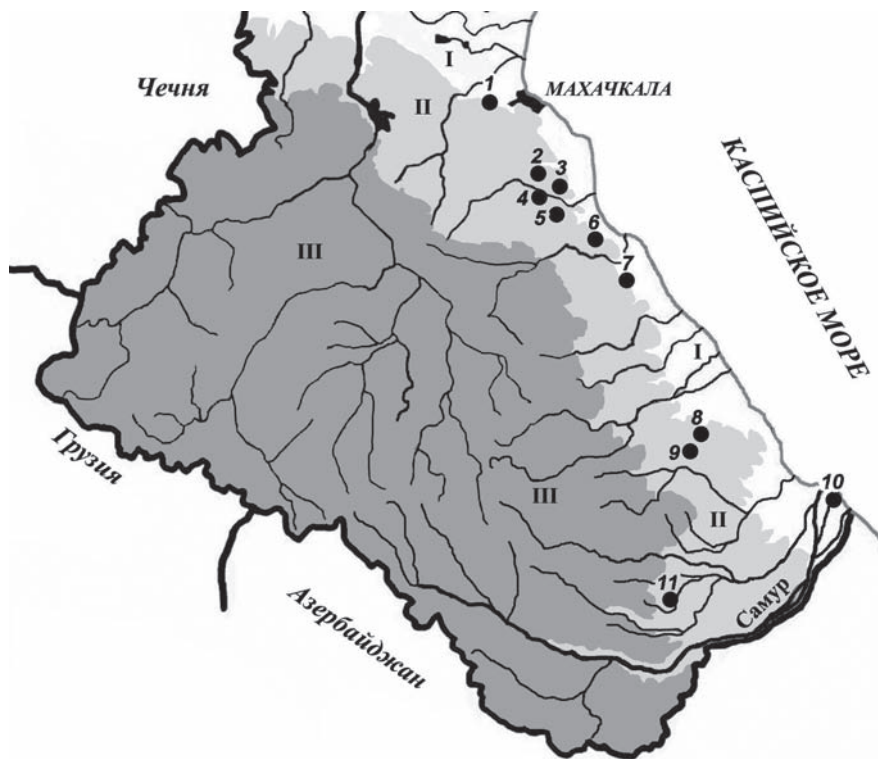


Рис. 1. Распространение *Pelobates syriacus* в Дагестане.

I – низменность; II – предгорье; III – горы.

Кадастр к рисунку 1.

1 – окрестности г. Махачкала, п. Ленинкент, пруд (N 42°58', E 47°20'); Карабудахкентский р-н: 2 – окрестности с. Гели, озеро (N 42°43', E 47°24'); 3 – окрестности с. Карабудахкент, озеро у фермы «Сотай-кутан» (N 42°45', E 47°31'); 4 – окрестности с. Какашура, пруд у шоссе Карабудахкент – Какашура (N 42°40', E 47°31'); 5 – окрестности с. Гурбуки, пруд (N 42°37', E 47°36'); 6 – окрестности с. Улубийаул, пруд (N 42°34', E 47°48'); 7 – Каякентский р-н, окрестности с. Первомайск, озеро (коллекция Биологического музея ДГУ); Табасаранский р-н: 8 – окрестности с. Ерси, озеро в местечке «Ахмедун мерджлер» (N 41°58', E 48°00'); 9 – окрестности с. Дюбек, пруд у фермы (N 42°04', E 48°00'); 10 – дельта р. Самур, побережье Каспийского моря (Крючков, 1960; Леонтьева, 1986); 11 – Курахский р-н, окрестности с. Ругун, оз. Макар (N 41°35', E 47°59').

были найдены также в прудах и озерах в окрестностях сел Уллубийаул, Карабудахкент, Какашура, Гели того же района. Температура воды в них составляла 22—31°C. Водоёмы расположены на высоте 296—473 м н. у. м., окружены фриганоидной растительностью, лесом типа шибляка и выходами песчаника. Большинство водоёмов находится в антропогенном ландшафте и загрязнены бытовым мусором и навозом. Вода в водоёмах пресная, стоячая, реже полупроточная. Дно и берега илистые. Питание грунтовое, родниковое и дождевое. Часть водоёмов в конце жаркого лета пересыхает, в связи с чем головастики погибают, не успевая завершить метаморфоз. Площадь водоёмов — 150—2100 м², глубина — 0.3—0.8 м, pH воды — 7.0—8.0. Озера густо зарастают водной растительностью: *T. angustifolia*, *B. divaricatum*, *J. inflexus*, *J. gerardii*, *Carex sp.* и нитчатыми водорослями.

В мае 2006 г. остатки кладки икры чесночниц обнаружены в зарослях прибрежной растительности оз. Макар на юге Дагестана (см. рис. 1). Ночью наблюдалась характерная вокализация. Озеро расположено в широколиственном поясе на высоте 1058 м н. у. м. Вода проточная, дно илистое. Площадь озера около 20000 м², глубина 1.5—2 м, pH 6.5. Околоводная растительность представлена *Typha sp.*, *Mentha aquatica*, *Carex sp.* Озеро загрязнено бытовым мусором.

Самое северное местонахождение вида отмечено на окраине Махачкалы в окрестностях пос. Ленинкент на высоте 146 м н. у. м. Здесь в пересыхающем пруду были обнаружены головастики сирийской чесночницы. В этом же водоёме найдены головастики обыкновенной чесночницы.

Судя по полученным данным, зимовка сирийских чесночниц имеет место с октября до апреля в зависимости от погодных условий. Уходят на зимовку при температуре воздуха +7—+10°C, появляются весной при +10—+15°C. Зимуют в почве, в полостях под камнями, в глубоких расщелинах песчаника и под корнями деревьев. У чесночниц активность ночная, в период размножения и в пасмурную погоду — дневная и сумеречная.

Размножение происходит с середины апреля до середины мая в неглубоких временных и непересыхающих заросших прудах. Самки откладывают икру при температуре воды +11—+16°C в более глубоких частях водоёма на погружённую растительность или на дно. В кладке 1200—2500 икринок. Эмбриогенез длится 5—7 суток при температуре воды 15—20°C, развитие головастиков происходит при температуре воды 16—32°C. Метаморфоз происходит с конца июня до начала августа. Головастики на 50—55 день развития достигают длины (L + L.cd) 135 мм и веса 2.7—3.0 г. Головастики питаются водорослями, растительными и животными остатками. Наблюдается каннибализм по типу личинка — личинка. Часто личинки погибают, не завершив метаморфоз из-за пересыхания водоёмов. Сеголетки остаются у водоёмов, зарывшись на берегу.

Таким образом, по нашим данным, сирийская чесночница распространена на низменности и в предгорье Дагестана с юга на север примерно до

северной окраины г. Махачкала на высотах до 1100 м н. у. м. Здесь находится зона симпатрии сирийской и обыкновенной чесночниц, оба вида нерестятся в одних и тех же водоемах. В аридных условиях Дагестана распространение сирийской чесночницы спорадическое и связано с наличием пригодных для нереста водоемов. В качестве нерестилищ используются неглубокие с илистым дном и погруженной растительностью, хорошо прогреваемые водоемы, расположенные в полупустынных и лесостепных ландшафтах. Чесночница населяет самые разнообразные почвы: песчаные, илистые, засоленные, плотные глинистые и каменистые. Сирийская чесночница предпочитает нереститься в теплой, чистой и слабокислой воде с низкой минерализацией, но размножается и в сильно загрязненной воде с наличием нитратов.

Сирийская чесночница занесена в Красную книгу Республики Дагестан (Ройтберг, 1998), но для придания ей соответствующего охранного статуса необходимо дальнейшее изучение ее распространения, состояния популяций и особенностей экологии.

Алекперов А. М., 1961. Некоторые данные о распространении и образе жизни сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus* Boettger) в Азербайджане // Ученые записки АзГУ им. С. М. Кирова. С. 33—34.

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

Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1998. Энциклопедия природы России: Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АБФ. 574 с.

Ананьева Н. Б., Никитин В. Б., 1977. Находка сирийской чесночницы на северо-востоке Азербайджана // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. 4 Всесоюз. герпетол. конф. Л. С. 9.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М.: Просвещение. 415 с.

Динесман Л. Г., Калецкая М. Л., 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета и географическое распределение наземной фауны. М. С. 329—340.

Крючков Б. П., 1960. Рыбохозяйственное значение личинок бесхвостых земноводных в различных водоемах Азербайджана и южного Дагестана // Ученые записки АзГУ им. С. М. Кирова. № 1. С. 61—64.

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

Леонтьева О. А., 1986. О находке сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus* Boettger) на юге Дагестана // Герпетологические исследования на Кавказе. Л. С. 186—187.

Папанян С. Б., 1959. К экологии сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus* Boettger) в условиях Армянской ССР // Известия АН Армянской ССР. № 12. С. 51—62.

- Ройтберг Е. С.*, 1998. Сирийская чесночница *Pelobates syriacus* Boett. // Красная книга Республики Дагестан: Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Махачкала. С. 89.
- Хонякина З. П.*, 1967. Список позвоночных животных Дагестана // Фауна Дагестана. ДГУ. Кафедра зоологии. Махачкала. С. 24—28.
- Щербак Н. Н.*, 1989. Сбор и хранение герпетологического материала // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. С. 5—11.
- Mazanaeva L. F.*, 2000. The distribution of Amphibians in Daghestan // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. V. 5. P. 141—156.
- Tarkhnishvili D. N.*, 1996. The distribution and ecology of the amphibians of Georgia and the Caucasus: a biogeographical analysis // Zeitschrift fur Feldherpetologie. V. 3. P. 16—196.
- Tarkhnishvili D. N., Gokhelasvili R. K.*, 1999. The amphibians of the Caucasus // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. V. 4. P. 239.

МОГУТ ЛИ УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ ГОЛОВАСТИКОВ *Bufo bufo* ОПРЕДЕЛЯТЬ ТЕМПЫ ПОСТМЕТАМОРФИЧЕСКОГО РОСТА И СОЗРЕВАНИЯ ЖАБ?

А. Н. Маро, А. В. Шабанова, Д. А. Шабанов

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина

CAN CONDITIONS OF THE TADPOLE *Bufo bufo* DEVELOPMENT DETERMINE THE RATE OF THE POST-METAMORPHIC GROWTH AND MATURING OF TOADS?

A. N. Maro, A. V. Shabanova, D. A. Shabanov

V. N. Karazin Kharkiv National University

In the course of this work we have studied some population characteristics in 9 populations (breeding groups) of *Bufo bufo* from Kharkov oblast' (Ukraine). For detecting the age of toads we used the skeletochronology, the size structure was established by the morphometry. Essential differences were found between populations differing by their longevity. The «old» populations, that exist more than 12 years, possess the low size variability in both sexes. By results of capture-mark-recapture method we established that the essential part of toads took part in the breeding for over 7 years. The «young» populations, which originate from an artificial introduction into unoccupied habitats, possess more variable males, including the great number of smaller and younger ones, and larger females. Possibly these differences were caused by the variation of the tadpole density in breeding ponds.

Для представителей рода *Bufo*, в том числе для серой жабы (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)) характерно формирование изолированных локальных популяций (групп размножения), тесно связанных с нерестовыми водоемами. Такие группы размножения характеризуются высокой степенью уникальности. Для изучения причин такой уникальности представляет интерес изучение последствий искусственного расселения серых жаб в ранее незанятые ими местообитания. Такое расселение было выполнено в 1994 году при участии одного из авторов данной работы.

В данной работе приведены результаты морфометрического изучения 9 групп размножения серых жаб (табл. 1). Все изученные особи пойманы на нересте. Точки сбора расположены в Змиевском (№№ 1—3 в табл. 1), Харьковском (№№ 4—8) и Чугуевском (№ 9) районах Харьковской области. Возраст жаб определяли по числу ростовых слоев в кости (Смирина, 1989). На замораживающем микротоме изготавливали поперечные срезы фаланг пальцев, которые окрашивали гематоксилином по Эрлиху. Количество линий склеивания в фалангах пальцев определили для 52 особей. Кроме того, в данной работе использованы результаты многолетнего мечения (путем

ампутации пальцев) и повторного отлова серых жаб, выполнявшегося в Иськовом пруду (№ 3).

Жабы, взятые из Иськова пруда (№ 3), в 1994 г. были вселены в два водоема, №№ 4 и 6. В дальнейшем жабы расселялись и формировали новые группы размножения в соседних водоемах самостоятельно. Водоем № 4 является нижним в системе из соединенных прудов, поэтому здесь расселение жаб происходило против водотока. Через 10 лет после вселения жабы лишь начали осваивать третий из этих прудов (№ 5). Из водоема № 6 расселение жаб происходило вниз по течению по системе из семи прудов (водоем № 7 является шестым из них) и произошло в первые годы после интродукции. Затем жабы через водораздел заселили пруд в соседней балке (№ 8). Общая последовательность расселения такова: 3→4→5 и 3→6→7→8. Полевые наблюдения за перемещением жаб во время нереста позволили утверждать (Маро, Шабанов, 2005), что расселение жаб происходит при попадании особей, идущих на нерест, в иной водоем, расположенный у них на пути. Кроме того, головастики могут быть перенесены током воды.

Сравнение жаб из давно существующих и недавно возникших популяций показало существенные отличия в их размерной структуре (табл. 1, рис. 1). Например, при сравнении распределений по размеру жаб из водоемов № 3 («материнского») и № 8 по Колмогорову — Смирнову отличия оказываются значимыми ($p < 0.001$ при сравнениях как по размерам самок, так и по размерам самцов). При сравнении объединенных данных из давно существующих популяций (№№ 1—3), с одной стороны, и из популяций, образованных в результате искусственного расселения (№№ 4—8), с другой, отличия также оказываются значимыми ($p < 0.005$ при сравнении самок и $p < 0.001$ при сравнении самцов). Группы размножения в недавно заселенных местообитаниях характеризуются относительно более крупными размерами самок, а также участием в нересте совсем мелких самцов, принадлежащих к размерным классам, которые не принимают участия в

Таблица 1. Точки сбора, численность (N) и особенности размерной структуры изученных выборок серых жаб (L — средняя длина тела, s — стандартное отклонение длины тела).

№	Выборка	Координаты	Самки			Самцы		
			N	L, мм	s, мм	N	L, мм	s, мм
1	Старица	49°38' N, 36°20' E	9	90.1	3.4	9	71.8	4.8
2	Коряков яр	49°37' N, 36°19' E	22	87.7	5.5	27	69.3	3.1
3	Иськов пруд	49°38' N, 36°17' E	19	86.8	5.1	33	73.7	4.6
4	Лесное 1	50°07' N, 36°17' E	15	85.0	7.9	19	70.6	4.6
5	Лесное 3	50°06' N, 36°18' E	8	88.4	2.9	16	64.8	7.5
6	Ольховая 1	50°10' N, 36°19' E	9	95.2	5.2	26	70.0	6.6
7	Ольховая б	50°10' N, 36°21' E	7	97.8	1.5	22	74.5	8.1
8	Добрая балка	50°06' N, 36°20' E	10	97.3	5.5	28	64.7	7.8
9	Эсхар	49°47' N, 36°34' E	16	93.0	5.8	33	70.0	6.0

размножении в давно существующих популяциях. Это дало основание выдвинуть предположение, что при заселении новых местообитаний у самцов серых жаб ускоряется созревание, а у самок — рост.

Скелетохронологические исследования подтвердили это предположение (рис. 2).

Как видно из рис. 2, самки из молодых групп размножения хотя и моложе (имеют меньшее число линий склеивания) самок из материнской группы размножения, но по размерам либо не отличаются от них, либо оказываются даже более крупными. Среди самцов из недавно заселенных местообитаний на нересте регистрируются как сравнимые по размеру и возрасту с таковыми из материнской группы, так и существенно более молодые и мелкие. При скелетохронологических исследованиях, отраженных на рис. 2, не проводилась оценка количества резорбированных линий склеивания в костномозговой полости, и, в силу этого, приведенные на рис. 2 величини

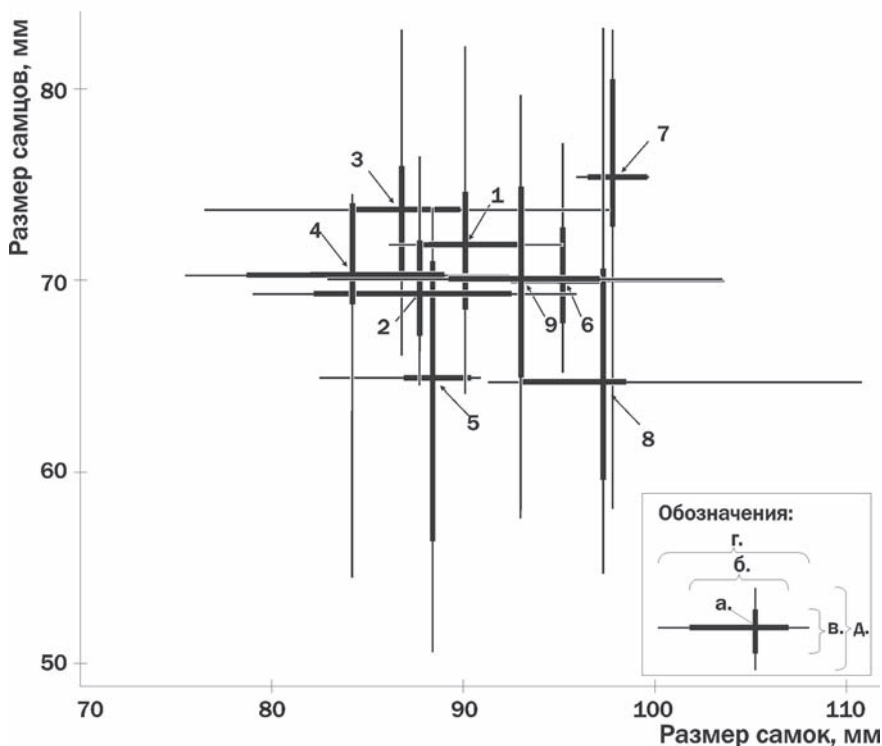


Рис. 1. Размерная структура изученных выборок жаб. Характеристики каждой популяции показаны на рисунке крестом. Обозначения: а – средние значения длины тела самок и самцов; б и в (жирные линии) – диапазон изменчивости, включающий 50% особей для самок и самцов соответственно (верхний и нижний квартили); г и д (тонкие линии) – минимальные и максимальные значения размеров для самок и самцов соответственно.

ны отражают нижние оценки возраста каждой особи. Следует отметить, что жабы из материнской группы размножения характеризуются большим размером эндостальной полости. Это может быть следствием относительно более длительного развития до достижения половозрелости, приводящего к резорбции большего количества линий склеивания. В таком случае, разница в возрасте между жабами из давно и недавно заселенных местообитаний может быть еще выше, чем это показано на рис. 2. В пользу этого предположения свидетельствуют, кроме прочего, результаты многолетнего мечения (методом отрезания фаланг пальцев) серых жаб в «материнской» группе размножения (Иськов пруд, № 3 в табл. 1), показанные на рис. 3.

На рис. 3 видно, что самцы, участвовавшие в нересте в 2000 и 2001 году, составляли существенную часть группы размножения даже через 6 или 5 лет соответственно. Кроме того, представленные на рис. 3 результаты свидетельствуют о сокращении численности группы размножения Искова пруда за время наблюдений. Возможно, это следствие того, что в 2000 году Иськов пруд был спущен во время нереста серых жаб (Ачкасова та ін.,

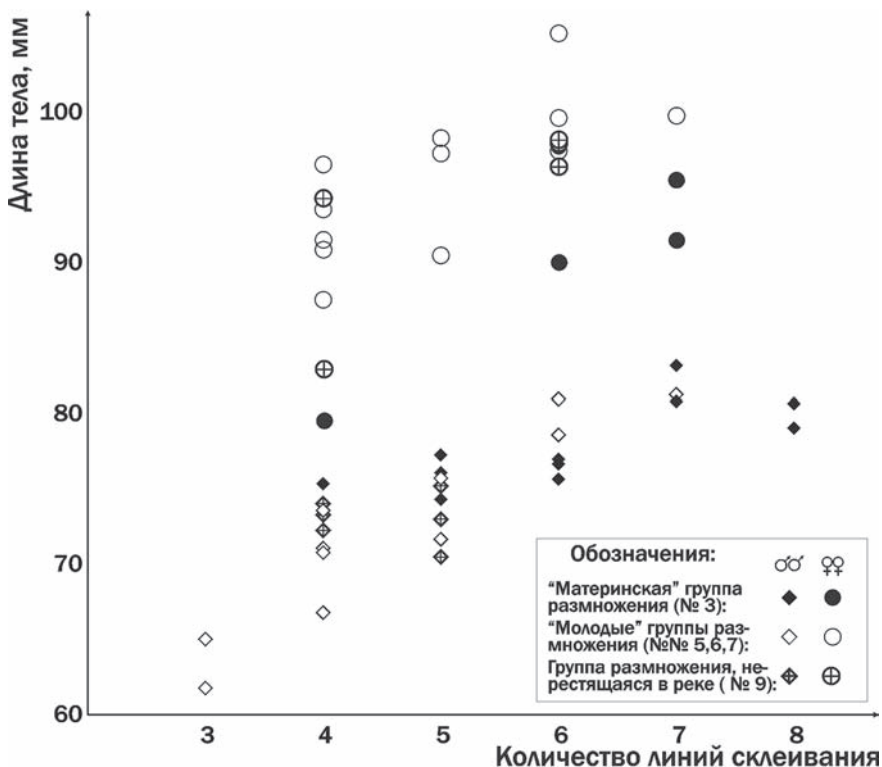


Рис. 2. Зависимость длины тела от возраста (количества линий склеивания в фалангах пальцев) для жаб из различных групп размножения.

2001). Следовательно, группу размножения серых жаб Искова пруда характеризуют невысокие темпы роста в сочетании с многолетним (до 6—7 раз) участием в нересте.

Приведенные данные дают основание для предположения, что в материнской популяции самцы выходят на нерест более в позднем возрасте, но зато оказываются более конкурентоспособными. В конкурентной среде мелкие самцы будут иметь низкие шансы оплодотворить самку. Возможно, адаптивным является и более медленный рост самок в конкурентной среде, так как у амфибий и рыб до максимального возраста доживают не самые крупные и, как правило, более медленно и равномерно растущие особи (Мина, Клевезаль, 1976).

Значит, можно предположить, что развитие жаб в недавно освоенных местообитаниях способствует росту их численности, а в давно населенных — повышению их конкурентоспособности. Такое различие стратегий индивидуального развития можно сравнить с различием r- и K-стратегий по П. Макартуру и Е. Уилсону (Пианка, 1981). Следует отметить, что в данном случае речь идет не о сравнении стратегий различных видов,

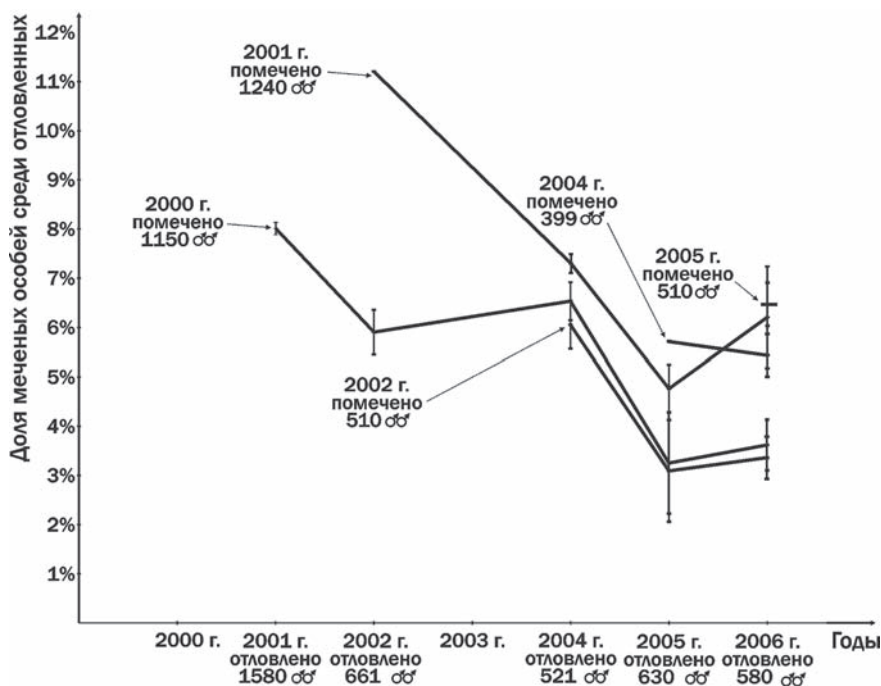


Рис. 3. Результаты мечения и повторного отлова самцов серых жаб из Искова пруда. Вертикальные отрезки отмечают максимальную и минимальную оценку возвратов, зависящую от интерпретации недостаточно хорошо различимых меток. Для каждого года указана численность отловленных и помеченных особей.

а о сравнении демографических стратегий популяций и онтогенезов отдельных особей одного и того же вида.

Особенности популяции серых жаб, нерестящихся в русле реки Северский Донец в месте с достаточно сильным течением (№ 9) заставляют предположить, что в проточной воде влияние высокой плотности головастиков на постметаморфический онтогенез жаб уменьшается. Описываемая группа размножения существует уже давно и характеризуется высокой численностью и плотностью нерестящихся жаб, но имеет характерную для «молодых» групп размножения размерную структуру: в ней сочетаются мелкие самцы и крупные самки (рис. 1). Возможно, одним из существенных факторов взаимодействия между головастиками, определяющими их будущий онтогенез, является выделение в воду тех или иных веществ, влияющих на их рост и развитие (Шварц, 1972 и другие работы).

На основании изложенного, мы выдвигаем следующую гипотезу. Скорость постметаморфического роста и возраст достижения половозрелости серых жаб определяется плотностью головастиков в водоемах, где они проходили развитие. Низкая плотность головастиков способствует развитию жаб, при котором происходит максимизация их плодовитости в течение ближайших лет. Самцы в таких популяциях принимают участие в размножении в относительно молодом возрасте и при не крупных размерах; самки отличаются высокой скоростью роста и, вероятно, относительно низкой продолжительностью жизни. Там, где плотность головастиков высока, характер постметаморфического развития жаб отражает максимизацию суммарной продуктивности в течение всей жизни в условиях конкурентной среды. В таких местообитаниях жабы медленнее развиваются и растут, но дольше живут и приходят на нерест готовыми к острой конкуренции. В частности, готовность самцов к половому отбору проявляется в достижении ими половозрелости при более крупных размерах.

Подтвердить или опровергнуть выдвинутые гипотезы могут дополнительные исследования, которые ведутся в настоящее время.

Авторы благодарят Э. М. Смирину, С. М. Ляпкова и В. Г. Ищенко за ценную критику, но ни в коем случае не возлагают на них ответственность за высказанные в статье предположения. Авторы также благодарны А. В. Коршунову, М. А. Кравченко и Г. А. Мазепе за помощь в полевых работах.

Ачкасова І. В., Дьяченко Л. А., Мякота Я. Ю., Шабанова Г. В., Шабанов Д. А., 2001.

Розмірна структура популяції сірих ропах (*Bufo bufo*) // Біологія та валеологія. Зб. наук. праць. Харків: ХДПУ. Вип. 4. С. 41—46.

Маро А. Н., Шабанов Д. А., 2005. Механізми расселення серої жаби (*Bufo bufo* (L. 1758); Amphibia, Anura) і особливості її популяцій в недавно заселених місцяхобитаннях // Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства. К.: Зоомузей ННПМ НАНУ. С. 107—110.

Мина М. В., Клевезаль Г. А., 1976. Рост животных. М.: Наука. 291 с.

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

Смирин Э. М., 1983. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 3. С. 437—444.

Шварц С. С., 1972. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях // Известия АН. СССР. Сер. биол. № 6. С. 142—151.

КОРЕЙСКАЯ ДОЛГОХВОСТКА В ЗАПОВЕДНИКЕ «ХАНКАЙСКИЙ»**И. В. Маслова**

Государственный природный заповедник «Кедровая падь» ДВЛ РАН, Приморский край

MOUNTAIN GRASS LIZARD IN KHANKAISKII NATURE RESERVE**I. V. Maslova**

Kedrovaya Pad Nature Reserve, Russian Academy of Sciences, Far-Eastern Branch, Primorski Krai

The work was conducted in Khankaiskii Nature Reserve in 2001—2006 years. It was found that *Takydromus wolteri* regularly occurs in the two parts of Nature Reserve: the floodplain of the Sungacha River (the part «Chorotovo boloto») and the floodplain of the Spassovka River (the part «Zhuravliny»). Data on new localities are presented.

Корейская долгохвостка *Takydromus wolteri* Fischer 1881 — один из наименее изученных видов дальневосточных пресмыкающихся, что связано с его малой численностью на северо-восточной границе своего распространения и скрытым образом жизни (Банников и др., 1977; Боркин, Коротков, 1981; Ананьева и др., 1998; Маслова, 2003).

Основная часть ареала корейской долгохвостки охватывает Юго-Восточную Маньчжурию (провинция Хэйлунцзян), Восточный Китай, Корейский п-ов и Цусимские о-ва (Никольский, 1914; Павлов, 1926; Webb et al, 1962; Zhu, 1990; Zhao, Adler, 1993; Schluter, 2003).

В вышедшем в 1949 г. определителе пресмыкающихся и земноводных (Терентьев, Чернов, 1949) указывается, что этот вид на территории Российского Дальнего Востока населяет южные районы Приморского края, где на север доходит до долины р. Иман (ныне Большая Уссурка).

Большая часть находок этого вида для фауны России относится к юго-западной части Приморского края (Никольский, 1914; Емельянов, 1923; Коротков, 1985). По территориям, расположенным севернее, имеются только разрозненные сведения (Никольский, 1914; Кудашова, Левинская, 1978; Стрелков, 1978; Коротков, 1985). По данным Ю. М. Короткова (1985), ареал корейской долгохвостки в Приморском крае, на побережье Японского моря на севере достигает 43° с. ш., распространяется по долинам рр. Раздольная, Усури, спорадически доходит до устья р. Бикин.

В обзорной сводке У. Шлютера показано распространение корейской долгохвостки для России на землях, расположенных только южнее оз. Ханка (Schluter, 2003).

Оценивая состояние амфибий и рептилий Сибири и Дальнего Востока России с точки зрения их охраны, Л. Я. Боркин и Ю. М. Коротков (1981) определили корейскую долгохвостку в группу видов неясного положения,

в связи с плохой изученностью. По мнению Ю. М. Короткова (1985), снижение численности этого вида происходит в связи с освоением лугов человеком. Крайне негативную роль в уничтожении его отдельных популяций играют ежегодные весенне-осенние пожары на полях и лугах. В 2003 г. корейскую долгохвостку включили в Красную книгу Уссурийского района (Перечень..., 2003). В настоящее время остро стоит вопрос о внесении вида в региональную Красную книгу. Это редкое животное, которое может исчезнуть при неблагоприятном изменении среды обитания.

Корейская долгохвостка предпочитает населять не занятые лесом пространства: в основном, это луга, остепненные долины рек, болота (Терентьев, Чернов, 1949; Коротков, 1985).

В настоящее время заповедник «Ханкайский» является фактически единственной заповедной территорией, где вид достоверно находится под охраной. Для Лазовского заповедника еще в 1995 г. указывалось, что в последние годы не было зафиксировано ни одной встречи этой редкой ящерицы (Лаптев и др., 1995). В 2004 г. постановлением администрации Приморского края Хасанский природный парк, одно из типичных мест обитания корейской долгохвостки, был закрыт. До сих пор остается открытым вопрос о нахождении корейской долгохвостки на территории заповедника «Кедровая Падь».

Для заповедника «Ханкайский», имеющего кластерный характер расположения территорий (5 участков вокруг оз. Ханка и в долине р. Сунгача) ранее указывалось одно местообитание этой рептилии на заповедной территории — участок «Мельгуновский» (устье р. Мельгуновка) (Летопись..., 1993). Однако, составители при включении долгохвостки в список пресмыкающихся заповедника опирались лишь на данные Ю. М. Короткова, отмечавшего ее вне границ заповедника и его охранной зоны в окрестностях с. Новодевица. До сих пор нет никаких информации и находок, подтверждающих наличие этого вида на последней территории.

Однако достоверное обитание корейской долгохвостки на территории заповедника мы зарегистрировали только в 2001 г. на участке «Чертово болото» (Присунгачская низменность).

Жители с. Павло-Федоровка (участок «Чертово болото», Кировский район) неоднократно сообщали нам о том, что видели в лесу, на опушке и на лугу небольших ящериц. В 2001 г. инспектору заповедника удалось отловить одну взрослую особь долгохвостки (пойма р. Сунгача, окрестности с. Павло-Федоровка, застава Дальрис, сопка Орлиная, опушка вторичного дубового леса, разнотравье). В осенний период 2002—2003 гг., при обследовании подножия юго-западного склона сопки Зеленая, мы неоднократно отмечали разновозрастных долгохвосток (табл. 1). Все обнаруженные ящерицы были определены как *Takydromus wolteri* (Маслова, 2003).

Кроме участка «Чертово болото», была надежда найти корейскую долгохвостку на участке «Журавлиный» на восточном побережье оз. Ханка.

Таблица 1. Данные по численности корейской долгохвостки в пойме р. Сунгача, окр. с. Павло-Федоровка (сопка Орлиная, Кировский район, Приморский край) на маршруте общей протяженностью 4 км.

Дата	Возраст			Всего
	juv.	sad.	ad.	
20.09.2002	9	6	1	13
17.09.2003	4	19	1	21

По устным сообщениям В. Г. Юдина (БПИ ДВО РАН) и Ю. Н. Глущенко (УГПИ) до середины 1990-х годов крайне малочисленная популяция вида обитала в охранной зоне этого участка. У каждого из вышеуказанных исследователей было по одной встрече ящериц в долине р. Спасовка (окрестности с. Гайворон, Спасский район) в течение 1995 г. Впоследствии они ни разу не наблюдали здесь долгохвосток, хотя ежегодно проводили в этих местах зоологические работы. При наших исследованиях в 2004 г. эти ящерицы также не были обнаружены.

С весны 2005 г. на участке «Журавлиный» произошел необычайно активный рост численности корейских долгохвосток. Первых двух особей во второй декаде апреля отметили В. Г. Юдин на территории Зоологического центра БПИ ДВО РАН, расположенного у южного подножия сопки Гайворонская, и С. Б. Симонов (сотрудник ТИГ ДВО РАН). Наши поиски в мае этого года не дали положительного результата.

Первую взрослую особь мы отметили и сфотографировали 2 июня в северной части сопки на старом каменном карьере, где она пряталась среди скудной травянистой растительности (табл. 2). Одинокая сеголетка была отмечена в третьей декаде августа В. Г. Юдиным на собственном огороде. Зато осенью мы смогли наблюдать несколько особей на трехкилометровом маршруте за один день.

Таблица 2. Данные по численности корейской долгохвостки в окрестностях с. Гайворон (сопка Гайворонская, Спасский район, Приморский край) на маршруте общей протяженностью 3 км.

Дата	Возраст			Всего
	juv.	sad.	ad.	
17.04.2005*	0	1	1	2
20.05. 2005	0	0	0	0
22.05. 2005	0	0	0	0
02.06. 2005	0	0	1	1
19.07. 2005	0	0	0	0
23.08. 2005*	1	0	0	1
04.09. 2005	2	2	0	4
06.10. 2005	4	2	2	8

* — долгохвостку наблюдали сторонние исследователи (В. Г. Юдин, С. Б. Симонов)

В 2006 г. любопытную находку доставил местный житель (охотовед). Он обнаружил 5 апреля на заболоченном лугу мертвую корейскую долгохвостку (охранная зона, участок «Журавлиный», окрестности с. Сосновка, Спасский район). Эта точка находится в 7 км от сопки Гайворонская в северо-восточном направлении. Это наиболее ранняя встреча долгохвосток на данной территории.

Таким образом, в настоящее время в заповеднике «Ханкайский» корейская долгохвостка достоверно отмечается на участках «Журавлиный» и «Чертово болото». Имеет место тенденция к увеличению численности.

- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л.*, 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. С. 410—411.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Иценко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н.*, 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Боркин Л. Я., Коротков Ю. М.*, 1981. Об охране амфибий и рептилий Сибири и Дальнего Востока СССР // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л., С. 28—33.
- Емельянов А. А.*, 1923. Пресмыкающиеся и земноводные Приморья // Приморье: Его природа и хозяйство. Владивосток: Госкнига. С. 128—133.
- Коротков Ю. М.*, 1985. Наземные пресмыкающиеся Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточное книжное изд-во. 133 с.
- Кудашова Н. Н., Левинская И. К.*, 1978. Список коллекций амфибий и рептилий с территории Дальнего Востока и Сибири // Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири. Владивосток. С. 10—13 (препринт).
- Лаптев А. А., Маковкин Л. И., Медведев В. Н., Салькина Г. П., Сундуков Ю. Н.*, 1995. Кадастр наземных позвоночных животных Лазовского заповедника. Владивосток: Дальнаука. С. 8—9.
- Летопись природы заповедника «Ханкайский» // Т. 1. Спасск-Дальний. 1993. (На правах рукописи).
- Маслова И. В.*, 2004. Особенности поведенческих реакций на источник опасности у корейской долгохвостки *Takydromus wolteri* (Fischer, 1885) // Научные исследования в заповедниках Дальнего Востока. Материалы 6 Дальневосточной конф. по заповедному делу. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. Ч. 2. С. 3—4.
- Никольский А. М.*, 1914. Новые для русской фауны пресмыкающиеся из южной части Приморской области // Ежегодник Зоологического Музея Императорской Академии Наук. Т. 19. С. 8—9.
- Павлов П. А.*, 1926. Животный мир Маньчжурии по коллекциям Музея Общества Изучения Маньчжурского Края (пресмыкающиеся и земноводные) // Вестник Маньчжурии. № 8. Вып. 15. Харбин. С. 5.
- Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Уссурийского района / Под ред. А. С. Богачева Уссурийск, 2003. С. 23.
- Стрелков Д. Г.*, 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Лазовского заповедника // Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири. Владивосток. С. 27—29.
- Терентьев П. В., Чернов С. А.*, 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.

- Schluter U.*, 2003. Langschwanzzeichsen der Gattung *Takydromus*: Pflege, Zucht und Lebensweise. Keltern-Weiler: Kirschner Seuffer Verlag. 110 p.
- Webb R. Q., Jones J. K., Byers G. W.*, 1962. Some Reptiles and Amphibians from Korea // University of Kansas Publications Museum of Natural History. Lawrence. V. 15. №. 2. P. 149—173.
- Zhao E.-M., Adler K.*, 1993. Herpetology of China. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford. P. 293—316.
- Zhu P. R.*, 1990. List of wildlife in Heilongjiang China. Harbin: The Institute of Wildlife in Heilongjiang Province.

**ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС
ПЕРСИДСКОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ *Phrynocephalus persicus*
DE FILIPPI, 1863 И ТАКЫРНОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ ХОРВАТА
Phrynocephalus helioscopus horvathi MEHELY, 1894**

Д. А. Мельников¹, Н. Б. Ананьева¹, А. Л. Агасян², М. Раджабизаде³

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

² НАН Армении, Ереван

³ Тегеранский университет

HISTORICAL BACKGROUND AND TAXONOMIC STATUS

**OF THE PERSIAN TOAD HEAD AGAMA, *Phrynocephalus persicus* DE FILIPPI, 1863
AND HORVATH'S SUN WATCHER TOAD HEAD AGAMA *Phrynocephalus helioscopus*
horvathi MEHELY, 1894**

D. A. Melnikov¹, N. B. Ananjeva¹, A. L. Agasyan², M. Rajabizadeh³

¹ Zoological Institute, Saint-Petersburg

² National Academy of Sciences of Armenia, Erevan

³ Shahid Beheshti University, Teheran

On the basis of the study of literature, collection specimens and molecular data we propose *Phrynocephalus persicus* De Filippi, 1863 from the central Iran and *Phrynocephalus helioscopus horvathi* Méhely, 1894 from the middle Aras River basin (Armenia, Turkey, Naxcivan and north-western Iran) as different forms. In accordance with it, all information about «*Ph. persicus*» from the middle Aras River basin must be referred to *Ph. h. horvathi*. Taxonomic status of the toad head agamas (*helioscopus* group) from Apsheron Peninsula and Talysh Mountains (Azerbaijan) and Zagros Mountains (southern Iran) need further investigation. Declining populations of *Ph. h. horvathi* in Armenia require special protection arrangement.

Введение. Персидская круглоголовка *Phrynocephalus persicus* De Filippi, 1863 была описана из Ирана итальянским исследователем и путешественником Филиппо Де Филиппи. Спустя 30 лет венгерский исследователь Лайош Мехели описал такырную круглоголовку Хорвата *Phrynocephalus helioscopus* (Pall.) var. *Horvathi* Méhely, 1894 из долины реки Аракс.

В последующие годы исследователи рассматривали эти формы как самостоятельные, затем все круглоголовки группы *helioscopus* от Закавказья до Иранского плато были отнесены к *Ph. persicus*. В настоящее время точка зрения об идентичности этих форм прочно закрепилась во всех основных герпетологических сводках. Однако проведенное нами изучение литературы и типовых экземпляров *Ph. persicus* и *Ph. helioscopus* (Pall.) var. *Horvathi* позволяет усомниться в данном положении.

Цель настоящего исследования — уточнить таксономический статус круглоголовок группы *helioscopus* с территории Закавказья и Ирана с использованием морфологических и молекулярно-генетических признаков.

История вопроса.

1. Таксономические признаки. Ф. Де Филиппи (1863, 1865) указал четкие отличительные признаки *Ph. persicus* от *Ph. helioscopus* (Pallas, 1771): выдающиеся шиповидные чешуи размещаются пучками на всей верхней части тела и формируют один длинный продольный гребень в средней части шеи, чешуи бедра не килеватые, ноздри отделены одной серией в пять чешуй, очертание морды более притупленное. Исследователи конца XIX — начала XX столетий, знакомые с первоописанием и располагавшие сравнительным материалом, отличали *Ph. persicus* от *Ph. helioscopus* и предлагали свои диагностические признаки (Anderson, 1872; Blanford, 1876; Boettger, 1886; Бедряга, 1907). Л. Мехели (Méhely, 1894, 1899) также четко отграничивает *Ph. h. horváthi* от *Ph. h. helioscopus*: меньшие размеры тела и конечностей, чешуи на конечностях с резко выраженными заостренными ребрышками, однотонно белое горло и грудь, ржаво-красное брюхо, ноздри разделены тремя маленькими чешуйками. А. М. Никольский (1905, 1906, 1907, 1909), используя признаки, предложенные Я. В. Бедрягой (1907), отличал *Ph. persicus* от *Ph. helioscopus*, а позднее предложил новые признаки для *Ph. h. horváthi* (1913, 1915). Последующие исследователи использовали признаки, предложенные А. М. Никольским, и приходили к неоднозначным выводам относительно взаимоотношений этих форм (Ляйстер, 1912; Царевский, 1914). Обработав более 300 экз. такырных круглоголовков, С. Ф. Царевский (1926, 1929) четко разделил все три формы географически и морфологически. В своих ранних работах С. А. Чернов рассматривал *Ph. persicus*, *Ph. h. helioscopus* и *Ph. h. horváthi* как самостоятельные формы (Терентьев, Чернов, 1936, 1940; Чернов, 1937, 1939). Позднее он подверг критическому анализу признаки, положенные в основу систематики рода *Phrynocephalus* Я. В. Бедрягой, А. М. Никольским и С. Ф. Царевским, и упразднил *Ph. persicus* (Терентьев, Чернов, 1949; Чернов, 1959). После этого точка зрения об идентичности этих форм прочно закрепилась во всех последующих работах, рождая новые противоречивые данные в морфологических (Алекперов, Галаева, 1975; Банников и др., 1977; Голубев, Баранов, 1991; Голубев, Межжерин, 1999), цитофизиологических (Ушаков, 1962), кариологических (Арронет, 1965; Соколовский, 1974, 1975; Манило и др., 1991; Еремченко, Панфилов, 1999) и молекулярно-генетических (Межжерин, Голубев, 1989; Голубев, Межжерин, 1999) исследованиях.

2. Типовые территории. В работе 1863 г. Ф. Де Филиппи обозначает типовую территорию *Ph. persicus* как дорогу из Армении в Тегеран (Basoglu, Baran, 1977; Anderson, 1999; Ананьева и др., 2004; Varabanov, Ananjeva, 2007). Однако в работе 1865 г. он сокращает типовую территорию *Ph. persicus* до равнинных пустынь Ирана по дороге из Султанье в Тегеран (Anderson, 1872; Blanford, 1876; Boettger, 1886; Бедряга, 1907; Ляйстер, 1912) и отмечает, что в Армении обитает *Ph. helioscopus*. Уточнение типовой территории *Ph. persicus* географически разделяет рассматриваемые формы,

так как типовая территория *Ph. h. horváthi* — пос. Аралых у подножия г. Арарат — на момент описания этой формы также находилась в Армении (Méhely, 1894, 1899).

3. Малоизвестные работы. Работа Ф. Де Филиппи 1863 г. получила наибольшую известность, на нее ссылаются все современные исследователи, рассматривающие *Ph. persicus* и *Ph. h. horváthi* как идентичные формы. Монография 1865 г. менее известна — на нее ссылаются только ранние исследователи, четко отличавшие эти формы. Описание *Ph. h. horváthi* было разбито на два номера журнала «Zoologischer Anzeiger», и последующие исследователи (Бедряга, 1907; Ляйстер, 1912; Никольский, 1913; 1915) знакомы только с первой, незначительной его частью (XVII. Jahrg. 5 Marz. 1894. No. 441. S. 79—80). Вторая ббльшая часть (XVII. Jahrg. 19 Marz. 1894. No. 442. S. 81—82) описания была опубликована в продолжении работы, посвященной змеям и черепахам. В повторении описания (Méhely, 1899) приводится также первое изображение *Ph. h.* (Pall.) var. *Horváthi* (Tab. XIV), однако и эта работа Л. Мехели не цитируется последующими исследователями.

4. Фрагментарность материала. После сведения *Ph. h. horváthi* в синонимы *Ph. persicus* материал из Закавказья и, особенно, из Армении, активно использовался для различного рода исследований «*Ph. persicus*» (Даревский, 1960; Арронет, 1965; Алекперов, Галаева, 1975; Межжерин, Голубев, 1989; Ананьева и др., 2006) как несравнимо более доступный, чем из Ирана. При этом в литературе до сих пор не имеется ни одного изображения настоящего *Ph. persicus* из центрального Ирана, только рисунки из старых работ (Anderson, 1872, P. 388, Fig. 5; Бедряга, 1909, Табл. IX, рис. 9, 9а, 9б). На всех известных нам фотографиях «*Ph. persicus*» на самом деле изображен *Ph. h. horváthi* из разных частей его ареала (Ананьева и др., 1998, 2004 — Армения; Basoglu, Baran, 1977; Anderson, 1999; Baran et al., 2004; Baran, 2005 — Турция; Schleich, 1976 — северо-западный Иран).

Материал и методы. Проанализированы все известные места находок закавказско-иранских круглоголовок группы *helioscopus*. В некоторых случаях (например, материал Ф. Де Филиппи и Н. А. Зарудного) по первоисточнику восстанавливался маршрут путешествия (при помощи функции поиска программы Encarta Interactive World Atlas 2000 и старых географических карт) и находилось точное место сбора материала. Сделана интерактивная карта с подробной информацией о современном распространении изучаемых круглоголовок (печатная версия на рис. 1). Рисунки выполнялись в программе Adobe Photoshop 7.0.1, изображения животных — на основе фотографий, сделанных фотокамерой Nikon Coolpix 4500.

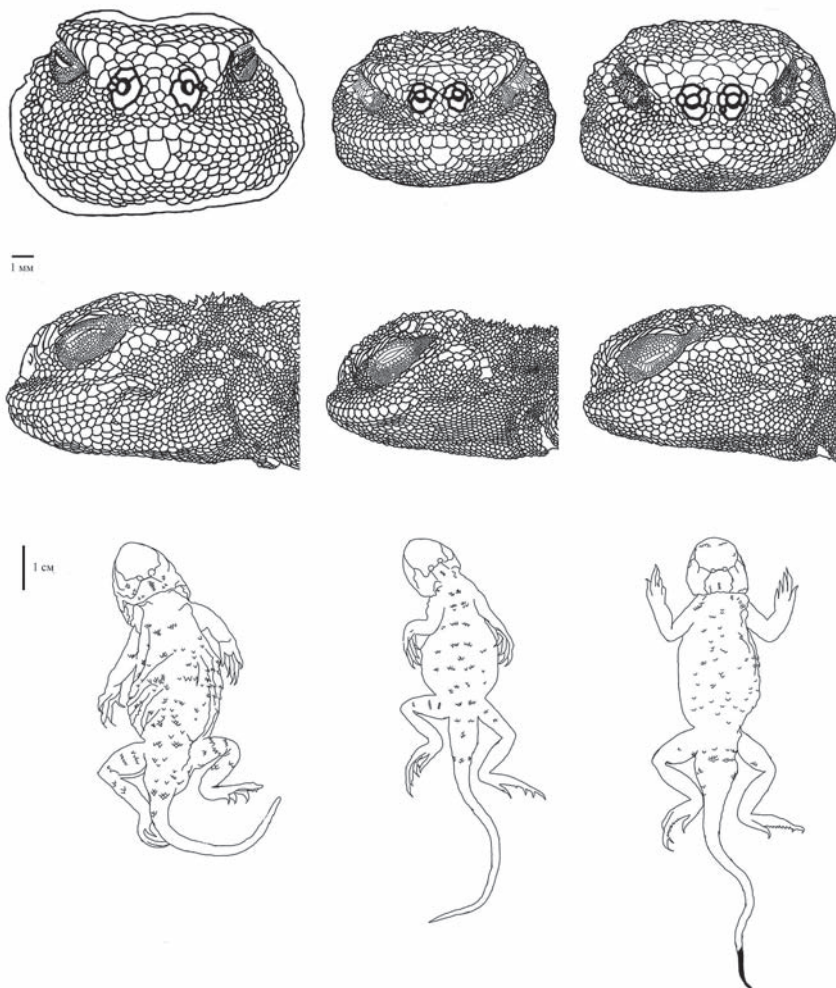
Морфологический анализ. В каталоге Туринского Музея Зоологии (Италия) (Elter, 1981) под названием *Ph. helioscopus* (Pall.), помимо экземпляра R392 (840), добытого Ф. Де Филиппи в Армении (De Filippi, 1865) — *Ph. h. horváthi* в нашем понимании — имеется еще несколько экземпляров R396 (358), собранных им же в Персии — их и следует пони-



Рис. 1. Распространение круглоголовок группы *helioscopus* в исследуемом регионе.

мать как типовую серию *Ph. persicus* De Filippi, 1863 (в каталоге ни один из номеров не помечен звездочкой как типовые материалы). Из этой серии несколько экземпляров были переданы в другие музеи: Городской Музей Естественной Истории г. Генуя (Италия) — MSNG CE 9597 — 2 экз. (Саросассиа, 1961 — указаны как синтипы *Ph. persicus* De Filippi, 1863 из Персии, получены в 1876 г.), Венский Музей Естественной Истории (Германия) — NMW 24821 — 3 экз. (Tiedemann et al., 1994 — указаны как синтипы *Ph. helioscopus persicus* De Filippi, 1863 из Персии, 1 получен 02.11.1863 из Турина, 2 — в дар от Ф. Штейндахнера в 1874 г.), Зоологический институт РАН — ZISP 8844 — 1 экз. (Бедряга, 1907 — указан как оригинальный экземпляр *Ph. persicus* De Filippi, 1863, получен в 1896, обнаружен благодаря сообщению Л. Камерано). Из них нами были изучены три экземпляра: один из коллекций ЗИН РАН (рис. 2) и два из музея г. Генуя (по фото Н. Л. Орлова). Типовые экземпляры *Phynocephalus helioscopus* (Pall.) var. *Horváthi* Méhely, 1894 — самец и самка (Méhely, 1894, 1899) — погибли в 1956 г., как и вся герпетологическая коллекция Венгерского Музея Естественной Истории (устн. сообщ. Джудит Ворос Н. Б. Ананьевой, 29.06.2005). В списке существующих названий для рода *Phynocephalus* (Barabanov, Ananjeva, 2007) в качестве неотипа для *Phynocephalus helioscopus* (Pall.) var. *Horváthi* Méhely, 1894 был предложен экземпляр ZISP 5544.1 — топотип в нашем понимании (рис. 2).

Изучен материал по *Ph. persicus* из центрального Ирана, включая типовую территорию вида: сборы Н. А. Зарудного (Зарудный, 1905; Никольский, 19056) — 11 экз. (ZISP 10256—10259, 10339; Музей Природы Харьковского Национального Университета им. В. Н. Каразина — МПХНУ 8723,



Ph. persicus De Filippi, 1863
Синтип ZISP 8844

Персия
между Султанье и Тегераном

Ph. h. horváthi Méhely, 1894, 1899
Топотип ZISP 5544.1 (неотип
sensu Barabanov et. Ananjeva)

Армения
Аралых

Ph. h. helioscopus Pallas, 1771
ZISP 23584.1

Россия
Астраханская область

Рис. 2. Особенности морфологии персидской круглоголовки, такырной круглоголовки Хорвата и номинативного подвида такырной круглоголовки (сверху вниз: голова вид спереди, голова вид сбоку, общий вид сверху).

26530), экземпляр Национального Музея Естественной Истории г. Парижа — MNHN Ag.414-2 1957. 0034 (по фото Н. Л. Орлова), 8 ваучерных экз. (по фото М. Раджабизаде). Также изучено 50 экз. *Ph. cf. persicus* из Азербайджана, Нагорного Карабаха и северо-западного Ирана (ZISP 4911, 5035, 11109, 15490, 17398, 17998, 21933-21934, Зоомузей МГУ — ЗММГУ Re 607, 3295, 8741, МПХНУ № 14869). Изучен 181 экз. *Ph. h. horváthi* из Грузии, Армении, Турции, Нахичевани и северо-западного Ирана, включая типовую территорию подвида (ZISP 4912, 4913, 4918, 5002, 5003, 5006, 5030, 5544, 5484, 5489—5490, 6722, 7865, 9862, 11110, 12171, 12172, 13391, 13393, 14332, 14499, 14869, 14928, 15251, 16283, 17101, 18443, 19167, 19303, 19488, 19489, 20390, 23403, 23406—23407, 23690—23691, 23692—23695, 23696—23697). Также изучен 21 экз. *Ph. h. helioscopus* из Калмыкии, Дагестана, северо-восточного и восточного Ирана (ZISP 7989, 9923, 11058; ЗММГУ Re 609, 11311; MNHN Ag.414-2 1957. 0029—0031, 0032, 0033 (по фото Н. Л. Орлова). Изученный материал представлен экземплярами и сериями животных разного пола и возраста, включая ювенильных.

Выделение ДНК, амплификация, секвенирование. Материал для молекулярного анализа был получен из типовых территорий *Ph. persicus* — центральный Иран, окрестности г. Тегеран, окрестности г. Саве, 5 экз. (Тегеранский университет) и *Ph. h. horváthi* — Турция, провинция Игдир, правый берег р. Аракс, 8,2 км западнее с. Аралых, 1 экз. (ZISP 23403), был также использован сравнительный материал из Армении, окрестности г. Армавир, 7 экз. (ZISP 23406, 23407) и южного Ирана, горы Загрос, окрестности г. Абаде, 3 экз. (Тегеранский университет) (рис. 1). Из спиртовых экземпляров брались образцы мышечной ткани, ДНК выделяли по стандартной фенол-хлороформной методике. В качестве молекулярного маркера была использована нуклеотидная последовательность участка митохондриального гена ND2 (Macey et al., 2000; Wang, Fu, 2004). Помимо оригинальных данных, в работе были использованы последовательности еще семи видов круглоголовок из GenBank. Фрагмент гена ND2 амплифицировали при помощи специально разработанных А. Ю. Костыговым праймеров PhrU (5'-СТТССААТТАГГАТСТГСТАСТА-3') и PhrL (5'-AG GCTGATWAGTGATGTTATRATTG-3'). Амплификация производилась по следующей схеме: первичная денатурация 5 мин при 94°C, затем 30 циклов с денатурацией 45 сек при 94°C, отжигом 1 мин при 50°C и элонгацией 1 мин 30 сек при 72°C; достройка концов ПЦР-фрагментов 7 мин при 72°C. Реакционная смесь содержала 1 мкл образца с выделенной ДНК, 1мкМ каждого праймера, 2.5мМ MgCl₂, 0.2мМ дНТФ (каждого), 0.2 ед/мкл Taq-полимеразы и ПЦР-буфер (0.01М Tris Cl, 0.05М KCl, 0.1% Triton X-100; pH 9.0). ПЦР-фрагменты очищали путем гель-экстракции из 1.5% агарозного геля при помощи набора Qiaquick Gel Extraction kit (Qiagen). Для секвенирования использовали те же праймеры, что и для ПЦР, секвенирование проводили на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3130 (Applied Bio-

systems) с использованием набора ABI PRISM®BigDye™ Terminator v. 3.1. Последовательности выравнивали в программе Bioedit v 7.0.3. при помощи встроенного модуля ClustalW и затем правили вручную. Первичное выравнивание содержало 900—1000 позиций, затем последовательности обрезались до самого короткого участка из Gen Bank (*Ph. axillaris*) до 700 позиций, из них инвариантных — 306, и информативных для метода максимальной экономии — 230. Построение деревьев проводилось при помощи программ Mega 3.1 и Phylowin методами NJ, MP, ML, в качестве статистического теста применяли метод бутстрепа (1000 псевдорепликаций).

Результаты.

Морфологический анализ. Установлено, что *Ph. persicus* и *Ph. h. horváthi* являются хорошо отличимыми формами. Используя предложенные авторами первоописаний признаки, можно отличить эти формы друг от друга и от номинативного подвида *Ph. h. helioscopus*. Следует отметить, что признак, обычно рассматриваемый как диагностический, таковым не является — гребень в средней части шеи, как и другие увеличенные чешуи на верхней поверхности тела этих животных бывают выражены в разной степени в разных популяциях (см. также Blanford, 1876; Schwenk, Greene, 1987; Голубев, Межжерин, 1999).

Укажем некоторые наиболее четкие диагностические признаки рассматриваемых форм. Номинативный подвид *Ph. h. helioscopus* четко отличается от обеих форм черным смоляным кончиком хвоста, похожим на кисточку. Наиболее четкие отличия между *Ph. persicus* и *Ph. h. horváthi* проявляются в отношении длины тела к длине хвоста и расстоянию между ноздрями (рис. 2). У *Ph. h. horváthi* хвост длиннее тела и тонкий, плавно утончающийся (даже длиннее и тоньше, чем у номинативного *Ph. h. helioscopus*), а у *Ph. persicus* хвост, как правило, короче тела и выглядит как толстый обрубок. Расстояние между ноздрями лучше выразить отношением его к длине тела животного — у *Ph. h. horváthi* оно больше 200, а у *Ph. persicus* — меньше 200.

Филогенетический анализ. Удалось установить, что имеющийся материал по закавказско-иранским круглоголовкам группы *helioscopus* представляет три географически изолированные генеалогические линии (рис. 3). Топология и относительная длина ветвей не зависела от метода построения, за исключением того, что только на дереве ML, *Ph. cf. helioscopus* (Китай) объединяется с остальными членами группы *helioscopus*. При других методах построения взаимоотношения между *Ph. cf. helioscopus* из Китая и изучаемыми нами формами оставались неразрешимыми (как между *Ph. axillaris*, *Ph. mystaceus*, *Ph. raddei*, *Ph. interscapularis*). В наших данных первый кластер представлен материалом из типовой территории *Ph. h. horváthi* — долины р. Аракс, второй — материалом из типовой территории *Ph. persicus* — окрестности г. Тегеран, центральный Иран, третий — материалом из южного Ирана (рис. 3). На основании имеющихся

предварительных данных можно заключить только то, что генетическая дивергенция по этому маркеру между *Ph. persicus* и *Ph. h. horváthi* соответствует видовому уровню (при сопоставлении с данными Ванга и Фу (Wang, Fu, 2004) по группе *guttatus* — *versicolor*, рис. 3). Они объединяются с *Ph. cf. helioscopus* из Китая в одну группу *helioscopus*.

Заключение. На основании данных литературы, проведенного нами морфологического и молекулярно-генетического анализа мы предлагаем рассматривать *Ph. h. horváthi* и *Ph. persicus* как самостоятельные формы. *Ph. h. horváthi* распространен в бассейне среднего течения р. Аракс (включая оз. Урмия) на территории Армении, Турции, Нахичевани, северо-запад-

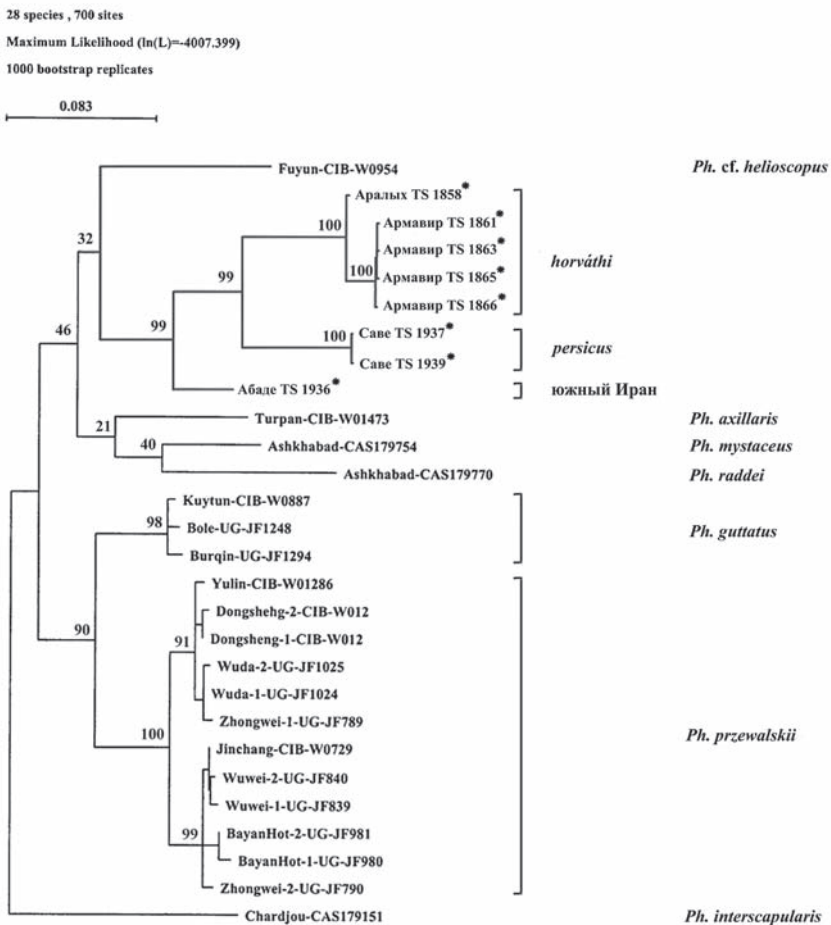


Рис. 3. Филогенетические взаимоотношения и генетическая дивергенция некоторых форм круглоголовки группы *helioscopus* (оригинальные данные помечены звездочкой) в сравнении с данными по другим видам рода (GenBank).

ного Ирана, в то время как *Ph. persicus* встречается только в центральном Иране. Весь материал, накопленный по «персидской круглоголовке» в долине р. Аракс, следует относить к круглоголовке Хорвата. Для разрешения вопроса о таксономическом положении круглоголовки из Азербайджана и Нагорного Карабаха и южного Ирана необходим дополнительный материал.

Благодарности. Мы признательны Джудит Ворос Judit Voros (Hungarian Natural History Museum, Budapest) и Эдоардо Разетти Edoardo Razzetti (Museo di Storia Naturale Università degli Studi di Pavia, Pavia) за переводы оригинальных работ Л. Мехели и Ф. Де Филиппи с венгерского и итальянского языков и информацию о типовых экземплярах. Б. А. Коротяев (ЗИН РАН) и В. И. Дорофеев (БИН РАН), Хива Физи Hiva Fizi и Хамед Хитсазан Named Chitsazan (Иран) предоставили материал для молекулярных исследований. Авторы выражают искреннюю благодарность В. Ф. Орловой, Е. А. Дунаеву, Р. А. Назарову (Зоомузей МГУ), А. И. Зиненко и Р. Е. Лунячку (Музей Природы, Харьковский Национальный университет им. В. Н. Каразина) и С. В. Межжерину (Институт Зоологии, Киев) и С. Н. Литвинчуку (ЦИН РАН) за возможность изучения коллекционных материалов и ценную информацию. Мы благодарны сотрудникам отделения герпетологии ЗИН РАН Н. Л. Орлову, Л. Я. Боркину, Л. К. Иогансен, И. Г. Данилову, К. Д. Мильто, А. В. Барабанову, Р. Г. Халикову, Е. А. Голыньскому и сотрудникам лаборатории молекулярной систематики ЗИН РАН Н. И. Абрамсон, О. В. Циненко, А. Ю. Костыгову, М. В. Фокину за постоянную помощь и поддержку. Д. А. Мельников сердечно благодарит Г. Б. Бахтадзе (Ростовский госуниверситет), П. В. Кияшко (ЗИН РАН) и А. А. Кияшко (БИН РАН), Д. А. Дубовикова (СПбГУ), А. Н. Шумеева (ЗИН РАН) за постоянную поддержку и научные дискуссии.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05-04-48156, 05-04-39003 ГФЕН), гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-4212.2006.4), а также в рамках федеральной целевой программы «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007—2012 годы» «2007-7-1.8-00-06-018» по теме: «Исследования биологического разнообразия мировой фауны и закономерностей его исторического развития с использованием современных методов и подходов на установке: «Фондовые коллекции Зоологического института, в том числе Кунсткамера Петра Первого (УФК ЗИН, рег. № 2-2.20)», подпрограммы фундаментальных исследований РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека», программы президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», программы президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция».

Алекперов А. М., Галаева Н. М., 1975. Особенности фolidоза персидской такыр-ной круглоголовки *Phrynocephalus helioscopus persicus* De Filippi // Ученые

- записки Азербайджанского университета. Серия биологические науки. № 11. С. 54—57.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л., 1998. Амфибии и рептилии. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 547 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Барабанов А. В., 2004. Атлас рептилий Северной Евразии (таксономический статус, распространение, природоохранный статус). СПб: Зоологический институт. 232 с.
- Ананьева Н. Б., Мясникова Н. Ф., Агасян А. Л., 2006. Анализ распространения персидской круглоголовки, *Phrynocephalus persicus* (Agamidae, Sauria) в долине реки Аракс: опыт ГИС-картирования // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 18—40.
- Арпонет (Куликова) В. И., 1965. Описание кариотипов ящериц *Agama caucasica* и *Phrynocephalus helioscopus* // Цитология. Вып. 7, 2. С. 237—239.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак, 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.
- Бедряга Я. В., 1907. Земноводные и пресмыкающиеся (Reptilia Przewalskiana). Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отдел Зоологический. Т. 3. Ч. 1. Вып. 2. Санкт-Петербург. С. 71—278.
- Бедряга Я. В., 1909. Земноводные и пресмыкающиеся (Reptilia Przewalskiana). Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отдел Зоологический. Т. 3. Ч. 1. Вып. 3. Санкт-Петербург. С. 279—500.
- Голубев М. Л., Баранов А. В., 1991. О популяции персидской круглоголовки Апшеронского полуострова (Reptilia, Agamidae) // Вестник зоологии. № 6. С. 81—82.
- Голубев М. Л., Межжерин С. В., 1999. О видовой принадлежности и происхождении апшеронской популяции персидской круглоголовки *Phrynocephalus persicus* (Reptilia, Agamidae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 1. С. 59—61.
- Даревский И. С., 1960. Динамика популяции, перемещения и рост такырной круглоголовки в полупустыне долины реки Аракса в Армении // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 65 (6). С. 31—38.
- Еремченко В. К., Панфилов А. М., 1999. Некоторые методологические вопросы таксономии и филогении круглоголовок на примере *Phrynocephalus helioscopus* (Pallas, 1771) (Sauria: Agamidae) // Наука и новые технологии. Бишкек. № 3. С. 116—122.
- Зарудный Н. А., 1905. Маршрут путешествия по Западной Персии в 1903—1904 г. // Отгиск из Ежегодника Зоологического Музея Императорской Академии Наук. Т. 9. Санкт-Петербург, 1904. С. 1—7.
- Ляйстер А. Ф., 1912. К вопросу о взаимоотношениях между *Phrynocephalus helioscopus* Pall. и *Phrynocephalus persicus* De-Fil. и их распространении на Кавказе // Труды Общества Испытателей Природы при Императорском Харьковском Университете. Т. 45. Харьков. С. 73—93.
- Манило В. В., Голубев М. Л., Самторов Т. С., 1991. Кариотип *Phrynocephalus helioscopus saidalievi* (Sauria, Agamidae) из Ферганской долины // Вестник зоологии. № 2. С. 79—81.
- Межжерин С. В., Голубев М. Л., 1989. Генетическая дивергенция круглоголовок *Phrynocephalus* Каур (Reptilia, Agamidae) фауны СССР // Доклады Академии наук УССР. Сер. Б. Геол., хим. и биол. науки. № 11. С. 72—74.

- Никольский А. М.*, 1905. Пресмыкающиеся и земноводные Российской Империи (Herpetologia Rossica) // Записки Императорской Академии Наук. Сер. 8. Т. 17. № 1. Санкт-Петербург. [2], 2, 518 с., 2 л. илл.
- Никольский А. М.*, 1906. Пресмыкающиеся и земноводные, собранные Н. А. Зарудным в Персии в 1903—1904 гг. // Оттиск из Ежегодника Зоологического Музея Императорской Академии Наук. Т. 10. Вып. 3—4. Санкт-Петербург, 1905. С. 16 (275)—17 (276).
- Никольский А. М.*, 1907. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской Империи. Харьков: Русская типография и литография. 5 [3], 182 с.
- Никольский А. М.*, 1909. География животных. Харьков: Русская типография и литография. 262 с.
- Никольский А. М.*, 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа. Тифлис: Издание Кавказского Музея. [2], 272 с., 3 л. илл.
- Никольский А. М.*, 1915. Фауна России и сопредельных стран, пресмыкающиеся (Reptilia). Санкт-Петербург. 6, 4, 532 [2] с., вкл. илл. 9 л. илл.
- Соколовский В. В.*, 1974. Сравнительно-кариологическое изучение ящериц сем. Agamidae. I. Хромосомные наборы восьми видов рода *Phrynocephalus* // Цитология. Т. 16. Вып. 7. С. 920—925.
- Соколовский В. В.*, 1975. Кариотипы и систематика ящериц семейства агамовых // Биологические исследования на Дальнем Востоке. Материалы юбилейной отчетной сессии Биолого-почвенного института за 1973 г. Владивосток. С. 107—111.
- Терентьев П. В., Чернов С. А.*, 1936. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. М. — Л.: Учпедгиз. 96 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А.*, 1940. Определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. 302 с.
- Терентьев П. В., Чернов С. А.*, 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская Наука. 340 с.
- Ушаков Б. П.*, 1962. Цитофизиологический анализ внутривидовой дифференцировки такырных круглоголовков // Доклады Академии наук СССР. Т. 144. № 5. С. 1178—1180.
- Чернов С. А.*, 1937. Определитель змей, ящериц и черепах Армении. М. — Л.: Издво АН СССР. 54 [1] с.
- Чернов С. А.*, 1939. Герпетологическая фауна Армянской ССР и Нахичеванской АССР // Зоол. сб. Арм. фил. АН СССР. Ереван. Т. 1. С. 79—194.
- Чернов С. А.*, 1959. Пресмыкающиеся. Фауна Таджикской ССР // Акад. наук Таджикской ССР. Ин-т зоологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского. Труды. Т. 98. Фауна Таджикской ССР. Т. 18. 203 с.
- Царевский С. Ф.*, 1914. Каталог коллекций Музея при Зоологическом Кабинете Императорского Петроградского Университета. II. Пресмыкающиеся // Оттиск из Трудов Императорского Петроградского Общества Естествоиспытателей. Т. 43. Вып. 4. 102 с.
- Царевский С. Ф.*, 1926. К систематике и распространению ящериц из рода *Phrynocephalus* (Reptilia) // Доклады Академии наук СССР. Л. С. 119—122.
- Anderson J.*, 1872. On some Persian, Himalayan, and other Reptiles // Proc. Zool. Soc. London. P. 371—404.

- Anderson S. C., 1999. The lizards of Iran. SSAR, Oxford, Ohio. Contribution to Herpetology. 15. 442 pp.
- Barabanov A. V., Ananjeva N. B., 2007. Catalogue of the available scientific species-group names for lizards of the genus *Phrynocephalus* Kaup, 1825 (Reptilia, Sauria, Agamidae) // Zootaxa. № 1399. P. 1—56.
- Baran I., Kumlutas Y., Varol Tok C., Ilgaz C., Kaska Y., Olgun K., Turkozan O., Iret F., 2004. On two herpetological collections made in East Anatolia (Turkey) // Herpetozoa. Bd. 16. H. 3/4. S. 99—114.
- Baran I., 2005. Türkiye Amfibi ve Surungenleri. Pelin Matbaasi — Ankara. 165 pp.
- Basoglu M., Baran I., 1977. Türkiye Sürüngenleri Kisim I. Kaplumbaga ve Kertenkeleler // Ege Üniv. Fen Fakiiltesi, Izmir; (Kitaplar Ser.). № 76. 272 pp.
- Blanford W. T., 1876. The Zoology and Geology. Eastern Persia an Account of the Journeys of the Persian Boundary Commission, 1870-71-71. V. 2. London. P. 329—331.
- Boettger O., 1886. Die Reptilien und Amphibien des Talysch-Gebietes. Die Fauna und Flora des Sudwestlichen Caspi-Gebietes. Wissenschaftliche Beitrage zu den Reisen an der Persisch-Russischen Grenze von Dr. Gustav Radde. Leipzig. S. 63—65.
- Capocaccia, L., 1961. Catalogo dei tipi di rettili del Museo Civico di Storia Naturale di Genova // Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova. 72. P. 86—111.
- Carevskij S. (Tzarevskij S.), 1929. Contribution to the classification and distribution of the lizards of the genus *Phrynocephalus* // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de l'URSS. № 17. Leningrad. P. 415—419.
- De Filippi F., 1863. Nuove o Poco Note Specie di Animali Vertebrati Raccolte in un Viaggio in Persia nell' estate dell' anno 1862 // Archivio per la Zoologia, l' Anatomia e la Fisiologia. Modena 31 marzo. T. 2. Fasc. 2. P. 344—360.
- De Filippi F., 1865. Note di un Viaggio in Persia nel 1862 Daelli. Milano. 396 p.
- Elter O., 1981. La collezione Erpetologica del Museo di Zoologia dell' Università di Torino // Cataloghi Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino. 5. P. 7—116.
- Macey R., Schulte J., Larson A., Ananjeva N. B., Wang Y., Pethiyagoda R., Rastegar-Pouyani N., Papenfuss T., 2000. Evaluating Trans-Tethys Migration: An Example Using Acrodont Lizard Phylogenetics // Syst. Biol. V. 49. № 2. P. 233—256.
- Méhely L., 1894. Beiträge zur Herpetologie Transkaukasiens und Armeniens // Zoologischer Anzeiger. 17 Jahrgang. 5 Marz. № 441. Leipzig. S. 78—80 (Schluss folgt.).
- Méhely L., 1894. Beiträge zur Herpetologie Transkaukasiens und Armeniens // Zoologischer Anzeiger. 17 Jahrgang. 19 Marz. № 442. Leipzig. (Schluss). S. 81—86.
- Méhely L., 1899. A Bekafeju Gyik Egy Ormenyorszagi Fajvaltozata (*Phrynocephalus helioscopus* Pall. var. Horvathi My // Termeszetrajzi Fuzetek V. 22. Budapest. P. 361—364.
- Schleich H. H., 1976. Über *Phrynocephalus helioscopus* aus Persien (Reptilia, Sauria, Agamidae) // Salamandra. Bd. 12. H. 4. S. 189—193.
- Schwenk K., Greene H., 1987. Water Collection and Drinking in *Phrynocephalus helioscopus*: A Possible Condensation Mechanism // Journal of Herpetology. 1987. V. 21. № 2. P. 134—139.
- Tiedemann F., Haupl M., Grillitsch H., 1994. Katalog der Typen der Herpetologischen Sammlung nach dem Stand vom 1. Janner 1994 // Kataloge der wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien. Bd. 10. H. 4. 102 S.
- Wang Y., Fu J., 2004. Cladogenesis and vicariance patterns in the toad-headed lizard *Phrynocephalus versicolor* species complex // Copeia. № 2. P. 199—206.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЖЕРТВ ПСАММОБИОНТНЫХ ЯЩУРОК И КРУГЛОГОЛОВОК ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМОВ

Ж. В. Мишагина

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

ECOLOGICAL GROUPS OF PREYS IN EASTERN KARA KUM PSAMMOBIONT LIZARDS, *Eremias* (LACERTIDAE) AND *Phrynocephalus* (AGAMIDAE)

J. V. Mishagina

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk

Food habits of *Eremias grammica*, *E. scripta* (Lacertidae), *Phrynocephalus mystaceus* and *Ph. interscapularis* (Agamidae) from Eastern Kara Kum barchan - and - hillock and barchan sands (Repetek biosphere reserve, Turkmenistan, 1984—1992) were examined by droppings analysis mainly. Preys (more than 15 thousand prey items from 685 lizards) were divided into numerous ecological groups of different rank. Variability of ecological structure of preys among 26 samples was illustrated by principal component analysis. Such the variability can be considered as a mirror of similarity and ecological isolation of sympatric species.

Изучались трофические связи четырех видов ящериц — псаммобионтов Восточных Каракумов (Туркменистан), активных исключительно в светлое время суток: сетчатой (*Eremias grammica*) и полосатой (*E. scripta*) ящурок (Lacertidae), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) круглоголовок (Agamidae) (Репетекский биосферный заповедник, 1985—1992 гг.). Исследования проводились в барханных и барханно-бугристых песках, где формируются оптимальные условия обитания для ящериц — псаммобионтов (Целлариус, 1975).

Материал и методика. Проанализировано питание 653 ящериц, главным образом, по экскрементам (Вержуцкий, Журавлев, 1977). Обнаружены остатки более 15 тыс. экземпляров жертв, в основном, членистоногих. Все жертвы определялись, по возможности, до вида. Их индивидуальная масса оценивалась по линейным размерам, с привлечением многолетних данных В. Г. Каплина по членистоногим Восточных Каракумов. Был определен состав жертв рептилий по биоценотическим, топическим, пространственно-временным, трофическим и элементарным экологическим группам (Мишагина, Каплин, 2005). При совпадении весовых категорий (Мишагина, 2004) членистоногие из одной пространственно-временной группы рассматривались как размерно-экологические категории жертв; последние, в зависимости от принадлежности жертв к элементарным экологическим группам, подразделялись на элементарные размерно-экологические группы.

Проведен многомерный анализ распределения по выборкам: а) совокупностей пространственно-временных групп жертв, имеющих наибольшее значение в трофических связях гелиофильных псаммобионтных ящериц Восточных Каракумов, б) элементарных размерно-экологических групп жертв, принадлежащих одной из размерно-экологических категорий (метод главных компонент, STATGRAPHICS Plus for Windows, v. 3.0) (Дюк, 1997; Литвинов, Швецов, 2001 и др.).

Результаты. Вариабельность трофических связей гелиофильных ящериц — псаммобионтов по крупным экологическим группам жертв изучалась методом главных компонент. При этом в качестве переменных рассматривались следующие совокупности пространственно-временных групп жертв:

– «soil»: почвенные и норово-почвенные эдафобионты, почвенные эндофитобионты с неизвестной суточной ритмикой, почвенно-наземные атмо- и эдафобионты с сумеречно-ночной активностью, а также атмобиотические жертвы, активные в сумеречно-ночное время на растениях, поверхности почвы и воздушно-наземные;

– «litter»: подстилочные эдафобионты с неизвестной суточной ритмикой, подстильно-наземные атмо- и эдафобионты, активные в сумеречно-ночное время и с неизвестной суточной ритмикой;

– «terra»: наземные и воздушно-наземные гелиофильные (то есть, максимально активные в светлое время суток) атмобионты;

– «plant»: атмобионты, обитающие в светлое время суток на растениях, с неясной суточной ритмикой, либо гелиофильные (Мишагина, Каплин, 2005).

Членистоногих первой группы гелиофильные ящерицы по преимуществу выкапывают из песка, второй группы — добывают из подстилки или с поверхности почвы. Жертвы третьей и четвертой групп собираются рептилиями с поверхности песка и растений, соответственно.

Распределение данных по количеству жертв в пространстве главных компонент показало, что 98.6% дисперсии исходных данных произошло на первую, вторую и третью главные компоненты, в том числе, на первые две — 70.6%. В первой компоненте (38.4% дисперсии) наибольший положительный коэффициент имела группа «terra», самый весомый отрицательный — группа «plant». Во второй компоненте максимальное значение имела группа «soil» (с отрицательным знаком), которой противостояли группы «plant», «terra» и «litter» (с отрицательным знаком) (рис. 1, а). В третьей компоненте наибольшее значение имела группа «litter» (с положительным знаком), которая противопоставлялась группам «terra» и «plant» (с положительным знаком). Экстремальные отрицательные значения первой главной компоненты свойственны выборкам по питанию полосатых ящурок (пробы 25 и 26); здесь сказывается доминирующая роль в трофических связях *E. scripta* насекомых — обитателей растений (Богданов, 1962; Вашетко,

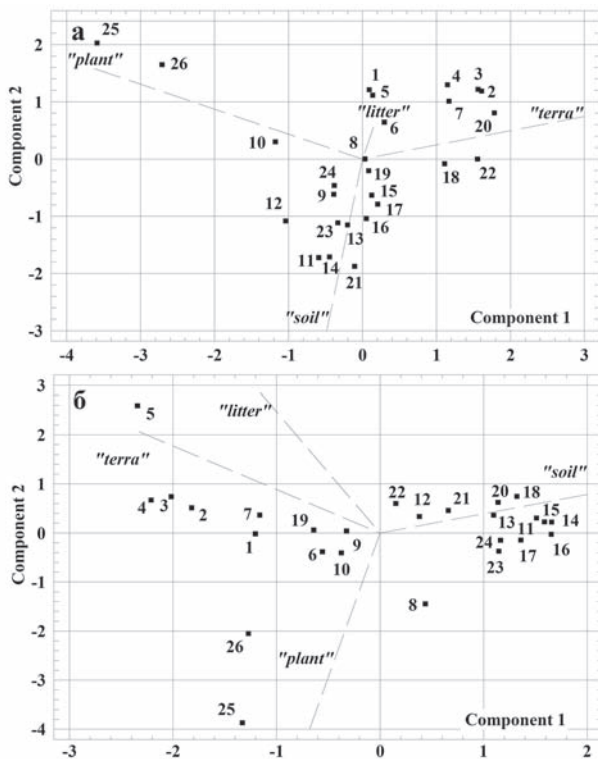


Рис. 1. Изменчивость состава рациона по совокупностям пространственно-временных групп жертв, имеющих наибольшее значение в трофических связях гелиофильных ящериц – псаммобионтов Восточных Каракумов (а – по числу жертв, б – по массе): «soil» – жертвы, выкапываемые из песка; «litter» – добываемые из подстилки или с поверхности почвы; «terra» – добываемые на поверхности почвы; «plant» – собираемые с растений (названия пространственно-временных групп приведены в тексте).

Выборки по питанию ящериц в плоскости двух первых главных компонент. 1 – 26 – номера выборок. *Ph. interscapularis*, барханно-бугристые пески: 1 – май (984 экз. жертв от 43 особей ящериц); 2 – июнь (2139 экз. от 58 особей); 3 – июль – начало августа, взрослые (1815 экз. от 46 особей); 4 – июль – начало августа, ювенильные (1052 экз. от 35 особей); 5 – сентябрь (1295 экз. от 26 особей). *Ph. interscapularis*, барханные пески: 6 – апрель – май (521 экз. от 30 особей); 7 – июль – август (553 экз. от 26 особей). *Ph. mystaceus*, барханно-бугристые пески: 8 – май – июль (440 экз. от 16 особей); 9 – июль – август (527 экз. от 22 особей). *Ph. mystaceus*, барханные пески: 10 – май (468 экз. от 26 особей); 11 – июль (398 экз. от 21 особи); 12 – июль (605 экз. от 33 особей); 13 – август (303 экз. от 17 особей). *E. grammica*, барханно-бугристые пески: 14 – февраль – март (281 экз. от 26 особей); 15 – май (379 экз. от 29 особей); 16 – июль (621 экз. от 32 особей); 17 – июль – начало августа, взрослые (621 экз. от 40 особей), 18 – июль – начало августа, ювенильные (323 экз. от 24 особей); 19 – сентябрь – начало ноября, взрослые (269 экз. от 30 особей), 20 – сентябрь – начало ноября, неполовозрелые (513 экз. от 19 особей). *E. grammica*, бугристо-барханные пески: 21 – март (257 экз. от 21 особи). *E. grammica*, барханные пески: 22 – февраль – март (194 экз. от 6 особей); 23 – май (210 экз. от 10 особей); 24 – конец июня – июль (233 экз. от 21 особи). *E. scripta*, барханные пески: 25 – май – июль (278 экз. от 15 особей); 26 – август (146 экз. от 13 особей).

1972; Ананьева, 1981). Из наземных ящериц в наибольших количествах такие насекомые добывались ушастыми круглоголовками (первая компонента, как правило, отрицательная). Отрицательные значения второй главной компоненты были свойственны пищевым связям сетчатых ящурок с февраля по начало августа (пробы 14—17, 21, 23, 24), а также ушастых круглоголовок барханных песков с июня по август (11—13). В рационе этих ящериц большую роль играли выкапываемые членистоногие. Сдвиг первой и второй компонент в положительную сторону — свидетельство превалирования в рационе наземных атмобионтов, активных в светлое время суток, и сниженной роли жертв, собираемых с растений или выкапываемых — был типичен для трофических связей песчаных круглоголовок в летний период (пробы 2—4 и 7) и неполовозрелых сетчатых ящурок осенью (проба 20). Экстремальное отрицательное значение третьей главной компоненты было отмечено в осенней выборке песчаных круглоголовок (барханно-бугристые пески, проба 5) и отражало значимость подстилочно-наземных атмо- и эдафобионтов в трофических связях.

Сходные тенденции наблюдались и в распределении выборок по массе жертв (рис. 1, б). Но здесь увеличивалось относительное значение членистоногих с большей индивидуальной массой в рационе всех ящериц, особенно мелких. В частности, в питании сетчатых ящурок средняя индивидуальная масса выкапываемых из почвы беспозвоночных, как правило, превышает таковую членистоногих, добываемых иным путем. Заметное превышение количественной доли (рис. 1, а) выкапываемых жертв у взрослых ящурок, по сравнению с ювенильными особями (17 vs. 18), нивелируется, если рассматривается распределение выборок по массе жертв (рис. 1, б).

Изменчивость количественной доли трех элементарных размерно-экологических групп в пределах одной размерно-экологической категории жертв по различным выборкам ящериц также проиллюстрирована методом главных компонент. Исследовались атмобиотические гелиофильные наземные жертвы второй весовой категории (от 0.37 мг до 2.7 мг; $(-1) < \ln M \leq 1$) (Мишагина, 2004); индекс размерно-экологической категории $\{A\}Dt-2$. Анализировались не только количественные вклады каждой из трех групп: $\{A\}Dt-2(10)$ (мелкие атмобиотические гелиофильные наземные зоофаги), $\{A\}Dt-2(11)$ (мелкие атмобиотические гелиофильные наземные зоо- и некрофаги), $\{A\}Dt-2(21)$ (мелкие атмобиотические гелиофильные наземные фито- и некрофаги) — в категорию $\{A\}Dt-2$, но также и доля данной размерно-экологической категории в общем количестве жертв (для 25 выборок, рис. 2). Первые две главные компоненты описывали 91.4% дисперсии исходных данных, причем на первую приходилось 61.9% дисперсии. Отрицательное влияние на первую главную компоненту оказывали фито- и некрофаги; максимальным положительным вкладом отличались зоо- и некрофаги, меньшие положительные коэффициенты были у группы зоофагов и категории $\{A\}Dt-2$ в целом. Во второй главной компоненте отрицательный

коэффициент был у зоо- и некрофагов; все другие группы характеризовались положительными коэффициентами, причем наибольшее воздействие на вторую компоненту проявлялось со стороны $\{A\}Dt-2$. Как и в случае предыдущего анализа, на схеме показаны пунктирные линии, отходящие от начала координат, которые отражают вклад каждой из исходных переменных (здесь — $\{A\}Dt-2$, $\{A\}Dt-2(10)$, $\{A\}Dt-2(11)$, $\{A\}Dt-2(21)$) в первую и вторую главные компоненты.

Распределение выборок в плоскости первой и второй главных компонент в большой степени было видоспецифичным. Так, *Ph. interscapularis* были свойственны положительные значения первой главной компоненты и положительные или близкие к нулю значения второй (пробы 1—4, 6, 7), что отражает большую значимость членистоногих рассматриваемой размерно-экологической категории в питании вида и преобладание в составе этой категории насекомых — зоо- и некрофагов (элементарная размерно-экологическая группа $\{A\}Dt-2(11)$), при сравнительно большем, чем у всех других видов, участии зоофагов (элементарная размерно-экологическая группа $\{A\}Dt-2(10)$). Из общей тенденции «выбивались» материалы по сен-

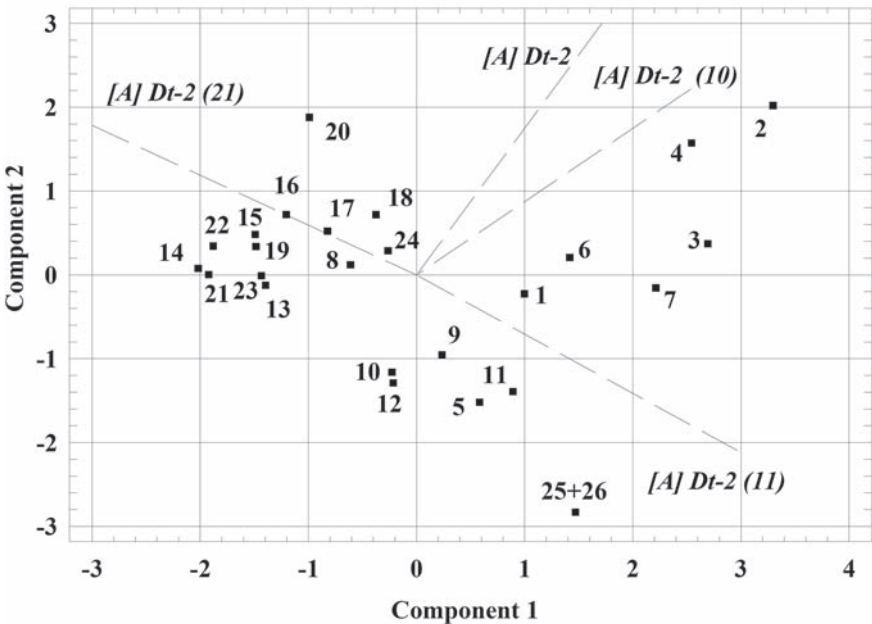


Рис. 2. Вариабельность элементарных размерно-экологических групп в составе размерно-экологической категории мелких гелиофильных наземных артроподов ($\{A\}Dt-2$) по числу жертв: зоофаги $\{A\}Dt-2(10)$; зоо- и некрофаги $\{A\}Dt-2(11)$; фито- и некрофаги $\{A\}Dt-2(21)$ и доля категории $\{A\}Dt-2$ в общем количестве жертв. Результаты анализа выборок по питанию ящериц методом главных компонент. Номера выборок те же, что и на рис. 1.

тябрьскому рациону песчаных круглоголовок (проба 5): в структуре данной категории жертв также преобладали зоо- и некрофаги, но количественная доля этой категории была снижена и, к тому же, отсутствовали зоофаги. *E. grammica* (пробы 14—24) отличались отрицательными значениями первой компоненты и близкими к нулю или положительными значениями второй. Первое говорило о количественном доминировании фито- и некрофагов ($\{A\}Dt-2(2I)$) в составе размерно-экологической категории (особенно сильном в феврале — марте во всех типах местообитаний — пробы 14, 21, 22, а также в мае и сентябре в барханно-бугристых песках — пробы 15 и 19). Второе отражало заметную количественную долю данной размерно-экологической категории жертв в питании, особенно высокую у неполовозрелых особей (пробы 18 и 20). Выборки по питанию *Ph. mystaceus* (пробы с 8 по 13) по оси первой главной компоненты размещались по большей части в положении, промежуточном по отношению к *E. grammica* и *Ph. interscapularis*, отвечая соотношению групп $\{A\}Dt-2(2I)$ и $\{A\}Dt-2(1I)$ по количеству. Вторая главная компонента была отрицательной или близкой к нулю, свидетельствуя, что мелкие атмобиотические гелиофильные наземные членистоногие отлавливались ушастыми круглоголовками в относительно небольших количествах. Положительные значения первой главной компоненты при экстремальных отрицательных значениях второй были свойственны *E. scripta*. Добываемые полосатыми ящурками в мизерных количествах наземные гелиофильные атмобионты были представлены почти исключительно мелкими зоо- и некрофагами ($\{A\}Dt-2(1I)$).

Обсуждение. Обсуждаемые рептилии различаются по величине, ярусной приуроченности, стратегиям кормодобывания, копательным приспособлениям и особенностям суточной ритмики. Очевидно, все эти характеристики должны влиять на состав экологических групп жертв в рационе.

По общему характеру трофических связей, с точки зрения совокупностей пространственно-временных групп жертв (рис. 1), от прочих видов отличается *E. scripta*, что соответствует особенностям вертикального распределения: полосатые ящурки — наземно-арбореальные, прочие ящерицы — наземные. Как следствие, членистоногие, открыто обитающие на растениях, превалировали в трофических связях этих мелких ящурок, превосходно адаптированных к лазанию по древесным и травянистым растениям.

Напротив, наземные жертвы в рационе *E. scripta*, в сравнении с другими ящерицами, были представлены весьма скудно. В частности, об этом свидетельствует возрастание количественной доли мелких наземных гелиофильных атмобионтов (размерно-экологическая категория жертв $\{A\}Dt-2$) в такой последовательности: *E. scripta* — *Ph. mystaceus* — *E. grammica* — *Ph. interscapularis* (рис. 2). О том, что специфика питания ящериц связана с их двигательными адаптациями, говорила и Н. Б. Ананьева (1981). Приведенная последовательность для наземных ви-

дов согласуется с уменьшением размеров рептилий: мелкие наземные жертвы во множестве добывались мелкими наземными ящерицами. По нашим материалам и данным С. М. Шаммакова (1981), приблизительное соотношение индивидуальных масс самых крупных особей *Ph. mystaceus*, *E. grammica*, *Ph. interscapularis* и *E. scripta* из Каракумов составляет, соответственно, 45 : 20 : 1.5 : 1. Рядом авторов констатируется зависимость состава рациона от величины добычи и ее доступности, а также корреляция между размерами ящериц и их жертв (Хонякина, 1962; Pianka, 1976; Целлариус, 1982; Ananjeva, Tselarius, 1986 и др.).

Конечности всех видов — псаммобионтов хорошо адаптированы к рытью песчаного субстрата и передвижению по его поверхности; лучше всего, в силу морфометрических особенностей (Ананьева, 1977), эти адаптации выражены у сетчатых ящурок. При этом существенно, что *E. grammica* способна более эффективно использовать обоняние при поисках локальных объектов питания под поверхностью песка, вследствие морфологических адаптаций головы к рытью (Мишагина, 1988). Значение выкапываемых и добываемых из укрытий почвы членистоногих в пищевых связях гелиофильных ящериц — псаммобионтов повышалось в ряду: *E. scripta* — *Ph. interscapularis* — *Ph. mystaceus* и *E. grammica* (рис. 1), что является следствием ярусного распределения видов и отвечает представлениям о пониженной роли выкапываемых беспозвоночных в рационе мелких видов ящериц — псаммобионтов. Кроме того, количественная доля членистоногих, добытых выкапыванием («soil»), выше у взрослых песчаных круглоголовков и сетчатых ящурок, в сравнении с ювенильными особями тех же видов (рис. 1, а: пробы 3, 17 и 19 vs. 4, 18 и 20). Если сравнивать трофические связи относительно крупных наземных ящериц, то в аналогичных условиях среды (биогеоценоз, сезон) такие беспозвоночные, по большей части (но не постоянно) заметнее в рационе сетчатых ящурок, вопреки тому, что последние значительно уступают по размерам ушастым круглоголовкам. Это подчеркивает роль специфических морфоадаптаций конечностей и головы *E. grammica* к рытью в сочетании с активной стратегией кормодобывания, свойственной виду: ящурки (*Eremias*) активно разыскивают добычу; преимущественная стратегия охоты круглоголовков — подкарауливание, хотя для самок *Ph. mystaceus* характерен сбор корма на маршруте (Хонякина, 1962; Богданов, 1965; Полынова, Лобачев, 1981; Ананьева, Шаммаков, 1985; Ananjeva, Tselarius, 1986).

В летний период для сетчатых ящурок типична отчетливо двухпиковая, строго утренне-вечерняя активность. В этот же сезон полосатым ящуркам свойственна дневная активность с пиком в середине дня, а суточная ритмика круглоголовков промежуточная между дневной и утренне-вечерней (Черлин, 1988; Черлин, Музыченко, 1988 и др.). Предполагалось, что различия во времени активности каракумских ящериц должны сказываться на составе их рациона (Роговин и др., 1982). Жертвам ящериц — мелким на-

земным гелиофильным зоо- и некрофагам (это были, в основном, муравьи *Cataglyphis pallida*) — свойственна дневная активность, тогда как для мелких наземных гелиофильных фито- и некрофагов (муравьи *Monomorium barbatulum*, *M. kusnezovi*, *Tetramorium (?caespitum)*, *T. (?kisilkumense)*) типична утренне-вечерняя ритмика (Длусский, 1981). В ряду *E. grammica* — *Ph. mystaceus* — *Ph. interscapularis* — *E. scripta*, то есть в соответствии с градиентом гелиофильности рептилий, в их рационе повышалась количественная доля жертв первой элементарной размерно-экологической группы относительно жертв второй группы (рис. 2). Следовательно, количественное соотношение элементарных размерно-экологических групп наземных членистоногих в рационе ящериц может быть связано с особенностями суточной ритмики рептилий и жертв. Указания на более интенсивный отлов насекомых, активных одновременно с ящерицами, известны, к примеру, для зайсанской круглоголовки *Ph. melanurus* (Дунаев, Белов, 1989) и четырех видов ящериц Репетекского заповедника, обитающих в задерненных песках (Мишагина, 1992).

Таким образом, не только размерный и таксономический, но и экологический состав жертв является важной характеристикой трофических связей. К примеру, известно, что по соотношению гидробиотических и сухопутных форм добычи хвостатых земноводных можно косвенно судить о степени их связанности с той или иной экологической средой (Кузьмин, 1992). Подобное справедливо и для рептилий: Е. Р. Pianka (1993) отмечает, что определенные кормовые объекты могут служить в качестве индикаторов пространственно-временной активности ящериц. Вариабельность распределения членистоногих из добычи рептилий по экологическим группам разного ранга может рассматриваться как зеркало экологического сходства и разобщения совместно обитающих видов. С другой стороны, неодинаковое значение жертв с разной экологией в трофических связях псаммобионтных ящериц, несомненно, сказывается на функциональной роли рептилий в сообществах.

Благодарности. Выражаю признательность экспертам, которые помогли идентифицировать фрагменты членистоногих из рациона ящериц: М. Г. Волковичу, С. Л. Зонштейну, И. Кабаку, В. Л. Казенасу, В. Г. Каплину, И. М. Кержнеру, М. А. Козлову, Б. А. Коротяеву, А. Котенко, В. А. Кривохатскому, А. С. Лелею, Д. В. Логунову, И. К. Лопатину, Т. П. Мариковской, Г. С. Медведеву, Д. А. Милько, Г. В. Николаеву, Ю. С. Тарбинскому, А. Тишечкину, М. И. Фальковичу, В. Я. Фету, и благодарна В. Г. Каплину за предоставление неопубликованных данных по индивидуальному весу членистоногих Восточных Каракумов, В. П. Леонову — за ценные советы по использованию метода главных компонент, а также Г. Т. Кандаловой, С. А. Баймухановой, С. Х. Джаббарову, О. Т. Ганешиной, А. Гулову, О. Смирновой, А. Мурашову, И. Чудаковой и В. В. Мишагину за участие в полевых исследованиях. Работа выполнена при поддержке Международного научного фонда Дж. Сороса (стипендия по проблеме «Биоразнообразие»).

- Ананьева Н. Б., 1977. Морфометрический анализ пропорций конечностей пяти симпатрических видов ящурок (*Eremias*, *Sauria*) Южного Прибалхашья // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 74. С. 3—13.
- Ананьева Н. Б., 1981. К изучению симпатрических видов (на примере рептилий) // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л.: Наука. С. 15—26.
- Ананьева Н. Б., Шаммаков С. М., 1985. Экологические стратегии и относительная масса кладки некоторых видов ящериц фауны СССР // Экология. № 4. С. 58—65.
- Богданов О. П., 1962. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: Изд-во АН Туркмен. ССР. 236 с.
- Богданов О. П., 1965. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент: Фан. 258 с.
- Вашетко Э. В., 1972. Экология полосатой ящурки в Ферганской долине // Экология и биология животных Узбекистана. Ташкент. С. 240—245.
- Верещуцкий Б. Н., Журавлев В. Е., 1977. Щадящий метод изучения трофического спектра рептилий // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. С. 58—59.
- Длусский Г. М., 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 231 с.
- Дунаев Е. А., Белов В. В., 1989. Изучение спектра кормов зайсанской круглоголовки *Phrynocephalus melanurus* Eichwald, 1831 (Reptilia: Agamidae) по экскрементам // Экология. № 5. С. 81—83.
- Дюк В. А., 1997. Обработка данных на ПК в примерах. СПб: Питер. 240 с.
- Кузьмин С. Л., 1992. Трофология хвостатых земноводных. М.: Наука. 168 с.
- Литвинов Ю. Н., Швецов Ю. Г., 2001. Методы изучения сообществ мелких наземных позвоночных животных. Новосибирск: НГУ. 52 с.
- Мишагина Ж. В., 1988. Трофические связи средней ящурки (*Eremias intermedia*, Lacertidae) в черносаксаульниках Репетекского заповедника (Восточные Каракумы) // Известия АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 31—36.
- Мишагина Ж. В., 1992. Кормовые связи ящериц черносаксаульников Репетека // Проблемы освоения пустынь. № 6. С. 46—62.
- Мишагина Ж. В., 2004. О трофических связях туркестанской агамы и туркестанского геккона // Проблемы освоения пустынь. № 2. С. 49—55.
- Мишагина Ж. В., Каплин В. Г., 2005. О биоценотическом индексировании членистоногих — жертв ящериц Восточных Каракумов // Многолетние наблюдения в ООПТ. История, современное состояние, перспективы. Красноярск: Кларетрианум. С. 139—151.
- Полынова Г. В., Лобачев В. С., 1981. Территориальные отношения у ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) // Зоол. ж. Т. 60. Вып. 11. С. 1649—1657.
- Роговин К. А., Семенов Д. В., Галина С., Маури М. Е., 1982. О перекрытии пространственно-временных ниш в сообществе ящериц Репетекского биосферного заповедника // Доклады АН СССР. Т. 264. № 4. С. 1016—1018.
- Хонякина З. П., 1962. Питание ушастой круглоголовки в районе Кумторкалы Дагестанской АССР // Ученые записки Дагестанского ун-та. Изд-во Саратовск. ун-та. Т. 11. С. 155—176.
- Целларис А. Ю., 1975. Фауна, биотопическое размещение и численность пресмыкающихся Репетекского заповедника // Известия АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. № 6. С. 42—47.

- Целлариус А. Ю.*, 1982. О факторах, определяющих состав рациона, суточную динамику активности и биотопическое размещение ящериц // Зоол. ж. Т. 61. Вып. 11. С. 1682—1694.
- Черлин В. А.*, 1988. К термобиологии серого геккона, полосатой ящурки и степной агамы в Восточных Каракумах // Известия АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 36—42.
- Черлин В. А., Музыченко И. В.*, 1988. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц // Зоол. ж. Т. 67. Вып. 3. С. 406—416.
- Шаммаков С.*, 1981. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Блым. 312 с.
- Ananjeva N. B., Tsellarius A. Yu.*, 1986. On the factors determining desert lizards' diet // Studies in Herpetology / Ed. Rocek Z. Prague. 1985. P. 445—448.
- Pianka E. R.*, 1976. Comparative ecology of twelve species of nocturnal lizards (Gekkoniidae) in the Western Australian desert // Copeia. № 1. P. 125—142.
- Pianka E. R.*, 1993. The many dimensions of a lizard's ecological niche // Lacertids of the Mediterranean region / Eds. Valakos E. D., Böhme W., Perez-Mellado V., Maragou P. Athens, Bohn, Alicante. P. 151—154.

ПОВЕДЕНИЕ САМЦОВ ТОЛСТОПАЛОГО ГЕККОНА *Pachydactylus turneri* ПРИ ПАРНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯХ

Д. Ю. Мордвинкин¹, И. Л. Окштейн²

¹Гимназия № 1543 «На Юго-Западе», Москва

²Институт теоретической и экспериментальной физики им. А. И. Алиханова, Москва

THE BEHAVIOR IN MALE — MALE INTERACTIONS IN THICK-FINGERED GECKO *Pachydactylus turneri*

D. Ju. Mordvinkin¹, I. L. Okshtein²

¹Gymnasium № 1543, Moscow

²Alikhanov Institute for Theoretical and Experimental Physics, Moscow

Behaviors in thick-fingered gecko *Pachydactylus turneri* during male — male interactions were recorded and analyzed for the first time. 17 types of behaviors were described. Comparison of rates of behaviors and sequential analysis provided evidence for roles of some behaviors. In group of males in a multisection terrarium aggression quickly decreased. The long visual contact is the basic stimulus increasing aggression one male to another.

Территориальные взаимодействия самцов и вызывающие их стимулы подробно изучены лишь для нескольких видов гекконов, например для *Hemidactylus mabouia* и *Sphaerodactylus nicholsi* (Regalado, 2003 a, b). Описаны используемые визуальные, хемосенсорные и звуковые сигналы. Нами ранее описаны звуковые сигналы *P. turneri* (Веденин и др., 2006). Однако все исследования сводились к изучению взаимодействий при парных ссаживаниях случайно выбранных особей в течение короткого времени. В литературе отсутствуют сведения о возможности сосуществования отдельных особей на ограниченной территории в природных либо лабораторных популяциях. Непонятно, какая задача решается парными взаимодействиями самцов Gekkonidae: полное недопущение проникновения других самцов на свою территорию, либо постепенное развитие отношений с ними с дальнейшим неагрессивным или малоагрессивным взаимодействием и сосуществованием на перекрывающихся территориях (как у некоторых Lacertidae (Aragon et al., 2001; Целлариус, Целлариус, 2003)).

Самцы *P. turneri* территориальны и достаточно агрессивны: посадка двух самцов в небольшой террариум заканчивалась смертью одного из животных через несколько дней. Однако они могут нормально сосуществовать и размножаться в сравнительно большом террариуме (500 × 500 × 1000 мм), заполненном картонными трубками квадратного сечения (40 × 40 × 300 мм), при удивительно высокой для гекконов плотности (50 взрослых особей: 20 самцов, 30 самок). В этой популяции за два года было зарегис-

трировано всего 4 драки со смертельным исходом: во всех случаях пострадавший самец сразу после драки резко терял активность и мышечный тонус, обнаруживался лежащим на дне террариума и погибал через 2—3 суток. Мы предположили, что в популяциях *P. turneri* действуют некие механизмы понижения агрессивности взаимодействий, например, формирование индивидуальных территорий, появление иерархических отношений и т. п. Целью настоящей работы являлось изучение поведения самцов *P. turneri* при попарных встречах в различном контексте.

Материал и методика. Для проведения работы было взято 12 самцов *P. turneri* (длина тела 64—98 мм) из большого вышеописанного террариума. Гекконы были посажены в небольшие террариумы (40 (высота) × 40 × 30 см, подогрев лампой накаливания 40 Вт, дно террариумов было покрыто листами писчей бумаги) за 4 месяца до начала ссаживаний.

1. Проводились серии попарных ссаживаний, с интервалом между ссаживаниями от 1 до 7 дней, до 5 ссаживаний в серии. В ходе ссаживания один геккон (гость) помещался на территорию другого (резидента) на 2—5 часов, в результате полный поведенческий репертуар наблюдался уже в течение первых двух часов, а после истечения 5 часов в ряде случаев возникали жестокие драки со смертельным исходом. Иногда гекконы рассаживались раньше в случае явного риска нанесения серьезных повреждений. Ход ссаживания записывался на компьютер веб-камерой Logitech QuickCam.

В процессе обработки для каждой секунды ссаживания определялся выполняемый в этот момент поведенческий акт, далее обработанные ссаживания разбивались на взаимодействия. Взаимодействие выделялось, начиная с любого действия (кроме отдыха) любого из гекконов и заканчивалось в начале продолжительного отдыха обоих гекконов (от 6 минут), либо попыткой одного из них выйти из террариума. Мы различали первое и последующие взаимодействия. Подсчитывался процент времени, затраченный животными на выполнение каждого поведенческого акта в пределах каждого взаимодействия (далее — ПВ). Далее мы определяли достоверность различий между двумя однотипными рядами значений ПВ для всего множества пар: гость — резидент и победитель — проигравший (проигравшим назывался геккон, отступавший после агрессивного взаимодействия) с помощью Mann-Whitney U test (Statistica 6.0). Были получены также общие значения ПВ для всех типов активности победителей, проигравших, гостей и резидентов в первом, во втором и суммарно во всех взаимодействиях.

2. 4 самца были одновременно помещены в террариум из 4-х отсеков: центрального и трех боковых, каждый из которых был соединен с центральным небольшой прорезью в верхней части общей стенки. Кормушка и поилка были помещены в центральный отсек. Температура дна в разных местах колебалась в пределах 25—40°C, а температура воздуха — около 30°C. Запись велась аналоговой камерой KPC-500B.

3. Производились подсаживания гекконов в террариум, в котором до этого длительное время жил другой геккон. Эксперименты длились по 2.5 часа. Полученные видеозаписи обрабатывались так же, как в п. 1.

Результаты. Нами выделено 4 группы поведенческих актов: отдых, демонстрации агрессии, агрессивные поведенческие акты и прочие поведенческие акты.

К агрессивным поведенческим актам были отнесены все типы активности, проявляемые гекконами в драке: одиночный прыжок на другого геккона — STR, бег за другим гекконом, преследование — PUR, отпрыгивание от нападающего геккона — LEAP, продолжительный укус — BITE и отступление, уход — RET. К этой же группе мы относили панику — PAN, очень быстрое отступление.

Демонстрации агрессии обычно предшествовали драке: стойка на выпрямленных ногах с выгнутой спиной — ABD, ходьба в описанной позе — ABW и раздувание туловища — DAB.

К прочим относились: трогание языком другого геккона — TF, осмотр с близкой дистанции и, возможно, трогание языком фекалий резидента — FTF, поиск выхода с территории (хождение вдоль стен террариума с тычками головой в стекло) — SF, осмотр территории (геккон ходит по всему террариуму, поворачивая голову в разные стороны) — EXP. Также выделялись наблюдение (всегда резидента за гостем) — WAT, перемещение по террариуму (ходьба) по направлению к другому самцу — WT или же от него — WF. Ходьба в неопределенном направлении обозначалась как W.

Отсутствие активности отмечалось как 0 (отдых).

1. Парные ссаживания. Драки наблюдались только во втором и последующих взаимодействиях. Первое взаимодействие преимущественно состояло из отдыха, прочих поведенческих актов и, в конце его, демонстраций агрессии. Гости проявляли более полный репертуар поведенческой активности по сравнению с резидентами: последние не проявляли EXP, FTF, SF, достоверно больше отдыхали. Резиденты никогда не пытались уйти с собственной территории, предпочитая этому отступление.

Победители проявляли более полный поведенческий репертуар по сравнению с проигравшими: проигравшие достоверно меньше демонстрировали ABD и ABW, недостоверно больше — WF, PAN и RET. DAB проявлялось победителями и проигравшими приблизительно с одинаковой частотой. То есть ABD и ABW являются признаками, более частое проявление которых позволяет заранее опознать будущего победителя. DAB же есть меньшая степень проявления агрессии по сравнению с ABD и ABW. Победители достоверно чаще проявляли ABW во втором взаимодействии. Вероятно, ABW является более агрессивным типом демонстраций, чем ABD и DAB, т. к. они чаще проявляются в менее агрессивном первом взаимодействии.

В каждой паре гекконов роли победителя и проигравшего оказались постоянными: особь, одержавшая победу в первом ссаживании, одерживала ее и во всех последующих (независимо от степени агрессивности взаимодействий). Победа, по-видимому, зависела, прежде всего, от размера, однако в двух сериях из 20 победу одержал более мелкий, но явно более агрессивный самец.

Поведенческие акты составляли сценарии (паттерны) поведения различной сложности. В наиболее полном варианте сценарий взаимодействия был следующим: сначала шел отдых, далее гость начинал проявлять EXP и FTF, периодически при этом выгибая спину (ABD, ABW). После этого довольно часто шел продолжительный отдых. После отдыха, либо сразу после FTF/EXP гость начинал подходить к резиденту с выгнутой спиной, чем вызывал его ответную реакцию в виде ABD. Это оканчивалось TF и гекконы расходились (чаще всего один из них отступал), либо возникала драка. Были варианты, когда один из гекконов отступал без драки, сразу после демонстраций: резидент предпочитал уйти наверх по стенке террариума, в случае гостя это была длительная остановка или попытка выхода с территории. Если гекконов не рассаживали, через какое-то время (10—30 мин.) сценарий повторялся, хотя гекконы более не проявляли FTF и TF.

Вероятно, взаимодействия самцов в природе чаще всего соответствуют первым взаимодействиям в наших экспериментах (т. к. всегда есть возможность разойтись). Однако при каких-то особых условиях происходит переход к драке.

Были зафиксированы все переходы от одного поведенческого акта к другому, и подсчитан процент каждого перехода от общего числа переходов (рис. 1).

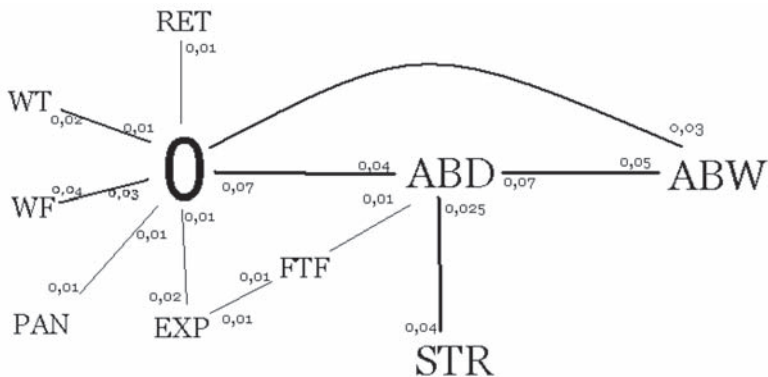


Рис. 1. Относительная частота переходов между поведенческими актами при ссаживаниях самцов у *P. turneri* (указаны переходы, имеющие частоту не менее 1%). Цифра, расположенная вблизи названия поведенческого акта, обозначает частоту переходов к этому поведенческому акту. Размер шрифта возрастает в соответствии с увеличением ПВ, затраченного на выполнение данного поведенческого акта.

2. Экспериментальная лабораторная популяция. С момента заселения агрессивность гекконов в экспериментальной установке была меньше, чем в попарных ссаживаниях. Первые несколько часов два наиболее крупных самца активно исследовали территорию. При первой встрече один из них проявил агрессивность (DAB), второй отступил. При второй встрече произошла короткая драка, победитель остался стоять в позе ABD, а проигравший покинул отсек. Далее агрессивность при встречах снижалась, драк не было. Два мелких самца сразу выбрали центральный отсек как основное местопребывание, прятались между поилкой и стенками террариума и при встрече с более крупными самцами отступали. Один из двух мелких (молодых) самцов один раз при встрече с другим принял позу ABD, второй отступил. Далее агрессивность взаимодействий в этой паре также снижалась.

В последующие дни активность всех самцов понизилась, агрессивность при встречах исчезла. Создалось впечатление, что гекконы стараются не сталкиваться, а в остальном игнорируют друг друга.

Существенное отличие от попарных ссаживаний и, вероятно, естественных популяций состояло в том, что животные вместе осваивали территорию, а не оказывались на уже обжитой территории другого самца. Конечным результатом агрессии всегда было отступление проигравшего самца за пределы видимости. В экспериментальном террариуме, в отличие от природной популяции, имелось достаточное количество пищи, в нем не было самок и их запаха, террариум был более или менее равномерно освещен и прогрет.

3. Подсаживание на чужую территорию при отсутствии резидента. В данной серии было установлено, что без визуального контакта с резидентом гость проявляет исключительно поведенческие акты 0, SF, FTF и W, причем FTF выражены слабее и занимают достоверно меньше, а SF, наоборот, больше времени, чем в присутствии резидента. Иначе говоря, демонстрации агрессии, EXP и отчасти FTF происходят только в присутствии резидента. Непонятно, в какой степени EXP и FTF являются смещенной активностью, демонстрациями или усиленной формой обследования территории.

Таким образом, наибольшее влияние на увеличение взаимной агрессивности самцов *P. turneri* оказывают длительный визуальный контакт и, в меньшей степени, следы присутствия другого геккона. Это подтверждается результатами ссаживания в многосекционном террариуме: аналогичное ссаживание в однокамерном террариуме без укрытий приводило к серьезным дракам со смертельным исходом.

Авторы выражают благодарность С. М. Глаголеву за организационную помощь, Е. А. Таранову и С. В. Цитовскому — за техническую поддержку настоящей работы.

- Веденин А. А., Веденина В. Ю., Окитейн И. Л., 2006. Звуковая коммуникация толстопалого геккона *Pachydactylus turneri* (в печати).
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю., 2005. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* (Reptilia, Sauria). 1. Индивидуальный участок // Зоол. журн. Т. 84. № 9. С. 1123—1135.
- Aragon P., Lopez P., Martin J., 2001. Chemosensory discrimination of familiar and unfamiliar conspecifics by lizards: implications of field spatial relationships between males // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 50. P. 128—133.
- Regalado R., 2003 a. Social behavior and sex recognition in the Puerto Rican dwarf gecko *Sphaerodactylus nicholsi* // Carib. J. Sci. V. 39 (3). P. 77—93.
- Regalado R., 2003 b. Roles of visual, acoustic, and chemical signals in social interactions of the tropical House Gecko (*Hemidactylus mabouia*) // Carib. J. Sci. V. 39 (3). P. 307—320.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ НИЖНЕЧЕЛЮСТНЫХ КОСТЕЙ СЦИНКОВЫХ ГЕККОНОВ (*Teratoscincus*, GEKKONIDAE)

Н. Г. Никитина

Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург

THE PECULIARITIES OF THE MANDIBULAR BONES STRUCTURE OF *Teratoscincus* (GEKKONIDAE)

N. G. Nikitina

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg

The mandibula of *Teratoscincus* consists of six bones: dentale, coronoid, spleniale, angulare, supraangulare and articulare. The structure of these bones was studied in detail. There are 18 characters were marked. Two of them show the derived condition: the lamellate lower surface of the spleniale and the short anterolateral process of the coronoid. This information may be useful for the further investigation.

Материал и методика. Отпрепарированы черепа 18 видов гекконид (семейство Gekkonidae), в том числе 5 видов сцинковых гекконов: *Teratoscincus scincus*, *T. keyserlingii*, *T. przewalskii*, *T. bedriagai* и *T. roborowskii*, и 7 видов зублефарид (семейство Eublepharidae). Нижняя челюсть выдерживалась в антиформине и горячей воде до распада на отдельные кости. Длина костей измерялась с точностью до 0.05 мм; кости зарисовывались при помощи бинокюляра.

Результаты. Нижняя челюсть гекконов образована пятью или шестью покровными костями (Wellborn, 1933; Romer, 1956; Gans, 1969; Häupl, 1980). Главный элемент челюсти — зубная кость (dentale), несущая плевродонтные зубы (рис. 1 А). Своей верхней поверхностью зубная кость граничит с венечной костью (coronoid), располагаясь между антеролатеральным отростком и телом последней. На лингвальной поверхности зубной кости имеется глубокая вырезка для пластинчатой кости (spleniale). Задний отдел зубной контактирует с сочленовной (articulare), а также угловой (angulare) и надугловой (supraangulare) костями посредством соответствующих отростков *pr. supraangulare* и *pr. angulare*, имеющих треугольную форму (рис. 1 А, 1, 2). *Pr. supraangulare* своим верхним краем стыкуется с антеролатеральным отростком венечной. У сцинковых гекконов вершина *pr. supraangulare* располагается примерно над серединой *pr. angulare* либо несколько короче нее; зублефариды, кроме *Aeluroscalabotes felinus*, имеют очень короткий надугловой отросток зубной кости. У *T. keyserlingii* и *T. roborowskii* вершина *pr. angulare* раздвоена; отверстие угловой кости располагается рядом с нижним отростком вершины, то же состояние отмечено у *Eublepharis macularius* и *Coleonyx mitratus*.

У всех исследованных мною видов гекконов, в том числе сцинковых, значение отношения длины зубной кости к длине нижней челюсти находится в интервале 0.65—0.72.

Среди геккот угловая кость (*angulare*) присутствует только у сцинковых гекконов и зублефарид. Это вытянутая кость зерновидной формы, прилегающая к нижнему краю надугловой кости и связанная с ней общим отверстием (рис. 1 В). Контактует с зубной костью, прилегая к ее внутренней поверхности на $\frac{1}{2}$, либо менее $\frac{1}{2}$ своей длины. Нижняя поверхность заднего отдела кости участвует в образовании зоны контакта с пластинчатой костью (рис. 1 Ж). Зона контакта, как правило, занимает у *Teratoscincus* $\frac{1}{2}$ длины угловой кости и $\frac{1}{3}$ — у зублефарид. У зублефарид угловая кость относительно длиннее (передний отдел, прилегающий к зубной кости, более вытянутый), чем у сцинковых гекконов: значение отношения длины *angulare* к длине *mandibulare* в первой группе видов в среднем составляет 0.27, во второй — 0.16, к длине *supraangulare* — 0.53 и 0.35 соответственно.

Пластинчатая (*spleniale*) — это плоская вытянутая кость, нижний край которой совместно с нижним краем зубной и сочленовной костей составляет нижний край челюсти. Передний отдел (приблизительно $\frac{1}{4}$ общей длины кости) у гекконид раздвоен на верхний и нижний отростки одинаковой ширины, из которых первый несколько короче второго. У зублефарид вер-

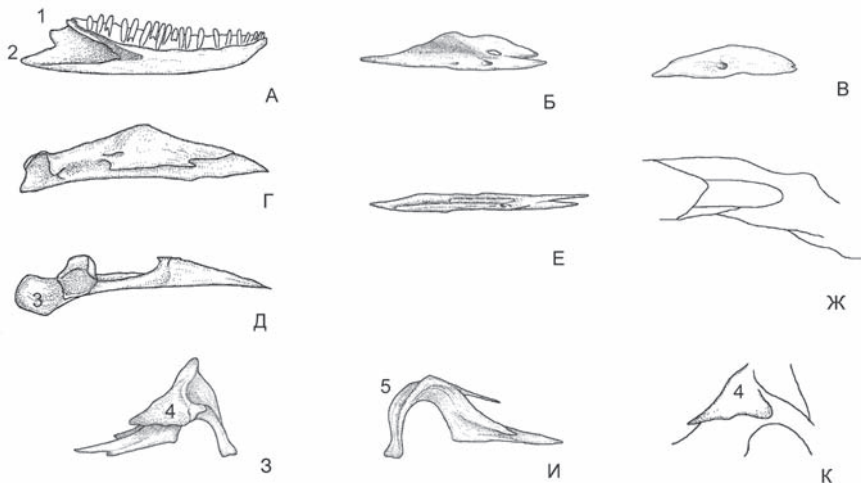


Рис. 1. Нижнечелюстные кости сцинковых гекконов.

А — зубная кость, Б — пластинчатая кость, В — угловая кость, Г — надугловая кость, Д — сочленовная кость, Е — нижняя поверхность пластинчатой кости, Ж — соединение пластинчатой и угловой костей, З — венечная кость, И — венечная кость (вид сверху), К — венечная кость *T. roborowskii*. 1, 2 — надугловой и угловой отростки зубной кости соответственно, 3 — ретроартикулярный отросток, 4 — антеролатеральный отросток, 5 — венечный выступ.

ний отросток значительно уменьшен в размерах по сравнению с широким нижним отростком. Отростки служат для сцепления с зубной костью, край которой входит между ними. Верхний край пластинчатой кости контактирует с венечной костью, а ее вытянутый задний отдел входит в соответствующую выемку на сочленовной кости. Верхняя поверхность заднего отдела пластинчатой кости граничит с угловой костью. У *Teratoscincus* присутствует два расширения *spleniale* (в переднем и центральном отделах), занимающих в совокупности около $\frac{2}{3}$ общей длины кости, что не было отмечено у других исследованных видов гекконид (рис. 1 Б).

Внутренняя поверхность *spleniale* вогнута по нижнему краю на протяжении $\frac{2}{3}$ своей длины с образованием впадины. У *T. scincus* и *T. keyserlingii* в центральной части впадины располагается два продольных гребня. В совокупности с острыми краями, ограничивающими нижнюю поверхность кости, гребни создают впечатление наличия в центральной части нижней поверхности нескольких пластинок, наложенных друг на друга (рис. 1 Е). У других видов сцинковых гекконов пластинчатость нижней поверхности выражена слабо: сохраняется только впадина в заднем отделе кости, что характерно также для большинства гекконид и эублефарид.

Значения длины пластинчатой кости относительно длины нижней челюсти примерно одинаковы у всех исследованных видов гекконид (0.34—0.38). Для эублефарид характерна более длинная *spleniale*, особенно велико указанное отношение у *Hemitheconyx caudicinctus* (0.52).

Вершина венечной кости представляет собой верхнюю точку *mandibulare*, соединяющую нижнюю челюсть с квадратной костью черепа. Развитие венечного отростка привлекает большинство мускулатуры, в частности, наружный аддуктор (Romer, 1956). По своему строению венечная кость состоит из треугольного тела кости и нескольких групп отростков (рис. 1 З). Передний отдел венечной кости представляет собой две ветви, из которых наружная (лабиальная) представлена переднебоковым (антеролатеральным) отростком, а внутренняя (лингвальная) — тремя острыми отростками, средний из которых длиннее боковых. Зубная кость пролегает между этими двумя ветвями. Задняя часть кости несет направленный внутрь и вниз венечный выступ (*coronoid shelf*, по Grismer, 1988), прилегающий к надугловой кости (рис. 1 И, 5).

У *Teratoscincus*, как и у большинства гекконид, тело венечной кости имеет вид невысокого широкого треугольника с заостренной вершиной (для эублефарид характерно наличие высокой венечной кости с округлой вершиной). Антеролатеральный отросток кости у сцинковых гекконов укороченный (задний конец отростка не достигает заднего края тела кости) (рис. 1 З, 4). Среди сцинковых гекконов значение длины отростка относительно длины венечной кости минимально у *T. bedriagai* (0.22) и максимально у *T. scincus* (0.50). Данный отросток крупный и округлый у *T. scincus* и *T. keyserlingii*, заостренный — у остальных видов (рис. 1 К, 4).

Для венечной кости большинства гекконид и зублефарид характерен длинный острый антеролатеральный отросток. Венечный выступ, как правило, узкий у гекконид (включая *Teratoscincus*) и широкий у зублефарид.

Надугловая кость (*supraangulare*) — это основной элемент заднего отдела нижней челюсти (рис. 1 Г). Передний заостренный отдел прилегает к внутренней поверхности зубной кости. Внутренняя поверхность *supraangulare* контактирует с сочленовной костью. Для этой цели в задней части надугловой кости имеется закругленный выступ, формирующий углубление, в котором помещается верхний округлый отдел засочленовного отростка *articulare*. В передней и центральной части внутренней поверхности *supraangulare* располагаются два плоских выступа. Один из них прилегает к небольшой соединительной площадке на верхнем крае сочленовной кости, а второй вкладывается во впадину на нижнем крае последней. Верхняя поверхность кости контактирует с венечной костью, прилегая к внутренней стороне антеролатерального отростка.

На заднебоковой поверхности кости находятся два отверстия: дорсальное заднее надугловое и вентральное миогиоидное (Grismer, 1988), открывающееся на медиальной стороне аддукторной ямки. У большинства гекконид данное отверстие располагается в заднем отделе аддукторной ямки. У сцинковых гекконов и зублефарид (исключая *Aeluroscalabotes*) миогиоидное отверстие локализовано в передней ее части. По мнению Грисмера, расположенное спереди миогиоидное отверстие является продвинутым состоянием.

Значения отношения длины надугловой кости к длине нижней челюсти у всех исследованных мною видов находятся в интервале 0.51—0.57.

Сочленовная кость (*articulare*) занимает вентральное положение в заднем отделе *mandibulare* (рис. 1 Д). Острый передний отдел сочленовной кости прилегает к внутренней поверхности зубной кости. Позади этого отдела располагается небольшая узкая площадка для соединения с надугловой костью. Задний отдел сочленовной кости представлен массивным засочленовным (ретроартикулярным) отростком, состоящим из двух отделов: утолщенного верхнего (переднего), вкладывающегося в углубленную заднюю часть *supraangulare*, и ложковидного нижнего (заднего), край которого отгибается кверху (рис. 1 Д, 3). Впадина в центральной части сочленовной кости (впереди отростка) в сочетании с впадиной на внутренней поверхности надугловой кости (впереди заднего выступа) образует на внутренней поверхности заднего отдела *mandibulare* аддукторную ямку. Ретроартикулярный отросток является местом прикрепления важнейших челюстных мышц. Еще Веллборн (Wellborn, 1933) отмечала, что у гекконов наблюдается целый ряд промежуточных форм от короткого и узкого ретроартикулярного отростка (*Ptenopus*, *Stenodactylus*), длинного и узкого (*Uroplatus*, *Hemidactylus*, *Ebenavia*) до широкого вогнутого отростка большинства видов (в том числе у *Teratoscincus*).

По моим данным, отношение длины сочленовной кости к длине нижней челюсти среди всех исследованных видов гекконид варьирует в интервале 0.51—0.62. Для эubleфарид и *Gekko* характерны более высокие значения данного отношения: 0.69—0.72. Длина засочленовного отростка соответствует примерно одной трети длины сочленовной кости.

Заключение. Описания отдельных черт нижнечелюстных костей ящериц начали появляться в общих морфологических работах конца XIX — начала XX веков (Siebenrock, 1893; Hildebrand, 1918; Camp, 1923; Wellborn, 1933). С развитием филогенетического направления во второй половине XX века характерные особенности строения челюстных костей стали использоваться в качестве признаков для кладистического анализа. Клюге (Kluge, 1975) выделил три качественных признака, относящихся к костям нижней челюсти (два из них относились к венечной и один — к угловой кости). Позже Грисмер (Grismer, 1988) использовал в своем анализе восемь признаков (5 — для венечной, 2 — для пластинчатой и 1 — для надугловой костей). Мною было выделено 18 характерных признаков нижнечелюстных костей гекконов (4 относятся к зубной, 4 — к пластинчатой, 3 — к угловой, 6 — к венечной и 1 — к сочленовной кости). У сцинковых гекконов отмечено продвинутое состояние двух признаков (пластинчатая нижняя поверхность *spleniale* и короткий переднебоковой отросток венечной кости). Впоследствии эти данные будут включены в общий анализ черепной морфологии сцинковых гекконов.

Camp C. L., 1923. Classification of the lizards // Bulletin American Museum of Natural History. V. 48. P. 290—422.

Gans C., 1969. Biology of the Reptilia. V. 1. Morphology. A. Academic Press, London and New York. 372 p.

Grismer L., L. 1988. Phylogeny, taxonomy, classification and biogeography of Eublepharid geckos // Phylogenetic relationships of the Lizards Families. Stanford: Stanford University Press. P. 369—469.

Von Hüüpl M., 1980. Das Schädel skelett einiger Arten der Fam. Gekkonidae // Ann. Naturhist. Mus. Wien. S. 479—518.

Hildebrand M., 1918. Analysis of vertebrate structure. Copyright 1974 by John Wiley & Sons. Printed in the United States of America. Library of Congress Cataloging in Publication Data: Hildebrand, M. Analysis of vertebrate structure.

Kluge A. G., 1975. Phylogenetic Relationships and Evolutionary Trends in the Eublepharine Lizard Genus *Coleonyx* // Copeia (1). P. 24—35.

Romer A. S., 1956. Osteology of reptiles. University of Chicago Press, Chicago and London. 737 p.

Siebenrock F., 1893. Das Skelett von *Uroplatus fimbriatus* // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 8. S. 517—536.

Wellborn V., 1933. Comparative Osteological Examinations of Geckonids, Eublepharids and Uroplattids. Translated by Anthony P. Russell, Aaron M. Bauer and Alexandra Deufel. Herpetological Translations № 1. Breck Bartholomew, Bibliomania! 1997. P. 1—102.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА ВЗРОСЛЫМИ ОСОБЯМИ СЕРОЙ ЖАБЫ, *Bufo bufo*, В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

С. В. Огурцов

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

SPACE UTILIZATION DURING SUMMER PERIOD IN ADULT COMMON TOADS, *Bufo bufo*

S. V. Ogurtsov

M. V. Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology

Using a mechanical tracking device («rucksack» with a bobbin of thread, weighing 4 g) we described the movements of 22 adult common toads *Bufo bufo* at their terrestrial home ranges during 3—23 days in June—July, 2001—2005 in the vicinity of Zvenigorod biological station of Moscow State University. We showed that toad's home range included 2—3 activity centers (up to 100 m² each) and connecting routes between them. Recaptures of toads individually recognized by photographic database and movements of 1 toad tracked at her summer home range during 2 consecutive years make us think that location and structure of the home range is retained from year to year. Control experiments with 8 toads showed no influence of tracking device on feeding behaviour and locomotor activity of amphibians. We did not observe any decrease in the body weight of individuals wearing a tracking device. Tracking 12 toads displaced 40—3000 m from their home ranges during 1—3 days we discovered that amphibians tried to leave an unknown area actively moving in northeastern direction that in that habitat coincided with the direction to the river. Within their home ranges toads' movements were slow and nondirectional.

Введение. Изучение пространственной ориентации животных подразумевает знание того, как животные используют окружающее их пространство в течение жизненного цикла. Серую жабу, *Bufo bufo*, изучают давно, однако большая часть работ касается поведения жаб в нерестовый период, в частности в ходе их нерестовых миграций. Хорошо известно, что взрослые серые жабы проявляют привязанность к своим нерестовым прудам и могут совершать миграции к ним с расстояния до 3 км (Sinsch, 1987 а, 1992). Нерестовый период достаточно короткий, и большую часть года жабы проводят на суше. Но именно по летнему периоду существует меньше всего данных о перемещениях жаб. Мнения исследователей о том, существуют ли у бесхвостых амфибий индивидуальные участки вне периода размножения, расходятся. Например, существует предположение, что иллюзию существования у них индивидуальных участков создает ограниченность перемещений амфибий летом (Северцов и др., 1998). По данным мечения и повторного отлова серых жаб из популяции, обитающей в окрестностях Звенигородской биостанции (Одинцовский район Московской области), только 8% повторно встреченных особей уходят дальше 100 м

от места предыдущей поимки, а около 42% встречаются на том же самом месте (Хмелевская, 2001). Это позволяет предположить, что у жаб летом существуют ограниченные участки обитания, о чем также свидетельствуют работы немецких авторов (Sinsch, 1987 b). Поскольку серые жабы звенигородской популяции размножаются только в одном из окрестных прудов (Стерляжий пруд на территории биостанции) и расходятся летом на расстояния до 1.5 км от места размножения, интересным представляется вопрос, сохраняется ли у них привязанность к летним участкам обитания от года к году?

В нашей работе мы попытались изучить структуру «индивидуального пространства» у взрослых особей серой жабы, *Bufo bufo*, в летней период. Основными вопросами являлись:

1. Отличается ли поведение жаб на участке обитания и вне его?
2. Каков размер участка обитания?
3. Насколько равномерно используется участок обитания?
4. Сохраняют ли жабы привязанность к участку обитания от года к году?

Материал и методика. В последние годы зарубежные исследователи все чаще используют для изучения перемещений амфибий миниатюрные радиодатчики и радиотражатели, некоторые из которых весят всего 0.1 г. Эти устройства позволяют проследить дальние передвижения амфибий, например при нерестовых миграциях. Как правило, при использовании этого метода положение животного регистрируется раз в 1—3 дня. Определенное неудобство при поиске «меченого» животного представляет также ограниченность радиуса действия самых легких радиотражателей — всего 12 м (Pilliod et al., 2002; Pellet et al., 2006). Если же требуется более детально отследить траекторию движения особи, например, суточные перемещения на летнем участке обитания размером несколько квадратных метров, незаменимым и наиболее дешевым устройством по-прежнему остается «рюкзачок» с катушкой с ниткой, предложенный в 1965 г. американцем Дж. Долом (Dole, 1965, Forester et al., 2006). В наших экспериментах при использовании для крепления «рюкзачка» пояса из резинки около 1/3 особей, снабженных им, избавлялось от этого устройства в первые 12 ч после выпуска (Бочарова и др., 2003). При использовании шлейки (только для самок) почти всех животных удавалось наблюдать, по крайней мере, в течение нескольких дней. Для сравнения, в аналогичных работах с применением радиодатчиков «потери» животных составляют более 50% (Pilliod et al., 2002; Forester et al., 2006; Pellet et al., 2006).

Контрольные опыты показали, что двигательная активность жаб при ношении «рюкзачка» не меняется. Скорость и точность схватывания добычи также не изменяются: в большинстве случаев жабы успешно ловят червя с первого раза. В процессе ношения рюкзака в течение 3—23 суток на своих участках обитания жабы увеличивают вес в среднем на 3.5 г ($p <$

0.05), что соответствует весу 2—3 дождевых червей, и такое увеличение веса следует считать естественным для нагульного периода.

Под наблюдением находилась звенигородская популяция серых жаб. В июне — июле 2001—2005 гг. отлавливали взрослых особей, фотографировали для индивидуального распознавания (по форме и размеру бугров на голове и рисунку на животе) и выпускали в место поимки, снабдив их механическим устройством для отслеживания их перемещений. Устройство представляло собой «рюкзачок», сделанный из половинки пластиковой капсулы «киндер сюрприза», в которую была вставлена пластиковая шпулька с 50—60 м нитки. «Рюкзачок» надевали с помощью пояска (или шлейки — для самок) из бельевой резинки на «талию» жабы, закрепляли свободный конец нити за колышек на земле, и по размотанной нити можно было судить о траектории движения животного. Выпущенных жаб проверяли 2 раза в день, в 8.00 и в 20.00, и при необходимости на месте заменяли катушку с ниткой. Таким образом, можно было сравнить дневной и ночной ход животного. Для этого данные по дневным и ночным маршрутам для каждой особи усредняли и использовали для сравнения критерий Вилкоксона для сопряженных пар.

В каждый учет траекторию движения заносили на карту местности, а с траектории снимали следующие показатели: длину траектории — длину размотанной нити, перемещение — расстояние по прямой из начала в конец траектории, азимут относительно сторон света из начала в конец траектории. Длина траектории служила показателем двигательной активности амфибий. Используя значения перемещения и азимута, заносили маршрут движения жабы в компьютер в программах MapInfo 6.5 и ArcView 3.2 (модуль Animal Movement 2.0), в которых затем строили границы участков обитания по методу «минимального участка» и по методу «кернала» (Worton, 1989). Площадь участка обитания рассчитывали по методу «минимального участка» для всех особей. Метод «кернала» применяли для описания структуры участка только тех особей, которых отслеживали не менее 5 суток, т. е. для которых получено не менее 10 точек их местоположения.

Отслеживающее устройство было предложено американцами (Dole, 1965), но нами усовершенствовано. Используя пластиковые детали, мы уменьшили вес «рюкзачка» с ниткой с 8 до 4 г. Для сравнения, вес жаб, участвовавших в экспериментах, составлял 31—48 г у самцов и 50—118 г у самок. За период наблюдений были прослежены перемещения 22 особей (18 самок и 4 самца) на их участках обитания. Часть особей сбрасывала «рюкзачок», поэтому продолжительность слежения за жабами варьировала от 3 до 23 суток. В этот период с помощью электронного термометра-гигрометра регистрировали температуру и влажность воздуха (текущие, минимальные и максимальные параметры) каждые 12 часов в момент проведения учета. Для оценки влияния указанных погодных факторов на двигательную активность жаб использовали коэффициент корреляции Спирмена.

Чтобы выяснить, не оказывает ли «рюкзачок» негативного воздействия на пищевую и двигательную активность жаб, провели контрольные опыты с 8 особями (3 самки и 5 самцов). Опыты проводили при температуре воздуха 18—30°C. Жаб содержали в лаборатории без прикрепления к ним «рюкзачков». Для проверки их пищевой мотивации им предлагали в пустом аквариуме на расстоянии 10 см от них дождевого червя длиной примерно 6 см. При этом регистрировали время, прошедшее от момента предъявления корма до первой попытки схватить добычу, а также число неудачных бросков на добычу. Для проверки двигательной активности жаб их помещали на улице на ровную асфальтированную площадку в тени в светлое время суток и регистрировали длину маршрута, пройденного в свободном хождении в течение 5 минут. С каждой особью в течение 2 дней провели по 3 опыта, как на пищевую мотивацию, так и на двигательную активность; данные по каждой особи затем усредняли. Затем тем же жабам надели «рюкзачки» и после 2 дней ношения устройства, не снимая его, их протестировали в тех же поведенческих ситуациях. В качестве дополнительного контроля жаб, выпускаемых с «рюкзачком» в места поимки, взвешивали до их выпуска с отслеживающим устройством, и после окончания слежения. Для сравнения поведения особей в ситуациях без «рюкзачка» и с надетым «рюкзачком», а также для сравнения веса особей до начала выпуска в места поимки и после окончания слежения применяли критерий Вилкоксона для сопряженных пар.

Чтобы проверить, проявляют ли жабы привязанность к своему участку обитания, в июле 2003 г. был проведен эксперимент с переносом жаб на расстояние 40—3000 м от места поимки. В опыте участвовало 12 особей (10 самок и 2 самца). Их заносили в разные стороны от места поимки, в разные биотопы, с разным уклоном поверхности и выпускали по двое в одном биотопе; расстояние между двумя особями во время выпуска составляло 10—15 м. Жаб выпустили 7 июля около 20.00, продолжительность слежения за ними с момента выпуска составила от 1 до 3 суток. Проанализировали отдельно направление движения жаб по окончании первых 12 часов движения и через 1—3 суток по окончании слежения. Для сравнения распределения азимутов движения жаб с равномерным распределением применяли критерий Рейли (Rayleigh). Для сравнения двигательной активности жаб, перемещающихся на участке обитания, с активностью тех, которые были занесены от участка на некоторое расстояние, использовали критерий Манн-Уитни.

Для расчетов по критерию Рейли использовали программу Oriana 1.0, для расчетов по критерию Вилкоксона для сопряженных пар, по критерию Манн-Уитни и коэффициента Спирмена — программу Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение. Поведение жаб на своем участке обитания и в стороне от него на расстоянии 40—3000 м заметно различалось. В стороне от участка обитания амфибии в первые 12 ч двигались в разных на-

правлениях, возможно, определяя свое местоположение (рис. 1 Б). Но через 1—3 суток почти все жабы сориентировались в северо-восточном направлении (рис. 1 В), которое в данном районе совпадает с направлением на р. Москву, но не везде совпадает с наклоном местности в сторону реки. Северо-восточное направление движения жаб не соответствовало направлению на места поймки жаб, т. е. они двигались не в сторону своих участков обитания (рис. 1 А). Единственная особь, пошедшая в ином направлении, была выпущена ближе всех от своего участка, всего в 40 м, поэтому могла оказаться в пределах своего знакомого участка обитания и руководствоваться другой мотивацией в выборе направления движения по сравнению с остальными. Особи, перемещавшиеся на своем участке, какой-либо направленности в движении не продемонстрировали.

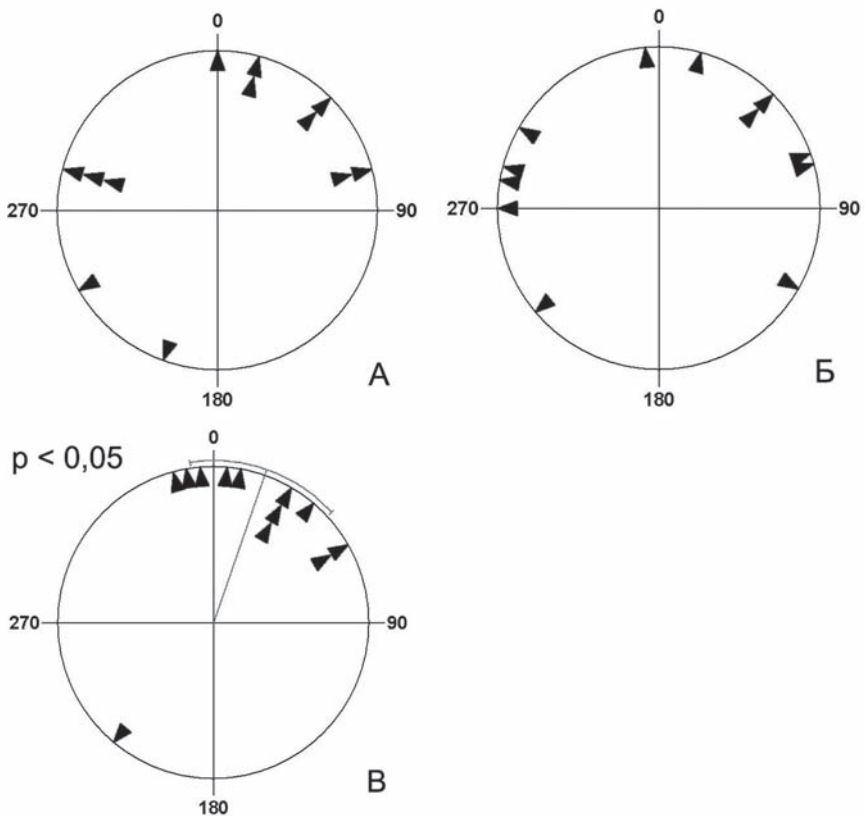


Рис. 1. Направление движения жаб, перенесенных на 40 – 3000 м от участка обитания (N = 12): А – азимуты на места отлова жаб, Б – в первые 12 ч., В – через 1 – 3 суток (отмечена достоверность отличия распределения от равномерного и указано направление среднего вектора). Все диаграммы ориентированы 0 на север.

Кроме того, двигательная активность или скорость движения жаб, унесенных в сторону от своего участка обитания, возросла. На участке обитания за 12 ч жабы в среднем проходили около 5 м, а в 40—3000 м в стороне от участка — около 15 м ($p < 0.001$).

Традиционно считается, что серые жабы — строго сумеречные животные. Однако наши наблюдения показывают, что, хотя ночная двигательная активность у жаб на участке обитания выше дневной примерно вдвое ($p < 0.01$), днем они также совершают небольшие перемещения (в среднем около 4 м в течение 12 ч).

Площадь участка обитания серых жаб за время наблюдения варьировала у разных особей от 2 до 491 м². Размер участка прямо зависел от продолжительности наблюдений ($R = 0.54$, $p < 0.05$). При этом размер участка увеличивался не постепенно, а скачкообразно от 2—100 м² до 250—350 м² и потом до 450—500 м². Похоже, что жабы совершают быстрые дальние переходы с одного небольшого участка на другой, в результате чего площадь участка меняется резко и значительно. Из 22 особей мы отобрали 11, за которыми удалось пронаблюдать от 5 до 23 суток. Для них описали использование участка по методу «кернала». 3 из 11 особей за время наблюдения оставались на одном небольшом участке обитания площадью около 100 м², остальные особи перемещались между 2—3 участками такой же площади на расстояния от нескольких метров до нескольких десятков метров. В основном такие перемещения происходили между относительно сухими участками, находящимися на возвышении вблизи построек человека, и более влажными участками, находящимися в оврагах, понижениях и вблизи водных стоков. Такая схема перемещений соответствует предположению о поведенческом регулировании водного баланса своего организма этими амфибиями. По нашим данным, для более точного определения площади участка обитания серых жаб необходимо проводить наблюдения продолжительностью не менее 12 суток.

Из более ранних работ известно, что серые жабы, обитающие в окрестностях биостанции, предпочитают летом сидеть вблизи построек человека (Хмелевская, 2001). При этом видимого беспокоящего воздействия на жаб присутствие человека не оказывает. Как показывают наши наблюдения, жабы активно используют для своих перемещений и в качестве мест ночной охоты асфальтированные дорожки и тропинки на территории биостанции, часто устраивая дневные убежища под жилыми домами (например, в студенческом душе). В некоторых случаях на тропинках и дорожках происходил обрыв нити человеком, что однако существенно не изменяло вид траектории движения жабы за счет свободного разматывания запаса нити на катушке при рывке. Кроме того, такие искусственно созданные на тропинках петли нити исключались из обработки. В подтверждение этого мы провели сравнение размеров участков обитания 13 жаб, передвигавшихся в окрестностях жилых домов, и 9 жаб, обитавших в лесу и пойме.

Согласно критерию Манн-Уитни, ни размер участка (медиана составила 53 м^2 и 61 м^2 соответственно), ни продолжительность слежения за животным не различались в этих двух стациях.

В 2005—2006 гг. мы проводили учет повторных встреч жаб по фотографиям бугров спины и рисунка живота. 3 особи из 27 сфотографированных были встречены на следующий год. 1 самка и 1 самец встретились на тех же самых участках обитания. Еще 1 самка была поймана в 25 м от места прошлогодней поимки, но из ее траектории движения в предыдущий год можно предположить, что она периодически перемещается между этими двумя участками даже в течение лета. Иными словами, все повторно встреченные через год особи находились на своих прежних участках обитания. Более того, удалось проследить за перемещениями одной из самок на ее участке в 2004 и 2005 г. с помощью механического отслеживающего устройства (рис. 2). Несмотря на то, что разница в продолжительности наблюдений составила 7 и 23 дня соответственно, и площадь участка также возросла с 35 м^2 до 271 м^2 , ядро участка осталось прежним. Как и в 2004 г., в 2005 г. жаба предпочитала влажные укрытия из досок и шифера у старого сарая, а также открытый сухой участок вблизи фонаря (примерно в 10 м от сарая), где она охотилась в ночное время. В эти места жаба возвращалась неоднократно. Тем не менее, в 2005 г. она трижды делала вылазки на несколько метров в разные стороны от освоенного участка, а также освоила новое пространство под выстроенным в предыдущем году домом, примыкающим к ее участку. Постоянно влажное и прохладное пространство под новым домом стало третьей точкой на участке, часто посещаемой жабой. Неизвестно, уходила ли эта самка с участка весной на нерест в Стерляжий пруд (до пруда около 600 м), но в любом случае такое точное повторение структуры использования местности в течение 2 лет говорит о хорошей пространственной памяти этих животных. В этом случае действительно можно говорить о существовании у жаб индивидуальных участков.

Выводы.

1. Участок обитания серой жабы, *Bufo bufo*, в летний период составляет не менее 250 м^2 . Он включает в себя 2—3 центра активности (до 100 м^2 каждый) и маршруты переходов между ними. Есть основания предполагать, что расположение и структура участка сохраняется от года к году.

2. Попадая в незнакомую местность, жабы активно стремятся уйти из нее в компасном направлении, совпадающем с направлением на реку, в районе которой находятся их участки обитания. На своем участке обитания жабы, наоборот, двигаются медленно и не направленно.

Благодарности. Автор выражает благодарность студентам 1 курса 2001—2005 гг. Биологического факультета МГУ, принимавшим участие в сборе материала в ходе выполнения ими самостоятельных работ на летней полевой практике на Звенигородской биостанции.

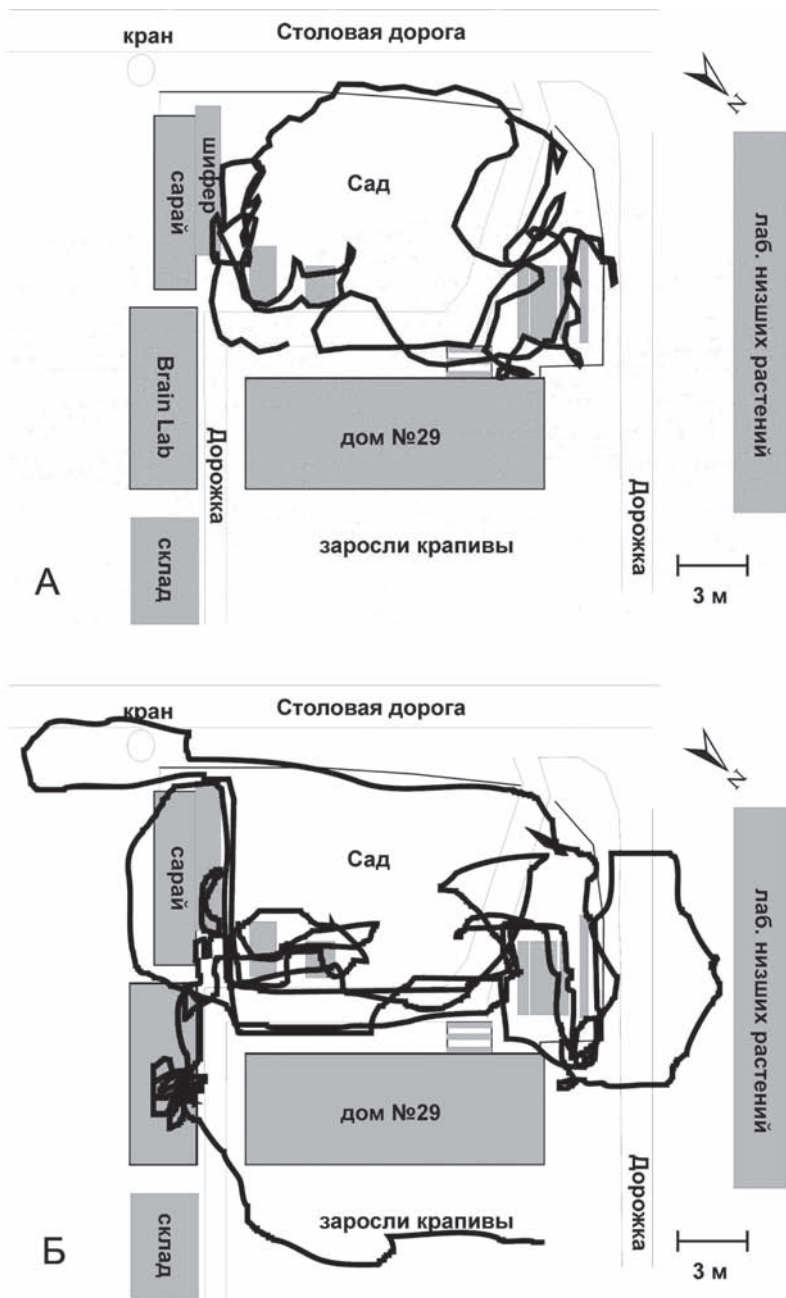


Рис. 2. Траектория движения самки серой жабы на своем участке обитания в разные годы: А – 2004 г. (7 дней наблюдений), Б – 2005 г. (23 дня наблюдений).

- Бочарова Е. С., Замкова М. А., Малышева С. В., Пономарева Е. В., Тертицкая А. Г., Огурцов С. В., 2003. Особенности поведения взрослых бесхвостых амфибий в летний период // Флора и фауна западного Подмосковья. Вып. 2. М. С. 154—163.
- Северцов А. С., Лялков С. М., Сурова Г. С., 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журнал общей биологии. Т. 59. № 3. С. 279—301.
- Хмелевская Н. В., 2001. Жабы на территории Звенигородской биостанции // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. М.: Ойкос. С. 170—172.
- Dole J. W., 1965. Summer movements of adult Leopard frogs, *Rana pipiens* Schreber, in Northern Michigan // Ecology. V. 46. № 3. P. 236—255.
- Forester D. C., Snodgrass J. W., Marsalek K., Lanham Z., 2006. Post-breeding dispersal and summer home range of female american toads (*Bufo americanus*) // Northeastern Naturalist. V. 13. № 1. P. 59—72.
- Pellet J., Rechsteiner L., Skrivervik A. K., Zürcher J.-F., Perrin N., 2006. Use of the harmonic direction finder to study the terrestrial habitats of the european tree frog (*Hyla arborea*) // Amphibia — Reptilia. V. 27. P. 138—142.
- Pilliod D. S., Peterson Ch. R., Ritson P. I., 2002. Seasonal migration of Columbia spotted frogs (*Rana luteiventris*) among complementary resources in a high mountain basin // Canadian Journal of Zoology. V. 80. P. 1849—1862.
- Sinsch U., 1987 a. Orientation behaviour of toads (*Bufo bufo*) displaced from the breeding site // Journal of Comparative Physiology A. V. 161. № 5. P. 715—727.
- Sinsch U., 1987 b. Migratory behaviour of the toad *Bufo bufo* within its home range and after displacement // Proceedings of the 4th O.G.M. Societas Europea Herpetologica. Nijmegen. P. 361—364.
- Sinsch U., 1992. Amphibians // Animal Homing. Eds. Papi F. Chapman & Hall. P. 213—233.
- Worton B. J., 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies // Ecology. V. 70. № 1. P. 164—168.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЯЩУРОК РОДА *Eremias* (SAURIA, LACERTIDAE): ИСТОРИЯ ВОПРОСА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

В. Ф. Орлова

Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

TAXONOMICAL DIVERSITY OF THE *Eremias* LIZARDS: HISTORY AND RECENT STATE OF PROBLEM

V. F. Orlova

Zoological Museum of Moscow State University

The short review represents the history of taxonomic studies in lacertid lizards of the genus *Eremias* included about 33 species. The traditional taxonomic methods, as well as new approaches (mtDNA analysis) are analysed. In relation to revised data a new list of species is presented.

Ящурки относятся к одной из сложных таксономических групп семейства Lacertidae, изучение которых длится уже около двух веков. Подробно история изучения изложена Н. Н. Щербак (1971, 1974), но нельзя не упомянуть работ А. А. Штрауха (Штраух, 1876), Я. В. Бедраги (1912), А. М. Никольского (Никольский, 1915) и Г. А. Буланже (Boulenger, 1921). Позднее Л. А. Лантц (Lantz, 1928) объединил в один род секции *Eremias* и *Scapteira* в понимании Буланже на основании важного признака — косое расположение брюшных щитков. Им были выделены четыре подрода (два из них новые) и впервые использованы особенности рисунка дорсальной стороны тела. Несмотря на такой длительный период изучения группы, до сих пор остается много нерешенных или спорных вопросов по поводу таксономического статуса отдельных форм или родственных связей. В связи с этим мне кажется полезным представить краткий обзор работ и новых подходов к изучению в период примерно с 80-х годов прошлого века по настоящее время. Это особенно актуально и потому, что в этот период связи между специалистами сильно сократились и периодические издания из ближнего и дальнего зарубежья перестали поступать в Россию.

Большой вклад в изучение палеарктических ящурок внес Н. Н. Щербак, который обобщил работы предшественников, собрал и проанализировал новые серийные сборы и осуществил ревизию рода (Щербак, 1974). Он показал также (Щербак, 1975), что месалины (род *Mesalina*) и африканские ящурки — самостоятельные группы пустынных ящериц, а род ящурок *Eremias* включает 22 вида и содержит пять подродовых групп, добавив к уже описанным еще один подрод — центральноазиатская ящурка *Pareremias*

Szczerbak, 1973. Схема Н. Н. Щербака была поддержана Арнольдом (Arnold, 1986) по результатам изучения морфологии гемипенисов.

Ящурки р. *Eremias* входят в самую обширную группу в семействе Lacertidae — Eremiadini Shcherbak, 1975 (триба в подсемействе Lacertinae), включающую 18 родов и около 155 видов. Большая их часть сосредоточена в Африке, и лишь представители четырех родов (*Acanthodactylus*, *Eremias*, *Mesalina* и *Ophisops*) обитают в юго-западной Азии (Arnold et al., 2007).

В настоящее время в роде *Eremias* насчитывают около 33 видов преимущественно песчаных, степных и пустынных наземных ящериц, распространенных от северного Китая, Кореи, Центральной и Юго-Западной Азии до Юго-Восточной Европы. Перечень видов из признаваемых подродовых группировок приводится ниже.

Eremias Fitz., 1834 (***Dimorphea* Eremchenko subgen. n., 1999 = *Eremias* s. str.):
E. afganistanica Böhme et Scerbak, 1991 — высокогорная афганская ящурка
E. lalezharica Moravec, 1994 — лалезхарская ящурка
E. montanus N. Rastegar-Pouyani et E. Rastegar-Pouyani, 2001 — горная ящурка
E. strauschi Kessler, 1878 — ящурка Штрауха
E. nigrolateralis Rastegar-Pouyani et Nilson, 1997 — чернобокая ящурка
E. nikolskii Bedriaga, 1905 — ящурка Никольского
E. persica Blanford, 1875 — персидская ящурка
E. regeli Bedriaga, 1905 — таджикская ящурка
E. suphani Basoglu et Hellmich, 1968 — турецкая ящурка
E. velox (Pallas, 1771) — быстрая ящурка

Eremias (*Eremias* s. str. = *Ommateremias* Lantz, 1928):

E. arguta (Pallas, 1773) — разноцветная ящурка
E. aria Anderson et Leviton, 1967 — афганская ящурка
E. intermedia (Strauch, 1876) — средняя ящурка
E. nigrocellata Nikolsky, 1896 — черноглазчатая ящурка

Eremias (*Pareremias* Szczerbak, 1973):

E. argus Peters, 1869 — монгольская ящурка
E. brentchleyi Gunther, 1872 — ордосская ящурка
E. buechneri Bedriaga, 1907 — кашгарская ящурка
E. kokshaalensis Eremchenko et Panfilov, 1999 — кокшаальская ящурка
E. multiocellata Günther, 1872 — глазчатая ящурка
E. przewalskii (Strauch, 1876) — гобийская ящурка
E. quadrifrons (Strauch, 1876) — алашаньская ящурка
E. stummeri Wettstein, 1940 stat. nov. — иссыккульская ящурка
E. szczerbaki Eremchenko et Panfilov, 1992 stat. nov. — ящурка Щербака
E. yarkandensis Blanford, 1875 nomen revictum — яркендская ящурка

** Номенклатурные изменения, предпринятые в связи с тем, что в оригинальном описании рода не было указано типового вида, рассматриваются в статье В. К. Еремченко (1999), а замечания по этому поводу были сделаны ранее (Leviton et al., 1992; Zhao, Adler, 1993).

Eremias (*Rhabderemias* Lantz, 1928):

E. andersoni Darevsky et Szczerbak, 1978 — ящурка Андерсона

E. cholistanica Baig et Masroor, 2006 — холистанская ящурка

E. fasciata Blanford, 1874 — систанская ящурка

E. lineolata (Nikolsky, 1896) — линейчатая ящурка

E. pleskei Bedriaga, 1907 — закавказская ящурка

E. scripta (Strauch, 1867) — песчаная, или полосатая ящурка

E. vermiculata Blanford, 1875 — центральноазиатская ящурка

Eremias (*Scapteira* Wiegmann, 1834):

E. acutirostris (Boulenger, 1887) — остроносая ящурка

E. grammica (Lichtenstein, 1823) — сетчатая ящурка

****E. aporosceles* (Alcock et Finn, 1896)

В разных частях ареала рода число видов колеблется от одного до 15. Так, на Среднем Востоке (Leviton et al., 1992) отмечен лишь один вид — персидская ящурка, в Турции — три вида: ящурка Штрауха, закавказская и *E. suphani* (Baran, 2005). Максимальное видовое разнообразие ящурок и представленность подродовых группировок наблюдается на Иранском плато (Anderson, 1999; Rastegar-Pouyani, Rastegar-Pouyani, 2001) — около 15 видов, из них четыре вида — *E. cholistanica*, *E. lalezharica*, *E. montanus* и *E. nigrolateralis* — известны только из типовых территорий. В Средней Азии (с учетом ревизии киргизских форм по: Еремченко, Панфилов, 1999) зарегистрировано примерно такое же число видов. В Казахстане встречается 8 видов (Брушко, 1995), в Китае — 10 (Zhao, Adler, 1993), а в Монголии — 5 (Орлова, Тэрбиш, 1997). В Афганистане обитает 5 (Anderson, Leviton, 1967; Böhme, Szczerbak, 1991) и в Пакистане — 6 видов (Baig, Masroor, 2006). На Северном Кавказе известно два (а в России всего пять видов), в Закавказье — четыре вида ящурок. Таким образом, минимальное число видов отмечено на западе и севере ареала рода.

Классический метод исследований включает анализ признаков внешней морфологии (метрические и меристические характеристики), остеологических и других анатомических особенностей.

Морфология гемипенисов 14 видов (около 50% объема рода) была изучена Е. Н. Арнольдом (Arnold, 1986). Гемипенисы ящурок преимущественно симметричны, армированного типа, с бороздчатыми губами, расходящимися до раздвоения органа и изогнутыми наружу. Большинство видов сходны по своей морфологии, хотя имеются и характерные особенности. У трех видов псаммофильных ящурок (*fasciata*, *lineolata* и *pleskei*) гемипенисы не армированного типа (следы могут быть только у *pleskei*). Уникальный гемипенис с асимметричными долями у линейчатой ящурки, с мень-

*** Последний вид рассматривается в качестве синонима *E. acutirostris*, однако в последней работе с описанием нового вида ящурки из Пакистана (Baig, Masroor, 2006) приводятся точки находок обоих и рассматриваются отличия нового вида от *E. acutirostris* и *E. aporosceles*.

шего размера латеральной долей по сравнению с медиальной, хотя степень этих отличий может варьировать. Нами предпринят предварительный анализ формы и строения эректированных гемипенисов восьми видов ящурок из трех подродов, включая отсутствующие в предыдущей работе гемипенисы *E. scripta*. Последние отличаются от всех, в том числе и от близкого симпатричного вида — линейчатой ящурки, однодольным строением. По мнению Е. Н. Арнольда (Arnold, 1986), различия в морфологии (как механизм репродуктивной изоляции) гемипенисов близких видов связаны с симпатрией. В. Беме (Böhme, 1971) рассматривал микроорнаментацию у 10 видов ящурок и показал существенные различия эпидермальной структуры между африканскими и азиатскими видами. Однако в то же время он по форме выростов эпидермиса сближает такие далекие виды, как линейчатая и быстрая ящурки, что противоречит здравому смыслу.

Краниологические и другие остеологические признаки редко используются в систематике ящурок и, по мнению Н. Н. Щербака (1974), располагавшего черепами 10 видов из пяти подродов, не дают положительного результата. Индексы длины, ширины и высоты черепа, особенности формы черепа сходны даже у систематически далеких видов. Однако им же отмечены различия в индексах длина — высота у глазчатой ящурки из различных популяций. В дальнейшем (Orlova, Dunaev, 1992; Еремченко, Панфилов, 1999) строение черепа и особенности зубной системы использовались в процессе изучения ящурок Монголии и комплекса *E. multiocellata* Киргизии. У ящурок Монголии по относительной длине носовых костей хорошо объединяются виды подрода *Pareremias*, отмечено наличие птеригоидных зубов у всех видов, кроме *E. vermiculata*, а у *E. argus* — только у самцов. Киргизские ящурки отличаются по величине премаксиллярного отростка, по форме переднего края лобной кости, форме septomaxillare и другим характеристикам. Число птеригоидных зубов у ящурок из Киргизии меньше, чем у монгольских. По нашим неопубликованным данным, у разных видов могут отличаться форма грудины, размер и форма фонтанели.

В дальнейшем с появлением и развитием новых направлений в зоологии в систематике ящериц и для выяснения их родственных связей стали использовать кариологический метод (Куприянова, 1986; Еремченко и др., 1992; Панфилов, Еремченко, 1992; Gong et al., 1992; Kupriyanova, 1992; Орлова, Тэрбиш, 1997, наши данные; Xin Dai et al., 2004). У многих видов исследованных ящурок кариотип включает 38 акроцентрических хромосом $2n = 38$ (36 M + 2 m), постепенно убывающих по размерам. Этот кариотип свойствен подавляющему большинству настоящих ящериц (семейство Lacertidae). На мелкой паре хромосом (14—16 пара) расположены два активных ядрышковых организатора (ЯОР). Сходное положение ЯОР наблюдается и у другой продвинутой Сахаро-Евразийской группы ящериц (*Acanthodactylus*) и Эфиопской группы. У самок быстрой, разноцветной и средней ящурок в кариотипе присутствует гетероморфная пара хромосом

(W — микрохромосома, Z — по величине сопоставима с первой парой хромосом), не идентифицированная у других видов. Кариотипы особей из разных частей ареала (разноцветная ящурка и комплекс «глазчатая ящурка»), принадлежащих к разным подвидам, не отличаются между собой (Еремченко и др., 1992). Несколько противоречивые данные о характере кариотипа содержатся в упомянутых выше работах китайских авторов. В первой из них (Gong et al., 1992) кариотипы *E. argus* и *E. multiocellata* из Lanzhou, Weishan отличаются друг от друга (у первой $2n = 38$, у второй $2n = 36$). Во второй работе были исследованы кариотипы 6 китайских видов из 15 популяций и кариотипы всех, кроме *E. vermiculata*, были идентичны ($2n = 38, 36 M + 2 m$). Половые хромосомы не обнаружены, расположение ЯОР характерное для рода в целом. Кариотип центральноазиатской ящурки при таком же числе хромосом $2n = 38$ отличался высоким числом плеч $NF = 50$ ($12 V + 2 sl + 22I + 2 m$). Высказываются предположения о двух возможных путях перестройки хромосом, и кариотип этого вида считается более продвинутым по сравнению с другими. Таким образом, характеристики кариотипа пригодны для видовой и родовой диагностики, хотя необходимы дополнительные исследования, чтобы разрешить имеющиеся в публикациях несоответствия.

Генетический анализ для рода в целом не был осуществлен, но в последние годы появились работы китайских специалистов на эту тему. Gong Dajie и Zhou Kaiya (2000) исследовали китайских ящурок из 14 географических популяций Китая с использованием метода RAPD. По данным авторов, подтверждается валидность трех подвигов глазчатой ящурки и отмечены значительные различия между двумя популяциями номинативного подвида. Степень отличий между двумя популяциями быстрой ящурки превышала подвидовой уровень у других видов, в то время как она была относительно низкой между двумя формами монгольской ящурки. По мнению авторов, этот метод можно использовать на популяционном, внутривидовом и более высоком таксономическом уровнях. Позднее (Xin Dai et al., 2004), наряду с морфологическим и кариологическим анализом, были исследованы аллели 12S и 16S RNA у китайских видов ящурок и получено филогенетическое древо. Отмечено раннее видообразование у быстрой ящурки, за ней следуют разноцветная и глазчатая. Относительно недавно эволюционировали монгольская и ордосская ящурки. К сожалению, обе публикации в тезисной форме и нет возможности ознакомиться с более полными вариантами. В недавней публикации (Wan Lixia et al., 2007) также приводятся результаты изучения 8 видов ящурок Китая, но они часто противоречат данным предыдущих авторов.

Нами получены предварительные результаты генетического анализа ящурок из Средней Азии, Монголии, Китая и Ирана по программе DNA-barcoding (методику см.: Ivanova et al., 2006). В результате подтверждена четкая обособленность ящурки Пржевальского от близкого к ней вида глаз-

чатой ящурки, которая по результатам анализа генов 16S rRNA почти не отличается от нее (Wan Lixia et al., 2007). Однако не все виды образуют четкие группы, соответствующие выделенным подводам. С большой долей вероятности можно предположить, что эти результаты можно использовать при выяснении родственных связей и статуса отдельных популяций. Хорошие результаты были достигнуты при изучении круглоголовок (Poyarkov et al., in press) и гекконов в рамках этой программы.

Данные генетического анализа необходимы для изучения таких видов, как *E. multiocellata*-complex и *E. arguta*, обладающих обширными ареалами и высоким уровнем полиморфизма. По-видимому, это в равной мере относится к быстрой ящурке, для которой недавно был описан новый подвид (*E. velox borkini*) из Иссыккульской котловины Киргизии (Eremchenko, Panfilov, 1999).

До недавнего времени первый из них — *E. multiocellata* — рассматривали как один вид с несколькими подвидами, из них для территории СССР до 1992 г. признавали один — *E. m. yarkandensis*, хотя задолго до этого была описана интересная популяция с Сары-Джазских сыртов из Киргизии (Яковлева, 1964), отнесенная позднее к китайскому виду *E. buechneri* (Еремченко и др., 1985). В дальнейшем в результате многолетнего изучения герпетофауны Киргизии и комплексного подхода к проблемным таксономическим группам (Еремченко и др., 1992; Еремченко, Панфилов, 1999; и др.) было показано, что ящурки из комплекса *E. multiocellata* представлены несколькими самостоятельными видами. *E. stummeri*, тяньшанская ящурка, населяет Чу-Иссыккульский бассейн; *E. szczerbaki*, ящурка Щербака, известна из Внутреннего Тянь-Шаня, бассейна р. Нарын. Яркендская ящурка, *E. yarkandensis* Blanford, 1875 из Таримского бассейна в Китае заходит на территорию Киргизии в Восточный Алай. Это более длиннохвостая, плотного телосложения ящурка, с одним — двумя рядами глазков белого или лимонного цвета по бокам туловища (у *E. stummeri* два ряда цветных глазков в тонкой окантовке, а у *E. szczerbaki* обычно три ряда цветных глазков в более широкой окантовке). Кокшаальская ящурка, *E. kokshaaliensis* легко отличается от всех предыдущих форм и китайской *E. buechneri* стройным габитусом, миниатюрной головой и крапчатым рисунком дорсальной стороны тела. Валидность таксонов подтверждена искусственной гибридизацией и некоторыми краниологическими признаками (присутствие и размер птеригоидных зубов, фактура септомаксилл и форма премаксиллярного отростка). Все формы из этого комплекса аллопатричны.

Проведенные в Монголии герпетологические исследования показали высокий уровень морфологического разнообразия ящурок, имеющих обширные ареалы (*E. multiocellata*, *E. przewalskii* и *E. argus*). На этой территории обитают 2 подвида глазчатой ящурки (Щербак, 1974): в Западной Монголии — *E. m. bannikowi*, а на большей части страны и прилегающих южных районах Китая — номинативный подвид *E. m. multiocellata*. На

юго-западе Монголии в Джунгарской Гоби были обнаружены на небольшом участке западнее пос. Уенч две — три формы ящурок из этого комплекса, хорошо отличающиеся по признакам внешней морфологии (Орлова, Тэрбиш, 1986, 1997), но не показавшие отличий по результатам анализа белков методом электрофореза. Однако были получены четкие отличия джунгарских ящурок от иссыккульских *stummeri*, гобийской и пестрой ящурок из Монголии (Truweller et al., 1994). Недавно отличия иссыккульской *E. stummeri* от монгольских глазчатых ящурок (из Шаргын-Гоби и Баян-Хонгорского аймаков) были подтверждены результатами анализа цитохрома *b* (наши данные).

С разноцветной ящуркой самая сложная ситуация в восточной части ареала. В последние годы появились новые данные о более широком распространении номинативной формы (Chirikova, Kolbinzev, 2003) и о генетической близости западных и восточных популяций, ранее включавшихся в подвид *E. a. potanini* (Чирикова, 2007; наши данные). Что касается последнего подвида, то мы уже отмечали сходство морфологических признаков джунгарской популяции и номинативной формы из Казахстана (Орлова, Тэрбиш, 1997). Таким образом, можно сказать, что это ее краевые популяции, характеризующиеся стабильным грубопятнистым рисунком спины без глазков (у самцов), населяющие Восточную Джунгарию в Китае и Джунгарскую Гоби в Монголии. Возможно, иссыккульская форма разноцветной ящурки не является валидным подвидом и также представляет собой всего лишь самые северные популяции узбекского подвида.

В настоящее время нами получены предварительные результаты генетического анализа цитохрома *b* ящурок из сложных таксономических групп, включая разноцветную ящурку. Филогеографии последнего вида будет посвящена специальная работа, в которой будут обсуждаться все спорные вопросы систематики.

Бедрага Я. В., 1912. Земноводные и пресмыкающиеся. Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. Зоол. Т. 3. Ч. 1. Вып. 4. СПб. С. 503—769.

Брушко З. К., 1995. Ящерицы пустынь Казахстана. Алматы: Конжык. 228 с.

Еремченко В. К., 1999. Номенклатура азиатских ящурок *Eremias* Wiegmann, 1834 в связи с процедурой последующего обозначения монотипии (Sauria: Lacertidae) // Известия НАН КР. № 1. С. 73—74.

Еремченко В. К., Панфилов А. М., 1999. Таксономическое положение глазчатых ящурок комплекса *Eremias multiocellata* Киргизии и сопредельного Китая (Sauria: Lacertidae: *Eremias*) // Наука и новые технологии. № 4. С. 112—124.

Еремченко В. К., Панфилов А. М., Цариненко Е. И., 1992. *Eremias multiocellata*-complex: решение спорных вопросов систематики глазчатых ящурок Киргизии (Sauria: Lacertidae: *Eremias*) // Конспект исследований по цитогенетике и систематике некоторых азиатских видов Scincidae и Lacertidae. Бишкек: Илим. С. 65—80.

- Еремченко В. К., Шукуров Э. Д., Щербак Н. Н., 1985. Новый для фауны СССР вид — ящурка кашгарская (*Eremias buechneri*, Sauria, Reptilia) // Вестник зоологии. № 4. С. 79—80.
- Куприянова Л. А., 1986. О возможных путях эволюции кариотипа ящериц // Систематика и экология амфибий и рептилий: Труды Зоологического ин-та АН СССР. Т. 157. Л.: ЗИН АН СССР. С. 86—100.
- Никольский А. М., 1915. Пресмыкающиеся (Reptilia). Том 1. Chelonia и Sauria. Фауна России и сопредельных стран. Петроград. 532 с.
- Орлова В. Ф., Тэрбиш Х., 1986. Материалы по герпетофауне Джунгарской Гоби // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 95—110.
- Орлова В. Ф., Тэрбиш Х., 1997. Настоящие ящерицы // Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся (ред. Э. И. Воробьева, И. С. Даревский). М.: КМК Лтд. С. 145—166.
- Панфилов А. М., Еремченко В. К., 1992. Множественные NORs у рептилий // Конспект исследований по цитогенетике и систематике некоторых азиатских видов Scincidae и Lacertidae. Бишкек: Илим. С. 5—57, 177—180, 184—189 (1—217).
- Чирикова М. А., 2007. Ящерицы семейства Lacertidae Казахстана (распространение, морфология, систематика). Автореф. дисс ... канд. биол. наук. Алматы. 20 с.
- Штраух А. А., 1876. Пресмыкающиеся и земноводные // Пржевальский Н. М. Монголия и страна тангутов. Трехлетнее путешествие в Восточной нагорной Азии. СПб. Т. 2. Отд. 2. С. 1—55.
- Щербак Н. Н., 1971. Систематика рода ящурка — *Eremias* (Sauria, Reptilia) в связи с очагами развития пустынно-степной фауны Палеарктики // Вестник зоологии. № 2. С. 48—56.
- Щербак Н. Н., 1974. Ящурки Палеарктики. Киев: Наукова думка. 296 с.
- Щербак Н. Н., 1975. Каталог африканских ящурок. Киев: Наукова думка. 83 с.
- Яковлева И. Д., 1964. Пресмыкающиеся Киргизии. Фрунзе: Илим. 272 с.
- Anderson S. C., 1999. The lizards of Iran. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Michigan, USA. 442 p.
- Anderson S. C., Leviton A. E., 1967. A new species of *Eremias* (Reptilia: Lacertidae) from Afghanistan // Occ. Papers Calif. Acad. Sci. V. 64. P. 1—4.
- Arnold E. N., 1986. The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae): structure, variation and systematic implications // Journal of Natural History. V. 20. P. 1221—1257.
- Arnold E. N., Arribas O., Carranza S., 2007. Systematics of the Palearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera // Zootaxa 1430. Auckland, New Zealand: Magnolia Press. P. 3—86.
- Baig Kh. J., Masroor R., 2006. A new species of *Eremias* (Sauria: Lacertidae) from Cholistan Desert, Pakistan // Russian Journal of Herpetology. V. 13. № 3. P. 167—174.
- Baran I., 2005. Türkiye Amfibi ve Sürüngenler Tübitak Popüler Bilim Kitapları. Ankara. 165 p. (in Turkish).
- Böhme W., Szczerbak N., 1991. Ein neuer Wüstenrenner aus dem Hochland Afghanistans, *Eremias (Eremias) afghanistanica* sp. n. (Reptilia: Sauria: Lacertidae) // Bonn. Zool. Beitr. Bd. 42. S. 137—141.

- Böhme W., 1971. Über das Stachelepithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung // Z. Zool. Syst. Evolutionsf. Hamburg. Bd. 9. P. 187—223.
- Boulenger G. A., 1920. Monograph of the Lacertidae. V. 1. British Museum Natural History. London, UK. 352 p.
- Chirikova M., Kolbinzev V., 2003. Morphologie und Unterartgliederung des Steppenrenners, *Eremias arguta* Pallas, 1773, in Kasachstan // Salamandra. Bd. 39. H. 1. P. 49—90.
- Eremchenko V., Panfilov A., 1999. Taxonomic position and geographic relations of a lacertid lizard *Eremias velox* from the Issyk-Kul lake depression, Tien Shan mountains, Kyrgyzstan // Science and New Technologies. № 1. P. 119—125.
- Gong Da-jie, Li Chang-lu, Chong-yong Yao, 1992. Studies on the karyotypes of *Eremias argus* and *E. multiocellata* // Abstracts of the Asian Herpetol. Meet. Huangshan, Anhui, China. P. 34—35.
- Gong Da-jie, Zhou Kaiya, 2000. Phylogeny study on *Eremias* in China by RAPD // Abstracts of the Fourth Asian Herpetological Conference. Chengdu, China. P. 73.
- Ivanova N. V., Dewaard J. R., Hebert P. D. N., 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // Blackwell Publishing Ltd. Molecular Ecology Notes. P. 1—5.
- Kupriyanova L. A., 1992. Karyological characteristics of the *Eremias* and *Mesalina* (Family Lacertidae) // Abstracts of the Asian Herpetol. Meet. Huangshan, Anhui, China. P. 42.
- Lantz L. A., 1928. Les *Eremias* de l'Asie occidentale // Bulletin du Museum de Georgie. Tiflis. P. 1—136. (Extrait du Bulletin du Museum de Géorgie. Tt. 4, 5).
- Leviton A. E., Anderson S. C., Adler K., Minton S. A., 1992. Handbook to Middle East amphibians and reptiles. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Michigan, USA. 252 p.
- Orlova V. F., Dunaev E. A., 1992. The cranial morphology of *Eremias* species from Mongolia // Abstracts of the Asian Herpetol. Meet. Huangshan, Anhui, China. P. 55.
- Poyarkov N. A., Dunayev E. A., Ivanova N. V., Borisenko A. V., Dujsebaeva T. N., Hebert P. D. N. (in press). DNA barkoding of toad-headed agamas (*Phrynocephalus*; Agamidae) from Middle Asia and its phylogenetic interpretation.
- Rastegar-Pouyani N., Rastegar-Pouyani E., 2001. A new species of *Eremias* (Sauria: Lacertidae) from Highlands of Kermanshah Province, Western Iran // Asiatic Herpetological Research. V. 9. P. 107—112.
- Truweller K. A., Makarov A. N., Orlova V. F., 1994. Method of the simplified evaluation of genetic differentiation of the Asian *Eremias* lizards // Russian Journal of Herpetology. V. 1. № 2. P. 133—142.
- Wan Lixia, Sun Shihong, Jin Yuanting, Yan Yongfeng, Liu Naifa, 2007. Molecular phylogeography of the Chinese lacertids of the genus *Eremias* (Lacertidae) based on 16 rDNA mitochondrial DNA sequences // Amphibia — Reptilia. V. 28. P. 33—41.
- Xin Dai, Xiao-Mao Zeng, Bin Chen, Yue-Zhao Wang, 2004. Phylogeny and biogeographie of the wall lizards genus *Eremias* (Reptilia: Lacertidae) of China. Proc. of the 19th Intern. Congress of Zool. Beijing, China. P. 252—253.
- Zhao Ermi, Adler K. K., 1993. Herpetology of China. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford, Ohio. 522 p.

ЦВЕТОВЫЕ МОРФЫ ГАДИЮКИ ОРЛОВА — *Vipera (Peliias) orlovi* (OPHIDIA, VIPERINAE)**С. В. Островских**

Кубанский государственный университет, Краснодар

COLOUR MORPH OF ORLOV'S VIPER — *Vipera (Peliias) orlovi* (OPHIDIA, VIPERINAE)**S. V. Ostrovskikh**

Kuban State University, Krasnodar

In populations of Orlov's viper (*Vipera (Peliias) orlovi*) was found the following colour morphs: «kaznakovi», «dinniki», «ursinii», «bronze» and «melanism». Furthermore, was described new pattern of coloration, which was called «one-colour». The vipers of «kaznakovi» and «dinniki» morph are more frequently met. No male was found out among 29 vipers of «bronze» morph and this phenotype, probably, are attribution only for females. One of the characteristics of this species is a low occurrence of melanistic individuals. Color polymorphism in populations of Orlov's viper is very high and similar those in (*Vipera (Peliias) dinniki*).

Видам змей *kaznakovi*-комплекса присущ уникальный полиморфизм окраски и рисунка (Nilson et al., 1995) выделили 6 основных цветовых морф и описали их распространение в некоторых популяциях гадюки Динника (*Vipera (Peliias) dinniki*). Хотя авторы отмечают некоторое перекрывание морф у отдельных особей, в целом они довольно четко идентифицируются. Ряд особенностей окраски гадюки Орлова отмечен ранее (Tuniyev, Ostrovskikh, 2001). Целью данной работы является изучение распространения различных вариантов окраски в популяциях вида.

Исследования проводили на территории Краснодарского края в окрестностях станицы Убинская (Северский район), а также пос. Новый и горного массива Папай (Абинский район) в 1987—2006 гг. Цветовые морфы змей определяли в соответствии с классификацией, предложенной Nilson et al. (1995). Соотношение типов окраски среди новорожденных змей изучали на потомстве 12 самок, отловленных на поздних стадиях беременности. Самки после родов и молодняк выпущены в места отлова самок.

В популяциях гадюки Орлова отмечено 5 основных форм окраски, описанных Nilson et al. (1995) — «kaznakovi», «dinniki», «ursinii», «bronze» и «melanism». Кроме того, встречены две особи, вообще лишённые какого-либо рисунка и окрашенные в ровный розовато-коричневый цвет без существенных различий на верхней и нижней стороне тела. Данный редкий тип окраски (2% встреч) выделили в качестве отдельной морфы, названной нами «one-colour».

Наиболее многочисленны особи морф «kaznakovi» и «dinniki», встречаемость которых среди половозрелых змей составляет 34 и 30%, соответственно. «Двухполосая» вариация, включенная Nilson et al. (1995) в паттерн «kaznakovi», не отмечена, тогда как в популяциях кавказской гадюки (*Vipera (Peliás) kaznakovi*) такой вариант окраски довольно обычен.

Морфа «bronze» отмечена у 17% половозрелых особей. В этом случае в окраске преобладают бежевые тона. Спина либо широкая и ярко выраженная, либо узкая слабо заметная, но всегда прямая, а не зигзагообразная. Оторочка спинной полосы выражена в виде коротких ярко-желтых или серовато-желтых полос в области шейного перехвата.

Типом окраски «ursinii» обладают 13% половозрелых особей. В их окраске яркие цвета могут полностью отсутствовать. Среди представителей этой морфы известны экземпляры с грязно-белой оторочкой зигзага и зеленовато-серым тоном окраски тела, а также коричневатые с бурой спинной полосой. Подобные особенности окраски для других видов *kaznakovi*-комплекса не описаны.

Змеи двух последних морф, а также особи морфы «dinniki» часто имеют на голове элементы X-образного рисунка и частичное или полное разобщение рисунков головы и спины. Среди половозрелых гадюк особи с подобным характером узора составляют 18%. Такие особенности рисунка верхней поверхности головы среди представителей *kaznakovi*-комплекса обычны для гадюки Динника, известны для гадюки великолепной (*Vipera (Peliás) magnifica*) и не характерны для кавказской гадюки. В отличие от последнего вида, верхняя поверхность головы у гадюки Орлова часто имеет осветленные участки. Серые тона, нередко встречающиеся в окраске особей гадюки Орлова морф «ursinii» и «dinniki», атипичны для кавказской гадюки.

Глубокий черный цвет зигзага, верха головы и боков тела, часто встречающийся у кавказской гадюки, в окраске особей гадюки Орлова крайне редок; преобладающими для этих элементов рисунка являются различные оттенки коричневого. В окраске двух известных меланистических экземпляров коричневый цвет присутствовал в окраске верхне- и нижнегубных щитков, нижней стороны головы и первых брюшных щитков. Интересно, что доля меланистов в популяциях вида крайне низка (2%), тогда как в северных (российских) популяциях кавказской гадюки подобный тип окраски широко распространен (Nilson et al., 1995). Морфа «tigrina» и сходный с ней фенотип «nebulosa» (Tuniyev, Volcik, 1995), известные только для гадюки Динника, в популяциях гадюки Орлова не отмечены.

Частота встречаемости морф у представителей разных полов (26 самцов, 68 самок) заметно отличается, причем среди самок разнообразие типов окраски выше. Как и у других представителей *kaznakovi*-комплекса (Nilson et al., 1995; Tuniyev, Volcik, 1995), наблюдается неравномерность распределения цветовых морф внутри популяций. Морфы «bronze» и «ursinii» на-

ибо более обычны в центральной части ареала (массив Папай) и крайне редки или отсутствуют в других локалитетах. Более того, 90% «бронзовых особей» встречено в одном местообитании площадью около 6 га. Обе особи морфы «one-colour» найдены на одной поляне площадью менее 1 га. Судя по характерным аномалиям щиткования головы и практически равным размерам, данные экземпляры принадлежали к одному выводку.

Среди новорожденных гадюк ($n = 105$) также преобладали особи морф «kaznakovi» и «dinniki» (59 и 28%, соответственно). Морфа «bronze» отмечена у 12, а «ursinii» — только у 1% новорожденных. Особи без рисунка (морфа «one-colour») в выводках отсутствовали.

Самки морфы «kaznakovi» ($n = 3$) приносили молодняк только с данным типом окраски, а среди потомства самок других морф он всегда присутствовал и его можно считать доминирующим для вида. Молодняк морфы «dinniki» получен только от самок «dinniki» и «ursinii», а морфы «bronze» — от «бронзовых» самок и самок морфы «dinniki». В потомстве 5 самок с типом окраски «dinniki» преобладали особи данной морфы (58%), а на долю морф «kaznakovi» и «bronze» приходилось, соответственно, 35 и 7%. «Бронзовые» самки ($n = 3$) принесли молодняк морф «kaznakovi» (56%) и «bronze» (44%). В выводке единственной самки морфы «ursinii» превалировали варианты окраски «dinniki» (57%) и «kaznakovi» (29%), а материнская морфа отмечена только у одной особи (14%).

Мы не включили в анализ соотношения цветовых морф потомство самки-меланиста, найденной погибшей на последних стадиях беременности. Все 10 эмбрионов с уже полностью сформировавшимся рисунком принадлежали к морфе «kaznakovi», но возможные будущие меланистические экземпляры не идентифицируются на данной стадии развития.

Особи морфы «ursinii» чаще встречаются среди самок, а одноцветные змеи без рисунка и меланисты отмечены нами только среди представителей данного пола. Возможно, по крайней мере, один тип окраски имеет четкую половую принадлежность. Поскольку среди 29 особей (16 половозрелых и 13 новорожденных) «бронзовой» окраски самцы отсутствовали, предполагается, что данная цветовая морфа характерна лишь для самок. Подобная картина, вероятно, наблюдается и у гадюки Динника, так как все известные нам экземпляры морфы «bronze» этого вида ($n = 9$) также были самками.

В целом, для гадюки Орлова характерно преобладание в окраске ярких оттенков и редкость встречаемости меланистов. Для вида специфично наличие некоторых цветовых морф и вариантов рисунка головы, не свойственных близкому виду — *Vipera (Pelias) kaznakovi*. В отличие от кавказской гадюки, в популяциях которой представлены две основные морфы — «kaznakovi» и «melanism», полиморфизм окраски и рисунка у гадюки Орлова значительно выше (известно не менее 6 основных цветовых морф) и сопоставим с таковым у гадюки Динника, называемой рядом авторов (Höggren et al., 1993) самым полиморфным видом рода.

- Höggren M., Nilson G., Andren C., Orlov N., Tuniyev B. S.*, 1993. Vipers of the Caucasus: natural history and systematic review // *Herpetological Natural History*. V. 1. № 2. P. 11—19.
- Nilson G., Tuniyev B. S., Orlov N., Höggren M., Andren C.*, 1995. Systematics of the Vipers of the Caucasus: polymorphism or sibling species? // *Asiatic herpetological research*. V. 6. P. 1—26.
- Tuniyev B. S., Ostrovskikh S. V.*, 2001. Two new species of «*kaznakovi*» complex (Ophidia, Viperinae) from the Western Caucasus // *Russian Journal of Herpetology*. V. 8. № 2. P. 117—126.
- Tuniyev B., Volcik S.*, 1995. On placing and thermobiology of polymorphic population of *Vipera dinnicki* (Nikolsky, 1913) (Serpentes, Viperidae) at uppermost Msymta-river valley // *Scientia Herpetologica*. P. 244—249.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ ВСТРЕЧАЕМОСТИ УЖА ОБЫКНОВЕННОГО (*Natrix natrix*) НА ТЕРРИТОРИИ САРАЛИНСКОГО УЧАСТКА ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

И. В. Петрова, Р. Р. Газизов, А. А. Савельев, А. В. Павлов

Казанский государственный университет

PRELIMINARY RESULTS OF MODELING AND SPATIAL DISTRIBUTION ESTIMATING OF *Natrix natrix* IN SARALINSK PART OF VOLGA-KAMA STATE NATURE BIOSPHERE RESERVE

I. V. Petrova, R. R. Gazizov, A. A. Savelyev, A. V. Pavlov

Kazan State University

Data of *Natrix natrix* spatial distribution on the territory of Volga-Kama State Nature Biosphere Reserve are represented. Absolute height, slope, exposition and biotopic traits were used to model the species spatial distribution by Bayes methods. Empirical and model data descriptions indicate a similarity.

Представлены данные по пространственному распределению *Natrix natrix* на территории Саралинского участка Волжско-Камского Государственного природного биосферного заповедника (далее ВКГПБЗ). На основе методов Байеса показано сходство эмпирической и вероятностной картин распределения вида в зависимости от абсолютной высоты, уклонов, экспозиции, характера биотопов.

Каждый вид в пространствах местообитаний и сообществ имеет собственные мозаики распределения популяций в зависимости от разнообразных экологических факторов (Миркин и др., 2001). В ряде исследовательских ситуаций выявление основных из них часто представляет трудность. В особенности это касается представителей герпетофауны.

Решение как теоретических, так и прикладных проблем в этом направлении на современном этапе требует перехода к более строгим (структурированным) описаниям (Коросов, 2000).

В настоящей работе на примере распространения ужа обыкновенного в зависимости от ряда факторов среды предлагается один из подходов моделирования в виде вероятностной пространственной модели.

Материал и методика. Основой работы послужили данные полевых исследований, проведенных на территории Саралинского участка ВКГПБЗ в весенний и летний сезоны 2004—2006 гг.

Сбор данных производился на основе общепринятых подходов (Гаранин, Щербак, 1989) на маршрутах, заложенных с учетом охвата всех элементов биотопов. Выявление пригодных биотопов производилось на основе маршрутных учетов животных с одновременным GPS-картированием точек встреч. Всего было учтено 191 особь обыкновенного ужа *Natrix natrix*.

Для создания базы данных использовались: 1) цифровая модель рельефа, построенная на основе обработки снимков проекта *Spase Shuttle Radar Mission* (<http://www.jpl.nasa.gov/strm>, <http://www.softwright.com/strmdata-sales.html>); 2) данные по пространственному распределению животных; 3) материалы лесоустройства Саралинского лесничества ВКГПБЗ, масштаб 1:25000 (1993). Вероятностная модель построена на основе методов Байеса (Press, 1989; Dennis, 1996), при этом учитывались следующие факторы: породный состав деревьев, экспозиция склона, высота рельефа, уклон. Обработка данных проводилась с использованием программ «MapInfo Professional 6.0», «Surfer 7», «StatGrafics», «Microsoft Excel 2003», программного обеспечения авторов.

Саралинский участок заповедника расположен в 50 км южнее города Казани. Общая площадь участка составляет 4170 га. По физико-географическому положению данная территория занимает южную часть Волжско-Камско-Мешинского междуречья, образуя омываемый с трех сторон водами Куйбышевского водохранилища полуостров. Его длина составляет около 20 км, ширина варьирует в пределах 5—10 км. Полуостров появился в результате затопления водами Куйбышевского водохранилища и первой надпойменной террасы Волги, Камы и Мешы (Дедков, 2002).

Популяция обыкновенного ужа здесь характеризуется наличием смешанных признаков двух форм *N. n. natrix* и *N. n. scutata* (Павлов, Петрова, 2005).

Результаты и обсуждение. Первоначально был проведен анализ по вероятностям нахождения ужа обыкновенного в пределах выделенных классов для каждого фактора в отдельности.

Абсолютные высоты над уровнем моря. Полученные эмпирические данные говорят о том, что основное количество встреч приходится на диапазон от 40 до 70 м. Выведенная условная частота встречаемости показывает сходный характер распределения (табл. 1). Сильный разброс обусловлен подвижностью вида и способностью выбора им более благоприятных условий в конкретный момент времени. Такое распределение по высотам согласуется с тем, что уж обыкновенный предпочитает увлажненные местообитания, а последнее находится во взаимосвязи высоты и увлажненности: чем ниже значение высоты, тем более увлажнено местообитание и наоборот. Следует отметить, что наличие змей зависит от различных форм мезорельефа, т. к. в углублениях рельефа влажность очевидно выше и колебания факторов среды здесь меньше по сравнению с возвышенными участками.

Таблица 1. Распределение ужа обыкновенного в зависимости от абсолютных высот над уровнем моря.

Класс по абсолютной высоте	Нижний предел, м	Верхний предел, м	Плотность в пределах данного класса*
1	40	51.5	1.358017
2	51.5	63	1.014878
3	63	74.5	0.861985
4	74.5	86	0.566416
5	86	97.5	0.550139
6	97.5	109	0.866667
7	109	120.5	0
8	120.5	132	0.363636
9	132	143.5	0.195122
10	143.5	155	0

*Безразмерная величина, характеризующая плотность в пределах данного класса, используемая для построения пространственной модели по данному фактору.

Экспозиции склонов. В данном случае распределение носит равномерный характер (табл. 2). Но наблюдается один пик, который приходится на склон юго-западной экспозиции. Самыми теплыми считаются склоны южной, юго-западной и западной экспозиции, на данные склоны попало наибольшее количество пойманных особей. В нашем случае такое описание согласуется с особенностями рельефа изучаемой территории, где юго-восточные склоны не выражены, а на ряде участков полностью отсутствуют. В диапазонах экспозиций рельефа встречаемость стабильна.

Биотопическое распределение. Если рассматривать распределение ужа по видам деревьев, то видно, что основная масса встретившихся животных обитает в сосняках, на открытых территориях и на болотах (табл. 3). Биотопическое распределение не является определяющим в данном случае, т. к. распределение вида по данному фактору равномерно.

Таблица 2. Распределение ужа обыкновенного в зависимости от экспозиции склона.

Класс по экспозиции склона	Нижний предел, м	Верхний предел, м	Плотность в пределах данного класса
1	0	36	0.722947
2	36	72	0.652941
3	72	108	0.961538
4	108	144	0.974101
5	144	180	1.538065
6	180	216	0.802903
7	216	252	1.872531
8	252	288	0.886266
9	288	324	0.58087
10	324	360	0.508639

Таблица 3. Распределение ужа обыкновенного в зависимости от видового состава деревьев.

Класс	Биотоп**	Плотность в пределах данного класса
1	открытые территории	0.885311
2	сосняк	1.376694
3	ель, пихта	0.705882
4	береза	0.910983
5	осина	1.106139
6	липа	0.513743
7	дуб, клен, ясень	1.088608
8	болото	1.656863

** Характеристика приведена согласно материалам лесоустройства (1993).

Уклоны. Основная доля приходится на территории с уклоном от 3 до 9° (табл. 4), что соответствует территориям с относительно ровной поверхностью.

Построение модели. Далее для построения вероятностной модели использовались Байесовские методы, основанные на достаточно общей статистической теории, позволяющей объединять априорные и эмпирические знания об объекте (Press, 1989, Dennis, 1996; Савельев 2004). В нашем случае знания об объекте исходят из количественного учета на маршрутах и литературных данных. Смысл формулы: формула Бейеса позволяет получить апостериорные вероятности гипотез после того, как становится известным результат испытания, в итоге которого появилось событие **З**, в нашем случае находка змеи.

$P_f(\mathbf{З}) = P(\mathbf{З}) P_3(f) / P(f)$, где:

$P_f(\mathbf{З})$ — вероятность присутствия особи **З** при данном значении фактора f ,

$P_3(f)$ — вероятность фактора f в месте находки особи,

$P(f)$ — вероятность наличия (действия) фактора f на маршруте,

$P(\mathbf{З})$ — вероятность присутствия особи **З**.

Таблица 4. Распределение ужа обыкновенного в зависимости от уклонов.

Класс по уклонам	Нижний предел, градусы	Верхний предел, градусы	Плотность в пределах данного класса
1	0	3	0.856225
2	3	6	1.332241
3	6	9	1.300624
4	9	12	0.869388
5	12	15	0.512821
6	15	18	0
7	18	21	0
8	21	24	0
9	24	27	0
10	27	30	0

В нашем случае значение $P(З)$ приравнивается 1. Это означает, что при прохождении маршрутов при любых условиях должна состояться хотя бы одна встреча с изучаемым видом.

В результате обработки данных была построена и визуализирована модель. По полученным результатам, основанным на условных вероятностях, можно сказать, что наибольшее скопление изучаемого вида встречается на Большом и Орнитологическом островах и по берегам протоков Саралинского участка. Данный факт подтверждается Летописями Природы ВКГПЗ, где отмечается, что ранее наибольшее количество встреч ужа обыкновенного приходились на Большой остров.

Заключение. Проведенное исследование, основанное на сравнительном анализе эмпирических данных и результатов вероятностного моделирования, показывает сходство картин в обоих случаях, а данные моделирования отражают отношение изучаемого вида к градиентам распределения рассматриваемых факторов. При расширении спектра значимых для вида факторов с учетом иерархии их значимости модель будет приближаться к действительности и по своей сути станет описанием экологической ниши.

Практическая значимость использованного подхода связана с возможностью его применения для рекогносцировки при планировании герпетологических исследований и работ (прокладывание учетных маршрутов и площадок, определение мест отлова, выявление ключевых для вида участков, выбор биотопов при реакклиматизации и др.) на территориях со сходными природными характеристиками (климат, рельеф, характер растительности и др.).

Гаранин В. И., Щербак Н. Н., 1989. Изучение биотопов // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. С. 111—117.

Дедков А. П., 2002. Речные террасы и четвертичная история Саралы // Труды Волжско-Камского государственного природного заповедника. Казань: «Бумажный двор». С. 91—103.

Коросов А. В., 2000. Развитие системного подхода к изучению островных популяций животных (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.): Автореф. дис ... докт. биол. наук. Изд-во Петрозаводского ГУ. 51 с.

Материалы лесоустройства Саралинского лесничества ВКГПЗ. 1993. Масштаб 1: 25000.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломец А. И., 2001. Современная наука о растительности. М.: Логос. 264 с.

Павлов А. В., Петрова И. В., 2005. К морфологии двух видов ужеобразных на территории Саралинского участка ВКГПЗ // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Тольятти. Вып. 8. С. 135—143.

Савельев А. А., 2004. Моделирование пространственной структуры растительного покрова. Изд-во Казанского ГУ. 243 с.

Dennis B., 1996. Discussion: should ecologists become Bayesians // Ecological Applications. № 6 (4). P. 1095—1103.

Press S., 1989. Bayesian Statistics: Principles, Models, and Applications. New York: John Wiley and Sons. 256 p.

<http://www.jpl.nasa.gov/strm>

<http://www.softwright.com/strmdatasales.html>

ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В ЛЕСНОЙ, ЛЕСОСТЕПНОЙ И СТЕПНОЙ ЗОНАХ ПРИОБЬЯ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

Ю. С. Равкин¹, С. М. Цыбулин¹, В. Н. Куранова², О. Б. Борисович¹,
Н. А. Булахова³, Р. Р. Шамгунова⁴

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

²Томский государственный университет

³НИИ биологии и биофизики при Томском государственном университете

⁴Сургутский государственный университет

NUMBER AND DISTRIBUTION OF REPTILES IN FOREST, FOREST-STEPPE AND STEPPE ZONES OF OB RIVER VALLEY (WEST SIBERIA)

Yu. S. Ravkin¹, S. M. Tsybulin¹, V. N. Kuranova², O. B. Borisovich¹,
N. A. Bulakhova³, R. R. Shamgunova⁴

¹Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division of Russian Academy of Science, Novosibirsk

²Tomsk State University

³Research Institute of Biology and Biophysics of Tomsk State University

⁴Surgut State University

At base of 12-annual investigations in forest, forest-steppe and steppe zones of Ob river valley (West Siberia) examine biotope attachment and abundance of reptiles.

Пресмыкающихся обычно учитывают на ограниченных территориях, поэтому сведения об их численности крайне скудны, и представления о распределении в целом по регионам нет. В пределах России в этом отношении лучше изучены пресмыкающиеся Алтая, а также лесостепных и таежных ландшафтов Верхнего и Среднего Приобья (Борисович и др., 2001, 2002; Вротная и др., 2003; Равкин и др., 2003 а, б; Стариков и др., 2005). Цель настоящего исследования заключалась в изучении распределения пресмыкающихся по урочищам и ландшафтам трех природных зон Приобья.

Материал и методика. Учеты пресмыкающихся на трансектах шириной в 1 м проведены в мае — июле 1967, 1976, 1977, 1985, 1991, 1992, 1999—2001, 2003—2005 гг. Большая часть местообитаний обследована однократно. Протяженность маршрута в каждом из них обычно составляла около 5 км. Всего обследовано 359 вариантов населения. Суммарная протяженность маршрутов составляет примерно 1000 км. Все данные пересчитаны на 1 га и усреднены в пределах выделов карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (масштаба 1:1500000, 1976 г.), без учета площадей и протяженности маршрутов. Названия и порядок перечисления видов приведены по таксономическому каталогу земноводных и пресмыкающихся России (Кузьмин, Семенов, 2006).

Исследования, послужившие основой для данной публикации, поддержаны по интеграционным проектам СО РАН № 5.12 и 5.14.

Результаты и обсуждение.

Прыткая ящерица, *Lacerta agilis* L., 1758. В северной тайге не встречается. В средней тайге отмечена вдоль железной дороги на Сургут (Гашев, Лаврентьев, 2003). В южной тайге в большом количестве обнаружена в пойменных лесах высокого экологического уровня, т. е. редко заливаемых в половодье (24 особи на 1 га) и как обычный вид — в перелесках, чередующихся с полями зерновых (3 ос./га). В низкой пойме и других внепойменных местообитаниях не встречается. В подтаежных лесах прыткая ящерица обычна на низкорослых рямах верховых болот (9 ос./га), в березово-осиновых и сосновых лесах (6 ос./га), а также в поймах крупных рек (2 ос./га). Изредка встречалась в перелесках, чередующихся с полями (0.5 ос./га). Не отмечена на низинных болотах и внепойменных лугах. В северной лесостепи она обычна в березово-осиновых лесах (5 ос./га), перелесках, чередующихся с полями зерновых и в сосняках (2 ос./га). Редка в поймах крупных рек (0.4 ос./га). В южной лесостепи эта ящерица обычна в поймах крупных рек (9 ос./га), в березово-осиновых и сосновых лесах (6 и 3 ос./га), а также на облесенных низинных болотах (2 ос./га). На открытых низинных болотах, полях с перелесками и лугах она редка (0.3—0.5 ос./га), а в остепненных лугах и луговых степях не встречается. В степной зоне обычна в полях и на низинных открытых болотах (1 ос./га) и редка в лугах (0.2 ос./га).

Итак, наибольшее обилие прыткой ящерицы свойственно подзоне подтаежных лесов, к северу и к югу оно уменьшается. Предпочитает эта ящерица местообитания высокой поймы и мелколиственные внепойменные леса.

Живородящая ящерица, *Lacerta vivipara* Jacquin, 1787. В Западной Сибири живородящая ящерица распространена с юга вплоть до южных кустарниковых тундр (Банников и др., 1977).

В северной тайге маршрутные учеты проведены лишь на Сибирских увалах, но в цилиндры для отлова млекопитающих эти ящерицы неоднократно ловились на надпойменных террасах Оби близ с. Полноват (Березовский район Тюменской области). Здесь больше всего живородящей ящерицы обнаружено в рослых сосновых рямах деградирующих болот (0.5 ос./га). Очень редка она в черемухово-ивняковых зарослях пойм небольших рек (0.09 ос./га), на кустарничково-сфагновых и травяно-моховых грядово-мочажинных аапа-болотах и в сосняках (0.06 и 0.04 ос./га). В темнохвойных, хвойно-лиственных и мелколиственных лесах, а также на вырубках эта ящерица не встречается. В средней тайге она обычна на низкорослых рямах верховых болот и в березово-осиновых лесах (5 и 3 ос./га), редка в темнохвойно-мелколиственных и в сосняках (0.8 и 0.2 ос./га), не встречается в поймах крупных рек. В южной тайге живородящая ящерица обнаружена во всех местообитаниях. Больше всего ее в темнохвойно-мелколиственных

лесах и перелесках, чередующихся с полями (14—15 ос./га), а также в мелколиственных лесах (11 ос./га). Обычна эта ящерица в сосняках, в лесах и лугах пойм крупных рек (3—4 ос./га), в темнохвойных лесах и на открытых низинных болотах (2 ос./га). На верховых болотах она редка (0.8 ос./га). В подтаежных лесах больше всего живородящей ящерицы в низкорослых рямах верховых болот и в сосняках (13—14 ос./га). Обычна она на облесенных и открытых низинных болотах (7 и 4 ос./га), а также в березово-осиновых лесах и перелесках, чередующихся с полями зерновых (2 ос./га). В поймах крупных рек эта ящерица редка (0.4 ос./га).

В северной лесостепи живородящая ящерица многочисленна в березово-осиновых лесах (13 ос./га), обычна в сосняках и березово-сосновых лесах (2 ос./га) и редка в перелесках, чередующихся с полями (0.3 ос./га). Не встречена она в поймах крупных рек. В южной лесостепи больше всего этой ящерицы в березово-осиновых лесах и облесенных низинных болотах (4 ос./га). Кроме того, она обычна в сосняках (2 ос./га) и на внепойменных лугах, чередующихся с кустарниками (1 ос./га), а на открытых низинных болотах редка (0.4 ос./га). В степной зоне живородящая ящерица нигде не встречена.

Судя по приведенным данным, больше всего живородящей ящерицы в южной тайге, а к северу и югу от этой подзоны показатели обилия уменьшаются. В северной и средней тайге ее больше всего в угнетенных сосняках по болотам (рямах), в южной — в темнохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесах, в подтаежных лесах — в низкорослых сосновых рямах и в сосняках, а в лесостепи — в мелколиственных лесах.

Обыкновенный уж, *Natrix natrix* (L., 1758). В южной тайге встречен только в пойме Оби (1 ос./га) и на открытых низинных болотах (0.01 ос./га). В подтаежных лесах отмечен на внепойменных лугах (0.001 ос./га) и вне учета обнаружен в сосняках и поселках. В северной лесостепи он редок в сосняках, березово-осиновых лесах и полях-перелесках (0.4—0.7 ос./га). В южной лесостепи обычен в сосняках (2 ос./га), редок в поймах крупных рек и в березово-осиновых лесах (0.7 и 0.4 ос./га) и очень редок в перелесках в сочетании с полями (0.07 ос./га). Не встречали ужа на низинных болотах, в лугах, луговых степях и открытых обширных полях. В степной зоне во время учетных работ он также не зарегистрирован.

Таким образом, обыкновенный уж распространен от южной тайги до южной лесостепи, предпочитая сосняки. Наибольшее обилие вида — в южной лесостепи.

Узорчатый полоз, *Elaphe dione* (Pallas, 1773). Судя по литературным данным (Банников и др., 1977), встречается на юге Западной Сибири в лесостепи и степи, однако нами не отмечен.

Обыкновенный щитомордник, *Agkistrodon halys* (Pallas, 1776). В лесостепной зоне отмечен на скалах по крутым берегам среднего течения реки Бердь. Наиболее оптимальные места обитания — каменистые склоны

южной экспозиции с горно-степной растительностью, где плотность локальной популяции щитомордника составляет не менее 10—15 ос./га (Пестов, 2003).

Обыкновенная гадюка, *Vipera berus* (L., 1758). В Западной Сибири распространена с юга вплоть до северной тайги (Банников и др., 1977).

В северной тайге наибольшее обилие обыкновенной гадюки выявлено на рослых сосновых рямах деградирующих болот (0.5 ос./га). Очень редка она на кустарничково-сфагновых и травяно-моховых грядово-мочажинных аапа-болотах и в черемухово-ивняковых зарослях пойм небольших рек (0.06 и 0.04 ос./га), а также в сосняках (0.02 ос./га). Гадюка чрезвычайно редка в светлохвойно-пихтово-кедровых приречных лесах (0.003 ос./га), не встречена в хвойно-лиственных и мелколиственных лесах и на вырубках.

В средней тайге обыкновенная гадюка изредка встречалась на низкорослых рямах верховых болот (0.6 ос./га) и в мелколиственных лесах (0.3 ос./га). В хвойных и хвойно-лиственных лесах, а также в поймах крупных рек не обнаружена. В южной тайге наибольшее обилие этой гадюки характерно для ивово-березовых лесов вдоль небольших рек и для верховых болот (3—4 ос./га). В 1.5—2 раза меньшие показатели отмечены для низинных облесенных болот и елово-кедровой влажной тайги (2 ос./га). Изредка встречали гадюку в мелколиственных лесах и перелесках, чередующихся с полями, в хвойно-лиственных полузаболоченных лесах (0.3—0.5 ос./га), на открытых низинных болотах и в пойменных кустарниковых ивняках в сочетании с лугами (0.2 ос./га). Не найдена гадюка в суходольных лесах (темнохвойных, темнохвойно-мелколиственных и сосновых), а также на пойменных, часто и надолго заливаемых соровых лугах. В подтаежных лесах этот вид обычен на облесенных низинных и верховых болотах, а также в перелесках в сочетании с полями (1—2 ос./га). В березово-сосновых, сосновых и мелколиственных лесах редок (0.7 и 0.1 ос./га). В лугах и на открытых низинных болотах не встречен.

В северной лесостепи гадюка обычна в березово-осиновых лесах (1 ос./га) и очень редка в полях, чередующихся с перелесками (0.02 ос./га). В этой подзоне ее не нашли в сосновых лесах и в поймах крупных рек. В южной лесостепи редка в мелколиственных лесах, в поймах рек, на облесенных низинных болотах (0.5 ос./га) и внепойменных влажных лугах (0.1 ос./га). Очень редка в полях, чередующихся с кустарниками (0.01 ос./га). Не зарегистрирована на открытых низинных болотах, в остепненных лугах и луговых степях. В степной зоне нигде не встречена.

Таким образом, наибольшее обилие обыкновенной гадюки отмечено в южной тайге, к северу и югу оно уменьшается. В лесной зоне она предпочитает, как правило, угнетенные сосняки по болотам, а в лесостепи — мелколиственные леса.

Заключение. В Приобской части Западно-Сибирской равнины встречается 6 видов пресмыкающихся: 2 вида ящериц (живородящая и пряткая)

и 4 вида змей (обыкновенная гадюка, обыкновенный уж, обыкновенный щитомордник и узорчатый полоз; перечислены в порядке уменьшения обилия). При этом численность живородящей ящерицы и обыкновенной гадюки наиболее велика в южной тайге, прыткой ящерицы — в подтаежных лесах, обыкновенных ужа и щитомордника — в лесостепной зоне, а узорчатого полоза — в степной. Живородящая ящерица и обыкновенная гадюка предпочитают сосняки по болотам (рямы), а первая из них, кроме того, суходольные сосняки и реже березово-осиновые и темнохвойно-мелколиственные леса. Обыкновенного ужа больше всего в сосновых лесах, а прыткой ящерицы — в высоких, редко заливаемых поймах рек и внепойменных березово-осиновых лесах. Обыкновенный щитомордник встречен только по каменистым приречным южным склонам, а узорчатый полоз предпочитает, видимо, степные участки.

- Банников А. Г., Даревский И. С., Иценко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977.* Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Борисович О. Б., Цыбулин С. М., Торопов К. В., 2001.* Население пресмыкающихся лесостепи Приобья // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Пушино — М. С. 41—43.
- Борисович О. Б., Цыбулин С. М., Торопов К. В., Фомин Б. Н., Граждан К. В., Богомолова И. Н., 2002.* Земноводные и пресмыкающиеся равнинных и предгорно-низкогорных ландшафтов Верхнего Приобья // Сибирский экол. журн. № 4. С. 425—440.
- Вротная Н. И., Емцев А. А., Стариков В. П., Шамгунова Р. Р., Югай Е. В., 2003.* Материалы по экологии амфибий и рептилий заповедно-природного парка «Сибирские Увалы» // Словцовские чтения-2003: Материалы 15 Всероссийской науч.-практич. краев. конф. Тюмень. С. 188—189.
- Гашев С. Н., Лаврентьев С. Ю., 2003.* Прыткая ящерица // Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа. Екатеринбург. С. 99.
- Кузьмин С. Л., Семенов Д. В., 2006.* Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 139 с.
- Пестов М. В., 2003.* Обыкновенный щитомордник — новый вид фауны Новосибирской области // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования. Новосибирск. С. 35—38.
- Равкин Ю. С., Куранова В. Н., Цыбулин С. М., Богомолова И. Н., Юдкин В. А., Торопов К. В., Булахова Н. А., Борисович О. Б., Панов В. В., Добротворский А. К., 2003 а.* Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования. Новосибирск. С. 20—35.
- Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Ливанов С. Г., Граждан К. В., Богомолова И. Н., Малков П. Ю., Торопов К. В., Малков Н. П., Грабовский М. А., Швецов Ю. Г., Дубатов В. В., Малков Ю. П., Бондаренко А. В., Вартапетов Л. Г., Митро-*

фанов О. Б., Вознийчук О. П., Борисович О. Б., 2003 б. Особенности биоразнообразия Российского Алтая на примере модельных групп животных // Успехи современной биологии. Т. 123. № 4. С. 409—420.

Стариков В. П., Вротная Н. И., Шамгунова Р. Р., Тавтанжи Е. И., Югай Е. В, Шишкин А. В. , 2005. Амфибии и рептилии природного парка «Самаровский чугас» (остров «Большой Чухтинский») // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. Новосибирск. Вып. 4. С. 136—138.

ПОЕДАЕТ ЛИ РЫБА РОТАН ИКРУ АМФИБИЙ?

А. Н. Решетников

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва

DOES THE FISH ROTAN *Perccottus glenii* CONSUME AMPHIBIAN EGGS?

A. N. Reshetnikov

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

Contrary of widely believed opinion, results of experiments and field observations show that eggs of common amphibians *Rana arvalis*, *R. temporaria* and *Bufo bufo* are uneatable for the introduced fish rotan *Perccottus glenii* (Odontobutidae) because of protective role of egg tunics. Study of rotan nutrition in a pond with frog and toad clutches revealed that this fish species does not consume amphibian eggs in nature conditions. Despite of relative unpalatability of amphibian eggs, majority of small waterbodies with rotan are unsuitable for breeding of newts and frogs due to entire elimination of amphibian larvae before coming of metamorphosis.

Состояние популяций амфибий напрямую зависит от условий выживания их икры и личинок в водоемах. Проникновение в нерестовые водоемы завезенной с Дальнего Востока России и широко распространившейся в последние десятилетия рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae) ведет к прекращению успешного размножения многих видов амфибий (Решетников, 2001, 2004).

В научной литературе часто упоминается поедание ротаном икры амфибий, несмотря на то, что специальных наблюдений и исследований по этому вопросу опубликовано не было. Настоящая работа проведена с целью: установить, поедает ли ротан икру амфибий.

Для изучения были выбраны три вида: остромордая лягушка *Rana arvalis*, травяная лягушка *R. temporaria*, серая жаба *B. bufo* и использованы несколько методических подходов. Во-первых, была проведена оценка съедобности икры для ротана, для чего в лабораторных условиях прирученным ротанам была предложена с пинцета икра разных видов амфибий. Во-вторых, была изучена поедаемость икры, разложенной на сутки в виде шнура (жаба) или комков (лягушки) в аквариумы с ротанами. При этом для регистрации поведения рыб использовали систему непрерывного видеоконтроля с записью видеoarхива на жесткий диск компьютера. В-третьих, были проведены полевые наблюдения за поведением ротанов в водоеме в непосредственной близости от кладок лягушачьей икры. В-четвертых, были выполнены многодневные наблюдения за состоянием (числом и целостностью) кладок икры лягушек в водоеме, населенном ротаном. Наконец, было изучено питание ротанов, отловленных в водоеме при помощи удочки в

непосредственной близости от кладок лягушачьей икры. Эксперименты проведены на биостанции «Глубокое озеро» ИПЭЭ РАН в Рузском районе Московской области. Полевые наблюдения — на водоеме № 13, входящем в систему многолетнего мониторинга популяций амфибий, проводящегося с 1994 г. в районе заказника «Озеро Глубокое». Работа выполнена в 2005 и 2006 гг. в одни и те же сроки: с 30 апреля по 10 мая.

В 2005 г. в экспериментах участвовали 22 ротана (7 самок и 15 самцов) с абсолютной длиной тела от 118 до 175 мм (132.8 ± 3.1 мм; среднее \pm стандартная ошибка), весом от 21 до 70 г (29.7 ± 2.3 г); в 2006 г. — 25 рыб (11 самок и 14 самцов) длиной от 111 до 157 мм (135.8 ± 2.6 мм), весом от 16 до 51 г (33.6 ± 1.9 г). Каждую рыбу поместили в отдельный аквариум, содержащий приблизительно 10 л озерной воды. Ежедневно сменяли около 50% воды. Аквариумы были зрительно изолированы один от другого. В таких условиях рыбы обычно начинали питаться через 1—2 сут. после поимки. Помимо предлагаемых в экспериментах объектов, рыбам ежедневно скармливали по кусочку дождевого червя (массой 0.3 ± 0.02 г), что составляло в среднем приблизительно 1% от массы рыбы.

В опытах по изучению съедобности икры из 22 ротанов, схвативших икру *R. arvalis*, 21 рыба отвергла ее в среднем через 4 с нахождения икры в ротовой полости. Этот период можно считать временем интраорального тестирования. Лишь одна рыба проглотила 3 икринки после 80 (!) с тестирования. Ранее было показано, что столь продолжительное тестирование у ротана бывает связано с относительно малой съедобностью потенциальной добычи. Похожие результаты были получены при попытке скармливания ротанам икры жабы *B. bufo*: рыбы отвергли икру после 4.5 с (среднее значение) интраорального тестирования, но одна проглотила участок икряного шнура с 20 икринками через 33 с после схватывания. По окончании опытов все рыбы поедали кусочки червей. Итак, икра амфибий оказалась относительно малосъедобной для ротана.

В опытах по поедаемости большинство ротанов не потребляли икру амфибий в течение суток. Однако некоторые из рыб проглотили часть находящейся в аквариуме икринок *R. arvalis* (в среднем по 7.1 икринок), *B. bufo* (в среднем по 6.2 икринок). В другом опыте лишь одна из 22 рыб съела 9 икринок *R. temporaria*. Таким образом, поедаемость икры амфибий ротаном в экспериментах была весьма низкой, несмотря на сохранение пищедобывательной мотивации (все рыбы с готовностью поедали альтернативный корм — дождевого червя).

Для выяснения причин, по которым ротаны отказывались поедать схваченную икру амфибий, был поставлен эксперимент по выявлению защитной роли галерты икринки лягушек. С этой целью рыбам была предложена с пинцета последовательно с интервалом в сутки (перекрестно двум подгруппам рыб) как собранная в водоеме икра *R. arvalis* с разбухшими галертами, так и икра, взятая непосредственно из яичников самок. Детали

методики изложены ранее (Мантейфель, Решетников, 2001). В противоположность икре, взятой из водоема (ее съели лишь частично 2 ротана из 20), все рыбы охотно поедали икру с неразбухшими оболочками. Этот опыт наглядно демонстрирует защитную роль разбухшей галерты, препятствующей поедаемости эмбриона рыбой.

В водоеме вблизи кладок икры лягушек *R. arvalis* и *R. temporaria* были отмечены ротаны, однако не было зафиксировано случаев поедания икры. В течение нескольких дней число кладок увеличивалось, почти все кладки были ненарушенными. В кишечниках 33 ротанов, отловленных на удочку вблизи развивающихся кладок *R. arvalis* и *R. temporaria*, были обнаружены разнообразные пищевые объекты, в том числе у двух рыб были найдены взрослые тритоны *T. vulgaris*, но икры лягушек не было. По окончании срока эмбрионального развития головастики лягушек и жабы покинули кладки и были найдены прикрепленными на водной растительности.

Таким образом, вопреки устоявшемуся мнению, результаты экспериментов и полевые наблюдения показывают, что икра амфибий мало съедобна для ротана благодаря защитной роли галерты и, по-видимому, не потребляется им в природных условиях.

Несмотря на относительную защищенность икры амфибий, большинство малых водоемов, в которые проник ротан, непригодны для размножения тритонов и лягушек из-за полного выедания ротаном их личинок до наступления стадий метаморфоза, что было показано ранее (Мантейфель, Решетников, 2001; Решетников, 2001).

Исследования поддержаны Государственным агентством по науке и технике (контракт 02.435.11.4003), Программой Президиума РАН «Биоразнообразию и динамика генофондов», Программой ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

Мантейфель Ю. Б., Решетников А. Н., 2001. Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий // Журнал общей биологии. Т. 62. № 2. С. 150—156.

Решетников А. Н., 2001. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Percottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журнал общей биологии. Т. 62. № 4. С. 352—361.

Решетников А. Н., 2004. Изменение видового состава амфибий в ходе сукцессии экосистемы сельского пруда // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 147—151.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ СЕРДЦА ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ *Lacerta agilis* ДВУХ УДАЛЕННЫХ ДРУГ ОТ ДРУГА ПОПУЛЯЦИЙ

И. М. Руцкина

Пермский государственный педагогический университет

ELECTRIC CARDIAC ACTIVITY IN THE TWO SEPARATED POPULATIONS OF *Lacerta agilis*

I. M. Rutskina

Perm State Pedagogical University

Heartbeat rates in the southern and northern populations of *Lacerta agilis* show very similar reactions to warming and cooling, and no significant changes of cardiac activity with temperature is observed among the species of these populations. Both populations apparently employ similar physiological mechanisms of thermal regulation regardless of their climatic conditions.

Температура тела рептилий во многом зависит от температуры внешней среды, однако имеются некоторые механизмы, регулирующие температуру. Эта регуляция у них достигается изменением как поведения, так и метаболизма (Антипчук и др., 1976). Большое значение в терморегуляции имеет распределение кровотока, основным компонентом которого является работа сердца. Ящерицы, в том числе и прыткая *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, характеризуются таким типом активации миокарда, который отражается в биполярном электрокардиографическом отведении по оси тела (и сердца) положительными зубцами P, QRS, и T. Эта же форма кривой является основной и для отведений от конечностей (Роцевский, 1972). По мере повышения температуры среды и соответственно температуры тела у всех рептилий увеличивается частота сердечных сокращений (ЧСС) и уменьшается длительность интервалов электрокардиограммы (ЭКГ) (Francaz, Aury, 1969).

Цель исследования — выявить закономерности работы сердца рептилий. В процессе исследования решались следующие задачи: проследить за изменением ЧСС у ящериц двух сильно удаленных друг от друга популяций (северной и южной) в условиях переменных температур; установить наличие разницы в их сердечной деятельности. Исследование проводилось на восьми ящерицах, отловленных в окрестностях ст. Досанг Астраханской области (южная популяция — 46° с. ш., 48° в. д.), и десяти ящерицах, отловленных в Пермской области (северная популяция — 57° с. ш., 56°23' в. д.). Компьютерным кардиоанализатором «Валента» ЭКГК-02 регистрировалась ЭКГ. Животным давали ингаляционный наркоз, после чего присоеди-

няли игольчатые электроды. Расположение конечностных электродов соответствовало таковому у человека: правая передняя конечность — красный, левая передняя — желтый, левая задняя — зеленый и заземление — правая задняя конечность. Охлаждение животных производилось при помощи резервуаров со льдом. Нагревание — при помощи ламп накаливания. Температура регистрировалась термопарой в пищеводе (наиболее стабильная внутренняя температура).

При анализе полученных ЭКГ основное внимание уделялось интервалам R-R сек, т. к. амплитуда остальных компонентов весьма невелика и плохо интерпретируема. Интервалы R-R отражают длительность сердечного цикла и характеризуют частоту сердечных сокращений (ЧСС).

Как показано нами ранее (Руцкина, Четанов, 2006), ЧСС ящериц южной популяции в условиях охлаждения и нагревания мало различаются, а отличия длительности сердечного цикла, по которому рассчитывались средние значения ЧСС, недостоверны, что, возможно, связано с большим разбросом данных. Приблизительно такая же картина наблюдается и для северных ящериц. Несмотря на недостоверность различий кардиоциклов, видно, что при низких и средних температурах ЧСС в условиях охлаждения преимущественно выше, чем в условиях нагревания, как у южных, так и у северных ящериц. Возможно, что поддержание более высокой ЧСС в условиях охлаждения при низких и средних температурах говорит о наличии некоторых адаптаций к низким температурам.

Сравним ЧСС у представителей двух популяций (табл. 1). От 7 до 33°C ЧСС у южных ящериц больше (13—144 уд/мин), чем у северных (11—131 уд/мин), тогда как при низких и высоких температурах все наоборот — ЧСС у южных ящериц ниже, чем у северных. Более высокая ЧСС у северных ящериц при 3°C (7 уд/мин) говорит о том, что они пытаются как-то поддержать свой метаболизм, а южные (5 уд/мин) при этой температуре не адаптивны. При высоких же температурах (35—37°C) способность южных ящериц поддерживать свою ЧСС на более низком уровне (148—150 уд/мин) по сравнению с северными (156 уд/мин) говорит о том, что они к ним более адаптированы. Кроме того, в табл. 1 имеются средние значения ЧСС при 39 и 41°C для южных ящериц и нет для северных. Это связано с тем, что северных ящериц не удавалось нагреть до этих температур. При критически высоких температурах даже у животных в наркозе возникает реакция избегания такой температуры. Это можно расценить как обычную рефлекторную реакцию. Что, в свою очередь, может свидетельствовать о хорошей адаптированности южных особей к высоким температурам. Средние значения длительности кардиоциклов, по которым рассчитывалась ЧСС у астраханских и прикамских ящериц при температурах от 11 до 33°C, достоверно отличаются (табл. 2). Недостоверность различий при температурах 5—9°C можно объяснить большим разбросом данных, а также меньшим количеством

Таблица 1. Средние значения ЧСС прытких ящериц из северной и южной частей ареала.

Температура, °С	Среднее значение ЧСС прыткой ящерицы из	
	северной части ареала, уд/мин	южной части ареала, уд/мин
3	6.8	4.7
5	7.2	7.2
7	10.8	12.7
9	15.0	15.4
11	21.2	23.0
13	25.0	30.9
15	33.2	37.9
17	37.8	41.5
19	47.5	55.7
21	58.5	80.0
23	68.6	89.3
25	76.4	101.1
27	90.1	113.1
29	121.3	126.9
31	118.8	143.5
33	131.0	143.9
35	156.2	148.4
37	156.3	149.7
39	—	160.0
41	—	193.3

измеренных кардиоциклов. При высоких температурах — относительно небольшой разницей этих значений.

Таким образом, ЧСС у представителей как южной, так и северной популяций сравнительно мало отличается в условиях нагревания и охлаждения при одних и тех же температурах. Иначе говоря, температурный гистерезис сердечного ритма выражен слабо. При сравнении же средних значений ЧСС у особей данных популяций выявлены существенные различия. На основании вышесказанного подтверждается мысль об адаптированности видов рептилий, живущих на больших пространствах своего ареала к специфическим температурным условиям как северных, так и южных его частей. Эта адаптация проявляется даже, несмотря на то, что, живя на севере, прыткая ящерица использует станции, способствующие попаданию максимума солнечной радиации (склоны южной экспозиции), а на юге, наоборот, при относительном минимуме ее (преимущественно заросшие участки).

Автор выражает большую благодарность за консультации академику М. П. Рощевскому и д. б. н., профессору И. М. Рощевской (Институт физиологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар).

Таблица 2. Средние значения длительности кардиоциклов (R-R, сек) прытких ящериц из северной и южной частей ареала.

Температура, °С	«Северные» ящерицы				«Южные» ящерицы				Разность средних значений	Критерий Стьюдента, t	Достоверность
	Кол-во циклов	Средние значения длительности интервала R-R, сек	Средне- квадратическое отклонение	Кол-во циклов	Средние значения длительности интервала R-R, сек	Средне- квадратическое отклонение	Средне- квадратическое отклонение				
3	7	8.85 ± 0.950	2.515	11	12.88 ± 0.278	0.921	4.03	4.89	P < 0.001		
5	8	8.35 ± 0.321	0.907	15	8.30 ± 0.550	2.131	0.05	0.07	P > 0.05		
7	9	5.54 ± 0.506	1.519	17	4.73 ± 0.195	0.805	0.81	1.78	P > 0.05		
9	10	3.99 ± 0.459	1.452	28	3.89 ± 0.152	0.803	0.10	0.27	P > 0.05		
11	11	2.83 ± 0.203	0.674	38	2.61 ± 0.056	0.343	0.21	1.44	P > 0.05		
13	12	2.40 ± 0.276	0.957	59	1.94 ± 0.041	0.313	0.46	3.03	P < 0.01		
15	13	1.81 ± 0.094	0.339	84	1.58 ± 0.010	0.093	0.23	5.15	P < 0.001		
17	14	1.59 ± 0.012	0.044	100	1.45 ± 0.019	0.189	0.14	2.76	P < 0.01		
19	15	1.26 ± 0.034	0.130	164	1.08 ± 0.008	0.098	0.19	6.82	P < 0.001		
21	16	1.03 ± 0.120	0.481	168	0.75 ± 0.016	0.206	0.28	4.38	P < 0.001		
23	17	0.87 ± 0.141	0.582	264	0.67 ± 0.007	0.110	0.20	4.62	P < 0.001		
25	18	0.79 ± 0.146	0.619	223	0.59 ± 0.010	0.149	0.19	3.57	P < 0.001		
27	19	0.67 ± 0.097	0.424	444	0.53 ± 0.005	0.097	0.14	4.58	P < 0.001		
29	20	0.49 ± 0.052	0.235	406	0.47 ± 0.003	0.067	0.02	1.15	P > 0.05		
31	21	0.51 ± 0.072	0.332	408	0.42 ± 0.008	0.161	0.09	2.25	P < 0.05		
33	22	0.46 ± 0.046	0.217	434	0.42 ± 0.004	0.073	0.04	2.20	P < 0.05		
35	23	0.38 ± 0.018	0.086	423	0.40 ± 0.008	0.167	0.02	0.57	P > 0.05		
37	24	0.38 ± 0.006	0.030	405	0.40 ± 0.005	0.095	0.02	0.87	P > 0.05		
39				322	0.38 ± 0.006	0.113					
41				58	0.31 ± 0.000	0.002					

- Антипчук Ю. П., Смеловский Л. М., Тertyшников М. Ф., Бойченко В. Е., Яблочкин А. В.*, 1976. Физиология и биохимия // Прыткая ящерица. М.: Наука. С. 141—155.
- Рощевский М. П.*, 1972. Эволюционная электрокардиология. Л.: Наука. С. 47—61.
- Руцкина И. М., Четанов Н. А.*, 2006. Особенности электрокардиографии прыткой ящерицы в условиях охлаждения и нагревания // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Тольятти. С. 151—154.
- Francaz J.-M., Aury M.*, 1969. Action de la temperature sur la forme de l'électrocardiogramme chez quelques amphibiens et reptiles // C. r. Soc. Boil. 85. 661—663.

ВЛИЯНИЕ ОСВЕЩЕННОСТИ НА ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ДВУХ ВИДОВ БУРЫХ ЛЯГУШЕК

А. Б. Ручин

Мордовский государственный университет, Саранск

INFLUENCING OF ILLUMINATING INTENSITY ON EMBRYONIC DEVELOPMENT OF TWO SPECIES OF BROWN FROGS

A. B. Ruchin

Mordovian State University, Saransk

The rate of development of brown frogs (*Rana temporaria* and *Rana arvalis*) passing in hardly controlled conditions, depends on the light factor a little. However on a survival rate the illuminating intensity renders noticeable effect. Length of the larvae, which have issued calf, as well as speed of development, not considerably differs at different illuminating intensity.

Относительно действия света на эмбриональное и личиночное развитие земноводных высказываются противоположные мнения. Например, П. В. Терентьев (1950) отмечал, что икра травяной лягушки при прочих равных условиях развивается в темноте с такой же скоростью, что и на свету. Л. А. Сытина и Н. Г. Никольская (1984) экспериментально доказали, что, несмотря на повышение температуры в центре кладки, быстрее развиваются и первыми выклеваются зародыши этого вида из более верхних освещенных слоев. Сходные противоречия встречаются в публикациях, рассматривающих воздействие фотопериода на личиночное развитие бесхвостых амфибий (Ирихимович, 1947; Топоркова, Клименко, 1977). Усиление метаболизма на свету у озерной лягушки показано в работе М. А. Бескровного (1952). Б. З. Кауфман (1979) изучал фотопреферendum травяной лягушки на разных стадиях ее развития и влияние на него различных режимов освещенности.

Цель данной работы — изучение влияния света на эмбриональное развитие травяной лягушки *Rana temporaria* и остромордой лягушки *R. arvalis*.

Для экспериментов икру получали от одной пары производителей из естественного водоема. В разных сериях использовалась икра от различных пар производителей. В каждый вариант помещали по 10—15 икринок из одной кладки. Температуру поддерживали на уровне $20 \pm 1^\circ\text{C}$, содержание кислорода в воде 7.0—7.5 мг/л. Необходимое освещение создавали люминесцентными лампами типа ЛБ. В «темноте» аквариумы закрывали непрозрачным колпаком. При этом данный вариант условно обозначали как «0» лк. Стадии развития регистрировали через 3—4 ч. (Объекты биологии

развития, 1975). Длина тела выклюнувшихся личинок измерялась с помощью окуляр-микрометра с точностью 0.05 мм. Статистическая обработка цифрового материала проведена по стандартной схеме с использованием *t*-критерия Стьюдента при 95%-ном уровне значимости (Лакин, 1990).

По наблюдениям 11 серий опытов оказалось, что на прохождение определенных стадий развития освещенность (от 0 до 1400 лк) не оказывала достоверного влияния. Во всех вариантах темп развития оказался сходным (по средним значениям из всех серий). Однако выживаемость эмбрионов отличалась. Укажем, что во всех случаях гибель происходила на ранних стадиях развития. Максимальная смертность зарегистрирована в варианте с отсутствием света, тогда как минимальная при освещенности 550 и 150 лк (различия достоверны). В остальных вариантах различия были недостоверны.

Несколько иная зависимость получена в экспериментах с икрой остромордой лягушки. В данном случае достоверные отличия от режима с нулевой освещенностью были зафиксированы при освещенностях 150, 600 и 800 лк. Необходимо отметить, что как при высокой, так и при нулевой освещенности, а также в варианте с освещенностью 550 лк, гибель на стадии эмбрионального развития оказалась очень высокой — на уровне 70%. На длину тела выклюнувшихся личинок обоих видов освещенность также не оказывала достоверного влияния.

Несколько серий опытов было проведено с целью изучения влияния переменной освещенности (200—1000 лк, в контроле 600 лк const) на эмбриональное развитие. Как и при постоянной (= const) освещенности, темп развития мало изменялся при смене режимов, тогда как на выживание ас-татичность фактора оказывала определенное влияние. Наименьшая смертность травяной лягушки зарегистрирована при колебаниях освещенности с периодичностью 30 мин и 4 ч. (соответственно на 59.1 и 37.2% меньше контроля), остромордой — при колебаниях 4 ч. (на 69.4% ниже контроля). Остальные режимы не оказали достоверного влияния на выживание эмбрионов лягушек. Размеры выклюнувшихся личинок травяной лягушки достоверно были выше только при колебаниях фактора с периодом 4 ч., в других вариантах различий не зафиксировано. В опытах с *R. arvalis* во всех опытных режимах различия были недостоверны по сравнению с контролем.

Таким образом, на основании наших исследований можно сделать следующий вывод. Темп развития бурых лягушек, проходящего в жестко контролируемых условиях, мало зависит от светового фактора. Однако освещенность оказывает заметное воздействие на выживаемость. Длина выклюнувшихся личинок, как и скорость развития, не значительно отличается при различной освещенности.

- Бескровный М. А., 1952. Зависимость некоторых эколого-физиологических особенностей лягушки озерной (*Rana ridibunda*) от температуры и света // Зоол. журн. Т. 31. Вып. 3. С. 413—418.
- Прихимович А. И., 1947. Влияние света на скорость развития головастиков *Rana temporaria* // Доклады АН СССР. Т. 55. № 2. С. 177—180.
- Кауфман Б. З., 1979. Суточная ритмика фотопреферендума травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 7. С. 1016—1019.
- Лакин Г. Ф., 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 293 с.
- Объекты биологии развития, 1975. М.: Наука. С. 392—441.
- Сытина Л. А., Никольская Н. Г., 1984. Индивидуальная изменчивость скорости развития зародышей травяной лягушки *Rana temporaria* L. в природе и эксперименте // Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М.: Наука. С. 70—96.
- Терентьев П. В., 1950. Лягушка. М.: Советская наука. 346 с.
- Топоркова Л. Я., Клименко И. А., 1977. Влияние фотопериода на рост и развитие личинок рода *Rana* // Экология. № 3. С. 101—103.

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СОСТАВЕ, РАСПРОСТРАНЕНИИ И ЧИСЛЕННОСТИ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ МОРДОВИИ

М. К. Рыжов

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

ON TAXONOMIC STRUCTURE, DISTRIBUTION AND NUMBER OF SPECIES OF AMPHIBIANS AND REPTILES OF MORDOVIA

M. K. Ryzhov

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

In territory of republic live 11 species amphibians (*Triturus vulgaris*, *T. cristatus*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *B. viridis*, *Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*, *R. temporaria*, *R. arvalis*) and 7 species reptilies (*Anguis fragilis*, *Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Coronella austriaca*, *Natrix natrix*, *Vipera berus*, *Emys orbicularis*). The brief characteristic of habitats and number of each species is given.

В настоящем сообщении опубликованные нами ранее материалы о таксономическом составе, распространении и численности амфибий и рептилий Мордовии (Ручин, Рыжов, 2006) дополнены новыми сведениями, полученными в ходе экспедиций 2006 года. На территории республики обитают 11 видов земноводных (обыкновенный и гребенчатый тритоны, краснобрюхая жерлянка, обыкновенная чесночница, серая и зеленая жабы, озерная, прудовая, съедобная, травяная и остромордая лягушки) и 7 видов пресмыкающихся (ломкая веретеница, прыткая и живородящая ящерицы, обыкновенная медянка, обыкновенный уж, обыкновенная гадюка и болотная черепаха). Распределение видов по районам республики представлено в табл. 1.

Обыкновенный тритон *Triturus vulgaris* найден в 12 районах (из 23). Встречаемость составляет до 40 экз./100 м маршрута (май 2003 г., Чамзинский район, окрестности пос. Комсомольский).

Гребенчатый тритон *T. cristatus* обнаружен в 13 районах. Численность гребенчатого тритона обычно ниже, чем обыкновенного. Во многих случаях эти два вида обнаруживаются вместе. Высокая встречаемость (до 120 экз./км, июнь 2003 г., Чамзинский район, окрестности пос. Комсомольский) отмечена только в водоемах, находящихся непосредственно вблизи лесных биотопов.

Краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina* обнаружена в 7 районах. Весной в местах концентрации отмечается до 3—4 ос./м². Вид внесен в Красную книгу Республики Мордовия.

Обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus* отмечена в 13 районах. Встречаемость на маршрутах достигает 40 экз./км. Численность личинок в пойменных водоемах может составлять до 40—50 экз./м². Применение проточной ДНК-цитометрии показало, что в республике обитает «восточная» форма чесночницы (Боркин и др., 2003).

Серая жаба *Bufo bufo* найдена в 10 районах. В крупных лесных массивах Зубово-Полянского, Теньгушевского, Темниковского районов обычна. На одном из нерестилищ серой жабы (Большеберезниковский район) за 3 года наблюдений (апрель) была выявлена тенденция снижения числа самок: 2000 г. — 36 особей, 2001 г. — 15, 2002 г. — 4 (Ручин, 2003). В национальном парке «Смольный» серая жаба — обычный вид, а в Мордовском заповеднике — многочисленный. В заповеднике численность сеголеток во время выхода на сушу достигает значительных величин (до 500—600 экз./м²). Вид внесен в Красную книгу Республики Мордовия.

Зеленая жаба *B. viridis* отмечена в 17 районах. В период размножения встречаемость достигает 10—12 экз./км береговой линии.

Озерная лягушка *Rana ridibunda* отмечена во всех районах. Высокой численности достигает в различных по происхождению антропогенных водоемах: до 60—70 взрослых особей на 100 м береговой линии.

Прудовая лягушка *R. lessonae* отмечена в 11 районах. Для Саранска она указывается в литературе (Астрадамов и др., 2002), но в ходе наших исследований 2001—2006 гг. в Саранске не встречена. Прудовая лягушка предпочитает лесные массивы, где может заселять мелкие лужи, разнообразные пруды, озера, болота, бывшие карьеры, протекающие по лесу реки. В Мордовском заповеднике и национальном парке «Смольный» *R. lessonae* является обычным видом и встречается во многих водоемах. Здесь численность прудовой лягушки довольно высока: до 18 взрослых особей на 100 м берега.

Съедобная лягушка *R. esculenta* обнаружена в 6 районах. В одном месте вид был идентифицирован по голосу (определение Г. А. Лады), в остальных случаях определение основано на данных ДНК-цитометрии. Распространение вида сходно с распространением прудовой лягушки. Точные данные по численности неизвестны, так как определение вида в полевых условиях довольно сложно. По данным на 2004 г. достоверно выявлено 17 особей (Ручин и др., 2005). Вид внесен в Красную книгу Республики Мордовия.

Травяная лягушка *R. temporaria* отмечена в 15 районах. До последнего времени травяная лягушка не была отмечена в западной части республики, но в 2006 г. было обнаружено несколько точек обитания этого вида в Зубово-Полянском районе. Особенно высока численность травяной лягушки в Атяшевском и Ардатовском районах, например, в с. Сабанчеево — 50 ос./км, с. Кученяево — 100 ос./км. Травяная лягушка занесена в Красную книгу Республики Мордовия.

Таблица 1. Распределение земноводных и пресмыкающихся по районам Мордовии.

Район	Вид																	
	T.v.	T.c.	V.bom.	P.f.	B.b.	B.v.	R.g.	R.l.	R.e.	R.t.	R.a.	A.f.	L.a.	Z.v.	S.a.	N.n.	V.b.	Итого
Ардатовский	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	+	+	12
Атурьевский	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	4
Атяшевский	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	5
Большеребрезниковский	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	15
Большешагатовский	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	+	+	-	+	+	8
Дубенский	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+	-	8
Ельниковский	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-	+	-	6
Зубово-Полянский	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	17
Инсарский	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+	11
Ичалковский	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	15
Кадошкинский	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	5
Ковылкинский	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	15
Кочкуровский	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-	+	+	13
Краснослободский	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	8
Лямбирский	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	8
Октябрьский	+	+	-	+	-	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	8
Романовский	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	5
Рузаевский	+	+	-	+	-	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	9
Старошайговский	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	13
Темниковский	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	13
Теньгушевский	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	10
Торбеевский	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	2
Чамзинский	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	12
Итого	12	13	7	13	10	17	23	11	6	15	22	9	23	10	1	17	13	-

Остромордая лягушка *R. arvalis* найдена во всех, кроме одного (Торбевского), административных районах. Является самым распространенным и многочисленным видом амфибий наземных биотопов. В массе встречается в населенных пунктах. В 1957 г. в пойме р. Инсар (на территории г. Саранска) занимала 20—40% от общего количества амфибий, встреченных на маршруте (Гаранин, 1961). Эта тенденция сохранилась и в настоящее время.

Ломкая веретеница *Anguis fragilis* отмечена в 9 районах. Максимальная встречаемость — 1.5—2 взрослых ос./км — отмечена на западе республики. В остальных местах она не превышает 1 ос./км. По всей видимости, небольшое число точек находок вида (14) и низкая встречаемость обусловлены скрытым образом жизни веретеницы.

Прыткая ящерица *Lacerta agilis* отмечена во всех административных районах. Обитает в разреженных сухих лесах, на опушках, на остепненных участках. Предпочитает открытые места, хорошо прогреваемые солнцем. Встречаемость достигает 12.7 экз./км.

Живородящая ящерица *Zootoca vivipara* встречена в 10 районах. Предпочитает смешанные и мелколиственные леса, обитает на полянах, вырубках, оврагах. Встречаемость взрослых достигает 5.7 ос./км. В целом по республике данный вид является обычным.

Обыкновенная медянка *Coronella austriaca*. Очень редкий вид, нами был отмечен 2 раза (2004 и 2006 г., Zubovo-Полянский район). До этого на территории Мордовии известно только 6 достоверных находок этого вида (данные за 50 лет). Вид внесен в Красную книгу Республики Мордовия.

Обыкновенный уж *Natrix natrix* отмечен в 17 районах. Весной в местах скопления отмечается до 16.7 ос./км. Летом встречаемость ниже, но на кормовых участках можно встретить до 8—10 экз./км.

Обыкновенная гадюка *Vipera berus* отмечена в 13 районах. Обычно встречается в лесах различного происхождения, где предпочитает вырубку, поляны, просеки, опушки. Наибольшая численность характерна для Ковылкинского, Кочкуровского, Чамзинского и Большеберезниковского районов (до 2.7 ос./км). В Мордовском заповеднике плотность вида наиболее высокая в юго-западной его части (Птушенко, 1938; Астрадамов и др., 2002). В национальном парке «Смольный» гадюка обычна во всех лесничествах. Вид внесен в Красную книгу Республики Мордовия.

Болотная черепаха *Emys orbicularis*. Единственный экземпляр (крупная самка) встречен нами в одной точке (Инсарский район, близ с. Шадымо-Рыскино). Возможно, данный вид попал сюда в результате выпуска завезенных животных. Со слов местного населения, в окрестностях села на протяжении нескольких лет встречаются не только крупные, но и мелкие особи. Не исключено, что черепахи здесь не только успешно зимуют, но и размножаются.

- Астрадамов В. И., Касаткин С. П., Кузнецов В. А., Потапов С. К., Ручин А. Б., Силаева Т. Б.*, 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Мордовия // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород: Международный Социально-экологический союз, Экоцентр «Дронт». С. 167—185.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Халтурин М. Д., Лада Г. А., Борисовский А. Г., Мильто К. Д., Файзулин А. И.*, 2003. Распространение двух криптических форм обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) на территории Волжского бассейна // Третья конференция герпетологов Поволжья. Тольятти. С. 3—6.
- Гаранин В. И.*, 1961. К экологии остромордой лягушки // Известия Казанского филиала АН СССР. Серия биол. и сельскохоз. наук. Вып. 1. С. 196—199.
- Красная книга Республики Мордовия, 2005. Т. 2: Животные / Сост. В. И. Астрадамов. Саранск: Мордовское книжное изд-во. 336 с.
- Птушенко Е. С.*, 1938. Некоторые данные по амфибиям и рептилиям Мордовского заповедника // Фауна Мордовского заповедника. М. С. 107—111.
- Ручин А. Б.*, 2003. О редких видах амфибий Республики Мордовия // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. статей. Вып. 6. Тольятти. С. 101—104.
- Ручин А. Б., Боркин Л. Я., Лада Г. А., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Рыжов М. К.*, 2005. История изучения и распространение зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Мордовии // Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т. 110. Вып. 1. С. 3—11.
- Ручин А. Б., Рыжов М. К.*, 2006. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та. 160 с.

СПЕЦИФИКА ЛЕЙКОЦИТАРНОЙ ФОРМУЛЫ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ АМФИБИЙ РОДА *Rana* В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

Е. А. Силс

Институт экологии растений и животных УРО РАН, Екатеринбург

SPECIFIC OF AMPHIBIAN (GENUS *Rana*) PERIPHERAL BLOOD LEUCOGRAM UNDER CONDITION OF ANTHROPOGENIC LOAD

E. A. Sils

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

The effect of urbanization on blood cell counts and leucocyte differentiations was studied in *Rana ridibunda* and *R. arvalis* young frogs inhabiting city ponds of Yekaterinburg. The revealed changes in the amphibian white blood depend on the degree of anthropogenic influence upon the studied ponds. Stimulation of the immune processes and amplification of blood protective function was marked in animals from urban territory. Adaptive possibilities of frogs under condition of anthropogenic load in some cases are connected with haemopoiesis specific that genetically determined by differences in populations polymorphism.

Известно, что экологические факторы, в том числе и различные типы загрязнения окружающей среды, влияют на физиологическое состояние животных. В этом аспекте представляет значительный интерес исследование органов и систем, чутко реагирующих на внешние раздражители и обладающих высокой степенью клеточного обновления. Так, система крови, являясь внутренней средой организма, представляет собой совокупность специализированных клеток, активно участвующих в физиологических функциях организма и защищающих его от воздействия негативных факторов внешней среды (Хамидов и др., 1978). Амфибии, особенно представители рода *Rana*, характеризуются вполне развитой кроветворной и иммунной системами (Manning, Horton, 1982), поэтому различные параметры этих систем могут отражать любые функциональные изменения, происходящие в процессе жизнедеятельности животного. Кроме того, вследствие особенностей развития и обитания земноводные подвергаются более длительному и более интенсивному воздействию негативных факторов окружающей среды.

Количество работ, посвященных изучению специфики гематологических показателей амфибий, населяющих антропогенно трансформированные территории, сравнительно невелико (Чернышева, Старостин, 1994; Исаева, Вязов, 1997; Жукова, Пескова, 1999; и др.). Как правило, в таких работах используются взрослые животные. Однако существует несколько

работ по изучению особенностей гемопоэза животных первого года жизни (Сюзюмова, Гребенникова, 1978, 1987), но эти исследования не касаются изменений гематологических показателей под действием урбанизации.

Данная работа представляет собой начальный этап по изучению специфики гемопоэза бесхвостых амфибий рода *Rana* в условиях урбанизации. В задачи исследования входил анализ лейкоцитарной формулы периферической крови сеголеток остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) и озерной (*R. ridibunda* Pall.) лягушек в зависимости от генотипических особенностей и степени антропогенной трансформации среды.

На территории г. Екатеринбурга за период с июля по сентябрь 2000—2005 гг. был проведен отлов сеголеток остромордой и озерной лягушек из популяций, в разной степени подверженных действию урбанизации и загрязнения. Отлов производился в две первые недели наземной жизни в непосредственной близости от водоемов, где протекало развитие личинок. В пределах города выделены четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных: I зона — центральная часть города с многоэтажной застройкой, водоемами с сильным промышленным загрязнением и лишенная амфибий; II зона — районы многоэтажной застройки с пустырями, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности; III зона — малоэтажная застройка, районы, занятые домами частного сектора, пустыри, парки; IV зона — лесопарки города; местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки. В качестве контрольного был выбран участок в 23 км от г. Екатеринбурга. Зональная принадлежность местообитания определяется не столько его топографическим положением, сколько степенью суммарной антропогенной трансформированности территории (Вершинин, 1980). Приемлемость настоящей типизации была подтверждена гидрохимическими анализами.

С каждого животного приготавливался мазок крови по общепринятым методикам (окраска по Романовскому-Гимзе), производилось определение количества эритроцитов и лейкоцитов в счетной камере Горяева и процентного соотношения различных видов лейкоцитов (подсчет лейкоцитарной формулы) (Предтеченский и др., 1950). Всего было исследовано 385 сеголеток *R. arvalis* и 161 сеголеток *R. ridibunda*. Полученные результаты обработаны с помощью одно- и двухфакторного дисперсионного анализа в статистическом пакете Statistica for Windows 5.1.

Анализ лейкоцитарной формулы сеголеток выявил ряд различий, обусловленных видовыми, популяционными и генетическими особенностями. Видовые статистически значимые различия в лейкоцитарной формуле сеголеток озерной и остромордой лягушек обнаружены по всем показателям за исключением эозинофилов (табл. 1).

Так, у *R. ridibunda* по сравнению с *R. arvalis* почти в два раза выше процентное содержание общих нейтрофилов ($F(1.54) = 160.20, p < 0.001$) за счет палочкоядерных ($F(1.58) = 21.95, p < 0.001$) и, главным образом, сегменто-

ядерных форм ($F(1.54) = 240.10, p < 0.001$). Также для лейкограммы озерной лягушки характерно высокое содержание базофилов ($F(1.54) = 129.62, p < 0.001$) — клеток, выделяющих биологически активные вещества (Хамидов и др., 1978) и, возможно, участвующих в дезинтоксикационных процессах (Чернышева, Старостин, 1994). Вероятно, исходно высокий уровень клеток гранулоцитарного ряда у озерной лягушки ($F(1.54) = 322.29, p < 0.001$) обуславливает высокий адаптивный потенциал особей данного вида и его устойчивость к условиям среды с высокой антропогенной нагрузкой. Интересно отметить, что количество эритроцитов у *R. arvalis* значительно больше по сравнению с *R. ridibunda* ($F(1.35) = 48.76, p < 0.001$). Это может быть связано с более активным наземным образом жизни бурых лягушек, в отличие от зеленых, что, в свою очередь, требует больших затрат энергии и, как следствие, повышенного уровня потребления кислорода. Показанные выше особенности лейкоцитарного профиля различных видов бесхвостых амфибий определяются их физиологическими особенностями, а также спецификой среды обитания.

На основании анализа лейкограмм в периферической крови сеголеток *R. arvalis* и *R. ridibunda* с антропогенно трансформированной территории обнаружены изменения, касающиеся всех рядов дифференцировки лейкоцитов (табл. 2). У обоих видов земноводных с ростом антропогенной нагрузки на фоне небольшого нейтрофильного гранулоцитоза, характерного при различных интоксикациях, увеличивается количество нейтрофильных миелоцитов ($F(3.38) = 5.78, p = 0.001$ — для *R. arvalis*; $F(1.15) = 4.62, p < 0.05$ — для *R. ridibunda*). Доля юных и палочкоядерных нейтрофилов также незначительно возрастает по сравнению с контролем и лесопарковой зоной. Такую стимуляцию нейтрофильного гранулоцитопоэза можно рассматривать в качестве адаптационного механизма, повышающего защитную функцию крови, поскольку нейтрофилы — активные ферментообразователи; они являются главным функциональным элементом неспецифического иммунитета, участвуют в фагоцитозе бактерий и продуктов распада тканей и

Таблица 1. Видовые различия лейкограммы сеголеток озерной и остромордой лягушек ($p < 0.01$).

Показатель	<i>R. arvalis</i> (n = 385)	<i>R. ridibunda</i> (n = 161)
Нейтрофилы (%)	15.84 ± 0.46	27.94 ± 0.99
юные	2.14 ± 0.09	2.80 ± 0.163
палочкоядерные	3.84 ± 0.13	5.37 ± 0.25
сегментоядерные	8.73 ± 0.27	18.52 ± 0.73
Базофилы (%)	7.97 ± 0.26	15.02 ± 0.72
Гранулоциты (%)	28.53 ± 0.60	48.91 ± 1.00
Моноциты (%)	2.05 ± 0.10	4.22 ± 0.28
Лимфоциты (%)	68.18 ± 0.64	46.80 ± 0.99
Лейкоциты (тыс./мм ³)	21.16 ± 0.84	27.84 ± 1.72
Эритроциты (тыс./мм ³)	196.33 ± 13.24	84.28 ± 7.52

наиболее активно реагируют на изменения, происходящие в окружающей среде (Fournier et al., 2005).

Для остромордой и озерной лягушки характерно наличие так называемой морфы «striata», внешне проявляющейся в виде светлой дорсомедиальной полосы. Анализ генетической природы признака свидетельствует, что это моногенный мутант (Щупак, 1977; Berger, Smielowski, 1982). Особенности наследования признака делают его хорошим маркером изменений генетической структуры популяции. Обнаружено, что у сеголеток *R. arvalis* доля малодифференцированных форм нейтрофилов у полосатых особей в зонах наибольшей антропогенной нагрузки меньше, чем у бесполосых ($F(3.38) = 3.20, p < 0.05$). Вероятно, это связано с большей чувствительностью бесполосых животных к неблагоприятным условиям окружающей среды, поскольку количество зрелых форм нейтрофилов у обеих морф одинаково.

Изменение доли эозинофильных гранулоцитов ($F(3.38) = 6.79, p < 0.001$ — для *R. arvalis*; $F(1.15) = 15.17, p < 0.001$ — для *R. ridibunda*) скорее всего, связано с паразитарными инвазиями (Elkan, 1976), которые более характерны для естественных популяций, чем для городских. Однако стимуляцию эозинофильного гранулоцитопозеза можно рассматривать и как признак своеобразной защитной (антитоксической и антимикробной) реакции организма (Чернышева, Старостин, 1997). Для озерной лягушки отме-

Таблица 2. Зональные различия гематологических показателей сеголеток остромордой и озерной лягушек ($p < 0.05$).

Показатель	Зона II (n = 99)	Зона III (n = 56)	Зона IV (n = 142)	Контроль (n = 88)
<i>R. arvalis</i>				
Нейтрофильные миелоциты (%)	1.17 ± 0.16	1.77 ± 0.25	0.99 ± 0.09	0.87 ± 0.11
Эозинофилы (%)	4.37 ± 0.40	8.96 ± 1.16	5.03 ± 0.58	7.35 ± 0.97
Гранулоциты (%)	29.47 ± 1.27	32.91 ± 1.65	25.95 ± 0.86	28.83 ± 1.29
Лимфоциты (%)	67.87 ± 1.33	63.25 ± 1.77	71.08 ± 0.93	67.00 ± 1.33
Эритроидные предшественники (%)	31.66 ± 1.96	25.16 ± 2.04	25.49 ± 1.69	28.61 ± 1.79
Эритроциты (тыс./мм ³)	218.34 ± 23.82 (n = 49)	112.91 ± 12.15 (n = 27)	226.99 ± 32.74 (n = 57)	173.49 ± 22.16 (n = 50)
<i>R. ridibunda</i>				
	(n = 93)	(нет данных)	(n = 61)	(нет данных)
Нейтрофильные миелоциты (%)	1.49 ± 0.16	—	0.95 ± 0.15	—
Эозинофилы (%)	7.85 ± 0.70	—	3.62 ± 0.54	—
Базофилы (%)	13.61 ± 0.98	—	16.80 ± 1.00	—
Эритроидные предшественники (%)	22.55 ± 1.59	—	40.67 ± 3.00	—
Эритроциты (тыс./мм ³)	75.05 ± 9.26	—	108.01 ± 13.14	—

чено уменьшение количества базофилов с ростом антропогенной нагрузки ($F(1.15) = 3.53, p < 0.05$).

В общем, изменения процентного содержания гранулоцитов ($F(3.38) = 5.19, p < 0.01$) и лимфоцитов ($F(3.38) = 5.90, p = 0.001$) у сеголеток *R. arvalis* (свидетельствующие о развитии защитных процессов в организме) в значительной мере зависят от степени антропогенного воздействия. Для *R. ridibunda* отсутствие значительных изменений в лейкоцитарной формуле, вероятно, свидетельствует о высоких физиологических возможностях особей данного вида, что способствует существованию в неблагоприятных условиях окружающей среды и успешному расселению за пределы ареала.

На межзональном уровне обнаружены различия и в картине красной крови (табл. 2). Количество эритроцитов у сеголеток остромордой лягушки из зоны наибольшего загрязнения увеличивается по сравнению с контролем ($F(3.18) = 2.84, p < 0.05$). Тенденция к повышению содержания гемоглобина и эритроцитов установлена и для земноводных, обитающих в зонах промышленного загрязнения (сточные воды химпредприятия) (Тарасенко, 1981), а также в водоемах с высоким содержанием пестицидов (Жукова, Пескова, 1999). Таким образом, увеличение кислородной емкости у амфибий в условиях антропогенной нагрузки можно считать адаптивным. Необходимо отметить, что в зоне многоэтажной застройки у бесполовых особей доля предшественников выше, чем у особей морфы *striata* ($F(3.38) = 3.87, p = 0.01$). При этом количество эритроцитов у животных обеих морф одинаково. Возможно, реакция стимуляции эритропоэза связана с большей чувствительностью бесполовых животных к негативным изменениям окружающей среды. Для озерной лягушки эти изменения противоположны: с ростом урбанизации уменьшается как доля эритроидных предшественников ($F(1.15) = 29.12, p < 0.001$), так и количество эритроцитов ($F(1.15) = 4.45, p < 0.05$). Не исключено, что угнетение эритропоэза связано с патологическими процессами, нередко наблюдаемыми в печени животных с городской территории, поскольку печень участвует в эритро- и гранулоцитопоэзе.

В результате проведенных исследований установлены видовые и популяционные особенности лейкоцитарной формулы сеголеток *R. arvalis* и *R. ridibunda* из популяций, населяющих территории с различной степенью урбанизации. Для животных с городской территории отмечено развитие иммунных процессов и повышение защитной функции крови. Адаптивные возможности рассматриваемых видов земноводных в условиях антропогенных модификаций среды в ряде случаев определяются различиями в наследственно обусловленных особенностях процессов гемопоэза, связанных с особенностями популяционного полиморфизма. Можно заключить, что скорость процессов физиологической адаптации у животных морфы *striata* выше, чем у бесполовых. Высокая реактивность особей данного генотипа обеспечивает успешное существование в нестабильных условиях

среды. Этот факт свидетельствует о важности учета специфики генетической структуры популяции в экофизиологических исследованиях.

- Вершинин В. Л.*, 1980. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск. С. 5—6.
- Жукова Т. И., Пескова Т. Ю.*, 1999. Реакция крови бесхвостых амфибий на пестицидное загрязнение // Экология. № 4. С. 288—292.
- Исаева Е. И., Вязов С. О.*, 1997. Общая оценка иммунного статуса // Экологическое состояние бассейна р. Чапаевка в условиях антропогенного воздействия: Биологическая индикация. Тольятти. С. 292—296.
- Предтеченский В. Е., Боровская В. М., Марголина Л. Т.*, 1950. Лабораторные методы исследования. М.: Медгиз. 504 с.
- Сюзюмова Л. М., Гребенникова С. И.*, 1978. Особенности эритропоза у личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск. С. 176—187.
- Сюзюмова Л. М., Гребенникова С. И.*, 1987. Особенности крови у сеголеток остромордой лягушки в зависимости от продолжительности личиночного развития, сроков жизни на суше и сезонных изменениях активности // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск. С. 52—55.
- Тарасенко С. Н.*, 1981. Гематологические аспекты адаптаций озерной лягушки к экстремальным условиям промышленного загрязнения среды // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 129—130.
- Хамидов Д. Х., Акилов А. Т., Турдыев А. А.*, 1978. Кровь и кроветворение у позвоночных животных. Изд-во «Фан» УзССР. 168 с.
- Чернышева Э. В., Старостин В. И.*, 1994. Периферическая кровь лягушек рода *Rana* как тест-система для оценки загрязнения окружающей среды // Известия РАН. Сер. биол. № 4. С. 656—660.
- Щупак Е. Л.*, 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск. С. 36.
- Berger L., Smielowski J.*, 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia — Reptilia. V. 3. P. 145—151.
- Elkan E.*, 1976. Pathology in the amphibia // Physiology of the amphibia. Academic Press, Inc. V. 3. P. 273—312.
- Fournier M., Robert, Salo H. M., Dautremepuits C., Brousseau P.*, 2005. Immunotoxicology of amphibians // Applied Herpetology. № 2. P. 297—309.
- Manning M. J., Horton J. D.*, 1982. RES structure and function of the Amphibia // The Reticuloendothelial System: a Comprehensive Treatise. New York; London: Plenum Press. V. 3. P. 393.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ, РАЗМЕР ГЕНОМА И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У ТРИТОНОВ ГРУППЫ *Lissotriton vulgaris*

Д. В. Скоринов^{1,2}, С. Н. Литвинчук², Л. Я. Боркин¹, Ю. М. Розанов²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург

GENETIC DIFFERENTIATION, GENOME SIZE AND MORPHOLOGICAL VARIATION IN NEWTS OF THE *Lissotriton vulgaris* GROUP

D. V. Skorinov^{1,2}, S. N. Litvinchuk², L. J. Borkin¹, J. M. Rosanov²

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

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

Lissotriton vulgaris and *L. montandoni* from the *L. vulgaris* group well differ by allozymes and morphological characters. Genetic data demonstrated the most distant position of *L. v. lantzi* among subspecies of *L. vulgaris*. Based on allozymes, two Turkish subspecies *L. v. kosswigi* и *L. v. schmidlerorum* were closely related, while they well differed by genome size and external morphology. Also, the Transylvanian *L. v. ampelensis* was most similar to *L. v. vulgaris* according to allozymes, having evident differences in genome size and morphological characters. The similarity of the samples of *L. vulgaris* from Ukrainian Transcarpathians to *L. v. vulgaris* was expressed in genome and secondary sexual features in males. However, morphometrically, these samples were intermediate between *L. v. vulgaris* and *L. v. ampelensis*. That may reflect former gene exchange existed between these subspecies. Several populations of *L. v. vulgaris* inhabited the forest-steppe zone on the species' range edge, were characterized by smaller size.

Обыкновенный тритон, ранее относимый к роду *Triturus*, распространен на большей части Европы, на западе Сибири, в северо-западной части Турции и на Кавказе. Он входит в род *Lissotriton* Bell, 1839, который состоит из пяти видов (García-París et al., 2004). Три из них было предложено объединить в группу *L. vulgaris* (Arntzen, Sparreboom, 1989; Macgregor et al., 1990). В нее входят обыкновенный тритон *L. vulgaris* (Linnaeus, 1758) и два наиболее близких к нему вида: карпатский тритон, *L. montandoni* (Boulenger, 1880), а также нитеносный тритон, *L. helveticus* (Razoumovsky, 1789), широко распространенный в Западной Европе.

Сейчас, как правило, у *L. vulgaris* выделяется 7 подвидов (Raхworthy, 1990). Это — номинативный *L. v. vulgaris* (Linnaeus, 1758), итальянский *L. v. meridionalis* (Boulenger, 1882), балканский *L. v. graecus* (Wolterstorff, 1905), кавказский *L. v. lantzi* (Wolterstorff, 1914), трансильванский *L. v. ampelensis* (Fuhn, 1951), а также турецкие *L. v. kosswigi* (Freitag, 1955) и *L. v. schmidlerorum* (Raхworthy, 1988). Большую часть ареала населяет но-

минативный подвид. Остальные подвиды распространены, в основном, на южной окраине видового ареала (рис. 1). Исключение составляет только *L. v. ampelensis*, населяющий Трансильванию в Румынии. Внутривидовая систематика *L. vulgaris* и границы распространения его подвидов до сих пор вызывают дискуссию (Schmidtler, Schmidtler, 1983; Arntzen, Sparreboom, 1989; Котенко и др., 1999; Schmidtler, Franzen, 2004). Целью нашей работы было изучение изменчивости и родственных связей, как между подвидами обыкновенного тритона, так и видами группы *L. vulgaris*.

Для изучения морфологической изменчивости было изучено 7 параметров головы и 7 параметров тела, характеризующих размеры туловища, конечностей и хвоста, у 1471 особи *L. vulgaris* и 49 особей *L. montandoni*. Оба вида хорошо отличались друг от друга. Многомерный (канонический) анализ показал, что среди подвидов *L. vulgaris* хорошо обособляются три группировки (рис. 2, 3). Первую составляет *L. v. lantzi*, вторую — *L. v. ampelensis* с частью соседних выборок *L. v. vulgaris* из Украинского Закарпатья, третью — все остальные выборки *L. v. vulgaris*. Среди последних три (из Ростовской области, Молдавии и п. Минай в Украинском Закарпатье) занимали особое положение, характеризуясь более мелкими размерами и светлой окраской. По-видимому, это связано с обитанием в лесостепных биотопах, где они были собраны. Ранее уже было отмечено, что южные и наиболее засушливые территории населяют *L. vulgaris* с более мелкими размерами тела. Полагают, что это связано с более ранним достижением половой зрелости (Raxworthy, 1988).

Помимо морфометрических параметров, нами были проанализированы вторичные половые признаки у самцов, которые, как правило, ис-



Рис. 1. Распространение *L. vulgaris* с указанием мест сбора.

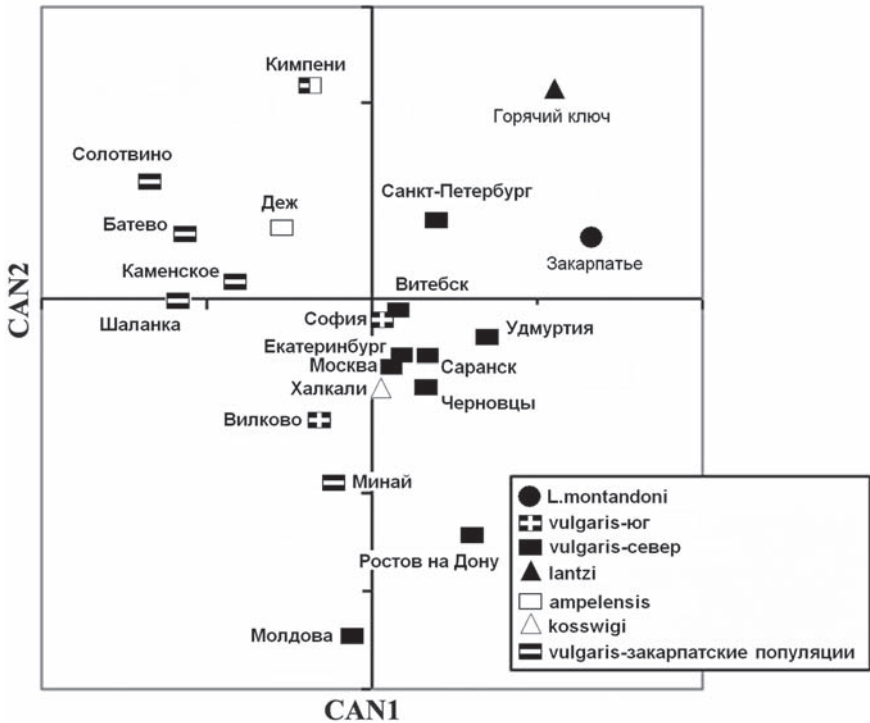


Рис. 2. Распределение центроидов, соответствующих выборкам самцов *Lissotriton vulgaris*, по двум каноническим функциям, вычисленным с помощью дискриминантного анализа.

пользуются для диагностики подвидов *L. vulgaris* (Raxworthy, 1990). К ним относятся высота спинного гребня, степень его зубчатости, наличие хвостовой нити и спинно-боковой складки. По этим признакам *L. v. vulgaris*, *L. v. lantzi* и *L. v. schmidlerorum* отличаются от *L. v. ampelensis*, *L. v. graecus*, *L. v. meridionalis* и *L. v. kosswigi*. В первой группировке перечислены подвиды, имеющие относительно высокий зубчатый гребень, но лишённые хвостовой нити и спинно-боковой складки. Подвиды из второй имеют низкий, незубчатый гребень, хвостовую нить и спинно-боковую складку. Любопытно, что два других близких вида группы *L. vulgaris* (*L. montandoni* и *L. helveticus*) имеют признаки, характерные для второй (более южной) группировки подвидов *L. vulgaris*. Некоторые особи из закарпатских популяций *L. vulgaris* по этим признакам занимают промежуточное положение между номинативным и трансильванским подвидами (но ближе к номинативному). Это, возможно, указывает на обмен генами, ранее осуществлявшийся между этими подвидами в данном регионе.

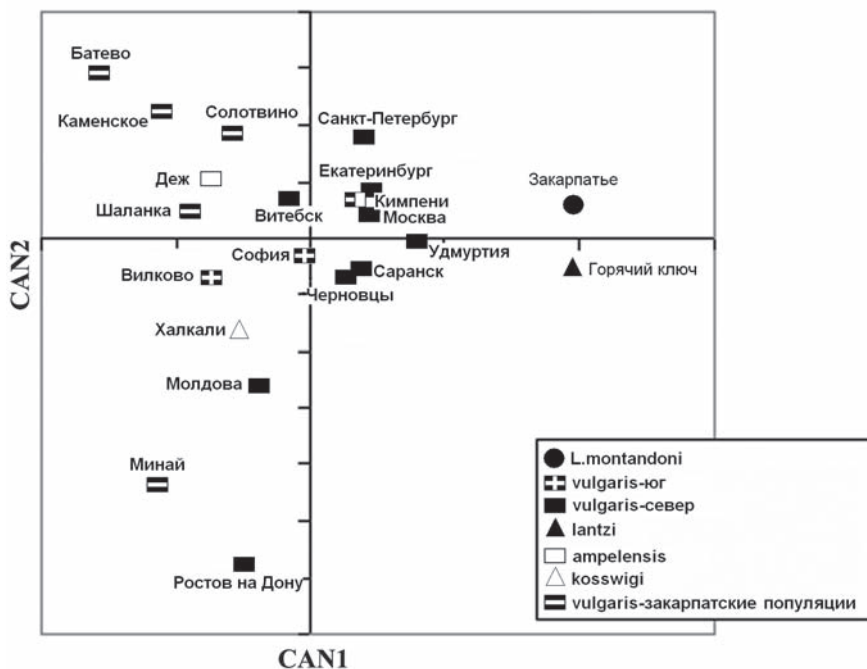


Рис. 3. Распределение центроидов, соответствующих выборкам самок *Lissotriton vulgaris*, по двум каноническим функциям, вычисленным с помощью дискриминантного анализа.

Изучение размера генома (количество ядерной ДНК) у представителей группы *L. vulgaris* было начато нами еще в 1988 году. Всего было изучено 12 особей *L. helveticus*, 59 *L. montandoni*, 472 *L. v. vulgaris*, 80 *L. v. lantzi*, 44 *L. v. ampelensis*, 42 *L. v. kosswigi*, 8 *L. v. schmidtlerorum* и 11 *L. v. graecus*. Измерения производились методом проточной ДНК-цитометрии (Borkin et al., 2001; Litvinchuk et al., 2004). Обыкновенный тритон характеризовался наибольшим размахом изменчивости (среднее 57.70 ± 2.08 , размах 54.59—65.40 пг), намного перекрывающим изменчивость размера генома у нитеносного (57.05 ± 0.65 , 56.12—57.85 пг) и карпатского (59.63 ± 0.65 , 58.19—60.77 пг) тритонов (рис. 4, 5).

В пределах вида *L. vulgaris* по содержанию ядерной ДНК можно выделить следующие геномные группировки (Litvinchuk et al., 2005). Первая группировка включает только номинативный подвид (включая популяцию из Украинского Закарпатья), который имеет наименьшее количество ядерной ДНК (56.73 ± 0.63 , 54.59—59.37 пг). Вторую группировку образуют *L. v. ampelensis* (58.59 ± 0.59 , 57.13—60.12 пг) и тритоны из европейской части Стамбула (58.12 ± 0.36 , 57.11—58.84 пг). Последние по внешним морфологическим признакам были промежуточными между *L. v. vulgaris* и

L. v. kosswigi. В третью группировку входит лишь *L. v. schmidlerorum* (60.00 ± 0.66 , 59.54—61.03 пг). Четвертая группировка состоит из трех подвидов, характеризующихся наибольшими значениями размера генома: *L. v. kosswigi* (62.65 ± 0.40 , 57.12—63.05 пг), *L. v. graecus* (62.29 ± 0.96 , 60.71—63.54 пг) и *L. v. lantzi* (62.86 ± 0.69 , 61.81—65.40 пг). Последний подвид, таким образом, имеет самый большой геном в пределах вида *L. vulgaris* и группы в целом.

Изучение аллозимной изменчивости проводилось при помощи электрофореза белков в вертикальном 7—8%-ном полиакриламидном геле в различных буферных системах. Нами изучено 25 особей *L. montandoni* и

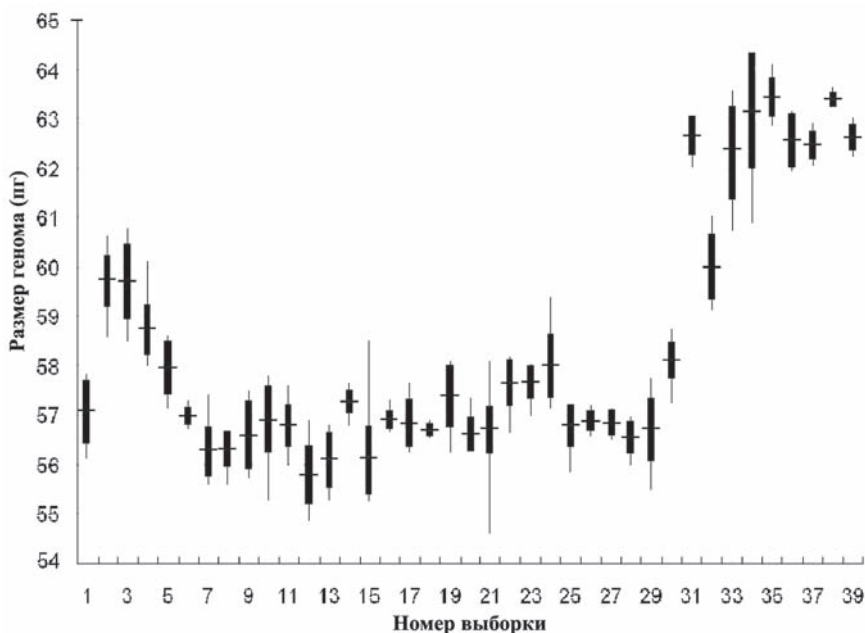


Рис. 4. Распределение размера генома у представителей группы *Lissotriton vulgaris*. *L. helveticus*: 1 – Париж; *L. montandoni* (Украина): 2 – Львовская обл., 3 – Закарпатская обл.; *L. v. ampelensis* (Румыния): 4 – Деж, 5 – Регин; *L. v. vulgaris* × *L. v. ampelensis*: 6 – Кимпени (Румыния); *L. v. vulgaris*: 7 – Солотвино, 8 – Шаланка, 9 – Чинадиево, 10 – Мукачево, 11 – Батево (7 – 11: Закарпатская обл., Украина), 12 – Измаил, 13 – Вилково (12 – 13: Одесская обл., Украина), 14 – Кишинев (Молдова), 15 – Львовская обл. (Украина), 16 – оз. Зминичко, 17 – оз. Букумир (16 – 17: Черногория), 18 – Вологодская обл., 19 – Псковская обл., 20 – Новгородская обл., 21 – Санкт-Петербург, 22 – Калининградская обл., 23 – Ростовская обл., 24 – Белгородская обл., 25 – Московская обл., 26 – Ярославская обл., 27 – Свердловская обл., 28 – Удмуртия, 29 – Мордовия (18 – 29: Россия); *L. v. kosswigi* (Турция): 30 – Халкали, 31 – оз. Абант; *L. v. schmidlerorum*: 32 – Караджабей (Турция); *L. v. graecus*: 33 – Донья Локань (Черногория); *L. v. lantzi*: 34 – оз. Малая Рица (Абхазия), 35 – Веселое, 36 – Глебовка, 37 – Псебай (35 – 37: Краснодарский край), 38 – Ходжох (Адыгея), 39 – Ставрополь (35 – 39: Россия).

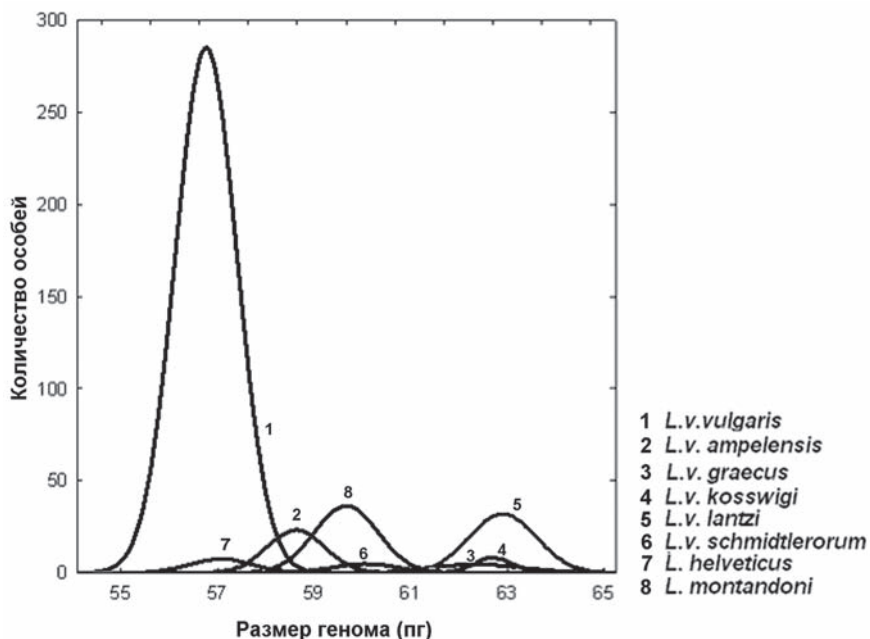


Рис. 5. Изменчивость размера генома (пикограммы; нормальное распределение) в группе *Lissotriton vulgaris*.

193 особи пяти подвидов *L. vulgaris* (*L. v. vulgaris*, *L. v. lantzi*, *L. v. kosswigi*, *L. v. schmidlerorum* и *L. v. ampelensis*). Из 15 изученных локусов 6 оказались инвариантными. На основе полученных данных были рассчитаны генетические дистанции (Nei, 1978) и построена UPGMA-дендрограмма (рис. 6).

Наибольшие генетические различия были обнаружены между *L. montandoni* и *L. vulgaris* (среднее значение $D_{Nei78} = 0.24$). Среди подвидов обыкновенного тритона наибольшие различия ($D = 0.15$) отмечены между *L. v. lantzi* и другими подвидами, а одна из его пяти выборок (г. Горячий Ключ, Краснодарский край) наиболее сильно отличалась от других выборок своего же подвида ($D = 0.05$). Следующую ветвь образуют два турецких подвида (*L. v. kosswigi* и *L. v. schmidlerorum*), различия между которыми были невелики ($D = 0.03$). Генетическая дистанция между турецкими и двумя оставшимися подвидами (*L. v. vulgaris* и *L. v. ampelensis*) была равна 0.10. Трансильванский подвид (*L. v. ampelensis*) оказался самым близким к номинативному подвиду ($D = 0.02$). Такой низкий уровень различий по аллелимам не позволяет четко идентифицировать трансильванский подвид при помощи этого метода.

Среди изученных выборок уровень полиморфности локусов (P) довольно сильно варьировал. Самые высокие значения ($P = 20\text{—}34\%$) оказа-

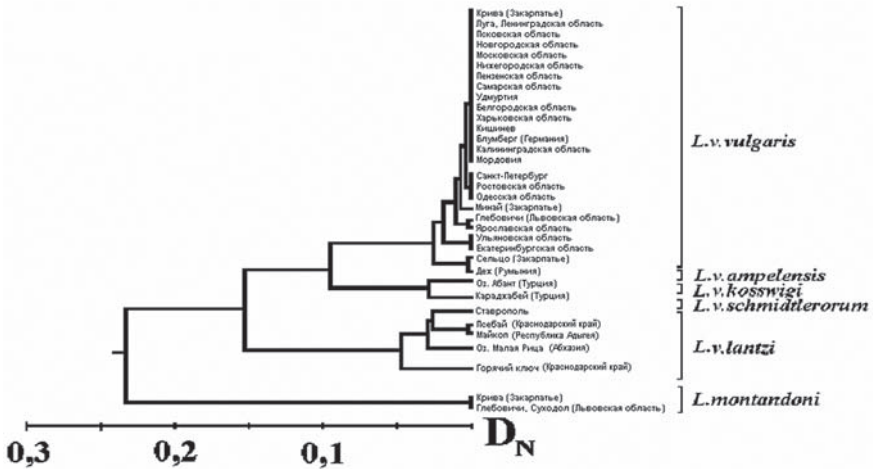


Рис. 6. UPGMA дендрограмма генетического сходства (Nei, 1978) между популяциями *L. vulgaris* и *L. montandoni*.

лись у кавказского подвида ($P = 34\%$ в выборке из озера Малая Рица в Абхазии), а самые низкие у *L. v. kosswigi* ($P = 7\%$) и *L. v. vulgaris* ($P = 7\text{—}27\%$; 7% в выборках из Нижегородской области и Екатеринбурга). Полиморфность локусов у карпатского тритона *L. montandoni* имела средние значения ($P = 20\text{—}27\%$). Наиболее полиморфными оказались локусы G6PDH-1, LDH-1 и MDH-1.

Согласно молекулярной калибровке, полученной на островных представителях рода *Cynops* (Hayashi, Matsui, 1988), время дивергенции между видами *L. vulgaris* и *L. montandoni* может быть оценено примерно как 3.1—4.6 млн. лет. Кавказский *L. v. lantzi* обособился от остальных подвидов *L. vulgaris* около 2.0—2.9 млн. лет назад. Оба турецких подвида, с одной стороны, и трансильванский и номинативный подвиды, с другой, дивергировали около 1.0—1.4 млн. лет назад. Наименьшее время расхождения продемонстрировали *L. v. ampelensis* и *L. v. vulgaris* (0.3—0.4 млн. лет). Эти оценки несколько ниже полученных другими авторами. Так, согласно данным по секвенированию митохондриальной ДНК (Babik et al., 2005), три наиболее удаленных друг от друга подвида *L. v. lantzi*, *L. v. kosswigi* и *L. v. graecus* обособились около 2.8—5.2 млн. лет назад. По аллозимным данным (Rafinski et al., 2001), время дивергенции между *L. v. ampelensis* и *L. v. vulgaris* составляет около 1.1—1.6 млн. лет.

Таким образом, полученные нами молекулярные данные показывают, что внешнее сходство самцов трех подвидов *L. v. lantzi*, *L. v. vulgaris* и *L. v. schmidtlerorum* по вторичным половым признакам (высокий и зубчатый спинной гребень, нет хвостовой нити и спинно-боковой складки) мо-

жет быть результатом параллельной эволюции, так как эти подвиды относятся к разным эволюционным линиям *L. vulgaris*.

В заключение заметим, что выводы о таксономическом статусе географически изолированного *L. v. lantzi* в большой степени зависит от выбора той или иной концепции вида. С точки зрения филогенетической (эволюционной) концепции вида, этот кавказский подвид, показывающий наибольшую обособленность от других подвидов по молекулярно-генетическим признакам, мог бы рассматриваться как самостоятельный вид.

Авторы искренне признательны коллегам за помощь в проведении лабораторных работ, полевых исследований, а также предоставление материалов. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 05-04-48403), гранта президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-4212.2006.4) и Центра коллективного пользования «Материаловедение и диагностика в передовых технологиях».

- Котенко Т. Л., 1999. Земноводні та плазуни // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. Київ. С. 139—144.
- Arntzen J. W., Sparreboom M., 1989. A phylogeny for the Old World newts genus *Triturus*: biochemical and behavioural data // J. Zool. Lond. № 219. P. 645—664.
- Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailović J., Cogălniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov A., Garsia-Paris M., Arntzen W., 2005. Phylogeography of two European newt species — discordance between mtDNA and morphology // Molecular Ecology. V. 14. P. 2475—2491.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D., 2001. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia — Reptilia. Leiden. V. 22. № 4. P. 387—396.
- García-París M., Montori A., Herrero P., 2004. Amphibia: Lissamphibia. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales. 639 p. (Fauna Ibérica. Vol. 24).
- Hayashi T., Matsui M., 1988. Biochemical differentiation in Japanese newts, genus *Cynops* (Salamandridae) // Zool. Sci. V. 5. P. 1121—1136.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., 2004. Intra- and interspecific genome size variation in hynobiid salamanders of Russia and Kazakhstan: determination by flow cytometry // Asiatic Herpetological Research. Berkeley. V. 10. P. 282—294.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V., Khalturin M. D., Džukić G., Kalezić M. L., Mazanaeva L. F., 2005. Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of eastern Europe: genome size, allozymes, and morphology // Ananjeva N., Tsinenko O. (Eds.). Herpetologia Petropolitana. St. Petersburg. P. 57—60.
- Nei M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 70. P. 3321—3323.
- Macgregor H. C., Sessions S. K., Arntzen J. W., 1990. An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions // J. evol. Biol. № 3. P. 329—373.

- Rafinski J., Cogălniceanu D., Babik W., 2001. Genetic differentiation of the two subspecies of the smooth newt inhabiting Romania, *Triturus vulgaris vulgaris* and *T. v. ampelensis* (Urodela, Salamandridae) as revealed by enzyme electrophoresis // *Folia biologica*. Kraków. V. 49. № 3—4. P. 239—245.
- Raxworthy C. J., 1988. A description and study of a new dwarf subspecies of smooth newt, *Triturus vulgaris*, from western Anatolia, Turkey // *J. Zool. Lond.* V. 215. P. 753—763.
- Raxworthy C. J., 1990. Review: a review of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) subspecies, including an identification key // *Herpetological Journal*. V. 1. P. 481—492.
- Schmidtler J. J., Schmidtler J. F., 1983. Verbreitung, Ökologie und innerartliche Gliederung von *Triturus vulgaris* in den adriatischen Küstengebieten (Amphibia, Salamandridae) // *Spixiana*. München. Bd. 6. № 3. S. 229—249.
- Schmidtler J. F., Frantzen M., 2004. *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) — Teichmolch // Böhme W (Hrsg.). *Handbuch der Reptilen und Amphibien Europas*. Wiebelsheim: Aula. Bd. 4/2B. P. 847—967.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСТРОМОРДЫХ ЛЯГУШЕК (*Rana arvalis*) ИЗ ХАРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ ПО ОТНОСИТЕЛЬНЫМ РАЗМЕРАМ НОГ И ГОЛОВЫ

М. В. Строилов

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина

MORPHOMETRIC VARIATION OF THE MOOR FROG (*Rana arvalis*) IN KHARKIV OBLAST (EASTERN UKRAINE)

M. V. Stroilov

V. N. Karazin Kharkiv National University

Morphometric variation of 20 characters was studied in the 3 samples of *Rana arvalis* Nilsson, 1842 from Eastern Ukraine (Kharkivskaja oblast, Kharkiv district), representing two forms by difference the relative legs length. Both forms with relatively longer or shorter legs were founded in same all samples. There are no reasons to recognized *R. arvalis* with relatively long-legs from Kharkivskaja oblast as *R. a. wolterstorffi*. Long-legged frogs studied by us do not belong to another ecological or geographical form except by the nominal form. Variability at the head size which is not correlated with legs length was found.

Остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) — широкоареальный полиморфный вид. Определение подвидов *R. arvalis* по морфометрическим признакам затруднено в связи с перекрытием значений диагностических признаков разных форм, наличием переходных морфотипов и клинальной изменчивостью. Одна из проблем описания внутривидовой изменчивости *R. arvalis* связана с выяснением ареала подвида *R. a. wolterstorffi* Fejervary, 1919, типовой территорией которого является Будапешт. Эта длинноногая форма остромордых лягушек распространена в Западной Украине, в бассейне Дуная и на Юго-Востоке Европы (Babik, Rafinski, 2000). Однако различные авторы неоднократно находили длинноногих особей, определявшихся как *R. a. wolterstorffi*, весьма далеко от этих регионов — например, в долине Днепра, в окрестностях Харькова, в низовьях Дона (Кузьмин, 1999 и др.). Предположение о столь обширном регионе симпатрии *R. a. wolterstorffi* и номинативного подвида *R. a. arvalis* представляется парадоксальным. Иное решение этой проблемы предлагает Коцержинская, которая изучала разнообразие остромордых лягушек в Украинском Полесье (Kotserzhynska, 2005). Она сделала заключение, что длинноногая и коротконогая формы являются не географическими подвидами, а экологическими формами, связанными с разными местообитаниями. Так, предполагается, что длинноногая форма заселяет степи и сосновые леса около больших рек, а коротконогая форма занимает территорию лиственных лесов от России до степной зоны Украины.

В связи с изложенным, исследование изменчивости *R. arvalis* в Харьковской области на границе лесостепной и степной зон представляет несомненный интерес.

В нашей работе морфометрически изучено 3 выборки остромордых лягушек, состоящие из половозрелых особей, пойманных на нересте в дневное время (табл. 1). Морфометрическое описание проводили на фиксированных в спирто-формалиновой смеси особях. Измерения проводили штангенциркулем с точностью считывания показаний 0.1 мм, результаты вносили в соответствующие графы листа индивидуального описания лягушек, а затем переносили в базу данных, созданную с помощью пакета Statistica for Windows.

Для определения относительной длины ног использовали качественный тест, при котором заднюю ногу вытягивали вперед вдоль туловища. Если сустав между голенью и дополнительной голенью оказывался при этом впереди конца рыла, лягушку считали длинноногой, в противоположном случае — коротконогой. Из табл. 1 видно, что во всех выборках присутствуют как коротконогие, так и длинноногие особи, причем доля первых выше среди самок, а вторых — среди самцов.

В табл. 2 приведена общая морфологическая характеристика изученных выборок, причем данные приведены по отдельности для двух форм и обоих полов.

При сравнении длинноногих и коротконогих лягушек из других частей ареала ряд авторов зарегистрировал значимую связь относительной длины ног с некоторыми признаками и пропорциями. К их числу относятся D. г. о., D. г. н., L. о., Sp. p.; L./T.; T./Sp. p., L. с./Lt. с.; L. с./L. о., T./C. i., L./(F+T.) (Babik, Rafinski, 2000; Kotserzhynska, 2005). Чтобы определить, проявляются ли эти связи на материале из Харьковской области, мы провели дисперсионный анализ, рассматривая влияние коротконогости или длинноногости на все использованные нами метрические признаки, а также на указанные выше пропорции. Пол лягушек и их принадлежность к той или иной выборке рассматривались как коварирующие переменные.

Таблица 1. Происхождение и состав изученных выборок *Rana arvalis*.

Выборки	Самки			Самцы		
	коротконогие	длинноногие	всего	коротконогие	длинноногие	всего
Окр. пос. Лесное 50°07' N, 36°17' E	29	1	30	4	21	25
Ольховая балка 50°10' N, 36°19' E	18	3	21	6	13	19
Добрая балка 50°06' N, 36°20' E	14	8	22	7	3	10
Всего	63	12	75	16	37	53

Из метрических признаков с относительной длиной ног значимо связана только *D. r. n.* ($p = 0.015$). Кроме того, с рассматриваемым полиморфизмом значимо связаны такие соотношения, как *L./T.* ($p = 0.041$), *L./(F+T.)* ($p = 0.024$), *L./T.*, *L./(F+T.+C. s.)* ($p = 0.012$) и *L./C. s.* ($p = 0.011$). Наконец, мы зарегистрировали связь полиморфизма по относительной длине ног с индек-

Таблица 2. Морфометрические признаки и характеристика изученных остромордых лягушек (суммарно для трех выборок). Для каждого признака указано среднее значение и стандартная ошибка среднего ($m \pm e$).

Морфометрические признаки	Самки		Самцы	
	коротконогие	длинноногие	коротконогие	длинноногие
<i>L.</i> Длина тела	54.7±0.58	51.98±1.56	57.91±1.02	57.22±0.69
<i>L. c.</i> Длина головы	17.0±0.16	16.73±0.42	17.94±0.37	17.74±0.24
<i>Lt. c.</i> Ширина головы	16.7±0.23	15.81±0.63	17.11±0.36	17.03±0.21
<i>D. r. n.</i> Расстояние от роstrума до ноздри*	2.4±0.05	2.48±0.11	2.62±0.10	2.85±0.07
<i>D. r. o.</i> Расстояние от роstrума до глаза*	6.2±0.07	6.00±0.21	6.68±0.16	6.71±0.09
<i>Sp. n.</i> Расстояние между ноздрями*	2.7±0.05	2.72±0.12	2.88±0.11	3.04±0.08
<i>D. n. o.</i> Расстояние от ноздри до глаза	1.7±0.11	1.63±0.09	1.73±0.15	1.76±0.15
<i>L. o.</i> Длина глаза	5.4±0.07	5.08±0.16	5.69±0.12	5.69±0.10
<i>Lt. p.</i> Ширина века	2.9±0.06	2.65±0.11	3.17±0.09	3.08±0.08
<i>Sp. p.</i> Расстояние между веками	3.9±0.08	3.79±0.19	4.22±0.15	3.93±0.09
<i>L. tum.</i> Длина барабанной перепонки	3.6±0.07	3.24±0.14	3.59±0.10	3.70±0.09
<i>F.</i> Длина бедра	29.1±0.28	28.09±0.88	31.40±0.66	31.75±0.39
<i>T.</i> Длина голени	29.2±0.28	28.26±0.88	32.11±0.69	32.22±0.45
<i>C. s.</i> Длина вторичной голени	16.1±0.18	15.79±0.50	17.96±0.40	17.93±0.24
<i>C. i.</i> Длина внутреннего пяточного бугра	2.3±0.06	2.23±0.12	2.67±0.07	2.75±0.06
<i>D. p.</i> Длина первого пальца	5.9±0.07	5.60±0.15	6.31±0.17	6.41±0.09

* — признак достоверно связан с

сом T./Sp. p. ($p = 0.032$), который принимает более высокие значения у длинноногой формы.

Кроме того, с рассматриваемым полиморфизмом значимо связаны такие соотношения, как L./T. ($p = 0.041$), L./(F.+T.) ($p = 0.024$), L./T., L./(F.+T.+C. s.) ($p = 0.012$) и L./C. s. ($p = 0.011$). Наконец, мы зарегистрировали связь полиморфизма по относительной длине ног с индексом T./Sp. p. ($p = 0.032$), который принимает более высокие значения у длинноногой формы. Впрочем, однозначной зависимости относительной длины ног, определяемой по качественному тесту, от значения морфометрических признаков не обнаружено (рис. 1). Вероятно, на результат качественного теста влияет не только длина тела и отделов задней конечности, но также положение и подвижность суставов.

Кроме того, в ходе изучения изменчивости остромордых лягушек из Харьковской области нами зарегистрирован полиморфизм, выраженный даже более отчетливо, чем полиморфизм по относительной длине ног. Он касается относительного размера головы, Lt. c. \times L. c./L. (рис. 2). Разделение на крупноголовую и мелкоголовую формы выражено как у самок, так и у самцов. Сходные распределения наблюдаются и по другим признакам, связанным с размерами головы (L. o.; Sp. p.). Крупно- и мелкоголовость практически не связаны с полиморфизмом по коротко- и длинноногости. Пред-

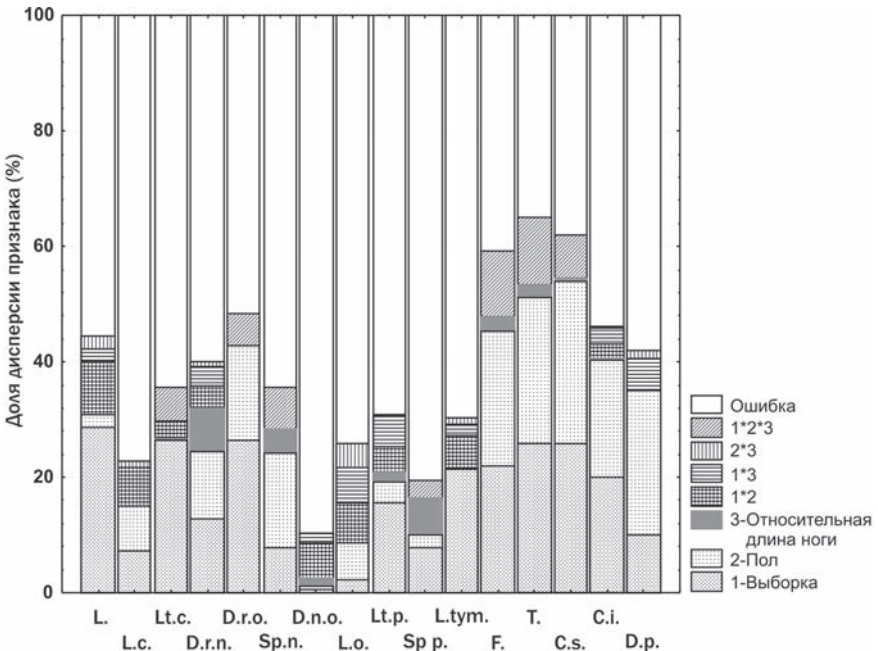


Рис. 1. Взаимосвязь коротконогости и длинноногости лягушек, определяемой по качественному тесту, с отношением длины тела к сумме длин бедра и голени.

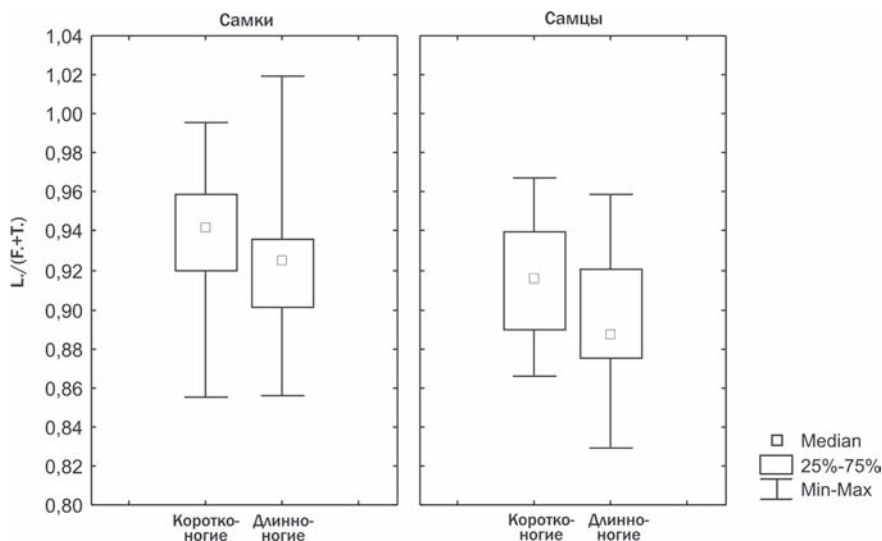


Рис. 2. Распределение изученных лягушек по относительному размеру головы и длине тела. Гистограммы для относительного размера головы построены для самок и самцов независимо.

положение об их связи с возрастом лягушек нуждается в дополнительной проверке.

Итак, в результате нашей работы на территории Харьковской области зарегистрирован полиморфизм остромордых лягушек по относительной длине ног. Длинноногие и коротконогие формы встречаются в одних и тех же местообитаниях. Мы не нашли никаких оснований для рассмотрения длинноногих лягушек из изученного региона в качестве представителей *R. a. wolterstorffi* или особой экологической формы. Морфометрические признаки, по которым, по данным других авторов, отличаются длинноногая и коротконогая формы остромордых лягушек в иных частях ареала, слабо связаны с длинноногостью или коротконогостью лягушек из Харьковской области. Зарегистрирован полиморфизм остромордых лягушек по относительному размеру головы, не коррелирующий с полиморфизмом по относительной длине ног.

Автор выражает искреннюю благодарность А. В. Коршунову, Т. С. Фоменко, М. А. Кравченко и Д. А. Шабанову за помощь в сборе и обработке материала, Д. А. Шабанову — за организацию данной работы и участие в интерпретации ее результатов, а также В. Г. Ищенко за методические рекомендации.

- Кузьмин С. Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.
- Babik W., Rafinski J., 2000. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe // J. Zool. Syst. Evol. Research. V. 38. P. 239—247.
- Kotserzhynska I., 2005. Habitat variation in *Rana arvalis* of Northeastern Ukraine // Herpetologia Petropolitana. P. 215—217.

РОЛЬ ГРУППЫ В ЖИЗНИ ЛИЧИНОК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Г. С. Сулова

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

THE IMPORTANCE OF GROUP IN A LIFE HISTORY OF ANURA LARVAE

G. S. Surova

Moscow State University, Biological faculty

Significance of different types of aggregations of *Bufo bufo* and *Rana temporaria* tadpoles was studied in the pond. The motor activity of individuals in con- and heterospecific groups was intensify taken account in lab. Both species use social aggregations for thermoregulation. Toad tadpoles form shoals with directed arrangement of individuals to intensify their motor activity and possibly to transfer signals about population state in the pond. We found that both species could discriminate con- and heterospecific tadpoles.

Экологические исследования на разных группах животных показали, что действие многих средовых факторов преломляется через взаимодействия особей в группах (Шилов, 2001). Известно, что личинки бесхвостых амфибий регулярно образуют различного рода агрегации. Вассерсуг (Wassersug, 1973) выделял простые и социальные агрегации (скопления). Первые основаны на таксисах (абиотических или биотических), вторые — на взаимном привлечении особей. Если присутствие соседей не безразлично особи, то в группе она должна вести себя иначе, чем в изоляции. В данной работе мы поставили целью сравнить поведение, основанное на особенностях двигательной активности головастика двух видов бесхвостых амфибий: серой жабы (*Bufo bufo* L.) и травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) в естественных условиях и в эксперименте, при изолированном содержании и в группах.

Исследования проводили в Подмоскowie на двух водоемах, площадью около 1000 м². Один заселен жабой, другой — лягушкой. Численность головастика в прудах учитывали площадками-сетками (см. Сулова, 1990). Определяли суточную ритмику образования скоплений, их размер и скорость перемещения. Измеряли температуру внутри скоплений и вне их на расстоянии 10—15 см в 2—3 точках. Для экспериментов брали случайные выборки головастика из водоемов. Дно аквариумов размером 40 × 20 × 30 см расчерчивали на 36 квадратов 4 × 4 см, уровень воды был 5 см. Головастики помещались в аквариум на 5 минут для акклиматизации, следующие 5 мин. отмечали квадраты, по которым перемещалась особь и время остановок. Высчитывали длину пройденного пути (сантиметры) и долю времени, затраченного на активное плавание (в %). В эксперименте 1 наблюдения

проводили за одиночным головастиком и за индивидуумом в группе из 30 особей своего вида (по 5 повторностей). В эксперименте 2 — за одиночным головастиком и за индивидуумом в группе из 30 особей своего (конспецифики) и чужого вида (гетероспецифики) (по 10 повторностей). Перед каждым новым наблюдением воду и головастики меняли.

Полевые наблюдения. Скопления головастика у обоих видов образуются по мере прогревания воды вдоль всей береговой линии, а затем и в ее толще. В любое время дня агрегации от нескольких десятков до тысяч особей могут образовываться на источниках пищи (водных растениях, трупах беспозвоночных, богатых детритом участках дна). Этот тип скопления легко идентифицируется по грызущим движениям ротового аппарата. Скопления такого же масштаба образуются в течение дня на прогреваемых мелководьях. Головастики в них обычно малоподвижны или нерегулярно перемещаются от периферии к центру. В предметаморфозных скоплениях головастики держатся в течение целого дня у кромки берега, а на ночь уплывают в глубину пруда. Для этих агрегаций характерна привязанность к определенному месту на мелководье в течение нескольких дней вплоть до выхода всех сеголеток на сушу. Причины образования описанных скопления достаточно очевидны.

Помимо этих типов агрегаций, у обоих видов существуют скопления из многих сотен особей, собирающихся в толще воды без видимых причин. Они сохраняются от 10 минут до часа и более и могут иногда перемещаться как целое образование. Особи здесь постоянно перемещаются вверх и вниз: захватывают воздух с поверхности воды, ныряют в глубину и поднимаются обратно. Таких скоплений в зависимости от погоды может быть от 2—3 штук до нескольких десятков на водоем. Состав их непостоянен. У *R. temporaria* в них иногда собирается до 80% населения водоема, а суммарная их площадь составляет всего 1.5% от всей площади пруда. Соответственно плотность особей здесь на два порядка выше, чем в среднем по водоему (10.0 и 0.09 шт./л). Измерения температуры в течение нескольких суток показали, что эти скопления имеют выраженную терморегуляционную функцию: в пасмурные дни температура в скоплении выше, чем в окружающей воде, а в солнечные, напротив, ниже в среднем на 2—4°C. Очевидно, постоянное перемещение особей от поверхности в глубину создает конвекционные токи воды. Это оптимизирует местные температурные условия и улучшает аэрацию.

У личинок серой жабы имеется еще один тип скопления, не встречающийся у лягушек — стаи. В них особи располагаются параллельно и рядом друг с другом, и вся стая перемещается как единое целое в одном направлении. Одновременно таких стай в пруду может быть одна или несколько. Стая может достигать 12 метров в длину и 0.5 м в диаметре. В ней собирается практически все население водоема (до 96 тысяч особей). Состав стаи непостоянен. Головастики в стае перемещаются со средней скоростью 3.4

см/сек, а плавающие поодиночке — 2.4 см/сек ($N = 10$, $p = 0.005$). То есть, стая существенно повышает способность головастика к перемещению.

Лабораторные эксперименты. Сразу оговоримся, что из-за небольшого числа повторностей различия в полученных результатах не везде значимы, но тенденции в изменении поведения прослеживаются очень ясно. В эксперименте 1 у головастика серой жабы оба параметра двигательной активности изменяются одинаково: наибольшие значения наблюдаются у одиночных особей, а в группе они снижаются в два с половиной раза (соответственно длина пути с 425.6 до 156.0 см, доля времени активного плавания с 52.8 до 17.7%). У головастика травяной лягушки наблюдается противоположная тенденция: наименее активны одиночные головастики, в присутствии соседей, как длина пути, так и время активности существенно повышаются (соответственно 85.6—255.2 см и 11.3—31.7%). То есть, присутствие соседей своего вида влияет на головастика жаб и лягушек противоположным образом. Сравнение параметров активности одиночных головастика показало, что длина пути у личинок жабы почти в 5 раз больше, чем у лягушек ($p = 0.016$).

Во втором эксперименте при помещении головастика жабы к соседям своего вида результаты были сходны с описанными выше: в группе длина пути снижалась в полтора раза (от 142.3 до 94.9 см), но время плавания изменялось не существенно (от 57.6 до 44.5%). Это говорит о том, что головастики жабы в группе плавают гораздо медленнее, становятся менее активными. Параметры активности головастика лягушки при помещении их к конспецификам практически не изменяются (время активности 37.8 и 34.0% соответственно), чуть снижается длина пути (от 87.7 до 60.9 см). То есть помещение в свою группу не оказывает на их поведение практически никакого влияния. При помещении головастика в группу чужого вида значение параметров двигательной активности практически не изменяется по сравнению с одиночным содержанием ни у личинок жабы, ни у лягушки: в группе гетероспецификов длина пути равна 141.2 см у жаб и 92.4 см у лягушек; время активности соответственно 59.7% и 36.8% (сравни с данными выше). Это говорит о том, что, по крайней мере, личинки жаб хорошо различают окружающих их соседей: снижают активность перемещений в своей группе и не реагируют на гетероспецификов. Личинки лягушек достаточно индифферентны в обоих случаях. Межвидовое сравнение показывает, что время активного плавания у головастика жаб больше, чем у лягушек: значимые различия получены для одиночных головастика ($p = 0.023$), для групп конспецификов ($p = 0.029$) и гетероспецификов ($p = 0.002$). По длине пройденного пути наблюдается похожая тенденция.

Наши наблюдения за поведением головастика травяной лягушки и серой жабы в естественных водоемах показывают, что им свойственны как простые, так и сложные биосоциальные скопления. Следование простейшим таксисам (пищевому, температурному, кислородному и т. п.) может

привести к формированию агрегаций, как результату простой суммы индивидуальных ответов на градиенты среды. Перемещения особей в таких скоплениях не согласованы друг с другом и не приводят к появлению у группы новой функции. Описанные нами типы объединений особей с согласованными движениями у травяной лягушки и серой жабы относятся к скоплениям более высокого статуса — социальным агрегациям со взаимозависимым поведением особей (Wassersug, 1973). В качестве причин, объясняющих образование неполяризованных социальных агрегаций у разных видов, обычно выдвигают эффективность набора тепла большой массой темных особей или согласованность движений хвостов при добычании пищи (Weiswenger, 1975). Нами выделена еще одна функция неполяризованных скоплений — активная регуляция температурного режима. Вертикальное перемещение особей в скоплении, создающее направленные токи воды, требует активного координированного взаимодействия членов группы. Подобное поведение описано для стаек рыб в стоячих прогреваемых водоемах, где велика вероятность перегрева и заморозов (Герасимов, 1983).

Для личинок жаб характерно существование скоплений-стай с направленной ориентацией особей и небольшим индивидуальным расстоянием между соседями. Это образует мобильную структуру, способную к быстрому перемещению в пространстве и легкому маневру. Образование подобных стай у *Anura* обычно связывают с избеганием хищников (Altig, Christensen, 1981; Spieler, Linsenmair, 1999; Richardson, 2001). Однако в исследованном нами пруду хищных рыб нет. Личинки хищных насекомых (жука-плавунца окаймленного (*Dytiscus marginatus*) и крупных стрекоз (р. *Aeshna*)) встречаются в единичных экземплярах. Поэтому пресс хищников нельзя считать сколько-нибудь существенным. Можно предположить, что подобные организованные стаи со взаимозависимым поведением головастиков дают им информацию о состоянии населения данного водоема. Для стайных видов рыб замечено (Герасимов, 1983), что присутствие особи в группе значительно снижает уровень потребления кислорода и делает ее поведение более спокойным. Аналогичная тенденция у головастиков жаб наблюдается в наших экспериментах. Мы думаем, что экспериментально обнаруженные нами различия в двигательной активности головастиков (снижение уровня активности в группе у жабы и его незначительные изменения в группе у лягушки) отражают различную способность этих видов к организации внутрипопуляционных объединений — скоплений или стай. Наши опыты с группами гетероспецификов показали хорошую способность головастиков различать личинок своего и чужого вида и соответственно менять поведение. Способность личинок к образованию агрегаций с определенной пространственно-этологической структурой должно иметь существенное адаптивное значение в условиях естественных водоемов.

Работа выполнена при поддержке «Программы поддержки научных школ» грант НШ — 1825.2003.4 и гранта РФФИ № 05-04-48701-а.

- Герасимов В. В., 1983. Эколого-физиологические закономерности стайного поведения рыб // М.: Наука. 125 с.
- Сурова Г. С., 1990. Действие хищников на личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в естественных условиях // Зоол. журн. Т. 69. № 10. С. 86—97.
- Шулов И. А., 2001. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.
- Altig R., Christensen M., 1981. Behavioral characteristics on the tadpoles of *Rana heckscheri* // J. Herpetol. V. 5. № 2: P. 151—154.
- Beiswenger R. E., 1975. Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, *Bufo americanus* // Herpetologica. V. 31. P. 222—233.
- Richardson J. M. L., 2001. A comparative-study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators // Behavioral Ecology. V. 12. № 1. P. 51—58.
- Spieler M. L., Linsenmair K. E., 1999. Aggregation behavior of *Bufo maculatus* tadpoles as an antipredator mechanism // Ethology. V. 105. № 8. P. 665—686.
- Wassersug R. J., 1973. Aspects of social behavior in anuran larvae. // Evolutionary biology of the Anurans. Vial, J. L., Eds. University of Missouri Press, Columbia. P. 273—298.

ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ЧЕРЕПАХИ В ПРИАМУРЬЕ

В. Т. Тагирова, Н. Н. Яценко

Дальневосточный государственный гуманитарный университет, Хабаровск

PROBLEMS OF CONSERVATION OF THE CHINESE SOFT-SHELLED TURTLE IN THE RUSSIAN FAR EAST

V. T. Tagirova, N. N. Yatsenko

Far Eastern State Humanitarian University, Khabarovsk

This paper presents data on conservation of the Chinese soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis*, a Red data book species (Red data book of the former USSR, RF, Khabarovsk and Primorsky Territories in the Amur River basin). The first author collected these data since 1966 during field explorations, questioning of local people and experts of various levels. It is stressed that there are few main places of natural reproduction of this species, which are concentrated in the Gassi Lake basin (the Nanai District of the Khabarovsk Territory), in the Khanka Lake basin (Khankaiski District of the Primorsky Territory) and in some parts of the Bidzhan River in the Jewish Autonomous Oblast. The concern is expressed that the number of the Chinese soft-shelled turtles in the Russian waters is decreased faster than it is studied. Some conservation methods, including artificial keeping and breeding are discussed.

Основная задача этой работы — осветить проблемы сохранения дальневосточной черепахи в бассейне реки Амур; привлечь как можно шире слои населения к делу сохранения уникального «краснокнижного» вида. В Приамурье есть все условия поддержания численности ее как в природных, так и в искусственных условиях. Важно, чтобы к проблемам сохранения черепахи были привлечены работники государственных служб.

Дальневосточная черепаха (*Pelodiscus sinensis* Wiegmann, 1835), один из интереснейших представителей герпетологической фауны Приамурья, остается малоизученным. Имеющаяся информация в большинстве случаев не дает объективного представления о состоянии популяции. Одна из причин — не предпринимались попытки инвентаризации популяции силами ведомств, ответственных за сохранение редких видов. Желания отдельных исследователей определить численное состояние поголовья ограничиваются относительно небольшими участками ее ареала. В настоящей работе представлены сведения, накопленные с 1966 г. путем личного сбора фактических данных в экспедиционных условиях, доверительного опроса и анкетирования местных жителей и специалистов разных уровней.

Основной ареал дальневосточной черепахи на территории России сосредоточен в водах амурского бассейна в пределах среднего и частично ниж-

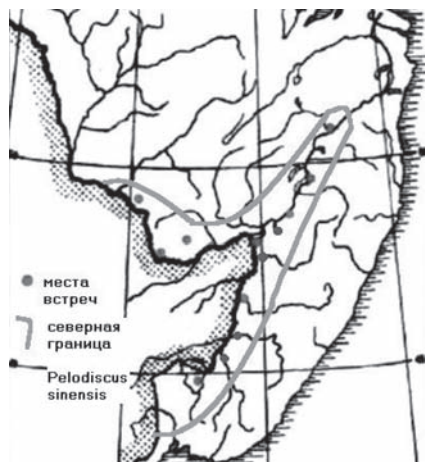


Рис. 1. Ареал и места встреч дальневосточной черепахи

него течения Амура, от устья реки Горин (севернее г. Комсомольск-на-Амуре) на северо-востоке до восточных границ Амурской области на западе (Тагирова, 1997; Adnagulov, Oleinikov, 2006) (Рис. 1). Границы летнего распространения четко не выражены, крайние точки ареала по летним встречам считать за ареальные не целесообразно: зимовку в холодных водах севернее Нанайского района и западнее восточных границ Амурской области данный вид не выдерживает. Основные места естественного воспроизводства на юге Российского Дальнего Востока сосредоточены в бассейнах озер Гасси (Нанайский район Хабаровского края), Ханка (Ханкайский район Приморского края) и в некоторых участках реки Биджан Еврейской автономной области. В других местах прибрежной части Амура и Усури гнездование нерегулярное.

В 1960-х годах в бассейне Амура особи разного возраста встречались более или менее равномерно, концентрируясь в отдельных местах. В 1990-е годы встречи стали спорадическими: иногда до 3—5 особей на километр береговой линии, отсутствуя в большинстве случаев на многих километрах. С июня по сентябрь черепахи выходят на прибрежную полосу песчаных, песчано-галечных или песчано-глинистых пляжей. Численность черепахи в бассейне реки Амур по сравнению с 1960-ми годами сократилась примерно в 6—8 раз.

На советско-китайском симпозиуме в 1989 г. (Тагирова, 1989) внесены предложения о совместной охране черепахи в пограничных водах рек Усури, Амура и озера Ханка. Положительно то, что в 1994 г. в Приморском крае организован Ханкайский заповедник. В том же году на реке Усури на одной параллели с Большехехцирским заповедником на территории КНР образован заповедник «Санджан» («Трехречье») площадью 198 тыс. га (сообщение директора Большехехцирского заповедника С. В. Спиридонова). Он состоит из трех зон: основной, буферной и опытного участка. Основная зона находится на абсолютно заповедном режиме. Трансграничный режим заповедников строится на контрактной основе. Договор о сотрудничестве заключался на 2001—2005 гг. Возможна дальнейшая пролонгация контракта до 2010 г.

Так сложилось, что пограничная река Усури облавливается китайскими рыбаками любыми средствами лова, в том числе мелкочейными се-

тями, выгребающими почти всю «живность», в том числе не только взрослых, но и молодых черепах.

В российских водах сокращение численности дальневосточной черепахи превысило уровень ее изучения. Может случиться, что, не войдя в фармакопею, черепаха исчезнет. От того, что данный вид числится в Красных книгах СССР, РСФСР, РФ, Хабаровского и Приморского краев, положение не улучшается. Никто еще не понес штрафных санкций за ее истребление. Необходимы радикальные меры охраны этого уникального вида.

В целях сохранения черепахи на территории Большехехцирского заповедника в 1970—1980-е годы нами проводились наблюдения, количественные учеты; расчищались песчаные пляжи от последствий наводнений; строились ограждения для сохранения кладок от хищных птиц и всеядных ворон, зверей и др. С 1990-х гг. заходы черепах редки. Большехехцирский заповедник — единственный в Хабаровском крае, в водах которого может постоянно обитать дальневосточная черепаха. На данной территории необходима программа и строгий режим слежения за ее состоянием.

В 1974—1988 гг. благодаря творческому соглашению Большехехцирского заповедника с кафедрой зоологии Хабаровского государственного педагогического института (с 2005 г. — Дальневосточный государственный гуманитарный университет) такой мониторинг проводился. По решению научно-технических советов дальневосточных заповедников и непосредственно Большехехцирского заповедника с 1986 г. был заложен водоем для искусственного содержания и возможного разведения черепахи (Тагирова, 1986; Тагирова, Макаров, 1991). Начатый эксперимент получил всестороннюю поддержку специалистов-герпетологов ведущих научных учреждений страны (ЗИН АН СССР, ЦНИЛ Главохоты РСФСР, НИИ Охраны природы и др.) и широкой биологической общественности. Строительство экспериментального водоема следует не только продолжить, но и усовершенствовать: создать систему прудового хозяйства по воспроизводству, нагулу для обеспечения роста, развития и, особенно, зимовки.

Наблюдения за состоянием и выживанием дальневосточной черепахи в неволе на протяжении 20 лет (1986—2006 гг.) дали положительные результаты (Тагирова и др., 1994). Молодые черепахи, выращиваемые в неволе, могут успешно существовать в естественных условиях и, следовательно, возможен выпуск в реку по достижении определенного возраста.

В Хабаровском крае особо охраняемые природные территории (ООПТ) занимают площадь 6.5%. Из них на долю заповедников приходится 2.1%, заказников Федерального значения — 1.6%, заказников краевого значения — 2.3%. Памятники Природы (ПП) составили 0.3% (Баскаков, Макаров, 1998). В составе ООПТ охраняемая территория по черепахе составляет только 0.1%. Из трех заповедников общей площадью 212 тыс. га только в водах Большехехцирского возможно круглогодичное пребывание дальневосточной черепахи. В воды Комсомольского и Болоньского заповедников

ее заходы ориентировочно возможны. Об одной из находок половозрелой самки в озере Болонь-Оджал (с 1997 г. — Болоньский заповедник) сообщал А. Т. Булдовский (1936), ссылаясь на данные сотрудников гидробиологической экспедиции 1933 г. По анкетным данным и сообщениям сотрудников заповедника, отмечались заходы черепахи до границы Комсомольского заповедника (до устья реки Горин).

Положительную роль в сохранении черепахи способны играть заказники. Предположительны заходы в летний период в озеро Удыль (с 1988 г. — заказник Федерального значения), о чем писал А. Т. Булдовский (1936). Возможны заходы ее и в воды краевого заказника Бобровый, охватывающего территорию трех административных районов Хабаровского края: Нанайского, Хабаровского и имени С. Лазо (устьевые части рек Немпту, Мухен, Обор). Из Памятников природы краевого значения надежное состояние пока сохраняется в озере Гасси. В озере Хумми Комсомольского района ее заходы нерегулярны, о чем сообщал Ф. Р. Штильмарк (1973), опросные сведения. Местом летнего обитания могут служить некоторые небольшие озера, обозначенные как ботанические ПП. В Хабаровском районе — Подковное и Цветочное (Уссурийский остров и окрестности села Улика-Павловка), в районе имени С. Лазо — озеро Кривое (окрестности села Невельское); озера Птичье, Цветочное, Бархатное в окрестностях села Шереметьево Вяземского района и озеро Лончаково в Бикинском районе. В этих озерах может пребывать черепаха в период подъема уровня воды в бассейне Амура и его притоков. Здесь не создаются условия для размножения и зимовки.

По дальневосточной черепахе следует создать проект для настоящих и долгосрочных исследований на территории Хабаровского края и обязать руководство Большехехцирского заповедника взять под свою ответственность судьбу этого уникального вида, для чего пригласить специалистов для ведения исследований и поддержания контроля за мониторингом ее состояния. Возможно создание филиала Большехехцирского заповедника на озере Гасси и прилежащих водоемах, о чем отмечено в резолюции Герпетологической конференции (Ташкент, 1985). В постановлении научной конференции третьего съезда герпетологического общества имени А. М. Никольского (октябрь 2007 г.) отмечено (пункт 6): «Продолжить мониторинг популяции дальневосточной черепахи на Нижнем Амуре, в т. ч. в Большехехцирском заповеднике и на оз. Гасси (Хабаровский край) с целью организации мероприятий по охране вида».

Предлагаемые меры охраны черепах: 1) Объявить места обитания, выхода черепах на прибрежную часть строго контрольными и непосещаемыми людьми; 2) Ввести трехмесячник охраны черепахи на период ее размножения (июнь — август); 3) Разослать анкеты по районам и в самые отдаленные населенные пункты с целью рекогносцировки на предмет обитания и численного состояния данного вида; 4) Привлечь общеобразова-

тельные школы, средние и высшие учебные заведения биологического и экологического профиля вести мониторинг с мая по сентябрь; 5) Данные по мониторингу (строго подконтрольные) должны поступать в администрацию поселка, района, города; 6) Необходимо «краснокнижному» виду иметь своего хозяина, отвечающего за «здоровье» вида; дальневосточная черепаха имеет большие перспективы служить на благо людей; 7) Разработать «Проект сохранения дальневосточной черепахи на северных пределах ее распространения»; 8) Государственным Комитетам по охране окружающей среды Хабаровского и Приморского краев взять под контроль проблему сохранения дальневосточной черепахи на юге российского Дальнего Востока.

В условиях Приамурья есть возможности для искусственного содержания и разведения дальневосточной черепахи, о чем указывал в свое время А. Т. Булдовский (1935). Такой территорией могут стать бывшие или настоящие рыбопродуктивные прудовые хозяйства. При финансовой поддержке важно организовать тот стабильный Центр-совет из специалистов, который мог бы поставить на определенный уровень охранительную работу по черепахе и другим гидробионтам (рыбы, земноводные, моллюски и др.); расширить возможности изучения и охраны черепахи, ввести мониторинг за ее состоянием.

Кафедра зоологии Дальневосточного государственного гуманитарно-университета располагает достаточно высокой квалификацией научного потенциала и при материальном обеспечении способна провести все необходимые мероприятия для сохранения дальневосточной черепахи на юге Дальнего Востока.

Баскаков В. Е., Макаров Ю. М., 1998. Особо охраняемые природные территории Хабаровского края. Хабаровск. 16 с.

Булдовский А. Т., 1935. Программа для исследования промысловой уссурийской черепахи // Вестник ДВ филиала АН СССР. Владивосток. № 12. С. 109—119.

*Булдовский А. Т., 1936. О биологии и промысловом использовании уссурийской (амурской) черепахи *Amyda taakii* (Brandt) // Труды ДВ филиала. Владивосток. Т. 1. С. 62—102.*

Тагирова В. Т., 1986. Современное состояние дальневосточной черепахи и экспериментальные работы по ее сохранению и разведению // Первое Всесоюзное совещ. по пробл. зоокультуры. М. С. 158—161.

Тагирова В. Т., 1989. Состояние пресноводной черепахи на советском Дальнем Востоке и проблема создания охраняемых территорий // Геология и экология бассейна реки Амур. Советско-китайский симпозиум: тезисы докладов. Ч. 3 (2). Благовещенск. С. 78—79.

Тагирова В. Т., 1997. Пресмыкающиеся Хабаровского края. Хабаровск. 88 с.

Тагирова В. Т., Макаров Ю. М., 1991. Опыт создания водоема для искусственного разведения дальневосточной черепахи // Дичефермы и зоопитомники. М. С. 48—56.

- Тагирова В. Т., Широкова Л. Г., Ахапкина А. Ю.*, 1994. Дальневосточная черепаха: опыт лабораторного содержания // Съезд сведущих людей Д. Востока. Хабаровск. С. 74—78.
- Штильмарк Ф. Р.*, 1973. Наземные позвоночные Комсомольского-на-Амуре заповедника и прилежащих территорий // Вопросы географии. Хабаровск. № 11. С. 30—124.
- Adnagulov E. V., Oleinikov A. Yu.*, 2006. On the distribution and ecology of amphibians and reptiles in the south of the Russian Far East // Russian Journal of Herpetology. V. 13. № 2. P. 101—116.

СТРАТЕГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ЗМЕЙ ВЫСОКОГОРЬЯ КАВКАЗА

Б. С. Туниев

Сочинский национальный парк

HIGH MOUNTAIN SNAKE'S REPRODUCTION STRATEGY IN THE CAUCASUS

B. S. Tuniyev

Sochi National Park

Possibility of pregnancy saving in the hibernation period and possibility to bring posterity after a year from the last coupling are unique lines in reproduction strategy of high-mountain snakes of Caucasus. These characteristics were purchased by *Pelias dinniki* and *Natrix natrix* in a Glacial period during autochthonic development in the upper belts of mountains.

Большой Кавказ, протянувшийся на 1200 км, характеризуется ярко выраженной высотной поясностью ландшафтов и биоты. Для всей горной страны характерно широкое развитие высокогорья. Высокогорный рельеф состоит преимущественно из водоразделов, горных хребтов и участков склонов, которые превышают 1800 м н. у. м. Уклоны, как правило, превышают 25°, а вертикальное расчленение достигает 750 м/км.

Климат является одним из основных факторов, определяющих природные особенности. Основными климатообразующими факторами рассматриваемого региона являются солнечная радиация, циркуляция атмосферы и характер подстилающей поверхности. В формировании климата исследуемой территории важную роль играет рельеф, под влиянием которого видоизменяется циркуляция воздушных масс.

Климатические изменения могут обнаруживаться по-разному, однако важнейшими показателями являются распределение твердых и жидких осадков, а также приземной температуры воздуха. Поэтому основными метеорологическими показателями, которым уделено наибольшее внимание в данном сообщении, являются температурный режим исследуемой территории и режим осадков.

Регулярные метеорологические наблюдения на исследуемой территории начали проводиться с 1891 г. Всего же в различные периоды времени только на территории Большого Сочи действовало до пятидесяти метеорологических станций и постов (на рис. 1 показаны 35 из них).

Среднегодовое значение температуры воздуха в высокогорье составляет 3.9°C (рис. 2), а влажность воздуха 75%. В высокогорье отмечается самая низкая изменчивость температуры, как между соседними месяцами, так и сутками. Зима характеризуется устойчивыми морозами без потепления в дневную часть суток. Абсолютный максимум наблюдался в июле 1957 года

и составил 29°C, абсолютный минимум в январе 1932 года — минус 29°C (Рыбак, 2006).

Здесь преобладают твердые осадки, а устойчивый снежный покров сохраняется более полугода (190 дней на станции Ачишко) (рис. 3), в отдельных местах снег лежит круглый год. Средняя высота снежного покрова достигает 482 см. Даже в малоснежные годы снега выпадает до 2 м.

В подобных достаточно суровых условиях возможно обитание ограниченного числа видов змей. К облигатным ореофильным видам офидиофауны Большого Кавказа относятся *Pelias dinniki* и *Pelias lotievi*. Генезис ареала первого вида несет явные перигляциальные черты по всему Большому Кавказу, с максимумом цветового полиморфизма на западе (в пределах Краснодарского края, Республики Адыгея и Карачаево-Черкесской республики) и относительным однообразием окраски и рисунка в восточной цепочке изолированных популяций (от Карачаево-Черкесии до Дагестана).

Становление *Pelias lotievi* связано с ксерофитизацией Большого Кавказа в голоцене и экспансией в высокогорье ореоксерофитных ландшафтов, наблюдаемых в настоящее время главным образом на Центральном и Восточном Кавказе и лишь в виде небольших реликтовых фрагментов — на Западном Кавказе.

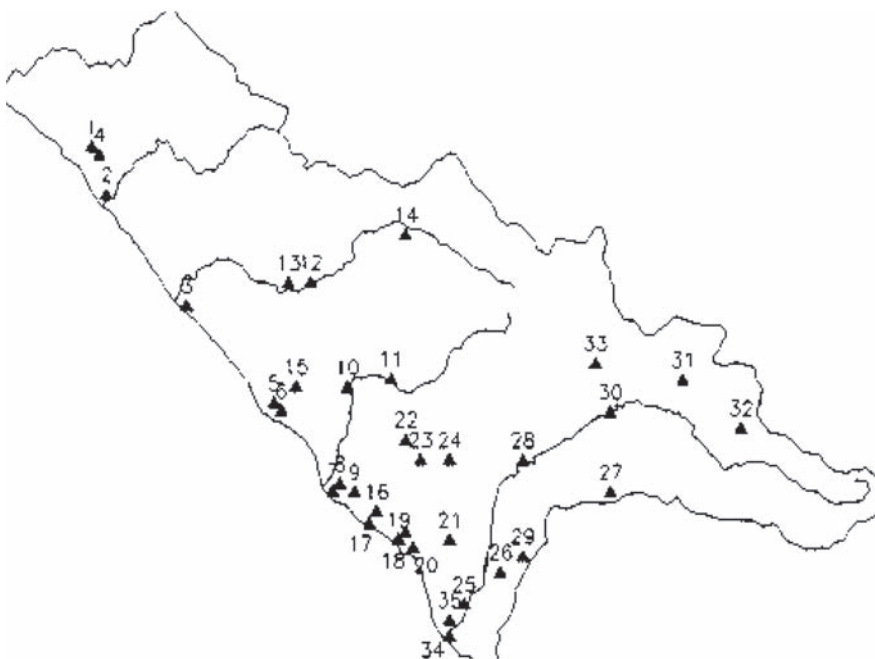


Рис. 1. Схема расположения гидрометеостанций и постов на территории Сочи.

К факультативным ореофильным видам змей Большого Кавказа по всему хребту относится *Coronella austriaca* — убиквист, широко распространенный от берега моря до высокогорья включительно, и на разных сегментах хребта возможно нахождение на границе среднегорья и высоко-

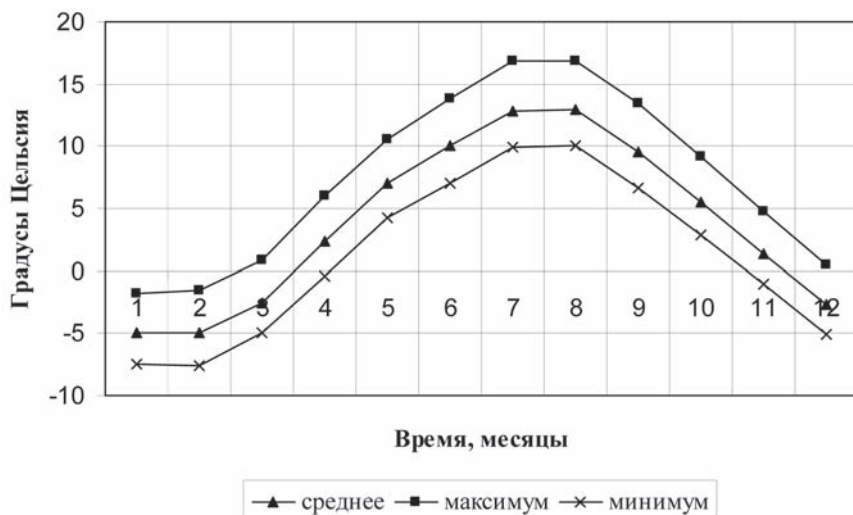


Рис. 2. Распределение многолетних среднемесячных температур в высокогорье Западного Кавказа (по МГС Ачишхо).

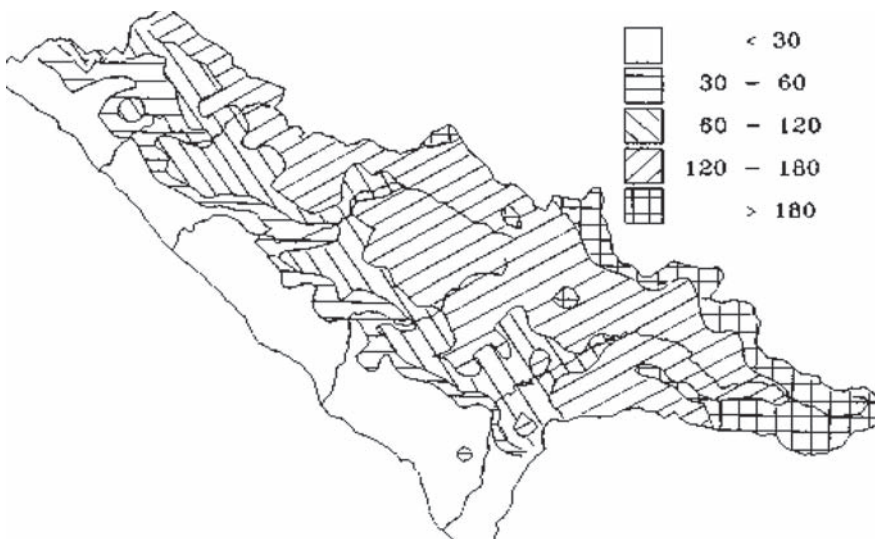


Рис. 3. Продолжительность залегания устойчивого снежного покрова.

горья таких видов, как *Natrix megalcephala*, *Elaphe hohenackeri* и *Coluber najadum*.

Понятно, что становление облигатных ореофилов в условиях высокогорья было направлено в первую очередь на выработку специфических стратегий размножения, как основных механизмов поддерживающих репродуктивную способность видов. Рассмотрим этот вопрос на примере *Pelias dinniki*.

По многолетним рядам наблюдений (более 30 лет), в высокогорье выход с зимовок *Pelias dinniki* происходит в последней декаде мая — первой половине июня, когда среднесуточная температура воздуха на поверхности почвы достигает +11°C. Продолжительность сезонной активности гадюк целиком зависит от погодных условий. На зимовку в субальпийском и альпийском поясах гор гадюки уходят во второй половине сентября. В пасмурную погоду летом змеи активны в течение всего светового дня при температуре воздуха выше +10°C. При температуре воздуха +8°C гадюки на поверхности не отмечены. Соответственно, в норме рождение молодых у *Pelias dinniki* как в природе, так и при содержании беременных самок в террариуме отмечается в конце августа — начале сентября.

Однако, за более чем четверть века наблюдений у ряда беременных самок, отловленных в различных точках высокогорья Западного Кавказа, в террариуме отмечалось позднее рождение молодых: в последней декаде сентября — первой декаде ноября.

География популяций, в которых наблюдалось сверхпозднее рождение молодых, охватывает практически весь Западный Кавказ: вершина Хакудж

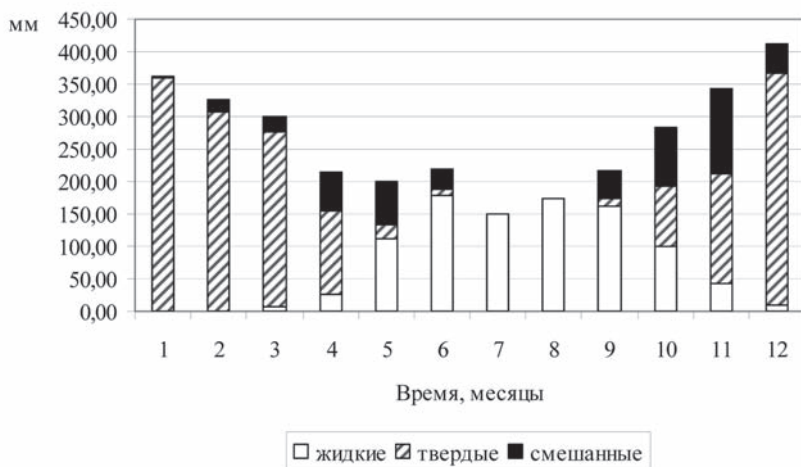


Рис. 4. Внутригодовое распределение различных типов осадков в высокогорье Западного Кавказа (по МГС Ачишхо).

на западном пределе ареала вида в Краснодарском крае; гора Оштен в высокогорном известняковом Фишт-Оштенском массиве в Республике Адыгея; хр. Аишха (так называется один из отрезков Главного Кавказского хребта) и оз. Кардывач в Краснодарском крае; хр. Каменный Клад в высокогорном массиве Арабика в Абхазии (табл. 1).

Среднесуточные температуры воздуха в этот период в природе колебались от 3 до 8°C. В середине сентября в высокогорье уже выпадает первый снег, а с середины октября залегает устойчивый снежный покров.

Понятно, что при отмеченных в высокогорье температурных условиях осенних месяцев и характера погодных условий самки гадюк в природе не имели возможности родить молодых в этот период и должны были уйти на зимовку беременными. В этой связи становятся понятными случаи встреч недавно рожденных сеголеток *Pelias dinniki* в природе в конце июня — начале июля (табл. 2).

Следует указать, что отмеченная способность самок *Pelias dinniki* перезимовывать беременными не несет массового характера, но, исходя из географии локалитетов и длительности рядов наблюдений, данная стратегия размножения отмечается регулярно. По-видимому, указания А. Т. Божанского (1982) на нахождение части меченых самок *Pelias dinniki* яловыми в следующий летний сезон наблюдений также относятся к рассматриваемому нами вопросу. Самки, дающие потомство в начале следующего лета, естественно, в спаривании не участвуют и остаются яловыми.

Другая интересная особенность в размножении высокогорных змей, отмеченная в условиях террариума — способность повторно приносить по-

Таблица 1. Поздние случаи рождения потомства *Pelias dinniki*.

Место обитания	Сроки рождения в террариуме	Температура воздуха в биотопе (°C)		
		Средняя	Максимум	Минимум
хр. Аишха	20 октября 1980	4	7	2
оз. Кардывач	20 октября 1988	4	7	2
г. Оштен	15 октября 1990	5	9	3
хр. Каменный Клад	24 сентября 2004	8	12	6
хр. Каменный Клад	26 сентября 2004	8	12	6
хр. Каменный Клад	28 сентября 2004	7.5	11	4
хр. Каменный Клад	30 сентября 2004	7.5	11	4
г. Хакудж	25 октября 2004	5	9	4
г. Хакудж	5 ноября 2004	3	7	0

Таблица 2. Ранние встречи новорожденных сеголеток *Pelias dinniki* на Западном Кавказе.

Место наблюдения	Дата встречи	Высота над у. м.
г. Люоб	10 июля 1982	1900
г. Амуко	25 июня 2001	1830
оз. Кардывач	5 июля 2004	1850

томство спустя год от последнего спаривания. Это наблюдалось нами при содержании в террариуме *Pelias dinniki* и *Natrix natrix persa*.

Две беременные самки *Pelias dinniki* были отловлены в июле 1988 г. в окрестностях оз. Кардывач, на высоте 1870 м н. у. м. В конце августа того же года в террариуме обе самки родили, соответственно, 5 и 7 сеголеток. Далее самки изолированно содержались в террариуме и в августе следующего года вновь принесли здоровое потомство, но отличающееся по количеству змей в помете — по 2 экземпляра.

Аналогичную картину мы наблюдали при содержании в террариуме самки *Natrix natrix persa*, отловленной в окрестностях Гукасяна в Армении. Животное было отловлено в июне на Армяно-Джавахетском нагорье, на высоте около 2000 м н. у. м., выше Арпиличского водохранилища. В июле самка отложила 13 яиц, из которых после инкубации появились сеголетки. На следующий год эта же самка, содержащаяся изолированно, вновь отложила 7 яиц, и все они оказались фертильными: после инкубации появились нормально развитые здоровые молодые змеи.

Возможность бессамцового размножения змей в высокогорье Кавказа может отражать либо наличие партеногенеза, либо длительного сохранения жизнеспособной спермы, либо задержку развития оплодотворенных яйцеклеток.

Партеногенез нами исключается, по крайней мере, для рассматриваемых видов, поскольку известно, что и *Pelias dinniki* и *Natrix natrix* — обоеполые виды с достаточно высокой плотностью популяций.

Без специального гистологического анализа невозможно ответить на вопрос, является ли рождение потомства без спаривания результатом сохранения спермы в организме самки, либо завершением развития оплодотворенных год назад при спаривании яйцеклеток.

Подобные адаптации известны также у тропических видов змей, плотность популяций которых, как правило, низка и возможность контактов затруднена. Механизмы соответствующих адаптаций змей высокогорий Кавказа вырабатывались в плейстоцене, когда главный покровный и сателитные маргинальные ледники раздробили единые ареалы предковых форм змей, населяющих Кавказ. Период освобождения от снегового покрова и в настоящее время крайне различен не только для отдельных участков, но и подвержен изменениям по годам. В плейстоцене эти характеристики несли еще более суровые черты и, соответственно, выход с зимовок и продолжительность активности крайне отличался для различных участков иногда в пределах площади одной микропопуляции. Таким образом, плотность популяций во времени искусственно занижалась и сроки фертилизации отдельных особей сдвигались за время активности, препятствуя фактическому контакту в равных физиологических состояниях.

В любом случае, и возможность сохранения беременности в период зимовки и способность приносить потомство без спаривания — уникальные

черты в стратегии размножения высокогорных змей Кавказа, приобретенные ими в гляциальный период в ходе автохтонного развития в верхних поясах гор.

Божанский А. Т., 1982. Экология кавказской гадюки в высокогорье // Научные основы охраны и рационального использования животного мира. М. С. 43—49.

Рыбак Е. А., 2006. Инвентаризационные и зоологические исследования Сочинского национального парка. Первые итоги первого в России национального парка / Ред. Туниев Б. С. М. С. 5—9.

ПИТАНИЕ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana ridibunda*) В МЕСТАХ СБРОСА МЕТАЛЛУРГИЧЕСКОГО КОМБИНАТА В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

А. С. Фоминых

Российский научно-исследовательский институт комплексного использования и охраны водных ресурсов, Екатеринбург

FEEDING OF A LAKE FROG (*Rana ridibunda*) IN SEWAGE DUMP AREAS OF METALLURGIC FACTORY IN WINTER

A. S. Fominyh

Russian Research Institute for Integrated Water Management and Protection, Yekaterinburg

Spreading of *Rana ridibunda* much farther of its original natural habitat was a result of thermal anomalies due to anthropogenous origin. This work took place in the suburbs of Nizhny Tagil — one of the biggest agglomerations of the Middle Ural area, where this species is non-indigenous. The research work was related to nutrition peculiarity of *R. ridibunda* in wintertime in technogenic landscape. The research work determined that as far as pond temperature allowed *R. ridibunda* was active in feeding. The selectivity in feeding was revealed, and great role in the process was given to Mollusca. Feeding process of two separate age groups in conditions of feed base lack results in sufficient closure of trophic spectrum: $I_{\lambda} \approx 0,98$.

Озерная лягушка (*Rana ridibunda*) является видом-интродуцентом в фауне Среднего Урала, появление которого стало возможным благодаря термальным аномалиям антропогенного происхождения (Большаков, Вершинин, 2005). Несмотря на ряд работ, посвященных экологии данного вида в Свердловской области (Вершинин, 1990; Иванова, 1995), многие вопросы остаются не охваченными. К списку таких вопросов относится и питание амфибий.

Исследования проводились в городе Нижний Тагил — крупнейшем индустриальном центре Урала, с 2004 по 2006 гг. на водоеме-отстойнике Нижнетагильского металлургического комбината (НТМК), расположенном в русле реки Малая Кушва.

Так как состав пищи амфибий зависит от наличия потенциальных жертв в данном месте, видовой состав донных беспозвоночных — макрообентоса — отбирался качественным отбором, по средствам обмыва погруженных в воду предметов (камни, палки), а также путем взмучивания донных грунтов с последующим обловом сачком. Состояние кормовой базы, численность и биомасса донных беспозвоночных определялись посредством количественного отбора при помощи циркулярного скребка.

Содержимое желудков изымали прижизненным способом (промыванием) (Писаренко, Воронин, 1976) и путем вскрытия желудков.

Особь, не ушедшие на зимовку, были выделены в две группировки: «сеголетки» и «не сеголетки». К группировке «сеголетки» относили особей, заканчивающих метаморфоз с октября месяца с размерами тела 20—35 мм. В группу «не сеголетки» были выделены особи, не ушедшие на зимовку с размерами 40—50 мм. Для оценки степени перекрывания трофических спектров применялся индекс сходства Мориситы: I_{λ} (Hurlbert, 1957).

Сброс сточных вод НТМК осуществляется в голову водоема-отстойника, расположенного на р. Малая Кушва. С выпуском поступают промышленные стоки с обжимного, доменного цехов, цеха проката широкополочных балок, ТЭЦ, конверторного производства и поверхностные сточные воды с промплощадки НТМК. Оценка фактического состояния пруда осветлителя показала, что водоем является значительно загрязненным. Помимо химического загрязнения сточными водами НТМК, водоем-охладитель испытывает постоянное термальное давление. Годовая динамика температурного режима водоема позволяет особям с размерами тела до 50 мм не уходить на зимовку.

Диета хищников зависит от наличия потенциальных жертв в данном биотопе. За все время исследования на водоеме-охладителе обнаружено 10 видов и таксонов ранга выше вида макробеспозвоночных. Данный результат говорит о качественном и количественном обеднении макробентоценоза из-за сильного загрязнения воды химическими веществами и воздействия повышенной температуры воды.

Как видно из табл. 1, основу питания составляют моллюски. В группе моллюсков обращает на себя внимание *Physa fontinalis* — не свойственный вид фауны Среднего Урала, который потребляется с иной пропорцией, не-

Таблица 1. Численность, биомасса и встречаемость в желудках макрозообентоса.

Таксоны	Численность, шт./0.1 м ²	Биомасса, мг/0.1 м ²	Встречаемость объектов в желудках амфибий, %
Oligochaeta			
<i>Stylodrilus herringianus</i>	324	527	9.1
Lumbriculidae (juv)	172	206	7.2
<i>Eiseniella tetraedra</i>	15	107	3.2
<i>Tubifex tubifex</i>	78	96	5.3
Hirudinea			
<i>Erpobdella octoculata</i>	1	34	2
Mollusca			
<i>Choanomphalus rossmaessleri</i>	3	11	4.6
<i>Lymnaea lagotis</i>	3	76	1
<i>Physa fontinalis</i>	3	4	67
Diptera, Chironomidae			
<i>Diamesa aberrata</i>	4	3	0.4
<i>Thienemannymia</i>	1	0.6	0.2

жели чем встречается в среде. Такая положительная избирательность питания данного вида, возможно, связана с его морфологическими и поведенческими особенностями. Объемная доля данного вида в питании озерной лягушки с октября месяца существенно возрастает. Напротив, представленные в рационе автохтонные виды моллюсков *Choanomphalus rossmaessleri* и *Lymnaea lagotis* значительной роли в диете амфибий не имеют. По устным сообщениям А. В. Леденцова, в водоеме-охладителе Верхнего Тагила с интенсивной термальной нагрузкой в зимний период озерная лягушка потребляет исключительно водных моллюсков.

Несмотря на высокую численность и биомассу представителей отряда Oligochaeta, содержание этих видов в желудках амфибий было незначительным. По всей вероятности, данный факт связан с роющим образом жизни этих животных и затруднением их отлова лягушками.

Содержание в желудках лягушек пиявок (Hirudinea) и личинок комаров (Chironomidae) ничтожно и встречается у единичных особей.

Таким образом, пока позволяют температурные условия водоема, *R. ridibunda* питается исключительно гидробионтами, что указывает на наличие у данного вида соответствующих поведенческих адаптаций. Диета лягушки включает всех животных, встречающихся в водоеме-отстойнике. Соотношение систематических групп в пище показало, что по численности доминируют моллюски, а все прочие группы животных представлены в гораздо меньшей степени. Выявлено резкое несоответствие состава животных в данном месте обитания и в питании лягушек, что подтверждает позиции других специалистов (Кузьмин, 1992), показывающих, что у амфибий непропорциональное потребление добычи со средой.

Вследствие различия в размерах потребителей одного вида следует ожидать отличия в питании внутривидовых группировок. Чем выше вариативность размеров потребителей, тем выше различия в питании внутривидовой группировки (Кузьмин, 1992).

Сходство диет выделенных группировок *R. ridibunda* «сеголетки» и «не сеголетки» оказалось высоким ($I_{\chi} \approx 0.98$). Изменения в питании между группировками были связаны с присутствием в диете «сеголеток» представителей семейства Chironomidae (5.2%), которые полностью игнорировались «не сеголетками» в связи с их небольшими размерами. И, наоборот, отсутствие в диете «сеголеток» Hirudinea (4.2%) обусловлено большими размерами тела животных.

Таким образом, сходство в таксономическом спектре питания двух группировок *R. ridibunda* связано с невысоким различием в размере потребителей, пищевой специализацией, т. к. доля поедания *P. fontinalis* высока в обеих группах, а также с видовым обеднением потребляемых жертв в водоеме.

- Большаков В. Н., Вершинин В. Л.*, 2005. Амфибии и рептилии Среднего Урала // Екатеринбург: УрО РАН. 124 с.
- Вершинин В. Л.*, 1990. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске // Экология. № 2. С. 67—71.
- Иванова Н. Л.*, 1995. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) интродуцированной в водоемы-охладители // Экология. № 6. С. 473—476.
- Кузьмин С. Л.*, 1992. Трофология хвостатых земноводных. Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука. 170 с.
- Писаренко С. С., Воронин А. А.*, 1976. Бескровный метод изучения питания бесхвостых амфибий // Экология. № 2. С. 106.
- Hurlbert S. H.*, 1957. The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 59. V. 1. P. 67—77.

ПРЕПОДАВАНИЕ КУРСА «ГЕРПЕТОЛОГИЯ» В ВУЗЕ: СОДЕРЖАТЕЛЬНЫЙ И МЕТОДИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ

В. Ф. Хабибуллин

Башкирский государственный университет, Уфа

TEACHING OF SUBJECT «HERPETOLOGY» IN HIGHER SCHOOL: THEMATIC AND METHODIC ASPECTS

V. F. Khabibullin

Bashkir State University, Ufa

Herpetology as the educational discipline is insufficiently developed in Russia. Unified program is lacking. Subject of lectures and methods of laboratory work widely varied. A single textbook on herpetology in Russian was published in 1961. We propose next parts of subject: history of herpetology; origin and evolution; diversity of recent fauna; morphology; ecology; significance in nature and for man; conservation. Practical works can base on regional herpetofauna.

Предмет «Герпетология» читается в качестве спецкурса на биологических факультетах классических университетов. По сравнению с другими разделами зоологической науки, например, энтомологией или ихтиологией, герпетология как учебная дисциплина разработана объективно слабее. В частности, нет единой программы, и преподаватели различных вузов самостоятельно разрабатывают данный курс, содержание, объем и структура которого могут существенно варьировать от вуза к вузу.

Обсудим три составляющие преподавания курса «Герпетология» в вузе: содержание лекционного курса, методика лабораторных (практических) занятий и учебно-методическое обеспечение.

Различия между объектами изучения — амфибиями и рептилиями — очень большие, поэтому логично рассматривать эти группы животных в рамках самостоятельных наук — батрахологии и герпетологии (в узком смысле). Однако по ряду причин (как исторических, так и научных, и даже организационно-методических) обе группы изучаются совместно в рамках единой дисциплины «Герпетология». Реально преподаватель при решении этой проблемы «двойственности» делает выбор: либо фактически прочитывает два отдельных более или менее самостоятельных курса под одной «шапкой», либо в большей степени комбинирует, особенно при рассмотрении таких разделов, как история герпетологии, роль в природе и значение для человека, вопросы охраны; разделы по биологии и экологии подаются в сравнительном аспекте.

Объем отдельных разделов может сильно варьировать: если у П. В. Терентьева (1961) акцент сделан на палеонтологию, то у Pough et al. (2001)

достаточно подробно изложена биология, а палеонтология и современное разнообразие даны относительно кратко (около 25% от объема учебника).

Ситуация с учебно-методическим обеспечением курса в России сложная. Единственный отечественный учебник «Герпетология» издан 45 лет назад (Терентьев, 1961); очевидно, что часть материала устарела. Вышедшее недавно небольшим тиражом учебное пособие В. И. Гаранина и А. В. Павлова (2001, 2002) общим объемом 50 страниц (для сравнения: в американском учебнике Rough et al., 2001 — более 600 страниц) освещает в основном лишь современное фаунистическое разнообразие амфибий и рептилий.

На английском языке имеется ряд качественных учебников и учебных пособий по герпетологии (Goin, Goin, 1962; Porter, 1972; Pianka et al., 1998; Rough et al., 2001; Zug et al., 2001 и др.). К сожалению, ни одно из этих изданий не переведено на русский язык. Отсутствие базового учебника затрудняет учебный процесс и препятствует качественному преподаванию: если нет официально утвержденного и рекомендованного учебника, то сложно требовать от студентов надлежащего знания материала; весь же объем курса преподавать на лекциях нереально. Понятно, что можно «выуживать» информацию из научной периодики, Интернета (в первую очередь, англоязычного сектора), но все это должно быть лишь «надстройкой» к базовому учебнику.

По содержанию курса мы предлагаем выделить следующие разделы: история герпетологии; происхождение и эволюция (включая краткий обзор основных вымерших форм); разнообразие современной фауны; строение (особенности организации); экология; роль в экосистемах и значение для человека; проблемы охраны.

Содержание лабораторных занятий, как правило, сводятся к ознакомлению с разнообразием современных форм с акцентом на местную фауну (внешняя морфология, определение, систематика). Ознакомление с музейными экспонатами оправдано лишь при наличии больших коллекционных фондов, что возможно лишь в крупных вузах. В странах с мягким климатом проводят экскурсии по ознакомлению с местной герпетофауной (продолжительность экскурсий варьирует от нескольких часов до нескольких дней). Можно практиковать следующие виды работы: изучение региональной фауны по административному принципу (герпетофауна областей, краев) или по отдельным герпетологическим районам (районы по: Терентьев, Чернов, 1949). Студенты должны представить список герпетофауны региона, привести характеристику видов, суметь назвать отличительные признаки семейств, родов, видов, составить региональный определитель. Также практикуют подготовку реферативной работы по какому-либо семейству современной герпетофауны (или роду, при условии, что род насчитывает не менее 10 видов). Оценивается содержание работы, оформление, объем проработанной литературы, собственно выступление и ответы на вопросы в ходе доклада.

- Гаранин В. И., Павлов А. В.*, 2001. Герпетология. Ч. 1. Казань. 36 с.
- Гаранин В. И., Павлов А. В.*, 2002. Герпетология. Ч. 2. Казань. 42 с.
- Терентьев П. В.*, 1961. Герпетология. М.: Высшая школа. 336 с.
- Терентьев П. В., Чернов А. С.*, 1949. Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М.: Советская наука. 340 с.
- Goin C. J., Goin O. B.*, 1962. Introduction to herpetology. W. H. Freeman and Co., San Francisco, CA. 341 pp.
- Pianka E. R., Hillis D. M., Cannatella D. C., Ryan M. J., Wiens J. J.*, 1998. Teaching herpetology. *Herpetologica* 54 (suppl.): S. 3—5.
- Porter K. S.*, 1972. Herpetology. Saunders, Philadelphia.
- Pough F. H., Andrews R. M., Cadle J. E., Crump M. L., Savitzky A. H., Wells K. D.*, 2001. Herpetology. 2nd Edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Zug G. R., Vitt L. J., Caldwell J. P.*, 2001. Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles, 2nd Edition. Academic Press, San Diego, California.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ КРОВИ ДВУХ ВИДОВ РЕПТИЛИЙ

И. З. Хайрутдинов, А. В. Павлов, Ф. М. Соколина

Казанский государственный университет

COMPARATIVE BLOOD MORPHOLOGY OF TWO REPTILE'S SPECIES

I. Z. Khairutdinov, A. V. Pavlov, F. M. Sokolina

Kazan State University

Morphology and structure of circumferential blood of *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 and *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) are presented. Similarity and peculiarities of blood cells are shown. Differences and peculiarities of blood cells concerns of granular leucocytes, red part of blood and monocyte cells.

Функциональные и морфологические характеристики крови и процессов кроветворения различных групп позвоночных животных представляют существенный интерес, поскольку сходство и отличие структуры и элементов гемопоэза связаны как с расположением видов на ветвях филогенетического древа, так и с особенностями условий их среды обитания (Заварзин, 1947). Такой взгляд охватывает теоретические и практические аспекты знаний о системе крови, кроветворения и иммунном статусе видов, относимых к классу пресмыкающихся и являющихся в эволюционном отношении достаточно гетерогенной группой. Особенности гемопоэза рептилий остаются, по сей день, недостаточно изученными, а имеющиеся данные вызывают различные толкования и относятся в первую очередь к видам (Martin, 1978; Montali, 1988; Васильев, 2005), введенным или вводимым в герпетокультуру. Действительно, в практическом плане знание картины крови помогает диагностировать патологические состояния животных в искусственной среде, а в естественных условиях гематологические параметры следует рассматривать как комплексный, весьма лабильный показатель состояния популяций (Соколина и др., 1997; Павлов, 1998). В целом систематизация клеток крови и понимание гемопоэза возможны лишь на основе глубокого и всестороннего изучения морфологии системы крови (Иванова, 1982).

Именно с последним направлением связана тема настоящего сообщения, являющегося продолжением работы авторов по изучению системы крови прыткой ящерицы *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 и обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758).

Материал и методика. На основе светооптического микроскопического исследования изучены состав и форменные элементы периферической крови двух видов рептилий — прыткой ящерицы *L. agilis* и обыкновенной

гадюки *V. berus*. Материал по прыткой ящерице собран на территории г. Казань и Райфского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника, по обыкновенной гадюке — в Приказанье (территория радиусом ~ 100 км вокруг Казани), в центральной части, на востоке и юго-востоке Республики Татарстан. Использовано 297 экземпляров *L. agilis* и 334 — *V. berus*. Гематологические показатели оценивались у животных, отловленных в период с мая по сентябрь. Отбор периферической крови осуществлялся путем отсечения когтевой фаланги четвертого пальца задней конечности, у обыкновенной гадюки — из верхнечелюстной вены, согласно разработанной нами методике (Соколова и др., 1997). При изготовлении препаратов использована методика, рекомендованная М. И. Стенко с соавторами (1975). Окраска производилась по Романовскому-Гимзы. Мазки просматривались под микроскопом Jenaval с фото насадкой и фотоэкспонометром Exromet с иммерсионным маслом при 1000-кратном увеличении.

Результаты и обсуждение. Настоящее исследование показывает, что система крови изучаемых видов достаточно высоко организована, а форменные элементы относительно четко выражены и их состав достаточно сходен. Сравнительная характеристика представлена в табл. 1. Вместе с тем, отмечены как общие черты, так и отличия в составе форменных элементов крови и их морфологии. Эритроцитарный ряд практически аналогичен, за исключением наличия в крови обыкновенной гадюки випроцитов. Впервые наличие випроцитов показано в крови как ядовитых, так и неядовитых змей, и предположительно связывается с токсичностью их слюны (Перевалов, 1973). Наши собственные данные, а также материалы по ряду видов рептилий (*Emys orbicularis*, *Anguis fragilis*, *L. agilis*, *Zootoca vivipara*, *Phrynocephalus mystaceus*), полученные коллегами из Пермского педуниверситета и исследовавшие совместно с А. С. Воробьевой, не подтверждают наличия этих форменных элементов у болотной черепахи и прыткой ящерицы (Большакова, Бакиев, 2005). Вероятная ошибочность результатов в приведенной публикации может быть, на наш взгляд, обусловлена как методическими сложностями дифференциации випроцитов, так и различием техник фиксации и окраски мазка. В частности, об этом можно судить по описанию в указанном сообщении цвета ядра випроцита (розовое) без указания видовых особенностей. В наших препаратах ядро у этих клеток имело базофильно-серый цвет. Также следует отметить, что техника, используемая для окраски мазков крови человека, не всегда подходит при изготовлении препаратов крови рептилий. Так, при продолжительной экспозиции в процессе фиксации мазка, либо при его пересушивании цитоплазма у многих клеток эритроцитарного ряда (особенно крупного размера) деформируется, приобретая сходство со структурой таковой випроцитов. В целом, випроциты до сих пор остаются функционально загадочной группой клеток, требующей дополнительного изучения в разных группах.

Состав и морфология тромбоцитарной и лимфоидной систем крови изучаемых видов в целом на морфологическом уровне не отличаются от имеющихся в литературе данных. Клетки тромбоцитарного ряда у прыткой ящерицы и обыкновенной гадюки морфологически сходны, что говорит об их универсальности и едином функциональном назначении. Лимфатический росток включает собственно лимфоциты и плазматические клетки. У обоих видов отмечены все три вида лимфоцитов, хорошо дифференцируемые при световом микроскопировании.

Основные отличия относятся к морфологии и классификации лейкоцитарной части крови, в первую очередь к гранулоцитарным клеткам. Данные по наличию или отсутствию и морфологии некоторых типов гранулоцитов (нейтрофилов, гетерофилов, эозинофилов и, возможно, вакуолизованных клеток), скорее всего, обуславливаются особенностями биологии и физиологии указанных видов. Это наиболее сложная группа лейкоцитов, вызывающая разночтения в литературе (Martin, 1978; Montali, 1988; Соколина и др., 1997; Васильев, 2005, и др.). На их морфологические особенности и количественные показатели оказывают влияние самые разнообразные факторы, связанные с периодом активности, полом и возрастом животных, индивидуальным иммунным статусом и многими другими эндо- и экзогенными воздействиями. Отсутствие указаний на условия отбора гематологического материала (Большакова, Бакиев, 2005; Ганшук и др., 2005) часто не позволяет корректно проводить сравнение результатов. Кроме этого, всегда нужно помнить о значительных вариациях морфологических признаков и количественных значений на межпопуляционном уровне (Давлятов, Махмудов, 1985), что пока не позволяет решить проблему «нормы — патологии» у рептилий. Сходную мысль высказывает Д. Б. Васильев (2005), имеющий обширный практический опыт в области ветеринарной герпетологии. Но именно эта сторона в изучении системы крови различных видов рептилий в естественной среде представляется перспективной как направление биоиндикации.

Единственная морфологически однородная, как у прыткой ящерицы, так и у обыкновенной гадюки, группа лейкоцитов — базофильные гранулоциты. Последнее объясняется сходством состава гранул этих клеток (Гильмутдинов, Курбанов, 1999).

Еще одна группа клеток спорного классификационного положения, не обнаруживаемая в крови обыкновенной гадюки, но отмеченная нами у прыткой ящерицы — азурофилы. По своим морфологическим характеристикам они напоминают гранулоциты и моноциты одновременно. Клетки такого типа не указываются для другого вида наших лацертид — *Z. vivipara* (Ганшук и др., 2005), но отмечаются у ряда видов ящериц, и по происхождению относятся к моноцитарному ряду (Васильев, 2005).

В заключение еще раз подчеркнем, что выявленные различия в периферической крови прыткой ящерицы и обыкновенной гадюки связаны,

главным образом, с лейкоцитами. Но, несмотря на различия в морфологии и составе элементов этих иммунокомпетентных клеток, их системная функция едина и определяет в основном реакции специфического и неспецифического иммунитета. Другими словами, у этих видов адаптивные механизмы этой системы реализуются различными путями.

- Большакова О. Е., Бакиев А. Г.*, 2005. Випроциты в крови пресмыкающихся Волжского бассейна (предварительное сообщение) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Сб. науч. трудов. Вып. 8. Тольятти. С. 5—7.
- Васильев Д. Б.*, 2005. Ветеринарная герпетология: ящерицы. М.: Проект-Ф. 408 с.
- Ганицук С. В., Руцкина И. М., Воробьева А. С.*, 2005. Характеристика крови живородящей ящерицы // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Сб. науч. трудов. Вып. 8. Тольятти. С. 11—13.
- Гильмутдинов Р. Я., Курбанов Р. З.*, 1999. Физиология крови. Казань: ТГГИ. 184 с.
- Давлятов Я. Д., Махмудов Б. Б.*, 1985. Изучение гематологических показателей некоторых рептилий // Доклады АН УзССР. № 10. С. 53—55.
- Заварзин А. А.*, 1947. Очерк эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.: Медгиз. Вып. 2. 400 с.
- Иванова Н. Т.*, 1982. Атлас клеток крови рыб (сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб). М.: Лесная промышленность. 184 с.
- Красильников В. Н.*, 1973. О возможности использования морфологических показателей клеток крови рептилий для разрешения вопросов их систематики и филогении // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. 3 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 106—107.
- Павлов А. В.*, 1998. Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от условий естественной и искусственной среды. Автореф. дис ... канд. биол. наук. Казань, 1998. 25 с.
- Перевалов А. А.*, 1973. Новое в исследовании крови змей // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 3 Всесоюзной герпетол. конф. Л. С. 142—144.
- Соколова Ф. М., Павлов А. В., Юсупов Р. Х.*, 1997. Гематология пресмыкающихся. Методическое пособие к курсу герпетология, большому практикуму и спецсеминарам. Казань. 31 с.
- Стенко М. И.*, 1975. Приготовление, фиксация и окраска мазков // Справочник по клиническому и лабораторным методам исследования. М. С. 38.
- Martin J. M. R.*, 1978. Hematology de reptiles // Zoology parque review Barcelona. № 32. P. 21—23.
- Montali R. J.*, 1988. Comparative pathology on inflammation in the higher vertebrates (Reptiles, Birds and Mammals) // Journal of comparative pathology. V. 99. № 1. P. 1—25.

Таблица 1. Состав и морфологическая характеристика форменных элементов периферической крови прыткой ящерицы и обыкновенной гадюки.

Клеточный элемент	Прыткая ящерица	Обыкновенная гадюка
Эритробласт	Округлая клетка с большим нежным ядром, содержащим ядрышки. Цитоплазма окрашивается базофильно.	Округлая клетка с большим нежным ядром из-за слабой выраженности хроматина, содержит ядрышки. Цитоплазма базофильна, окрашивается неравномерно. Размер $12,6 \pm 0,8$ мкм.
Нормобласт	Имеет более вытянутую по сравнению с эритробластом форму. Базофилия выражена в меньшей степени, чем у эритробласта. Способен к митозу.	Имеет более вытянутую форму по сравнению с эритробластом. Базофилия цитоплазмы ниже, чем у митотически и в то же время накапливать гемоглобин.
Полихроматофильный нормоцит	Имеют овально-эллиптическую форму с гладкими наружными очертаниями. Цвет цитоплазмы меняется по мере накопления гемоглобина в направлении: базофильно-серый — серо-желтый — розово-оранжевый.	Размер $12,9 \pm 1,0 \times 9,5 \pm 0,4$ мкм. Клетки овально-эллиптической формы с гладкими наружными очертаниями. Цвет цитоплазмы меняется по мере накопления гемоглобина от базофильного до розово-оранжевого. Размер клеток $15,9 \pm 0,5 \times 11,7 \pm 0,4$ мкм.
Эритроцит	Размер клеток $10,9 \pm 0,8 \times 9,9 \pm 0,8$ мкм. Овально-эллиптической формы с гладкими очертаниями. Цитоплазма желтовато-розового тона. Ядро повторяет форму клетки, окрашено в сине-фиолетовые оттенки. Хроматин ядра образует глыбки, окрашиваемые в более темные тона. Размер клеток $15,0 \pm 0,03 \times 8,9 \pm 0,03$ мкм.	Овально-эллиптической формы. Цитоплазма розово-красного цвета. Вокруг ядра и по краям клетки окраска более интенсивная. Хроматин ядра располагается в виде тесно друг возле друга лежащих равномерных мелких глыбок на общем сине-голубом фоне. Значительную долю взрослых эритроцитов составляют клетки, имеющие много выростов и инвагинаций ядра, иногда доходящих до полной сегментации. Встречаются на всех стадиях митоза, а также амитотически делящиеся клетки.
Випроцит	Не выявлен.	Размер $18,4 \pm 0,8 \times 10,5 \pm 0,9$ мкм. Клетка эритроцитарного ряда с формой расширенного эллипса. Круглое ядро окружено перинуклеарным кольцом с двумя мембранами. Отмечены три вариации: 1) круглые клетки без каналовцев, 2) клетки с каналацами и 3) клетки в стадии деформации и разрушения. Размер випроцитов $19,5 \pm 1,4 \times 14,3 \pm 1,2$ мкм.

Тромбобласт	<p>Клетки округло-овальной формы с цитоплазмой серо-голубого, чаще прозрачного цвета. У части клеток данной стадии проявляется перинуклеарная зона. Контуры цитоплазмы иногда принимают неправильный или рваный вид в результате образования псевдоподий. Хроматин ядра выражен слабо, окрашен в розовый цвет. Размер тромбобластов $9.1 \pm 0.5 \times 9.0 \pm 0.8$ мкм.</p>	<p>Клетки округло-овальной формы с опоясывающей ядро цитоплазмой от светло-серого до светло-голубого, чаще прозрачного цвета. Контуры цитоплазмы иногда принимают неправильный или рваный вид в результате образования псевдоподий. Образование в виде длинных узких выпячиваний цитоплазмы чаще наблюдается у более зрелых тромбобластов. У них хроматин ядра ступается, становится комковатым.</p>
Тромбоцит	<p>Клетка чаще овальной формы, но ее форма может меняться в результате образования псевдоподий. Цитоплазма часто бесцветна и представлена узким ободком вокруг ядра. Ядро сине-фиолетового тона, имеет отчетливо выделяющиеся глыбки хроматина. Размер $8.0 \pm 0.1 \times 6.0 \pm 0.2$ мкм.</p>	<p>Овально-эллипсоидной, яйцевидной и округлой формы. Попадают в веретеновидные тромбоциты с наличием цитоплазмы на полюсах клетки. Цитоплазма светло-серая или полностью прозрачная. В мазках крови попадают одиночные клетки, но более обычны их группировки от 2 до 7—10 штук. Размер клеток $12.2 \pm 1.5 \times 7.7 \pm 0.8$ мкм.</p>
Миелобласт	<p>Клетки округлой формы. Цитоплазма нешироким и неравномерным ободком окружает ядро клетки, базофильно окрашена, включает азурофильные гранулы. Ядро удлиненной или округлой формы, расположено эксцентрично. Ядерный хроматин распределен по всей кариоплазме с тенденцией размещения к периферии. Хроматин ядра однороден. Размер 16.3 ± 0.9 мкм.</p>	<p>Клетки округлой или овальной формы. Цитоплазма нешироким и неравномерным ободком окружает ядро клетки и содержит базофильные, азурофильные гранулы в небольшом количестве, реже вакуолизована. Ядро эксцентрично расположено, удлиненной или округлой формы. Ядрышко имеет гипергранулированный вид. Хроматин ядра распределяется в однородную нежную структуру. Размер клеток 14.8 ± 0.7 мкм.</p>
Миелоцит	<p>Имеют округлую форму. В зависимости от ряда, к которому принадлежит клетка, его цитоплазма может содержать гетерофильную, эозинофильную или базофильную зернистость. Ядро расположено эксцентрично, имеет округлую либо овальную форму с несколько неправильными очертаниями. Размер 15.5 ± 0.5 мкм.</p>	<p>Клетки округлой формы. В крови гадюки выявлены миелоциты всех клеток грануляцитарного ряда, за исключением вакуолизованных. Достаточно легко различаются по наличию специфической грануляции и ее количеству. Размер миелоцитов разных рядов варьирует от 10.7 ± 0.9 до 14.5 ± 1.0 мкм.</p>

Нейтрофил	Не выявлен.	Клетка округло-овальной (реже угловатой) формы. Отмечены юные и палочкоядерные нейтрофилы. У последних ядро вытянутое овально-эллиптической или изогнутой формы. Хроматин сплетается в продольном направлении с просветами между его нитями. Встречаются сегментоядерные нейтрофилы. Размер клеток $19,0 \pm 1,2$ мкм.
Гетерофил	Клетка округлой формы. Цитоплазма бледного серого цвета и имеет обильную и очень мелкую нейтрофильную зернистость бледно-розового цвета. Ядро зрелых клеток сегментировано на две — четыре части, располагается экцентрично и имеет розово-фиолетовый оттенок. Диаметр $14,0 \pm 0,2$ мкм.	Форма меняется по мере созревания клеток от округлой до овально-вытянутой. Более «старые» клетки имеют неправильные отщипчатые контуры. В зрелых гетерофилах ядро смещается к краю клетки, его структура становится менее однородной, чем в миелоцитах. Размер гетерофилов $17,0 \pm 1,4$ мкм.
Эозинофил	Округлой формы. Цитоплазма обильно заполнена гранулами золотистого цвета. Ядро компактное, либо разделено на два — три сегмента, смещено к периферии клетки, фиолетово-розового цвета. Диаметр клеток $14,0 \pm 0,3$ мкм.	Округлой формы. Гранулы неправильной конфигурации: каплевидные, вытянутые и др. Ядро, как правило, не разделено на сегменты, ядерный хроматин в виде скопления имеет тенденцию к распределению по периферии ядра. Размер клеток $14,3 \pm 0,8$ мкм.
Вакуолизирующая клетка	Овально-круглая клетка с цитоплазмой фиолетово-розового цвета, содержащей большое количество бесцветных, либо бледно-розовых гранул, придающих клетке «вспененный» вид. Ядро, как правило, занимает центральное положение, окрашено в фиолетово-розовые тона. Размеры клеток $13,0 \pm 0,5$ мкм.	Клетки овальной или неправильной формы с крупными прозрачными вакуолями, плотно заполняющими цитоплазму. Ядро смещено к мембране. По структуре ядра и характеру распределения хроматина эти клетки также близки к зрелым нейтрофилам. Это самые большие форменные элементы $21,1 \pm 0,8$ мкм.
Базофил	Круглые клетки с яркоокрашенными базофильными гранулами, закрывающими практически все пространство цитоплазмы и, частично, ядро базофила. Ядро фиолетово-розового цвета, округлое. Размер клеток $9,0 \pm 0,2$ мкм.	Круглые или овальные клетки с характерными базофильными гранулами темно-фиолетового цвета. Ядро светлое. Размер клеток $13,0 \pm 1,1$ мкм.
Монобласт	Крупная округлая клетка. Цитоплазма базофильная. Ядро неправильной формы, по структуре и наличию ядрышек напоминает ядро миелобласта.	Крупная округлая клетка с ядром неправильной формы. Цитоплазма окрашивается базофильно, варьируя в оттенках. По нежной структуре и наличию ядрышек ядро монобласта близко к строению такового миелобласта. Размер клеток $13,8 \pm 1,5$ мкм.

Моноцит	<p>Клетка округлой или овальной формы. Цитоплазма голубовато-серого тона. Ядро овальной или бобовидной формы смещено к краю клетки.</p> <p>Размер моноцитов 16.0 ± 0.5 мкм.</p> <p>Клетка округлой или овальной формы. Цитоплазма голубовато-серого цвета обильно заполнена мелкой зернистостью, напоминающей мелкие прозрачные вакуоли. Ядро резко очерченное округлое или слегка овальное, окрашивается в сине-фиолетовый цвет, расположено несколько эксцентрично. Четко выражены темные гранулы хроматина.</p> <p>Размер клеток 11.0 ± 0.31 мкм.</p>	<p>Клетка овальной или неправильной формы. Цитоплазма с грубой комковатой структурой, часто содержащей азурофильные гранулы. Цвет от серо-голубого до синего.</p> <p>Размер 16.6 ± 1.7 мкм.</p> <p>Не выявлен.</p>
Лимфобласт	<p>Округлой или неправильной формы. Цитоплазма базофильная, окрашена в синие тона. Ядро, окруженное ободком более светлой цитоплазмы, занимает большую часть клетки и располагается центрально, либо эксцентрично. Хроматин выражен слабо и конденсируется возле ядерной мембраны. Иногда можно выделить ядрышко. Размер клеток 7.8 ± 1.9 мкм.</p>	<p>Округлой формы. Характерно наличие крупного овального или круглого ядра, занимающего около 70—80% площади клетки, широкого ободка цитоплазмы. Степень базофилии последнего равномерно увеличивается от ядра к клеточной мембране. Периферический хроматин выражен слабо и конденсируется возле ядерной мембраны. Постоянным структурным компонентом ядра является гипертрофированное ядрышко. Размер 12.8 ± 1.0 мкм.</p>
Лимфоцит	<p>Форма варьирует от округлой до звездчатой и бесформенной за счет образования псевдоподий.</p> <p>Цитоплазма голубовато-серая и нередко представлена лишь узким ободком. Ядро неправильной формы, сине-фиолетового тона и имеет скопления хроматина. Размеры варьируют от 5.6 до 11.2 мкм, в среднем 9.1 ± 0.1 мкм.</p> <p>Имеют удлинненную форму. Цитоплазма окрашена интенсивно базофильно. Вокруг ядра имеется зона просветления. Ядро располагается несколько эксцентрично, окрашено базофильно и имеет множество гранул хроматина. Размер $12.0 \pm 0.4 \times 8.5 \pm 0.6$ мкм.</p>	<p>Имеют округлую или овальную форму. У некоторых лимфоцитов цитоплазма имеет неровный контур. Ядро округлое, округло-овальное, реже угловатое, как правило, асимметрично. Обычны большие (14.7 ± 0.5 мкм), средние (10.4 ± 0.4 мкм), малые (5.8 ± 0.4 мкм) лимфоциты.</p>
Плазматическая клетка	<p>Ядро часто расположено эксцентрично, цитоплазма удлиненная, резко базофильная, иногда с фиолетовым оттенком, имеющая отчетливую перинуклеарную зону.</p> <p>Размер плазматических клеток 12.9 ± 1.0 мкм.</p>	

ИЗМЕНЕНИЯ БАТРАХОФАУНЫ В РЕЗУЛЬТАТЕ МНОГОЛЕТНЕЙ ЭКСПЛУАТАЦИИ МЕЛИОРАТИВНЫХ ОБЪЕКТОВ БЕЛАРУСИ

А. В. Хандогий

Белорусский государственный педагогический университет имени Максима Танка, Минск

AMPHIBIAN FAUNA TRANSFORMATIONS AS THE RESULT OF EVERLASTING EXPLOITING OF MELIORATIVE OBJECTS IN BELARUS

A. V. Khandogiy

Belarus State Pedagogical University Named M. Tank, Minsk

The investigation has been carried out in the area of river (Berezina, Dnieper, Sozh, Prypiat, Zapadnaya Dvina, Neman) basins in order to determine amphibian taxonomic structure and everlasting dynamics during the period of last 20 years. The other purpose was to study the correlation between the environmental changes as well as Amphibia adaptation with the particularities of landscape differentiation and drainage amelioration. Field tests cover 42 administrative regions of Belarus. Data obtained has been evaluated by means Biology statistics. For the first time Belarusian Amphibia species have been studied in order to range their diistribution in Meliorative Objects. The results of investigations are supposed to be used in planning and carrying out hydrotechnical reclamation to improve its building from the point of view of protection and rational use of amphibian. The results of investigations are supposed to be used in planning and carrying out hydrotechnical reclamation to improve its building from the point of view of protection and rational use of amphibian.

Длительное время на территории Беларуси одним из преобладающих типов антропогенной нагрузки являлась осушительная мелиорация. В настоящее время крупномасштабные работы по осушению заболоченных территорий не проводятся, и не планируется их проводить. Однако рассматриваемый тип антропогенной нагрузки не теряет своей актуальности и по настоящее время из-за тех динамических процессов, которые протекают и по сей день. В этой связи оценка условий обитания населения земноводных на осушенных ландшафтах Беларуси — важный элемент организации комплекса природоохранных мероприятий, направленных на реализацию Национальной стратегии и плана действий по сохранению и устойчивому использованию биологического разнообразия Республики Беларусь (1997). Национальная стратегия предусматривает многоплановые исследования биологического разнообразия. Одним из основных этапов ее выполнения является инвентаризация таксономического состава и изучение структуры фаунистических комплексов.

По ряду биологических показателей земноводные могут быть использованы в качестве индикаторов степени антропогенной трансформации экосистем (Пикулик, 1985).

Сбор материала был осуществлен с 1984 по 2005 гг. на территории 42 административных районов Республики Беларусь. Всего было исследовано 46 мелиоративных объектов на предмет обитания амфибий в этих условиях.

При изучении видового состава, численности и размещения животных мы отмечаем степень освоения ими мелиоративных объектов. Для определения уровня мелиоративного воздействия использовалась комплексная балльная оценка (Гусева, 1998). Все мелиоративные системы по средам обитания подразделялись нами на 5 групп по степени освоения: 1) луга мелиорированные, осушенные; 2) откосы береговых склонов магистральных каналов; 3) откосы береговых склонов сборных каналов; 4) дамбы; 5) откосы береговых склонов обводных каналов (последние две группы выделялись нами только на мелиоративных объектах Полесья) (Хандогий, 1995).

Выявлено, что при переходе от 1 к 5 группе модифицированных биотопов происходит последовательное увеличение индексов разнообразия Симпсона и равномерности распределения (1.005, 1.554, 1.734, 2.015, 2.785 соответственно).

При реализации первого этапа исследований (1984—1995) по выявлению таксономической структуры батрахокомплексов и динамики популяций амфибий в условиях осушительных систем было выявлено 13 видов земноводных, способных в той или иной мере адаптироваться к осушенным ландшафтам в водосборах рек Припять, Днепр, Неман и Западная Двина. Это обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris* L.), гребенчатый тритон (*Tr. cristatus* Laur.), остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nil.), травяная лягушка (*R. temporaria* L.), прудовая лягушка (*R. lessonae* Camerano), озерная лягушка (*R. ridibunda* Pall.), съедобная лягушка (*R. esculenta* L.), серая жаба (*Bufo bufo* L.), зеленая жаба (*B. viridis* Laur.), камышовая жаба (*B. calamita* Laur.), обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* Laur.), краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina* L.), обыкновенная квакша (*Hyla arborea* L.).

Очень высокий показатель равномерности распределения (0.375) отмечался по береговым склонам обводных каналов. Вероятно, это можно объяснить высокой численностью многих видов бесхвостых земноводных (комплекс зеленых и остромордая лягушки, чесночница обыкновенная, квакша обыкновенная, жабы серая, зеленая и — очень редко — камышовая) и благоприятными условиями для реализации их репродуктивного потенциала. Здесь отмечается максимальное число видов — 13. В то же время, изменяется соотношение видов. Так, на осушенных землях с интенсивным сельскохозяйственным освоением значительно увеличен индекс доминирования остромордой и травяной лягушек. Аналогичные результаты получены для магистральных и частично сборных каналов. На обводных же каналах

индекс доминирования резко возрастает для комплекса бурых лягушек, в то время как для всех остальных он снижается.

При реализации второго этапа исследований (1996—2005 гг.) нами отмечается количественная и качественная перестройка батрахокомплексов мелиоративных объектов в результате их длительной эксплуатации. За 20 лет функционирования мелиоративных объектов в пойменных зонах рек Западная Двина, Неман, Припять, Березина, Днепр и др. произошли естественные процессы восстановления, которые привели к увеличению мозаичности осушенных территорий, что, в свою очередь, привело к увеличению видового разнообразия наземных бесхвостых земноводных.

Оправдались и наши прогнозы по общей экологической оценке влияния осушительной мелиорации на состояние батрахофауны Беларуси. Построенные польдерные мелиоративные системы и обвалование р. Припять на расстоянии 1.5—2 км от русла на участке от г. Пинск до р. Горынь существенно не изменили общее состояние фауны амфибий. Строительство мелиоративных объектов в непосредственной близости от русла рек (до 700 м) оправдалось лишь в условиях прируслово-пойменной зоны р. Западная Двина, характеризующейся спецификой русла и пойменной зоны. В условиях Полесья такой подход не оправдался, поскольку часто приводил к подтоплению ландшафта, что существенно отражалось на видовом разнообразии и численности большинства видов батрахофауны. Подтвердился прогноз и по поводу целесообразности строительства небольших польдерных систем (200—400 га) среди лесных массивов или на границе с ними (бассейн р. Припять, регион Полесья). На таких мелиоративных объектах увеличилось видовое разнообразие и плотность населения большинства наземных форм амфибий.

Таким образом, влияние осушительной мелиорации на состояние амфибий в различных регионах республики на первых ее этапах имеет специфические черты, связанные с исходным состоянием батрахофауны, орографическими особенностями прируслово-пойменных зон рек, степенью лесопокрывности, близостью расположения мелиоративных объектов и масштабов осушения. Во время ее проведения и при использовании осушенных земель под пропашные культуры, а также на тех участках мелиоративных объектов, где имеет место мощная мелиоративная нагрузка во всех формах ее проявления, видовое разнообразие и численность наземных форм амфибий всегда остаются очень низкими. В дальнейшем, в результате вывода земель из сельхозоборота, а также из-за снижения их плодородия и невозможности использования под сельскохозяйственное производство, видовое разнообразие и численность большинства наземных форм земноводных увеличивается.

Национальная стратегия и план действий по сохранению и устойчивому использованию биологического разнообразия Республики Беларусь. Минск: Центр «Конкордия», 1997. 43 с.

Пикулик М. М., 1985. Земноводные Белоруссии. Минск: Наука и техника. 191 с.

Хандогий А. В., 1995. Состояние фауны амфибий естественных и мелиорированных пойменных зон рек Беларуси: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск. 20 с.

**СИГНАЛЬНАЯ РОЛЬ ОКРАСКИ САМЦОВ СКАЛЬНОЙ
ЯЩЕРИЦЫ (*Lacerta saxicola*) С ХРЕБТА НАВАГИР:
ИЗМЕНЕНИЕ ЗНАЧЕНИЯ СИГНАЛА В ЗАВИСИМОСТИ
ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ**

Е. Ю. Целлариус, А. Ю. Целлариус

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва

**THE SIGNALLING ROLE OF A COLORATION OF *Lacerta saxicola* MALES
OF THE NAVAGIR MOUNTAIN RIDGE: THE ALTERATION OF MEANING
OF SIGNAL DEPENDING ON ECOLOGICAL CONDITIONS**

E. Yu. Tsellarius, A. Yu. Tsellarius

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow

It is discovered that green colour of the back of adult male is determined with the time of exposing to sun. In beech-hornbeam forest (shady habitat), not all the males have green coloration and coloration of a male is an unambiguous sign of his territorial status. Coloration is one of the main communicative signals, which regulate lizards behaviour during both male-female and male-male interactions. The result of this regulation is the stable long-term system of interrelations, which provides: a) different access to habitat resources and mate in the males of different statuses; b) free mate choice in females; c) reduction of frequency and intensity of aggressive conflicts between the members of society. In oak forest (sunlight habitat), all adult males have green coloration which has only one meaning — it serves for identification of conspecific sex. An access of males of different status to resources and mate is weakly differentiated and in great extent depends on a chance. Frequency and intensity of aggressive conflicts are great. These interactions are very important for formation of social structure there.

Окраска у многих видов ящериц несет информацию о социальном статусе особи и является одним из важнейших средств коммуникации. Таким образом, сигнальная окраска, наряду с другими коммуникационными сигналами, лежит в основе механизма формирования и поддержания стабильности социальной организации. Логично предположить, что изменения социальной структуры должны сопровождаться адекватными изменениями или самого сигнала, или реакции на него, или изменением относительного количества носителей сигнала. Давно известно, что у ящериц в связи с изменением экологических условий могут меняться как социальная организация (Stamps, 1977; Полынова, 1990; Tsellarius et al., 1995; Stone, Baird, 2002), так и сигнальная окраска (Cooper, Greenberg 1992; Olsson, Silverin, 1997). Однако вопрос сопряженности изменений системы социальных отношений и системы сигналов остается до сих пор практически неизученным. Вопрос

этот тем более интересен, что изменения социальной организации и окраски могут запускаться независимо и механизмами разной природы.

Материал и методика. Исследования велись в 1997—2006 гг. в широколиственных лесах верхней части южного макросклона хребта Навагир, приблизительно в 20 км к юго-востоку от Анапы. Изучались система социальных отношений и социальное поведение скальных ящериц в двух естественных поселениях: а) в сомкнутом буково-грабовом лесу на дне ущелья; б) в дубраве на склоне южной экспозиции. В этих поселениях производился отлов ящериц, пойманные животные измерялись, метились индивидуальной цветовой меткой, и у них ампутировалась дистальные фаланги 1—3 пальцев, которые использовались для определения возраста ящериц скелетохронологическим методом. Отловленные ящерицы выпускались в месте поимки и за ними велись длительные визуальные наблюдения. Детальное описание района исследований, методики наблюдений и обработки материала описаны нами ранее (Целлариус, Целлариус, 2001, 2002, 2005, 2006). Всего помечено более 300 особей, общая продолжительность наблюдений составляет около 700 часов.

Результаты и обсуждение.

Общие черты окраски скальной ящерицы в районе исследований.

У всех самок, независимо от возраста и социального статуса, фон спины коричневый разных оттенков, низ тела светлый, с зеленоватым или желтоватым оттенком, сезонные изменения окраски отсутствуют. У неполовозрелых самцов окраска аналогична окраске самок. Самцы во всех биотопах достигают половой зрелости на втором году жизни. У половозрелых самцов во внебрачный период низ тела как у самок, но в период спаривания приобретает насыщенный желтый цвет. Цвет спины у половозрелых самцов сразу после выхода с зимовок (в первой половине апреля) коричневый, как у самок. Часть половозрелых самцов сохраняет коричневую окраску на протяжении всего года (бурые самцы). У другой части через 10—12 дней спина начинает зеленеть и к концу апреля — началу мая зеленый цвет достигает максимальной насыщенности. Во второй половине августа окраска начинает бледнеть и полностью исчезает в начале сентября. Период рецептивности самок в районе исследований приурочен к июню и длится около 20 дней (Целлариус, Целлариус, 2001). Таким образом, зеленая окраска спины не может быть отнесена к категории «брачной окраски» в точном смысле этого слова и несет иное значение (Целлариус, Целлариус, 2002). В настоящем сообщении мы рассмотрим именно окраску спины самцов.

Окраска как признак территориального статуса. На дне ущелья поселения ящериц приурочены к «окнам» в сомкнутом пологе и здесь, при избытке пищи и убежищ, лимитирующим фактором являются возможности для баскинга (Целлариус, Целлариус, 2001). По способу использования пространства и взаимоотношениям с особями своего пола взрослые оседлые самцы делятся на две основные группы: территориальные (а-резиденты) и

нетерриториальные (γ -резиденты). А-резиденты обладают неперекрывающимися компактными территориями, в границах которых они проявляют агрессию в адрес всех других особей своего пола. Каждая территория перекрывается индивидуальными участками 2—5 самок, к которым а-самцы имеют свободный доступ. Индивидуальные участки γ -резидентов «накрывают» территории нескольких а-резидентов и широко перекрываются друг с другом. Все γ -резиденты не проявляют агрессии в адрес других особей, но в пределах территорий а-резидентов подвергаются агрессии их хозяев и ведут себя здесь весьма скрытно (Целлариус, Целлариус, 2002, 2006). Доступ γ -резидентов к самкам ограничен. Все а-резиденты имеют зеленую окраску, все γ -резиденты — бурю.

В дубраве на склоне в силу разреженности крон возможности для баскинга не ограничены, корма достаточно, а лимитирующим фактором являются убежища (Целлариус, Целлариус, 2001). В этом биотопе также есть как территориальные, так и нетерриториальные самцы. Самки ведут скрытный образ жизни, и доступность самок для самцов любого статуса сравнительно низка (Галоян, Целлариус, 2006). Все половозрелые самцы в этом биотопе имеют зеленую окраску независимо от статуса.

Приобретение зеленой окраски самцами. В дубраве, где ящерицы в силу разреженности крон весь период активности не имеют недостатка в солнечном свете, все самцы приобретают зеленую окраску на втором году жизни (рис. 1б), сразу после достижения половой зрелости, независимо от территориального статуса. В тенистом буково-грабовом лесу на дне ущелья зеленая окраска приобретается на 3—5 году жизни (рис. 1а), и приобретение окраски сопряжено с приобретением территории и формированием территориального поведения. Это происходит после того, как самец получает доступ к продолжительным контактам с самкой в результате гибели одного из а-резидентов или в результате возникновения нового центра активности самки за пределами существующих охраняемых территорий (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2006). Самки обладают для самцов высокой привлекательностью в течение всего сезона активности (Целлариус, Целлариус, 2005), и при этом активность самок вследствие низких температур среды на дне ущелья всегда локализована в местах, освещаемых прямым солнечным светом (Целлариус, 2005). Самцы, имеющие доступ к самкам, большую часть времени держатся рядом с ними (Целлариус, Целлариус, 2005) и, тем самым, большую часть периода активности находятся под воздействием прямых солнечных лучей. Нетерриториальные самцы, не имеющие доступа к самкам, избегают открытых мест, освещенных солнцем, опасаясь агрессии со стороны а-резидентов (Целлариус, Целлариус, 2005). Большую часть периода активности они проводят в тени или в местах, освещенным рассеянным солнечным светом.

Из вышеизложенного следует, что появление зеленой окраски не связано ни с достижением определенного возраста или размера, ни с наступ-

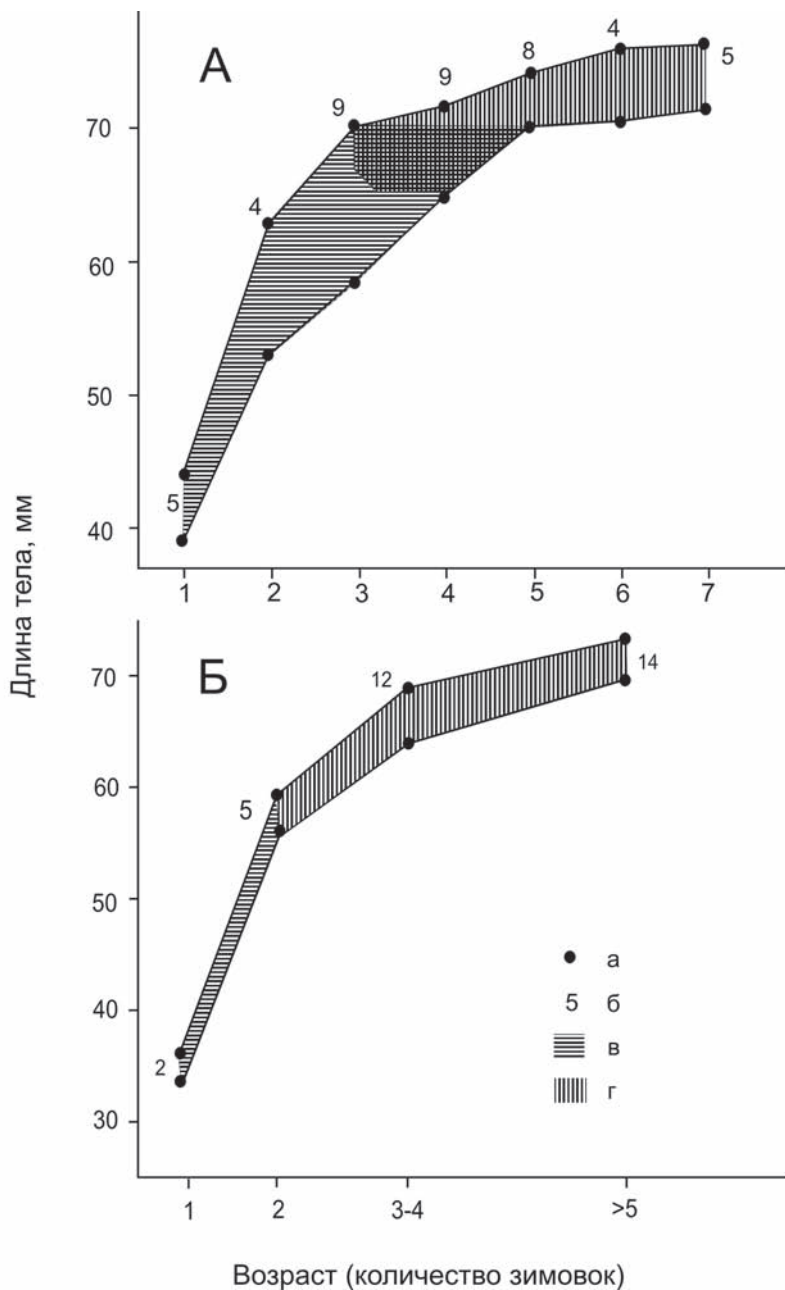


Рис. 1. Изменение окраски и размеров тела самцов с возрастом на дне ущелья (А) и в дубраве на склоне (Б): а – максимальные и минимальные размеры тела; б – величина выборки; в – бурая окраска; г – зеленая окраска.

лением половой зрелости, ни с социальным статусом особи. Очевидно, что зеленая окраска появляется только после достижения половой зрелости, но при этом непосредственным фактором, вызывающим ее появление, служит длительное пребывание под воздействием прямого солнечного света.

Реакция сородичей на окраску самца и система взаимоотношений.

В буково-грабовом лесу агрессивная реакция территориальных самцов наиболее высока в адрес зеленых экскурсантов из-за пределов поселения, существенно ниже в адрес нетерриториальных (бурых) самцов, как местных, так и пришлых, и еще ниже в адрес непосредственных территориальных соседей (Целлариус, 2005). Прямые агрессивные контакты сравнительно редки, оседлые члены поселения практически не имеют травм.

Самки в этом биотопе вынуждены весь период активности находиться на поверхности, так как температуры среды здесь сравнительно низки и самки постоянно нуждаются в баскинге (Целлариус, Целлариус, 2001). В результате самки потенциально доступны самцам весь период активности (пришлые самки постоянно подвергаются сексуальным домогательствам). Однако если самка регулярно вступает в контакт с самцом и при этом реализует специфические формы поведения, поведенческие реакции самца постепенно меняются, и у самки появляется возможность блокировать попытки спаривания с его стороны (Целлариус, 2005; Целлариус, Целлариус, 2006). Такого рода «дружественные» отношения сохраняют устойчивость в течение нескольких лет (Целлариус, Целлариус, 2005, 2006). Когда самка «приручает» нескольких а-резидентов, она получает ряд преимуществ: свободу передвижения по территориям этих самцов; защиту с их стороны от посягательств со стороны γ -резидентов и экскурсантов из-за пределов поселения; свободу выбора полового партнера. При этом в число партнеров могут входить не только «прирученные» владельцы территорий, но и любые другие особи (Целлариус, 2005). Очевидно, что все эти преимущества самка получает только в том случае, когда она строит «дружественные» отношения именно с а-резидентами, т. е. самцами, проявляющими агрессию в адрес других самцов. На дне ущелья такие и только такие самцы несут зеленую окраску. Как показали наблюдения, самки только при контакте с зелеными самцами реализуют указанные формы поведения и только с зелеными самцами формируют и поддерживают «дружественные» отношения (Целлариус, Целлариус, 2002; Целлариус, 2005). Следует отметить, что существование «дружественных» отношений регламентирует не только систему интерсексуальных взаимодействий. Взаимодействия а-резидентов друг с другом также определяются «семейным» статусом контактантов (Целлариус, Целлариус, 2006).

В дубраве на склоне агрессивная реакция а-резидентов в адрес самцов любого статуса одинакова и в среднем выше, чем на дне ущелья. Большая часть контактов самцов носит характер прямых агрессивных столкнове-

ний. Число особей с травмами существенно выше, чем в предыдущем биотопе.

Температуры среды в дубраве достаточно высоки (Целлариус, Целлариус, 2001), и у самок отсутствует потребность в длительном баскинге. Самки ведут здесь скрытный образ жизни и малодоступны для самцов. «Дружественные» связи самок с самцами в этом биотопе, как правило, не формируются (Галоян, Целлариус, 2006). Интерсексуальные контакты не носят систематического характера, спаривание, по сравнению с предыдущим биотопом, более часто протекает по насильственному сценарию.

Заключение. В буково-грабовом лесу зеленая окраска самцов является одним из основных коммуникационных сигналов и регламентирует поведение ящериц как при контактах самцов и самок, так и при контактах самцов между собой. Результатом регламентации поведения является устойчивая система долговременных отношений, обеспечивающая: а) дифференцированный доступ самцов разного статуса к ресурсам и спариванию; б) свободу выбора полового партнера самками; в) снижение частоты и интенсивности прямых агонистических столкновений между членами социума.

В дубравах на склоне зеленая окраска, по-видимому, имеет единственное значение — служит для распознавания пола сородича. Доступ самцов разного статуса к ресурсам и спариванию в этом биотопе слабо дифференцирован и в значительной степени зависит от случайного стечения обстоятельств. Свобода выбора полового партнера самками существенно ограничена. Частота и интенсивность агрессивных взаимодействий значительно выше, чем в предыдущем биотопе и именно взаимодействия такого рода играют ведущую роль в формировании системы социальных отношений.

Таким образом, зеленая окраска самцов, как средство коммуникации, оказывается широко функциональной в одних экологических условиях и узко или нефункциональной в других. Вероятно, именно те условия, в которых наиболее полно проявляется функция сигналов, и следует считать условиями формирования специфического для данного вида социального поведения. Из этого следует, в частности, что только на основе данных о социальной организации во всем спектре условий обитания вида можно строить гипотезы об эволюции и адаптивности его поведенческих стратегий.

Исследования проведены при поддержке РФФИ (05-04-49568).

Галоян Э. А., Целлариус Е. Ю., 2006. Структура индивидуального участка и особенности поведения самцов скальной ящерицы в щебнистой дубраве // Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН (в печати).

Польнова Г. В., 1990. Функциональная роль иерархической системы отношений в популяциях ящериц // Журнал общей биологии. Т. 51. № 3. С. 338—352.

- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю.*, 2001. Динамика пространственной структуры популяции скальной ящерицы в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. ж. Т. 80. № 7. С. 1—8.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю.*, 2002. Возрастные изменения и возможное значение сигнальной окраски у самцов скальной ящерицы с хребта Навагир // Зоол. ж. Т. 81. № 8. С. 970—977.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю.*, 2005. Формирование и защита индивидуального пространства самцов скальной ящерицы. Сообщение 1: Индивидуальный участок // Зоол. журн. Т. 84. № 9. С. 1123—1135.
- Целлариус А. Ю., Целлариус Е. Ю.*, 2006. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 2: территория и территориальные отношения // Зоол. ж. Т. 86. № 1. С. 73—83.
- Целлариус Е. Ю.*, 2005. Пространственно-этологическая структура популяционных парцелл у скальной ящерицы. Дис. ... канд. биол. наук. С-Пб.: Зоологический институт РАН.
- Целлариус Е. Ю., Целлариус А. Ю.*, 2006. Изменения поведенческого репертуара при реагировании на особей противоположного пола у скальной ящерицы с хребта Навагир // Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН (в печати).
- Cooper W. E., Greenberg N.*, 1992. Reptilian coloration and behavior // *Biology of the Reptilia*. V. 18. Univ. Chicago Press. P. 298—422.
- Olsson M., Silverin B.*, 1997. Effects of growth rate on variation in breeding coloration in male Sand Lizard (*Lacerta agilis*: Sauria) // *Copeia*. № 2. P. 456—460.
- Stamps J. A.*, 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards // *Biology of the Reptilia*. V. 7. Academic Press. P. 265—334.
- Stone P. A., Baird T. A.*, 2002. Estimating lizard home range: the Rose model revisited // *J. Herpetology*. V. 36. № 3. P. 427—436.
- Tsellarius A. Yu., Men'shikov Yu. G., Tsellarius E. Yu.*, 1995. Spacing pattern and reproduction in *Varanus griseus* of Western Kyzylkum // *Russian J. Herpetology*. V. 2. № 2. P. 153—165.

ЭКОЛОГИЯ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ *Zootoca vivipara* ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (В ПРЕДЕЛАХ ХАНТЫ-МАНСИЙСКОГО АВТОНОМНОГО ОКРУГА)

Р. Р. Шамгунова, В. П. Стариков

Сургутский государственный университет

SOME DATA ON ECOLOGY OF *Zootoca vivipara* IN THE FOREST ZONE OF WESTERN SIBERIA (IN KHANTY-MANSY AUTONOMOUS DISTRICT)

R. R. Shamgunova, V. P. Starikov

Surgut State University

The features of habitat preference, diet, and sexual structure of *Zootoca vivipara* populations were investigated in the field in 2003—2006. The investigation took place in the forest zone of Khanty-Mansy autonomous okrug. Density of population in different parts of taiga is shown.

Экология живородящей ящерицы в Западной Сибири достаточно хорошо изучена на территории Новосибирской (Попоудина, 1976; Григорьев, 1981; Равкин и др., 2003), Томской (Куранова, 1998, 2003; Булахова, 2004), Курганской (Назайкина, Стариков, 2005) областей. Отдельные работы посвящены исследованию герпетологических сообществ в Тюменской области (Топоркова, 1973; Гашев, 2000). Территория Ханты-Мансийского автономного округа (ХМАО) до недавнего времени в отношении рептилий оставалась практически неизученной.

В связи с этим особый интерес представляет исследование экологии живородящей ящерицы в южной, средней и северной подзонах лесной зоны Западной Сибири в пределах ХМАО. При изучении данного вопроса ставились следующие задачи: исследование биотопического размещения, плотности населения, сезонной активности, размножения и питания.

Материал и методика. Материалом для данной работы послужили сборы авторов из 8 различных географических точек ХМАО. Исследования проводились в природном парке «Сибирские Увалы» 4 – 21 июля 2003 г. (n = 20 особей), 1 – 15 июля 2004 г. (n = 9) и 1 – 15 июля 2005 г. (n = 6), 16 июня – 16 августа 2006 г. (n = 29) (62°50' с. ш., 81°25' в. д.); природном парке «Самаровский чугас» в урочище «Острова» 4 – 21 июля 2004 г. (n = 35) (61°12' с. ш., 69°30' в. д.) и урочище «Шапшинское» 4—18 июля 2005 г. (n = 16) (61°5' с. ш., 69°27' в. д.); Кулуманском заказнике 17—29 июля 2005 г. (n = 32) (60°30' с. ш., 76°50' в. д.); окрестностях д. Сайгатина 20—30 июля 2006 г. (n = 7) (61°19' с. ш., 72°50' в. д.); окрестностях п. Салым 9—18 июля 2006 г. (n = 22) (60°47' с. ш., 71°50' в. д.); окрестностях п. Ягодный 1—12 июля 2005 г. (n = 26) (60°19' с. ш., 65°30' в. д.) и 20 км западнее п. Мортка в период

с 31 августа по 9 сентября 2006 г. ($n = 8$) ($59^{\circ}20'$ с. ш., $65^{\circ}0'$ в. д). Было добыто и исследовано 210 особей *Zootoca vivipara*.

Количественный учет ящериц проводился на площадках размером $(100—250) \times (5—10)$ м в часы наибольшей активности животных. Результаты пересчитывались на 1 га исходя из площади учетных площадок. Во всех исследованных географических точках закладывалось 3 – 5 площадок, относящихся к различным стациям, где ежедневно проводился отлов ящериц.

При обработке ящериц измеряли массу животных (M , г), длину туловища от конца морды до анальной щели (L , мм), длину хвоста ($L. cd$, мм), число поперечных рядов брюшных щитков ($Ventr$), число бедренных пор ($P.f.$), отношение ширины и длины анального щитка ($L ta / L a$), отношение длины хвоста к длине туловища ($L. cd / L$). Промеры всех животных проводили с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм.

Изучение размножения ящериц проводилось в июле на выборках из «Сибирских Увалов» ($ad +> n = 37$); урочища «Острова» ($ad +> n = 32$) и окрестностей п. Ягодный ($ad +> n = 22$). Животных вскрывали, у самок подсчитывали число эмбрионов, измеряли массу (M), длину туловища (L) и длину хвоста ($L. cd$) детенышей, у самцов — длину и диаметр семенников.

Питание рептилий анализировали по содержимому желудков при вскрытии животных ($n = 95$) (Щербак, 1989), вычислялся процент встречаемости представителей различных таксономических групп как отношение количества встреч в желудках к количеству желудков. Названия насекомых даны по Н. Н. Плавильщикову (1994).

Результаты. Наибольшее влияние на распределение пресмыкающихся оказывают зональные различия в теплообеспеченности, увлажненности и рельеф, а также кормность и состав лесообразующих пород (Равкин и др., 2003). *Z. vivipara* в условиях северной тайги занимает преимущественно верховые болота (средняя плотность 5.2 ос/га), реже она встречается в светлохвойных лесах (2.4 ос/га) и на березово-сосновых вырубках (0.8 ос/га), единичны встречи на пойменных лугах (0.4 ос/га).

В средней тайге верховые болота заселены ящерицей в меньшей степени (2.4 ос/га). В таких условиях она тяготеет к опушкам березово-сосновых лесов и вырубкам (11.2 ос/га). Среднее значение ее плотности в березово-осиновых лесах — 4.0 ос/га.

Характерными местами обитания ящериц южной тайги являются разнотравные луга (14.69 ос/га). Встречалась *Z. vivipara* и на пойменных лугах (2.4 ос/га). Низкая плотность населения отмечена на вырубках и в березово-осиновых лесах (0.8 ос/га и 0.4 ос/га, соответственно).

Самки и самцы ящериц в течение сезона обладают различной активностью, что отражается на их встречаемости в учетах. Так, во второй половине июня в северной тайге самцы встречались чаще самок (коэффициент

количественного отношения самцов к самкам в северной тайге равнялся 1.5), последние более активны в первой и второй половине июля (0.7 и 0.8 соответственно), а в августе вновь преобладали самцы (3.0).

В северной тайге самки *Z. vivipara* ($n = 6$) в среднем вынашивают 6.5 ± 0.61 зародышей (lim 6—8) размером 12×9 мм (вторая декада июля). В среднетаежной популяции в этот же период ($\text{♀♀ } n = 8$) среднее количество эмбрионов составило 5.75 ± 0.11 массой 0.53 ± 0.01 г, длиной тела зародышей $L = 18.39 \pm 0.99$ (lim 14—23) мм, длиной хвоста $L \text{ cd.} = 19.73 \pm 1.07$ мм (Шамгунова, 2005). В южной тайге ($\text{♀♀ } n = 6$) количество эмбрионов равнялось 5.33 ± 0.26 , $M = 0.28 \pm 0.001$ г, $L = 17.66 \pm 2.09$ (lim 14—22) мм, $L \text{ cd.} = 18.01 \pm 3.09$ мм. Подзональные различия плодовитости самок не достоверны. Средняя длина тела $L + L \text{ cd.}$ беременных самок составила 145.5 ± 9.79 (lim 134—168) мм в северной тайге, $L + L \text{ cd.} = 147.0 \pm 7.11$ (lim 131—159) мм в средней тайге и 117.4 ± 10.56 (lim 97—129) мм в южной тайге. Морфологические различия средней длины тела самок северной и южной тайги статистически достоверны, различия между длиной тела самок сопредельных подзон лесной зоны статистически не достоверны. Положительная корреляция между плодовитостью и длиной туловища самок выявлена только в южной тайге ($R^2 = 0.744$). Эмбрионы, которые находились на поздних стадиях пренатального развития, имели одинаковую окраску: серый фон без полос, сине-серебристое горло, серый хвост.

У некоторых самок из выборок северной и средней тайги наблюдалось неравномерное развитие эмбрионов. Так, в ряде случаев визуальностью сформировавшиеся ящерицы, находящиеся в нижних отделах яйцеводов, соседствовали с не окончательно сформировавшимися зародышами или комками желтка в яйцевых оболочках (30% и 50% случаев соответственно).

Новорожденные ящерицы в условиях южной и средней тайги появлялись в середине июля, в северной тайге они регистрировались в конце июля — начале августа ($n = 6$; $M = 0.26 \pm 0.036$ г; $L = 21.5 \pm 1.315$ (lim 19—23) мм; $L \text{ cd.} = 23.0 \pm 2.024$ мм). В средней тайге в этот период масса тела молодых особей ($n = 19$) равнялась 0.39 ± 0.039 г; длина туловища 25.08 ± 0.779 (lim 22—28) мм; длина хвоста 25.68 ± 3.319 мм. В южной тайге в сентябре у сеголеток ($n = 8$) $M = 0.40 \pm 0.028$ г; $L = 25.75 \pm 0.807$ (lim 24—27) мм; $L \text{ cd.} = 26.25 \pm 4.394$ мм.

Исследование самцов *Z. vivipara* (вторая декада июля) северотаежной популяции показало, что 65% (11 из 17) особей были половозрелыми с размерами семенников 5.6×2.9 мм ($L = 52.59 \pm 2.28$ (lim 46—73) мм; $L \text{ cd.} = 73.18 \pm 8.16$ мм). Размеры семенников неполовозрелых перезимовавших самцов составили 3×1.5 мм ($L = 40.91 \pm 2.52$ (lim 35—49) мм; $L \text{ cd.} = 55.53 \pm 8.93$ мм). Среди самцов среднетаежной популяции встречено 92% (23 из 25) взрослых особей (семенники размером 4.2×2.1 ; $L = 48.68 \pm 1.76$ (lim 39—57) мм; $L \text{ cd.} = 70.13 \pm 7.34$ мм); и 8% неполовозрелых перезимовавших

самцов ($L = 39.54 \pm 2.78$ (lim 30—48) мм; $L_{cd} = 57.90 \pm 7.29$ мм). В выборке из южной тайги 92% (12 из 13) самцов были половозрелыми с размерами семенников 5.2×2.6 мм ($L = 45.83 \pm 2.94$ (lim 40—55) мм; $L_{cd} = 68.45 \pm 7.27$ мм). Размеры семенников полувзрослого самца 3×1.5 мм ($L = 38$ мм; $L_{cd} = 63$ мм). Достоверной зависимости между размерами семенников и линейными размерами ящериц во всех подзонах не установлено.

При исследовании питания взрослых особей живородящей ящерицы различий в пищевых предпочтениях самок и самцов не обнаружено. В рационе ящериц встречались беспозвоночные, относящиеся к 3 классам: брюхоногие моллюски, паукообразные и насекомые. Спектр питания ящериц северной тайги ($n = 27$) включал пауков (7.4%) и насекомых: гусениц бабочек (Lepidoptera) (40.7%) и пенниц (семейство Cercopidae отряда Номоптера) (88.9%). Рацион этого вида в средней тайге ($n = 44$) был шире. Помимо пауков (11.4%), равнокрылых (79.5%) и чешуекрылых (20.5%), в желудках присутствовали кобылки семейства Acrididae (15.9%), двукрылые (5.0%), муравьи (семейство Formicidae, род *Camponotus*) (4.5%) и брюхоногие моллюски (11.4%). Состав содержимого желудков южнотаежной популяции ($n = 24$) включал пауков (12.5%), брюхоногих моллюсков (4.16%) и насекомых: гусениц бабочек (58.3%), пенниц (семейство Cercopidae отряда Номоптера) (12.5%).

Доля герпетобионтов составила 26—52%, хортобионтов — 14—39%, гидробионтов — только 3—8% от числа животных, обнаруженных в желудках *Z. vivipara*.

Выводы.

1. В условиях лесной зоны Западной Сибири у живородящей ящерицы наблюдается подзональная смена биотопических предпочтений от хорошо прогреваемых участков разнотравных лугов южной тайги к переувлажненным, но весьма доступным для инсоляции верховым болотам северной тайги.

2. В летние месяцы, за исключением июля, активность самцов выше, чем самок.

3. Развитие эмбрионов ящериц в северной тайге запаздывает в среднем на две недели по сравнению со средней и южной тайгой. Зависимость плодовитости самок от подзональных особенностей местообитания не выявлена.

4. Половой диморфизм в пищевых предпочтениях живородящей ящерицы не обнаружен. В рационе ящериц преобладают наземные формы беспозвоночных.

Булахова Н. А., 2004. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) Юго-Востока Западной Сибири (география, экология, морфология). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Томск. 26 с.

- Гашев С. Н.*, 2000. Интересные находки и встречи редких видов позвоночных животных в Тюменской области // Словцовские чтения: тезисы докл. и сообщ. науч.-практ. конф. Тюмень. С. 317—320.
- Григорьев О. В.*, 1981. К экологии земноводных и пресмыкающихся в пойме Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы Оби. Новосибирск. С. 154—160.
- Куранова В. Н.*, 1998. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся Юго-Востока Западной Сибири. Автореф. дис ... канд. биол. наук. Томск. 21 с.
- Куранова В. Н.*, 2003. История изучения земноводных и пресмыкающихся Западной Сибири // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). Новосибирск. С. 5—19.
- Назайкина Т. В., Стариков В. П.*, 2005. Морфологические особенности ящериц Южного Зауралья // Сборник науч. трудов Биол. факультета. Сургут. С. 51—56.
- Плавильщиков Н. Н.*, 1994. Определитель насекомых. М.: Топиал. 544 с.
- Попоудина А. Д.*, 1976. О питании и размножении ящериц в южной части лесного Приобья // Фауна и экология животных Приобья. Новосибирск. С. 36—42.
- Равкин Ю. С., Куранова В. Н., Цыбулин С. М., Богомолова И. Н., и др.*, 2003. Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). Новосибирск. С. 20—35.
- Стариков В. П., Шамгунова Р. Р.*, 2003. Эколого-морфологическая характеристика рептилий парка «Сибирские Увалы» // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: Сборник статей. Нижневартовск. № 2. С. 119—124.
- Топоркова Л. Я.*, 1973. Амфибии и рептилии Урала // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск. С. 84—116.
- Шамгунова Р. Р.*, 2005. Материалы по экологии *Lacerta (Zootoca) vivipara* Среднего Приобья // Наука и инновации 21 века: Сборник материалов 5 Открытой окружной конф. молодых ученых. Сургут. С. 106—107.
- Щербак Н. Н.*, 1989. Питание // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. С. 128—132.

ОРИЕНТАЦИЯ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *Rana ridibunda* ПРИ ПОИСКЕ СВОЕГО ВОДОЕМА

В. В. Шахпаронов, С. В. Огурцов

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

POND SEARCH ORIENTATION IN THE MARSH FROG, *Rana ridibunda*

V. V. Shakhparonov, S. V. Ogurtsov

M. V. Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology

Investigating the Marsh frog's (*Rana ridibunda* Pall.) pond search orientation we found some behavioural differences between northern (west of Moscow region) and southern (Astrakhan's region) populations. During our experiments, we displaced frogs at different distances from their ponds and tracked their movements. The tracking device used in the experiments consisted of a «rucksack» and a sewing machine bobbin with 60 m of thread, which was mounted on the frog's back. In summer, the marsh frogs from northern population (43 individuals) after displacement up to 250 m tended to return to their breeding pond. Southern population frogs (40 individuals) did not show such a fidelity to their ponds and moved to the nearest water. If we displaced frogs at the distance more than a kilometer from all ponds frogs moved in random manner in both populations. We conducted the same experiments in autumn (September) with the frogs from northern population (15 ind.). In this case, frogs caught in the pool and displaced 10—15 m and 150, 250 m away from the pond moved to the Moscow River that serves as a hibernation site for these frogs. At the distance more than a kilometer from the river, they went in a stereotyped compass direction that coincided with the direction of their autumn migration to the hibernation site.

Введение. Хорошо известна необычная способность амфибий из года в год возвращаться к конкретному нерестовому водоему. При этом даже если унести животное из водоема на расстояние в несколько сотен метров, то оно успешно найдет дорогу обратно (Oldham, 1966; Васильев, 1967; Grant et al, 1968). Такая привязанность существует не только к нерестовым водоемам, но и к своим летним участкам (Dole, 1965, 1968, 1972). Однако в большинстве случаев подобные исследования проводили на амфибиях, принадлежащих к сухопутной экологической группе, которые ежегодно совершают миграции к своим нерестовым водоемам, а после размножения идут на летние участки, то есть постоянно сталкиваются с задачей поиска водоема или летнего участка с большого расстояния. А вот как обстоит дело со способностью к поиску водоема у полуводных видов амфибий, которые практически всю жизнь проводят в непосредственной близости от водоема? Этот вопрос изучен гораздо хуже и ограничивался, в основном,

заносами на небольшие расстояния (Васильев, 1967; Бабенко и др., 1973). Кроме этого, практически нет работ, где бы сравнивали ориентационное поведение амфибий из разных частей ареала, хотя таких различий следует ожидать. Так, на юге ареала в период размножения амфибии мотивированы не только необходимостью поиска места нереста как конкретного водоема, но и опасностью более быстрого высыхания при длительном передвижении по суше, что может обусловить поиск на пути миграции новых водоемов с целью пополнения водного баланса организма. Возможно, что такие водоемы будут использоваться и как новые места размножения. В связи с этим мы решили изучить способность к ориентации именно у представителей полуводной группы бесхвостых амфибий. В качестве объекта выбрали именно озерную лягушку *Rana ridibunda* Pall., которая является самым «водолюбивым» видом в нашей фауне и проводит в воде не только лето, но и зимует в воде.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1) Как изменяется стратегия поиска водоема по мере удаления от своего пруда?

2) Существуют ли сезонные изменения в стратегии поиска водоема?

3) Отличается ли стратегия поиска водоема у лягушек в северных и южных частях ареала?

4) Существуют ли различия между особями в ориентационном поведении, связанные с полом, с размером тела или индивидуальными особенностями?

Материал и методика. Для изучения способности лягушек находить направление на свой водоем (место поимки), мы уносили отловленных лягушек на различное расстояние от их водоема и выпускали. Чтобы исключить возможное влияние наклона поверхности, мы старались проводить все эксперименты на ровных площадках. Лягушек, как правило, выпускали в 9—10 ч. вечера, а проверяли в 9—10 ч. утра. Для слежения за перемещением животных мы использовали устройство, предложенное Дж. Долом (Dole, 1965), представляющее собой миниатюрный рюкзачок, изготовленный из половинки пластикового контейнера «киндер сюрприз», в который вставлена шпулька с нитками (60 м). На лягушке он крепится при помощи пояса, охватывающего ее за талию. Свободный конец нити закрепляется за колышек. По размотанной нити мы находили лягушку и картировали ее маршрут. С маршрута для дальнейшей обработки брались следующие данные: азимут с начальной точки движения на конечную, перемещение — расстояние от начальной до конечной точки маршрута по прямой, путь — расстояние, равное длине размотанной нити. Для оценки статистической значимости отличия распределения азимутов движения лягушек от равномерного распределения мы применяли критерий Рейли (Rayleigh test) (Lehner, 1996) и критерий Пао (Rao's spacing test) (Bergin, 1991). Для оценки статистической значимости различий между направлением на водоем и направлением движения лягушек, мы использовали

метод сравнения ожидаемого направления с доверительным интервалом среднего вектора направлений движения лягушек (Lehner, 1996).

Для того, чтобы выяснить, как меняется стратегия поиска водоема по мере удаления от своего пруда, была проведена серия экспериментов в окрестностях Звенигородской биологической станции (Одинцовский район Московской области) в июне 2004 г. Температура воздуха составляла: 11—14°C ночью, 14—26°C днем; относительная влажность воздуха ночью 80—96%; днем 52—83%. Лягушек для данных экспериментов мы отлавливали в прудах, находящихся на территории д/о Мирный в 1.5 км к северо-западу от биостанции. Это комплекс из 4-х близко расположенных друг к другу прудов, общей площадью 30 × 40 м. Пруды расположены в 60 м к югу от р. Москва, течение которой в данном участке ориентировано с запада на восток. Лягушек выпускали на расстоянии 15—20 м, 150 и 250 м, 4 км от водоема, всего в данной серии экспериментов было задействовано 43 озерные лягушки, в том числе 26 самок и 17 самцов.

Для исследования вопроса сезонных изменений в пространственной ориентации лягушек, мы провели аналогичную серию экспериментов в сентябре 2004 г., что соответствует времени ухода озерных лягушек на зимовку в реку. Температура воздуха составляла 3—6°C ночью, 10—15°C днем; относительная влажность воздуха: ночью 90—100%, днем 73—95%. Свои исследования мы начали 14 сентября. К этому времени основная часть лягушек уже покинула очистные пруды, и мы смогли отловить только 15 взрослых особей (6 самцов, 9 самок), поэтому мы были вынуждены использовать во всех выпусках одних и тех же особей. Всего было проведено 5 выпусков. Расстояния от водоема и места выпуска лягушек были те же, что и в июне месяце: 15—20 м от водоема, 150 м, 250 м, 4 км. Был проведен еще один эксперимент на другом (правом) берегу р. Москва, для оценки влияния местоположения реки как места предстоящей зимовки на выбор лягушками направления движения.

В качестве южной популяции нами была взята популяция лягушек, живущая в водоемах, находящихся в 2 км на юго-востоке от г. Харабали Астраханской области. Здесь мы провели аналогичную серию экспериментов, что и с лягушками из звенигородской популяции в летний период. Температура воздуха в период проведения экспериментов: ночью 17—23°C, днем 26—35°C; относительная влажность воздуха ночью 66—81%, днем 33—56%. Лягушек для данных экспериментов мы отлавливали в ерике Сухом, представляющем собой маленькую речушку шириной в среднем 2—3 м и глубиной в среднем 50—60 см. Кроме того, лягушек отлавливали и в небольших прудиках, находящихся в 270 м на юго-западе от начала русла ерика Сухого. Для экспериментов было отловлено 40 лягушек (21 самцов, 19 самок).

Результаты и обсуждение.

1. Результаты экспериментов с лягушками из звенигородской популяции в период размножения.

Вначале была проведена серия экспериментов, в которых лягушек выпускали в ближайших окрестностях своего пруда (15—20 м от него). По нашим наблюдениям, озерная лягушка, несмотря на то, что проводит довольно много времени в воде, регулярно совершает вылазки на несколько десятков метров. Поэтому мы предположили, что в данном случае мы будем выпускать их на знакомой для них местности. Лягушки были выпущены со всех 4-х сторон света по отношению к этой группе водоемов, а также между ними. Всего было выпущено 16 особей. Во всех случаях лягушки ориентировались в сторону очистных прудов и возвращались в один из них. То, что лягушки ориентировали свое движение в сторону очистных прудов, хорошо видно на рис. 1 А. Кроме этого, мы можем сказать, что у них не было определенного предпочитаемого направления движения относительно сторон света (рис. 1 Б).

Далее мы увеличили дистанцию выпуска лягушек до нескольких сотен метров. В этом случае, по нашему предположению, лягушки будут передвигаться по незнакомой для них местности, в то же время им будут доступны некоторые исходящие от водоемов стимулы, такие как, запах воды и брачные крики самцов. Лягушки были выпущены на двух достаточно ровных площадках, находящихся с востока (в 150 м) и с запада (в 250 м) по отношению к очистным прудам. В обоих случаях ближайшим к месту выпуска лягушек водоемом была р. Москва, которая находилась на вдвое меньшем расстоянии, чем очистные пруды. На рис. 1 Д, Ж представлены результаты данных экспериментов. В обоих случаях распределение азимутов направлений движения отличалось от равномерного ($p < 0.01$). Направление движения лягушек совпадало с направлением на очистные пруды, но статистически значимо отличалось от направления на реку ($p < 0.05$).

Наконец, для того, чтобы проверить, как будут вести себя лягушки в случае, когда они не только находятся на незнакомой местности, но и отсутствуют стимулы, исходящие от каких-либо водоемов, был проведен эксперимент, в котором лягушек выпустили на расстоянии 4 км от своих прудов и в 1 км от реки. В отличие от предыдущих экспериментов, распределение азимутов не отличалось от равномерного ($p > 0.05$) (рис. 1 И), что может указывать на то, что выбор направления движения нес, скорее всего, случайный характер.

2. Результаты экспериментов с лягушками из звенигородской популяции в период ухода на зимовку.

В ближних выпусках и выпусках, проведенных на расстоянии нескольких сотен метров, распределение азимутов во всех случаях статистически значимо отличалось от равномерного ($p < 0.01$), однако движение лягушек было направлено не в сторону тех водоемов, в которых они были пойманы, а в сторону Москвы-реки ($p < 0.05$). Особенно ярко это заметно в случае ближних выпусков. Общее направление движения лягушек ориентировано на север, то есть к реке, а не к своему водоему (рис. 1 В, Г). В выпусках,

проведенных на расстоянии нескольких сотен метров, лягушки также двигались в сторону р. Москва (рис. 1 Е, З). Будучи унесенными на расстояние в несколько километров от очистных прудов, лягушки повели себя также совершенно иным образом, нежели летом (рис. 1 К). Осенью распределение азимутов уже не равномерное ($p < 0.01$), а существует общее северо-восточное направление движения. Данное направление не совпадает ни с оптимальным направлением на реку, ни с направлением на очистные пруды, в то же время оно полностью совпадает с направлением движения лягу-

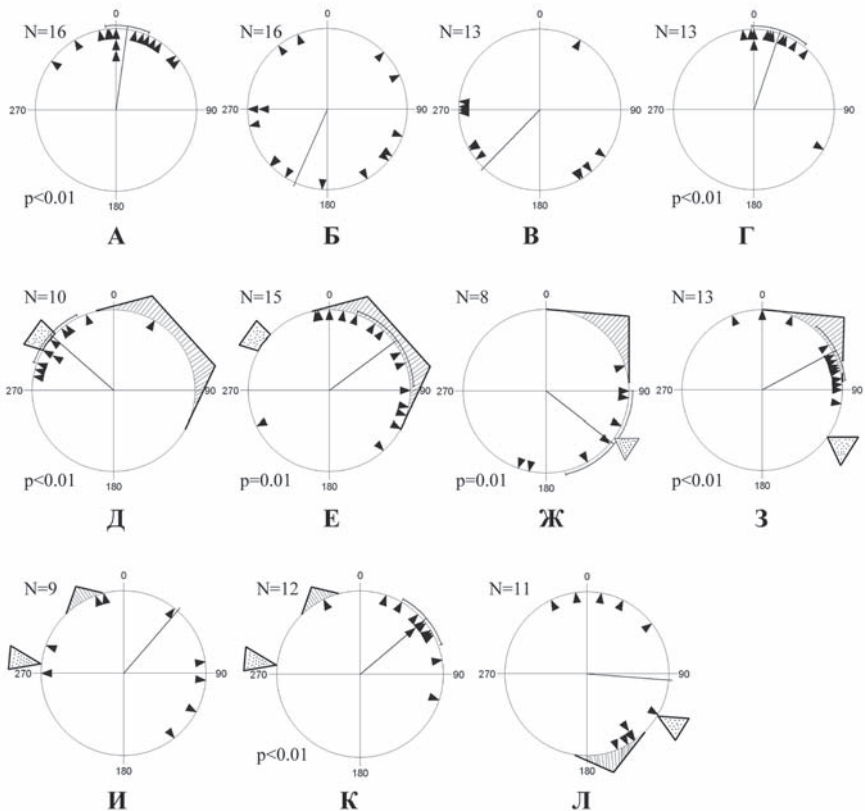


Рис. 1. Круговые диаграммы, отражающие направление движения лягушек в различных экспериментах, проведенных в Звенигороде. А, Б, В, Г – ближние выпуски, Д, Е – 150 м от водоема; Ж, З – 250 м от водоема; И, К – 4 км, Л – выпуск на другом берегу р. Москва.

А, Б, Д, Ж, И – июнь. В, Г, Е, З, К, Л – сентябрь.

0° – направление на север. На А и В 0° – направление на свой водоем.

Указатели на очистные пруды заточкованы, указатели на Москву реку – заштрихованы.

N – число особей. p – достоверность отличия от равномерного распределения согласно тесту Рейли. В тех случаях, где значение p не указано, распределение азимутов не отличается от равномерного.

шек в предыдущих экспериментах, где их выпускали на расстоянии 150 и 250 м (критерий Уотсона U^2 показал отсутствие статистически значимых различий между тремя этими экспериментами). Из этого мы сделали предположение, что в данном случае лягушки использовали движение в стереотипном направлении, примерно соответствующем направлению осенней миграции. На то, что данное направление является стереотипным, косвенно указывает малый разброс азимутов. Для проверки данной гипотезы мы перенесли лягушек на другой берег Москвы-реки и выпустили их там, нас интересовало, определяют ли лягушки местоположение реки (теперь она находилась от них на юге) или снова пойдут в северном направлении. Правда, расстояние до реки было несколько меньше — 450 м. Лягушки разделились на 2 группы, каждая из которых пошла в своем направлении (рис. 1 Л), на что указывает критерий Рао ($p < 0.5$), который, в отличие от критерия Рейли, может оценивать выборку, в которой существует не одно, а два «предпочитаемых» направления. Первая группа пошла на север (5 лягушек из 11), а вторая — на юго-восток в направлении р. Москва ($p < 0.05$). При этом 3 из тех, кто пошел на север, развернулись на юго-восток — к реке. Таким образом, мы видим, что лягушки, оказавшись на незнакомой местности, вначале могут использовать стереотипное направление, совпадающее с направлением их осенней миграции в реку в их месте обитания. Но, тем не менее, с расстояния в 450 м они способны обнаружить реку и в конечном итоге повернуть в ее сторону.

3. Результаты экспериментов с лягушками из харабалинской популяции.

Первая группа лягушек была отловлена в небольшой части русла ерика Сухого, и выпущена в 60 м на север от водоема (табл. 1). В данном эксперименте нас интересовало, смогут ли они сориентироваться именно на тот участок ерика, в котором они были пойманы. Расстояние от водоема было

Таблица 1. Результаты экспериментов с лягушками из южной популяции.

Группа	N	Расстояние до (м)		Критерий Рейли	Статистическая значимость* отличия направления движения лягушек от	
		места поимки	ближайшего водоема		направления на место поимки	направления на ближайший водоем
1	10	70	60	$p < 0,01$	н.р.	н.р.
1**	5	70	60	$p < 0,01$	н.р.	$p < 0,05$
2	10	200	70	$p < 0,05$	$p < 0,05$	н.р.
3	10	200	100	$p = 0,7$		
4	10	2000	800	$p = 0,7$		

N — число особей.

* Значение «р» рассчитано путем сравнения 95% доверительного интервала среднего вектора с направлением на водоем.

** Те особи группы № 1, которые сориентировались в сторону ерика.

сознательно увеличено по сравнению со звенигородскими экспериментами, поскольку лягушки в данной популяции уходят от воды примерно вдвое дальше, нежели в звенигородской популяции. В результате лягушки разделились на 2 группы: половина направилась к воде, а половина лягушек прошла немного вдоль лесополосы в восточном направлении и затаилась. Поэтому в целом для группы мы можем сказать, что направление движения лягушек достоверно не отличается от направления на русло ерика (табл. 1), в то же время те 5 особей, которые направилась точно к ерику, сориентировались именно на место поймки. В качестве контроля мы отловили лягушек из находящихся приблизительно в 300 м от этого места луж (группа № 2, результаты данного эксперимента в таблице не представлены) и выпустили их в том же самом месте. 2 особи из 10 также затаились в лесополосе, а остальные пошли к ерику, но в другую часть русла, нежели лягушки из 1 группы. Примененный нами критерий Уотсона U^2 показывает наличие статистически значимых различий между этими двумя выборками ($p < 0.01$). Таким образом, мы можем констатировать наличие существенных различий в ориентации лягушек, связанных с тем, является ли местность у водоема знакомой для них или нет.

Далее была произведена пара экспериментов, которая соответствует дальним выпускам в Звенигороде. В первом эксперименте с группой № 2 (см. табл. 1) мы выпустили лягушек между лужами, в которых они были отловлены, и руслом ерика. В результате все лягушки направились в сторону более близкорасположенного русла. Для второго эксперимента из этой серии мы отловили лягушек на небольшом участке русла ерика Сухой и выпустили их в 100 м от русла (в 200 м от места поймки) за дорожной насыпью высотой около 3 м (группа № 3 в табл. 1). В целом распределение азимутов движения лягушек в этом эксперименте не отличалось от равномерного (табл. 1), однако 4 особи явно сориентировались в сторону ерика, и даже перешли через дорожный вал. Четвертая группа особей была отловлена в русле ерика Сухой, унесена на расстояние 4 км и выпущена в поле. Ближайшим водоемом к месту выпуска было расположенное в 800 м к юго-востоку озеро. Лягушки в данном эксперименте были довольно подвижны, но разошлись во все стороны случайным образом ($p > 0.05$), то есть вели себя совершенно аналогично звенигородским.

Кроме этого, в своих исследованиях нам не удалось обнаружить никаких различий по точности ориентации между самками и самцами, а также между крупными ($\text{♀} > 95$ мм, $\text{♂} > 85$ мм) и мелкими ($\text{♀} < 90$ мм, $\text{♂} < 80$ мм) особями. В тоже время, существуют статистически значимые различия между отдельными особями по длине пройденного пути.

Выводы.

1. Для озерных лягушек умеренной зоны летом, в период размножения, наиболее важно попасть именно в свой нерестовый водоем, поэтому, будучи унесенными от него на расстояние в несколько сотен метров, они

идут в его сторону даже при наличии другого более близко расположенного водоема. На расстоянии нескольких километров от всех водоемов лягушки не могут сориентироваться в сторону своего водоема и переключаются на стратегию случайного поиска.

2. В южных популяциях, где опасность обезвоживания гораздо выше, у лягушек нет строгого предпочтения своего нерестового водоема всем остальным, и они направляются к любому наиболее близкорасположенному. На расстоянии нескольких километров от всех водоемов они, так же, как и лягушки из умеренной зоны, используют стратегию случайного поиска.

3. Осенью лягушки северной популяции в связи с уходом на зимовку переключаются на поиск реки как своего зимовочного водоема. На расстоянии более километра от реки, когда ориентиры, связанные с ее местоположением, по-видимому, недоступны, они выбирают компасное направление, которое совпадает с направлением их зимовочной миграции.

Бабенко Л. А., Пащенко Ю. И., Лялюшко Д. М., 1973. Роль органов чувств при ориентации «по хомингу» у постоянноводных амфибий // Вестник зоологии. № 2. С. 30—32.

Васильев Б. Д., 1967. О приспособительном значении различий в работе обонятельного анализатора лягушек трех видов при поисках дома // Исследование адаптивного поведения и ВНД. Рефераты докладов к 3 Совещанию по экологической физиологии, биологии и морфологии. Новосибирск. С. 34—36.

Bergin T. M., 1991. A comparison of goodness-of-fit tests for analysis of nest orientation in western kingbirds (*Tyrannus verticalis*) // The Condor. V. 93. P. 164—171.

Dole J. W., 1965. Summer movements of adult leopard frog, *Rana pipiens* Schreber, in Northern Michigan // Ecology. V. 46. № 3. P. 236—255.

Dole J. W., 1968. Homing in leopard frog, *Rana pipiens* // Ecology. V. 49. № 3. P. 386—399.

Dole J. W., 1972. The role of olfaction and audition in the orientation of leopard frog, *Rana pipiens* // Herpetologica. V. 28. № 3. P. 258—260.

Grant D., Anderson O., Twitty V., 1968. Homing orientation by olfactory in newts (*Taricha rivularis*) // Science. V. 160. № 3834. P. 1354—1355.

Lehner P. N., 1996. Handbook of ethological methods. Cambridge University press. Cambridge. 672 pp.

Oldham R. S., 1966. Spring movements in the American toad, *Bufo americanus* // Canadian Journal of Zoology. V. 44. № 1. P. 63—100.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ БАТРАХО- И ГЕРПЕТОФАУНЫ БУРЯТИИ

Н. А. Щепина

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ

CURRENT STATE OF BATRACHO- AND HERPETOFAUNA OF BURYAT

N. A. Schepina

Institute of the General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude

The study of batracho- and herpetofauna in 17 districts of Buryat Republic has been carried in 2003—2006. 5 species of batrachofauna (*Salamandrella keiserlingii*, *Bufo raddei*, *Hyla japonica*, *Rana arvalis*, *Rana amurensis*) and 7 species of herpetofauna (*Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Eremias argus*, *Natrix natrix*, *Elaphe dione*, *Vipera berus*, *Agkistrodon halis*) are registered on this territory. We provide a brief data and distribution of species based on authors investigations and literary data.

Республика Бурятия (РБ) расположена на юге Восточной Сибири — в Западном Забайкалье и занимает площадь, равную 351.3 тыс. км². С запада на восток ее территория простирается между 98°40' и 116°55' в. д., с севера на юг — между 57°15' и 49°55' с. ш. Территория Байкальского региона в пределах РБ в целом характеризуется значительной приподнятостью над уровнем моря. Самой низкой отметкой является уровень оз. Байкал — 456 м, наиболее высокой — вершина горы Мунку-Сардык — 3491 м.

Рельеф территории Бурятии весьма сложный. Наиболее типичным для него является чередование различных по мощности горных хребтов и обширных межгорных котловин. Горные хребты преимущественно (за исключением Хамар-Дабана и некоторых других) направлены с юго-запада на северо-восток. Некоторые из них — Восточный Саян, Икатский, Баргузинский, Северо- и Южно-Муйские и хребты Станового нагорья — имеют значительную высоту (2000—3300 м н. у. м.) и сильно расчленены. Большинство же хребтов имеет сравнительно мягкие очертания и плоские вершины. Особенно заметно это выражено в южной части республики (на юге Забайкальского среднегорья), где они простираются в виде вытянутых кряжей с преобладанием гор средней высоты (1000—1500 м н. у. м.).

По характеру рельефа Бурятия делится на: Селенгинское среднегорье, Восточный Саян, Байкальскую горную область, Витимское плоскогорье. В пределах этих горных систем имеются обширные межгорные котловины (Верхнеангарская, Баргузинская, Муйская), в некоторых из них расположены степные, лесостепные и луговые участки.

Климат резко континентальный.

На распределение земноводных и пресмыкающихся в Забайкалье решающую роль оказывают температура и влажность окружающей среды, кормность мест обитания, а также условия зимовок и влияние вечной мерзлоты.

В рамках многолетней программы лаборатории экологии животных Института Общей и Экспериментальной биологии СО РАН «Пространственно-временная организация сообществ наземных позвоночных в Байкальском регионе» были проведены исследования батрахо- и герпетофауны в 17 административных районах РБ. Материалы собраны с мая по сентябрь в 2003—2006 гг. на маршрутах протяженностью не менее 3—5 км в каждом из районов. Учеты проводились методом трансект (Лада, Соколов, 1999).

В Забайкалье (Бурятия) зарегистрировано 5 видов батрахо- и 7 видов герпетофауны. Ниже приводится краткий повидовой обзор, основанный на собственных исследованиях (2003—2006) и литературных данных (Гагина, 1955; Гагина и др., 1976; Швецов, 1963, 1973; Хабаева, 1972; Шкатулова и др. 1980; Плешанов, 1981; Доржиев и др., 1986; Ананин, Дарижапов, 1989; Щепина, 1996, 2005а, б, в; Schepina, 2004; Кузьмин, 1999; Фефелов, 2001; Лямкин, 2004).

Сибирский углозуб *Salamandrella keiserlingii* Dybowski, 1870. Широко распространенный и обычный вид в Бурятии, более обилен в северных и северо-западных таежных районах: Верхнеангарская, Муйская и Баргузинская котловины, Витимское плоскогорье. Придерживается сырых лугов и пойм с древесной растительностью.

Монгольская жаба *Bufo raddei* Strauch 1876. Населяет юго-западные районы Республики. В бассейне р. Селенга монгольская жаба самая многочисленная из амфибий. Основные места обитания жабы — луга, болота и кустарниковые заросли по берегам Байкала и других озер, в поймах и на террасах рек. Непременным условием обитания жаб является наличие мелководных, прогреваемых стоячих или слабо проточных водоемов. Экология популяций изучена слабо.

Дальневосточная квакша *Hyla japonica* Guenter, 1859. Встречается в южных, юго-западных и юго-восточных районах, также обособленно в северо-западных и северных межгорных котловинах — Баргузинской и самая многочисленная среди амфибий — в Муйской котловине. В июне 2005 года нами обнаружены новые места обитания квакши в пойменных водоемах нижнего течения р. Индола на юге Витимского плоскогорья (52°31' с. ш., 111°31' в. д.). Эта находка лишь подтверждает то, что ареал и экология этого вида в Бурятии более детально не изучены. *H. japonica* занесена в Красную книгу РБ (2005).

Остромордая лягушка *Rana arvalis* Nillson, 1842. В Забайкалье остромордая лягушка встречается в лесных водоемах нижней части северного склона хр. Хамар-Дабан, встречается в дельте реки Селенги. За пределами последней восточнее и южнее г. Улан-Удэ не обнаружена. В условиях

Баргузинского заповедника широко распространена в таежных местообитаниях долин рек, поднимаясь по течению до высот 1000 м. За период 2003—2006 гг. нами были отловлены единичные экземпляры в прибрежных калтусах на севере оз. Байкал (55°47' с. ш., 109°30' в. д.). Остромордая лягушка как сокращающийся, находящийся на окраине ареала вид включена в Красную книгу РБ (2005). Экология байкальских популяций изучена слабо.

Сибирская лягушка *Rana amurensis* Boulenger 1886. В Бурятии распространение вида спорадично, как северная, так и южная границы ареала нуждаются в дальнейшем изучении. *R. amurensis* населяет все открытые низинные болота и соры, заболоченные берега озер, привязана к поймам рек. Экология вида в котловине Байкала изучена слабо. Численность лягушки сибирской в целом низкая (до конца не изучена).

Прыткая ящерица *Lacerta agilis* L., 1758. К настоящему времени известны единичные находки на западных и южных берегах озера. На восточном побережье известно обитание только в Баргузинском заповеднике. Как редкий вид, находящийся на границе ареала, включена в Красную книгу РБ (2005).

Живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787). Самый многочисленный, широко распространенный вид рептилий в котловине оз. Байкал. Встречается неравномерно в местообитаниях всех высотных поясов, за исключением горных тундр и больших участков чистых степей. Придерживается влажных просек, вырубок, полян хвойных лесов с примесью березы и осины, а также заливных лугов и болот, зарастающих кустарником. Нами отмечена в сентябре 2005 года в окрестностях ст. Говджекит на севере Байкала (55°43' с. ш., 109°05' в. д.). Экология вида не изучена.

Монгольская ящурка *Eremias argus* Peters, 1869. Имеет в Бурятии локальное распределение (населяет Селенгинское Среднегорье до г. Улан-Удэ). Нами вид отмечен в 2006 году в окрестностях г. Улан-Удэ (51°50' с. ш., 107°35' в. д.) и в бассейне р. Селенга. Данные об обитании этого вида на территории Баргузинской долины и в смежных с республикой Тыва частях большого Саяна не подтверждаются. Монгольская ящурка придерживается чаще всего открытых биотопов с преобладанием камня и щебня. Как редкий вид, находящийся на границе ареала, включена в Красную книгу РБ (2005).

Обыкновенный уж *Natrix natrix* (L., 1758). В котловине оз. Байкал уж встречается в Северном Прибайкалье, на побережье Баргузинского хребта, у термальных источников в бухте Змеиная на полуострове Святой Нос и в долине р. Большой. Нами уж отмечен в 1996 г. у термальных источников близ ст. Дзилинда Северобайкальского района (55°54' с. ш., 109° 55' в. д.), и в июле 2003 года у источников Умхей, Кучигер, Алла Курумканского района (между 54° и 55° с. ш. и 111° в. д.). Экология вида в Забайкалье не изучена. В связи с чрезвычайной редкостью вид занесен в Красную книгу РБ (2005).

Узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773). Полоз обитает в юго-западном, южном, центральном, юго-восточном и восточном Забайкалье. Придерживается кустарниковых зарослей и опушек лесов вблизи водоемов, не избегает степных биотопов и курумников. На восточном побережье Байкала и в Баргузинской котловине придерживается мест выхода термальных вод. Численность его здесь может быть значительной, в июле 2004 г. нами отмечено порядка 50 экземпляров одновременно на небольшом участке возле горячего источника Кучигер Курумканского района (54°53' с. ш., 111° в. д.). Полоз довольно обычен в бассейне р. Селенга и окрестностях г. Улан-Удэ. Часто его уничтожают, путая с ядовитыми змеями. В связи с малой изученностью и предположительно низкой численностью популяций вид занесен в Красную книгу РБ (2005).

Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (L., 1758). Распространение гадюки в котловине оз. Байкал изучено слабо. Вид малочисленный. Известно обитание гадюки на западном побережье озера в бассейне р. Голоустной, на восточном — в Баргузинском заповеднике. Экология вида в Забайкалье не изучена. В связи с очень низкой численностью вид занесен в Красную книгу РБ (2005).

Палласов, или обыкновенный щитомордник *Gloydius hays* (Pallas, 1776). Наиболее широко распространенный и многочисленный вид змей в Байкальской котловине. Обитает на всех хребтах, окружающих озеро. Встречается во всех высотных поясах — от прибрежных низменностей до подгольцов. Наиболее предпочитаемые местообитания — каменистые степи и луга на террасах, склонах и по долинам рек, впадающих в Байкал. Нами щитомордники отмечены на побережье оз. Фролиха, на севере Байкала (55°25' с. ш., 110° в. д.), и у термальных источников Умхей, Кучигер, Алла Курумканского района (между 54° и 55° с. ш., 111° в. д.).

Были предположения, что на территории Бурятской Республики могут быть встречены еще 2 вида рептилий — ордосская ящурка *Eremias brenchleyi* Guenter, 1872 и пестрая круглоголовка *Phrynocephalus versicolor* Strauch, 1876 (Елпатьевский, 1906; цит. по: Шкатулова и др., 1978). Щербакком (1981) было показано, что пестрая круглоголовка не обитает восточнее Тувы, а предшествующие ошибочные утверждения были основаны на наличии экземпляров в Кяхтинском краеведческом музее, происходящих с территории Монголии.

Таким образом, батрахо- и герпетофауна РБ изучена слабо. В последние десятилетия не проводились специальные фаунистические и экологические исследования. Нуждаются в уточнении границы ареалов, особенно тех видов, что находятся на границе своего распространения. Особенно плохо изучены проблемы, связанные с численностью видов. Для одних она не известна, для других, по-видимому, определена явно неадекватно, оценки, существующие для третьих видов, сильно расходятся у разных авторов, так как получены с помощью разных методик. Плохо изучена биология

размножения всех видов и способность популяций восстанавливать свою численность.

- Ананин А. А., Дарижанов Е. А., 1989. Батрахогерпетофауна Баргузинского заповедника // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 7 Всесоюз. герпетол. конф. Киев. С. 10.
- Гагина Т. Н., 1955. К фауне амфибий и рептилий берегов Байкала // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск. Вып. 18. С. 10.
- Гагина Т. Н., Скалон В. Н., Скалон Н. В., 1976. Земноводные бассейна оз. Байкал и Прибайкалья // Пробл. эксп. морфофизиол. и генетики. Кемерово. С. 200—209.
- Доржиев Ц. З., Хабаева Г. М., Юмов Б. О., 1986. Животный мир Бурятии (Состав, распределение наземных позвоночных). Учебное пособие к спец. курсу. Иркутск: Ирк. гос. ун-т. С. 7—11.
- Красная книга Республики Бурятия (Животные). Улан-Удэ. 2005. С. 214—215.
- Кузьмин С. Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.
- Лада Г. А., Соколов А. С., 1999. Методы исследования земноводных: Научно-методическое пособие. Тамбов: Изд-во ТГУ им. Г. Р. Державина. 73 с.
- Лямкин В. Ф., 2004. Земноводные. Пресмыкающиеся // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Кн. 2. Новосибирск. С. 1050—1061.
- Плешанов А. С., 1981. Реликтовые популяции земноводных и пресмыкающихся Восточной Сибири // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5 Всесоюз. герпетол. конф. Л. С. 108—109.
- Фефелов И. В., 2001. Новые данные о распространении дальневосточной квакши *Nyula japonica* (Amphibia) // Труды Байкало-Ленского гос. природ. заповедника. Вып. 2. Иркутск. С. 152—153.
- Хабаева Г. М., 1972. Материалы по герпетофауне Бурятии // Актуальные вопросы зоологии и физиологии. Вып. 1. Улан-Удэ. С. 6—10.
- Щербак Н. Н., 1981. К распространению и экологии некоторых пресмыкающихся юга Восточной Сибири // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Боркин Л.Я. (ред.). Л. С. 125—128.
- Швецов Ю. Г., 1963. Земноводные и пресмыкающиеся дельты р. Селенги (юго-восточное Прибайкалье) // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 2. С. 1735—1736.
- Швецов Ю. Г., 1973. Распространение земноводных и пресмыкающихся в основных ландшафтах Юго-Западного Забайкалья // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 3 Всесоюз. герпетол. конф. Л. С. 210—213.
- Шкатулова А. П., Карасев Г. Л., Хунданов Л. Е., 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья (Бур. АССР и Читинская обл.). Улан-Удэ: Бурятское книжное изд-во. 57 с.
- Шкатулова А. П., Карасев Г. Л., Хунданов Л. Е., 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Бур. АССР // Фауна и ресурсы позвоночных бассейна оз. Байкал. Улан-Удэ: БФ СО АН СССР. С. 148—151.
- Щепина Н. А., 1996. Биология земноводных Северного Прибайкалья // Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: Проблемы, подходы, практика. Улан-Удэ. Т. 2. С. 37—38.

- Щепина Н. А.*, 2005 а. О распространении жабы монгольской в Забайкалье // Вестник Бурятского гос. ун-та. Биология. Вып. 7. С. 86—90.
- Щепина Н. А.*, 2005 б. Земноводные Бурятии: Эколого-фаунистический обзор // Актуальные вопросы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Тольятти. Вып. 8. С. 200—214.
- Щепина Н. А.*, 2005 в. Амфибии дельты р. Селенги // Основные факторы и закономерности формирования дельт и их роль в функционировании водно-болотных экосистем в различных ландшафтных зонах: Материалы Международной конференции. Улан-Удэ. С. 7—9.
- Schepina N. A.*, 2004. Distribution of ecaudate amphibians in the Selenga river basin // Science for watershed conservation: multidisciplinary approaches for natural resource management: International conference. Abstracts. Ulan-Ude. Publishing House of the Buryat Scientific center. V. 2. P. 32—34.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О БИОТОПИЧЕСКОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ И ЧИСЛЕННОСТИ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ОКРЕСТНОСТЕЙ ГОРОДА МИАСС (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

В. В. Ярцев

Томский государственный университет

NEW DATA ABOUT HABITAT DISTRIBUTION AND NUMBER OF REPTILES MIASS SUBURBAN AREA (SOUTH URAL)

V. V. Yartsev

Tomsk State University

Miass suburban territory (Chelyabinsk Province) was observed in the first and the second periods of summer 2006. We marked 3 species of Reptilian (*Anguis fragilis*, *Zootoca vivipara*, *Natrix natrix*). This article contains some new data about habitat distribution and some morphological characters.

Сведения по распространению и экологии пресмыкающихся Южного Урала фрагментарны и относятся к территории Ильменского заповедника (Топоркова, 1973; Боркин, Кревер, 1987; Куранова, Каштанова, 2001) и Республики Башкортостан (Хабибуллин, 2000). Детально изучены вопросы морфологии и экологии змей Зауралья (Волынчик, 2001), обобщены сведения по распространению и биологии видов земноводных и пресмыкающихся Среднего Урала (Большаков, Вершинин, 2005; Малимонов, 2005). Цель настоящего сообщения — дополнить имеющиеся фрагментарные сведения по пресмыкающимся Южного Урала, часть которых представлена периферийными малочисленными популяциями и рекомендована для включения в Красную книгу Челябинской области (Чибилев, 2005).

Материал и методика. В первой и второй половинах лета 2006 г. (30.06., 19.08., 21.08. и 26.08.) проведены экскурсии в окрестностях г. Миасс (Челябинская область). Учеты осуществлялись маршрутным способом (Павлов, Замалетдинов, 2002) в трех местообитаниях: 1 — вдоль грунтовой дороги, проходящей через смешанный лиственный-березово-сосновый лес и разнотравно-злаковый луг (общая протяженность маршрута 9 км); 2 — по берегу озера Кошкуль, расположенного в 1.5 км от г. Миасс (3 км); 3 — на старой вырубке среди смешанного березово-соснового леса близ территории промзоны Автомобильного завода «Урал» (АЗ) (0.5 км). Общая протяженность маршрутов составила 12.5 км при ширине учетной полосы 3 м. Для дальнейшей обработки отловлена 21 особь. У них измерялись длина тела и хвоста (не поврежденного).

Результаты и обсуждение. Для окрестностей г. Миасса и близлежащей территории Ильменского заповедника известно обитание пяти видов

рептилий: *A. fragilis*, *Lacerta agilis*, *Z. vivipara*, *N. natrix*, *Vipera berus* (Топоркова, 1973; Куранова, Каштанова, 2001). В 2006 г. нами зарегистрировано три вида — *A. fragilis*, *Z. vivipara*, *N. natrix*. Наибольшая встречаемость — у *Z. vivipara*: 41 особь, или 82% от всего числа зарегистрированных экземпляров рептилий. На втором месте — *N. natrix*: 8 особей, 16%. Реже других отмечалась *A. fragilis*: 1 особь, 2%. Сведения о биотопах и численности рептилий приводятся в табл. 1.

Веретеница ломкая — *Anguis fragilis* (L., 1758). Взрослая самка обнаружена на опушке смешанного леса во второй половине лета. Встречается крайне редко, повсеместно малочисленна и ведет скрытный образ жизни (Куранова, Каштанова, 2001; Пестов и др., 2002). По данным Л. Я. Топорковой (1973), на Среднем и Южном Урале *A. fragilis* заселяет лиственные, смешанные и сосновые леса. Придерживается лесных полей, опушек, нередко встречается на лесных тропах и дорогах, на покосах. Веретеница занесена в Красную книгу Среднего Урала как редкий вид на периферии ареала с сокращающейся численностью (Большаков, Вершинин, 2005). Вид рекомендован для представления на страницах Красной книги Челябинской области (Чибилев, 2005).

Живородящая ящерица — *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787). Зарегистрирована в двух местообитаниях: на разнотравно-злаковом лугу вдоль грунтовой дороги и на старой вырубке среди смешанного березово-соснового леса (табл. 1). На вырубке отмечена наибольшая численность (74 ос./км маршрута), что обусловлено наличием мест обогрева, хороших защитных и кормовых условий. На разнотравно-злаковом лугу в первую половину лета отловлены две беременные самки с аутоамированными хвостами, которые содержались в террариуме (первая самка: L. = 62 мм; роды 17.07.2006 г.; плодовитость — 6 детенышей; вторая самка: L. = 57.5 мм; роды 6.07.2006 г., плодовитость — 5 детенышей). Во второй половине лета на маршруте обнаружены полувзрослый самец в состоянии предлинки и взрослый самец. На вырубке среди смешанного березово-соснового леса площадью 3.33 га зарегистрировано 37 особей разного пола и возраста, из них — 6 взрослых, 11 полувзрослых и 20 сеголеток. Длина туловища (L.): взрослые самцы — 56.6 (n = 1) мм; взрослые самки — 58.6 ± 1.78 (lim 55.4—61.7; n = 4) мм, полувзрослые самцы — 42.7 ± 1.30 (lim 41.4—44.0; n = 2) мм, полувзрослые самки — 44.9 ± 3.34 (lim 40.6—51.5; n = 3) мм.

Уж обыкновенный — *Natrix natrix* (L., 1758). Встречен по берегу оз. Кошкуль и разнотравно-злаковому лугу вдоль грунтовой дороги. В окрестностях озера в первую половину лета обнаружены взрослая беременная самка массой 132.3 г (L. = 672 мм, L./L.cd. = 5.09; в яйцеводах 11 яиц), полувзрослый самец массой 56.7 г (L. = 503 мм, L./L.cd. = 4.06), а во второй половине — 2 взрослых самца (первый >: L. = 578 мм, L./L.cd. = 3.7, масса — 69.0 г; второй >: L. = 671 мм, L./L.cd. = 4.2; масса — 107.6 г). Во второй половине лета на опушке смешанного леса зарегистрирована полу-

взрослая самка, а на грунтовой дороге 3 травмированные мертвые особи (1 сеголеток и 2 полузрелые). На гибель ужей под колесами автотранспорта указывают М. В. Пестов с соавторами (2001).

Численность *N. natrix* по берегу озера составляет 1.33 ос/км, что выше, чем на разнотравно-злаковом лугу вдоль грунтовой дороги. На старой вырубке уж не отмечен. Такое распределение обусловлено приуроченностью вида к водоемам и зависит от степени влажности биотопа (Волынчик, 2001; Куранова, Каштанова, 2001; Павлов, Замалетдинов, 2002). На берегу озера условия наиболее благоприятны, разнотравно-злаковый луг вдоль грунтовой дороги имеет несколько меньшую степень влажности (удален от озера Кошкуль), а старая зарастающая вырубка расположена относительно далеко от ближайших временных и постоянных водоемов.

На ключевом участке не отмечены прыткая ящерица и обыкновенная гадюка. Одна из причин — низкая численность обоих видов в Челябинской области (Чибилев, 2005). Отсутствие встреч *V. berus* в обследованных местообитаниях также может быть связано с высоким уровнем фактора беспокойства (Павлов, Замалетдинов, 2002).

Таким образом, в окрестностях г. Миасса фоновым видом является *Z. vivipara*, обычен *N. natrix* и редка *A. fragilis*.

Большаков В. Н., Вершинин В. Л., 2005. Амфибии и рептилии Среднего Урала. Екатеринбург: УРО РАН. 124 с.

Боркин Л. Я., Кревер В. Г., 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках РСФСР // Амфибии и рептилии заповедных территорий. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 39—53.

Волынчик С. И., 2001. Биология и экология *Vipera berus* и *Natrix natrix* Южного Зауралья //

Таблица 1. Биотопическое распределение и численность пресмыкающихся окрестностей г. Миасса (Челябинская область).

Биотоп	<i>Anguis fragilis</i>			<i>Zootoca vivipara</i>			<i>Natrix natrix</i>		
	Длина маршрута, км	Число особей, абс.	Численность, ос/км	Длина маршрута, км	Число особей, абс.	Численность, ос/км	Длина маршрута, км	Число особей, абс.	Численность, ос/км
Смешанный лес — разнотравно-злаковый луг (экотон)	9	1	0.11	9	4	0.44	9	4	0.44
Берег озера Кошкуль	3	—	—	3	—	—	3	4	1.33
Вырубка в смешанном лесу	0.5	—	—	0.5	37	74	0.5	—	—

- Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пушкино — М. С. 58—61.
- Куранова В. Н., Каишанова М. В.*, 2001. Земноводные и пресмыкающиеся Ильменского заповедника и окрестностей города Миасс (Челябинская область) // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пушкино — М. С. 149—152.
- Малимонов В. В.*, 2005. Фоновые виды рептилий восточного склона Среднего Урала // Популяции в пространстве и времени. 8 Всероссийский популяционный семинар. Нижний Новгород. С. 225—227.
- Павлов А. В., Замалетдинов Р. И.*, 2002. Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения. Казань. 92 с.
- Пестов М. В., Маннапова Е. И., Ушаков В. А., Катунов Д. П.*, 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Нижегородской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Нижний Новгород. С. 9—72.
- Пестов М. В., Маннапова Е. И., Ушаков В. А., Катунов Д. П., Бакка С. В., Лебединский А. А., Турутина Л. В.*, 2001. Амфибии и рептилии Нижегородской области. Материалы к кадастру. Нижний Новгород. 178 с.
- Топоркова Л. Я.*, 1973. Амфибии и рептилии Урала // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск. С. 84—117.
- Хабибуллин В. Ф.*, 2000. Пресмыкающиеся Республики Башкортостан. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 18 с.
- Чибилев Е. А.*, 2005. Амфибии и рептилии Челябинской области. Материалы по распространению и Красной Книге // Сайт: Красная Книга Челябинской области: <http://www.redbook.ru/article147.html>.
- Щербак Н. Н.*, 1989. Изучение наружных морфологических признаков и их изменчивость у пресмыкающихся // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. С. 23—25.

РЕЗОЛЮЦИЯ ТРЕТЬЕГО СЪЕЗДА ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ИМЕНИ А. М. НИКОЛЬСКОГО

С 9 по 13 октября 2006 г. в г. Пущино, в Институте биофизики клетки Российской Академии наук, на базе лаборатории криоконсервации генетических ресурсов состоялся Третий съезд Герпетологического общества им. А. М. Никольского «Современные подходы и методы в изучении герпетофауны Северной Евразии». Он был созван согласно Уставу Герпетологического общества им. А. М. Никольского при Российской академии наук и резолюции Второго съезда Герпетологического общества. Третий съезд был организован Российской академией наук: Герпетологическим обществом им. А. М. Никольского, Зоологическим институтом РАН и Институтом биофизики клетки РАН.

В работе съезда приняли участие 126 человек, представляющих научно-исследовательские организации, высшие учебные заведения и природоохранные учреждения России, Украины, Белоруссии, Узбекистана и Казахстана. Около 50% участников съезда — молодые специалисты (студенты, аспиранты, кандидаты наук до 35 лет).

Съезд был посвящен обсуждению современных подходов и методов в изучении герпетофауны. Был рассмотрен широкий круг вопросов, связанных с эволюцией, филогенией, систематикой, видообразованием, зоогеографией и экологией земноводных и пресмыкающихся. Особое внимание было уделено проблемам охраны амфибий и рептилий и вопросам развития природоохранных стратегий.

Съезд подвел итоги и наметил пути дальнейшего развития и координации герпетологических исследований с использованием новых методов и подходов в изучении герпетофауны. На съезде были представлено 39 устных и 69 стендовых докладов, был проведен круглый стол, посвященный обсуждению результатов и перспектив в применении современных молекулярно-генетических методов в герпетологических исследованиях и природоохранных проектов, состоялась демонстрация слайдов и презентаций, посвященных результатам природоохранной деятельности членов общества.

Пленарные доклады отличались высоким научным уровнем и охватывали весь спектр современных герпетологических исследований, что послужило хорошей школой для начинающих герпетологов.

На съезде был заслушан краткий отчет президиума о проделанной за три года работе, состоялись перевыборы правления общества: президента, вице-президентов и членов президиума.

Конференция постановляет:

1. Признать работу Третьего съезда успешной и плодотворной.
2. Считать приоритетным направлением герпетологических исследований выработку рекомендаций по охране герпетофауны и активное участие в их реализации.

3. Признать перспективным развитие современных биотехнологий, направленных на сохранение биологического разнообразия, таких как криоконсервация репродуктивных и соматических клеток, и способствовать созданию и развитию генетических криобанков отечественной и мировой герпетофауны. Поддержать создаваемую в Институте биофизики клетки РАН (Пушино) криоколлекцию репродуктивных клеток земноводных. Рекомендовать использовать Генетический криобанк Института биофизики клетки РАН как центр коллективного пользования с целью создания криоколлекций герпетологического материала.

4. Съезд положительно оценивает результаты первого этапа реализации проектов по изучению, популяризации и охране средиземноморской черепахи (*Testudo graeca*) на западном Кавказе (координатор проекта — М. В. Пестов) и в республике Дагестан (координатор проекта — Л. Ф. Мазаева), и выражает серьезную озабоченность в связи с угрожаемым состоянием данного вида. Съезд считает необходимым продолжение работы по этому направлению и поручает Президиуму общества совместно с координаторами данных проектов подготовить соответствующие письма поддержки. Одним из приоритетных направлений в современной герпетологии съезд считает деятельность по разработке и практической реализации научно обоснованных рекомендаций по охране редких видов и герпетокомплексов и рекомендует членам Общества активно участвовать в реализации подобных проектов.

5. Поддержать обращение VII Дальневосточной конференции по заповедному делу (18—21 октября 2005 г., г. Биробиджан, ЕАО) к Правительству ЕАО о содействии в организации особо охраняемой природной территории (сезонный заказник кластерного типа) в долине р. Биджан (ЕАО) для охраны популяции дальневосточной черепахи.

6. Продолжить мониторинг популяции дальневосточной черепахи на Нижнем Амуре, в т. ч. в Большехехирском заповеднике и на оз. Гасси (Хабаровский край) с целью организации мероприятий по охране вида.

7. Для сохранения уникальных экосистем Горованских песков рекомендовать Министерству охраны природы Республики Армении принять реальные меры охраны, наилучшей из которых является организация заповедника, включающего как собственно пески, так и прилегающие участки каменистой полупустыни или, не меняя статус заказника, находящегося в ведении МСХ РА, присоединить его к Хосровскому заповеднику.

Для сохранения характерных биотопов *Phrynocephalus persicus* и других представителей полупустынного ландшафтного пояса придать статус

ООПТ следующим территориям: галофитные и псаммофитные пустынные участки в окр. сел Ханджян и Мясибян (около 300 га), а также в окр. села Мецамор (около 250 га), Армавирского марза.

8. Собрать и опубликовать научные материалы участников съезда, ответственным за исполнение назначить президиум Герпетологического общества.

9. Обновить электронный каталог членов Общества им. А. М. Никольского на сайте <http://www.zin.ru/societies/nhs/index.html> с указанием адресов (почтовых и электронных) и основных научных интересов. Ответственным за исполнение назначить Р. Г. Халикова.

10. Поместить электронную презентацию Е. А. Дунаева и Н. Б. Ананьевой «Отечественные герпетологи в лицах» на сайт <http://www.zin.ru/societies/nhs/index.html> общества с предложением к членам Герпетологического общества дополнять имеющуюся информацию. Ответственным за исполнение назначить Р. Г. Халикова.

11. Утвердить избранные руководящие органы Герпетологического общества им. А. М. Никольского при Российской академии наук в следующем составе:

президент — д.б.н. Н. Б. Ананьева;

вице-президенты — Е. А. Дунаев, д.б.н. В. Г. Ищенко, к.б.н. В. К. Утешев;

ученый секретарь — Л. К. Иогансен;

члены Президиума — к.б.н. А. Г. Бакиев, д.б.н. Е. В. Завьялов, к.б.н. Р. И. Замалетдинов, к.б.н. Т. И. Котенко, к.б.н. В. Н. Куранова, к.б.н. С. Н. Литвинчук, Р. Р. Новицкий, д.б.н. Б. С. Туниев.

Избрать член-корреспондента РАН И. С. Даревского почетным членом Герпетологического общества им. А. М. Никольского при Российской академии наук.

12. Считать местонахождением Президиума Герпетологического общества им. А. М. Никольского при Российской академии наук Зоологический институт РАН (199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1).

13. Провести следующий очередной съезд осенью 2009 года в Казанском государственном университете (г. Казань).

Участники конференции выражают глубокую благодарность дирекции Института биофизики клетки РАН, сотрудникам отделения герпетологии Зоологического института РАН и сотрудникам лаборатории криоконсервации генетических ресурсов Института биофизики клетки РАН за содействие и активное участие в организации и проведении Третьего съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ**А**

- Агасян А. Л. 7, 286
 Агасян Л. А. 7
 Аднагулов Э. В. 11
 Ананьева Н. Б. 16, 25, 286
 Аскендеров А. Д. 268

Б

- Бакиев А. Г. 31
 Бобров В. В. 35
 Борисович О. Б. 347
 Боркин Л. Я. 41, 247, 375
 Брушко З. К. 53
 Булахова Н. А. 347
 Буракова А. В. 60
 Быкова Е. В. 64

В

- Васильев Б. Д. 68
 Васильева А. Б. 81
 Веденин А. А. 89
 Веденина В. Ю. 89
 Вершинин В. Л. 95
 Воробьева А. С. 101

Г

- Газизов Р. Р. 341
 Ганщук С. В. 101, 242
 Герасимов В. В. 60
 Голенкевич А. В. 64

Д

- Доронин И. В. 105
 Дробенков С. М. 112
 Дунаев Е. А. 117

Е

- Епланова Г. В. 127

З

- Замалетдинов Р. И. . 60, 130, 136
 Зима Ю. А. 53
 Зиненко А. И. 142

И

- Ищенко В. Г. 151

К

- Камелин Е. Р. 170
 Климов А. С. 172
 Коваленко Е. Е. 176
 Корнилова М. Б. 185
 Коросов А. В. 191
 Коршунов А. В. 198
 Кравченко М. А. 204
 Кривошеев В. А. 210
 Кружкова Ю. И. 215
 Кудрявцева К. А. 222
 Куранова В. Н. 227, 347

Л

- Лада Г. А. 234
 Литвинов Н. А. 242
 Литвинчук С. Н. 41, 247, 375
 Лопарев С. А. 258
 Ляпков С. М. 185, 262

М

- Мазанаева Л. Ф. 268
 Маро А. Н. 274
 Маслова И. В. 281
 Мельников Д. А. 286
 Мильто К. Д. 25
 Мишагина Ж. В. 298
 Мордвинкин Д. Ю. 308

Н

- Никитина Н. Г. 314

О

Огурцов С. В.	319, 439
Окштейн И. Л.	89, 308
Орлова В. Ф.	328
Островских С. В.	25, 337

П

Павлов А. В.	341, 415
Перегонцев Е. А.	64
Пестов Г. М.	25
Пестов М. В.	25
Петрова И. В.	341
Польнова Г. В.	222
Прохорчик С. А.	170

Р

Равилов Р. Х.	60
Равкин Ю. С.	347
Раджабизаде М.	286
Решетников А. Н.	353
Розанов Ю. М.	247, 375
Руцкина И. М.	356
Ручин А. Б.	361
Рыжов М. К.	364

С

Савельев А. А.	341
Сербинова И. А.	185
Силс Е. А.	369
Скоринов Д. В.	247, 375
Соколина Ф. М.	415
Сорочинская И. Н.	64
Сорочинский В. Г.	64
Сорочинский Г. Я.	64
Стариков В. П.	434
Строилов М. В.	384
Сурова Г. С.	390
Сытник А. И.	258

Т

Тагирова В. Т.	395
---------------------	-----

Туниев Б. С.	401
-------------------	-----

Ф

Файзулин А. И.	130
Файзуллин Д. А.	136
Фокина Е. В.	227
Фоминых А. С.	408
Фомичев С. Н.	191

Х

Хабибуллин В. Ф.	412
Хайрутдинов И. З.	415
Хандогий А. В.	423

Ц

Целлариус А. Ю.	427
Целлариус Е. Ю.	427
Цуриков М. Н.	172
Цыбулин С. М.	347

Ч

Чазова Т. В.	101
Чихляев И. В.	130

Ш

Шабанов Д. А.	274
Шабанова А. В.	274
Шамгунова Р. Р.	347, 434
Шахпаронов В. В.	439

Щ

Щепина Н. А.	447
-------------------	-----

Я

Ярцев В. В.	453
Яценко Н. Н.	395

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	5
Новые данные о распространении и охране гадюки Даревского (<i>Vipera darevskii</i> Vedmederja, Orlov et Tuniyev, 1986) Л. А. Агасян, А. Л. Агасян.....	7
О методах количественного учета дальневосточной черепахи <i>Pelodiscus sinensis</i> (Reptilia: Trionychidae) Э. В. Аднагулов	11
Филогения и биогеография агамовых ящериц (Agamidae, Acrodonta, Lacertilia, Reptilia): обзор концепций и результатов исследований Н. Б. Ананьева	16
Проект по изучению и охране средиземноморской черепахи (<i>Testudo graeca nikolskii</i>) на Западном Кавказе — первые итоги и перспективы Н. Б. Ананьева, К. Д. Мильто, С. В. Островских, Г. М. Пестов, М. В. Пестов.....	25
О размножении змей Волжского бассейна А. Г. Бакиев	31
Исследование фауны и экологии ящериц в южном Вьетнаме В. В. Бобров.....	35
Генетические дистанции и видообразование у амфибий Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук	41
Итоги и перспективы исследования ядовитых змей Казахстана З. К. Брушко, Ю. А. Зима	53
К исследованию распространения хламидиоза в городских популяциях земноводных А. В. Буракова, Р. Х. Равилов, В. В. Герасимов, Р. И. Замалетдинов.....	60
Выведение и выращивание среднеазиатской черепахи (<i>Agrionemys horsfieldii</i>) Е. В. Быкова, В. Г. Сорочинский, А. В. Голенкевич, Е. А. Перегонцев, Г. Я. Сорочинский, И. Н. Сорочинская.....	64
Структурные предпосылки частотного анализа во внутреннем ухе бесхвостых амфибий Б. Д. Васильев.....	68

Влияние тиреоидных гормонов на развитие скелета конечностей у травяной лягушки (<i>Rana temporaria</i> : Ranidae)	
<i>А. Б. Васильева</i>	81
Звуковая коммуникация толстопалого геккона <i>Pachydactylus turneri</i>	
<i>А. А. Веденин, В. Ю. Веденина, И. Л. Окунтейн</i>	89
Генетико-физиологические основы адаптациогенеза представителей рода <i>Rana</i> в современных экосистемах	
<i>В. Л. Вершинин</i>	95
Характеристика периферической крови обыкновенной <i>Vipera berus</i> и степной <i>V. renardi</i> гадюк	
<i>С. В. Ганцук, А. С. Воробьева, Т. В. Чазова</i>	101
Материал по распространению редких видов амфибий и рептилий Западного Кавказа и Предкавказья	
<i>И. В. Доронин</i>	105
Трофическая структура и межвидовые взаимоотношения в сообществах земноводных и пресмыкающихся — энтомофагов наземных и прибрежных биогеоценозов Беларуси	
<i>С. М. Дробенков</i>	112
Филогения ящериц рода <i>Phrynocephalus</i> (Reptilia: Agamidae): история изучения и методические подходы	
<i>Е. А. Дунаев</i>	117
Сезонная активность настоящих ящериц в Самарской области	
<i>Г. В. Епланова</i>	127
Результаты и перспективы исследования земноводных, обитающих на урбанизированных территориях Среднего Поволжья	
<i>Р. И. Замалетдинов, А. И. Файзулин, И. В. Чихляев</i>	130
Материалы по скорости роста тела в городских популяциях прудовых лягушек	
<i>Р. И. Замалетдинов, Д. А. Файзуллин</i>	136
Распространение рептилий левобережной лесостепи Украины	
<i>А. И. Зиненко</i>	142
Долговременные исследования демографии популяций амфибий: современные проблемы и методы	
<i>В. Г. Ищенко</i>	151
Гибридизация <i>Lampropeltis mexicana thayeri</i> и <i>Elaphe guttata guttata</i>	
<i>Е. Р. Камелин, С. А. Прохорчик</i>	170

К изучению питания обыкновенной чесночницы <i>Pelobates fuscus</i> А. С. Климов, М. Н. Цуриков.....	172
Правило изменчивости крестца у <i>Xenopus laevis</i> (Anura, Pipidae) в условиях нормального и аберрантного развития конечностей Е. Е. Коваленко	176
Особенности завершивших метаморфоз травяных лягушек южных и северных популяций М. Б. Корнилова, И. А. Сербинова, С. М. Ляпков	185
Структура трофических отношений в островном зооценозе: доминирование обыкновенной гадюки А. В. Коросов, С. Н. Фомичев.....	191
Распространение и биотопическое распределение популяционных систем зеленых лягушек (<i>Rana esculenta</i> complex) в Харьковской области А. В. Коришунов.....	198
Преобразование популяционных систем <i>Rana esculenta</i> complex как особый тип процессов естественного развития М. А. Кравченко	204
Земноводные волжских островов Куйбышевского водохранилища в границах Ульяновской области В. А. Кривошеев.....	210
Строение и развитие крестцового отдела позвоночника у <i>Hymenochirus boettgeri</i> (Anura, Pipidae) Ю. И. Кружкова.....	215
Использование величины флуктуирующей асимметрии анальных пор для оценки антропогенного воздействия на популяцию пискливого геккончика (<i>Alsophylax pipiens</i>) в Богдинско–Баскунчакском заповеднике К. А. Кудрявцева, Г. В. Полынова.....	222
Изменчивость развития и роста сибирского углозуба, <i>Salamandrella keyserlingii</i> (Caudata, Amphibia) В. Н. Куранова, Е. В. Фокина	227
Географическая изменчивость съедобной лягушки <i>Rana esculenta</i> на территории Русской равнины Г. А. Лада	234
Микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна Н. А. Литвинов, С. В. Ганцук.....	242

Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Л. Я. Боркин, Д. В. Скоринов	247
Сравнительные черты экологии сосуществующих популяций обыкновенной гадюки и гадюки Никольского правобережной лесостепи Украины С. А. Лопарев, А. И. Сытник	258
Географическая и возрастная изменчивость половых различий по длине тела и темпам роста бурых лягушек С. М. Ляпков	262
Распространение и экология сирийской чесночницы (<i>Pelobates syriacus</i>) в Дагестане Л. Ф. Мазанаева, А. Д. Аскендеров	268
Могут ли условия развития головастика <i>Bufo bufo</i> определять темпы постметаморфического роста и созревания жаб? А. Н. Маро, А. В. Шабанова, Д. А. Шабанов	274
Корейская долгохвостка в заповеднике «Ханкайский» И. В. Маслова	281
История изучения и таксономический статус персидской круглоголовки <i>Phrynocephalus persicus</i> De Filippi, 1863 и такырной круглоголовки Хорвата <i>Phrynocephalus helioscopus horvathi</i> Mehely, 1894 Д. А. Мельников, Н. Б. Ананьева, А. Л. Агасян, М. Раджабизаде	286
Экологические группы жертв псаммобионтных ящурок и круглоголовок Восточных Каракумов Ж. В. Мишагина	298
Поведение самцов толстопалого геккона <i>Pachydactylus turneri</i> при парных взаимодействиях Д. Ю. Мордвинкин, И. Л. Окштейн	308
Особенности строения нижнечелюстных костей сцинковых гекконов (<i>Teratoscincus</i> , Gekkonidae) Н. Г. Никитина	314
Использование пространства взрослыми особями серой жабы, <i>Bufo bufo</i> , в летний период С. В. Огурцов	319

Таксономическое разнообразие ящурок рода <i>Eremias</i> (Sauria, Lacertidae): история вопроса и современное состояние проблемы <i>В. Ф. Орлова</i>	328
Цветовые морфы гадюки Орлова — <i>Vipera (Pelias) orlovi</i> (Ophidia, Viperinae) <i>С. В. Островских</i>	337
Предварительные результаты моделирования и пространственной оценки встречаемости ужа обыкновенного (<i>Natrix natrix</i>) на территории Саралинского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника <i>И. В. Петрова, Р. Р. Газизов, А. А. Савельев, А. В. Павлов</i>	341
Численность и распределение пресмыкающихся в лесной, лесостепной и степной зонах Приобья (Западная Сибирь) <i>Ю. С. Равкин, С. М. Цыбулин, В. Н. Куранова, О. Б. Борисович, Н. А. Булахова, Р. Р. Шамгунова</i>	347
Поедает ли рыба ротан икру амфибий? <i>А. Н. Решетников</i>	353
Характеристика электрической активности сердца прыткой ящерицы <i>Lacerta agilis</i> двух удаленных друг от друга популяций <i>И. М. Руцкина</i>	356
Влияние освещенности на эмбриональное развитие двух видов бурых лягушек <i>А. Б. Ручин</i>	361
О таксономическом составе, распространении и численности земноводных и пресмыкающихся Мордовии <i>М. К. Рыжов</i>	364
Специфика лейкоцитарной формулы периферической крови амфибий рода <i>Rana</i> в условиях антропогенной нагрузки <i>Е. А. Силс</i>	369
Генетическая дифференциация, размер генома и морфологическая изменчивость у тритонов группы <i>Lissotriton vulgaris</i> <i>Д. В. Скоринов, С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин, Ю. М. Розанов</i>	375
Изменчивость остромордых лягушек (<i>Rana arvalis</i>) из Харьковской области по относительным размерам ног и головы <i>М. В. Строилов</i>	384
Роль группы в жизни личинок бесхвостых амфибий <i>Г. С. Сурова</i>	390

Проблемы сохранения дальневосточной черепахи в Приамурье <i>В. Т. Тагирова, Н. Н. Яценко</i>	395
Стратегия размножения змей высокогорья Кавказа <i>Б. С. Туниев</i>	401
Питание озерной лягушки (<i>Rana ridibunda</i>) в местах сброса металлургического комбината в зимний период <i>А. С. Фоминых</i>	408
Преподавание курса «Герпетология» в ВУЗе: содержательный и методический аспекты <i>В. Ф. Хабибуллин</i>	412
Сравнительная морфология крови двух видов рептилий <i>И. З. Хайрутдинов, А. В. Павлов, Ф. М. Соколова</i>	415
Изменения батрахофауны в результате многолетней эксплуатации мелиоративных объектов Беларуси <i>А. В. Хандогий</i>	423
Сигнальная роль окраски самцов скальной ящерицы (<i>Lacerta saxicola</i>) с хребта Навагир: изменение значения сигнала в зависимости от экологических условий <i>Е. Ю. Целлариус, А. Ю. Целлариус</i>	427
Экология живородящей ящерицы <i>Zootoca vivipara</i> лесной зоны Западной Сибири (в пределах Ханты-Мансийского автономного округа) <i>Р. Р. Шамгунова, В. П. Стариков</i>	434
Ориентация озерной лягушки <i>Rana ridibunda</i> при поиске своего водоема <i>В. В. Шахпаронов, С. В. Огуцов</i>	439
Современное состояние батрахо- и герпетофауны Бурятии <i>Н. А. Щепина</i>	447
Новые данные о биотопическом распределении и численности пресмыкающихся окрестностей города Миасс (Южный Урал) <i>В. В. Ярцев</i>	453
Резолюция Третьего съезда Герпетологического общества	457
Авторский указатель	460

Научное издание

ВОПРОСЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ

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

Редакторы *Н. Б. Ананьева, И. Г. Данилов, Е. А. Дунаев,
В. Г. Ищенко, Г. А. Лада, С. Н. Литвинчук, В. Ф. Орлова,
Э. М. Смирин, Б. С. Туниев, Р. Г. Халиков*

Компьютерная верстка *Р. Г. Халикова*

Подписано в печать 1.02.2008. Формат 60×90 / 16.

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 29.25. Тираж 500 экз. Заказ № 72

Типография Издательства СПбГУ
199061, Санкт-Петербург, Средний пр., 41